

Tesis Doctoral

El cazón o tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Argentina

Chiaramonte, Gustavo Enrique

2015

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Chiaramonte, Gustavo Enrique. (2015). El cazón o tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n5693_Chiaramonte

Cita tipo Chicago:

Chiaramonte, Gustavo Enrique. "El cazón o tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Argentina". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015.

http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n5693_Chiaramonte

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

El cazón o tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Argentina.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Gustavo Enrique Chiaramonte

Director de Tesis: Dr. Atila Esteban Gosztonyi

Consejero de Estudios: Dra. Verónica Adriana Ivanov

Lugar de trabajo: División Ictiología y Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

Buenos Aires, febrero de 2015

Fecha de defensa: 7 de mayo de 2015

EL CAZÓN O TIBURÓN VITAMÍNICO <i>GALEORHINUS GALEUS</i> (LINNAEUS, 1758) (PISCES ELASMOBRANCHII: TRIAKIDAE) EN ARGENTINA.	1
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
AGRADECIMIENTOS	6
PREFACIO	8
INTRODUCCIÓN GENERAL	11
Descripción original	16
Localidad tipo	16
Nombres vulgares	16
Sinónimos	17
Otros nombres científicos recientemente usados	18
Distribución	18
Características distintivas	20
Rango taxonómico de <i>G. galeus</i> y sus poblaciones	20
La especie en el Atlántico Sudoccidental	21
La pesca de <i>G. galeus</i> en el Atlántico Sudoccidental	22
Estado de conservación de la especie en el Atlántico Sudoccidental	23
El área de estudio	23
CAPÍTULO I: RELACIONES MASA-LONGITUD PARA EL CAZÓN <i>GALEORHINUS GALEUS</i> EN EL SUR DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES.	26
INTRODUCCIÓN	26
MATERIALES Y MÉTODOS	36
RESULTADOS	39
Estructura de residuos M-L _T en escala aritmética ajustada por regresión no lineal	40
Ajuste M-L _T en escala logarítmica por regresión lineal	42
Comprobación de supuestos de las regresiones lineales	48
Comparación de pendientes de las regresiones lineales log-log M-L _T entre muestras de años discontinuos y curvas de regresión potencial estimadas	52
Comparación de pendientes de las regresiones lineales log-log M-L _T entre sexos	55
CAPÍTULO II: EXPLORACIÓN PRELIMINAR DE LA ALOMETRÍA EN EL TIBURÓN <i>GALEORHINUS GALEUS</i>: VARIACIONES MORFOMÉTRICAS INTRAESPECÍFICAS Y DIMORFISMO SEXUAL SECUNDARIO.	56
INTRODUCCIÓN	56
Alometría	56
Alometría y taxonomía	59
Estudio de la Alometría y las variaciones intraespecíficas	61
Alometría en el cazón <i>G. galeus</i>	65
MATERIALES Y MÉTODOS	68
RESULTADOS	71
CAPÍTULO III: EXPLORACIÓN DEL DIMORFISMO SEXUAL SECUNDARIO EN EL ANCHO DE LA BOCA DEL TIBURÓN <i>GALEORHINUS GALEUS</i>.	100
INTRODUCCIÓN	100
MATERIALES Y MÉTODOS	103
RESULTADOS	106
CAPÍTULO IV: BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CAZÓN <i>GALEORHINUS GALEUS</i> EN EL SUR DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES.	111
INTRODUCCIÓN	111
Modos de reproducción en elasmobranquios	111
Modelos de madurez sexual en elasmobranquios	121
Fertilidad, fecundidad y esfuerzo reproductivo en elasmobranquios	124
Ciclos reproductivos y sincronía reproductiva en elasmobranquios	126
Agregaciones reproductivas y áreas de cría	129
Escalas de madurez sexual en elasmobranquios	132

Antecedentes de la biología de <i>G. galeus</i>	134
MATERIALES Y MÉTODOS	145
Toma de datos biológicos de <i>G. galeus</i>	145
Análisis estadístico de datos biológicos de <i>G. galeus</i>	147
RESULTADOS	150
Descripción del sistema reproductor de <i>G. galeus</i>	150
Madurez sexual en <i>G. galeus</i> : machos	155
Madurez sexual en <i>G. galeus</i> : hembras	157
Reproducción de <i>G. galeus</i>	159
CAPÍTULO V: EXPLOTACIÓN COMERCIAL DEL CAZÓN <i>GALEORHINUS GALEUS</i> Y COLAPSO PESQUERO DE LA PESQUERÍA DE PUERTO QUEQUÉN.	166
INTRODUCCIÓN	166
Contexto mundial y participación Argentina en la pesca de condriictios	166
Los condriictios como recurso pesquero en la Argentina	168
La explotación de <i>Galeorhinus galeus</i>	170
MATERIALES Y MÉTODOS	178
RESULTADOS	180
CAPÍTULO VI: COMPOSICIÓN Y DISPOSICIÓN ESPACIAL DE LA FAUNA ACOMPAÑANTE EN LA PESQUERÍA DEL CAZÓN EN EL ÁREA DE PUERTO QUEQUÉN.	187
INTRODUCCIÓN	187
Artes de pesca	187
Fauna acompañante, captura incidental y especies objetivo	190
Asociaciones de especies y pesca	194
Flotas pesqueras y diseños de muestreo: compromiso incómodo	195
MATERIALES Y MÉTODOS	198
RESULTADOS	201
CAPÍTULO VII: ¿POR QUÉ ALGUNOS PESCADORES PESCAN MÁS QUE OTROS? LA PESCA DE ENMALLE DE FONDO DEL CAZÓN <i>GALEORHINUS GALEUS</i> EN PUERTO QUEQUÉN, ARGENTINA	210
INTRODUCCIÓN	210
Estado de situación de la pesquería del cazón	213
MATERIALES Y MÉTODOS	217
Análisis de los datos	217
RESULTADOS	220
DISCUSIÓN	230
BIOLOGÍA	230
PESQUERÍA	244
CONCLUSIONES	250
BIBLIOGRAFÍA	253

El cazón o tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Argentina.

RESUMEN

La presente tesis doctoral está basada en muestreos realizados entre 1990 a 1997 en una pesquería dirigida al cazón, *Galeorhinus galeus*, que operó desde Puerto Quequén (Provincia de Buenos Aires), y se analizaron para dicha especie:

1. la variación ontogenética de la masa;
2. la alometría y la variación morfológica intraespecífica;
3. el dimorfismo sexual secundario en el ancho de la boca;
4. la biología reproductiva en el área entre los años 1990 a 1997.

Asimismo, para la pesquería se analizó:

5. la evolución histórica;
6. la composición, estratificación y disposición espacial de la fauna acompañante;
7. el patrón comportamental de la flota pesquera.

Resultados: se encontraron diferencias significativas entre sexos en la relación longitud total-masa; se caracterizó morfológicamente la especie por primera vez para el Atlántico Sudoccidental; las hembras alcanzan mayor ancho de boca relativa que los machos; los machos maduran sexualmente al alcanzar el 75 % de la talla mayor conocida para la población y las hembras al alcanzar el 79 % de la misma. La fecundidad aumentó con el tamaño de la madre; la relación genérica de la prole no difirió de 1:1. Se documentó el colapso de la pesquería en 1997, y se constató un comportamiento errático de la captura por unidad de esfuerzo en el período 1990-1996, el que no es imputable a cambios en la abundancia relativa de la especie en la zona. Se demuestra que la flota pesquera de Puerto Quequén comprendía dos pesquerías diferentes: una dirigida a *G. galeus* y otra dirigida a tiburones (*G. galeus*, *Squatina spp.*, *N. cepedianus*, *M. schmitti*) y variado costero en general. Se constató tanto una diferencia en la forma de operar de la flota a diferentes niveles de esfuerzo, como así también, el fenómeno de competencia por interferencia entre épocas de menor y mayor número de barcos en operación.

Palabras clave: Chondrichthyes; morfometría; dimorfismo sexual; reproducción; pesquería de tiburones; desembarcos; CPUE; captura incidental; comportamiento de pesca.

**The tope or vitamin shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces
Elasmobranchii: triakidae) in Argentina.**

ABSTRACT

This Doctoral Thesis is based on samplings taken between 1990 and 1997 on a fishery that operated at Puerto Quequén (Buenos Aires) targeting the tope *Galeorhinus galeus*. The following features of the species were analysed:

1. ontogenetic variation in mass;
2. allometry and intraspecific variation in morphology;
3. secondary sexual dimorphism in the mouth width;
4. reproductive biology in the area between 1990–1997.

Also, in the fishery the following topics were analysed:

5. historical evolution of the fishery;
6. composition, stratification and spatial distribution of bycatch;
7. behavioural pattern of the fishing fleet.

Results: significant difference between sexes in the total length–mass relationship was found; a morphological characterization of the species was made for the first time for the Southwest Atlantic; females attain larger relative mouth width than males; males mature at 75% of the largest size known for the local population, whereas females achieve sexual maturity at 79% of the known maximum length. Fecundity increased with the size of the mother; the sex ratio of the offspring did not differ from 1:1. The collapse of the fishery was documented at around 1997, and an erratic behaviour was observed in the catch per unit effort, which was not attributable to changes in the relative abundance of the species in the area. The Thesis also shows that the fishing fleet of Puerto Quequén was involved in two different fisheries: one directed to *G. galeus*, and other targeting sharks (*G. galeus*, *Squatina spp*, *N. cepedianus*, *M. schmitti*) and various coast fishes in general. It was found a difference in the operation method of the fleet at different level of effort and the phenomenon of interference competition at high number of vessels in operation.

Keywords: Chondrichthyes; morphometry; sexual dimorphism; reproduction; shark fishery; landings; CPUE; bycatch; fishing behaviour.

AGRADECIMIENTOS

En el largo camino que lleva desde mi primer viaje de campaña a muestrear delfines en Puerto Quequén durante noviembre de 1990 –viajando a bordo de un Fiat 128, y durante el cual me aseguraron que existía una temática de estudio interesante de iniciar en dicho puerto–, hasta los últimos trabajos de marcado en Bahía Anegada, en diciembre del pasado año, un sinnúmero de personas han aportado su granito de arena para que el manuscrito de esta Tesis llegue a buen puerto.

La memoria suele ser una herramienta pobre cuando se la exige, y en el caso particular del autor del presente estudio, es pésima. Por el motivo aducido, mi agradecimiento será en general para muchísima gente que ha colaborado de alguna u otra manera, y de los cuales no doy nombres –ya que de muchos me acuerdo y de otros tantos quizás los escribiría erróneamente–: compañeros de estudio, colegas, tesistas, alumnos pasantes, amigos, parientes, parientes de amigos y colegas, pescadores, armadores de barcos, fileteros, empresarios de frigoríficos, personal de la Prefectura Naval Argentina, personal de la Armada Argentina y personal técnico y administrativo y de maestranza del Museo Argentino de Ciencias Naturales “B. Rivavadavia” (MACN).

Y en particular para algunos pocos sin los cuales no hubiese llegado hasta este momento de escribir estos agradecimientos: entre ellos, a mi madre Clelia Miryam Garbulsky, quien tanto me apoyó en todo lo que emprendí; a mi padre José Carlos, de quién aprendí que existía algo llamado “honestidad intelectual”; a mi amada compañera Gabriela Samela, quien me acompaña en el camino de la vida, y a mis hijas Julieta Mora y Clara Elena, que me dan aire día a día.

También, quiero agradecer a algunas personas que hicieron mucho para que esta tesis vea la luz: a mi director, Dr. Atila E. Gosztonyi, quien me ha soportado de mil maneras todos estos años; a mi consejera de estudios, Dra. Verónica Ivanov, quien me ha alentado a seguir; a los señores Directores del MACN, Dres. José María Gallardo, Edgardo J. Romero y Pablo Tubaro, quienes alentaron a que la línea de trabajo en tiburones se consolidara dentro del MACN; a los Dres. Gabriela Piacentino y Norberto Bellisio, quienes me abrieron las puertas de la División Ictiología del MACN; a mi “equipo duro de trabajo” Leandro Luis Tamini y Jorge Eduardo Perez Comesaña (sin tilde en la e), quienes mucho aportaron a los datos que se analizan en este trabajo; a la señora Pascualina Ernestina Genoveva Leonardis de Teruggi (a quien conocemos por Bocha) y a su hija Alejandra Teruggi, quienes me dieron asilo en la Estación Hidrobiológica de

Puerto Quequén, bajo la atenta mirada del estimado Dr. Enrique Balech; a aquellos en quienes delegué responsabilidades para poder dedicarme a escribir, Dr. Esteban Barreira Oro, Prof. Ricardo Ferriz, Prof. Gustavo Carrizo y Lic. Juan Iwaszkiw.

Finalmente, a quien me llevara a Puerto Quequén por primera vez en ese Fiat 128, y me mostrara cientos de tiburones estibados en el puerto, Lic. Javier Corcuera; y a la memoria del “gordo” Marcelo García, por quien conocí Bahía San Blás, el “Paraíso de los tiburones”.

José Mármol, 2 de febrero de 2015

PREFACIO

El presente estudio trata sobre un pez, del grupo de los cartilaginosos, de tamaño moderado, y que frecuenta las aguas costeras de la Argentina. Comúnmente se lo conoce bajo el nombre de **cazón**, **tiburón vitamínico**, o **tiburón trompa de cristal** y se lo clasifica dentro de los peces **elasmobranquios** (**elasma** del griego ἐλασμός: **lámina**).

Se abordarán algunos temas relacionados con la metodología de investigación de los elasmobranquios en general y otros como la biología y pesquería del cazón en una localidad portuaria y pesquera del sur de la Provincia de Buenos Aires.

Se comienza con una **Introducción general**, en la que se caracteriza a los peces elasmobranquios, y se ubica a la especie en estudio dentro del grupo de animales conocidos como Cordados. Asimismo, se dan noticias sobre su descripción original, la localidad tipo, los nombres vulgares, los sinónimos y otros nombres científicos históricamente usados. A continuación, se presenta la distribución mundial de este tiburón, sus características distintivas, así como el rango taxonómico y el estatus de sus poblaciones. Luego, se presentan los antecedentes del estudio de la especie en el Atlántico Sudoccidental, así como una breve síntesis de aspectos histórico-pesqueros para la misma área. Concluye la **Introducción general** con una presentación del área de estudio –área de operación de la flota costera con asiento en Puerto Quequén–, y una caracterización física y oceanográfica de la misma, y se mencionan los períodos durante los cuales se realizó el trabajo de campo.

Una vez introducida la temática general del estudio, se procedió a trabajar acotando cada uno de los temas específicos relacionados con la especie a siete **capítulos**, estructurados a la manera de una publicación científica. En cada capítulo se **desplegó una temática** particular del estudio, y se trabajó de modo que cada uno contara con una **Introducción**, donde se presentaron los **antecedentes** generales de la temática del capítulo, y los particulares para la especie, y se bosquejaron los **objetivos** perseguidos en el mismo, planteando las **hipótesis singulares** y/o **empíricas** para cada tema, y las **predicciones** derivadas, para cada una de las cuales se desarrolló una metodología de prueba –sección de **Materiales y Métodos** del capítulo–, que finalmente fue ejecutada para el conjunto de datos disponibles en la sección de los **Resultados**. Se decidió trabajar la **Discusión y Conclusiones** de cada capítulo de manera agrupada en una única sección final.

El **Primer Capítulo** trata sobre la relación de **masa-longitud** para el cazón, haciendo una revisión somera de la fundamentación teórica del estudio de dicha relación, y de las metodologías que se aplican para su investigación, y finalmente se la analiza para el cazón en función de su variabilidad entre sexos y estadios reproductivos.

En el **Segundo Capítulo** se abordan los problemas metodológicos derivados de la presencia de **alometría** en las medidas morfológicas en los peces en general, y las **variaciones morfométricas intraespecíficas** y el **dimorfismo sexual secundario** en el cazón. Se trabajó a partir de las muestras obtenidas de 11 machos y 13 hembras de *G. galeus*, con la cautela del caso. Es un capítulo riesgoso para una Tesis Doctoral, ya que implica asumir el costo de hacer un trabajo que posiblemente no sea serio en sus resultados, sea nulo en sus conclusiones, y puede ser interpretado como un mero ejercicio intelectual. Sin embargo, debido a la escasez de información morfológica para la especie en el ASO, por una parte, y por otra a los

pocos trabajos que intentan identificar variables características por sexo mediante técnicas de análisis multivariado de datos morfométricos en tiburones, se consideró asumir el riesgo y realizar el análisis.

El **Tercer Capítulo** aborda más específicamente el caso del **dimorfismo sexual secundario** en la variable **ancho bucal** para ésta y otras especies relativamente cercanas filogenéticamente.

En el **Cuarto Capítulo** se tratan los **aspectos reproductivos** de los tiburones en general, y se estudia la **reproducción del cazón** en el área de estudio en particular.

En el **Quinto Capítulo** se acomete el estudio de la **explotación comercial** de los **tiburones** en general **en la Argentina**, y del cazón en particular, así como el **colapso pesquero** de la última pesquería dirigida a tiburones de la Argentina.

El **Sexto Capítulo** estudia la **diversidad de la fauna acompañante** en la pesquería del cazón, su **explotación comercial**, y las derivaciones que dicha explotación plantea acerca de la **caracterización de una pesquería dirigida**.

Finalmente, en el **Capítulo Séptimo** se investigan en la pesquería del cazón las probables causas que llevan a que **algunos pescadores pesquen más que otros**, analizando si el **rendimiento pesquero (CPUE)** sigue una **Distribución Libre Ideal**, y si, por otra parte, existen diferentes **niveles de esfuerzo pesquero** durante la temporada, y si finalmente se pueden detectar indicios de **competencia por interferencia** en la flota pesquera dirigida al cazón.

En el último capítulo titulado **Discusión y Conclusiones**, se abordan y discuten de manera **holística**, los principales **hallazgos** de cada capítulo; se cierra el trabajo con las **conclusiones**.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Es debida a Aristóteles la primera clasificación que tuvo en cuenta caracteres que hasta hoy distinguen a los elasmobranquios del resto de los peces:

“Y de esos peces que están provistos de branquias, algunos cuentan con revestimientos de este órgano, mientras que todos los selacios tienen el órgano sin protección por una cubierta. Y esos peces que tienen revestimientos llevan en todos los casos sus branquias colocadas de lado; mientras que, entre selacios, los amplios tienen las agallas hacia abajo en el vientre, como el torpedo y la raya, mientras que los alargados tienen el órgano colocado de lado, como es en el caso del perro-pescado”¹.

El *taxon* Elasmobranquios (Superordenes: Selachimorpha y Batoidea) está comprendido dentro de un antiguo linaje de peces con esqueleto cartilaginoso conocido como **condrictios** (Clase Chondrichthyes), cuyo origen monofilético es en la actualidad bastante aceptado, y que han sido definidos “dudosamente” como gnatostomados que han perdido los caracteres de peces osteíctios (Maisey 1986).

De acuerdo al ordenamiento propuesto por Maisey (1986), se puede entender por condrictios a los peces que presentan los siguientes caracteres en común: 1) tejido endoesquelético “pericondrial” formado por hidroxipatita prismática (tesela); 2) escamas con canales; 3) presencia de órganos copuladores pares (mioxopterigios o cláspers) en las aletas pélvicas de los machos; 4) basibranquiales medios fusionados y dirigidos hacia atrás; 5) aleta(s) dorsal(es) con cartílago basal; 6) todos los radios premetapterigiales de la aleta pectoral articulados con

¹ Aristóteles, *Historia animalium* 501a. **The Complete Works of Aristotle:** The Revised Oxford Translation, One-Volume Digital Edition (Google eBook). Princeton University Press, Sep 21, 2014 - 2510 pages. [Traducción del autor].

los basales (más de un radial por basal); 7) basipterigios pélvicos articulados con los radiales, aunque los más anteriores con pocos radiales; 8) paragánglios suprarrenales metaméricos; 9) glándulas nidamentales que secretan cápsulas de huevo córneas; 10) unión múltiple de radiales pectorales; 11) seno cardíaco medio anterior formado entre las venas cardinales anteriores y posteriores; 12) laberinto abierto externamente a través del conducto endolinfático; 13) mesoadenohipófisis con lóbulo ventral separado del cuerpo principal de la pituitaria.

Sobre el primer carácter mencionado, Maisey (1984) afirma que:

"Chondrichthyan monophyly is established on the basis of several apomorphic characters, of which the most convincing is the presence of a mineralized layer of prismatic perichondral tissue of a unique type. [...] The presence of prismatic tissue ("tesserae"; Applegate, 1967) seems to offer one of the strongest chondrichthyan synapomorphies, since this tissue has not been found in fossil or Recent agnathans, placoderms, acanthodians or osteichthyans".

Como queda en evidencia, este tipo de tejido es el carácter más fuerte encontrado hasta la actualidad para definir a los peces cartilagosos, y hasta el presente en los animales vertebrados, el tipo de tejido “pericondrial” formado por hidroxapatita prismática (tesela) sólo se lo ha encontrado en los condriictios (Maisey, 2012).

Sin embargo aún queda por develar a qué se refería Applegate (1967) con el término de *tesserae*. Según Dean y Summers (2006), en los peces de esqueleto cartilaginoso (condriictios) se pueden distinguir tres modos micro-estructurales de calcificación del cartílago:

Calcificación areolar: tejido densamente calcificado que se produce en el centro del cuerpo vertebral de la mayoría de los peces cartilagosos, formando lo que se ha llamado el “doble cono” del cuerpo vertebral; esta forma de mineralización se establece en anillos concéntricos y ha sido utilizado con éxito para datar edad en peces cartilagosos;

Calcificación prismática: siempre asociada al tejido pericondral y es de naturaleza tan densa como para que refracte la luz especularmente;

Calcificación globular: comprende un tejido moderadamente bien mineralizado formado por fusión de esférulas de hidroxipatita.

Pasando al nivel de la **meso-estructura** Dean *et al.* (2006) describen que los tipos de calcificación micro-estructurales prismática y globular co-ocurren para formar un tejido cartilaginoso denominado *tesserae* –que traducimos como **teselas** (cada una de las piezas con que se forma un mosaico)–, donde ambos forman un mosaico continuo entre el pericondrio y el núcleo no calcificado de la mayoría de los elementos endoesqueléticos. La disposición de estas teselas parece ser funcionalmente importante para otorgar rigidez al esqueleto y, por ejemplo, presenta varias capas en las esquinas de las mandíbulas en grandes tiburones y en todo el núcleo de las mandíbulas en especies con alta exigencia mecánica en los modos de alimentación (Dean *et al.*, 2006).

Desde un punto de vista sistemático, la referida Clase Chondrichthyes o Chondrichthyes agrupa a dos *taxa* de peces: la Subclase Holocéfalos u Holocephali –quimeras– y la Subclase Elasmobranquios o Elasmobranchii –tiburones y ra-

yas-, con el grupo sobreviviente subcohorte Neoselachii o tiburones modernos que incluyen a todas las especies vivientes en la actualidad.

Hasta este nivel taxonómico existe cierto consenso en la relaciones entre los *taxa* nombrados, aunque en los últimos 20 años ha estado en discusión cuáles serían los *taxa* de mayor nivel jerárquico en los que se podría agrupar a los actuales Elasmobranquios.

Según Compagno (2002), existe un concepto tradicional en la literatura taxonómica que divide a los Neoselachii en **tiburones** (Selachii o Pleurotremata), y **rayas** o **batoideos** (Batoidea o Hypotremata). Sin embargo, las más recientes clasificaciones cladísticas sitúan a los batoideos como un orden Rajiformes dentro de los tiburones escualomorfos (superorden Squalomorpii), y como grupo hermano de los tiburones sierra (orden Pristiophoriformes; Fig. 1). Con este enfoque, los batoideos serían tiburones muy modificados, muy diversos, y extremadamente exitosos, y que superan en número de especies a todos los demás peces cartilagosos.

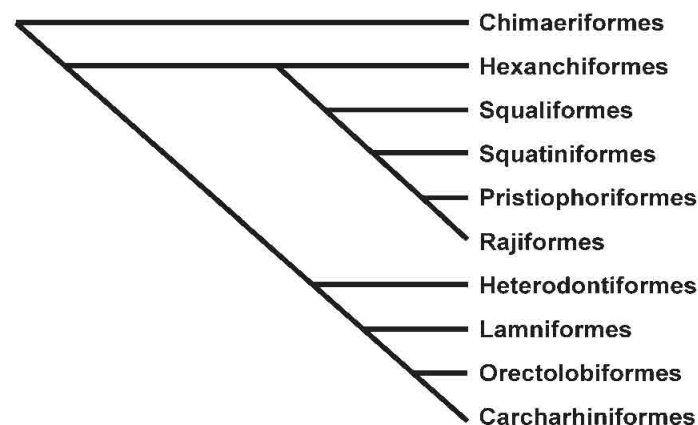


Figura 1. Cladograma que muestra las interrelaciones de los órdenes de peces cartilagosos actuales. Tomado de Compagno (2002).

El **cazón** o **tiburón vitamínico**, objeto de esta tesis, quedaría entonces comprendido dentro del siguiente esquema taxonómico (con adaptación a Carvalho, 1996 y Compagno, 1988):

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

(Superclase Pisces)

Clase Chondrichthyes

Subclase Elasmobranchii

(Superorden Selachimorpha)

Orden Carcharhiniformes

Familia Triakidae Gray, 1851

Subfamilia Galeorhininae Gill, 1862

Tribu Galeorhinini Gill, 1862

Género *Galeorhinus* Blainville 1816

G. galeus (Linnaeus, 1758) (Fig. 2)

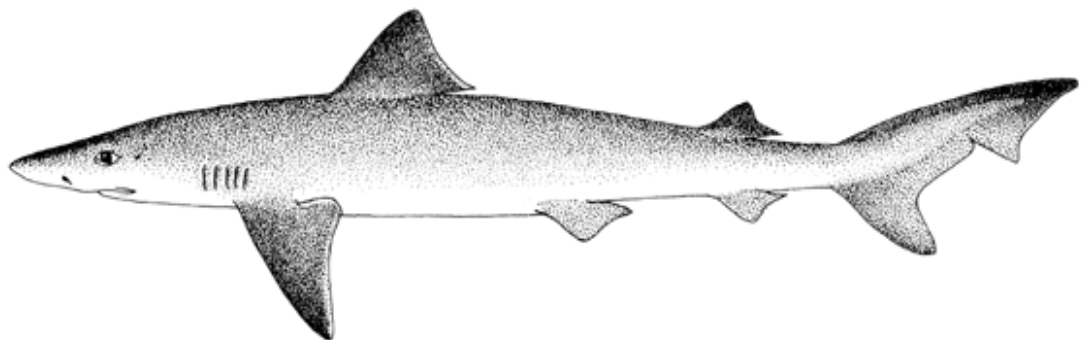


Figura 2. *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758). (Fuente: FAO).

Si bien el origen monofilético de la Tribu Galeorhinini ha recibido un soporte unánime y robusto a partir del análisis de secuencias de ADN (López *et al.*, 2006), el compartir el mismo clado con otro género monoespecífico (*Hypogaleus*) crea cierto estupor, ya que dicha Tribu incluiría a dos especies de tiburón con diferentes modos reproductivos, con la particularidad de que existiría una reversión en el modo reproductivo para *Galeorhinus*, como veremos más adelante (Capítulo IV).

Descripción original

Squalus galeus Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1: 234. Holotipo: desconocido.

Localidad tipo

"Habitat in Oceano Europae".

Nombres vulgares

Afrikaans: *Vaalhaai*.

Alemán: *Hundshai*.

Chino: 翅鯊 (*Chi Sha*).

Español: cazón, tiburón vitamínico, tiburón trompa de cristal.

Francés: *Milandre, pallooun, touille, gat, requin-hâ*.

Inglés: *Tope; Toper; Penny dog; Miller's dog; Blue dog; Rig; School shark; Soupfin shark; Oil shark*.

Italiano: *canesca, galeo*.

Japonés: *ikokueirakubuka*.

Portugués: *cação, dentado, perna de moça* (Portugal). *Cação, bico do cristal* (Brasil).

Sinónimos

? Galeos Aristotle Historia Animalium

Galeus canis Rondelet 1554

Canis galeus Salviani 1554

Squalus sp. 9 Artedi 1738

Squalus galeus Linné 1758 t/l; *Oceano Europaeo*

Tope Brookes 1763

Milandre Duhamel 1769–82

¿ *Squalus rhinophanes* Petit & Lesueur en Peron 1807

Galeus vulgaris Fleming 1828 t/l; Islas Británicas

Galeus canis Bonaparte, 1834 t/l; Italia (no *Squalus canis* Mitchell, 1815 = *Mustelus canis*)

Galeus nilssoni Bonaparte 1846 t/l; “Northern Ocean”

Galeus communis Owen 1853

Galeus linnei Malm 1877 t/l; Goteberg, Suecia

Galeus australis Macleay 1881 t/l; Port Jackson, N.S.W., Australia

Galeus zyopterus Jordan & Gilbert 1883 t/l; San Pedro, California

Galeus chilensis Pérez-Canto 1886 t/l; Chile

Galeus molinae Philippi 1887 t/l; Valparaiso, Chile

Carcharhinus cyrano Whitley 1930 t/l; N.S.W., Australia

Galeorhinus vitaminicus De Buen 1950 t/l; I. De Lobos , Uruguay

Otros nombres científicos recientemente usados

Galeorhinus australis (Macleay, 1881) (Olsen, 1984); *Galeorhinus zyopterus* (Jordan y Gilbert, 1883) (Pequeño, 1977); *Galeorhinus chilensis* (Pérez Canto, 1886) (Bahamonde y Pequeño, 1975); *Galeorhinus vitaminicus* (De Buen, 1950) (Menni *et al.*, 1984).



Figura 3. Distribución del *Galeorhinus galeus*. (Fuente: FAO).

Distribución

En la guía de tiburones de FAO, Compagno (1984) alude al tiburón *G. galeus* como de distribución cosmopolita (Fig. 3), dando la siguiente distribución:

En el Atlántico Sudoccidental: sur de Brasil hasta el sur de Argentina (Patagonia). Atlántico Oriental: Islandia, Noruega, Islas Faeroe, Islas Británicas hasta el Mediterráneo y Senegal, ? Costa de Marfil, ? Nigeria, ? Gabon a Zaire, Namibia a Sudáfrica. Océano Índico Occidental: Sudáfrica. Océano Pacífico Sudoccidental: Australia (Oeste y Sud Australia, Victoria, Tasmania, Nueva Gales del Sur, sur de Queensland), Islas Lord Howe, Islas Chatham,

Nueva Zelanda. ? Pacífico Central: Islas Laysan. Pacífico Oriental: Columbia Británica a Baja California Sur, Golfo de California; Perú y Chile.

Por otra parte, Cousseau y Perrotta (2000) dan una distribución más precisa para *G. galeus* en el Atlántico Sudoccidental (ASO), ubicándola sobre la plataforma continental desde las costas de Rio Grande do Sul (28° S, Brasil) hasta el Golfo San Jorge (47° S, Patagonia). En la presente tesis notablemente se amplía dicho rango de distribución meridional para la especie en el ASO en base a 3 ejemplares hembras (125, 128, y 130 cm de longitud total [L_T])², capturados el 7 de enero de 2008 en la playa *Los Instalados* (49° 23' 15'' S - 67° 39' 14'' O, Península de San Julián, Santa Cruz). Posteriormente, el 3 de febrero de 2008, el señor Rubén Ricci capturó un ejemplar hembra de 117 cm de L_T (Fig. 4), marcado y devuelto al mar vivo con marca tipo *spaghetti* MACN-1801. También en la misma playa, el 27 de enero de 2013 se volvió a capturar un ejemplar hembra de 113 cm de L_T .



Figura 4. Pesca deportiva de cazón en la playa *Los Instalados* de Península San Julián, Provincia de Santa Cruz. Ejemplar hembra de 117 cm de L_T marcado y devuelto vivo. (Foto: G. Chiaramonte).

² Paula Cedrola, comunicación personal.

Características distintivas

El cazón es un tiburón de aguas templadas, principalmente costero y asociado al fondo, aunque puede encontrarse en toda la columna de agua, y ocasionalmente en áreas pelágicas. Moderadamente delgado, y de coloración gris-cobrizo, de cola heterocerca, con el lóbulo superior mucho más largo que el inferior, la segunda aleta dorsal mucho más baja que la primera; con dientes subtriangulares, con una cúspide mayor oblicua y cúspides menores laterales (Last y Stevens, 1994).

Rango taxonómico de *G. galeus* y sus poblaciones

En los comentarios acerca del género *Galeorhinus* Blainville, 1816, Compagno (1984) incluye todas las especies nominales bajo el epíteto *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758). Debido a la gran dispersión de las poblaciones, este autor sugirió que se debería subdividir *G. galeus* en subespecies; pero hasta el momento no se ha puesto a prueba si la distancia génica alcanza para llevar a ciertas poblaciones de *Galeorhinus* al nivel de subespecie, ni se han hecho estudios morfológicos comparativos con el mismo fin. Recientemente, Chabot y Allen (2009) trabajaron con muestras tomadas en 6 localidades dispersas en el globo (vg Australia, América del Norte, Sudáfrica, América del Sur (Argentina y Perú), y Gran Bretaña), analizando la región control de ADN mitocondrial para evaluar el flujo de genes entre poblaciones de *G. galeus*. Sus resultados sugieren un gran aislamiento poblacional y un bajo o ningún flujo génico entre poblaciones. Con el mismo tipo de estudio, Hernández Muñoz (2013) llegó a conclusiones parecidas respecto a la situación de aislamiento entre la población de Australasia

(Nueva Zelanda y Australia) y la del Pacífico Sudoriental en las costas de Chile. Pero en ninguno de los dos casos se sugiere llevar dichas poblaciones al estatus de subespecies.

La especie en el Atlántico Sudoccidental

En América del Sur, una de las especies nominales es *G. vitaminicus* de Buen, 1950, nombre que ha sido utilizado por López (1954), Angelescu (c 1954), Ringuelet (1958), Angelescu y Boschi (1959), Angelescu (1960), Gneri y Nani (1960), Ringuelet y Aramburu (1960), Cordini (1963), López (1963), López (1964), Nani (1964), Boschi y Mistakidis (1964), López (1965), Castellanos (1967), Cervigon y Cousseau (1971), Sadowsky y Menni (1974), Gosztonyi y Menni (1978), Bellisio *et al.* (1979), Menni y López (1979), Menni y Gosztonyi (1982), Menni *et al.* (1984) y Menni (1985).

Anteriormente, Berg (1895) lo había denominado *G. galeus* (L.) Blainville, mientras que Lahille (1928) lo denominó *Galeus canis* Rondelet, 1554 Bonaparte, 1841, al igual que Marini (1929), y Pozzi y Bordale (1935).

En sus estudios sobre el tiburón vitamínico, Siccardi (1950) lo denomina *G. galeus* con ciertas reservas. Es finalmente Sadowsky (1977), quien en una escueta comunicación, pasa *G. vitaminicus* de Buen, 1950 a sinonimia de *G. galeus* (Linnaeus, 1758). Basándose en esta última referencia lo citan Menni (1986), Cousseau y Denegri (1997), Chiaramonte (1998a), Cousseau y Perrota (2000), Elías *et al.* (2004) y Lucífora *et al.* (2004), entre otros. En las costas de la Argentina se lo conoce con los nombres comunes de **cazón**, **tiburón vitamínico** o **tiburón trompa de cristal**.

La pesca de *G. galeus* en el Atlántico Sudoccidental

Debido a factores zoogeográficos, así como demográficos, las pesquerías tradicionales en la Argentina se localizaron en la zona central y sur de la Provincia de Buenos Aires, y el norte de la Patagonia: Mar del Plata, Puerto Quequén, Bahía Blanca, Carmen de Patagones, y Rawson. En la década entre 1943 y 1952 esos puertos pesqueros jugaron un papel predominante en la explotación comercial del cazón *G. galeus*, y durante este periodo se desembarcaron 44.397 toneladas de cazón (el 90 % entre 1944 y 1949 según López, 1954 *fide* Mateo, 2006). De sur a norte, las principales localidades pesqueras (con sus respectivos desembarques) a principios de la década de los '50 eran Rawson (6.501 t), Carmen de Patagones (5.846 t), Puerto Quequén (5.862 t) y Mar del Plata (17.497 t). También tenían cierta importancia Pto. Madryn (1.919 t) y Bahía Blanca (2.342 t) (López, 1954 *fide* Mateo, 2006).

Según Cordini (1963), en 1955 y 1956 Rawson producía el 24 % del total de la producción pesquera argentina de tiburones (salado y aceite). Entre 1957 y 1960, los puertos del norte, especialmente Mar del Plata y Puerto Quequén, incrementaron su importancia en el desembarque de tiburones. Hacia mediados de la década de los '60, Nani y González Alberdi (1966) concluían que la mitad de los desembarques destinados a la harina de pescado de la flota costera del área de Mar del Plata estaba integrada por condricios, y expresaban su preocupación acerca del futuro de los stocks comprendidos.

Estado de conservación de la especie en el Atlántico Sudoccidental

Si bien a nivel global la Lista Roja (2007) de la UICN evaluó la especie como Vu (Vulnerable), la población de ASO ha sido clasificada como CR (en Peligro Crítico) (Chiaramonte y Di Giácomo, 2008; Walker *et al.*, 2012).

El área de estudio

El estudio se realizó en el área de operaciones de la flota pesquera de Puerto Quequén ($38^{\circ} 38' S - 58^{\circ} 51' O$; Fig. 5) ubicada en una zona costera del Océano Atlántico Sudoccidental (ASO), cuya línea de costa sigue una orientación NE-SO, lo cual imprime ciertas características locales a la corriente predominante, la corriente Costera Patagónica, que desplazándose mayormente en sentido S-N, se desvía hacia el este en la zona.



Figura 5. Ubicación del área de estudio.

El área de pesca de la flota comercial coincide con el frente estuarial templado caracterizado por Acha *et al.*, (2004), y está ubicada en el límite norte del Estuario de El Rincón (Fig. 1B en Acha *et al.* 2004). Frente a esta área costera y sobre el

talud, se ubica la **Zona de Confluencia** entre la **Corriente de Brasil** (cálida) y la **Corriente de Malvinas** (fría), la que genera intensos gradientes térmicos y salinos que resultan en la formación de **frentes** altamente productivos (Fig. 6).

Hasta la isobata de 50 m la zona costera frente a Puerto Quequén se caracteriza por presentar principalmente fondos de arena y fango, a profundidades que no superan localmente los 60 m y amplitudes medias de marea en el orden del metro.

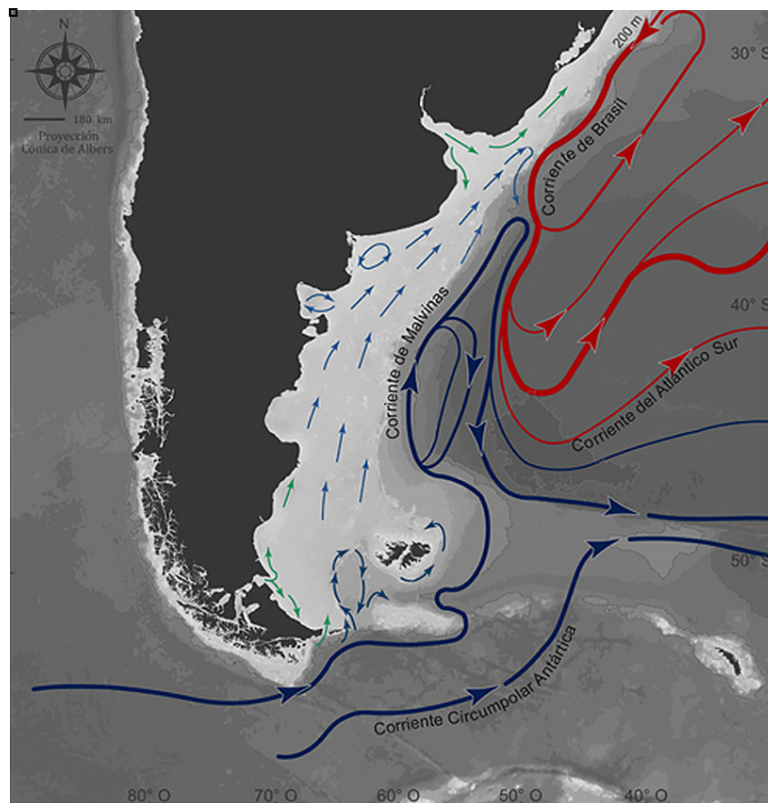


Figura 6. Mapa del Atlántico Sudoccidental (ASO) con la esquematización del movimiento de las principales corrientes oceánicas (adaptado de: Piola y Matano (2001). En: Falabella, V., Campagna, C., y Croxall, J. (Eds). 2009. Atlas del Mar Patagónico. Especies y Espacios. Wildlife Conservation Society y BirdLife International. <http://www.atlas-marpatagonico.org>).

El trabajo de campo se realizó en los siguientes períodos: noviembre de 1990; noviembre y diciembre de 1992; septiembre, octubre y noviembre de 1993; no-

viembre de 1994; noviembre de 1995; noviembre de 1996; noviembre de 1997. Sólo en la primera campaña de 1990 se pudo trabajar en el muestreo exhaustivo de los ejemplares. En años subsiguientes se trabajó a destajo (loc. adv. *Con empeño, sin descanso y aprisa para concluir pronto*³), ajustando la metodología a los ritmos y maneras de trabajo de las plantas procesadoras de pescado.

³ Diccionario de la Lengua Española. Real Academia Española.

CAPÍTULO I: RELACIONES MASA-LONGITUD PARA EL CAZÓN *GALEORHINUS GALEUS* EN EL SUR DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES.

INTRODUCCIÓN

Las relaciones de tamaño y factores de conversión de tamaño en peces tienen varias aplicaciones biológicas y se usan comúnmente en la ordenación pesquera (Prager *et al.*, 1995; Braccini, 2006). Las relaciones de tamaño, particularmente la relación **masa total-longitud total** (M_T-L_T), son comúnmente reportados en los estudios biológicos de los tiburones (entre otros Clark y von Schmidt, 1965; Stevens y McLoughlin, 1991; Castro, 1996; Verísimmo *et al.*, 2003; Campana *et al.*, 2009; Barria *et al.*, 2014). En muchos de estos estudios se ha investigado si hay diferencias entre sexos en estas relaciones y en algunos casos se encontraron y reportaron diferencias significativas (entre otros Walker, 2007; Capapé y Reynaud, 2011), mientras que en otros casos no se encontraron diferencias significativas (entre otros Capapé *et al.*, 2004; Braccini *et al.*, 2006).

El origen del estudio de las relaciones de tamaño en animales se remonta muy atrás en la historia. La ley conocida como **cuadrático-cúbica** es un principio matemático-geométrico aplicado en varios campos científicos y técnicos, que describe la relación entre volumen y área de un cuerpo a medida que aumenta o disminuye su forma o figura. Fue descrita por primera vez por el padre de la ciencia de occidente, Galileo Galilei, en 1638 en su libro *Discorsi e Dimostrazioni Matematiche, intorno a due nuove scienze*. Si bien Herbert Spencer en su *Principles of Biology* reformula la ley como “En los cuerpos de forma similar, las masas, y por lo tanto los pesos, varían como los cubos de las dimensiones” (sensu Froese, 2006), y Fulton (1904) la aplica al estudio de 5.675 especímenes de dieci-

nueve especies de peces del Mar del Norte, recién en los albores del siglo XX, la clásica obra de D'Arcy Wentworth Thompson (1917) "*On growth and form*" sentó las bases modernas definitivas de un marco teórico para el estudio de los cambios ontogenéticos en la morfología de los seres vivos. Para Steven Jay Gould (1966):

"Es en el Crecimiento y la Forma de D'Arcy Thompson [...] donde al principio [relación superficie-volumen] se le dio su mejor explicación. La noción de que los animales más pequeños tienen mayor superficie relativa constituye la base para la elucidación de Thompson de la forma protista por analogía a los modelos de tensión superficial".

Thompson (1917), inmerso en las concepciones del positivismo de la época –que tendrá su punto culmine en el positivismo lógico o neopositivismo del Circulo de Viena (*La visión científica del mundo*, 1929)–, presenta una metodología de estudio basada en la física y la matemática, con la cual se puede dar cuenta de algunos de los cambios sufridos por los cuerpos vivos a lo largo de su desarrollo. Así, Thompson afirma que:

"Debemos referir toda nuestra concepción de Forma a los términos de magnitud, y de dirección. Pues la forma de un objeto se define cuando sabemos su magnitud, real o relativa, en varias direcciones; y el Crecimiento implica los mismos conceptos de magnitud y dirección, relacionados con el concepto adicional, o «dimensión», de Tiempo. [...] De estos principios elementales se siguen muchísimas consecuencias, todas más o menos interesantes, y algunas de ellas de gran importancia. En primer lugar, aunque el crecimiento en longitud (permítasenos decirlo) y el crecimiento en volumen (que normalmente equivale a masa o peso) son partes de uno y el mismo proceso o fenómeno, el uno atrae nuestra atención por su aumento mucho más que el otro. Por ejemplo, un pez, al duplicar su longitud, multiplica su peso no menos de ocho veces; y duplica casi su peso al pasar de 4 pulgadas a 5 pulgadas."

En su estudio sobre el crecimiento Thompson sostiene que tanto la superficie como el volumen se pueden expresar de manera proporcional a la longitud ($S \propto L^2$ y $V \propto L^3$) o de la forma:

$$S = k L^2$$

y

$$V = k' L^3$$

donde k y k' son factores de proporción. El mismo autor afirma más adelante que:

“una determinación de k en la fórmula $W = k \times L^3$, nos permite convertir en cualquier momento una de las magnitudes en la otra, y (por decirlo así) pesar al animal con una vara de medir; esto, sin embargo, está siempre sujeto a la condición de que el animal no haya alterado en modo alguno su forma, ni su peso específico.”

De esta manera, Thompson da sustento al estudio del crecimiento en los peces, precisando que se debe prestar atención a las “alteraciones” que los mismos puedan sufrir durante su crecimiento:

“No es muy probable que debiera alterarse material o rápidamente su peso específico o densidad, pero, en tanto el crecimiento dure, los cambios de forma, aun cuando sea inapreciable a la vista, tienden a producirse y son probables. Ahora bien, pesar es una operación mucho más fácil y más precisa que medir; y las medidas que revelarían cambios ligeros y por lo demás imperceptibles en la forma de un pez –ligeras diferencias relativas entre longitud, anchura, y profundidad, por ejemplo– deberían ser, de hecho muy delicadas. Pero si podemos hacer determinaciones bastante precisas de la longitud, que es con mucho la dimensión lineal más fácil de medir, y establecer su relación con el peso, el valor de k , ya varíe o permanezca constante, nos dirá en el acto si ha habido o no ha habido una tendencia a la alteración de la forma general, o, en otras palabras, una diferencia en las velocidades de crecimiento en diferentes direcciones”.

En el período de tiempo que media entre la obra de Fulton (1904) y la de Thompson (1917) se desarrollaron diversos estudios en peces poniendo en práctica la Ley cuadrático-cúbica, gracias a los cuales quedó en evidencia que la realidad no se ajustaba totalmente a la teoría, por lo que se aplicaron diversos tratamientos a los datos y se generaron diversas hipótesis acerca del origen de dichos desajustes (véase un pormenorizado relato en Froese, 2006). Según este autor recién Weymouth (1922) es quien hace explícita la ecuación de la **relación Peso-Largo**, en la que se calculan dos parámetros: **la potencia (o pendiente**, generalmente cercana a 3) y el **índice ponderado k** . Lo que estaba en discusión era si los organismos cambiaban de forma al crecer –en palabras de Thompson, si existía “*una diferencia en las velocidades de crecimiento en diferentes direcciones*”–, o si por el contrario el crecimiento era proporcionado o isométrico –entendiéndose por isometría a una aplicación matemática entre dos espacios métricos que conserva las distancias entre los puntos–.

Ahora bien, los desajustes encontrados a la teoría confirmaban que los animales usualmente no presentan isometría, por lo que se hizo necesario el estudio de los patrones en los que se desvían de la misma –o alometría, que en palabras de Gould (1966) “*es el estudio del tamaño y sus consecuencias*”–. Finalmente, Huxley (1932) se dio cuenta de que los gráficos de dispersión de dos rasgos medidos en organismos en crecimiento a menudo siguen estrechamente una línea curva, y que esta relación llega a ser generalmente lineal si ambas mediciones se transforman en logaritmos. De esto, derivó su sencilla fórmula de **alometría** (Huxley, 1932; Huxley y Teissier, 1936):

$$y = a x^b$$

conocida como *ecuación alométrica*, que comprende dos términos numéricos importantes: el **coeficiente de proporcionalidad** a (el intercepto en la unidad) y el **exponente** b (la **pendiente de regresión**) (Schmidt-Nielsen, 1984).

Ahora bien, esta ecuación general de tipo potencial se puede aplicar a un sinnúmero de variables, generando relaciones entre ellas. Estas relaciones pueden ser entre el tamaño del cuerpo, las tasas fisiológicas, y los rasgos de historia de vida; relaciones de escalamiento entre las partes del cuerpo en la morfología; la relación **especie-área** en la biogeografía; etc. A su vez, dichas relaciones se han utilizado para probar la validez de teorías biológicas, para inferir las características de especies extintas, para evaluar el efecto de procesos evolutivos, y para predecir las consecuencias de la pérdida de hábitat en biodiversidad (Xiao *et al.* 2011).

Con el fin de modelar datos alométricos de la forma

$$y = a x^b$$

Huxley (1932) propuso utilizar una transformación logarítmica en base 10, que normalmente lleva a una ecuación lineal de los datos originales

$$\log(y) = \log(a) + b \log(x) + \varepsilon \quad \varepsilon \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2).$$

Esta ecuación se ha venido utilizando desde entonces para este tipo de análisis, ya que comparar pendientes y elevaciones de rectas ha sido mucho más fácil que hacerlo con ecuaciones no lineales. Sin embargo han surgido controversias

en años recientes y se ha hecho una revisión crítica del modelo (véase entre otros los trabajos de Packard, 2009, 2012, 2014a, 2014b; Packard y Boardman, 2008; Xiao *et al.*, 2011; y Ballantyne, 2013).

El método **alométrico** tradicional, que está en el corazón de los paradigmas de investigación en biología comparativa, prevé la transformación logarítmica de los datos de dos variables originales ajustando a una línea recta, y luego por la operación inversa, transformando la ecuación resultante para formar nuevamente una función de potencia en la escala aritmética. El método tiene la doble ventaja de que permite a los investigadores ajustar modelos estadísticos que describen el crecimiento multiplicativo mientras que simultáneamente abordan el carácter multiplicativo de la variación residual en variables de respuesta (heterocedasticidad). Sin embargo, los supuestos importantes del método tradicional rara vez son evaluados en la práctica. Cuando no se cumplen los supuestos, las funciones así ajustadas pueden no captar el patrón dominante en los datos originales y la forma incorrecta de error puede ser impuesta al modelo ajustado (Packard, 2014).

El método **log-transformado** asume que el error es aditivo y se distribuye normalmente en la escala logarítmica, mientras que el método de **regresión no lineal** asume que el error es aditivo y se distribuye normalmente en la escala aritmética. Para un mismo juego de datos, ambas suposiciones no pueden ser correctas. La violación de los supuestos estadísticos de error puede conducir a estimaciones puntuales sesgadas, así como a intervalos de confianza inexactos (Xiao *et al.*, 2011).

La estructura de residuos en los ajustes a la ecuación alométrica en escala aritmética por métodos no-lineales puede mostrar dos comportamientos:

- a) que el ajuste de los residuos presente distancias equivalentes tanto en valores pequeños como en los valores mayores medidos, lo cual indica que la estructura de residuos sigue una distribución aditiva normal;
- b) que el ajuste de los residuos presente la forma de campana acostada, con la parte más ancha de la campana en los valores mayores medidos, lo cual indica que la estructura de residuos sigue una distribución multiplicativa log-normal.

En la práctica, los parámetros de las relaciones **longitud-masa** se ajustan usando modelos que explican la estructura de error de los datos. Modelos con estructura de error multiplicativa son apropiados cuando la variabilidad en el crecimiento aumenta en función de la variable independiente, mientras que los modelos con estructura de error aditiva se recomiendan cuando la variabilidad en el crecimiento es constante en función de la variable independiente (Jennings *et al.*, 2001). Si la estructura de error es multiplicativa el modelo se ajustará al modelo lineal usando la transformación log-log de los datos originales, mientras que si la estructura del error es aditiva se ajustará al modelo no-lineal con cuadrados mínimos no-lineales (Quinn y Derisso, 1999; Xiao *et al.*, 2011).

Aplicada la ecuación alométrica al caso

$$Masa = a \times Largo\ Total^b$$

para dos grupos de peces, el primer término (*a*) referirá el tamaño necesario en cada grupo para alcanzar una masa determinada, mientras que el segundo (*b*) mostrará la tasa de cambio en la masa cuando varía el largo total. Lo más probable es que el primer término de una idea de cual grupo es de menor tamaño y cuál es más grande, mientras que el segundo término presente valores semejantes, cercanos a 3, describiendo el incremento cuasi-volumétrico por unidad de distancia.

En las publicaciones que informan sobre la biología de tiburones es común encontrar la ecuación $Masa = a \times Largo\ Total^b$, o una variante nominal de la misma. Estos estudios provienen de muestreos biológicos en los que se pudieron medir y pesar animales enteros; pero no siempre es posible tomar los datos requeridos, ya que este tipo de muestreo biológico presenta en la práctica algunas dificultades. Según Walker (2005) en "*Técnicas de manejo para las pesquerías de elasmobranquios*", la manera en que se desembarcan los productos de los tiburones y otros condriictios ocurren de muchas formas que incluyen al animal entero, o sólo la carcasa o sólo tejido o simplemente el producto procesado. La carcasa se puede desembarcar decapitada y eviscerada con piel y aletas, decapitada y eviscerada con la piel y las aletas separadas, o decapitada y eviscerada sin piel ni aletas. Los tejidos, partes del cuerpo o productos pueden desembarcarse en forma de filetes de carne, cabezas enteras, mandíbulas, cartílago de la cabeza, columna vertebral, cartílago en polvo, piel, aletas, hígados enteros, o aceite de hígado.

Esta amplia gama de formas de producto crea dificultades para identificar las especies o la medición de los ejemplares cuando son llevados a tierra. Esto da lugar a cierta ambigüedad en las estadísticas oficiales de desembarco. Aún más, el monitoreo de la composición por sexo de la captura no es posible si se eliminan las aletas pélvicas y gonopodios en machos. Por estas razones en muchas pesquerías el monitoreo de la composición de la frecuencia de tallas y, en algunos casos, el hacer cumplir los límites de tamaño, se hace incierto, ya que por lo general en las pesquerías que presentan estas problemáticas (por ejemplo, si se eliminan las aletas y la cola), la toma de datos implica la medición de una longitud parcial.

Para el tiburón *G. galeus* unos pocos trabajos han reportado sobre la relación entre la talla L_T y la masa. En la recopilación de información realizada por Olsen (1984) para *G. australis* (= *galeus*) de Australia y Nueva Zelanda, el autor afirma que las ecuaciones de la relación de longitud y peso muestran que no hay diferencias apreciables entre los sexos, aunque no presenta ninguna prueba estadística que soporte dicha afirmación. A una conclusión similar llegan Capapé *et al.* (2005), quienes no hallaron diferencias significativas en una muestra de 78 machos y 49 hembras del sur del Mediterráneo, trabajando con los datos log-transformados y ANCOVA. En un trabajo anterior para el Atlántico Sudoccidental frente al sur de Brasil, Peres y Vooren (1991) trabajaron sólo con peso eviscerado, y no pusieron a prueba si dichas relaciones diferían entre sexos.

Llegados a este punto donde se ha visto que los peces siguen una relación longitud-masa que se ajusta a la expresión $M = a L_T^b$, puede preguntarse si *G. galeus*

de aguas argentinas seguirá o no la ley de ganancia en masa proporcional al cubo de su longitud:

➤ *H*: *G. galeus* presenta una relación M - L_T que se ajusta a la expresión

$$M = a L_T^b$$

Si esta hipótesis es acertada, entonces la predicción es que se comprobará que el parámetro $b \cong 3$.

Para el presente trabajo se logró tomar una muestra de datos de M y L_T en animales enteros con los que se procedió a describir la muestra y verificar los objetivos de análisis, centrados en:

- a) poner a prueba los supuestos para un análisis de regresión alométrico;
- b) caracterizar la ganancia en masa de los distintos conjuntos de datos de *G. galeus* durante la ontogenia.
- c) comparar estadísticamente las curvas de regresión entre los distintos conjuntos de datos, a fin de caracterizar la ganancia en masa de la población de *G. galeus* en el área de Puerto Quequén durante la ontogenia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron en total 519 ejemplares de *G. galeus*, de los cuales 312 fueron machos y 207 fueron hembras los cuales fueron medidos y pesados. Estos ejemplares fueron obtenidos del desembarque comercial de la flota pesquera costera con asiento en Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires, proviniendo la gran mayoría de la pesquería de enmalle de fondo destinada al cazón, y sólo los ejemplares de tallas menores a 900 mm de L_T , fueron obtenidos de la pesquería multiespecífica de arrastre de fondo. Éstos últimos fueron colectados durante la última campaña en 1997, y se obtuvieron para poder completar con ejemplares de tallas pequeñas el conjunto de datos, y así, no introducir un mayor sesgo en las estimaciones de los parámetros de la regresión $M = a L_T^b$. Pero, debido al hiato de 4 años entre la primera toma de datos (3 años sucesivos, 1991 a 1993) y la segunda toma de datos (1997), por precaución, se estudiaron las curvas de ambos conjuntos de datos por separado.

Asimismo, el conjunto de datos de las hembras del período 1991–1993, se analizó en dos etapas: primero la muestra completa y seguidamente la muestra excluyendo hembras preñadas. Esta precaución se tomó para evaluar la incidencia de la preñez sobre la variación de la M en las curvas de regresión ajustadas.

La longitud total (L_T) se midió en forma paralela al eje longitudinal del cuerpo desde una línea perpendicular al mismo ubicada en la punta del hocico hasta otra línea perpendicular a dicho eje ubicada en la punta del lóbulo superior de la caudal en su máxima extensión (para evitar inconsistencias en la medición debidas a la posición del lóbulo superior de la aleta caudal, por el ángulo que

forma ésta con el eje longitudinal del cuerpo), con una precisión de 1 mm (Fig. 1). La masa (M) o peso total fue tomada con una precisión de 25 gr en balanzas comerciales.

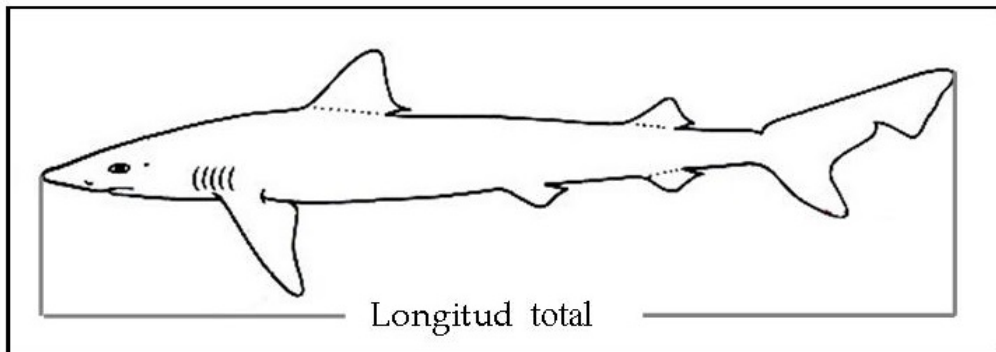


Figura 1. Esquema mostrando la forma en que se midió la longitud total (L_T).

Las **curvas $M-L_T$** fueron ajustadas a la ecuación

$$M = a L_T^b$$

utilizando el programa SPSS (versión Mac 21.0.0.0). En la ecuación, M es la **ma-**
sa del animal en kg, L_T es la **longitud total** del animal en mm, a es el **coeficiente**
de proporcionalidad (ordenada al origen), y b la **pendiente**, siendo estos dos
últimos términos constantes.

Se analizó seguidamente la gráfica de residuales para cada conjunto de datos a
fin de verificar el modelo de distribución de los mismos (aditivo *vs.* multiplica-
tivo). Una vez seleccionado el modelo de regresión, se procedió a la comproba-
ción de los supuestos: **normalidad de los residuos** (pruebas de Kolmogórov-
Smirnof y Shapiro-Wilks), **homogeneidad de varianzas de los residuos** (dis-
persión en gráfico de residuos), e **independencia de los residuos** (prueba de
Durbin-Watson).

Para verificar la hipótesis de la igualdad en la relación **log-log** $M-L_T$ entre muestras de años discontinuos, así como también entre sexos, se utilizó una prueba t de Student para comparar pendientes de rectas (Zar, 2010), para lo cual se transformaron los valores originales a su correspondiente expresión logarítmica en base diez

$$\log(M) = \log(a) + b \log L_T$$

Se desarrollaron las fórmulas computacionales en una planilla de cálculo MS-Excel 2011 (versión Mac 14.1.4), y se obtuvieron así los valores de t que fueron comparados contra los valores teóricos de la distribución (Fig. 2). En todos los casos donde se trabajó con estadística paramétrica, se validaron los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
1	Machos		Hembras									
2	LogLT	LogM	LogLT	LogM	$\sum (X - \bar{X}_1)^2$	$\sum (X - \bar{X}_2)^2$	$\sum (Y - \bar{Y}_1)^2$	$\sum (Y - \bar{Y}_2)^2$	$\sum (X_1 \times Y_1)$	$\sum (X_2 \times Y_2)$		
3	2,96707973	0,491362	2,760422483	-0,124938737	0,015	0,060	0,120	0,515	0,042	0,175	b ₁ = 2,915	
4	2,96754798	0,431364	2,770852012	-0,096910013	0,015	0,055	0,165	0,475	0,049	0,161	b ₂ = 3,112	
5	2,96848295	0,477121	2,784617293	-0,161150909	0,014	0,048	0,130	0,568	0,043	0,166	ss ₁ = 0,282	
6	2,96941591	0,462398	2,802773725	-0,080921908	0,014	0,041	0,141	0,453	0,045	0,136	ss ₂ = 0,187	
7	2,99122608	0,50515	2,834420704	0,029383778	0,009	0,029	0,110	0,317	0,032	0,096	s ² _{YX} = 0,001	
8	2,9929951	0,623249	2,851258349	0,089905111	0,009	0,023	0,046	0,252	0,020	0,077	s _{b1-b2} = 0,074	
9	2,99387691	0,591065	2,858537198	0,146128036	0,009	0,021	0,061	0,199	0,023	0,065	t= 2,681	
10	2,99563519	0,591065	2,860338007	0,136720567	0,009	0,021	0,061	0,208	0,023	0,066	t _{alfa (2), 377} = 1,966	
11	2,99738638	0,623249	2,866287339	0,187520721	0,008	0,019	0,046	0,164	0,019	0,056	b1=b2 rechazada	
12	3,00130093	0,531479	2,86923172	0,198657087	0,008	0,018	0,094	0,155	0,027	0,053	P<0.05	
13	3,00432137	0,623249	2,870988814	0,230448921	0,007	0,018	0,046	0,131	0,018	0,048	P=0,00765661	
14	3,00774778	0,612784	2,872156273	0,173186268	0,006	0,017	0,050	0,176	0,018	0,055	N ₁ = 225	
15	3,02201574	0,643453	2,872156273	0,209515015	0,004	0,017	0,038	0,147	0,013	0,051	N ₂ = 154	
16	3,02242837	0,653213	2,886490725	0,187317335	0,004	0,014	0,034	0,181	0,012	0,050		
17	3,02242837	0,681241	2,903089987	0,212187604	0,004	0,010	0,024	0,145	0,010	0,039		
18	3,02407499	0,60206	2,934498451	0,374748346	0,004	0,005	0,055	0,047	0,015	0,015		
19	3,02407499	0,690196	2,953759692	0,322219295	0,004	0,003	0,022	0,073	0,009	0,014		
20	3,02448567	0,681241	2,960946196	0,477121255	0,004	0,002	0,024	0,013	0,010	0,005		
21	3,03019479	0,70757	2,962369336	0,51851394	0,003	0,002	0,017	0,005	0,008	0,003		
22	3,03059972	0,690196	2,979548375	0,556302501	0,003	0,001	0,022	0,001	0,008	0,001		
23	3,03100428	0,681241	2,980003372	0,556302501	0,003	0,001	0,024	0,001	0,009	0,001		
24	3,03261876	0,579784	2,983175072	0,505149978	0,003	0,000	0,066	0,008	0,014	0,002		
25	3,03302144	0,755875	2,986771734	0,531478917	0,003	0,000	0,007	0,004	0,005	0,001		
26	3,03342376	0,69897	2,999565488	0,568201724	0,003	0,000	0,019	0,001	0,008	0,000		
27	3,03422728	0,633468	3	0,579783597	0,003	0,000	0,042	0,000	0,011	0,000		
28	3,03622954	0,690196	3,005609445	0,568201724	0,003	0,000	0,022	0,001	0,008	0,000		
29	3,03702788	0,716003	3,006466042	0,602059991	0,003	0,000	0,015	0,000	0,006	0,000		
30	3,03941412	0,694605	3,012837225	0,698970004	0,002	0,000	0,020	0,011	0,007	0,001		
31	3,03941412	0,716003	3,01494035	0,612783857	0,002	0,000	0,015	0,000	0,006	0,000		
32	3,04020663	0,70757	3,01745073	0,698970004	0,002	0,000	0,017	0,011	0,006	0,001		
33	3,04139269	0,662758	3,021189299	0,698970004	0,002	0,000	0,031	0,011	0,008	0,002		
34	3,04139269	0,672098	3,025715384	0,73239376	0,002	0,000	0,027	0,020	0,008	0,003		
35	3,04139269	0,740363	3,026533265	0,672097858	0,002	0,000	0,009	0,006	0,005	0,002		
36	3,04178732	0,78533	3,028977705	0,716003344	0,002	0,001	0,003	0,015	0,002	0,003		
37	3,04257551	0,732394	3,029383778	0,716003344	0,002	0,001	0,011	0,015	0,005	0,003		
38	3,04336228	0,724276	3,030194785	0,767155866	0,002	0,001	0,013	0,031	0,005	0,005		
39	3,04453976	0,69897	3,03423755	0,716003344	0,002	0,001	0,019	0,015	0,006	0,004		
40	3,04532298	0,732394	3,033825694	0,755874856	0,002	0,001	0,011	0,027	0,005	0,005		
41	3,04532298	0,732394	3,035029282	0,681241237	0,002	0,001	0,011	0,008	0,005	0,003		
42	3,04688519	0,716003	3,036628895	0,698970004	0,002	0,001	0,015	0,011	0,005	0,003		

Figura 2. Fórmulas computacionales en planilla de cálculo para comparar pendientes: machos 1991–1993 vs. hembras 1991–1993 sin embriones.

RESULTADOS

De la muestra compuesta por 519 individuos, 312 correspondieron a machos y 207 a hembras. De los 312 machos, 225 corresponden a los muestreos 1991–1993, y 85 a 1997. De las 207 hembras, 166 corresponden a los muestreos 1991–1993, y 41 a 1997. De las 166 hembras del período 1991–1993, 12 estaban preñadas y 154 no portaban embriones.

El rango de tallas en los machos, comprendió de 695 a 1.470 mm de L_T , mientras que en las hembras de 576 a 1.475 mm de L_T . La frecuencia absoluta de tallas de machos y hembras se presenta en la Fig. 3. Se observa un sesgo hacia tallas mayores en ambos sexos aunque es aun mayor en los machos. El rango de M en los machos fue de 1,5 a 10,1 kg, en tanto que en las hembras fue de 0,75–16,8 kg.

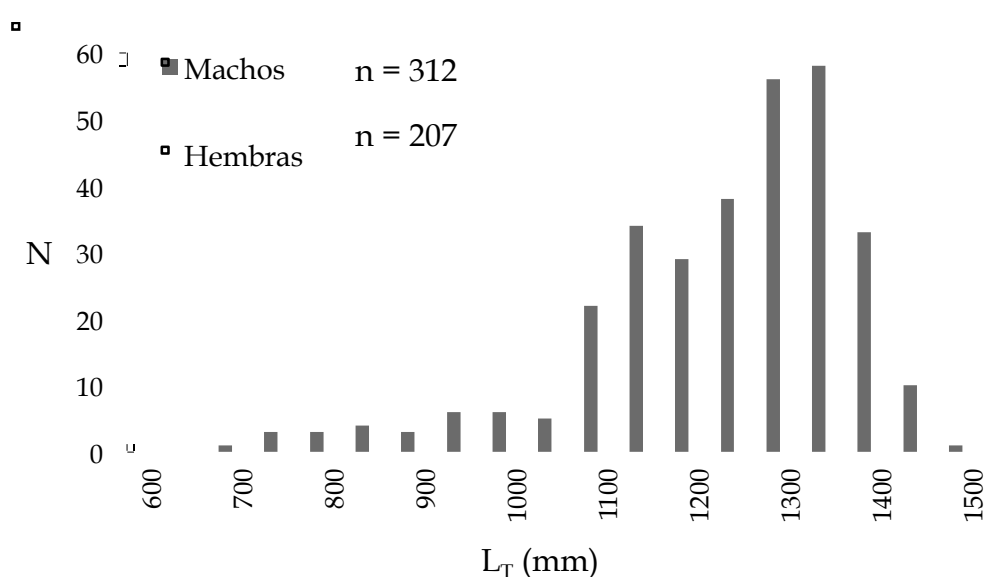


Figura 3. Distribución de frecuencias absolutas de tallas en la muestra de *G. galeus*.

La distribución sesgada de las frecuencias de tallas está relacionada con el origen de las muestras, ya que las redes de enmalle capturan rangos de talla de tiburones de interés comercial.

Estructura de residuos $M-L_T$ en escala aritmética ajustada por regresión no lineal

Se produjeron 5 gráficas (dos para machos y tres para hembras) en las que se pueden estudiar las estructuras de residuos para cada conjunto de datos (Figs. 4, 5, 6, 7 y 8).

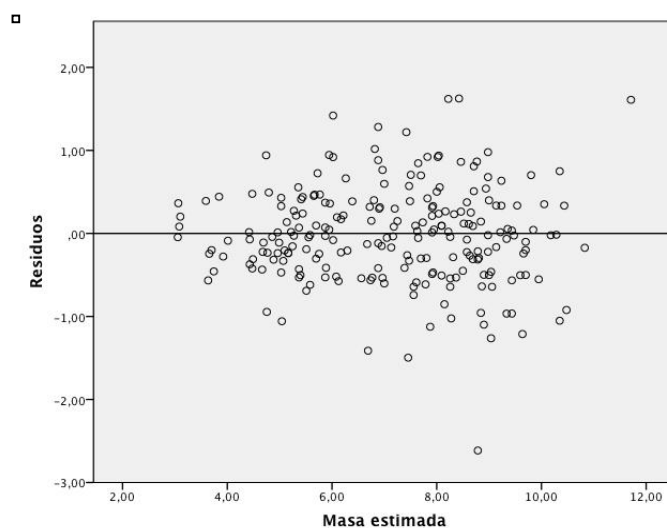


Figura 4. Estructura multiplicativa de residuos para el grupo de machos 1991-1993.

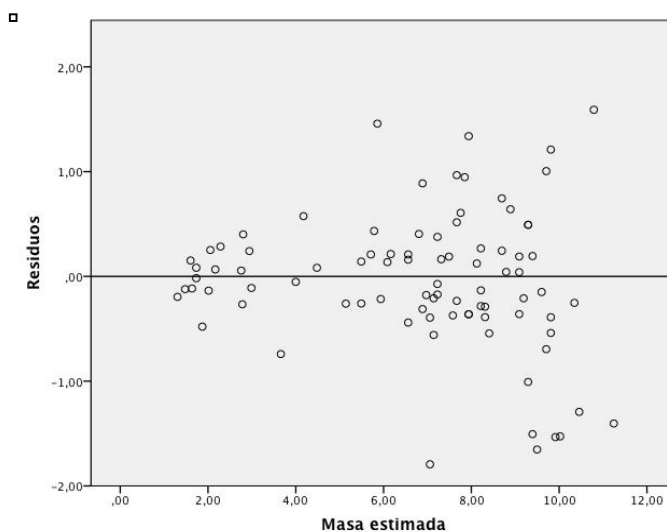


Figura 5. Estructura multiplicativa de residuos para el grupo de machos 1997.

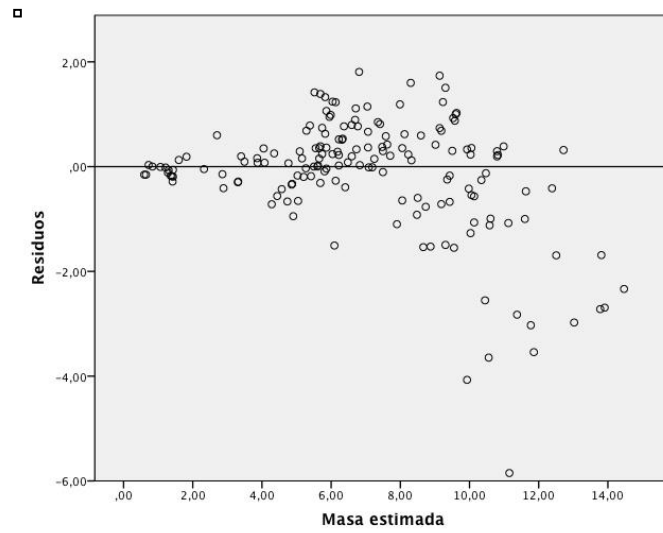


Figura 6. Estructura multiplicativa de residuos para el grupo de hembras 1991-1993.

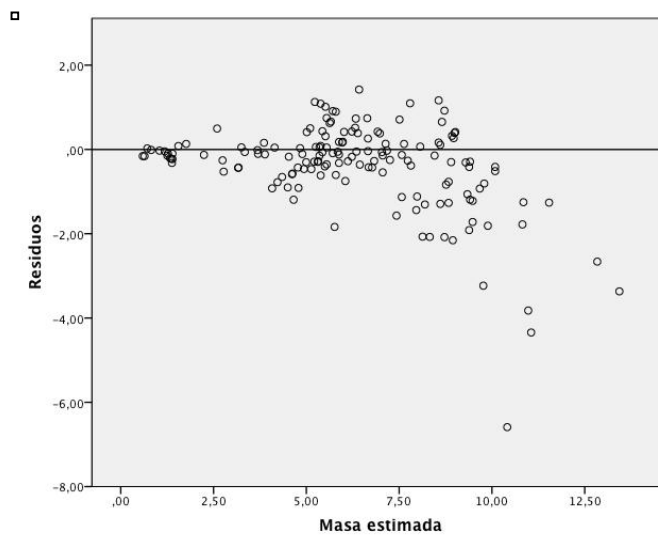


Figura 7. Estructura multiplicativa de residuos para el grupo de hembras 1991-1993 sin embriones.

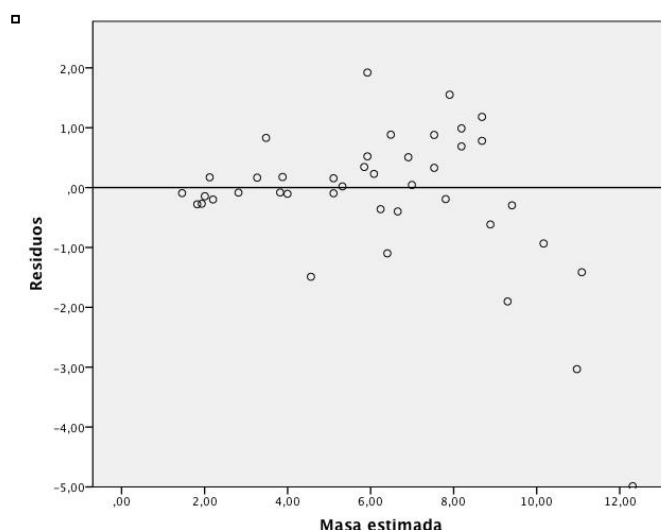


Figura 8. Estructura multiplicativa de residuos para el grupo de hembras 1997.

La estructura de residuos en los cinco casos presenta un patrón de campana acostada, aunque para el caso de las hembras, además presenta un sesgo en los valores más altos de la variable predictiva, lo cual permite inferir que el modelo potencial ajustado confiere mayor peso a los datos de valores más bajos (Figs. 6, 7 y 8).

Ajuste $M-L_T$ en escala logarítmica por regresión lineal

Una vez comprobada la **estructura multiplicativa de los residuos**, se procedió a transformar los valores originales con la **transformación log-log**, ajustando luego los datos a una regresión lineal. En las cinco siguientes figuras se observan el **gráfico de regresión**, la **significación de la regresión**, los **valores de b y $\log(a)$** hallados, y el **ajuste del modelo**, para los casos de machos 1991–1993 (Fig. 9), machos 1997 (Fig. 10), hembras 1991–1993 (Fig. 11), hembras 1991–1993 sin embriones (Fig. 12) y hembras 1997 (Fig. 13). A continuación de las figuras, se detalla la comprobación de los supuestos de las regresiones lineales.

En todos los ajustes, las regresiones son significativas, ($p < 0,01$), y ajustan al modelo con R^2 mayores a 0,90; excepto para las hembras del período 1991–1993 (con y sin embriones, Figs. 11 y 12), los valores de b fueron acordes con la predicción de la Ley cuadrático-cúbica (cercano a 3; Figs. 9, 10 y 13).

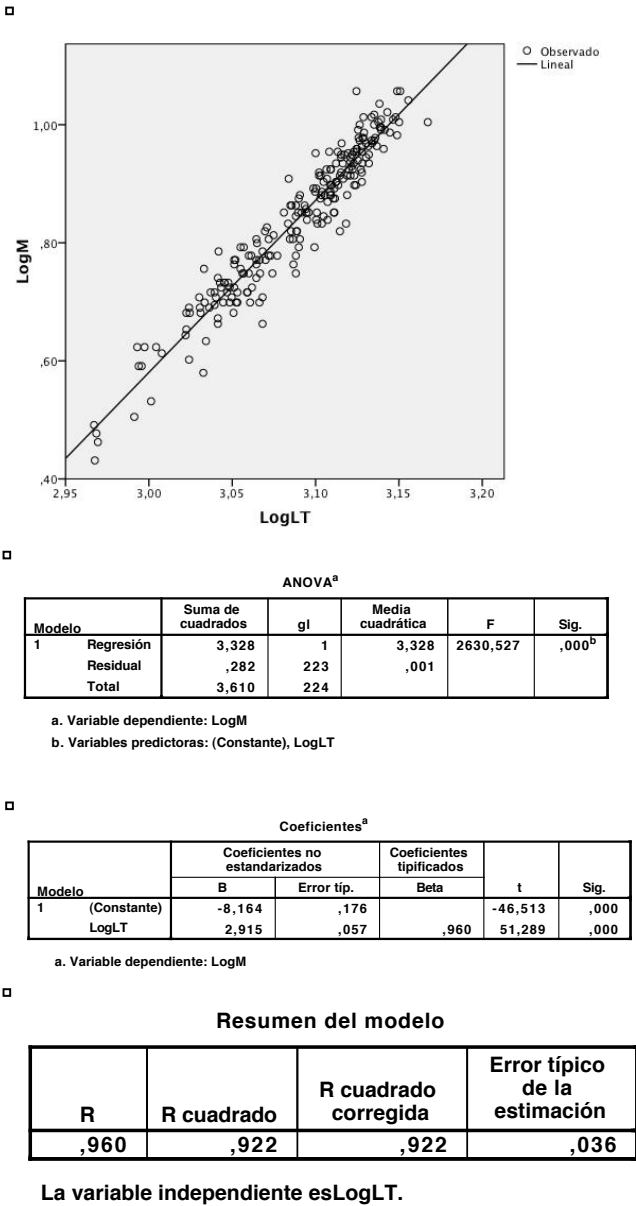


Figura 9. Gráfico de regresión, significación de la regresión, valores de b y $\log (a)$ hallados, y ajuste del modelo para machos 1991–1993.

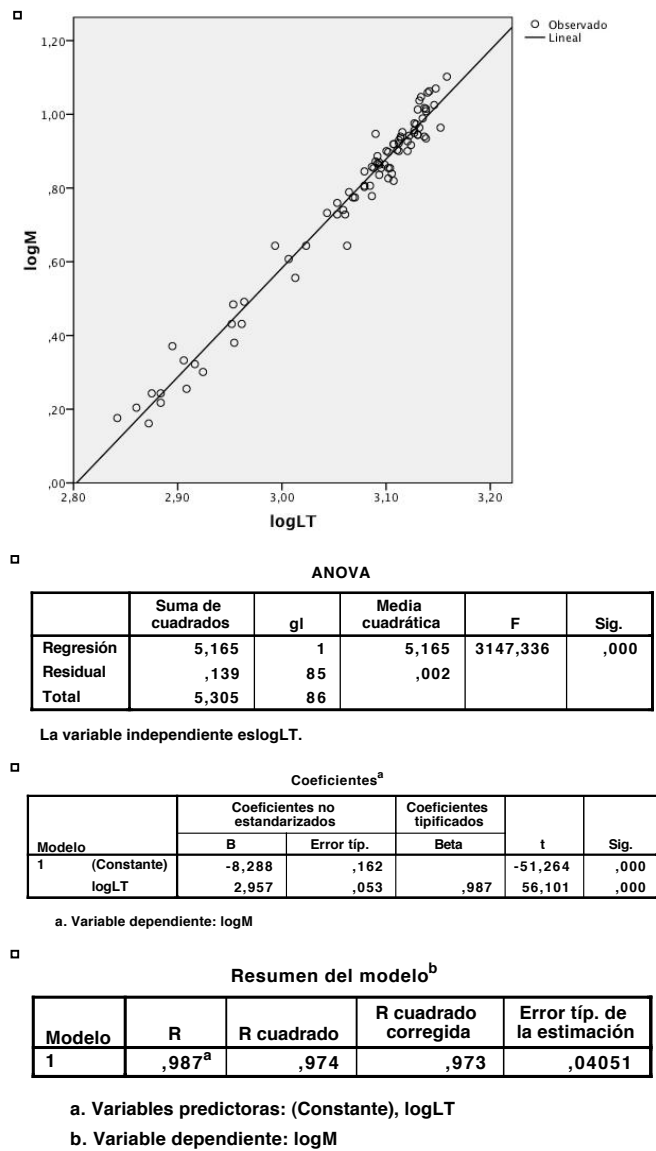


Figura 10. Gráfico de regresión, significación de la regresión, valores de ***b*** y ***log (a)*** hallados, y ajuste del modelo para machos 1997.

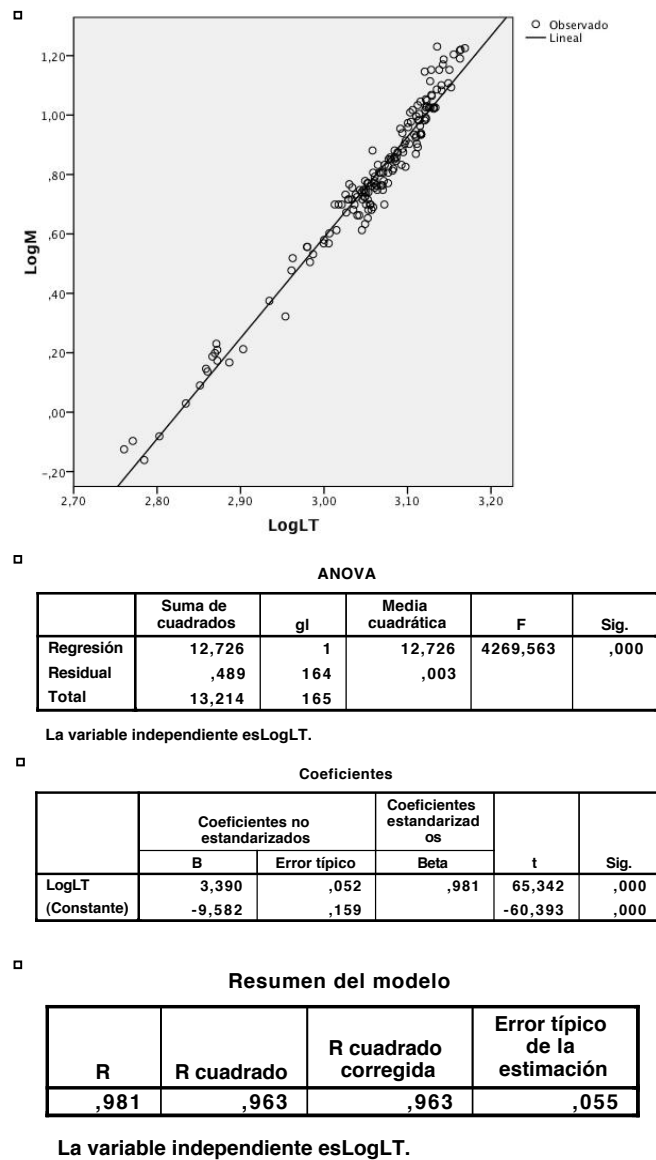
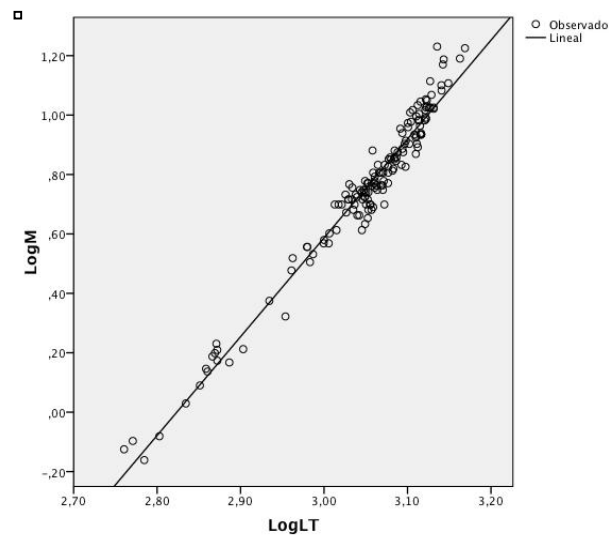


Figura 11. Gráfico de regresión, significación de la regresión, valores de b y $\log(a)$ hallados, y ajuste del modelo para hembras 1991–1993.



ANOVA

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Regresión	59,376	1	59,376	4183,889	,000
Residual	2,157	152	,014		
Total	61,533	153			

La variable independiente es TL.

Coefficientes

	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	t	Sig.
	B	Error típico	Beta		
ln(TL)	3,326	,051	,982	64,683	,000
(Constante)	4,053E-010	,000		.	.

La variable dependiente es ln(M).

Resumen del modelo

R	R cuadrado	R cuadrado corregida	Error típico de la estimación
,982	,965	,965	,119

La variable independiente es TL.

Figura 12. Gráfico de regresión, significación de la regresión, valores de ***b*** y ***log (a)*** hallados, y ajuste del modelo para hembras 1991–1993 sin embriones.

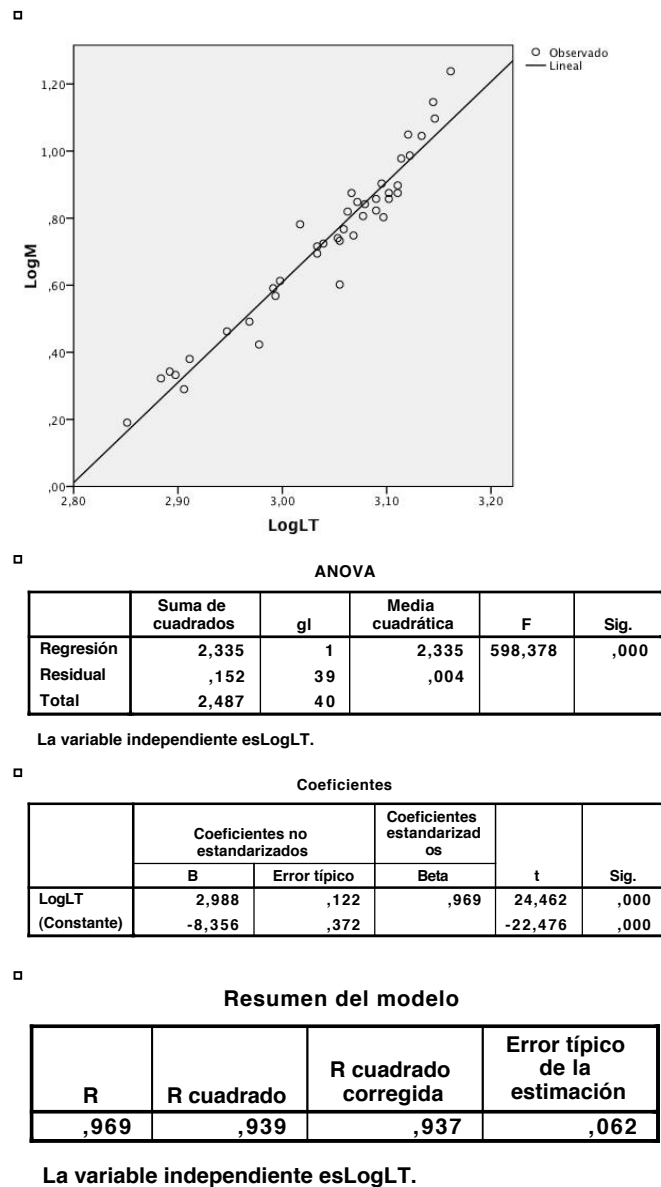


Figura 13. Gráfico de regresión, significación de la regresión, valores de ***b*** y ***log (a)*** hallados, y ajuste del modelo para hembras 1997.

Comprobación de supuestos de las regresiones lineales

Se comprobó la normalidad de las regresiones; las pruebas de Kolmogórov-Smirnov para los residuales de los grupos de datos de machos 1991-1993, hembras 1991-1993, hembras 1991-1993 sin embriones y los del grupo de machos de 1997 no fueron significativas ($p > 0,05$). Para el grupo de hembras del año 1997 se utilizó el test de Shapiro-Wilks porque el $n < 50$, dando asimismo no significativo ($p > 0,05$).

Los gráficos de residuales en machos no mostraron mayor evidencia de estructura, tendencia o cambio de la dispersión, por lo que se considera cumplido el supuesto de homocedasticidad (Figs. 14 y 15). Por el contrario, en las hembras la dispersión de residuales en valores medios a altos de la variable explicativa mostró un patrón repetido para todas las muestras, por lo que el cumplimiento del supuesto podría considerarse dudoso (Figs. 16, 17 y 18). Dado que las pruebas de normalidad para hembras dieron no significativas ($p > 0,05$), se decide forzar el supuesto de homocedasticidad, y tomar recaudos con las aseveraciones conclusivas.

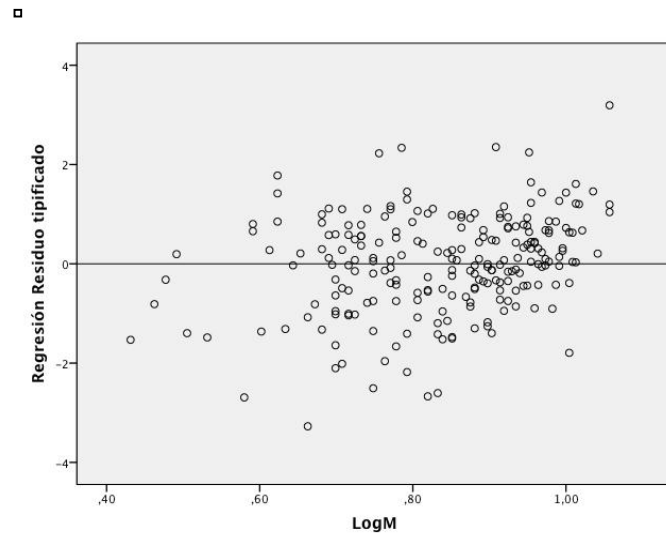


Figura 14. Dispersión de residuos tipificados de la variable **LogM** de machos 1991-1993.

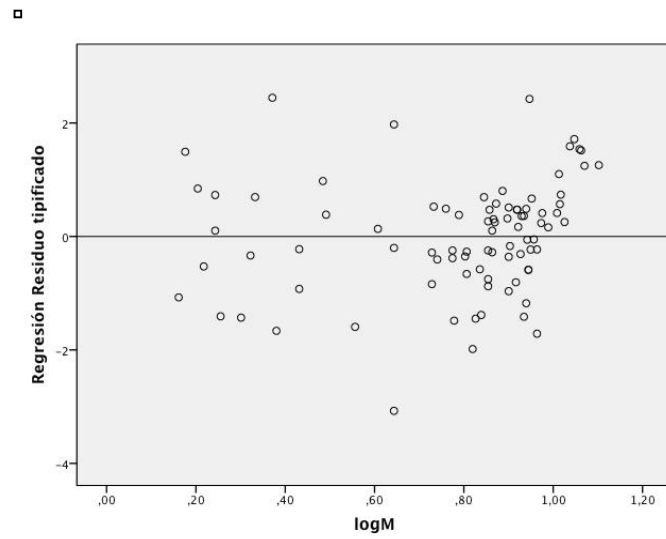


Figura 15. Dispersión de residuos tipificados de la variable **LogM** de machos 1997.

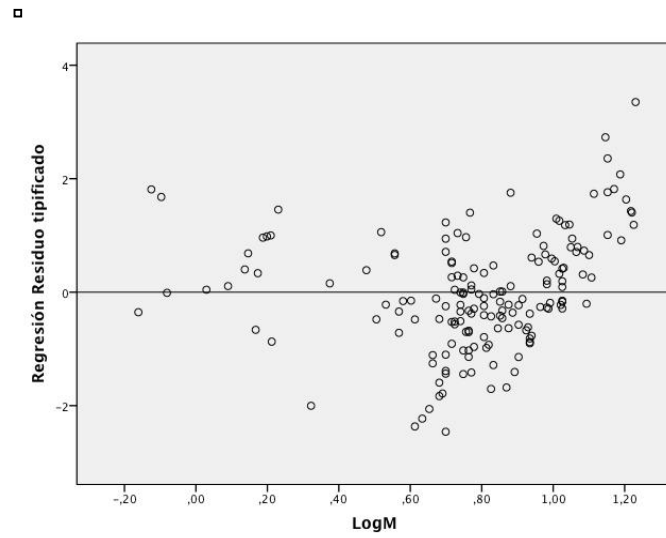


Figura 16. Dispersión de residuos tipificados de la variable **LogM** de hembras 1991–1993.

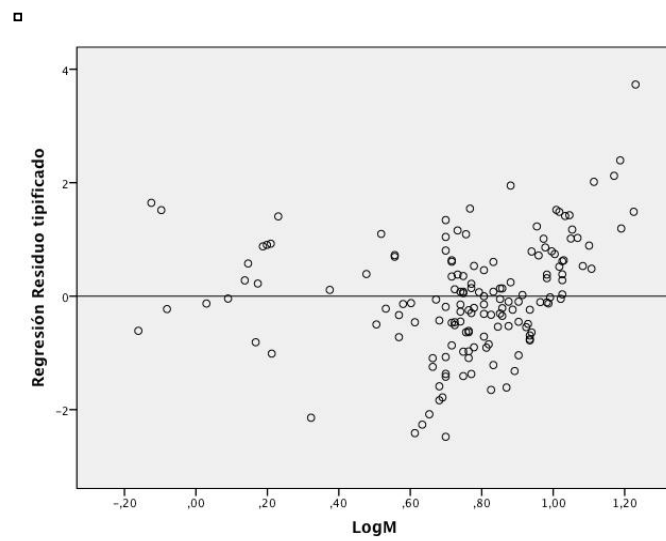


Figura 17. Dispersión de residuos tipificados de la variable **LogM** de hembras 1991–1993 sin embriones.

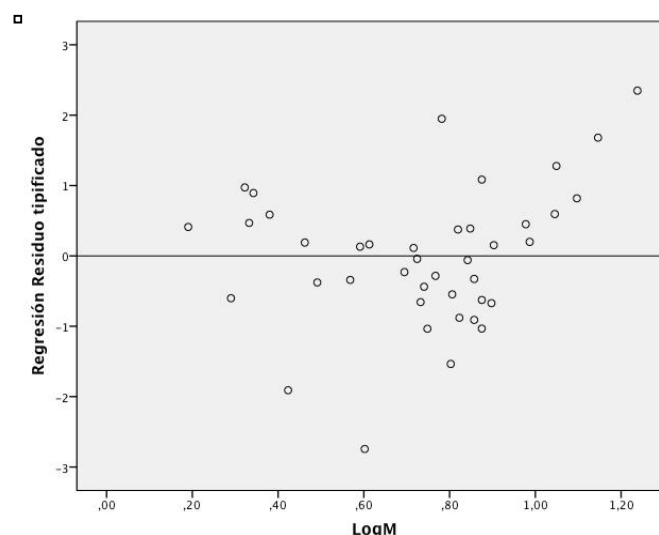


Figura 18. Dispersión de residuos tipificados de la variable **LogM** de hembras 1997.

Asimismo, se comprobó la ausencia de auto-correlación en machos pero no así en hembras (Tabla 1) mediante la Prueba de Durbin-Watson ($p > 0,05$). Los valores de dO en hembras se alejan levemente de dL . Los valores de prueba distan bastante del cero (Tabla 1), y los valores de $dO - [dL...dU]$ son menores que 0,5. Por estos motivos, se puede considerar que la auto-correlación para las hembras no es sustancial. Igualmente, se tomarán recaudos con las aseveraciones conclusivas.

Tabla 1. Resultados del análisis de auto-correlación ($p > 0,05$). Los valores obtenidos para machos son mayores que el d_U de tabla y menores que $4 - d_U$ (región de no rechazo), mientras que para hembras se verifica que $0 < d_O < d_L$ rechazando H_0 (no existe auto-correlación). Valores de tabla tomados de Savin y White (1977).

	Machos 1991-1993	Machos 1997	Hembras 1991-1993	Hembras 1991-1993 sin embriones	Hembras 1997
Valor prueba	1,802	1,774	1,343	1,474	1,269
Valores de tabla	1,748 - 1,749	1,606 - 1,696	1,748 - 1,749	1,748 - 1,749	1,391 - 1,600
$d_L \cdots d_U$					
$4 - d_U$	2,251	2,304	2,251	2,251	2,400
$d_O - [d_L \cdots d_U]$	0,053	0,078	-0,405	-0,274	-0,122
n	225	87	166	154	41

Comparación de pendientes de las regresiones lineales log-log $M-L_T$ entre muestras de años discontinuos y curvas de regresión potencial estimadas

La verificación de la hipótesis de igualdad de pendientes en la relación **log-log $M-L_T$** entre muestras de años discontinuos, (prueba t de Student para pendientes de rectas) dio claramente no significativa para los machos (*v.c.* = 1968; t = 0,0554; p = 0,580) mientras que para las hembras (1991–1993 *vs.* 1997) el estadístico reflejó ser mayor que el valor crítico (*v.c.* = 1972; t = 3,288; p = 0,0012). Lo mismo ocurrió en la comparación con los datos 1991–1993 sin hembras preñadas (*v.c.* = 1972; t = 2,894; p = 0,0049).

En base a estos últimos resultados se decidió unificar las muestras de machos para calcular las nuevas curvas **log-log $M-L_T$** y $M = a L_T^b$ (Fig. 19; Tabla 2), y para las hembras, mantener las tres curvas **log-log $M-L_T$** calculadas anteriormente, así como las tres curvas $M = a L_T^b$ (Figs. 20, 21 y 22; Tabla 2).

La pendiente de la curva ajustada para los machos presentó un valor muy cercano a 3, y el IC contuvo asimismo al valor de la predicción (Tabla 2). En cambio, para dos de los tres grupos de hembras, la pendiente fue superior a 3 y los IC no contuvieron a este valor. La pendiente obtenida para el tercer grupo de hembras, si bien fue cercana a 3, el IC fue 3,4 veces más amplio que el IC obtenido para machos, reflejando quizás el n más pequeño de la muestra.

Las amplitudes de los IC de las hembras 1991–1993 con y sin embriones fueron semejantes entre sí, y apenas un 0,29 veces más grandes que el IC de machos; mientras que el valor del IC de las hembras de 1997 fue 2,4 veces superior que los IC de las hembras 1991–1993.

Tabla 2. Valores estimados de pendiente b , coeficiente de proporcionalidad a y sus respectivos intervalos de confianza (IC), para las regresiones potenciales $M = a L_T^b$.

	Machos	Hembras 1991-1993	Hembras 1991-1993 Sin embriones	Hembras 1997
Pendiente b	2,932	3,390	3,326	2,988
Coeficiente de proporcionalidad a	6,08E-09	2,619E-10	4,053E-10	4,407E-09
IC de la pendiente b	2,860 - 3,005	3,288 - 3,493	3,225 - 3,428	2,741 - 3,235
IC del coeficiente a	3,64E-09 - 1,01E-08	1,27E-10 - 5,39E-10	1,98E-10 - 8,27E-10	7,80E-10 - 2,49E-08
n	312	166	154	41

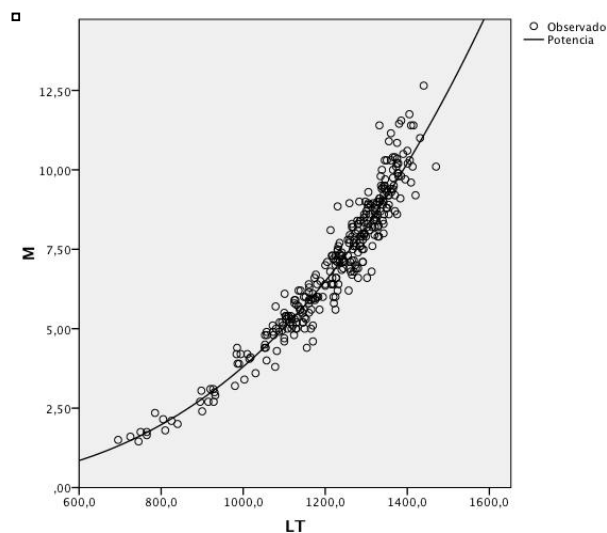


Figura 19. Curva potencial $M = a L_T^b$ de los machos ajustada a los datos según los valores de las variables a y b calculados mediante la regresión lineal.

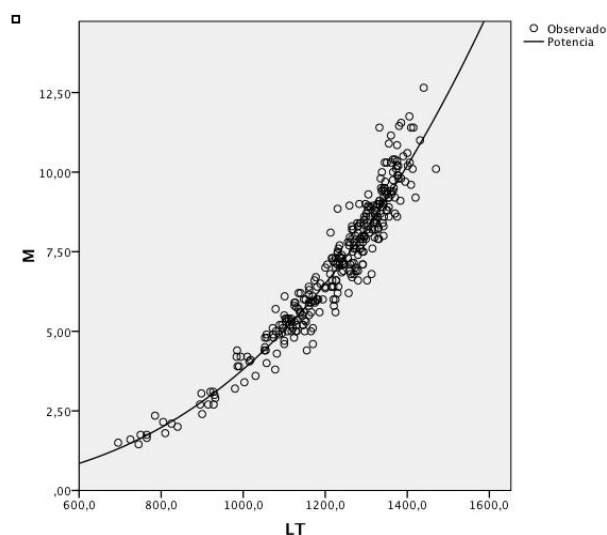


Figura 20. Curva potencial $M = a L_T^b$ de las hembras 1991-1993 ajustada a los datos según los valores de las variables a y b calculados por la regresión lineal.

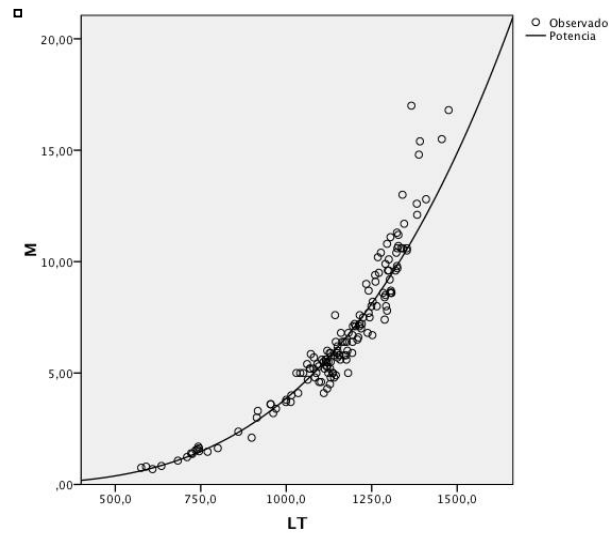


Figura 21. Curva potencial $M = a L_T^b$ de las hembras 1991-1993 sin embriones ajustada a los datos según los valores de las variables a y b calculados por la regresión lineal.

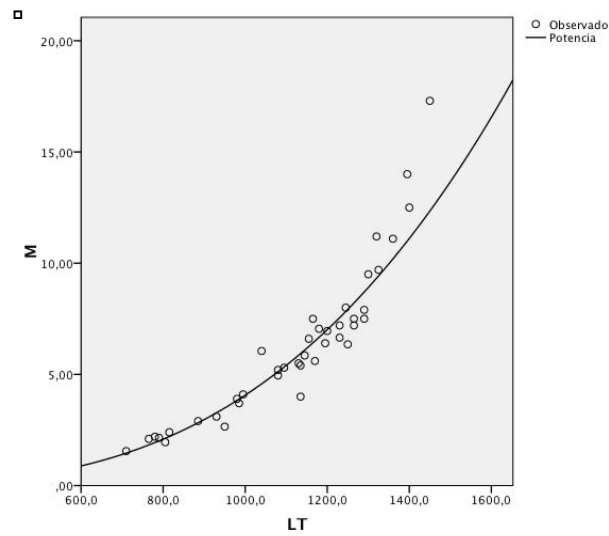


Figura 22. Curva potencial $M = a L_T^b$ de las hembras 1997 ajustada a los datos según los valores de las variables a y b calculados por la regresión lineal.

Comparación de pendientes de las regresiones lineales log-log $M-L_T$ entre sexos

Para la comparación de las curvas $M = a L_T^b$ entre sexos se utilizaron los grupos de datos de 1991–1993 para ambos sexos, excluyendo los casos de hembras con embriones. Se verificó la hipótesis de igualdad de pendientes en la relación *log-log* $M-L_T$ entre muestras (prueba t de Student para pendientes de rectas, Zar, 2010) que dio claramente significativa siendo los estadísticos mayores que el valor crítico ($v.c. = 1,966$; $t = 2,681$; $p = 0,00766$) por lo que se rechaza la hipótesis de igualdad de pendientes.

De acuerdo a los resultados obtenidos, la predicción de la hipótesis de trabajo sólo se cumple para los machos de *G. galeus*. La relación $M-L_T$ se ajusta a la Ley Cuadrático-cúbica para el caso de los machos de la especie, quedando por estudiar cuáles serían los factores que inciden para que en las hembras no se verifique esta Ley.

CAPÍTULO II: EXPLORACIÓN PRELIMINAR DE LA ALOMETRÍA EN EL TIBURÓN *GALEORHINUS GALEUS*: VARIACIONES MORFOMÉTRICAS INTRA-ESPECÍFICAS Y DIMORFISMO SEXUAL SECUNDARIO.

INTRODUCCIÓN

Desde muy antiguo en la historia de la humanidad se creyó que la armonía de la forma tanto como la armonía musical podían ser expresadas numéricamente (Reyment *et al.*, 1984). Ya se ha discurrecido en el capítulo anterior acerca de la manera en que históricamente en el ámbito de las ciencias naturales se propuso describir el cambio sufrido por un cuerpo combinando dos variables y expresándolas bajo una simple ecuación matemática. En dicho contexto, se notó en qué forma una medida de volumen o masa puede ser relacionada con una medida de longitud, y que esta relación es congruente con las unidades de medida utilizadas ($V \propto L^3$). Así, los estudios de los cambios en el crecimiento también se desarrollaron sobre variables que se podrían analizar en dos dimensiones ($S \propto L^2$) o, en una sola dimensión. Y para este último caso, se vio que también se suele describir la desviación al patrón de crecimiento proporcional 1:1 en las proporciones morfométricas de los animales con el mismo tipo de ecuaciones.

Alometría

Como ya se ha hecho notar en el capítulo I, en la primera mitad del siglo XX se realizó un ingente esfuerzo por “parametrizar” las relaciones de forma de los seres vivos, y una vez que Huxley publicara “*Problems of relative growth*” en 1932, se observó un aumento del interés en el “*estudio cuantitativo del crecimiento relativo y de las proporciones de las partes*” reflejado en varias publicaciones posteriores que generaron una “*diversidad grave de la terminología y la nota-*

ción”, y que llevarían al autor citado a publicar –en colaboración con G. Teissier– el sintético trabajo de 6 párrafos *“Terminology of relative growth”*. Con esa nota los autores propusieron una serie de términos formales en el campo de estudio de la morfometría que esperaban que los demás investigadores adoptaran (Huxley, 1932; Huxley y Teissier, 1936). A partir de entonces, al patrón de crecimiento proporcional 1:1 se lo denominó **isométrico**, y a la vez la **isometría** pasó a ser un caso especial de la **alometría**, término que propusieron *“para denotar el crecimiento de una parte a una tasa diferente de la del cuerpo como un todo”*. Entonces, *“alometría positiva y alometría negativa denotan respectivamente tasas de crecimiento de la parte por encima o por debajo de la norma”* (Huxley y Teissier, 1936). En aquellos pocos casos en los que se presenta una disminución del tamaño absoluto, dando como ejemplo a las extremidades abdominales de cangrejos durante y poco después de la metamorfosis, propusieron el término **enantiometría** (equivalente a un **crecimiento negativo**).

En términos formales, por la **“ley elemental de crecimiento relativo o ley de alometría simple”**

$$y = a x^b$$

(donde y es la parte, x la norma o conjunto; b y a son constantes), se concluye que, cuando $b > 1$, se presenta **alometría positiva**; cuando $b < 1$, **alometría negativa**; cuando $b = 1$, **isometría**.

También propusieron nombres a las constantes que aparecen en la expresión matemática de dicha ley: basándose en la importancia biológica del término b , la llamaron **“constante de equilibrio”** en lugar de **“coeficiente de crecimen-**

to”, argumentando que dicho nuevo término se refería no sólo a la etapa de crecimiento de un organismo –no todos los organismos presentan crecimiento ilimitado–, sino que también se referiría de la manera propuesta, a las proporciones finales de un organismo de crecimiento limitado. Para el caso de esta “**constante de equilibrio**”, y sobre todo en el campo de la ictiología, el término que propusieron no es el que aparece habitualmente en la bibliografía. A la constante *a* la llamaron “**índice de crecimiento inicial**”. Finalmente, propusieron una notación homogénea de la expresión matemática de la ley como

$$y = b x^a$$

expresión que tampoco ha perdurado firmemente, ya que sigue habiendo varias variantes para esta fórmula, de las cuales la que utilizamos en este trabajo es:

$$y = a x^b$$

Huxley (1932) consideró al estudio de la **alometría** principalmente como una herramienta para analizar el crecimiento relativo de las partes en diversos organismos. Sin embargo Klingenberg (1996) en su obra “*Multivariate Allometry*” señala que el **crecimiento**, no es el único origen de la variación en el tamaño global y de la variación asociada en la forma, porque los cambios evolutivos y la variación individual también pueden generar relaciones alométricas. Estos niveles o tipos de alometría se han incluido en distintos esquemas de clasificación, (entre ellos el de Cock, 1966), el que diferencia la **alometría estática** de la **ontogenética**, mientras que trata a la **alometría evolutiva** como un caso especial de la **alometría estática**.

Así, este autor alega que para estudiar la **alometría ontogenética** se utilizan tres tipos de datos: a) **datos longitudinales** sobre la base de mediciones de los mismos individuos en varias etapas del desarrollo; b) los que llama “**datos transversales**”, obtenidos de diferentes muestras en varios estadios conocidos; y c) **mezcla** de “**datos transversales**” recogidos sin **información** sobre el estadio ontogenético. Este último tipo de datos, por ejemplo, es el que hemos utilizado en el primer capítulo para estudiar la ganancia en peso de los tiburones y en cuyo caso carecíamos de **información** sobre la edad o grupo etario.

Alometría y taxonomía

En el estudio de la clasificación de los animales, hace ya tiempo que se sabe que uno de los elementos esenciales para una **buena taxonomía** es saber seleccionar **caracteres que son relativamente estables** dentro de un grupo taxonómico (Simpson *et al.*, 1960). Sin embargo, caracteres que pueden presentar variaciones, tales como el patrón de color, la forma de los dientes y dentículos dérmicos, así como las dimensiones del cuerpo y de las aletas, son ampliamente utilizados en la taxonomía de elasmobranquios.

Por ejemplo Stevens (2005), en "*Técnicas de manejo para las pesquerías de elasmobranquios*", señala que los caracteres utilizados para la identificación de las especies de condriktios varían con los grupos en estudio –tiburones, rayas y quimeras–. Para este autor, en los tiburones suelen ser importantes el patrón de coloración y manchas, las posiciones y las formas de las aletas, la presencia o no de una aleta anal, el número de hendiduras branquiales, la posesión de espinas en las aletas dorsales, las medidas corporales proporcionales, los conteos verte-

brales, y la forma y recuento de los dientes. En los batoideos en cambio, las características de los dientes son de menor utilidad pero son de relevancia la forma del disco y la cola, el patrón de coloración y manchas, la posición de las aletas dorsales, la estructura de la región de la boca y de las fosas nasales, y la distribución y la forma de las espinas y dentículos dérmicos. Finalmente, en las quimeras, el patrón de coloración, la forma de la cabeza, la posición y forma de la quilla, la altura relativa de la aleta dorsal, el conteo vertebral, la estructura de la placa dental y la presencia de una aleta anal son caracteres diagnósticos importantes.

El autor mencionado remarca asimismo, que algunos caracteres varían entre los sexos, lo que es importante a la hora de decidir si se registra o no el sexo de los individuos. En elasmobranquios es bastante fácil de distinguir externamente el sexo, ya que los machos pueden ser diferenciados por la presencia de gonopodios, mixopterigios o *claspers*, extensiones cilíndricas pares de las aletas pélvicas utilizadas en el apareamiento. En individuos maduros los gonopodios son alargados y rígidos, mientras que en los inmaduros los mismos son más cortos y flexibles, aunque siempre visibles, incluso en los embriones.

Para tiburones, y tomando en cuenta que los caracteres comúnmente utilizados en taxonomía pueden presentar variaciones, Bass (1973) estudió con cierto detalle el tipo de variaciones que se presentan en las dimensiones corporales. Propuso tres factores principales que causarían esas variaciones en las dimensiones de los tiburones: **diferencias sexuales, variación individual y cambios ontogenéticos**. Sobre el último factor propuesto, informó que ocurren cambios pro-

nunciados en la forma del cuerpo con el crecimiento **-cambios ontogenéticos-**, y que los individuos de la misma especie y tamaño pueden variar en un grado considerable en sus proporciones **-variación individual-**. También hizo hincapié en una complicación adicional: las diferencias sexuales de los adultos de muchas especies de tiburones.

Como muestra de las complicaciones que en la taxonomía puede llegar a causar el factor de cambio ontogenético, se ha comprobado que en ciertos casos, dos o más especies nominales de tiburones han mostrado en realidad ser diferentes etapas de crecimiento de una sola especie. Por ejemplo, tanto Compagno (1988) como Yano y Musick (1992), sugirieron que las diferencias morfométricas encontradas por Jordan y Snyder (1904) y Bigelow y Schroeder (1948) para distinguir la falsa pintarroja *Pseudotriakis microdon* Capello de *P. acrales* Jordan y Snyder, en realidad se debían a un fenómeno o caso de alometría.

Estudio de la Alometría y las variaciones intraespecíficas

Un problema esencial en los estudios morfométricos es el de poder medir el grado de similitud entre dos formas (Reyment *et al.*, 1984). Así, han ido apareciendo muchas técnicas matemáticas con este fin. Para un tratamiento lineal de los datos morfométricos (**método bivariado**), Cock (1966) señala que puede ser adecuado a efectos comparativos, aun cuando se pase por alto el supuesto de que en la muestra hayan fases claramente distintas y fisiológicamente diferentes de crecimiento representadas. Pero, hacia mediados de la década del '30 del siglo XX fueron propuestas, por tres diferentes autores y de manera independiente -y curiosamente el mismo año 1936-, tres formas distintas de encarar el

problema, superando el método bivariado: en Inglaterra Fisher (1936, *sensu* Reyment *et al.*, 1984) desarrolló la idea de una **función discriminante**; en USA Hotteling (1936, *sensu* Reyment *et al.*, 1984) generalizó el uso del **test de *t* para casos multivariados**; y en la India Mahalanobis (1936, *sensu* Reyment *et al.*, 1984) desarrolló “la **distancia generalizada entre dos poblaciones multivariadas**”.

En el campo de la ictiología, la superposición de datos morfométricos entre especies, específicamente entre los tiburones, ya fue notada por Garrick (1982). Teniendo en cuenta los cambios ontogenéticos, también se ha utilizado con cierto éxito el **análisis morfométrico multivariado** para discriminar especies de tiburones (por ejemplo Siqueiros-Beltrones, 1990; Human, 2006). Sin embargo, son pocos los casos de elasmobranquios en los que se ha utilizado una metodología similar para estudiar la variación intraespecífica, por ejemplo Braccini y Chiaramonte (2002b) y Castillo Geniz *et al.* (2007).

La familia de los métodos **multivariados no geométricos** incluye el **análisis factorial** (Burt, 1940), el **análisis de componentes principales**, el **análisis de funciones discriminantes**, la **función distancia generalizada**, y el **análisis de variables canónicas** (Rao, 1952). Estos métodos tienen mucho en común: todos ellos son métodos muy generales de **análisis multivariado**, cuyo punto de partida es la **matriz de correlaciones o covarianzas** entre un conjunto de variables. Los modelos estadísticos en los que estos métodos se basan tratan a todas las variables como coordinadas: ningún supuesto se hace para alguna relación especial *a priori* (por ejemplo, de carácter temporal o anatómica) entre variables

particulares. Esta falta de flexibilidad es una limitación seria en su utilidad. En un conjunto de datos longitudinales las propias variables forman una matriz, y es claro que un modelo estadístico más complejo, que tenga en cuenta esta matriz, se requiere para un análisis adecuado (Cock, 1966).

Para Klingenberg (1996), la elección de los métodos (bivariados ó multivariados) en un estudio en particular depende de las preguntas que el estudio propone responder. Así, la ventaja de los resultados obtenidos de los análisis utilizando métodos bivariados, es que éstos pueden ser interpretados directamente en términos de forma. Para dicho autor, "**forma**" se utilizaría en su sentido intuitivo, o sea en el de una configuración geométrica. Si la noción de "**forma**" se utilizara como absoluta, denotaría el tamaño relativo de las partes del organismo. Sin embargo, la desventaja de estos métodos, es que debido a la complejidad de las relaciones alométricas, se haría difícil interpretar los resultados utilizando múltiples variables lineales.

En un estudio dedicado al análisis de discriminación de especies dentro del género *Poroderma* Smith, 1837 (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae), Human (2006) destaca que el empleo de la técnica de morfometría geométrica, debido a la sensibilidad que posee este tipo de análisis, puede presentar resultados distorsionados por la deformación debida al estado de conservación de los especímenes estudiados. Para este autor, la morfometría geométrica sólo puede aplicarse a estructuras duras, como dientes (v.g. Naylor, 1990) o cráneos (v.g. Cavalcanti, 2004). Concluye que el mejor método disponible actualmente

para el análisis de la variación de la forma de todo el cuerpo en peces cartilaginosos es el **análisis multivariado de los datos morfométricos**.

Sobre los análisis con métodos multivariados, Klingenberg (1996) señala que la ventaja de utilizar datos de distancias log-transformadas en un análisis multivariado, es que debido a su relación con la dinámica de crecimiento, estos datos a menudo, también se ajustan a modelos lineales. Pero que, por otro lado, los resultados de los análisis que utilizan la distancia de los datos son más difíciles de describir en el lenguaje cotidiano; las representaciones gráficas suelen ser abstracciones en lugar de imágenes de organismos reales (Klingenberg, 1996).

También suele suceder que en los análisis multivariados, la discriminación **entre** grupos es a menudo difícil de obtener, debido a la variación alométrica **dentro** de los grupos. Especialmente en los organismos con crecimiento ilimitado como los peces, la cantidad de variación **dentro** del grupo puede a menudo superar las diferencias **entre** grupos. Otras causas, como la nutrición, también contribuyen a la variabilidad **dentro** de los grupos (Klingenberg, 1996).

Finalmente este autor discute que cuando se aplican procedimientos para la corrección por el tamaño se asume que los grupos comparten el mismo patrón alométrico. Pero ¿y si eso no fuera cierto? En ese caso, los procedimientos formales fallarían, y uno tendría que encontrar una manera visual “**semiestadística**” de evaluar las diferencias entre grupos. En el análisis de los datos estáticos, es decir, en el estudio de la variación en la forma del cuerpo sin tener en cuenta el crecimiento, esta objeción a métodos no geométricos, o bien no se aplica, o es menos grave. Puede ser, y a menudo es posible adjuntar una interpretación ana-

tómica de los resultados después de que el análisis se ha completado. La medida en que esto se puede hacer es un criterio importante de la utilidad de un análisis particular. Estos métodos, como por ejemplo **el análisis factorial** o **el análisis de componentes principales**, han sido de hecho muy a menudo aplicados a datos estáticos en trabajos sobre mediciones en seres humanos.

Los estudios utilizando la **función discriminante** y métodos derivados de ella (la **función de distancia generalizada** y el método de **variables canónicas**) son aplicables cuando el objeto de estudio puede ser dividido, *a priori*, en un número de grupos distintos, como en la comparación de las especies o variedades, o entre sexos. En la mayoría de los casos en los que se aplicó la función discriminante en elasmobranquios, la variación en la forma no ha sido el objetivo en sí del estudio, sino un mero instrumento en la solución de problemas taxonómicos (Siqueiros-Beltrones, 1990; Human, 2006). Mayormente, el propósito ha sido la utilización de un conjunto de medidas para permitir la identificación de especímenes dudosos, o para llegar a una escala cuantitativa de grados de diferencia entre los grupos. La real naturaleza de las diferencias en la forma ha recibido relativamente poca atención.

Alometría en el cazón *G. galeus*

El primer paso para el estudio de la alometría en el cazón fue decidir cuantas variables se deberían tener en cuenta y medir. Como ya se ha visto, las variables morfométricas utilizadas comúnmente para describir a las especies de tiburones pueden presentar patrones no isométricos. Al mismo tiempo, las variables no isométricas pueden presentar patrones diferentes entre sexos, o presentar dife-

rentes patrones alométricos en ciertos estadios ontogenéticos. Todos estos factores intervienen al momento de la elección del número mínimo de variables a medir. Según Reyment *et al.* (1984), un muy pequeño número de caracteres puede ser suficiente para los estudios morfométricos multivariados, e indican que se han comunicado “*análisis satisfactorios con tres a seis caracteres, aunque diez podría considerarse casi óptimo en un experimento preliminar, donde no mucho se sabe sobre el poder de discriminación de los diferentes caracteres*”.

Se pudo trabajar en una única temporada en el muestro morfométrico, ya que el acceso a los ejemplares en las plantas procesadoras de pescado se tornó un problema logístico importante a partir de 1992. Por este motivo, la muestra obtenida fue exigua (Fig. 1) y condiciona el análisis que se presenta a continuación. Pero con los datos en la mano, vale la pena el intento.



Figura 1. Ejemplares de *G. galeus* separados para la toma de medidas morfométricas en la planta procesadora “La Portuguesa”. Necochea, noviembre 1991. Foto: G. Chiaramonte.

Entonces, en este contexto se pueden plantear las siguientes preguntas:

- ¿Existen variables morfométricas para describir a *G. galeus* que no varíen con la ontogenia?
- ¿Existen variables morfométricas que permitan diferenciar ambos sexos en *G. galeus*?

Estas preguntas permiten formular las siguientes hipótesis:

- *H*: se puede describir morfológicamente a *G. galeus* con un conjunto de *n*-variables no dimórficas de alometría neutra.
- *H*: se puede separar machos de hembras en base a *n*-variables.

Estas hipótesis permiten a su vez formular las siguientes predicciones:

- ✓ Existen al menos tres variables morfométricas isométricas no dimórficas en *G. galeus* (existe un conjunto de *n*-variables morfométricas isométricas no dimórficas, con $n \geq 3$).
- ✓ Existe una función discriminante D^2 de *n*-variables ($n \geq 3$) tal que separa significativamente machos de hembras en *G. galeus*.

En este capítulo, a la vez que se presenta un conjunto inédito de medidas morfométricas de *G. galeus* para el Océano Atlántico Sudoccidental, se estudia el patrón alométrico de cada una de ellas. Sin embargo, debido a un tamaño de muestra exiguo para un análisis multivariado potente, se establece solo de manera provisoria una ecuación discriminante que separaría a machos de hembras.

MATERIALES Y MÉTODOS

En una submuestra de 11 machos y 13 hembras de *G. galeus* se tomaron el largo total (L_T) y las siguientes 49 medidas morfométricas (Tabla 1; Figs. 2 y 3):

Tabla 1. Lista de 49 mediciones morfométricas tomadas sobre *G. galeus*: siglas y su significado.

A1B	Altura primer abertura branquial
A1D	Altura primera aleta dorsal
A2D	Altura segunda aleta dorsal
A3B	Altura tercera abertura branquial
AB	Ancho de la boca
AC	Altura de la cabeza
ALB	Altura de la boca
AMC	Altura mínima aleta caudal
AMT	Altura máxima del tronco
AOD	Alto ojo derecho
AOI	Alto ojo izquierdo
B1D	Base primera aleta dorsal
B2D	Base segunda aleta dorsal
BA	Base aleta anal
BP	Base aleta pectoral
BPL	Base aleta pélvica;
D2DC	Distancia segunda aleta dorsal a aleta caudal
DOE	Distancia ojo a espiráculo
DPLC	Distancia aleta pélvica a aleta caudal
DPPL	Distancia aleta pectoral a aleta pélvica
H1B	Hocico a primera abertura branquial
H1D	Hocico a primera aleta dorsal
H2D	Hocico a segunda aleta dorsal
HB	Hocico a boca
HbA	Hocico a base aleta anal
HbC	Hocico a base de aleta caudal
HbP	Hocico a base aleta pectoral
HbPL	Hocico a base aletas pélvicas
HC	Hocico a cloaca
HE	Hocico a espiráculos
HN	Hocico a narinas
HO	Hocico a ojo
ID	Distancia interdorsal
IO	Distancia interorbital
LA	Margen anterior aleta anal
Lang	Hocico a ángulo interno de aleta caudal
LCI	Longitud lóbulo inferior aleta caudal
LCS	Longitud lóbulo superior aleta caudal
LOD	Longitud ojo derecho
LOI	Longitud ojo izquierdo
LP	Margen anterior aleta pectoral
LPL	Margen anterior aleta pélvica
M1D	Lóbulo posterior primera aleta dorsal
M2D	Lóbulo posterior segunda aleta dorsal
MA	Lóbulo posterior aleta anal
MP	Lóbulo posterior aleta pectoral
MPL	Lóbulo posterior aleta pélvica
NM	Ancho máximo de narinas
Nm	Ancho mínimo de narinas

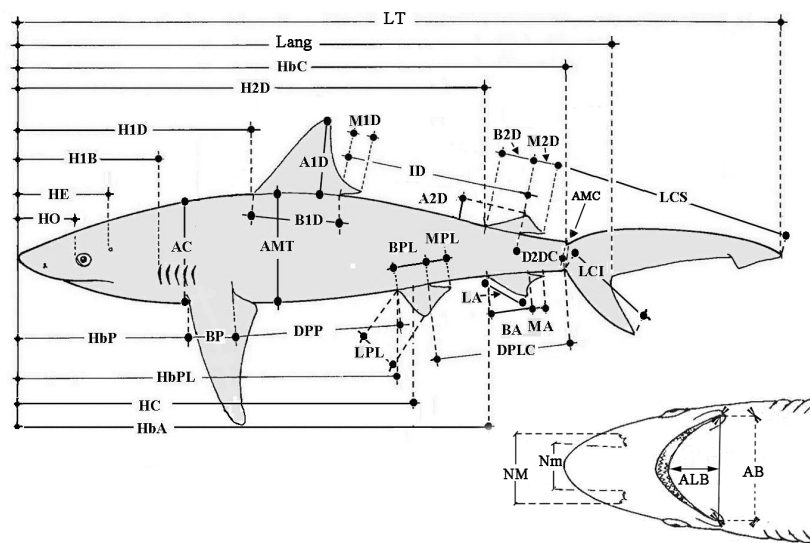


Figura 2. Medidas morfométricas tomadas en forma paralela al eje longitudinal del animal o de punto a punto. Modificado de Compagno (1984). Ver referencias en Tabla 1.

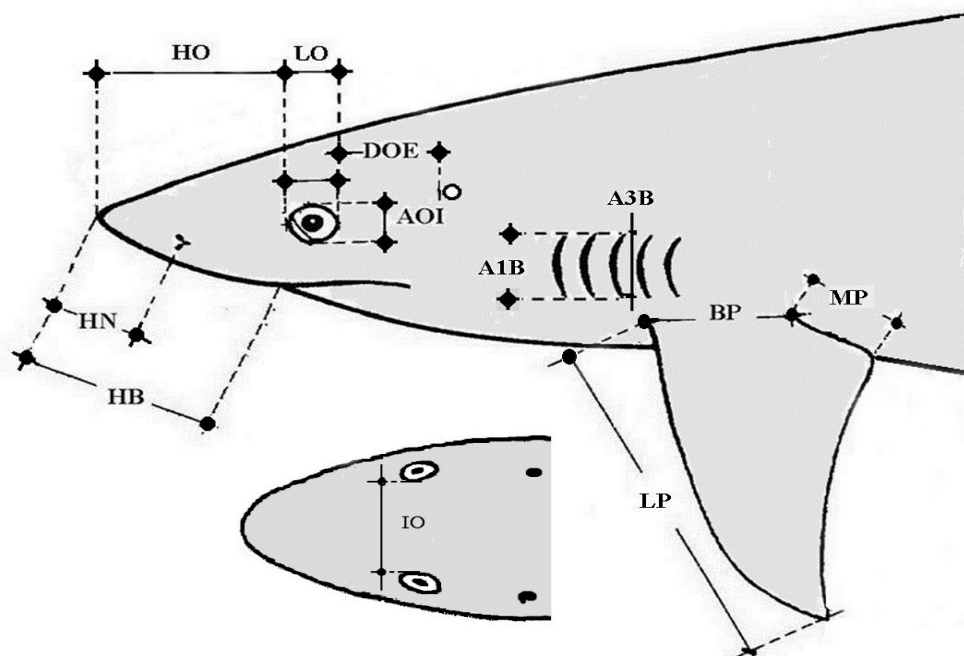


Figura 3. Medidas morfométricas tomadas sobre el cuerpo del animal. Modificado de Compagno (1984). Ver referencias en Tabla 1.

Para examinar el patrón de alometría por sexo en las medidas tomadas, cada variable (expresadas como porcentajes del L_T) fue graficada *vs.* el L_T . Para evaluar estadísticamente dicho patrón se realizaron regresiones lineales (de la forma $y = a + b x$), y mediante ANOVA se puso a prueba la hipótesis para la pendiente b :

$$H_0: b = 0 \text{ (} y \text{ es constante, no depende de } x \text{)}$$

$$H_a: b \neq 0 \text{ (el modelo lineal es significativo)}$$

En estos análisis, y para reducir sesgos debidos a variaciones en los patrones por cambios en la maduración, se descartaron las medidas morfométricas de un macho y dos hembras inmaduros. Para aquellas regresiones en las que la pendiente (o coeficiente de alometría) resultó estadísticamente significativa y distinta de cero ($\alpha < 0,05$), se analizó si la misma tomaba valores > 0 , clasificándose estos casos como de **Alometría positiva** (A+), mientras que si la pendiente era significativamente < 0 , se los clasificó como de **Alometría negativa** (A-). Para los casos en los que la pendiente resultó no distinta de cero ($\alpha \geq 0,05$), se clasificaron como de **Alometría neutra** o de **Isometría** (I). Finalmente, si para ambos sexos la variable resultó Isométrica, se compararon las medias de las medidas proporcionales al L_T entre sexos por medio de un test de t suponiendo varianzas iguales (Zar, 2010).

Con el fin de combinar las múltiples variables en una única función descriptora que maximizara la diferencia (o discriminación) entre sexos (Albrecht, 1980), así como para evaluar la capacidad de estos caracteres para reasignar los especímenes al sexo correctamente, se realizó un análisis discriminante por pasos ha-

cia adelante (D^2) (Reyment *et al.*, 1984) basado en las distancias generalizadas de Mahalanobis para las variables proporcionales expresadas como porcentaje del L_T . La igualdad de las matrices de covarianza es un supuesto necesario de probar en este tipo de análisis, por lo que se realizó una prueba M de Box para igualdad de matrices de covarianza. A su vez, la prueba M de Box para matrices de covarianza es muy sensible a los desvíos de la normalidad de los datos, por lo cual previamente se analizó la normalidad de los datos de cada variable morfométrica con la prueba **Explorar** de los **Estadísticos descriptivos de SPSS** (v. 21.0.0.0). Aquellas variables que presentaban datos que se apartaban de la normalidad fueron excluidos del análisis. En el análisis discriminante, el modelo por pasos hacia adelante agrega variables de manera incremental, agregando en cada paso la variable que más contribuye significativamente a la potencia discriminante del modelo y es aquella con el más alto F de la prueba de **Lambda de Wilks**. Las variables dejan de ser añadidas cuando no hay más variables con un valor de F mayor que la especificada para la construcción del modelo para entrar. El número máximo de pasos puestos por SPSS (v. 21.0.0.0) fueron 36, mientras que la F parcial mínima para entrar fue 3,84 y máxima para salir 2,71 (impuestas por defecto por el programa).

RESULTADOS

Las medidas morfométricas expresadas en forma proporcional al L_T se exponen en la Tabla 2. Las variables morfométricas A1B, A1D, A2D, A3B, AMT, B2D, BP, HO, Lang, LCI, LOD, LP, LPL, M1D, MA, MP y MPL presentaron **crecimiento isométrico** ($p > 0,05$) para ambos sexos (Tabla 3); sin embargo, sólo AMT, B2D,

HO, Lang, LCI, LOD, LPL, M1D, MA, MP y MPL no presentaron diferencias significativas entre sexos ($p > 0,05$; Tabla 3).

Ahora bien, un análisis gráfico de estas variables pone en duda la validez de algunos de estos resultados, ya que para uno o ambos sexos, HO, LCI (Fig. 4), LOD (sobre todo si se los compara con LOI de hembras; Fig. 5), MA, MP y MPL (Fig. 6) presentan patrones visuales no congruentes con la isometría hallada estadísticamente. Por estos motivos, sólo la altura máxima del tronco (AMT), la longitud de la base de la segunda aleta dorsal (B2D), la distancia entre el hocico y el ángulo interno de la cola (Lang), el margen anterior de la aleta pélvica (LPL) y el lóbulo posterior de la primer aleta dorsal (M1D) podrían resultar aptos como variables para describir a *G. galeus*, ya que presentarían un patrón isométrico para ambos sexos y además, las medias de las variables no diferirían entre sexos (Figs. 7 y 8).

Por los resultados expuestos hasta aquí, se puede afirmar –provisoriamente, hasta tanto no se cuente con un n lo suficientemente grande– que *se puede describir morfológicamente a G. galeus con un conjunto de n -variables no dimórficas de alometría neutra, porque existen al menos tres variables morfométricas isométricas no dimórficas en G. galeus (existe un conjunto de n -variables morfométricas isométricas no dimórficas, con $n \geq 3$: AMT, B2D, Lang, LPL y M1D) que serían las variables elegibles para describir a la especie en el Atlántico Sudoccidental.*

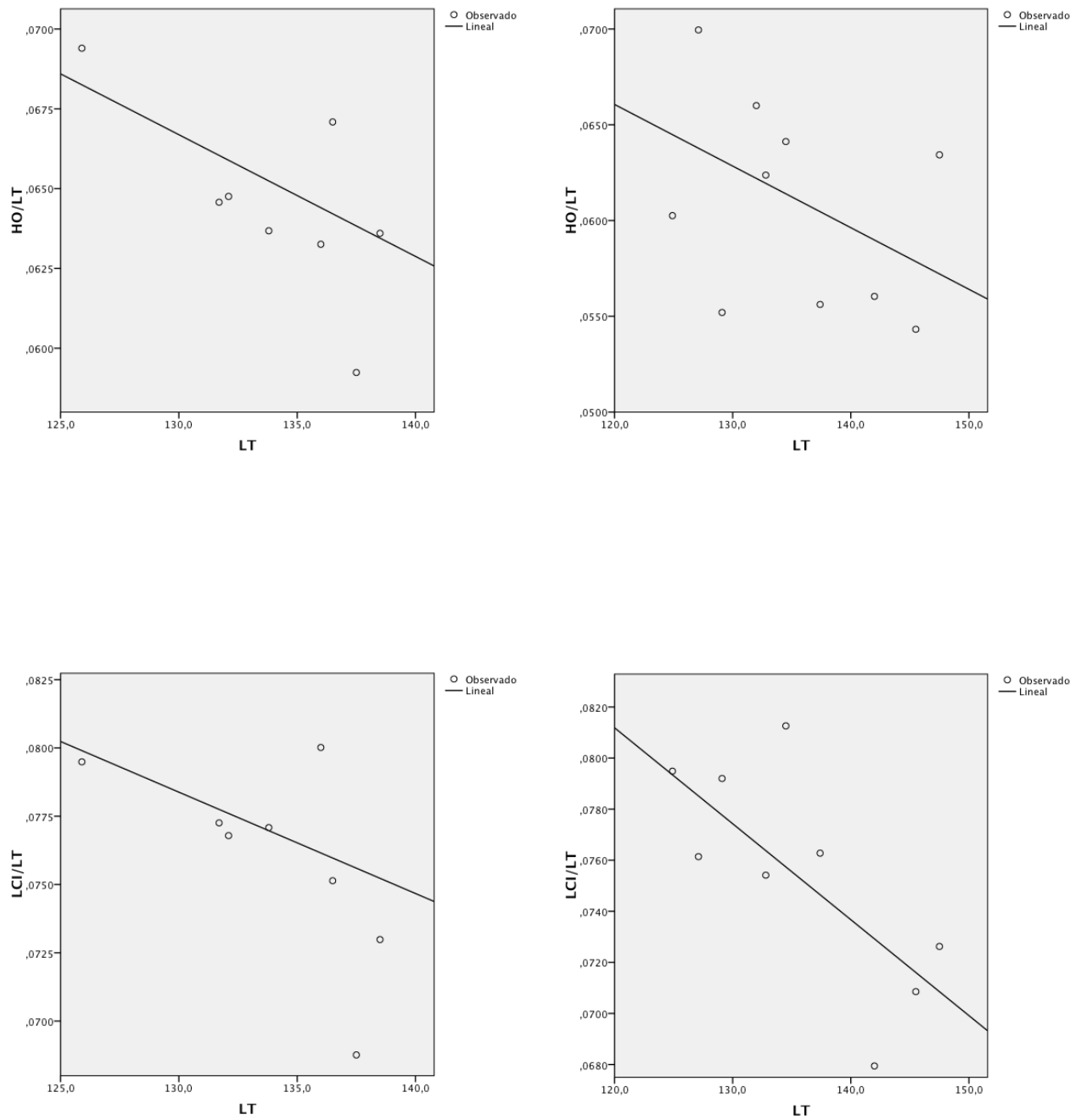


Figura 4. Datos morfométricos relativizados al L_T y graficados vs. L_T de las variables HO y LCI (para significado de siglas ver Tabla 1). Las gráficas de la columna izquierda corresponden a los machos, y las de la columna derecha a las hembras. Las escala de L_T están en cm.

Aclaración: el paquete estadístico utilizado no permite suprimir la recta de regresión ("Lineal") que se muestra en aquellos casos donde los datos no se ajustan a una regresión (alometría neutra, I), y que por lo tanto no deberían aparecer.

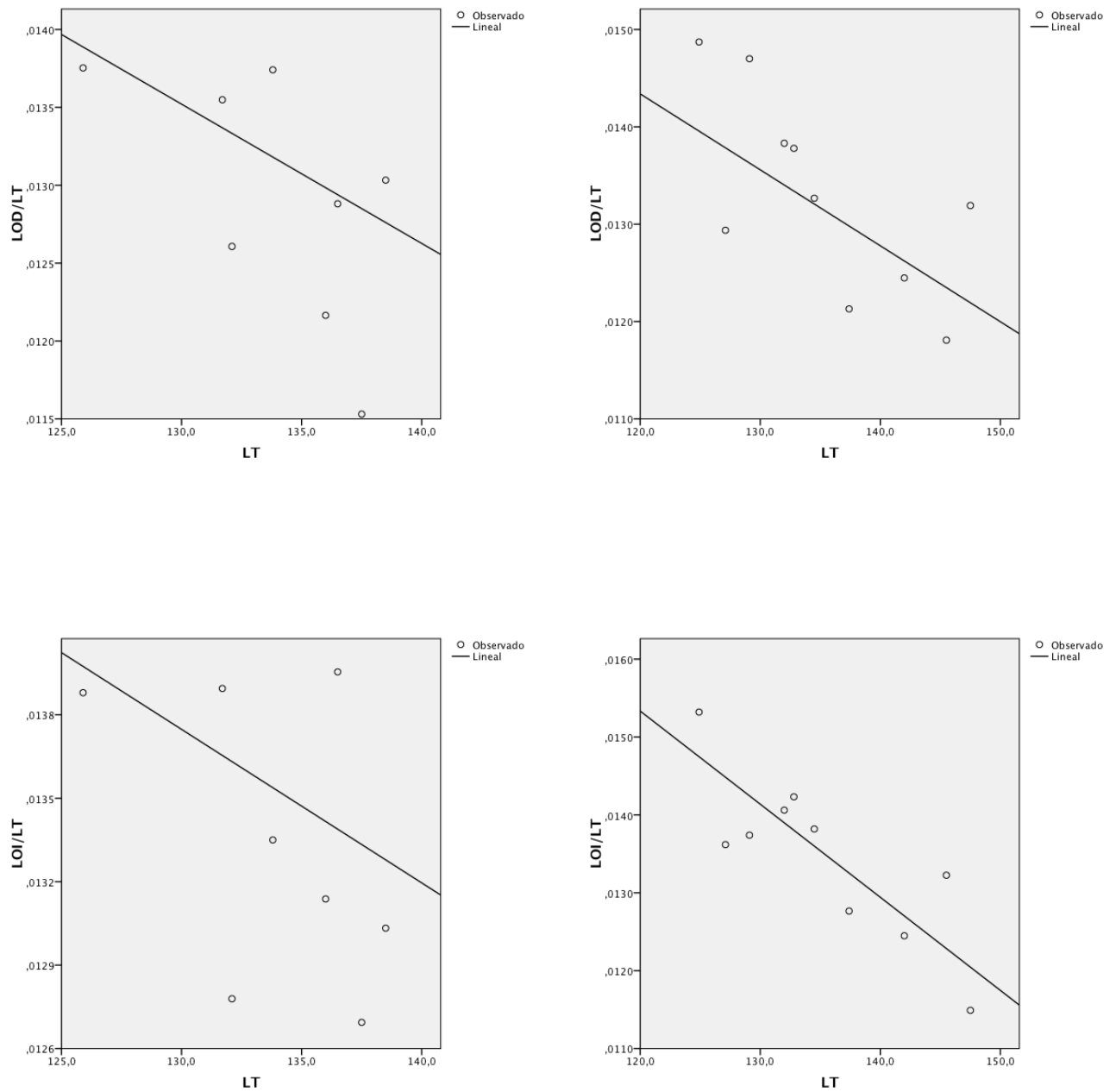
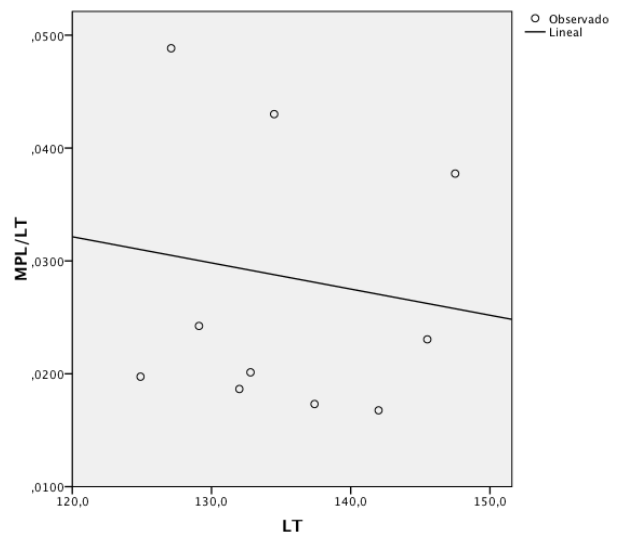
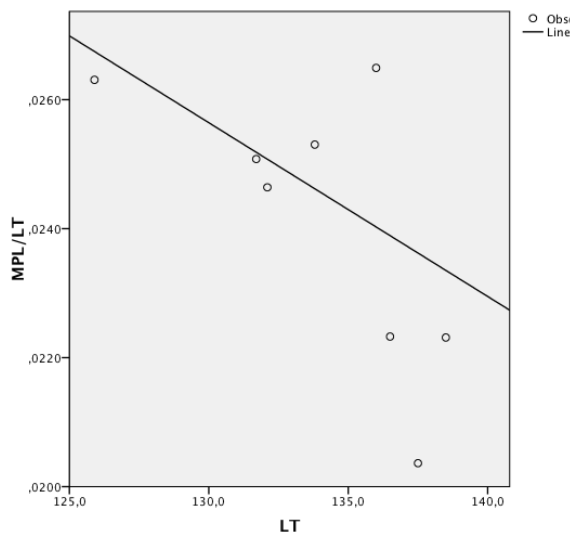
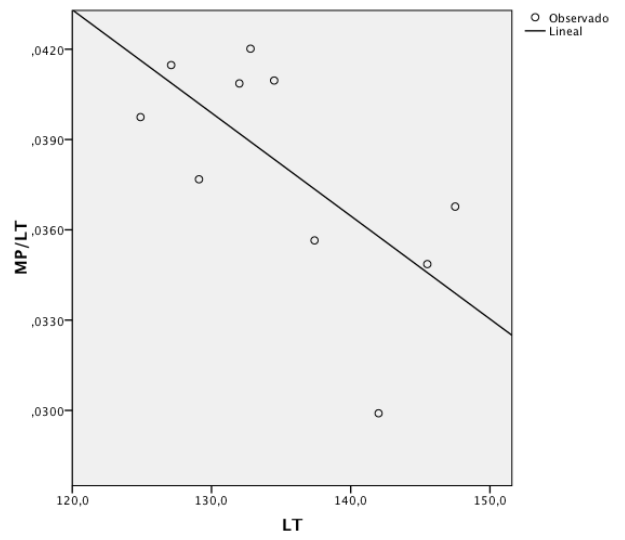
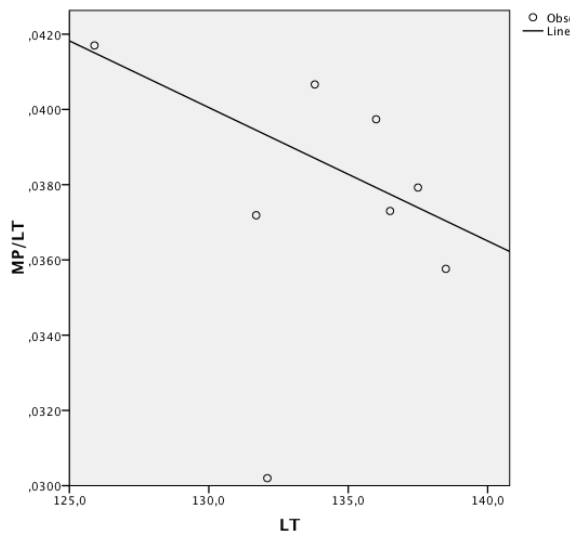
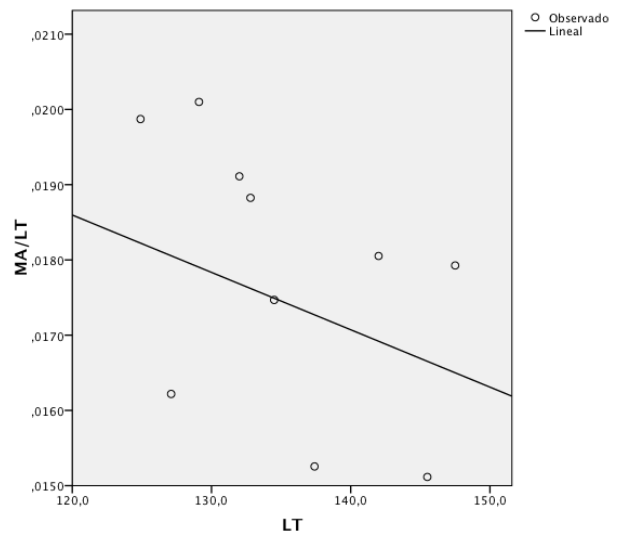
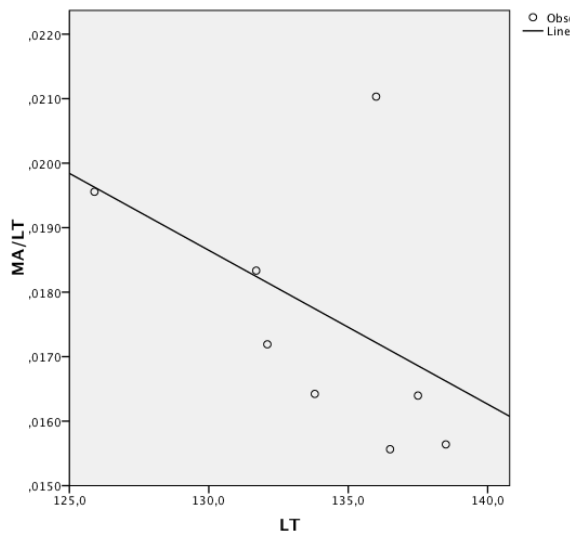


Figura 5. Datos morfométricos relativizados al L_T y graficados vs. L_T de las variables HO y LCI (para significado de siglas ver Tabla 1). Las gráficas de la columna izquierda corresponden a los machos, y las de la columna derecha a las hembras. Las escala de L_T están en cm.

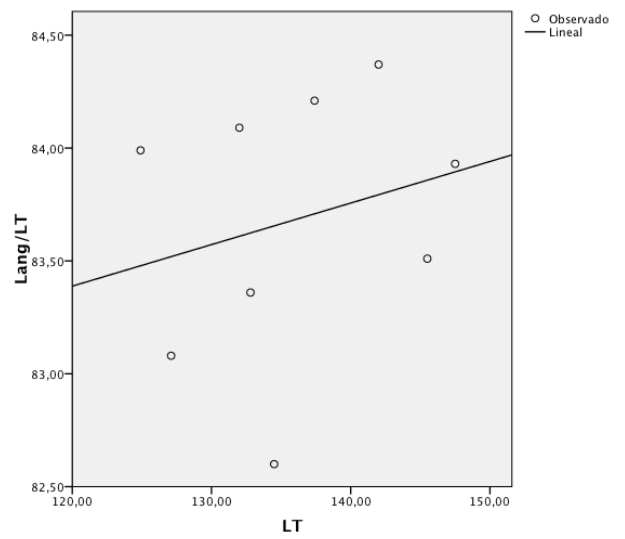
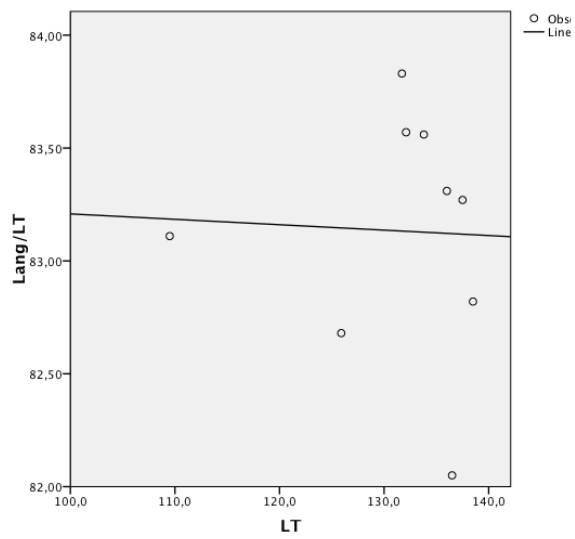
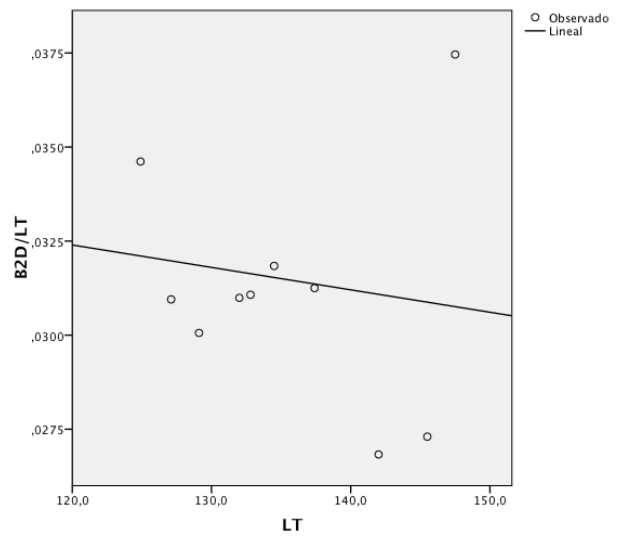
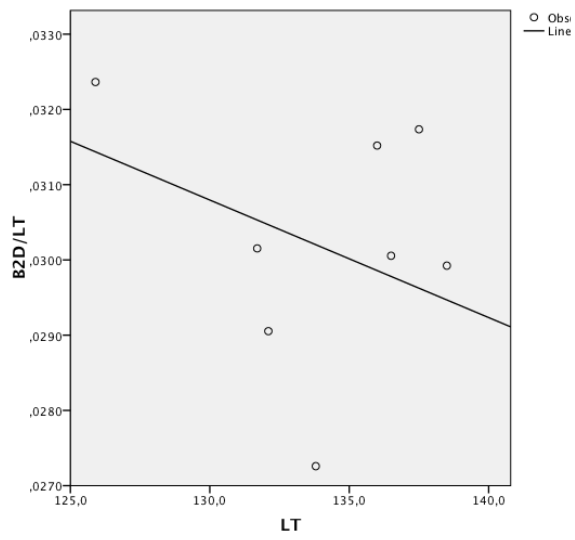
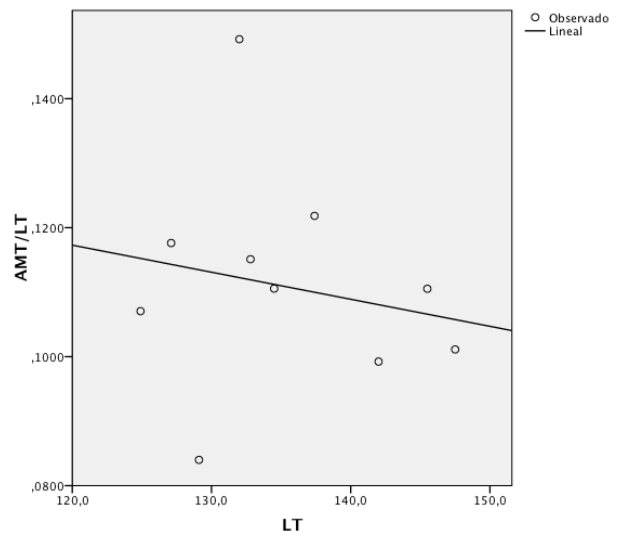
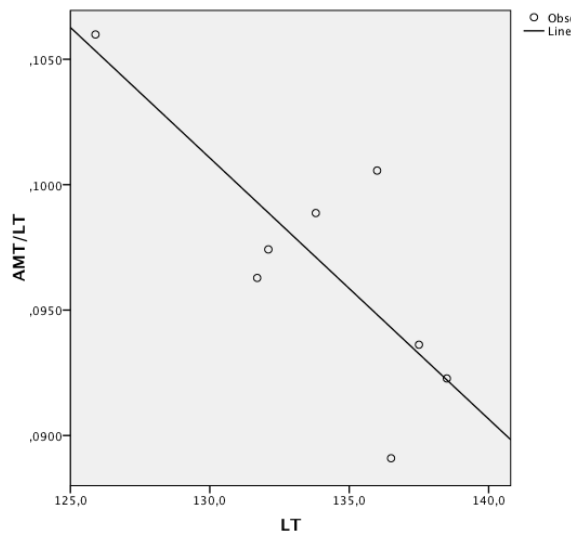
Aclaración: el paquete estadístico utilizado no permite suprimir la recta de regresión ("Lineal") que se muestra en aquellos casos donde los datos no se ajustan a una regresión (alometría neutra, I), y que por lo tanto no deberían aparecer.

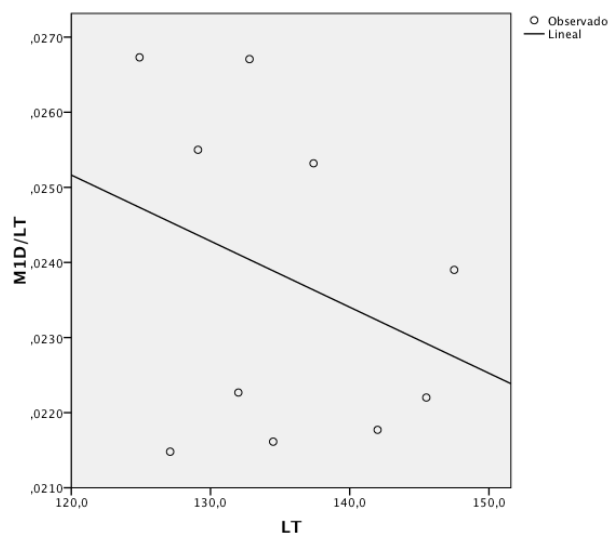
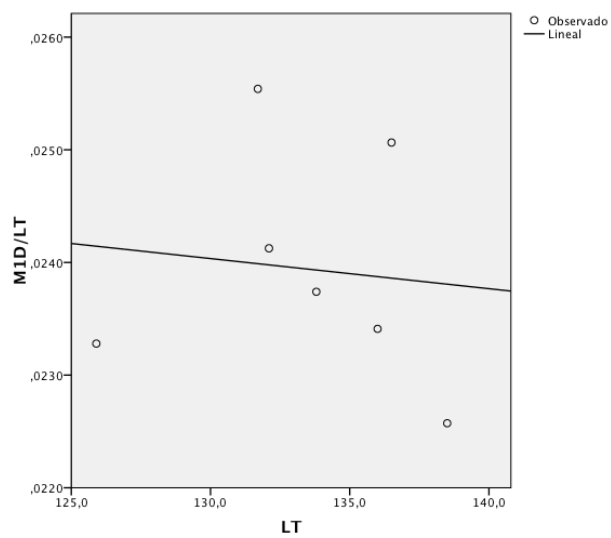
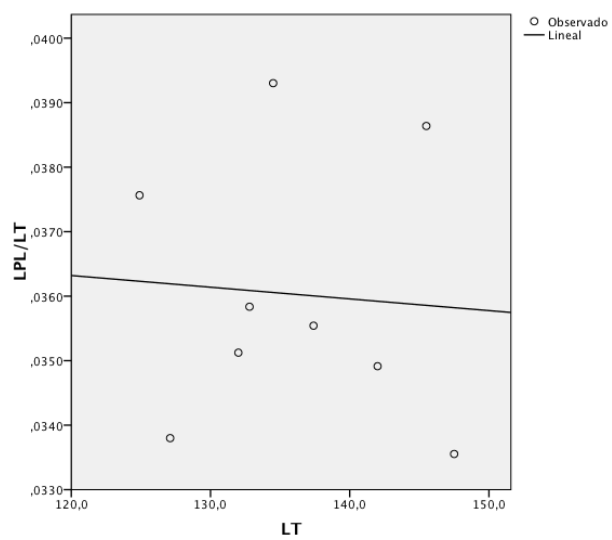
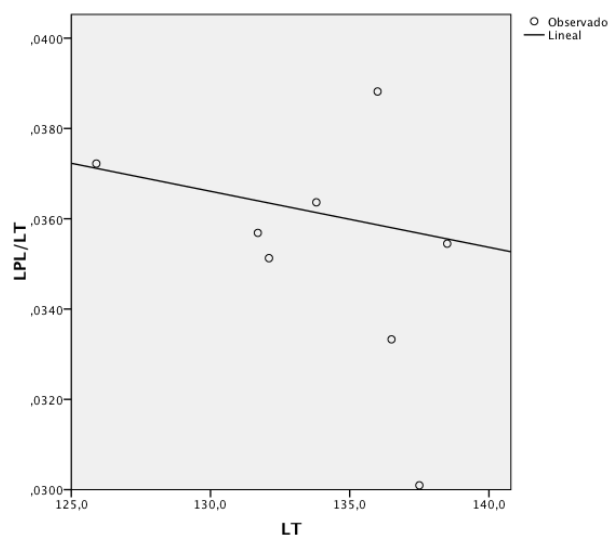


Página anterior: Figura 6. Datos morfométricos relativizados al L_T y graficadas vs. L_T de las variables MA, MP y MPL (para significado de siglas ver Tabla 1). Las gráficas de la columna izquierda corresponden a los machos, y las de la columna derecha a las hembras. Las escala de L_T están en cm.

Dos páginas subsiguientes: Figura 7 y Figura 8. Datos morfométricos relativizados al L_T y graficadas vs. L_T de las variables AMT, B2D y Lang (Fig. 6); LPL y M1D (Fig.7). Para significado de siglas ver Tabla 1. Las gráficas de la columna izquierda corresponden a los machos, y las de la columna derecha a las hembras. Las escala de L_T están en cm.

Aclaración: el paquete estadístico utilizado no permite suprimir la recta de regresión ("Lineal") que se muestra en aquellos casos donde los datos no se ajustan a una regresión (alometría neutra, I), y que por lo tanto no deberían aparecer.





En los machos, excepto en algunos casos particulares, en los que la variable presenta una mínima dispersión respecto a la curva de regresión (por ejemplo, AC; Fig. 9, columna izquierda, posición central), la mayoría de las variables estudiadas presentan dispersiones que no permiten sacar conclusiones absolutas sobre el patrón de comportamiento. Esto resulta llamativo para muchas variables (Tabla 3), que en hembras siguen un patrón A- y en machos, a pesar de que gráficamente se puede observar cierta pendiente negativa en la disposición de los puntos (por ejemplo en los casos BPL, Fig. 12, columna izquierda, posición central; y H1B, Fig. 14, columna izquierda, posición superior), el análisis de la alometría, sin embargo, arrojó como resultado un patrón isométrico (I). Asimismo, se puede observar que en las gráficas resalta un hiato entre 125,9 y 131,7 cm de L_T , lo cual otorga al único dato de menor L_T un peso relativo que incide en el cálculo de las pendientes.

Sin embargo, para las hembras, en las que el grupo de datos presenta una distribución más equilibrada en el segmento de L_T estudiado, las variables muestran comportamientos más definidos, permitiendo una mejor capacidad interpretativa de los resultados en los que se observaron patrones alométricos negativos.

Un patrón particular, y que llama la atención, se puede observar en el caso de las curvas de alto de ojo derecho (AOD; Fig. 10, centro), si se las compara con las de alto de ojo izquierdo (AOI; Fig. 10, inferior). El estudio de patrón alométrico arroja el resultado de A- en ambos casos para machos e isometría para AOD y A- para AOI en hembras (Tabla 3). Una vez más, el resultado puede estar sesgado debido al bajo número de la muestra, ya que de manera gráfica se

puede percibir cierto patrón A-, aunque estadísticamente no pueda ser comprobado.

Asimismo, se comprueba un solo caso de A+ entre las 49 variables estudiadas, en el caso del lóbulo posterior de la segunda aleta dorsal de los machos (M2D; Fig. 19, columna izquierda, posición central; Tabla 3); esta variable sigue el patrón A- en las hembras (M2D; Fig. 19, columna derecha, posición central; Tabla 3).

Tabla 2. Medidas proporcionales de *Galeorhinus galeus*, expresadas como porcentaje de la longitud total.

		♂					♀				
		N	Media	Desvío estandar	Mín	Máy	N	Media	Desvío estandar	Mín	Máy
LT		11	127,35	–	107,90	138,50	13	129,97	–	107,20	147,50
Hocico a:	ángulo interno de aleta caudal	11	83,12	0,51	82,05	83,83	12	83,54	0,58	82,60	84,37
	primera abertura branquial	11	16,88	0,51	16,17	17,95	13	16,44	0,56	15,63	17,40
	narinas	10	5,98	0,30	5,30	6,35	13	5,78	0,30	5,25	6,25
	espiráculo	10	11,16	0,46	10,78	12,11	13	10,93	1,28	9,82	14,79
	boca	10	7,69	0,25	7,22	8,04	13	7,44	0,24	7,06	7,80
	ojo	11	8,65	0,29	8,15	9,16	13	8,29	0,68	7,13	9,36
	primera aleta dorsal	11	31,43	0,88	30,22	32,60	13	32,33	0,72	31,25	33,67
	cloaca	11	50,93	1,78	48,88	55,85	13	52,71	0,78	51,76	54,07
	segunda aleta dorsal	11	65,74	0,98	63,93	66,92	13	66,46	1,02	65,18	68,81
	base de aletas pélvicas	11	48,96	0,74	47,53	50,18	13	51,20	1,50	49,29	53,60
	base de aleta anal	11	66,66	1,18	64,57	68,24	13	67,10	0,91	65,48	68,52
	base de aleta pectoral	11	20,20	0,54	19,06	20,95	13	19,38	0,49	18,73	20,41
	base de la caudal	11	78,20	0,67	76,68	78,91	13	78,60	0,81	77,50	79,92
Altura de la cabeza		11	5,11	0,32	4,57	5,72	13	6,25	2,36	4,65	13,68
Longitud ojo derecho		10	1,76	0,11	1,59	1,96	13	1,86	0,21	1,64	2,50
Longitud ojo izquierdo		11	1,82	0,11	1,69	2,09	13	1,83	0,09	1,69	2,00
Alto ojo derecho		10	1,38	0,08	1,31	1,57	13	1,44	0,10	1,22	1,59
Alto ojo izquierdo		11	1,38	0,09	1,20	1,54	13	1,44	0,10	1,33	1,67
Distancia interorbital		11	7,22	0,17	6,87	7,41	13	7,43	0,41	6,63	8,13

Altura de la primera dorsal	11	6,15	0,32	5,39	6,47	13	6,74	0,58	6,03	7,92
Base de la primera aleta dorsal	11	7,64	0,43	6,89	8,33	13	8,04	0,51	7,05	8,80
Lóbulo posterior de la primera aleta dorsal	11	3,34	0,77	2,69	5,55	13	3,23	0,25	2,73	3,55
Altura de la segunda aleta dorsal	11	2,62	0,23	2,25	3,00	13	2,98	0,42	2,41	3,72
Base de la segunda aleta dorsal	11	4,01	0,27	3,59	4,36	13	4,17	0,47	3,57	5,53
Lóbulo posterior de la segunda aleta dorsal	11	2,73	0,20	2,41	3,13	13	2,79	0,20	2,46	3,10
Base de la aleta pectoral	11	5,12	0,23	4,73	5,42	13	5,46	0,30	5,00	6,01
Margen anterior de la aleta pectoral	11	13,06	2,56	5,60	14,87	13	14,64	0,98	13,09	16,07
Lóbulo posterior de la aleta pectoral	11	4,97	0,43	3,99	5,44	13	5,09	0,36	4,25	5,58
Base de la aleta pélvica	11	2,62	0,19	2,16	2,84	13	2,98	0,74	2,32	4,89
Margen anterior de la aleta pélvica	11	4,64	0,36	3,96	5,28	13	5,05	0,83	4,30	7,58
Lóbulo posterior de la aleta pélvica	11	3,13	0,27	2,69	3,60	13	3,91	1,69	2,36	6,21
Base de la aleta anal	11	3,67	0,18	3,41	4,04	13	3,85	0,30	3,34	4,45
Margen anterior de la aleta anal	11	3,26	0,40	2,33	3,67	13	3,82	0,79	3,29	6,37
Lóbulo posterior de la aleta anal	11	2,37	0,25	2,07	2,86	13	2,45	0,23	2,06	2,80
Longitud lóbulo superior de la aleta caudal	11	20,63	0,67	19,64	21,78	13	20,73	0,80	18,78	21,64
Longitud lóbulo inferior de la aleta caudal	11	10,17	0,41	9,45	10,88	13	10,71	2,01	9,65	17,27
Altura mínima de la caudal	10	3,03	0,14	2,78	3,32	13	3,08	0,10	2,93	3,26
Ancho de la boca	11	6,73	0,35	6,31	7,41	13	7,37	0,78	6,43	9,74
Altura de la boca	11	3,59	0,12	3,40	3,85	13	3,55	0,27	3,07	4,00
Altura de la primera abertura branquial	11	1,96	0,20	1,67	2,33	12	2,32	0,19	1,99	2,66
Altura de la tercer abertura branquial	11	2,62	0,27	2,32	3,19	13	2,92	0,30	2,44	3,51
Altura máxima del tronco	10	12,53	1,30	9,04	13,68	13	14,36	2,87	7,57	19,70
Distancia interdorsal	11	33,71	1,27	31,84	36,22	13		2,19	26,49	35,14
Distancia segunda dorsal a caudal	11	14,47	2,25	12,87	20,95	13	12,87	1,40	8,60	14,19
Distancia pectoral a pélvica	11	28,96	2,61	21,28	30,64	13	31,31	1,84	27,11	33,90
Distancia pélvica a caudal	11	27,84	3,22	18,39	29,99	13	26,46	5,28	9,76	32,88
Distancia ojo a espiráculo	11	2,64	0,14	2,42	2,95	13	2,54	0,41	1,28	2,87

Tabla 3. Patrón de incremento en variables morfométricas (ver Tabla I) para machos y hembras de *G. galeus*, y comparación de medias entre variables isométricas para ambos sexos. Patrones de incremento son: A+, alometría positiva; A-, alometría negativa; I, isometría. *: $\alpha < 0,05$; ^{NS}: no significativo.

Medida	Machos	Alometría	Hembras	Alometría	t
A1B	0,871	I	0,083	I	0,0002*
A1D	0,169	I	0,943	I	0,0067*
A2D	0,908	I	0,459	I	0,0207*
A3B	0,793	I	0,749	I	0,0200*
AB	0,094	I	0,037*	A-	-
AC	0,012*	A-	0,057	I	-
ALB	0,129	I	0,001*	A-	-
AMC	0,046*	A-	< 0,001*	A-	-
AMT	0,070	I	0,273	I	0,0757 ^{NS}
AOD	0,001*	A-	0,130	I	-
AOI	0,008*	A-	0,016*	A-	-
B1D	0,038*	A-	0,125	I	-
B2D	0,428	I	0,740	I	0,3150 ^{NS}
BA	0,020*	A-	0,008*	A-	-
BP	0,783	I	0,179	I	0,0058*
BPL	0,222	I	0,005*	A-	-
D2DC	0,017*	A-	0,006*	A-	-
DOE	0,037*	A-	0,017*	A-	-
DPLC	0,003*	A-	0,009*	A-	-
DPPL	0,021*	A-	0,004*	A-	-
H1B	0,196	I	0,002*	A-	-
H1D	0,116	I	0,001*	A-	-
H2D	0,005*	A-	<0,001*	A-	-
HB	0,016*	A-	<0,001*	A-	-
HbA	0,025*	A-	<0,001*	A-	-
HbC	<0,001*	A-	<0,001*	A-	-
HbP	0,157	I	<0,001*	A-	-
HbPL	0,004*	A-	0,001*	A-	-
HC	0,005*	A-	<0,001*	A-	-
HE	0,003*	A-	0,004*	A-	-
HN	0,299	I	0,002*	A-	-
HO	0,124	I	0,207	I	0,1132 ^{NS}
ID	0,150	I	<0,001*	A-	-
IO	0,020*	A-	0,013*	A-	-
LA	0,895	I	0,019*	A-	-
Lang	0,919	I	0,523	I	0,0852 ^{NS}
LCI	0,179	I	0,052	I	0,3900 ^{NS}
LCS	0,044*	A-	0,001*	A-	-
LOD	0,164	I	0,077	I	0,2099 ^{NS}
LOI	0,212	I	0,009*	A-	-
LP	0,889	I	0,408	I	0,0183*
LPL	0,560	I	0,859	I	0,1410 ^{NS}
M1D	0,842	I	0,442	I	0,6165 ^{NS}
M2D	0,040*	A+	0,009*	A-	-
MA	0,340	I	0,366	I	0,4344 ^{NS}
MP	0,086	I	0,066	I	0,4853 ^{NS}
MPL	0,167	I	0,725	I	0,1455 ^{NS}
NM	0,026*	A-	0,001*	A-	-
Nm	0,261	I	<0,001*	A-	-

En el análisis discriminante se trabajó solamente con las 18 variables que pasaron la prueba de normalidad: AB, A1B, A3B, DPLC, H1D, HC, HbPL, HbP, HbC, IO, NM, Nm, B1D, MP, LPL, BA, LCI y AMC. La prueba de igualdad de matrices de covarianza resultó no significativa ($p > 0,05$; Tabla 4). A su vez, las variables significativas ($p < 0,05$) incluidas en el análisis por el programa fueron cinco: A1B, HbP, BA, H1D y HbC (Tabla 5), cuyos respectivos coeficientes estandarizados de la función discriminante canónica y los coeficientes de la función de clasificación se presentan en la Tabla 6.

Tabla 4. Prueba M de Box de igualdad de matrices de covarianza para los datos de *G. galeus* agrupados por sexo.

M de Box		15,968
F	Aprox.	0,766
	gl1	15
	gl2	1481,542
	Sig.	0,717

Tabla 5. Variables de medidas morfométricas significativas ($p < 0,05$) para el análisis discriminante.

Paso	Introducidas	Mín. D cuadrado					
		Estadístico	Entre grupos	F exacta			
				Estadístico	gl1	gl2	Sig.
1	A1B	3,462	1 y 2	18,884	1	20,000	,000
2	HbP	6,586	1 y 2	17,062	2	19,000	5,726E-005
3	BA	12,165	1 y 2	19,906	3	18,000	6,011E-006
4	H1D	19,573	1 y 2	22,687	4	17,000	1,245E-006
5	HbC	25,324	1 y 2	22,101	5	16,000	1,158E-006

Tabla 6. Coeficientes estandarizados de la función discriminante canónica y los coeficientes de la función de clasificación.

Variables morfométricas	Función discriminante	Función de clasificación	
		Sexo	
	1	M	H
A1B	0,624	-340,033	-324,164
H1D	0,939	-49,692	-44,047
HbP	-1,176	119,761	108,543
HbC	-0,612	254,445	249,764
BA	1,095	-279,125	-254,132

A continuación, en la Tabla 7 se indica el resultado de la clasificación, en la que se distingue que el 91.7% de los casos agrupados originales fueron clasificados correctamente. Finalmente, en la Fig. 9 se exhiben las distribuciones de frecuencias para los marcadores discriminantes según el sexo.

Tabla 7. Resultados de la clasificación: el 91.7% de los casos agrupados originales clasificados correctamente.

		Sexo	Grupo de pertenencia pronosticado		Total
			M	H	
Original	Recuento	M	10	1	11
		H	1	12	13
	%	M	90,9	9,1	100,0
		H	7,7	92,3	100,0

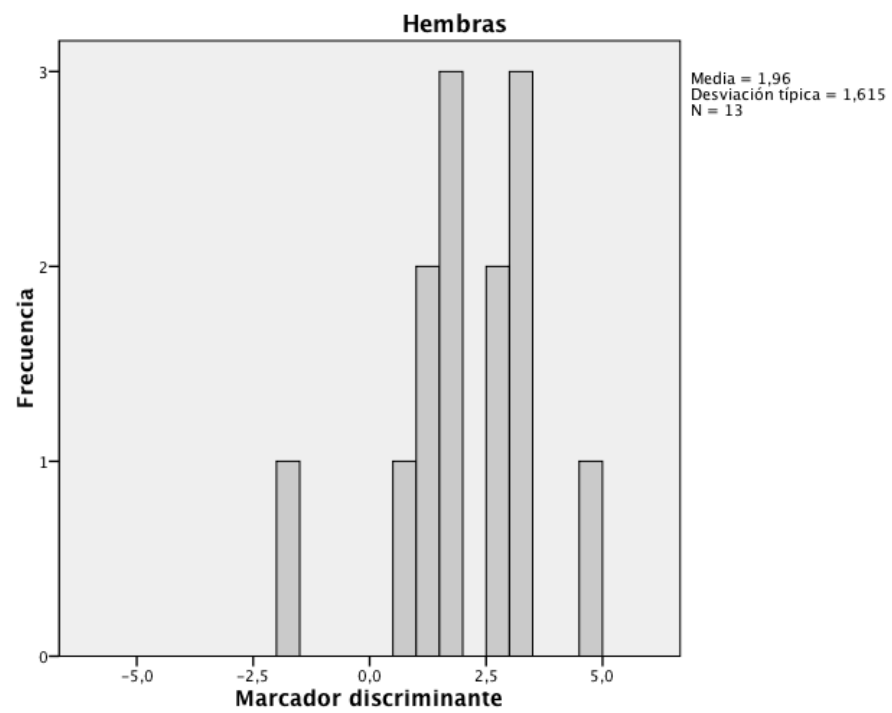
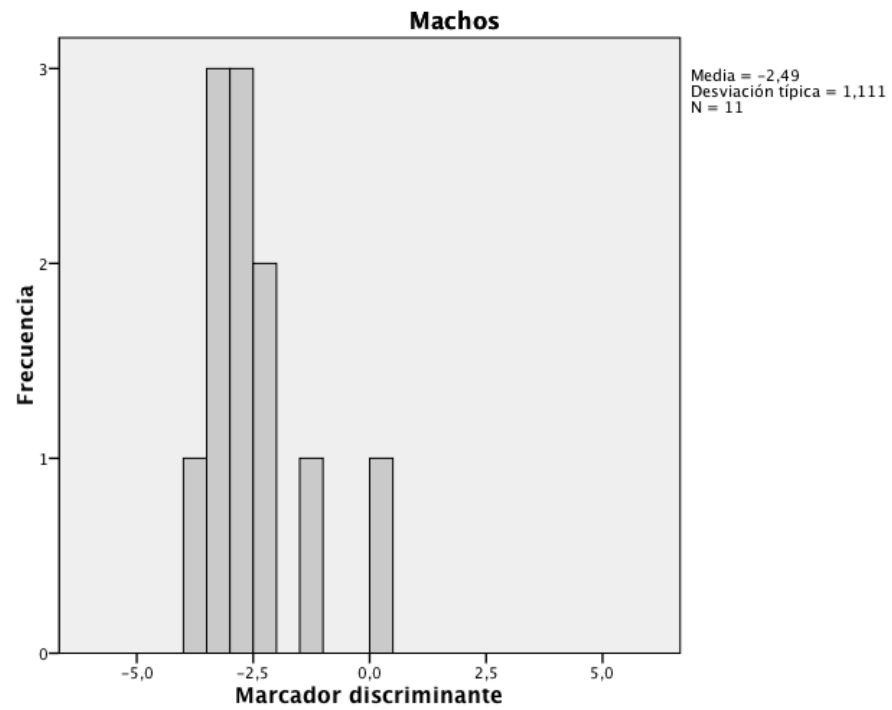


Figura 9. Distribución de los marcadores discriminantes calculados para machos y hembras.

Por los resultados obtenidos, se podría afirmar – y provisoriamente, hasta tanto no se cuente con un n lo suficientemente grande– que *se puede separar machos de hembras en base a n -variables ya que existe una función discriminante D^2 de n -variables ($n \geq 3$) tal que separa significativamente machos de hembras en *G. galeus**. Sin embargo, la verificación gráfica de las variables seleccionadas como resultado hacen desistir de sacar cualquier tipo de conclusión, ya que presentan gran incertidumbre en cuanto al real comportamiento de las mismas.

En las siguientes 12 páginas se presentan las gráficas de 31 variables. Las gráficas de la columna izquierda corresponden a los machos, y las de la columna derecha a las hembras. Todas las variables están relativizadas al L_T y graficadas *vs.* L_T . Las escala de L_T están en cm.

Aclaración: el paquete estadístico utilizado no permite suprimir la recta de regresión (“Lineal”) que se muestra en aquellos casos donde los datos no se ajustan a una regresión (alometría neutra, I), y que por lo tanto no deberían aparecer.

Figura 10: AB, AC, ALB;

Figura 11: AMC, AOD, AOI;

Figura 12: B1D;

Figura 13: BA, BPL, D2DC;

Figura 14: DOE, DPLC, DPPL;

Figura 15: H1B, H1D, H2D;

Figura 16: HB, HbA, HbC;

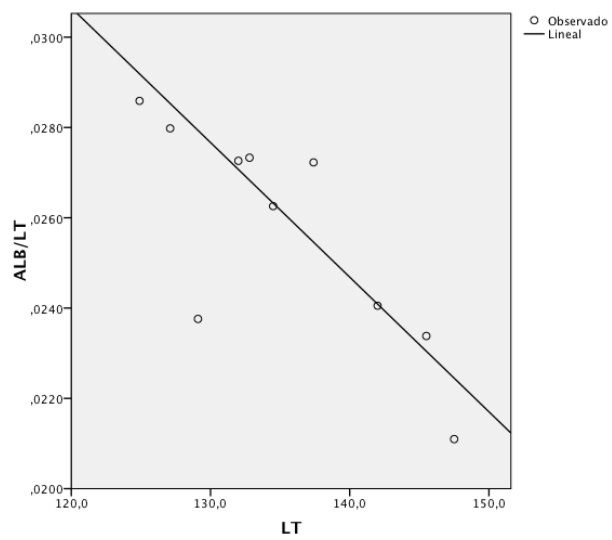
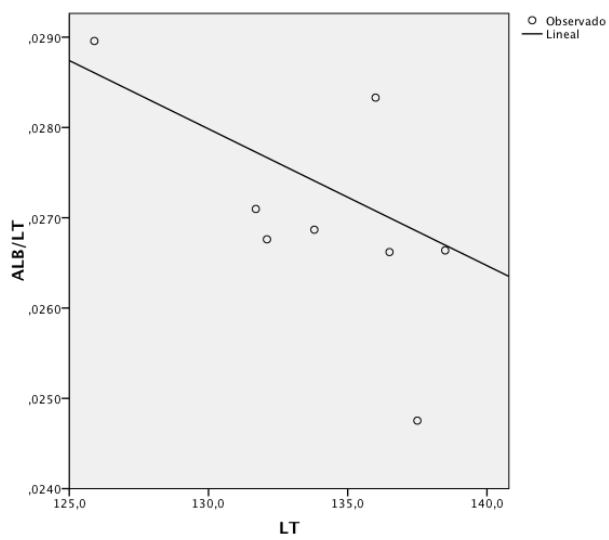
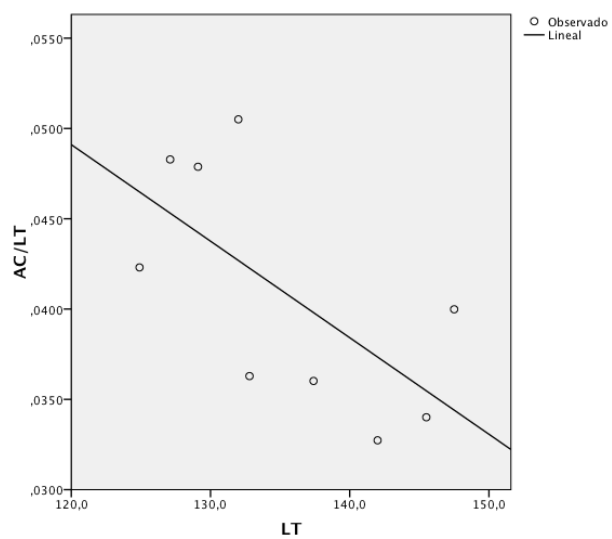
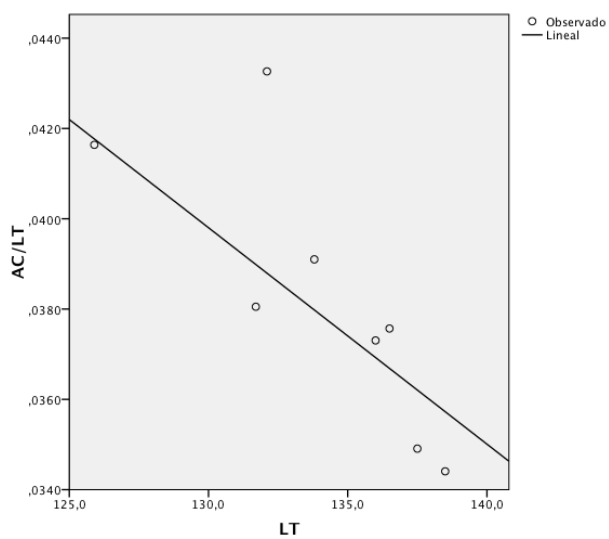
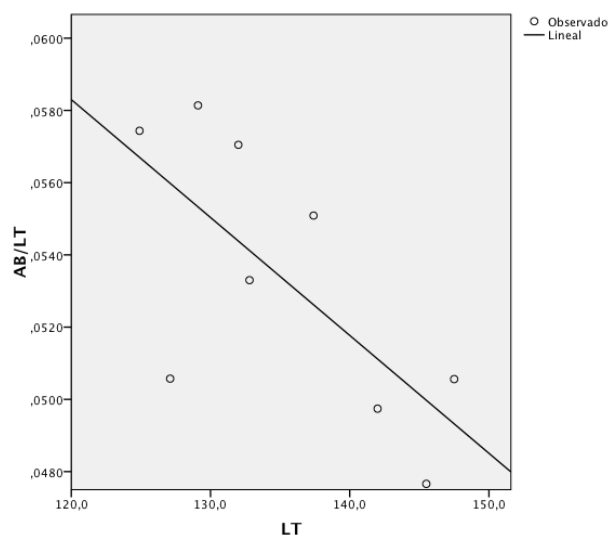
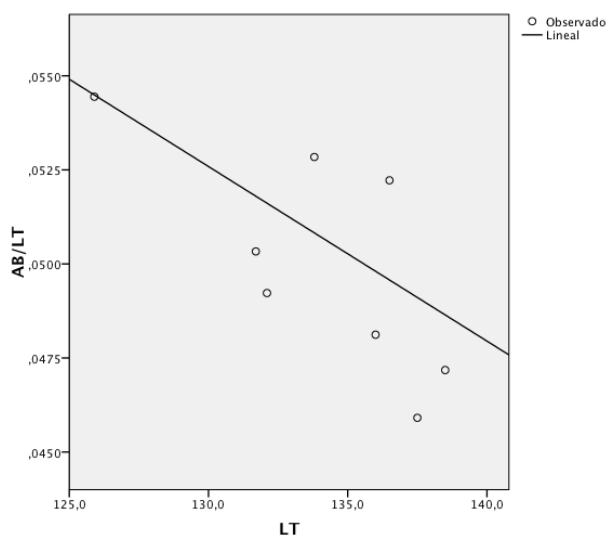
Figura 17: HbP, HbPL, HC;

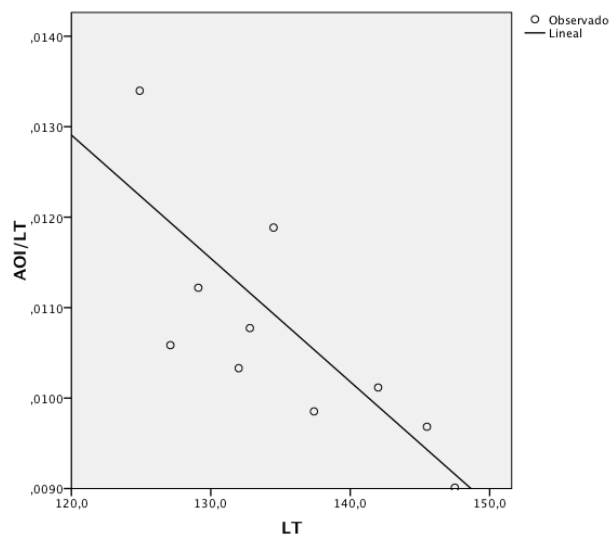
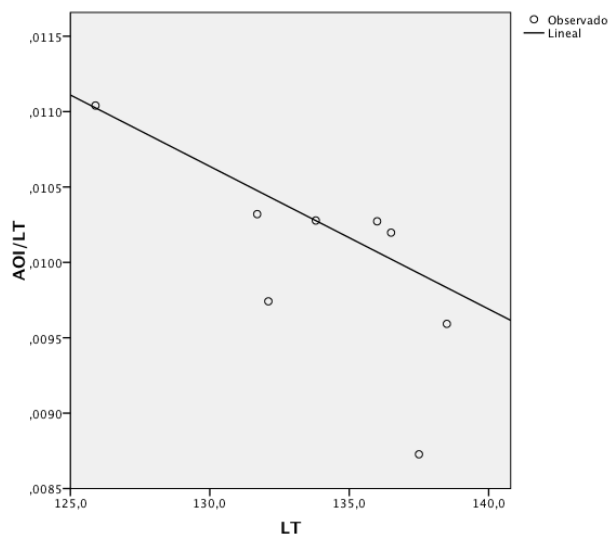
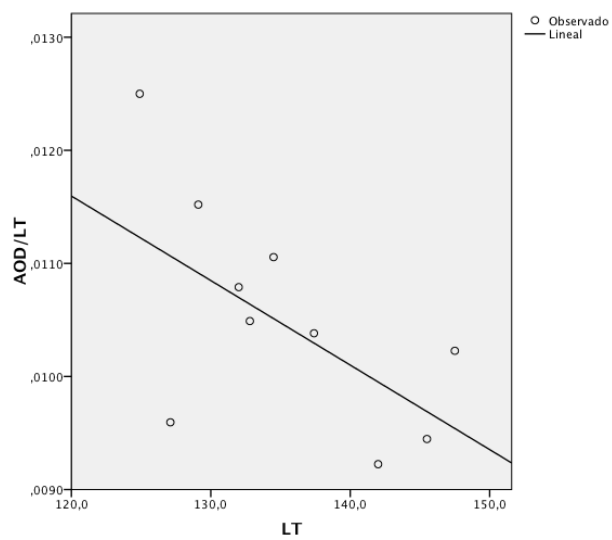
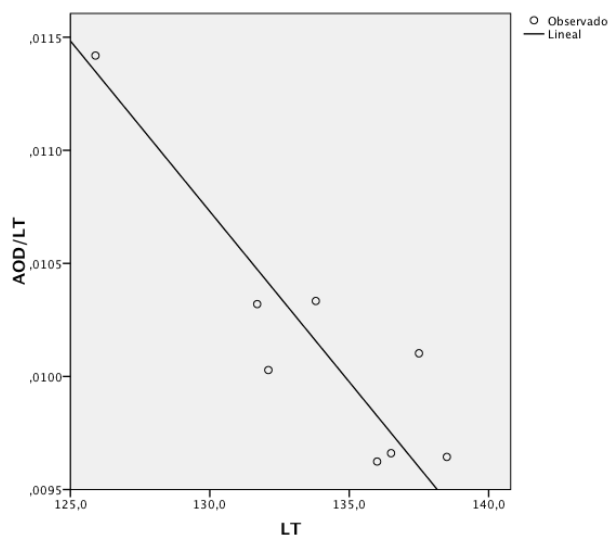
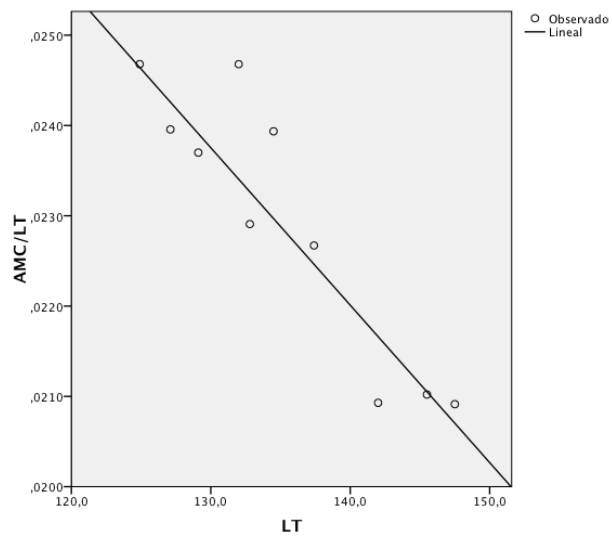
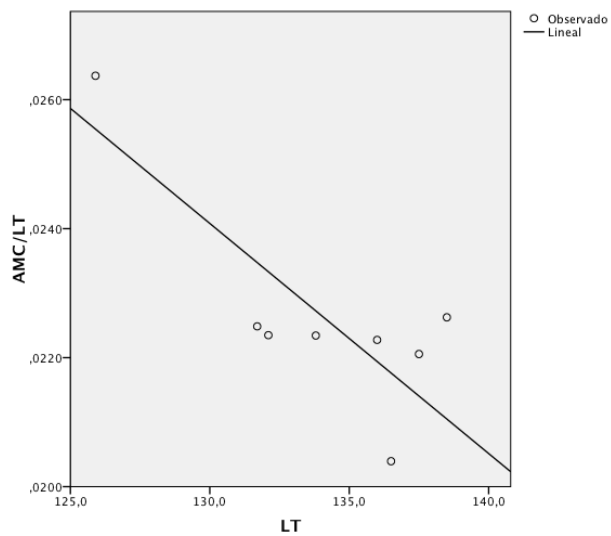
Figura 18: HE, HN, ID;

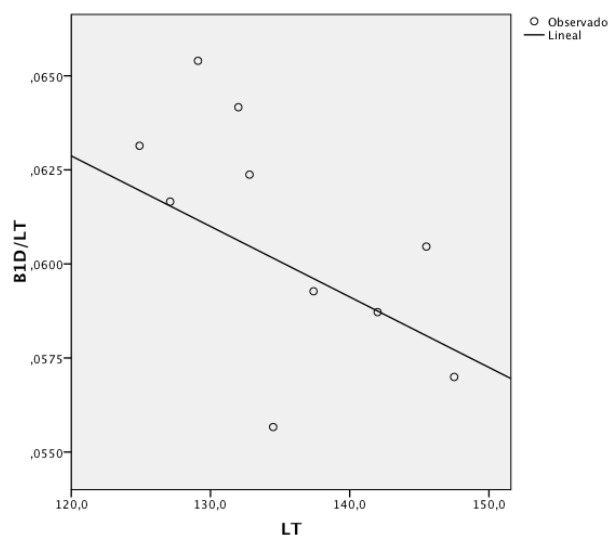
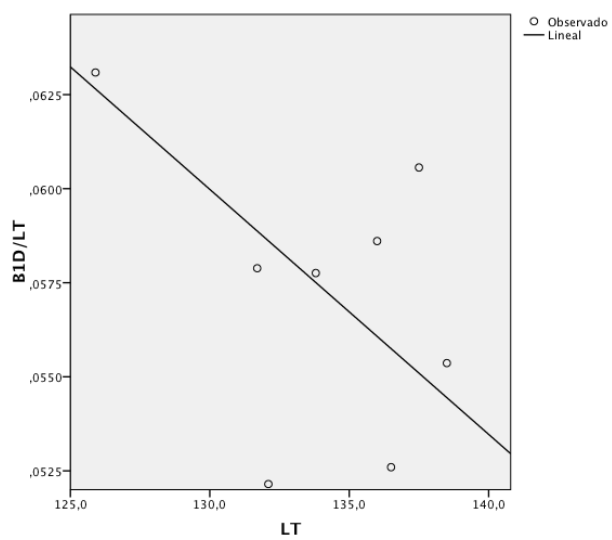
Figura 19: IO, LA, LCS;

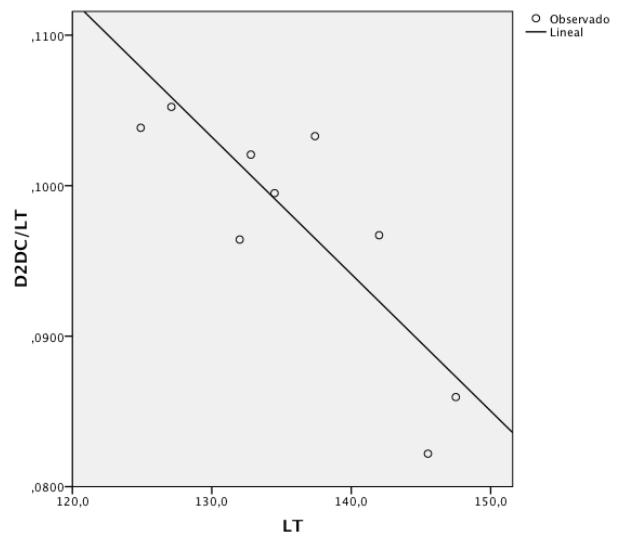
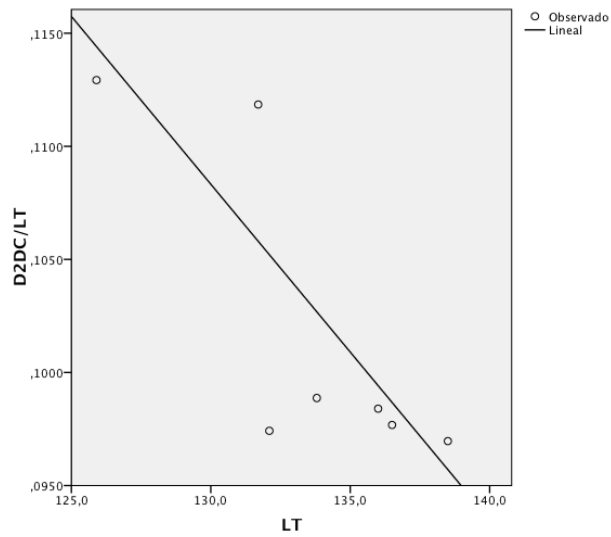
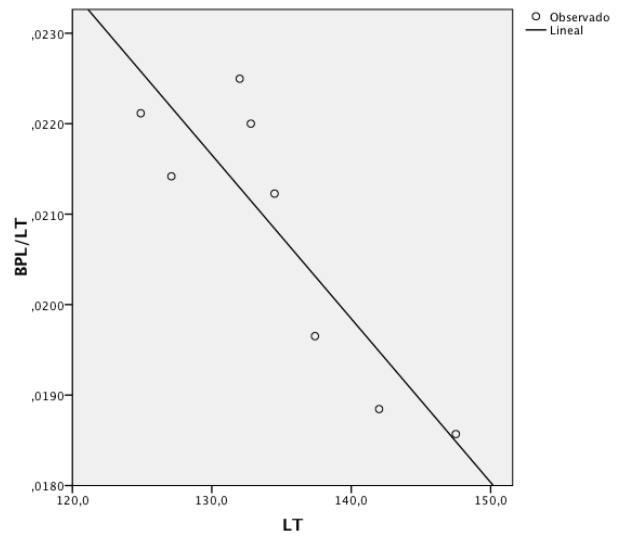
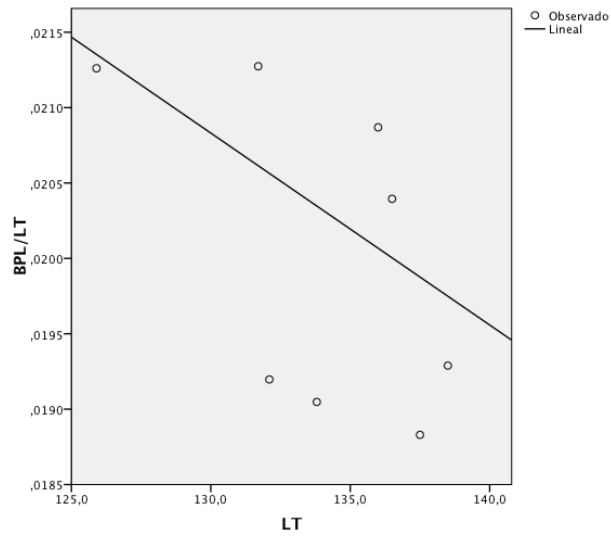
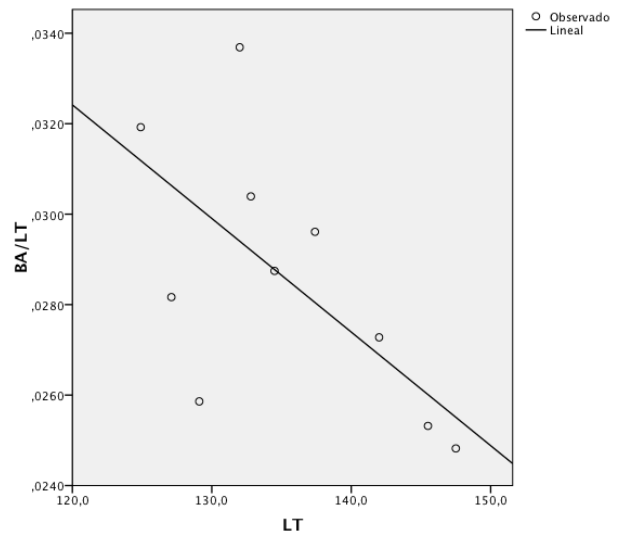
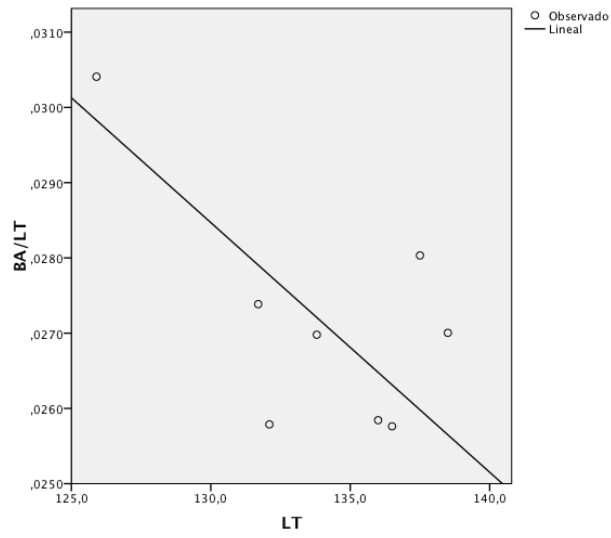
Figura 20: LOI, M2D, NM;

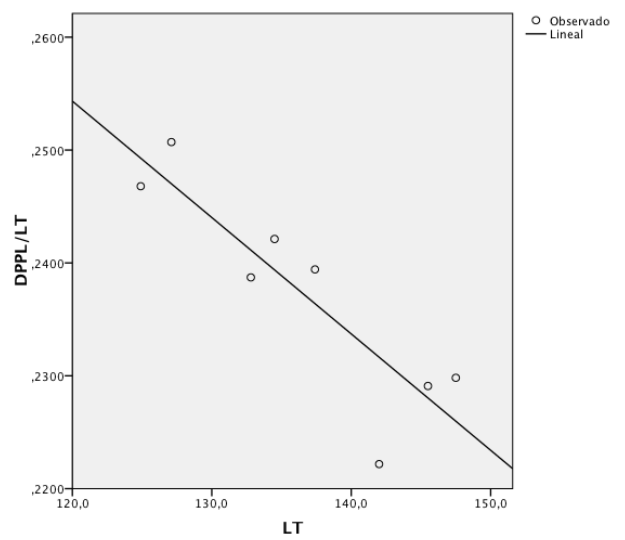
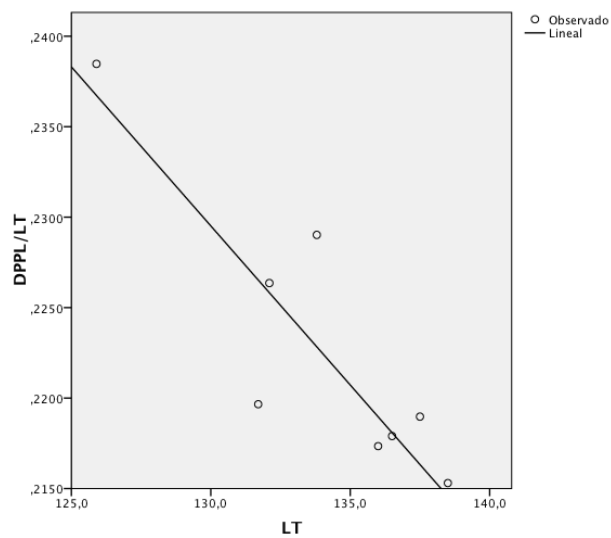
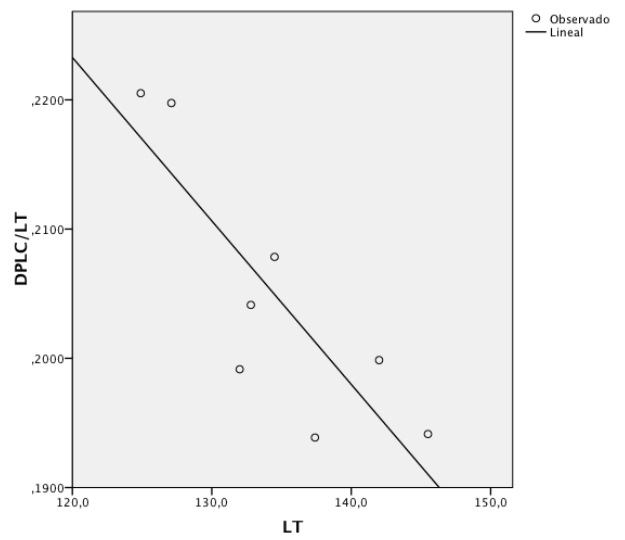
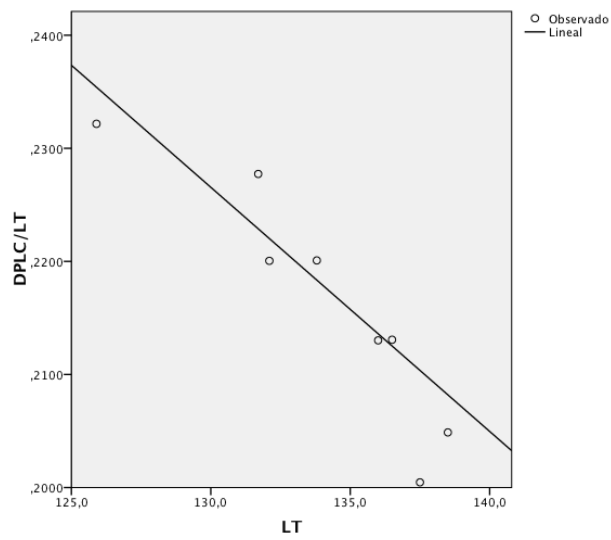
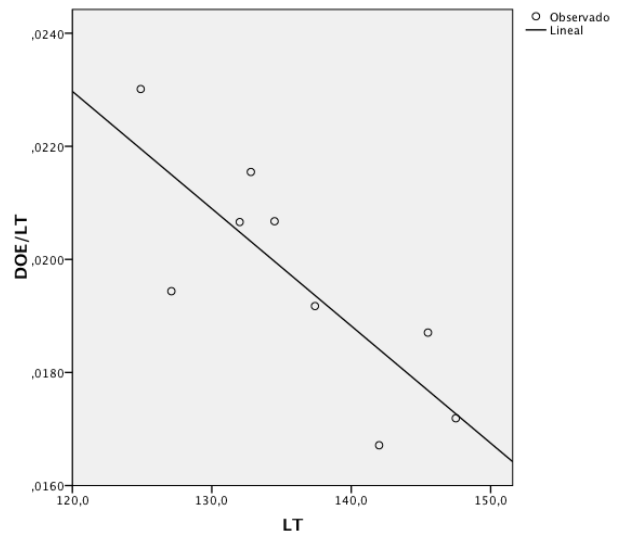
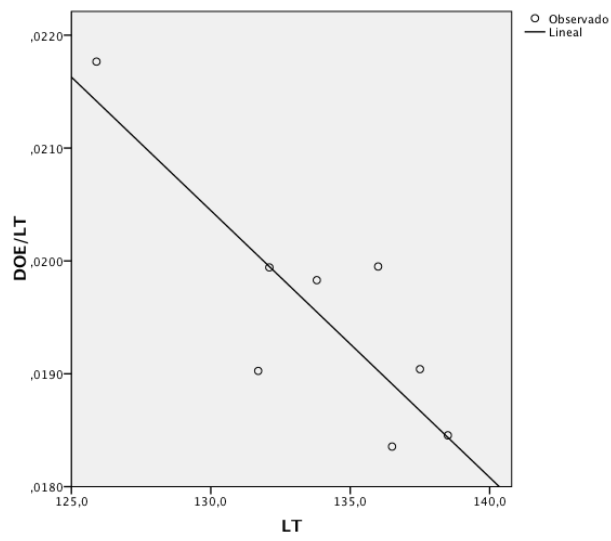
Figura 21: Nm.

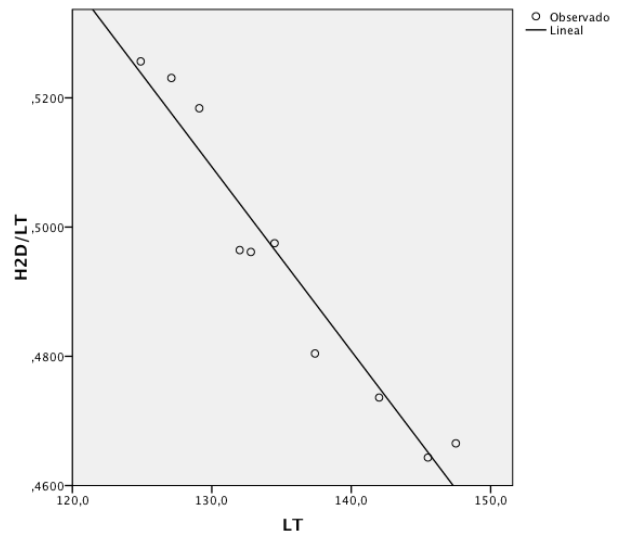
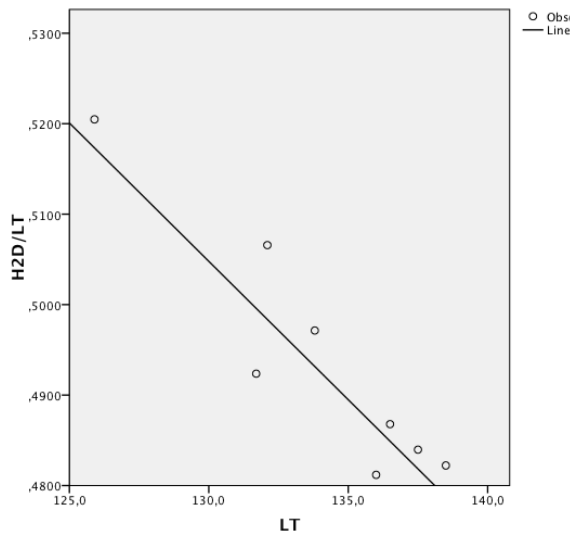
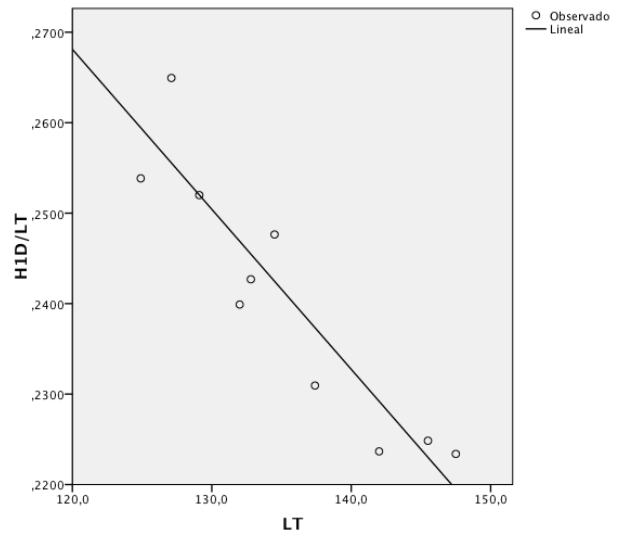
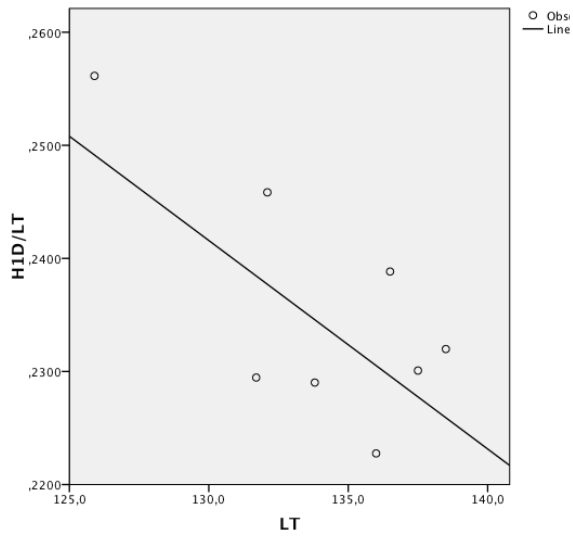
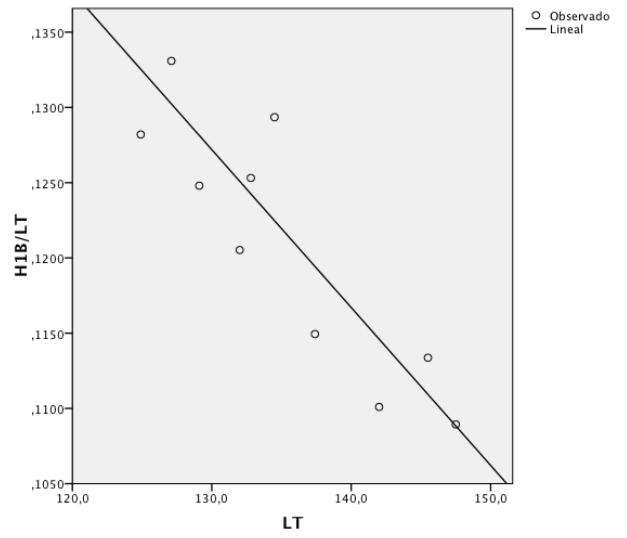
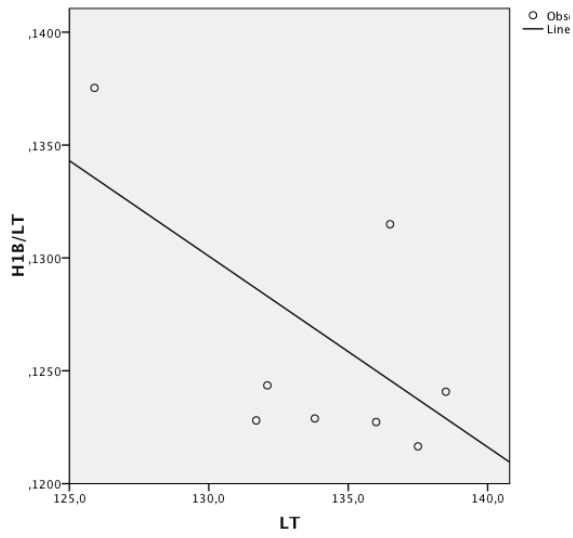


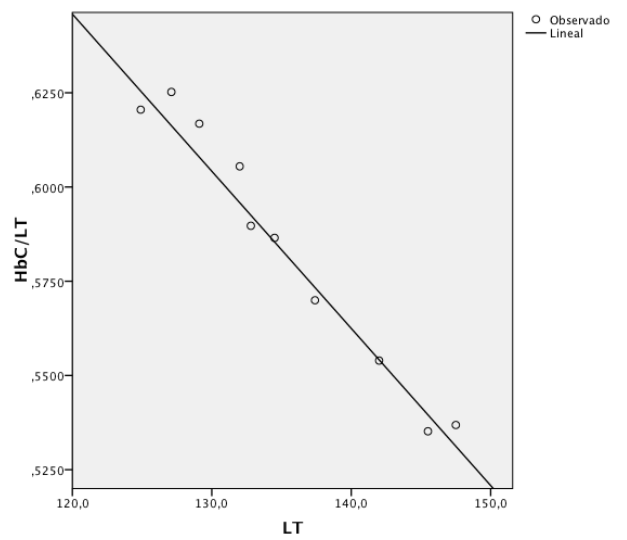
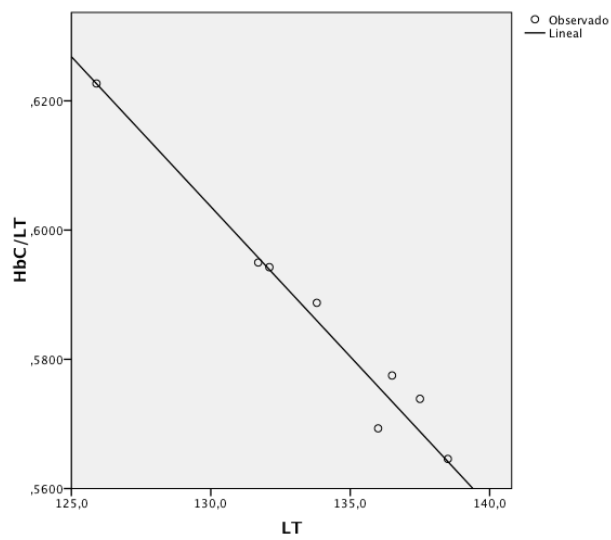
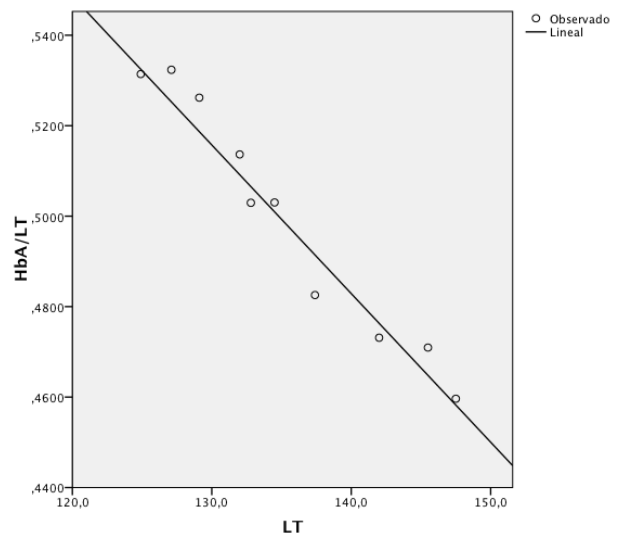
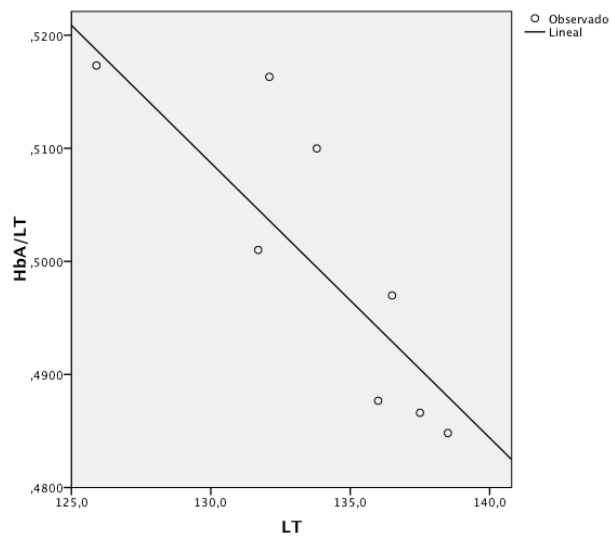
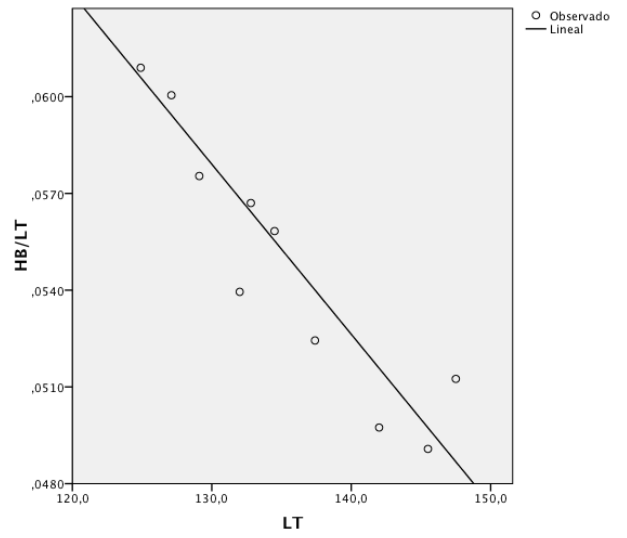
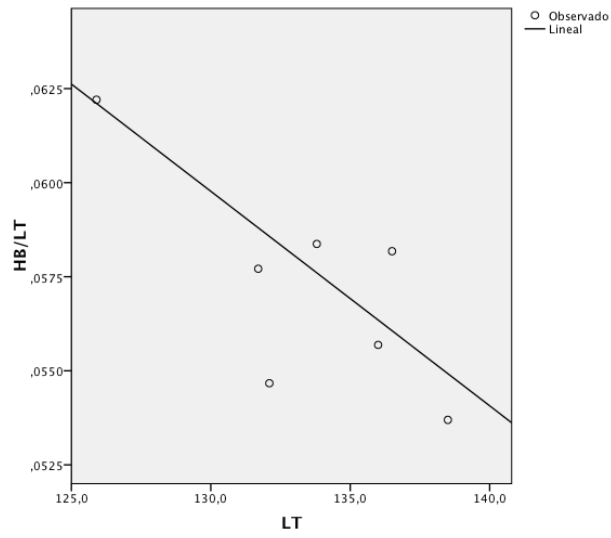


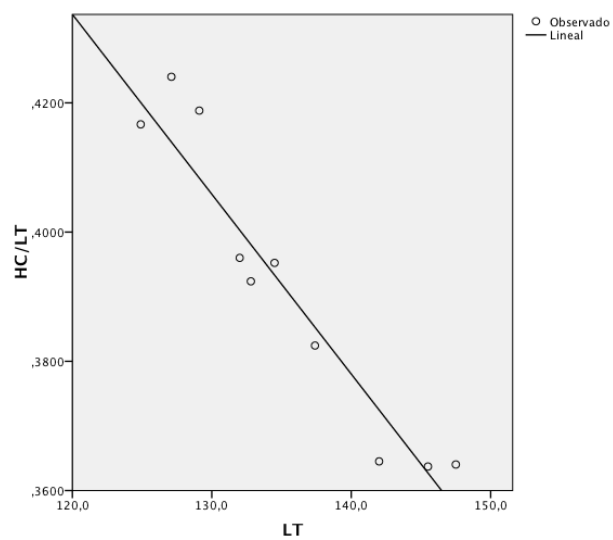
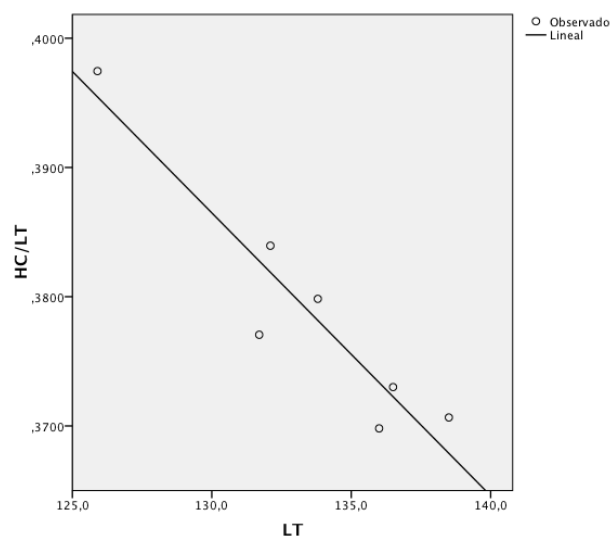
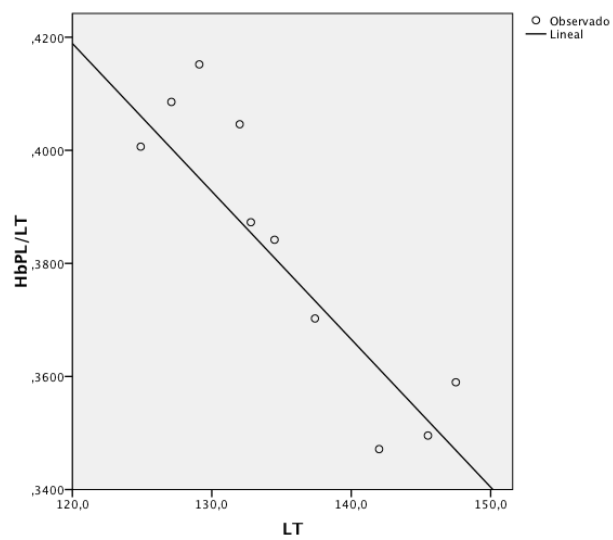
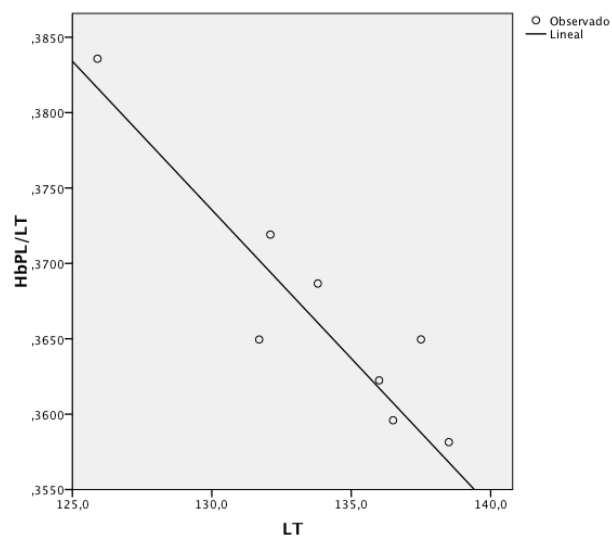
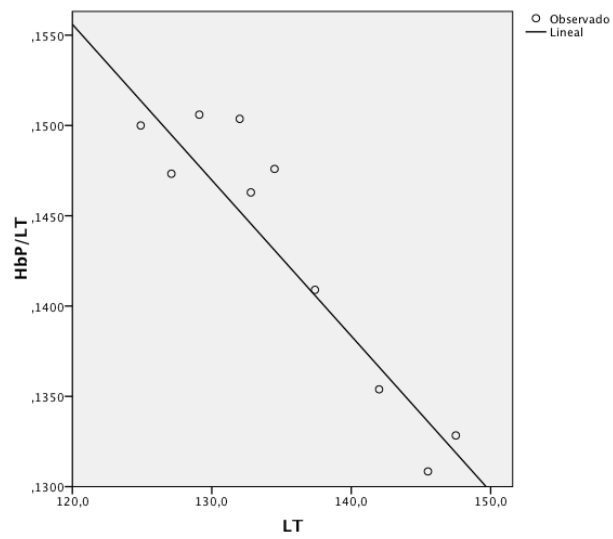
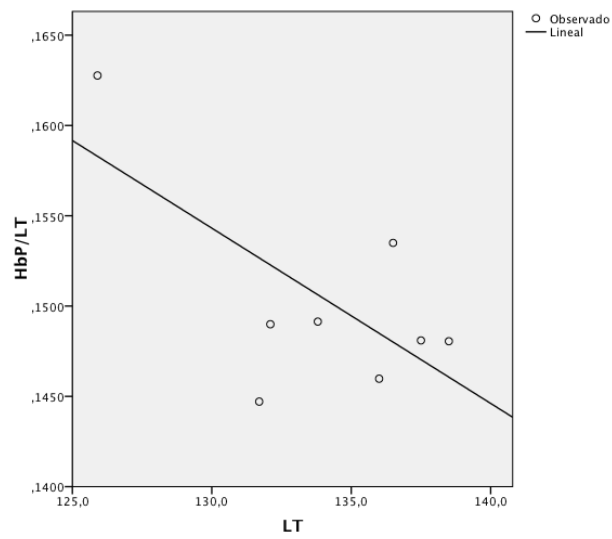


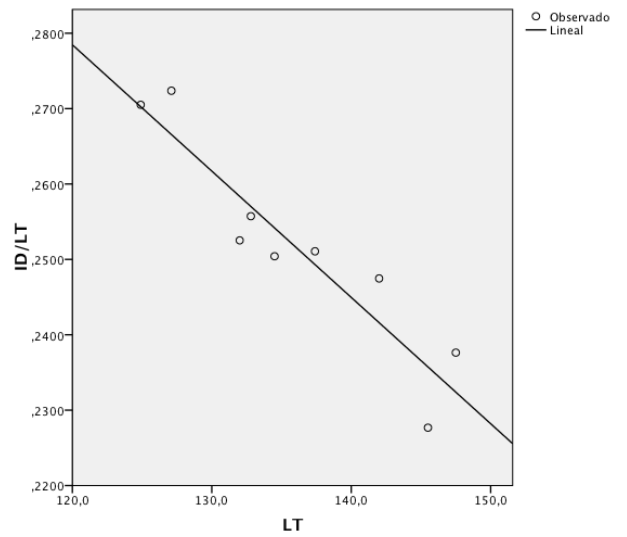
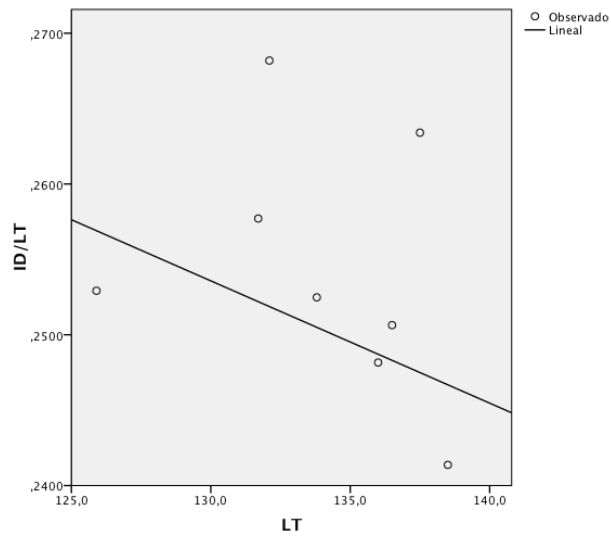
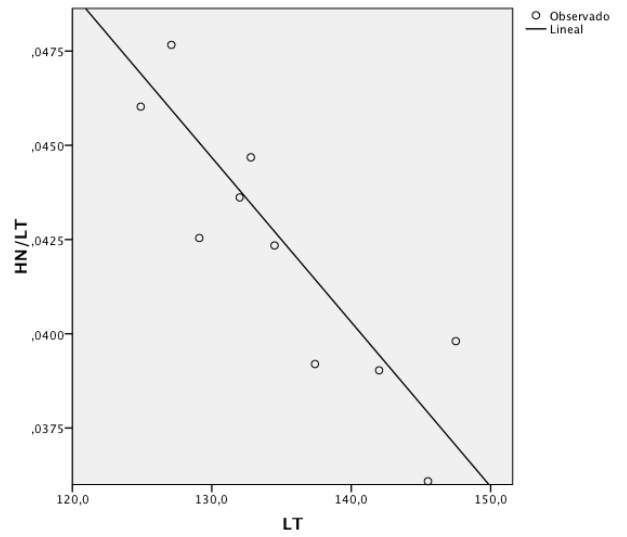
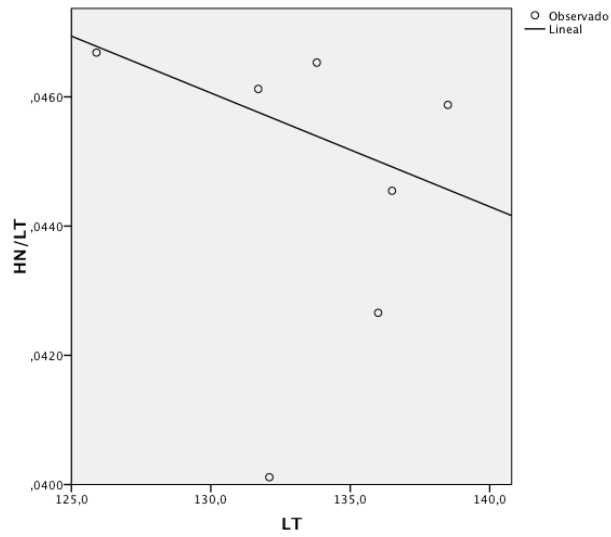
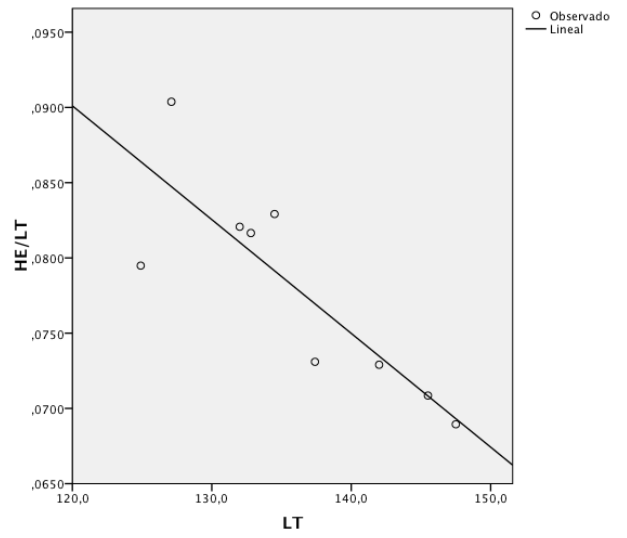
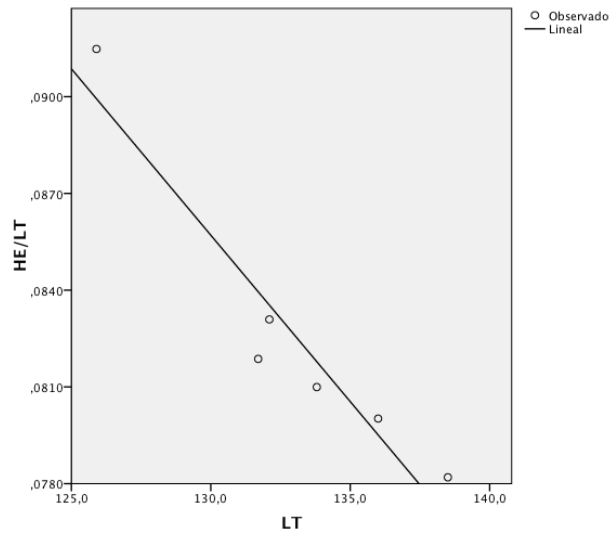


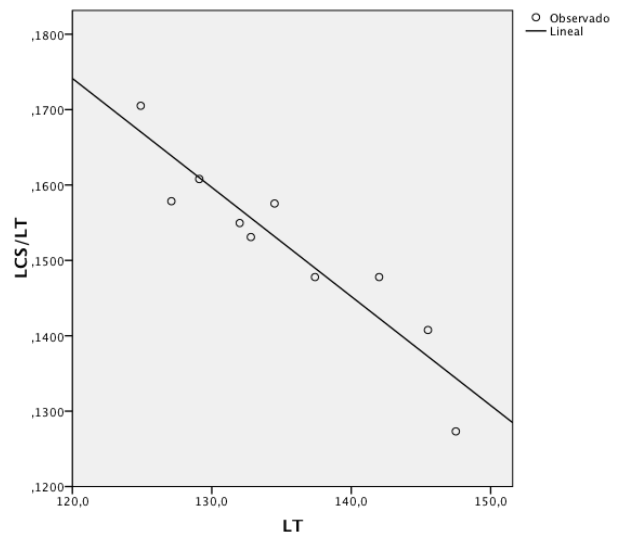
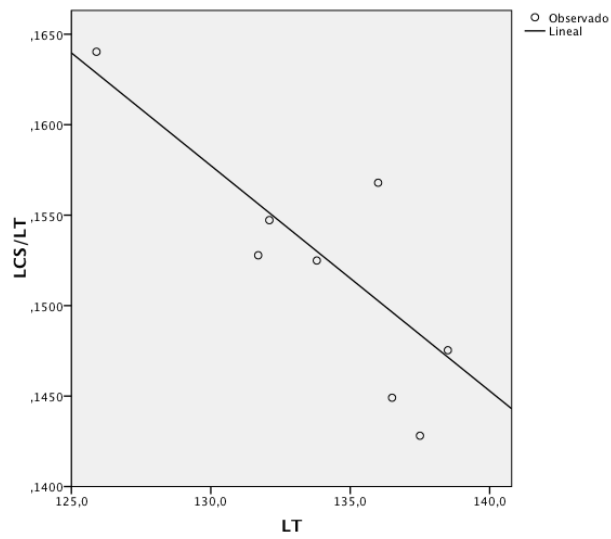
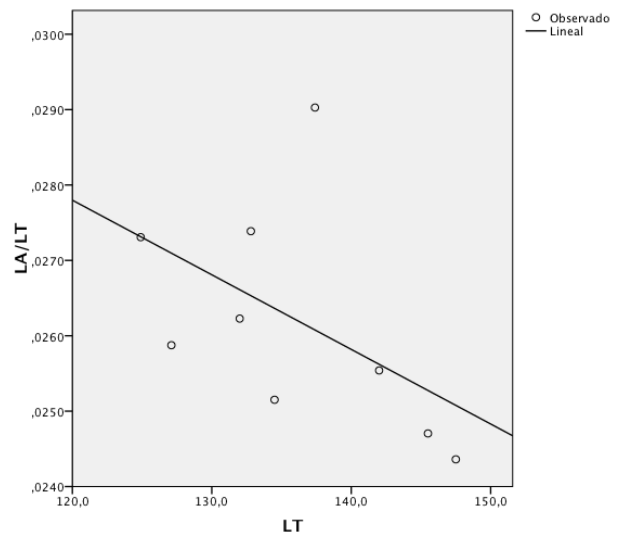
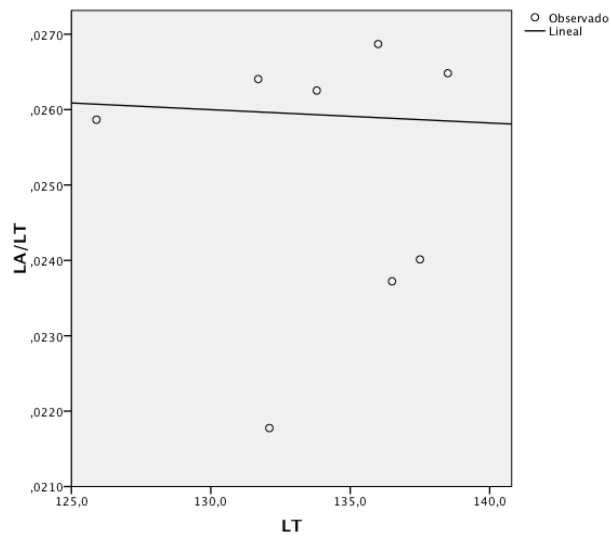
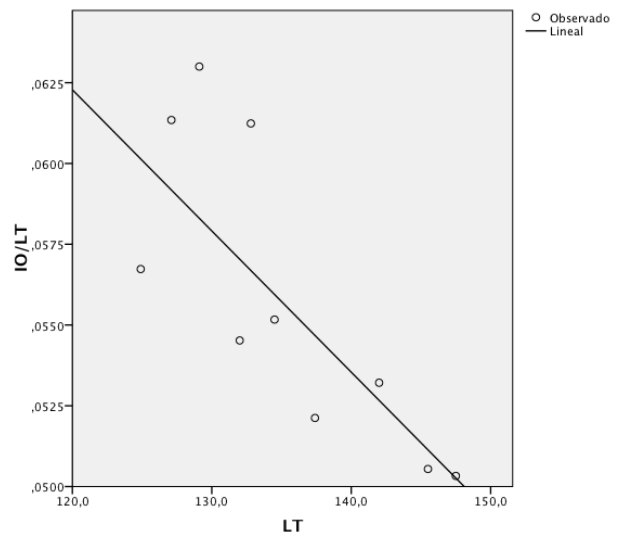
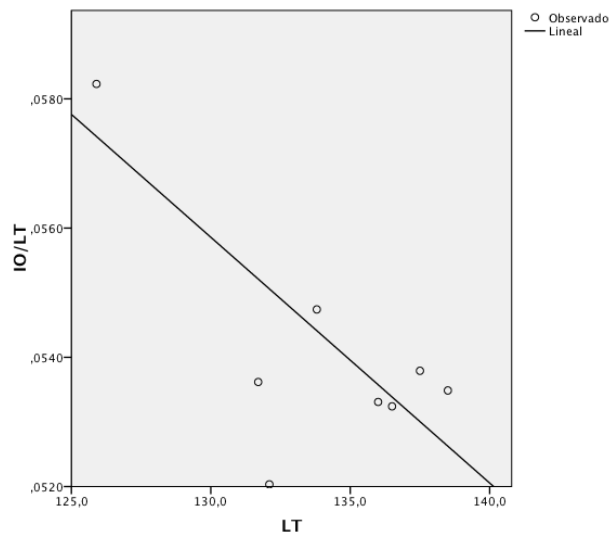


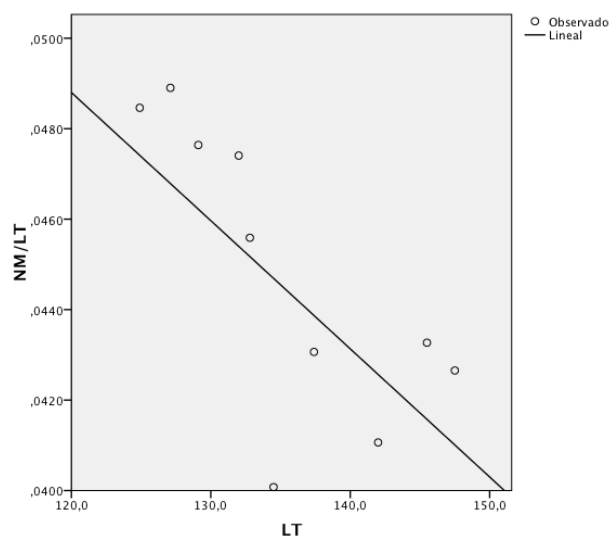
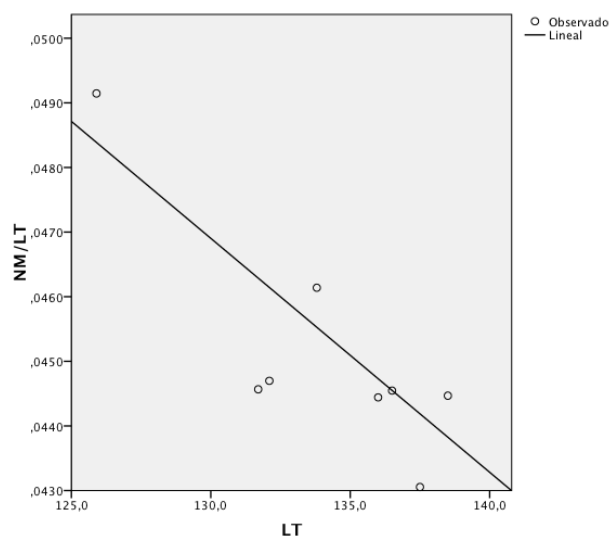
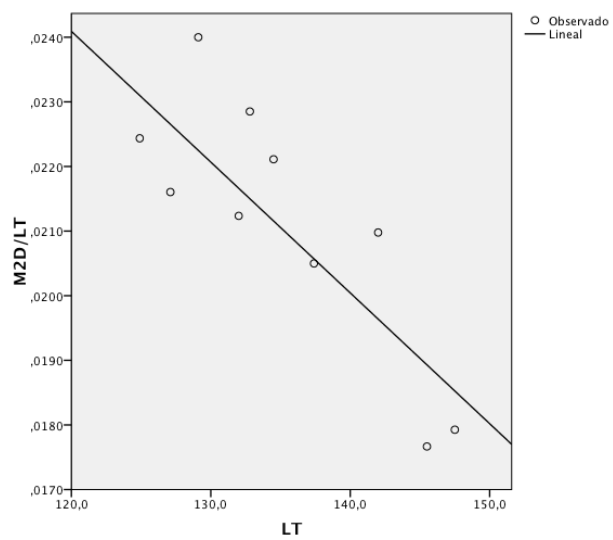
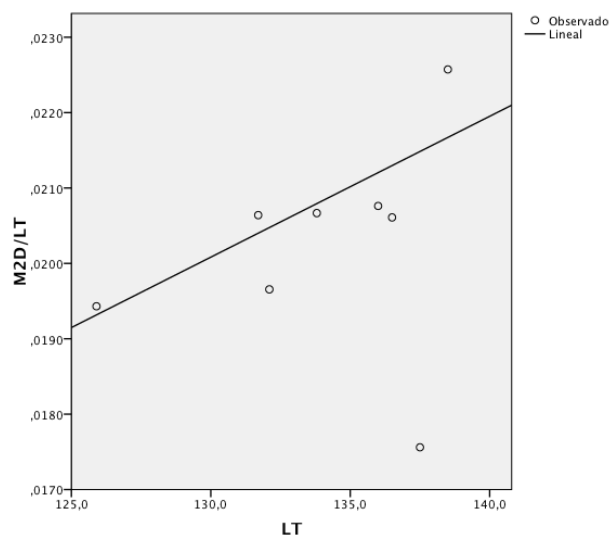
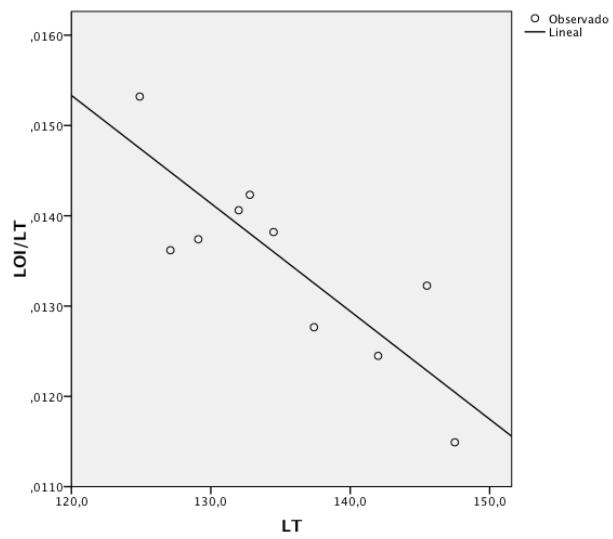
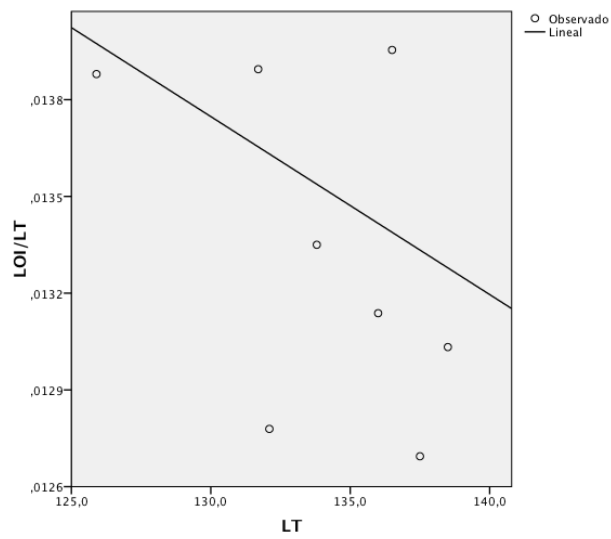


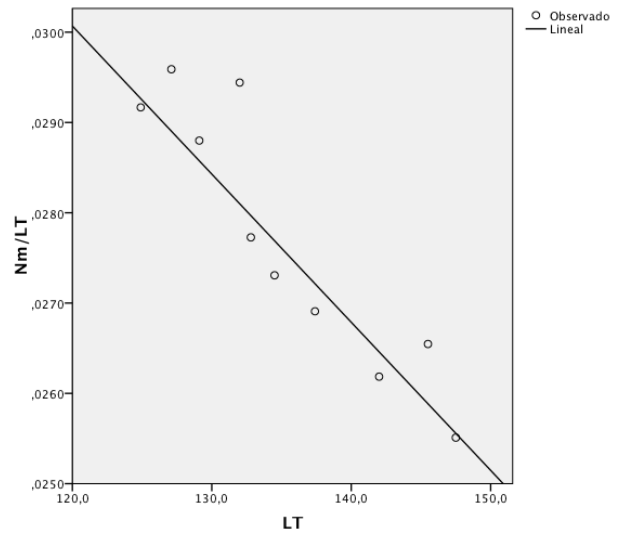
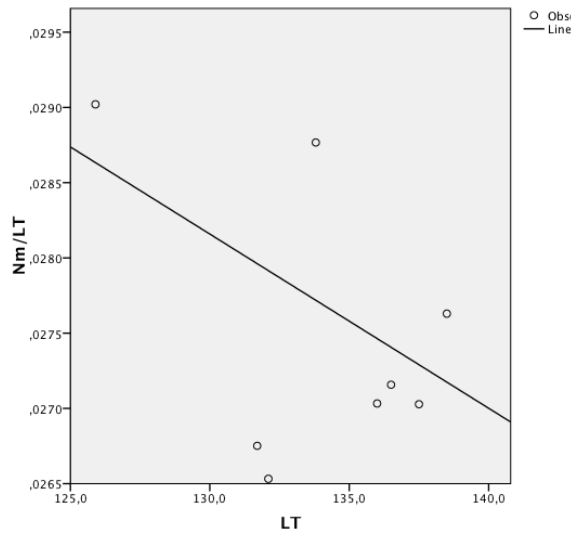












CAPÍTULO III: EXPLORACIÓN DEL DIMORFISMO SEXUAL SECUNDARIO EN EL ANCHO DE LA BOCA DEL TIBURÓN *GALEORHINUS GALEUS*.

Este capítulo está dedicado a la memoria del Dr. Fernando Kravetz,
profesor de la FCEyN de la Universidad de Buenos Aires,
quien fuera mi primer orientador al comenzar a trabajar en tiburones.

INTRODUCCIÓN

Como se ha visto en el capítulo anterior, el dimorfismo sexual y el crecimiento alométrico han estado íntimamente relacionados en el estudio morfométrico de tiburones. Así por ejemplo, pudo verse que Bass (1973) propuso tres factores principales que causarían la variación en las dimensiones de tiburones: **diferencias sexuales, variación individual y cambios ontogenéticos**. El mismo autor informó que los cambios pronunciados en la forma del cuerpo ocurren con el crecimiento y que individuos de la misma especie y tamaño pueden variar en un grado considerable en sus proporciones corporales.

Por otra parte, se sabe que una forma de cuantificar los cambios ontogenéticos en las proporciones es medir las mismas variables en tiburones neonatos y en adultos, y ajustando las medidas de las variables al largo total del animal como forma de estandarización, cosa que hemos comprobado en *Galeorhinus galeus* en el capítulo anterior (ver Tabla 2 del mismo). Sin embargo, esta metodología puede ser riesgosa, ya que si la diferencia de tamaños entre neonatos y adultos es muy grande, los sesgos introducidos por la metodología comienzan a jugar un papel importante, ya que por diferencias en el tamaño entre unos y otros pueden cambiar las escalas de medición (error relativo), haciendo que las diferencias en la exactitud por cambio de escala juegue un rol importante. Así y to-

do, si se tiene en mente este riesgo, tomando ciertas precauciones se puede, con cierto cuidado, proceder a una comparación.

El estudio del dimorfismo sexual secundario en elasmobranquios en dientes y espinas ha dado lugar a algunas teorías que aún no han sido debidamente corroboradas. Según algunos autores (Feduccia y Slaughter, 1974), en los organismos en los que hay dimorfismo sexual podría existir una utilización diferencial del nicho trófico por los distintos sexos, que conduciría a una menor competencia intraespecífica por el alimento. Estos autores sostuvieron que dentro de los Rajidae, las especies son sexualmente dimórficas o no dimórficas, e interpretaron la existencia de dimorfismo sexual en el aparato de masticación como una forma de hacer posible el forrajeo diferencial entre machos y hembras, disminuyendo la competencia intraespecífica por el alimento. Mientras que McEachran (1976) propone que el dimorfismo sexual es más importante en el comportamiento reproductivo que en la diferenciación de utilización del nicho. Así, sostiene que si el dimorfismo de los dientes está relacionado con la diferenciación del nicho, debería darse previamente y no recién en la maduración sexual (McEachran 1976). En este sentido, Lamilla *et al.* (1984) hallaron diferencias en la dentición de machos y hembras de *Sympterygia lima*, pero no así en su dieta, que es similar en ambos sexos. Según Breder y Rosen (1966), en este tipo de elasmobranquios durante la cópula los machos usan sus dientes y espinas alares para sujetar a la hembra. También refiriéndose a los Rajidae, McEachran y Musick (1973) hacen notar que la aparición de dientes con punta en los machos coincide con la aparición de aguijones o espinas alares. En otra raya, *Psammobatis extenta*, Braccini y Chiaramonte (2002c) notaron que en los machos maduros los dientes

se asemejan a las espinas del lado dorsal del disco, concordando así con la hipótesis de que las distintas formas dentarias podrían ser de mayor importancia en el comportamiento reproductivo.

Aunque no han llegado a elaborar hipótesis acerca del significado del dimorfismo sexual secundario en la dentición, otros autores han hecho notar la presencia de dimorfismo sexual en la dentición de tiburones, como Bass *et al.* (1973) y Chiaramonte (1998b) en la bacota *Carcharhinus brachyurus*, o Gosztonyi (1973) el pintarroja *Schroederichthys biviatus*. Este último autor señala que:

*“Algunas especies de tiburones de la familia **Scyliorhinidae**, de amplia distribución en los mares del mundo, presentan un notable dimorfismo sexual secundario, sin paralelo en las restantes familias de seláceos.*

Dicho dimorfismo consiste, por una parte, en la reducción de las cúspides dentarias laterales en la mayoría de los dientes de los machos adultos, en el marco de una dentadura unicuspidada, en oposición a una dentadura multicuspidada en las hembras, y por otra parte por la conformación diferente de la boca, que semeja una U en los primeros y una V en las segundas.

*Las diferencias buco-dentales entre machos y hembras han sido señaladas, hasta el presente, en una especie del género **Apristurus** (**A. riveri** de aguas profundas del mar Caribe, según Springer, 1966), así como en dos especies del género **Halaelurus** (**H. chilensis** y **H. biviatus** según Vaillant 1888; Springer, 1966; Kato, Springer y Wagner, 1967).”*

Luego, concluye diciendo que “Paralelamente a la reducción de cúspides laterales, y coincidiendo con la maduración sexual, se observan modificaciones en el tamaño relativo y morfología bucales. En las hembras, el largo de la boca llega a representar el 50 % de su ancho, mientras que en los machos llega al 80 % de dicha dimensión” (Gosztonyi, 1973).

Por otra parte, revisando las presiones de selección sexual previas y posteriores a la cópula, Lucífora (2003) señala que existen varias estructuras en los machos que son empleadas en la sujeción de las hembras (espinas alares de las rayas, tenáculos frontales y prepélvicos de los holocéfalos y los dientes en rayas y tiburones), y remarca que “*lo más probable es que dichas estructuras hayan surgido por selección sexual, aunque no se ha puesto a prueba esta hipótesis*¹”.

En este capítulo, si bien tampoco se propondrá hipótesis acerca del “sentido” de los hallazgos por describir, sí se detendrá la atención en el caso particular de los cambios ontogenéticos y las diferencias sexuales, explorando el ancho de la boca del cazón *G. galeus* y, para rastrear estos cambios en tiburones de la misma Familia (Triakidae) o de otra Familia cercana (Carcharhinidae), se usará a *Mustelus schmitti* y *Carcharhinus brachyurus* como ejemplos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con el fin de explorar los cambios ontogenéticos y las diferencias sexuales en el ancho de la boca de los cazones, y para poder comparar con otras especies de tiburones Carcharhiniformes, se obtuvieron medidas sobre tres especies de las siguientes variables: **largo total** (L_T), medida con una precisión de 1 mm, **ancho de la boca** (AB) y **alto de la boca** (ALB; sólo para las dos primeras especies), medidas con una precisión de 0,1 mm:

Galeorhinus galeus: 104 machos y 85 hembras pre-adultos y adultos, y 64 embriones machos y 63 embriones hembras.

Mustelus schmitti: 53 machos y 31 hembras pre-adultos y adultos.

¹ Resaltado propio.

Carcharhinus brachyurus: 39 machos y 40 hembras pre-adultos y adultos.

Con dichas medidas se calculó el **índice de ancho bucal** (IAB) para cada especie, obtenido como:

$$IAB = \left(\frac{AB}{L_T} \right) \times 100$$

Además, en *G. galeus* y *M. schmitti* también se calculó el índice de alto bucal (IALB), a fin de investigar cuantitativamente si existe o no variación en otra variable asociada a la boca, y con la cual se calculó un **índice bucal** (IB) obtenido como el cociente entre ALB y AB (Gosztonyi, 1973).

Se estudiaron la normalidad y homogeneidad de las variables IAB para cada especie por sexo, y se puso a prueba por ANOVA (Zar, 2010) de 1 factor (sexo, con dos niveles) la diferencia en el IAB según las siguientes hipótesis:

$$H: IAB_M = IAB_H ; H_a: IAB_M \neq IAB_H$$

donde IAB_M y IAB_H son las medias de los IAB de machos y hembras respectivamente. Adicionalmente, para una muestra reducida de adultos de *M. schmitti* se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Zar, 2010) bajo la misma hipótesis ya que los datos originales y transformados no lograron cumplir con los supuestos del ANOVA paramétrico.

De este modo se realizaron cinco pruebas: una para cada una de las muestras de individuos pre-adultos y adultos de las 3 especies, una para la muestra de embriones de *G. galeus* y una para los adultos de *M. schmitti*.

Luego se estudiaron la normalidad y homogeneidad del IB, y para pre-adultos y adultos de *G. galeus* se procedió a poner a prueba por ANOVA de 1 factor (sexo, con dos niveles) la diferencia en el IB según las siguientes hipótesis:

$$H: IB_M = IB_H ; H_a: IB_M \neq IB_H$$

donde IB_M y IB_H son las medias de los IB de machos y hembras respectivamente.

En cambio, para embriones de *G. galeus*, y pre-adultos y adultos *M. schmitti*, se probaron sobre el IB diferentes transformaciones sin lograr cumplir con los supuestos del ANOVA paramétrico. Por este motivo, se procedió a comparar entre sexos por una prueba no paramétrica de Kruskal–Wallis.

Por último, en aquellos casos en los que aparecieron diferencias en el IB, se procedió a comprobar mediante ANOVA de 1 factor (sexo, con dos niveles) las siguientes hipótesis:

$$H: ALB_M = ALB_H ; H_a: ALB_M \neq ALB_H$$

donde ALB_M y ALB_H son las medias de los ALB de machos y hembras respectivamente. Esta última prueba se realizó para investigar si la diferencia hallada provenía del IB o era inducida por el término AB del IB. Para todas las pruebas se utilizó el paquete estadístico SPSS (v. 21.0.0.0).

RESULTADOS

El ANOVA del IAB resultó significativo ($p < 0,01$; Tabla 1; Fig. 1) entre machos y hembras pre-adultos y adultos de *G. galeus*.

Tabla 1. ANOVA de 1 factor (sexo) para el índice de ancho bucal (IAB) en pre-adultos y adultos de *G. galeus*.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Significación
Inter-grupos	2,216	1	2,216	29,029	< 0,01
Intra-grupos	14,275	187	0,076		
Total	16,491	188			

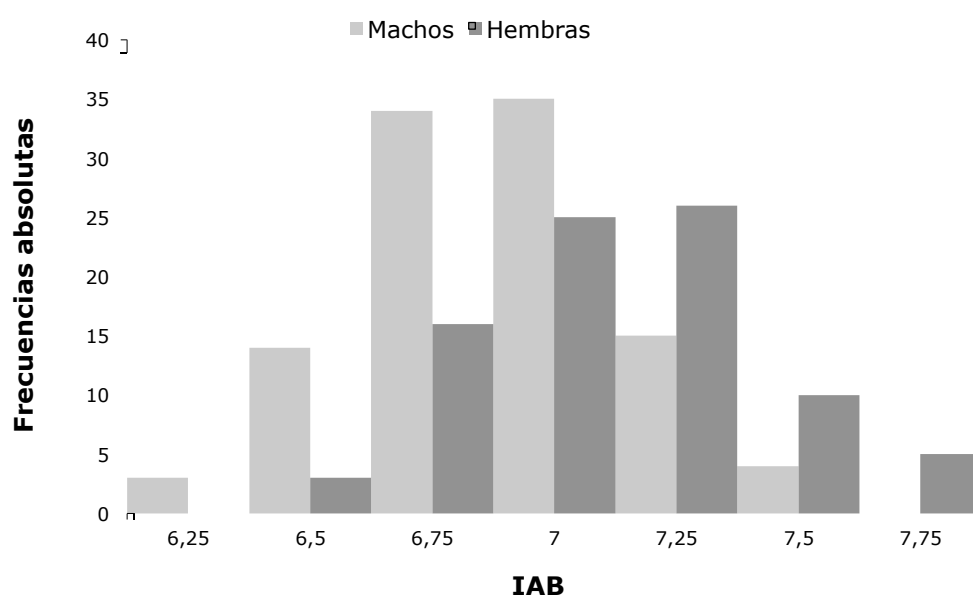


Figura 1 Histograma de distribución de frecuencias del índice de ancho bucal (IAB) de pre-adultos y adultos machos y hembras de *G. galeus*.

En cambio, en embriones de la misma especie, no se hallaron diferencias significativas para el ANOVA del IAB ($p > 0,05$; Tabla 2; Fig. 2).

Tabla 2. ANOVA de 1 factor (sexo) para el índice de ancho bucal (IAB) embriones de *G. galeus*.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Significación
Inter-grupos	0,078	1	0,078	0,955	0,330
Intra-grupos	10,693	131	0,082		
Total	10,771	132			

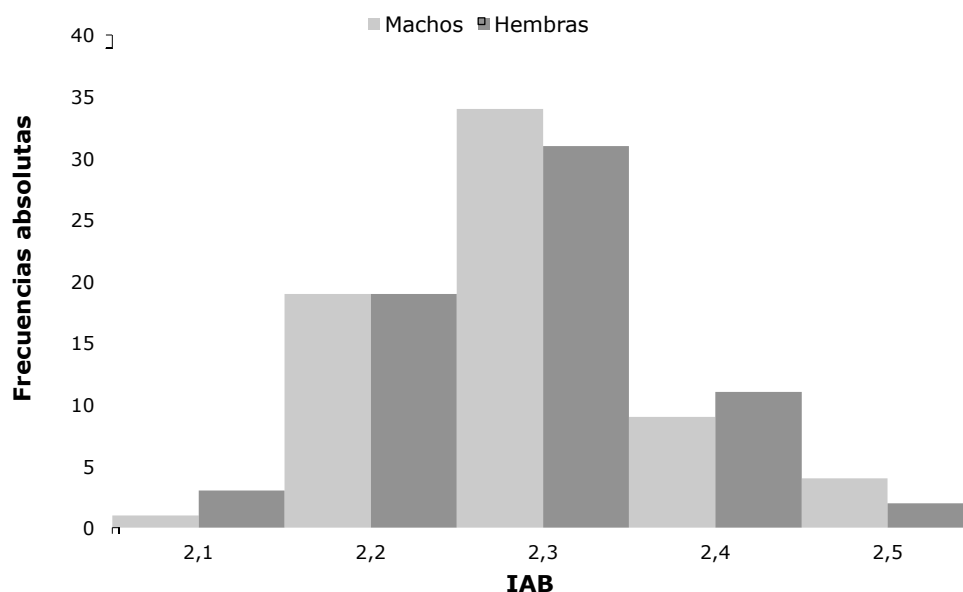


Figura 2. Histograma de distribución de frecuencias del índice de ancho bucal (IAB) de embriones machos y hembras de *G. galeus*.

En el siguiente análisis se comparó el índice IAB entre machos y hembras pre-adultos y adultos de *M. schmitti*; el ANOVA en este caso resultó no significativo ($p > 0,05$; Tabla 3; Fig. 3). Asimismo, la comparación entre adultos por Kruskal-Wallis resultó no significativa ($n = 30$; $p > 0,05$).

Tabla 3. ANOVA de 1 factor (sexo) para el índice de ancho bucal (IAB) en pre-adultos y adultos de *M. schmitti*.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Significación
Inter-grupos	0,741	1	0,741	2,196	0,142
Intra-grupos	27,653	82	0,337		
Total	28,393	83			

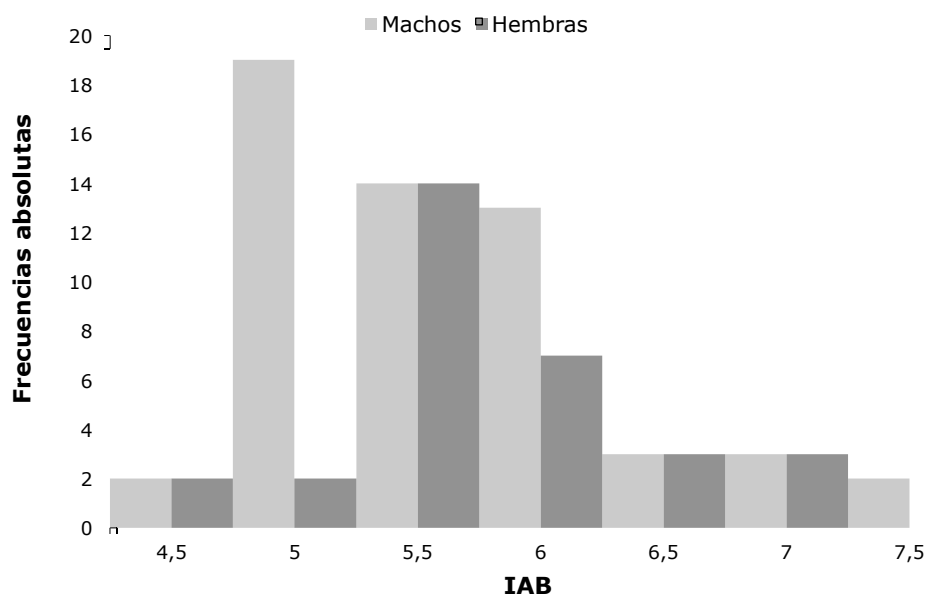


Figura 3. Histograma de distribución de frecuencias del índice de ancho bucal (IAB) de pre-adultos y adultos machos y hembras de *M. schmitti*.

La comparación del índice IAB entre machos y hembras pre-adultos y adultos de *C. brachyurus*, resultó con un ANOVA significativo ($p < 0,01$; Tabla 4; Fig 4).

Tabla 4. ANOVA de 1 factor (sexo) para el índice de ancho bucal (IAB) en pre-adultos y adultos de *C. brachyurus*.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Significación
Inter-grupos	1,591	1	1,591	6,532	0,013
Intra-grupos	18,758	77	0,244		
Total	20,349	78			

Cuando se comparó el IB en pre-adultos y adultos de *G. galeus* el ANOVA resultó significativo ($p < 0,01$; Tabla 5), mientras que la prueba de Kruskal-Wallis no dio diferencias significativas ni para embriones de *G. galeus* ($n = 133$; $p > 0,05$) ni para pre-adultos y adultos *M. schmitti* ($n = 84$; $p > 0,05$).

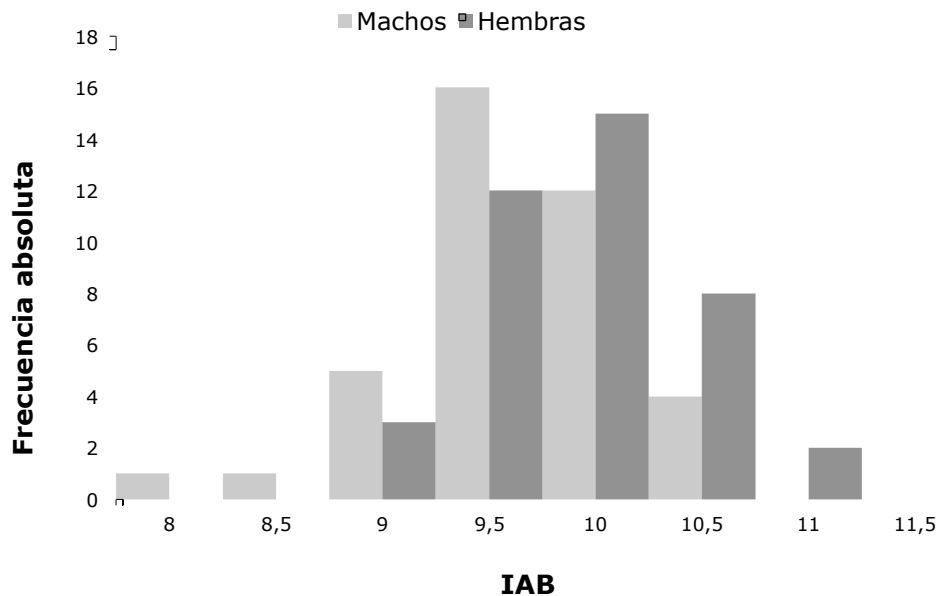


Figura 4. Histograma de distribución de frecuencias del índice de ancho bucal (IAB) de pre-adultos y adultos machos y hembras de *C. brachyurus*.

Tabla 5. ANOVA de 1 factor (sexo) para el índice bucal (IB) en pre-adultos y adultos de *G. galeus*.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Significación
Inter-grupos	0,013	1	0,013	5,386	0,030
Intra-grupos	0,051	21	0,002		
Total	0,065	22			

A fin de descartar la hipótesis *ad-hoc* de que la diferencia hallada por el ANOVA del IB en pre-adultos y adultos de *G. galeus* proviniera del término AB del índice IB, se realizó un nuevo ANOVA para IALB que resultó no significativo ($p > 0,05$; Tabla 6).

Tabla 6. ANOVA de 1 factor (sexo) para el índice de altura bucal (IALB) en pre-adultos y adultos de *G. galeus*.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Significación
Inter-grupos	0,001	1	0,001	0,005	0,942
Intra-grupos	3,729	21	0,178		
Total	3,729	22			

Estos resultados muestran que los pre-adultos y adultos de *G. galeus* poseen dimorfismo sexual secundario en el ancho bucal, al igual que los pre-adultos y adultos de *C. brachyurus*, mientras que *M. schmitti* no muestra el mismo patrón de dimorfismo sexual secundario. En las especies en las que se manifiesta el dimorfismo sexual secundario en el ancho bucal, las hembras tienen entre un 3,02 y 3,21 % más amplitud bucal que los machos de la misma especie (*C. brachyurus* y *G. galeus*, respectivamente; Tabla 7).

Tabla 7. Media, intervalo de confianza al 95% para la media, y n de muestra del índice de ancho bucal (IAB), para los pre-adultos y adultos de *G. galeus*, *M. schmitti* y *C. brachyurus*, y para los embriones de *G. galeus*.

		<i>Media</i>	<i>Intervalo de confianza al 95%</i>	<i>n</i>
<i>G. galeus</i>	♂	6,77	6,72–6,82	104
	♀	6,99	6,93–7,05	85
<i>G. galeus</i> (embriones)	♂	2,26	2,24–2,28	64
	♀	2,25	2,23–2,27	63
<i>M. schmitti</i>	♂	5,30	5,15–5,45	53
	♀	5,49	5,26–5,73	31
<i>C. brachyurus</i>	♂	9,38	9,23–9,54	39
	♀	9,67	9,51–9,83	40

El **índice bucal** ha demostrado ser dimórfico en *G. galeus* como consecuencia del uso del índice de ancho bucal en su construcción, ya que la altura de la boca no presentó dimorfismo sexual secundario. A la vez, el índice bucal en *M. schmitti* no presentó dimorfismo sexual.

Por último, la ausencia de dimorfismo sexual en los embriones de *G. galeus* demuestra que el mismo es un carácter que se manifiesta en los pre-adultos y adultos de la especie únicamente, y por el momento a este hallazgo no se le asignará ningún significado evolutivo.

CAPÍTULO IV: BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CAZÓN *GALEORHINUS GALEUS* EN EL SUR DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES.

INTRODUCCIÓN

Los condriictios vivientes comprenden alrededor de 1.100 especies de elasmobranquios (tiburones y rayas) y más de 30 especies de holocéfalos (quimeras) (Compagno, 1990, 2002). Aunque el número de condriictios actuales resulta pequeño en relación con algunos otros grupos de vertebrados, los primeros han evolucionado con una gran diversidad en sus modos de reproducción (Wourms 1977).

Modos de reproducción en elasmobranquios

Para los peces elasmobranquios, Wourms (1981) señaló que los modos de reproducción se pueden dividir –basándose en la forma de nutrición fetal– en dos categorías principales: **lecitotrofía**, en la que todo el desarrollo del embrión está soportado únicamente por la yema del huevo; y **matrotrofía**, en la que al menos parte del desarrollo fetal se ve asistida por el aporte adicional de nutrientes maternos. Los modos de reproducción de los peces cartilagosos también se pueden dividir –en base al tipo de desarrollo del embrión–, en **oviparidad**, si el desarrollo embrionario es externo al cuerpo de la madre, o **viviparidad**, en el caso de que aquel sea interno.

La oviparidad es, obviamente, un modo de reproducción **lecitotrófico** (Tabla 1), y a su vez puede ser dividida en dos tipos: **oviparidad individual** (= externa) y **oviparidad múltiple** (= retenida) (Nakaya 1975; Compagno 1990).

La oviparidad individual es el único tipo de reproducción en los holocéfalos, en los Heterodontiformes y en la familia Rajidae (Batoideos), y también ocurre junto con diversas formas de viviparidad en Orectolobiformes y en la familia Scylorhinidae (Carcharhiniformes). En este tipo de oviparidad, un huevo por cada oviducto es depositado en el lecho marino (oviposición), cosa que ocurre generalmente de a pares; decenas de huevos (pero quizá en unas pocas especies, cientos de ellos) se pueden oviponer en el transcurso de una temporada de desove.

En cambio, la oviparidad múltiple se produce sólo en un pequeño número de especies de sciliorínidos (y tal vez en un orectolobiforme), y conlleva la retención de un pequeño número de huevos en el oviducto (generalmente 10) durante la mayor parte de desarrollo del embrión antes de la oviposición y la eclosión del mismo en el lecho marino.

La viviparidad incluye tanto el modo **lecitotrófico** de reproducción, como también una variedad de modos **matrotrofos** (Tabla 1) (Wourms 1977, 1981; Compagno 1990; Wourms y Lombardi 1992).

Tabla 1. Modos de reproducción en condriktios. Modificado de Musick y Ellis (2005).

		<i>Lecitotrófico</i>	<i>Matrotrófico</i>
Oviparidad			
	Simple	+	
	Múltiple	+	
Viviparidad			
	Saco vitelino	+	
	Histotrofia limitada		+
	Histotrofia lipídica		+
	Oofagia en Carcharhinidos		+
	Oofagia en Lamnidos		+
	Pseudoplacentación		+

La **viviparidad de saco vitelino**, implica la retención de huevos fertilizados durante todo el desarrollo del embrión dentro del saco uterino materno sin aporte adicional de nutrientes, más allá de la yema. Esta forma de reproducción lecitotrófica es la más extendida entre los elasmobranquios y ocurre en todos los órdenes vivientes, excepto en Heterodontiformes, que son ovíparos, y en Lamniiformes, que presentan las formas más avanzadas de viviparidad (Compagno, 1990). A la viviparidad de saco vitelino se la denominaba históricamente "**ovoviviparidad**", un término ampliamente utilizado, entendido, y aceptado en la comunidad biológica. Sin embargo, el término ha sido abandonado por la mayoría de los autores recientes al referirse a la reproducción en elasmobranquios (Wourms, 1977, 1981; Compagno, 1990; Hamlett, 1999).

El uso del término "**ovovivíparo**" ya causaba complicaciones desde la época de Ranzi (1932, 1934), quien puso de manifiesto que, aunque algunos elasmobranquios "**ovovivíparos**" -incluyendo algunos Torpediniformes y Squaliformes- pierden 23-46% en peso orgánico durante la gestación, otros Squaliformes "ovovivíparos" en realidad ganan un 1% en peso orgánico durante la misma y señala a su vez, que en tres especies de triáquidos (Carcharhiniformes) la ganancia sería de 11-369 % en peso orgánico durante la gestación. En una verdadera **viviparidad de saco vitelino**, se esperaría una pérdida sustancial de peso (20-25%), debido a que el material orgánico en el huevo debe proporcionar no sólo el material para el desarrollo estructural del embrión, sino también para cubrir los costos energéticos del desarrollo (Musick y Ellis, 2005). Por lo tanto, la pérdida de peso de menos de aproximadamente el 20%, o el aumento de peso durante el desarrollo, haría evidente el requerimiento de algún tipo de contribución matrotrofica.

En los casos citados anteriormente, la contribución matrotrofica parecería ser producida a través de una secreción **mucoide** o **histotrofica** del saco uterino materno, que podría ser ingerida o absorbida por el embrión en desarrollo. Así, en algunos grupos, la línea entre viviparidad de saco vitelino y la histotrofia limitada se presenta como de difícil delimitación, si se carece de datos bioquímicos sobre el contenido orgánico de los huevos y embriones. En consecuencia, el término "**ovoviviparidad**" fue paulatinamente abandonado y sustituido por el desafortunado término "**viviparidad aplacental**" (Musick y Ellis, 2005). Éste término incluye tres modos principales de reproducción en elasmobranquios: **viviparidad de saco vitelino**, **histotrofia**, y **oofagia**.

Según los autores recién mencionados, el término "**viviparidad aplacental**" en realidad hace confusa la verdadera diversidad de la reproducción de elasmobranquios, y a través de la implicación eleva la importancia de la viviparidad placentaria, que se limita a un pequeño número de familias en el nodo terminal de los Carcharhiniformes (ver Fig. 1 de la **Introducción General** de la presente tesis). Además, estos autores indican que "**viviparidad aplacental**" describe un modo de reproducción que **no es**, y no lo **que es** en realidad, transformándose así en no-informativo. Por estos motivos, opinan que el término "**viviparidad aplacental**" debería ser abandonado, reteniendo los cuatro modos de viviparidad reconocidos anteriormente (Tabla 1).

Por otra parte, la **histotrofia** alcanza su expresión más compleja en los batoideos Myliobatiformes, que producen un histotrofo rico en proteínas y en lípidos (**histotrofia de lípidos**) a partir de unas prolongaciones del saco uterino altamente

desarrolladas llamadas *trophemata* (Wood-Mason y Alcock, 1891 *fide* Korsgaard y Weber, 1989) o *trophonemata* (en español trofonemas; Wood-Mason y Alcock, 1891 *fide* Hamlett *et al.*, 1996; Hamlett y Koob, 1999). En este grupo los embriones, de manera inequívoca, obtienen su nutrición por matrotrofia, exhibiendo un aumento en su contenido orgánico de 1.680–4.900% (Needham, 1942).

La **histotrofia de lípidos** es claramente diferente de la limitada **histotrofia "mucoide"** previamente citada; la diferencia evidenciada en los embriones a término es que, en esta **histotrofia de lípidos**, dichos embriones pueden haber ganado una cantidad de masa mayor en uno o dos órdenes de magnitud que la que pueden ganar aquellos embriones de **histotrofia limitada**. Es útil reconocer estos modos por separado (Tabla 1) con el fin de obtener un mayor conocimiento sobre la ecología reproductiva y la evolución de los elasmobranquios (Musick y Ellis, 2005).

Finalmente, la **oofagia** es otra forma de viviparidad matrotrofica en la cual, después de nutrirse del saco vitelino inicial, los embriones ingieren los huevos no fertilizados presentes en el saco uterino para apuntalar aún más su desarrollo. La oofagia puede dar lugar a neonatos muy grandes en algunas especies (> 100 cm L_T ; Hamlett y Koob 1999).

Analizando la presencia de oofagia en el marco de la sistemática del grupo en estudio, se sabe que la misma es el modo de desarrollo fetal de todos los miembros del orden Lamniformes, y que además, ha evolucionado en una pequeña familia de tiburones Carcharhiniformes (Pseudotriakidae; Yano, 1992, 1993),

aunque se sabe que los mecanismos de la oofagia son diferentes en los dos grupos:

- en los Lamniformes, durante la mayor parte de la gestación, la madre produce huevos no fertilizados de manera continua, y los embriones en desarrollo los ingieren y guardan en su estómago vitelinizado;
- en los Carcharhiniformes, en cambio, dentro de la misma lámina envolvente del huevo se incluye una multitud de oocitos sin fecundar junto con el embrión en desarrollo, los que son ingeridos por el embrión como fuente autónoma de alimento y almacenados en su saco vitelino externo (comunicado por el cordón umbilical al cuerpo del embrión).

Una forma particular de oofagia en los Lamniformes es la **adelfofagia**, modo de reproducción conocido hasta el momento en una sola especie, *Carcharias taurus* (nombre común en nuestro país: **escalandrún**, o **tiburón arenero**). En este caso, el embrión en desarrollo más grande de cada saco uterino –en realidad el primero en desarrollar los dientes–, consume todos los embriones presentes más pequeños; a partir del momento en que se acaba esa fuente, la “alimentación” se basa en la producción de huevos no fertilizados por parte de la madre hasta completar el desarrollo (Gilmore *et al.*, 1983; Gilmore, 1993; Hamlett y Koob, 1999).

Estudiando el modo reproductivo en *Carcharhinus dussumieri*, Teshima y Mizue (1972) describieron la adhesión secundaria del saco vitelino del embrión a la zona posterior del saco uterino de la madre como “**placenta**”. A partir de dicho trabajo, este término es utilizado ampliamente en la literatura por analogía a la placenta de los mamíferos, aunque ambos tipos difieren completamente, tanto en su

origen como en su estructura. Hecha esta aclaración, en lo sucesivo el término **pseudoplacenta** se utilizará para nombrar a la estructura de nutrición materno-filial de los tiburones, dejando claro así que difiere de la verdadera placenta descrita para los mamíferos.

La **viviparidad pseudoplacentaria** se ha desarrollado sólo en cinco familias de tiburones Carcharhiniformes (Compagno, 1988). Por otra parte, desde el punto de vista filogenético y en base a estudios genéticos, se ha sugerido que el modo de reproducción de viviparidad pseudoplacentaria es la condición ancestral para el clado Leptochariidae, Triakidae, Carcharhinidae, Hemigaleidae, y Sphyrnidae, por lo que existirían algunas reversiones a la **viviparidad de saco vitelino** dentro del grupo, como es el caso de *G. galeus*, que llamativamente comparte la Tribu Galeorhinini con el tiburón pseudoplacentario *Hypogaleus hyugaensis*, Tribu robustamente soportada tanto por caracteres morfológicos como genéticos (Compagno, 1988; López *et al.*, 2006).

En la gran mayoría de los tiburones pseudoplacentarios, el desarrollo temprano del embrión se produce con el apoyo del vitelo almacenado en el saco vitelino externo. El momento de la pseudoplacentación varía entre las especies; por ejemplo, para *Carcharhinus plumbeus*, Hamlett *et al.* (1985) y Hamlett (1986) describen una transición ontogenética en la cual el saco vitelino, ya vacío aproximadamente en la mitad de la gestación, se modifica progresivamente como pseudoplacenta para adherirse al saco uterino materno, realizando posteriormente a través de esta pseudoplacenta, la transferencia de material nutritivo de la madre al embrión. Por otra parte, en un estudio sobre *C. brachyurus* del Atlántico Sudocciden-

tal, Chiaramonte (1996a) describió macroscópicamente dos porciones definidas de la pseudoplacenta, llamándolas **lisa** (a aquella que se presenta a la altura de la inserción del cordón umbilical), y otra **rugosa** adherida a la pared del saco uterino, y que entraría en mayor o menor grado de contacto con el tejido materno. La porción lisa penetra en la porción rugosa por el sitio donde se inserta el cordón umbilical, acompañando el recorrido de dicho cordón (Fig. 1). A su vez, este autor encontró en la misma madre los dos tipos de pseudoplasentas descritas por Teshima y Mizue (1972) –como tipo I (tipo embolsado) y tipo II (tipo no embolsado)–, que dichos autores diferencian por el mayor grado de interdigitalización y vascularización presentes en el tipo I respecto al tipo II. Por último, describió por primera vez una zona común de placentación en la porción posterior del saco uterino, sugiriendo que la inserción en la pared de dicho saco uterino por parte de los sacos vitelinos modificados de los embriones, se produce en un área específica del primero, que llamó **zona de implantación** (Fig. 2).

También en este tipo de reproducción se ha observado una limitada histotrofia –a través de filamentos branquiales externos– que puede funcionar para apoyar el crecimiento embrionario antes (Hamlett, 1986) y tal vez incluso después de la pseudoplasentación (Hamlett, 1989; Hamlett y Hysell, 1998, Hamlett y Koob, 1999).

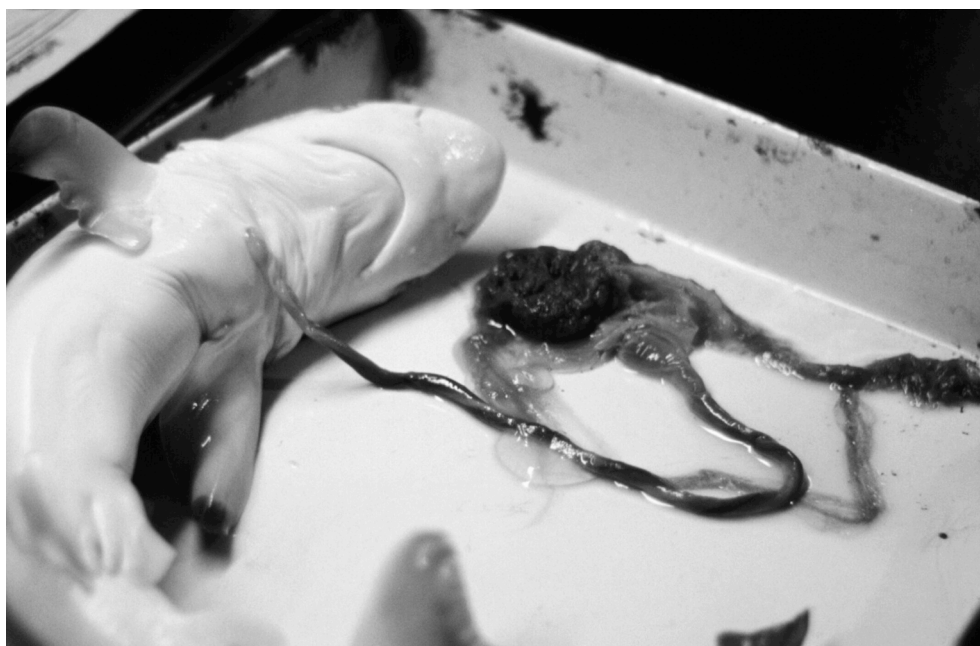
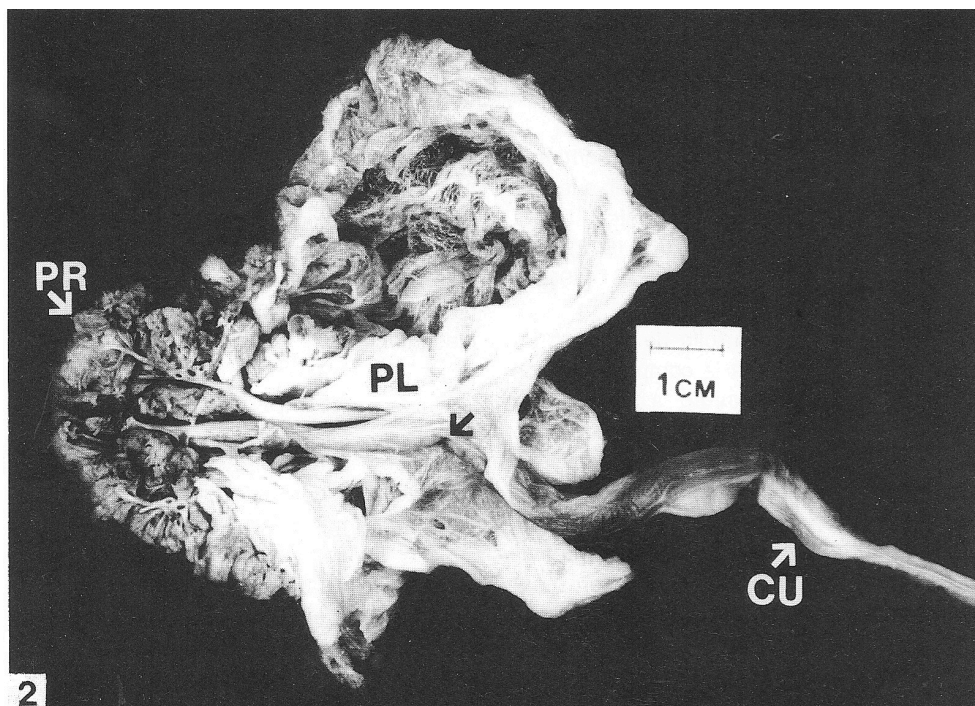


Figura 1. Arriba: foto de la estructura de la pseudoplacenta de *Carcharhinus brachyurus*. PR: “placenta” rugosa. PL: “placenta” lisa. CU: cordón umbilical. La flecha indica la zona de penetración del cordón umbilical. Figura 2 en Chiaramonte (1996a). Abajo: embrión macho de *C. brachyurus* unido al cordón umbilical y, por éste en su extremo distal, a la pseudoplacenta. Fotos: arriba, P. Carmanchahi; abajo, G. Chiaramonte.

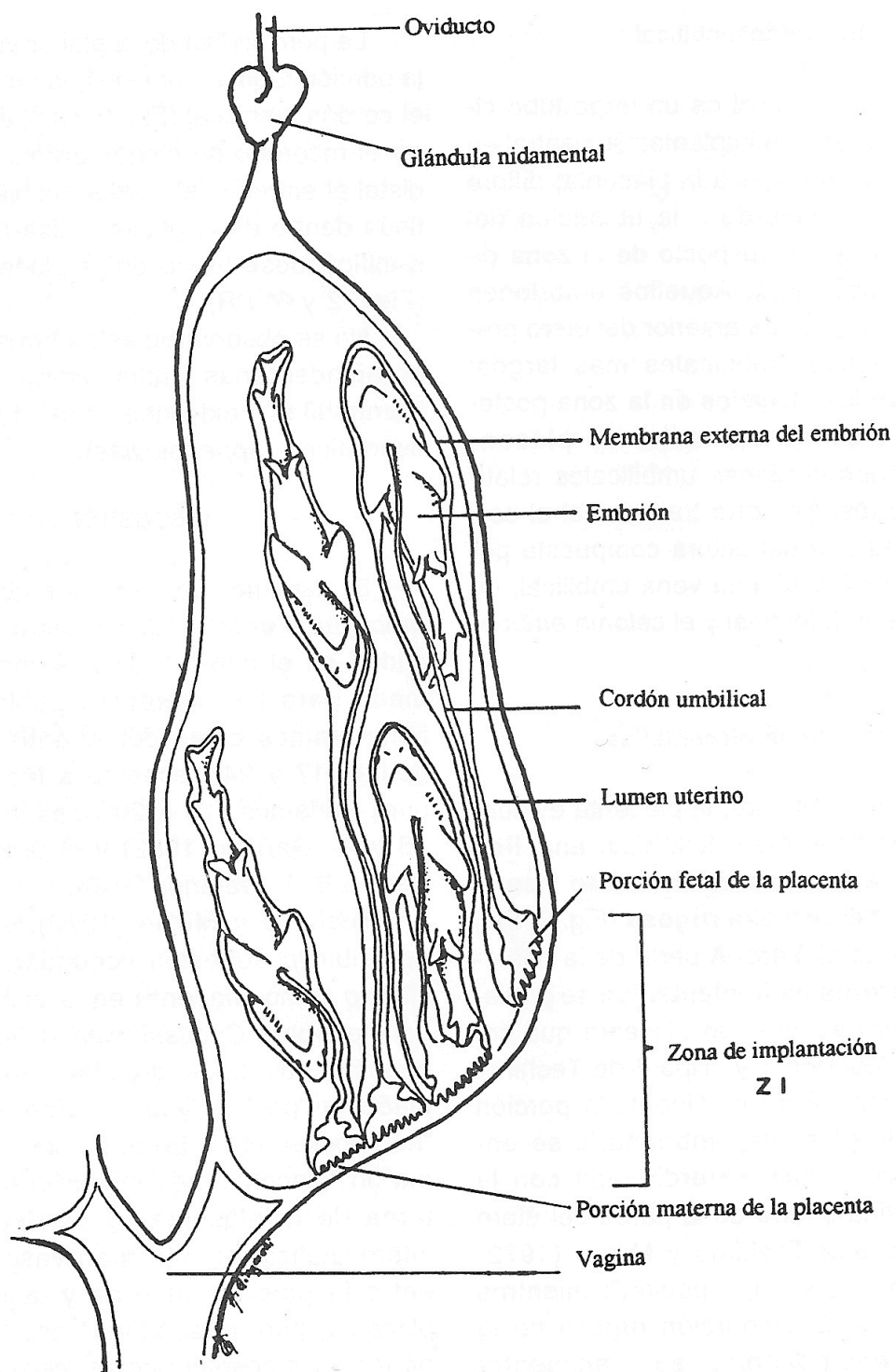


Figura 2. Esquema de saco uterino grávido mostrando la zona de implantación (Z). Tomado de Chiaramonte (1996a). Ilustración: M. Gingarelli.

Modelos de madurez sexual en elasmobranquios

En su obra *Quantitative Fish Dynamics*, Quinn y Derisso (1999) señalan que la capacidad reproductiva de una población depende de cuántos individuos son sexualmente maduros. Agregan que generalmente, la maduración sexual es una función del sexo de un individuo y de su tamaño. Se podría indicar la probabilidad de que un individuo es sexualmente maduro como $m_x(L_T)$, donde x es el sexo de un individuo (**M** para los machos, **H** para las hembras) y L_T es su longitud. También se refieren a la probabilidad de ser maduro como "**madurez**" en sí mismo, por razones de brevedad. La probabilidad es generalmente igual a 0 (cero) por debajo de algún tamaño crítico, e igual a 1 (uno) por encima de otro tamaño crítico. Asimismo, comentan que **el tamaño en el que 50% de la población es sexualmente maduro**, denotado como $L_{T50, x}$, es un estadístico comúnmente reportado en la literatura.

El modelo más simple sobre la madurez sexual es un modelo en "rampa" desarrollado por Quinn (1981), donde

$$m_x(L_T) = \begin{cases} 0, & \text{si } L_T < L_{T1,x} \\ (L_T - L_{T1,x}) / (L_{T2,x} - L_{T1,x}), & \text{si } L_{T1,x} \leq L_T \leq L_{T2,x} \\ 1, & \text{si } L_T > L_{T2,x} \end{cases}$$

Muchos de los autores que han calculado las tallas del 50 % de madurez (L_{T50}) en elasmobranquios (entre otros, Veríssimo *et al.*, 2003; Mabragaña y Cousseau, 2004; Martins *et al.*, 2005; Lucífora *et al.*, 2005; Cohelo y Erzini, 2006; Bizarro *et al.*, 2007; Ebert *et al.*, 2008; Oddone y Amorim, 2008; Kume *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2010; Clarke *et al.*, 2014; Frazier *et al.*, 2014), las hallaron mediante un ajuste

por mínimos cuadrados no lineales a una ecuación logística del porcentaje de animales maduros **para cada intervalo de talla**, según la siguiente función:

$$P_{Li} = [1 + e^{-b(L_{Ti}-L_{T50})}]^{-1}$$

donde P_{Li} es la proporción de individuos maduros en el intervalo de talla L_{Ti} y b es la pendiente.

Una metodología algo distinta ha sido utilizada (entre otros por, Hazin *et al.*, 2006; Segura y Milessi, 2009; Quiroz *et al.*, 2009) calculando la talla de 50% de madurez (L_{T50}) a partir de la estimación de la longitud a la cual un individuo elegido al azar tiene un 50% de posibilidades de ser maduro. La L_T (variable continua) es seleccionada como la variable predictiva, mientras que la condición de madurez (inmaduros: 0; maduro: 1) se considera como un factor en un ajuste a una función logística (Hosmer y Lemeshow, 1989):

$$P_{L_T} = \frac{\exp(-\hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 L_T)}{[1 + \exp(-\hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 L_T)]}$$

donde P_{L_T} es la probabilidad de estar maduro en una longitud dada, $\hat{\beta}_0$ (el origen) y $\hat{\beta}_1$ (pendiente) son los parámetros estimados por máxima verosimilitud y L_T es la longitud total.

A su vez, el L_{T50} es calculado como:

$$L_{T50} = \frac{-\hat{\beta}_0}{\hat{\beta}_1}$$

Bajo este modelo se calculan los intervalos de confianza (IC) para la pendiente como

$$\hat{\beta}_1 \pm z_{1-\frac{\alpha}{2}} \widehat{SE}(\hat{\beta}_1)$$

y para el intercepto como

$$\hat{\beta}_0 \pm z_{1-\frac{\alpha}{2}} \widehat{SE}(\hat{\beta}_0)$$

donde $z_{\alpha/2}$ es un cuartil de la distribución normal y SE es el error estándar del parámetro calculado de la función (Hosmer y Lemeshow, 1989).

Otro método desarrollado por Punt y Walker (1998) y seguido en varias publicaciones del PSOc (por ejemplo, Walker, 2005; Marshall *et al.*, 2007; Tovar-Ávila *et al.*, 2007; Pierce *et al.*, 2009; Schluessel *et al.*, 2010; Akhilesh *et al.*, 2012), en el que adaptan el cálculo de una regresión logística de la proporción de hembras gestantes al cálculo de la proporción de hembras maduras, tomando en cuenta parámetros tales como la proporción máxima de hembras maduras, y otros parámetros basados en el L_T estimados de la población.

Finalmente, se debe mencionar un método no estadístico alternativo propuesto por Kasuya (1972), quien en un estudio sobre delfines, y basándose en el cálculo de la edad de 50 % de madurez, recomienda utilizar un procedimiento consistente en graficar las curvas ajustadas a los porcentajes acumulados de madurez e inmadurez por intervalo de edad, cuando se tienen pocos individuos por clase de edad. Esta metodología pretende estimar la edad a la cual al menos el 50 %

de las hembras ha ovulado una vez, sobre la base de interpretar gráficamente cuál es la talla en la que la probabilidad acumulada de que las hembras estén maduras a un determinado L_T iguala la probabilidad acumulada de que las hembras estén inmaduras a un determinado L_T (DeMaster, 1984).

Fertilidad, fecundidad y esfuerzo reproductivo en elasmobranquios

Fecundidad y **fertilidad** son términos utilizados habitualmente en la literatura sobre biología reproductiva de peces. Estos términos, en su acepción demográfica en español, poseen un significado cruzado con los términos “**fecundity**” y “**fertility**” del inglés, por lo que muchas veces lleva a cierta confusión el no definir claramente qué se entiende por cada uno de ambos términos. Por ejemplo, Lucífora (2003) utiliza ambos términos en lengua española, pero con la acepción de la lengua inglesa, mientras que Olsen (1984) se refiere a una “**fecundidad uterina**”. El sentido de **fecundidad** y **fertilidad** en este trabajo seguirá la acepción de la Tesis de Lucífora (2003).

Según Welcomme (1967), la evaluación de la fecundidad (producción de folículos) y la fertilidad (producción de juveniles) en peces es de especial importancia en los estudios biológicos. Por otra parte, Pitcher y Hart (1982) sostienen que la fertilidad –que sería el número de huevos vivos–, es muy difícil de medir en peces teleósteos, debido a que la fecundación externa, mayoritaria en este tipo de peces, hace imposible determinar el nivel de huevos exitosos, por lo que usualmente se suele utilizar la fecundidad –que sería el número potencial de descendientes previos a la fecundación–.

Para estos autores, estimar la **fecundidad** sería relativamente más fácil, ya que sólo se necesitaría abrir el animal, preservar los ovarios maduros, y luego contar el número de ovocitos en los mismos. Finalmente, Pitcher y Hart (1982) sostienen que distinguir fertilidad y fecundidad en elasmobranchios se hace aún más importante, ya que la inversión de energía en la conformación del saco vitelino es muy grande para la hembra, y los huevos que se ovularon pueden llegar a una etapa bastante avanzada antes de que tengan que ser reabsorbidos.

Por otra parte, se sabe que la fecundidad en peces teleósteos aumenta con la talla de la madre más rápido que la masa de la madre con la talla (Trella, 1998; Jennings *et al.*, 2001), por lo que la fecundidad relativa (medida como la fecundidad por unidad de masa corporal) también se incrementa positivamente con la talla. Estas proporciones entre masa corporal materna y rendimiento reproductivo son usadas a menudo como medidas del esfuerzo reproductivo. A la vez, el aumento en el esfuerzo reproductivo con la edad sugiere que el pez pone más energía reproductiva a medida que su vida avanza (Hirshfield, 1980).

Hasta la fecha, la inversión materna en los tiburones ha recibido atención limitada. Según Hussey *et al.* (2010), la teoría del ciclo de vida predice que los organismos proporcionarán un nivel óptimo de inversión parental para la supervivencia de la descendencia sopesando los mismos con los efectos que dicha inversión parental pueda traer como consecuencia sobre su propia supervivencia y su potencial reproductivo futuro. Además, los modelos de asignación de recursos óptimos también predicen un aumento del rendimiento reproductivo

con la edad, así como que se espera un decrecimiento del esfuerzo reproductivo futuro.

Para Jennings *et al.* (2001), al igual que con la edad y la talla de madurez, la inversión en la reproducción tiene costos en términos de mortalidad, debido a la energía que se desvía del crecimiento. El esfuerzo puesto en la reproducción en un momento dado se establece por la diferencia entre las ganancias por la **aptitud, adecuación biológica o eficacia biológica** (*fitness* en inglés) resultantes de la reproducción en el presente *vs.* las futuras ganancias si sobrevive para reproducirse en los años siguientes. Cuando las ganancias potenciales futuras exceden las presentes, se ve favorecido un bajo rendimiento reproductivo. Caso contrario, un alto rendimiento reproductivo se ve favorecido. Si bien Hussey *et al.* (2010) exploran la inversión parental en dos de especies de tiburones carcarínidos, el uso de patrones de incremento/decremento de la fertilidad relativa como medida del esfuerzo reproductivo aún no ha sido verificado en peces elasmobranquios.

Ciclos reproductivos y sincronía reproductiva en elasmobranquios

Por otra parte, aunque la situación reproductiva para muchas especies de peces consiste en un solo evento de desove, hay muchas otras, como las marinas pelágicas y las especies tropicales, que repiten los eventos de desove durante la temporada reproductiva. En esta situación, generalmente es necesario considerar la **fecundidad por "lote"** (como el número de oocitos liberados en un solo desove) y la **fecundidad anual individual** (como el número total de oocitos liberados por una hembra durante la temporada de desove). Para estos casos to-

mar en consideración la **frecuencia del desove** puede ser tan importante como el **número total de huevos**. Dentro de los elasmobranquios, se encontrarían tres tipos básicos de ciclos reproductivos: 1) 1 ciclo anual bien definido con **reproducción durante todo el año**; 2) **un ciclo anual** parcialmente definido con uno o dos picos; y 3) **un ciclo anual o bienal** bien definido (Wourms, 1977). Por otra parte, Castro (2009) afirma que el ciclo reproductivo de los tiburones se define por la frecuencia en la que una especie se reproduce y que dicho ciclo en realidad se compone de dos períodos: uno de **vitelogénesis** y otro de **gestación**. Estos dos períodos pueden tener lugar simultáneamente o consecutivamente, y con variación en la duración de cada período.

Por su parte, Walker (2005) observa que en los trabajos clásicos de demografía de peces cartilaginosos se equipara la condición de madurez de las hembras con la condición de preñez o la condición de maternidad, siendo condiciones estas todas distintas que requieren ser bien definidas en la investigación de la dinámica poblacional de las especies. Como ejemplo, cita que el período que media entre el comienzo de la madurez y el inicio del primer embarazo suele ser relativamente corto en la mayoría de los vertebrados, comprendiendo periodos de tiempo de un año o menos. Y para los elasmobranquios dice que si bien esto se cumple para muchos elasmobranquios, para otros no, pudiendo mediar entre la madurez del animal y su primera ovulación o entre periodos entre sucesivas ovulaciones, dos o tres años. De manera similar, el período entre la fecundación y el parto para estas últimas especies lleva a menudo más de un año de duración.

Estas variadas modalidades en el ciclo reproductivo deben ser tenidas en cuenta especialmente cuando se evalúa la fecundidad de especies con modo de reproducción ovíparo, ya que se pueden presentar casos con una o más oviposiciones estacionales (Colonello *et al.*, 2007), o no haber estacionalidad y si una oviposición durante todo el año (Braccini y Chiaramonte, 2002a; San Martín *et al.*, 2005; Estalles *et al.*, 2008).

En cambio, en especies vivíparas, y en animales que producen oocitos grandes (de tamaño igual o mayor de 40 mm de diámetro, generalmente especies de esqualomorfos costeros, o en el caso específico de *G. galeus*), se presenta el tercer tipo de ciclo reproductivo definido por Wourms (1977) –como **ciclo anual o bienal** bien definido–, en el que la vitelogénesis puede extenderse por dos y hasta tres años de duración (Peres y Vooren, 1991; Walker, 2005); por esta razón, la fecundidad “anual” debe ser calculada en base a ciclos no anuales.

Respecto al ciclo reproductivo, Castro (2009) define que en una población de tiburones dada, las hembras pueden ser reproductivamente **sincrónicas** o **asincrónicas**. Las hembras de la primera categoría se encuentran en la misma etapa del ciclo reproductivo, mientras que en una población con hembras **asincrónicas**, se pueden encontrar al mismo tiempo hembras en diferentes etapas del ciclo reproductivo. En general, las especies de hembras **sincrónicas** viven en aguas templadas, en las que el nacimiento ocurre en el momento más propicio para la supervivencia de los juveniles, por lo general en primavera o el verano, cuando las temperaturas se encuentran dentro de la tolerancias térmicas de la especie y cuando las presas son abundantes. En cambio, las hembras son a menudo reproductiva-

mente **asincrónicas** en especies que habitan en aguas tropicales, donde las condiciones ambientales son estables y el alimento es abundante durante todo el año.

De acuerdo a Castro (2009), cuando se trata de poblaciones con hembras sincrónicas, la duración del período de gestación puede ser calculada siguiendo el desarrollo de la talla de los embriones durante toda la gestación. La duración del período de vitelogénesis se puede estimar siguiendo el desarrollo de los folículos. La duración del ciclo reproductivo dependerá de las de la vitelogénesis y de la gestación, y de si ambos eventos se dan en períodos concurrentes o consecutivos. Varios patrones resultan de las diferentes combinaciones posibles. Algunos de estos patrones tienen una base filogenética. Por ejemplo, los tiburones escualoides tienen ciclos bienales con vitelogénesis y gestación concurrentes, mientras que los tiburones del género *Carcharhinus* generalmente tienen ciclos bienales con vitelogénesis y gestación consecutivos –vitelogénesis y gestación de un año de duración– (Castro, 1993, 1996).

Por último, es forzoso considerar que el aumento del número de folículos en los ovarios en relación con el peso de las hembras y su talla (L_T) ha sido profusamente estudiado en osteíctios (Jennings *et al.*, 2001; Murua *et al.*, 2003), mientras que en condriictios ha sido estudiado en menor medida (Muzick y Ellis, 2005).

Agregaciones reproductivas y áreas de cría

El comportamiento social y sexual de los tiburones es complejo, ya que abarca desde grandes agrupamientos reproductivos (por ej. en el tiburón martillo, *Sphyrna lewini* descritas por Klimley, 1987), como la existencia de jerarquías dominantes (referidas para el escalandrún, *Carcharias taurus* por Gordon, 1993;

y para el tiburón martillo, *S. tiburo* por Myrberg y Gruber, 1974), y hasta complejos comportamientos de pareja y grupos de apareamiento (en tiburones nodriza, *Ginglymostoma cirratum*, Carrier *et al.*, 1994), comportamiento reproductivo que indica un alto grado de sofisticación (Pratt y Carrier, 2001).

Existe una tendencia general a que algunas especies de tiburones del mismo tamaño y sexo se asocien en grupos migratorios. A la vez, se ha demostrado que la migración y la distribución de los tiburones es influida directa e indirectamente por la temperatura del agua (Casey y Kohler 1992). En consecuencia algunos tiburones migran estacionalmente, al parecer siguiendo isotermas de temperatura y, muy probablemente, a los movimientos estacionales de las especies presa. La lista de tiburones en los que se ha reportado segregación por sexos incluye a *G. galeus* (Olsen 1954), *Carcharhinus plumbeus* (Springer 1960), *S. tiburo* (Myrberg y Gruber, 1974), *Prionace glauca* (Pratt 1979), *C. taurus* (Gilmore *et al.*, 1983), *C. amblyrhynchos* (McKibben y Nelson, 1986), *S. lewini* (Klimley 1985, 1987) y *Squalus acanthias* (Callard *et al.*, 1988), entre otros.

Por otra parte, Springer (1967) afirmó que los tiburones migran a lugares más específicos en los cuales las hembras liberan los huevos o dan a luz las crías, y que los requerimientos de las áreas de cría para las especies pueden estar limitadas por la profundidad del agua y el tipo de hábitat. Asimismo, sostuvo que los tiburones juveniles de especies que frecuentan aguas poco profundas tienden a concentrarse en las áreas menos profundas, que por lo general representan las áreas de cría.

Posteriormente, Bass (1978) dividió las **áreas de cría** en las de **tipo primario** y **tipo secundario**. Áreas primarias serían aquellas en las que se produce el parto y donde el neonato vive por un corto período de tiempo; mientras que áreas secundarias serían aquellas en las cuales los juveniles están presentes después de haber salido del área de cría primaria, y antes de llegar a la madurez.

Por su parte, Castro (1993) consideró que la mayoría de las especies tienen áreas de cría geográficamente discretas, y que dichas áreas están ubicadas por lo general en aguas poco profundas de alta productividad, tales como marismas costeros y estuarios, donde los neonatos pueden encontrar abundante alimentación.

Consecuentemente, las áreas de cría para los tiburones han sido definidas como zonas geográficamente discretas caracterizadas por la presencia de hembras gestantes (portando embriones o cápsulas de huevos en sus sacos uterinos), así como de neonatos y juveniles, los cuales pasarán las primeras etapas de su vida allí. La sola presencia de hembras gestantes en un área no es evidencia suficiente para afirmar que existe un área de cría, dado que estas hembras pueden migrar pocos kilómetros fuera de la misma para dar a luz. Desde el punto de vista de las características del hábitat, las áreas de crías suelen ser regiones costeras ricas en alimentos y que permiten a los individuos juveniles estar protegidos de depredadores (Bass 1978, Castro 1993).

Finalmente, Heupel *et al.* (2007) sugieren que una área de cría para una especie de tiburón podría ser definida en base a tres criterios principales: (1) los tiburones se encuentran con mayor frecuencia en dicha zona que en otras áreas; (2) los

tiburones tienen una tendencia a permanecer o regresar por períodos prolongados (semanas o meses), por lo que la fidelidad al sitio es mayor en esta área que en otras; y (3) el área es utilizada en varias ocasiones a lo largo de los años, mientras que otras no lo son. Esta caracterización no descarta los factores propuestos por los autores mencionados anteriormente, como por ejemplo, la abundancia de alimento y el bajo riesgo de depredadores.

Escalas de madurez sexual en elasmobranquios

En su trabajo de revisión de la reproducción de condriactos en ciencias pesqueras, Walker (2005) advierte que la madurez de las hembras de las especies de condriactos no está inequívocamente definida, aunque se pueda suponer que la mayoría de los animales están maduros cuando el ovario y los folículos ováricos están agrandados. Sin embargo, esta forma de medir la madurez es arbitraria, subjetiva y probablemente proporcionará resultados irrepetibles. Como criterios menos ambiguos que podrían ser adoptados para definir la madurez propone aquellos que se relacionan con los niveles de hormonas en la sangre, la aparición de la vitelogénesis, el primer apareamiento, el primer evento de almacenamiento de esperma en la glándula del oviducto o la primera ovulación. Sin embargo, también advierte que las curvas de madurez derivadas para cualquier especie variará dependiendo del criterio adoptado. Por último, señala que para los estudios de poblaciones que requieren toma de muestras a gran escala, el inicio de la vitelogénesis puede ser rápidamente evaluada mediante inspección macroscópica de los ovarios.

Se sabe que las escalas del estado de madurez sexual son herramientas ampliamente utilizadas en el estudio de peces sometidos a explotación pesquera; si bien se ha elaborado un gran número de escalas detalladas, la tendencia general en la actualidad es, sin embargo, la de simplificarlas. Por otra parte, también se sabe que estas herramientas se han desarrollado en menor medida para peces cartilaginosos que para los óseos, debido al poco interés pesquero que presentaron históricamente las especies cartilaginosas (Stehmann, 2002).

Según este último autor, las peculiaridades biológicas de los peces cartilaginosos, en contraste con la gran mayoría de peces óseos, son las que han hecho relegar los estudios biológicos-pesqueros de los condriictios en general, y de las escalas de madurez para los mismos, en particular. Las peculiaridades biológicas enumeradas por Stehmann (2002) comprenden: a) un **crecimiento promedio muy lento** en estos peces; b) una muy **tardía primera madurez sexual** (hasta cerca de 15 años en muchas especies de aguas frías); c) una extremadamente **baja tasa de reproducción** (en vivíparos, de sólo uno o dos neonatos por hembra, a 20–30 en la mayoría de las especies, con un número máximo de hasta 80–135 neonatos en muy pocas especies de tiburones; tasas de reproducción para ovíparos de alrededor de 40 a 140 cápsulas al año en tiburones, rayas y quimeras); d) relativamente **largo periodo de desarrollo embrionario**, de por lo menos un par de meses, hasta dos años o incluso aún más tiempo (en rayas de agua extremadamente frías del Ártico y de la Antártida). Asimismo, este autor agrega que a diferencia de lo que sucede en muchas especies de peces óseos, en las que muchas pierden gran cantidad de posibles reclutas en las etapas larvales de vida, en peces cartilaginosos esas etapas larvales no existen.

Desde la propuesta de Stehmann (2002), en los últimos años se han ido publicando trabajos en los últimos años con variantes de escalas de madurez, las que incluyen diferentes cambios para distintos estadios de juveniles, o diferencias entre macro-observaciones y micro-observaciones, etc. (ICES 2010; Colonnello *et al.*, 2011). Finalmente, se debe decir que es evidente que dependiendo del tipo de trabajo que se quiera realizar, será aconsejable la utilización de una escala de madurez de mayor o menor grado de detalle o precisión.

Antecedentes de la biología de G. galeus

Los tiburones *G. galeus* son habitantes comunes de aguas templadas, de tamaño moderadamente grande, activos predadores de peces, con una distribución *antetropical*, que se encuentran en aguas continentales costeras del Pacífico Nororiental (PNO), Atlántico Sudoccidental (ASO), Atlántico Oriental (AO), Mediterráneo (MED), Océano Índico Sudoccidental (SAF) y el Pacífico Sur Occidental (PSOc).

Para Compagno (1988), los ejemplares de las mencionadas áreas de distribución formarían poblaciones aparentemente discretas y aisladas unas de otras, pero que probablemente representarían una misma especie. Estudios posteriores comprobaron que existen al menos seis poblaciones genéticamente distintas (Ward y Gardner, 1997; Walker, 2005) de una única especie.

Por otra parte, desde el punto de vista de la reproducción, *G. galeus* ha sido catalogado como de modo de **reproducción lecitotrófica** (Vooren, 1992), **ovovivípara** (Compagno, 1984) o **vivípara aplacentaria** (Castro, 2011), y según la más reciente

clasificación de Musick y Ellis (2005) correspondería a la **viviparidad de saco vitelino**.

Aunque las características reproductivas de *G. galeus* también variarían según las poblaciones (Walker, 2005), el ciclo reproductivo de las hembras parecería ser trianual en todas ellas, tal como lo propusieron por primera vez para la especie en el ASO Peres y Vooren (1991).

A fin de pasar revista a la biología reproductiva de *G. galeus*, se presenta una compilación de los datos disponibles para cada área de distribución de la especie (Tabla 2), según los respectivos autores:

ASO:

PQ: Puerto Quequén: datos preliminares, tesis de grado Chiaramonte (2001);

PBA: Provincia de Buenos Aires: Menni *et al.* (1986);

PAT: Patagonia: Menni (1985);

BSB: Bahía San Blas: Lucífora (2003), Lucífora *et al.* (2004);

RGS: Rio Grande do Sul: Peres y Vooren (1991);

ROU: República Oriental del Uruguay: de Buen (1952).

PNOr:

Océano Pacífico, costas de California : Ripley (1946).

PSOc:

Sur de Australia: Olsen (1954; 1984).

MED:

Mediterráneo: Capapé *et al.* (2005), que incluye a Capapé y Melliger (1988).

SAF:

Océanos Indico y Atlántico, Sud Africa: Bass *et al.* (1975).

Las diferentes poblaciones de *G. galeus* muestran diversas tallas máximas también consignadas en la Tabla 2. La de mayor longitud total (L_T) es la de las costas de California (♂ 1.850 mm; ♀ 1.950 mm), según los datos aportados por Ripley (1946), seguida por la del sur de Australia (♂ 1.628 mm; ♀ 1.745 mm; Walker, 2005), siendo la de menor L_T máximo la del Atlántico Sudoccidental (♂ 1.480 mm; ♀ 1.545 mm; Peres y Vooren, 1991).

La talla L_T a la madurez sexual en los machos es menor que en las hembras (Ripley, 1946; Olsen, 1984; Peres y Vooren, 1991; Walker, 2005; ver valores en Tabla 2). Peres y Vooren (1991) calcularon la **razón de la talla L_T a la primera madurez** respecto de la **mayor talla conocida** para la especie en 72,3 % para machos y 76,1 % para las hembras en el Atlántico Sudoccidental, mientras que para Australia los mismos autores calcularon un 77,4 % y 77,6 % respectivamente. En la costa oeste de EEUU los valores fueron 73 % en los machos y 76,9 % en las hembras (Ripley, 1946, según Peres y Vooren, 1991; Tabla 2).

Ripley (1946) halló para el PNO_r que el macho maduro más pequeño tenía una L_T de 1.350 mm, mientras que Olsen (1984) dio un valor de 1.200 mm de L_T en la población del PSO_c. Para el MED, Capapé *et al.* (2005) reportaron el macho adulto más pequeño de 1.225 mm de L_T . En el ASO, para el sur de Brasil, Peres y Vooren (1991) hallaron que el macho maduro de menor talla L_T midió 1.107 mm, mientras que en el sur de la provincia de Buenos Aires Menni (1985) halló un macho inmaduro pero con testículos medibles con una talla de 1.031 mm de L_T , mientras que Chiaramonte (2001) y Lucífora *et al.* (2004) reportaron el macho

maduro más pequeño con 1.105 mm y 1.190 mm de L_T respectivamente (Tabla 2).

Para las hembras, en el PNO_r Ripley (1946) halló que la más pequeña madura midió 1.500 mm de L_T , mientras que Olsen (1984) para el PSO_c da un valor de 1.350 mm de L_T . Para el MED, Capapé *et al.* (2005) reportaron la hembra adulta más pequeña (portando embriones) con 1.400 mm de L_T . Para el ASO, Peres y Vooren (1991) hallaron que la hembra que presentó menor talla con folículos distinguibles en formación en el ovario midió 800 mm, y la gestante (y madura) más pequeña de 1.180 mm de L_T . En el sur de la Pcia. de Buenos Aires, Chiaramonte (2001) y Lucífora *et al.* (2004) reportaron la hembra madura más pequeña con 1.214 mm y 1.180 mm de L_T respectivamente (Tabla 2).

La fertilidad uterina promedio en *G. galeus* se ha calculado en 35,0 embriones por camada para California (Ripley, 1946), 28,4 para Australia (Olsen, 1984), mientras que en el Mediterráneo tunecino Capapé y Mellinger (1998) consiguieron un promedio de 30,0. Posteriormente, Capapé *et al.* (2005) estudiaron el estado reproductivo de 34 hembras, y presentan datos de fecundidad ovárica, y número de embriones + huevos en útero, a partir de los cuales se puede calcular de manera provisoria una fertilidad media de 24,3. En el ASO, la informada para Brasil por Peres y Vooren (1991) fue de 23,1, mientras que Chiaramonte (2001) y Lucífora *et al.* (2004) reportaron valores medios de 22,2 y 24,9 respectivamente (Tabla 2).

Por otra parte, las correlaciones entre el **número de embriones** (fertilidad) y el **L_T materno** han sido cuestionadas por Walker (1999) al considerar débiles las

correlaciones presentadas por Ripley (1946), Olsen (1954), Capapé y Mellinger (1988), Peres y Vooren (1991) y Freer (1992). Sin embargo, en un estudio posterior, Walker (2005) presenta un análisis exhaustivo para la especie en el sur de Australia y concluye que sí existe una relación lineal positiva significativa entre el número de embriones en útero y el aumento de la talla de la madre. Por otra parte, para el ASO, tanto Chiaramonte (2001) como Lucífora *et al.* (2004) reportaron asimismo una relación lineal significativamente positiva entre el número de embriones en útero y el aumento de la talla de la madre.

La talla de los embriones al nacer fue estudiada por Ripley (1946) en California hallando valores entre 350–370 mm, mientras que Olsen (1954) especificó una moda de 300 mm de L_T en aguas australianas. Capapé y Mellinger (1988) establecieron 370 mm de L_T como la longitud de los embriones al nacer en aguas del Mediterráneo, mientras que en Sudáfrica Freer (1992) indicó que esa medida ronda los 307 mm de L_T . Por otra parte, para el ASO, Peres y Vooren (1991) hallaron un L_T medio de 303 mm para aguas brasileñas, mientras que Chiaramonte (2001) reportó 297 mm de L_T promedio.

Históricamente, el ciclo reproductivo de *G. galeus* fue caracterizado como anual en el PNO_r sobre las costas de California (Ripley, 1946), y en el MED (Capapé y Mellinger, 1988). Sin embargo, años más tarde, Capapé *et al.* (2005) señalaron que en el trabajo antes mencionado se describía un ciclo reproductivo de aproximadamente 1 año debido a que la vitelogénesis parecía producirse en paralelo con la gestación en hembras preñadas, y a que los folículos vitelados ya estarían listos para ser ovulados durante el parto. Sin embargo, observaciones posterior-

res contradijeron estos hechos: algunas hembras preñadas no producirían folículos durante el desarrollo embrionario y, por otra parte, algunas hembras maduras estarían en una fase de descanso completo. Estos hallazgos les sugirieron a estos autores que las hembras de *G. galeus* se reproducirían por lo menos en años alternos, pero a la vez concluyeron que tampoco podían descartar la hipótesis de un ciclo reproductivo de 3 años.

Una historia similar de cambios en las hipótesis sobre el ciclo reproductivo se ha dado en el PSOc, donde (Olsen, 1984) describió un ciclo bianual, y posteriormente Walker (2005) propuso un ciclo trianual.

En tanto para el ASO, Peres y Vooren (1991) y Vooren (1992), propusieron un ciclo reproductivo trianual, ciclo que más recientemente reafirmaron Chiaramonte (2001), Lucífora (2003) y Lucífora *et al.* (2004).

Lucífora *et al.* (2004) afirman que un ciclo reproductivo asincrónico en hembras de esta especie se debería reflejar en un gradiente de tamaño de folículos ováricos. Al no encontrar dicho gradiente, estos autores dejan abierta la interpretación de que el ciclo reproductivo pueda ser sincrónico. Por otra parte, Chiaramonte (2001) encontró un patrón bimodal en la talla de los embriones para el mes de noviembre de 1997, que podría no ser totalmente compatible con una interpretación de reproducción sincrónica para la población del ASO.

Los movimientos migratorios de la especie han sido reconstruidos por Olsen (1984) en base a los resultados del programa de marcado llevado adelante en Australia desde los años '40 del siglo pasado. Según este autor, los adultos tienden a desplazarse hacia la costa en verano y se alejan de la misma en el comienzo

del invierno, mientras que otros se mueven a aguas más cálidas al norte, en Nueva Gales del Sur y Australia del Sur, antes de volver hacia el sur a finales de primavera. Las hembras gestantes se mueven a las áreas de cría en Victoria y Tasmania durante finales de la primavera y el verano para dar a luz. Después del parto, las hembras se mueven hacia aguas más profundas. Los neonatos pasan el verano en las áreas de cría costeras antes de pasar a aguas más profundas adyacentes para su primer invierno, y a menudo regresan en la primavera siguiente. Los juveniles de edad más avanzada (2+ años) se desplazan hacia el este del Estrecho de Bass o de aguas más cálidas en invierno. Walker (1999) advierte que, salvo los movimientos hacia Nueva Gales del Sur sugeridos por Olsen (1984), la mayor parte de la teoría propuesta por éste último autor ha sido respaldada por las investigaciones posteriores.

Para el ASO, De Buen (1952) ha sugerido una migración estacional en cardúmenes segregados por sexo. Estudiando la pesquería sobre la *“costa de Rocha”* en la República Oriental del Uruguay, el autor distingue diferentes cardúmenes migratorios: a) *“migración dispersiva de juveniles hacia la zona profunda de la planicie continental”*; b) *“migración nupcial”*; c) *“los machos acudiendo a la costa retornan a los lugares profundos en dispersión trófica”*; d) *“las hembras permanecen en aguas poco profundas y caldeadas hasta la liberación de sus crías”*; e) *“dispersión trófica de las hembras hacia zonas profundas”*. Angelescu (c. 1954), por su parte, presenta un panorama similar para la localidad de Monte Hermoso, sobre la costa del sur de la provincia de Buenos Aires, analizando las proporciones de los sexos:

“al principio de la época cálida (mes de Setiembre) los machos se acercan hacia las aguas costeras y son los que dominan las capturas (75-85%); durante el mes de Oc-

tubre, cuando tiene lugar la concentración sexual, los machos y las hembras se capturan en gran cantidad y los sexos se mantienen casi en una proporción igual [...]. En el mes de Noviembre, las hembras permanecen en la misma zona de pesca y dominan las capturas en una proporción de 82 a 87 % en comparación con la cantidad de machos extraídos”.

También De Buen (1952) detalla que los movimientos migratorios de las hembras gestantes estarían asociados a un estrecho rango de temperatura del agua entre 13 y 15 °C.

Más recientemente, Lucífora (2003), refiriéndose a las migraciones del cazón, sostiene que “[existe una] complementaridad de las variaciones temporales en CPUE del sur de Brasil y Argentina [que] apoya la hipótesis de movimientos migratorios estacionales entre ambas áreas”. El patrón migratorio propuesto ha recibido el respaldo de las observaciones de Peres y Vooren (1991), quienes aseveran que la especie ingresa al área del sur de Brasil en el otoño, manifiesta un pico de abundancia en el invierno y deja el área en primavera. Años más tarde, Vooren (1997) propuso que, en el Atlántico Sudoccidental, *G. galeus* pasaría el invierno en la parte norte de su rango de distribución regional y migraría hacia el sur en verano, moviéndose entre el sur del Brasil y el norte de la Argentina. Finalmente, Lucífora (2003) concluye que también sus propios datos

*“sugieren que las hembras adultas pasan los meses más fríos en la zona externa de la plataforma (Ferreira & Vooren 1991, Peres & Vooren 1991), mientras que los machos y juveniles de ambos sexos permanecen en la zona costera (De Buen 1950, Menni 1985, Menni et al. 1986, este trabajo). Este patrón migratorio, (i.e. presencia de hembras a las áreas de cría costeras en primavera y verano y su invernada en la plataforma externa, mientras los machos y juveniles pasan el invierno en aguas costeras) parece ser una característica de todas las poblaciones de *G. galeus* del mundo (Walker, 1999).”*

Por una parte, Walker (1999) afirma que la ubicación de las posibles áreas de cría para las diferentes poblaciones de *G. galeus* ha recibido poca atención fuera de Australia, mientras que por otra, reconstruye la información existente para la población de Australia

“Olsen (1954, 1984) apuntó la existencia de una migración costera de hembras gestantes a las aguas de Victoria y Tasmania, para dar a luz durante noviembre-enero; y en estas aguas se ubicarían las áreas de cría, caracterizadas por abarcar bahías y estuarios protegidos, de baja energía. Los neonatos y juveniles pequeños permanecerían en estas áreas de cría durante el verano, pero se mudarían a aguas más profundas a finales de dicha estación. En la primavera siguiente, la mayoría de ellos vuelven a sus áreas de cría originales, mientras que otros se mueven a los estuarios y bahías adyacentes. Los juveniles comenzarían a salir de las áreas de cría a los dos años de edad.”

Asimismo, Walker (1999) informa que *“las áreas de cría para el ASO parecen ser bahías y ensenadas costeras de Bahía Blanca, Bahía de Samborombón, Bahía San Blas y el Golfo de San Matías en Argentina (G.E. Chiaramonte, com. pers.)”*.

A su vez, Lucífora (2003) refiere que

*“Vooren (1997) propuso que, en el Atlántico Sudoccidental, **G. galeus** pasa el invierno en la parte norte de su rango de distribución [...] y migra hacia el sur en verano [migración que] estaría relacionada con el alumbramiento que ocurriría en áreas costeras del norte de Argentina”*.

Pero termina advirtiéndole que

*“La presencia de hembras grávidas con embriones a término en Bahía Anegada indica que el alumbramiento ocurre en aguas argentinas durante fines de la primavera y principios del verano. Sin embargo, no se registró la presencia de neonatos de **G. galeus** en Bahía Anegada”*.

Así, se hace evidente que hasta hace poco tiempo la ubicación de las áreas de cría para la especie en el ASO se basaba en suposiciones y extrapolaciones de otras áreas de distribución, en tanto se carecía de evidencia empírica. Sin embargo, recientemente, Bovcon *et al.* (2012) reportaron la presencia de neonatos en el área de Bahía Engaño, sobre la desembocadura del Río Chubut, con tallas que oscilaron entre 265 y 422 mm de L_T , y pescados por pescadores deportivos entre los meses de enero y abril. Esta nueva información sugiere que las áreas de cría para *G. galeus* en el ASO se encontrarían en regiones más meridionales de las que se hipotizaban.

En base a los antecedentes globales y locales de la especie surgen algunos interrogantes acerca de la biología reproductiva de *G. galeus* de la ASO que se pretenderán responder en base a los estudios realizados sobre las muestras obtenidas en Puerto Quequén:

- ¿El tipo de reproducción que presenta *G. galeus* en el ASO es el mismo que el de otras poblaciones?
- ¿Presenta la población del ASO presenta las menores tallas para la especie (máxima y al nacer)?
- ¿Se mantiene como en el resto de las poblaciones que la relación de talla de madurez sexual de los machos es menor que las de las hembras?
- ¿Es la relación talla de primera madurez respecto del largo máximo conocido en la población local un parámetro similar al de las otras poblaciones?
- ¿Es la población del ASO tan fértil como las demás?

- ¿Es el número de embriones proporcional a la talla de la madre?
- ¿El esfuerzo reproductivo de *G. galeus* crece con la talla como ocurre en peces osteíctios?
- ¿Existen evidencias que confirmen que el ciclo reproductivo de *G. galeus* en el ASO es de 3 años?
- ¿Es *G. galeus* una especie de reproducción sincrónica en el ASO?

Algunas de estas preguntas permiten formular las siguientes hipótesis:

- *H*: la existencia de una sola especie de *G. galeus* agrupando a todas las especies conocidas, sustentada por datos genéticos, implica que los parámetros poblacionales estandarizados del ASO son equiparables a los de las demás poblaciones;
- *H*: el ciclo reproductivo de *G. galeus* es de 3 años en el ASO;
- *H*: el esfuerzo reproductivo de las hembras de *G. galeus* aumenta con la talla;
- *H*: la reproducción de *G. galeus* es sincrónica en el ASO.

La validez de estas hipótesis permitiría a su vez formular las siguientes predicciones:

- ✓ Los parámetros poblacionales estandarizados de *G. galeus* son semejantes a los de las demás poblaciones.
- ✓ Se encontrarán tres tipos de hembras maduras a la vez en los muestreos estacionales de primavera, caracterizadas por el tamaño de los folículos ováricos y por la presencia o no de embriones en sacos uterinos.

- ✓ El cociente entre el número de embriones y el peso de la madre aumentará con la talla materna.
- ✓ Las tallas de las camadas de embriones a término de *G. galeus* obtenidas de muestras tomadas sincrónicamente, presentarán frecuencias unimodales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de datos biológicos de G. galeus

Los ejemplares de *G. galeus* fueron obtenidos del desembarque comercial de la flota pesquera costera con asiento en Puerto Quequén, proviniendo en su gran mayoría de la pesquería de enmalle de fondo destinada al cazón, y sólo los ejemplares de tallas menores a 900 mm de L_T , de la pesquería multiespecífica de arrastre de fondo. El trabajo a campo se realizó entre los siguientes períodos: noviembre de 1990; noviembre y diciembre de 1992; septiembre, octubre y noviembre de 1993; noviembre de 1994; noviembre de 1995; noviembre de 1996 y noviembre de 1997.

Las disecciones se realizaron en las instalaciones de los frigoríficos concentradores de pescado de Necochea, procesándose luego el material biológico obtenido en los laboratorios de la Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén, dependiente del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN).

Se analizaron en total 520 cazones, de los cuales 312 fueron machos y 208 hembras, que fueron medidos y pesados. Para exponer los tractos reproductivos completos en 470 ejemplares de ambos sexos, se procedió a disecarlos realizando una incisión ventral para-sagital.

En base a los ejemplares eviscerados durante los muestreos, y siguiendo la terminología empleada en las descripciones del sistema reproductor masculino y femenino por Hamlett (1999), y Hamlett y Koob (1999), respectivamente, se observaron los sistemas reproductores en *G. galeus*, a fin de cotejar dichas estructuras con las descripciones.

Para cada sexo se adaptó una escala de madurez acorde al nivel de detalle de los resultados buscados, en base a bibliografía pertinente (que se refiere a continuación para cada caso). En los machos, se revisó el desarrollo de los testículos y la presencia de fluido en las vesículas seminales, a la par que se midió el mixopterigio, desde el punto de inserción junto a la cloaca hasta la punta distal, y se observó el grado de calcificación del mismo basándose en los criterios de Clark y von Schmidt (1965), de acuerdo a las siguientes categorías: **inmaduro 1** (no calcificado); **inmaduro 2** (adolescente, parcialmente calcificado, con testículos en desarrollo); y **maduro** (totalmente calcificado, y la base del mixopterigio con libre rotación, permitiendo orientarlos anteriormente). Siempre de acuerdo a Clark y von Schmidt (1965), los machos con testículos desarrollados, y con fluido seminal en las vesículas seminales no fueron tomados como adultos a menos que presentaran los caracteres sexuales secundarios descritos en el punto anterior. Como criterio de contraste se estudió el desarrollo del mixopterigio (L_M) respecto de la longitud total del animal (L_T).

En las hembras, se observó el estado de desarrollo del ovario, la presencia de folículos en el mismo, midiendo y recontando los más grandes con calibre en el diámetro mayor (precisión: 0,05 mm). Se reconoció el estado de desarrollo de los

sacos uterinos de acuerdo a Lenanton *et al.* (1990; parcialmente modificado para este trabajo), entre las siguientes categorías: **inmadurez 1** (ovario poco diferenciado; saco uterino filiforme); **inmadurez 2** (ovario parcialmente desarrollado con folículos blancos u opalescentes no mayores de 2 mm de diámetro; sacos uterinos parcialmente expandidos); y **madurez** (ovario desarrollado, con folículos mayores a 9 mm de diámetro y de color amarillo dorado (indicador de vitelogénesis); sacos uterinos expandidos). De acuerdo a esto, las hembras fueron consideradas maduras cuando por lo menos presentaban folículos ováricos mayores a 9 mm de diámetro con indicios de vitelogénesis y el saco uterino completamente dilatado en toda su extensión.

Análisis estadístico de datos biológicos de G. galeus

Para el cálculo del L_{T50} , se procedió de tres formas distintas:

- 1) Para el cálculo tradicional por cuadrados mínimos (Roa *et al.*, 1999), se estimaron las ecuaciones logísticas

$$P_{Li} = \left[1 + e^{-b(L_{Ti} - L_{T50})} \right]^{-1}$$

donde P_{Li} es la proporción de madurez a la longitud L_{Ti} , b es la pendiente y L_{T50} la longitud total a la cual el 50% de los animales se hallan maduros. Se trabajó en planilla de cálculo MS-Excel 2011 (versión Mac 14.1.4), y se graficaron las curvas obtenidas.

- 2) Como segundo método alternativo se trabajó con el cálculo por máxima verosimilitud de la curva

$$P_{L_T} = \frac{\exp(-\hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 L_T)}{[1 + \exp(-\hat{\beta}_0 - \hat{\beta}_1 L_T)]}$$

donde P_{L_T} es la probabilidad de estar maduro en una longitud dada, $\hat{\beta}_0$ (el origen) y $\hat{\beta}_1$ (pendiente) son los parámetros estimados por máxima verosimilitud y L_T es la longitud total. A su vez, el L_{T50} es calculado como

$$L_{T50} = \frac{-\hat{\beta}_0}{\hat{\beta}_1}$$

Bajo este modelo se calculan los intervalos de confianza (IC) para la pendiente

$$\hat{\beta}_1 \pm z_{1-\frac{\alpha}{2}} \widehat{SE}(\hat{\beta}_1)$$

y para el intercepto

$$\hat{\beta}_0 \pm z_{1-\frac{\alpha}{2}} \widehat{SE}(\hat{\beta}_0)$$

donde $z_{1-\alpha/2}$ es un cuartil de la distribución normal y SE es el error estándar del parámetro calculado de la función (Hosmer y Lemeshow, 1989). Para calcular esta función y los IC se utilizó el programa SPSS (versión Mac 21.0.0.0).

3) El tercer método utilizado es el propuesto por Kasuya (1972), para el cual se representaron las frecuencias acumuladas de los porcentajes de inmadurez y de madurez calculados en intervalos de 50 mm de longitud en una planilla de cálculo Excel 2011 (versión Mac 14.1.4). Donde estas

curvas se cortaron, se trazó una recta vertical hasta el eje del L_T , y se obtuvo el valor correspondiente para el L_{T50} .

También, se estudiaron 23 hembras grávidas en las que se registraron los sacos uterinos expandidos, y se identificaron sus el contenido de los mismos. Para cada embrión, se identificó el saco uterino del que provenía (izquierdo o derecho), se determinó el sexo, se observó el grado de reabsorción del saco vitelino y se midió su longitud total (L_{TE}) en mm con una precisión de 0,05 mm.

Para analizar si existe aumento de la fertilidad con el aumento de la talla materna, se realizó un análisis de correlación mediante la prueba de Correlación de Pearson (r) (Zar, 2010) del L_T de las madres con el número de embriones por camada, y del L_T de las madres con el L_{TE} promedio de los embriones de cada camada. Para esto se utilizó el programa SPSS (versión Mac 21.0.0.0).

Para el análisis de la relación intrauterina macho:hembra, y del número medio de embriones portados en cada útero, y debido a que los datos no cumplieron con las condiciones de homogeneidad de varianzas y normalidad para un análisis estadístico paramétrico, se recurrió a estadística no paramétrica, realizando los análisis con la prueba de Kruskal-Wallis (H) (Zar, 2010) en el programa SPSS (versión Mac 21.0.0.0); finalmente, se comprobó si diferían significativamente los L_{TE} de los embriones hembras y machos mediante una prueba de t de Student (t) para medias de muestras no pareadas (Zar, 2010).

RESULTADOS

Descripción del sistema reproductor de G. galeus

En los machos el sistema reproductor consta de un par de **testículos**, un par de **conductos genitales** (conductos eferentes, epidídimos, conductos deferentes y vesículas seminales, todos cubiertos por peritoneo) y de los órganos sexuales secundarios. Los testículos son órganos pares, unidos a la pared dorsal del cuerpo a través de un mesenterio o mesorquio, y están envueltos por el órgano epigonal en los primeros estadios de maduración. Los conductos eferentes conectan a cada testículo con su epidídimo, en los que terminan. Los epidídimos se expanden y enrollan a medida que los individuos maduran sexualmente, formando largos tubos con complejas curvaturas. Luego cada epidídimo se continúa con el conducto deferente que finaliza en la vesícula seminal, la cual desemboca en el seno urogenital. En machos maduros la vesícula seminal puede estar colmada de espermatozoos. Los órganos sexuales secundarios corresponden a los mixopterigios o cláspers, que son pares y corresponden a modificaciones de las aletas pélvicas.

El sistema reproductor en las hembras está compuesto por un par de **ovarios** funcionales y un par de **oviductos**. Estos últimos son estructuras tubulares largas que se encuentran a lo largo y a ambos lados de la columna vertebral en la cavidad visceral. Cada oviducto se diferencia en un *ostium*, un oviducto anterior, un istmo, una glándula oviducal, un saco uterino y un cuello.

Los ovarios se encuentran adheridos a la pared dorsal del cuerpo a través del mesenterio o mesovario y son los encargados de la producción folicular. El *ostium* es una estructura en forma de embudo, en el cual desembocan ambos oviductos anteriores y que según Hamlett y Koob (1999), es una estructura ciliada en todos

los elasmobranquios. Cuando los folículos en los ovarios se rompen liberando los oocitos, pasan a través del *ostium* a los oviductos anteriores que se ensanchan y dan lugar a las **glándulas oviducuales**. Las glándulas oviducuales son cortas, tiene forma de corazón y sus estructuras internas son complejas. Como en todos los elasmobranquios, las glándulas oviducuales **sintetizan y secretan la cubierta del huevo** (o cápsula) que, como en el común de las especies de tiburones vivíparos, es muy delgada y rodea a los huevos recién fecundados en el interior de los sacos uterinos. Según Hamlett y Koob (1999), el proceso de formación de las cápsulas de los huevos son rápidos, tomando entre 12 y 24 hs. El istmo es la porción del oviducto que sigue a la glándula oviducal y funciona como una válvula que cierra al compartimento uterino donde se encuentran los embriones. La porción posterior de cada oviducto se agranda y forma sendos sacos uterinos, los cuales se expanden a medida que el individuo madura sexualmente y logran un gran volumen llegando a ocupar la mayor parte de la cavidad abdominal de la hembra. A medida que avanza el desarrollo embrionario, las paredes del saco uterino se hacen más delgadas y se produce un incremento en su vascularización, facilitando la oxigenación. El **cuello** es una constricción que se encuentra entre el saco uterino y el seno genital, el cual se mantiene cerrado durante la gestación para impedir la pérdida prematura de los embriones y se ensancha en el momento del nacimiento para permitir la salida de las crías (Fig. 3).

Por los antecedentes sobre la especie en otras poblaciones, y las observaciones referidas *ut supra*, se debería definir desde el punto de vista reproductivo a *G. galeus* como una especie de tiburón **vivíparo con saco vitelino**.



Figura 3. Sistema reproductor de hembra madura de *Galeorhinus galeus*. Oviducto derecho completo e intacto dentro de cavidad celómica. Oviducto izquierdo roto a la altura del cuello, con 1 embrión envuelto por la cápsula de huevo. Se observan además dos embriones abortados. Noviembre 1991. Foto: G. Chiaramonte.

Tabla 2. Tabla comparativa de parámetros estimados en diferentes poblaciones de *G. galeus*

		PQ	PBA	PAT	BSB	RGS	ROU	PNOr	PSOc	MED	SAF
Período de estudio		1990 a 1997	1977 a 1979	1978	1998 a 2001	1980 a 1986	1949	1942 a 1944	1946 a 1952	1970 a 2000	?
Profundidad (metros)		18 – 57	sd	22 – 181	sd	10 – 500	sd	18 – 420	<600	20 a 50*	sd
n estudiado	♂	312	12	13	123	644	sd	421	278	342	20
	♀	208	18	14	288	904	sd	1316	254	175	14
L_T mín.	♂	695	379	770	492	435	600	>500	340	500	820
	♀	576	368	765	483	430	500	>500	330	590	670
L_T máx.	♂	1.470	968	1430	1528	1.480	1150	1.850	1.550	1.580	1520
	♀	1.475	860	1340	1532	1.545	1150	1.950	1.740	1.990	1430
L_T mín. maduro	♂	1.105	sd	1340	1190	1.070	sd	1.350	1.200	1.225	1.230
	♀	1.214	sd	1340	1180	1.180	sd	1.500	1.350	1.400	1.430
L_{T50}	♂	1.145	sd	sd	sd	1.110	sd	1.420	sd	sd	sd
	♀	1.235	sd	sd	1.247,2	1.230	sd	1.580	sd	sd	sd
L_T máx. inmaduro	♂	1.220	968	sd	1088	1.170	sd	~1.650	1.320	1.260	1.130
	♀	1.360	860	sd	1290	1.280	sd	~1.850	1.380	1.370	1.330
Diámetro folículo ovárico mayor	NG1	10 – 19	sd	sd	27,5	5 – 25	sd	sd	10 – 20	< 25	sd
	NG2	34 – 50	sd	? 35	57,5	35 – 55	sd	sd	40 – 50	25 – 47	sd
	GR	9 – 11	sd	sd	sd	3 – 16	sd	sd	9 – 15	33 – 47	sd
1ª madurez como % de L_T máx..	♂	74,7	sd	sd	sd	72,3	sd	73,0	77,4	77,5	sd
	♀	78,6	sd	sd	77	76,1	sd	76,9	77,6	70,4	sd
L_T GR más chica		1.230	sd	sd	sd	1.180	sd	~1.590	1.445	1.400	sd
Fertilidad (# embriones/huevos en saco uterino)		22,2	sd	sd	sd	23,1	sd	35	28,4	24,3	sd
Correlación n° de embriones y L_T de la madre		+	sd	sd	+	+	sd	+	+	+	sd
Correlación L_T de embriones y L_T de la madre		0	sd	sd	sd	+	sd	sd	?+	sd	sd
Relación ♂:♀ al nacer		1,09:1	sd	sd	sd	0,96:1	sd	sd	1,09:1	1,18:1	sd

L_T medio embriones	297	sd	sd	sd	303	sd	~350	300**	280	sd
% de hembras maduras	34,6	sd	sd	sd	51	sd	93,0	sd	82	sd
% de hembras preñadas	20,2	sd	sd	sd	23,0	sd	88,0	~50,0	sd	sd
Duración del ciclo reproductivo (en años).	sd	sd	sd	3	3	sd	1	2	2/3	sd
Arte de pesca:										
Enmalle	+	sd	—	—	—	+	+	—	+	sd
Anzuelo (Palangre/Línea)	—	sd	—	+	—	+	+	+	+	sd
Arrastre	+	sd	+	+	+	—	—	—	+	sd

Todas las medidas expresadas en mm.

- PQ: Puerto Quequén: este trabajo.
RGS: Rio Grande do Sul: Peres y Vooren (1991).
ROU: República Oriental del Uruguay: de Buen (1952).
PBA: Provincia de Buenos Aires: Menni *et al.* (1986).
PAT: Patagonia: Menni (1985).
BSB: Bahía San Blas: Lucífora (2003); Lucífora *et al.* (2004).
PNO: Pacífico Nororiental: Ripley (1946).
PSO: Pacífico Sudoccidental: Olsen (1954; 1984). ** En este caso usa la moda del L_T
MED: Mediterráneo: Capapé *et al.* (2005), que incluye a *Capapé y Melliger (1988).
SAF: Océanos Indico y Atlántico, Sud Africa: Bass *et al.* (1975).

Madurez sexual en *G. galeus*: machos

La talla de madurez sexual hallada fue diferente entre sexos. En los machos, la longitud de los mixopterigios (L_M) se incrementa en forma logística (Fig. 4). Estos órganos comienzan a elongarse abruptamente desde alrededor de los 920 mm de L_T , y ya se presentan totalmente calcificados después de los 1.220 mm de L_T (Fig. 4). Todos los especímenes menores de 1.100 mm de L_T se encontraron inmaduros. Entre los 1.105 mm y 1.220 mm de L_T se encontraron en un estado adolescente transicional, caracterizado por presentar mixopterigios elongados pero sin estar totalmente calcificados, o cuando lo estaban, apenas si se podían rotar postero-anteriormente. Sin embargo se encontró un macho maduro que midió 1.105 mm de L_T , siendo así el maduro más pequeño, mientras que los mayores a 1.220 mm de L_T estaban todos maduros. El macho más pequeño maduro corresponde al 74,7 % del L_T máximo de machos conocido para la especie en el ASO (Tabla 2).

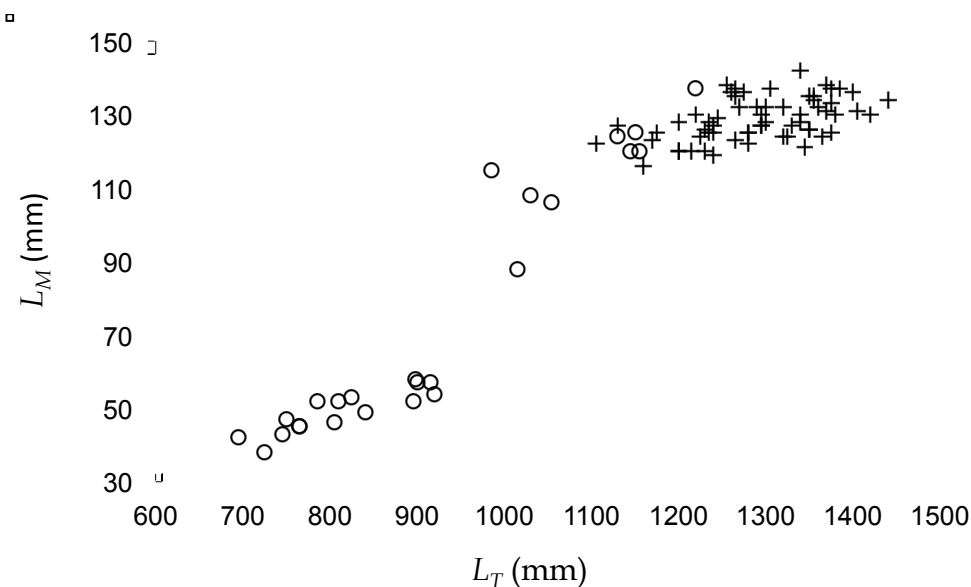


Figura 4. Crecimiento de la longitud del mixopterigio (L_M) en función de la longitud total (L_T) en machos de *Galeorhinus galeus*. (o) inmaduros; (+) maduros; n = 87.

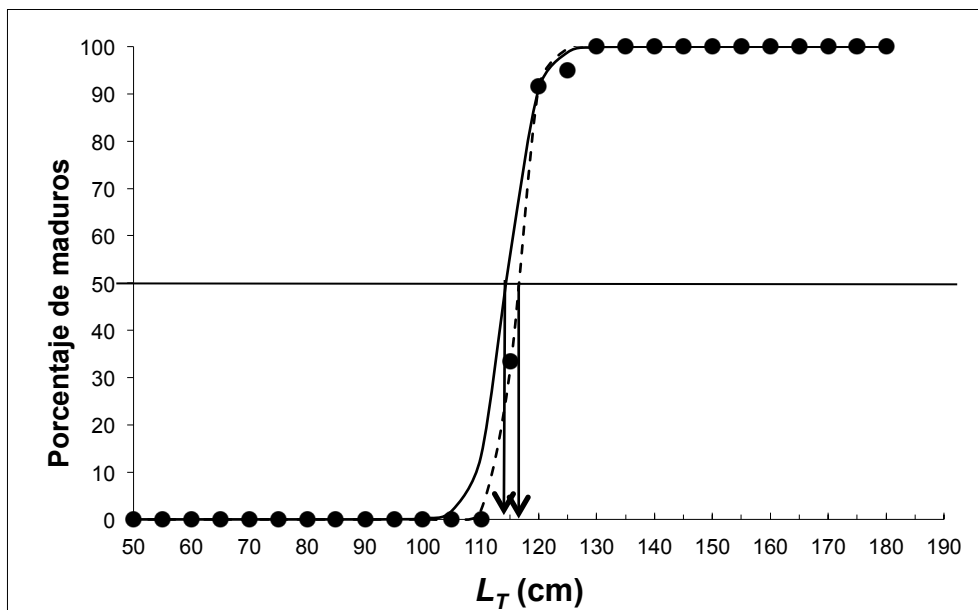


Figura 5. Predicción del L_{T50} en machos: método tradicional (línea de puntos): 116,3 cm; método de máxima verosimilitud (línea llena): 114,5 cm; $n = 164$.

El largo de madurez sexual L_{T50} calculado por el método tradicional fue de 1.163 mm (116,3 cm; Fig. 5, línea de puntos); según el método de máxima verosimilitud el L_{T50} calculado fue 1.145 mm (114,5 cm; Fig. 5, línea llena; IC = [1.134,6 – 1.180,8]); mientras que por el método de Kasuya (1972) fue de 1.165 mm (116,5 cm; Fig. 6).

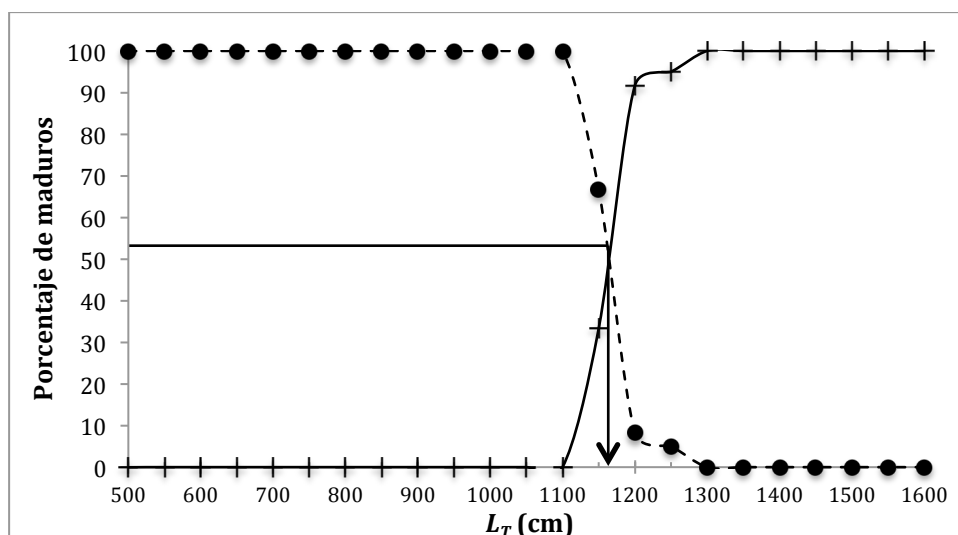


Figura 6. Predicción del L_{T50} en machos: método de Kasuya; % inmaduros (línea de puntos); % maduros (línea llena); intersección: 1.165 mm; $n = 164$.

Madurez sexual en G. galeus: hembras

La hembra más pequeña con folículos presentes en ovario midió 1.191 mm de L_T , presentando el folículo más grande de 2 mm de diámetro, mientras que la hembra madura más pequeña midió 1.214 mm de L_T , y su folículo más grande medía 13 mm de diámetro (Fig. 7). A su vez, la hembra inmadura de mayor tamaño midió 1.360 mm de L_T .

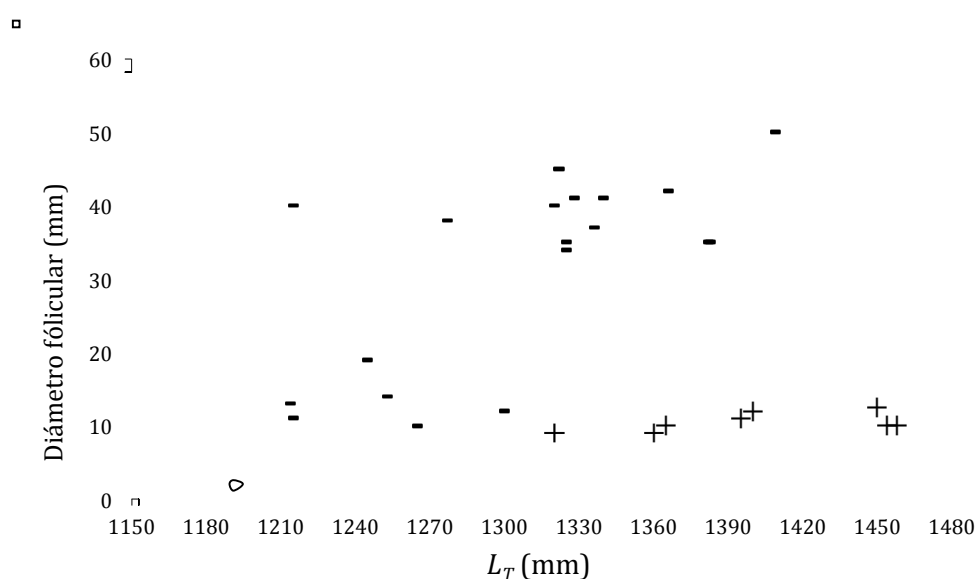


Figura 7. Relación entre el L_T y el diámetro del mayor folículo ovárico. Inmaduras (○); maduras (-); grávidas (+); n = 28.

Para las hembras, el L_{T50} calculado por el método tradicional fue de 1.218 mm (121,8 cm; Fig. 8, línea de puntos); mientras que por el método de máxima verosimilitud se calculó en 1.235 mm (123,5 cm; Fig. 8, línea llena), con un IC = [1.227,65 - 1.295,06]; y, calculado por el método de Kasuya (1972), fue de 1.219 mm (121,9 cm; Fig. 9). La hembra más pequeña madura corresponde al 78,6 % del L_T máximo de hembras conocido para la especie en el ASO (Tabla 2).

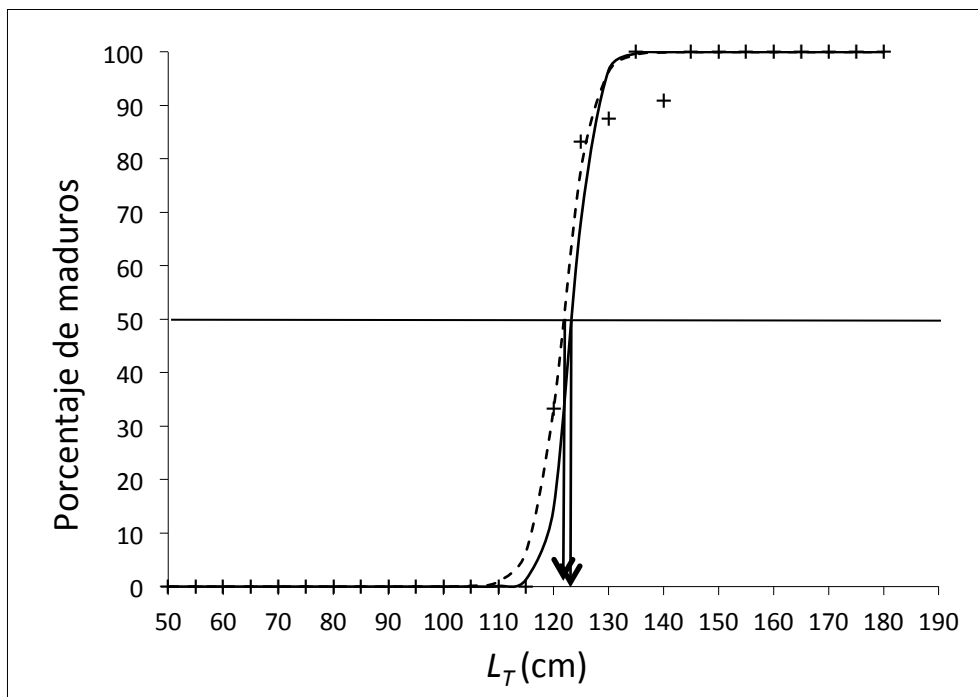


Figura 8. Predicción del L_{T50} en hembras: método tradicional (línea de puntos): 121,8 cm; método de máxima verosimilitud (línea llena): 123,5 cm; $n = 78$.

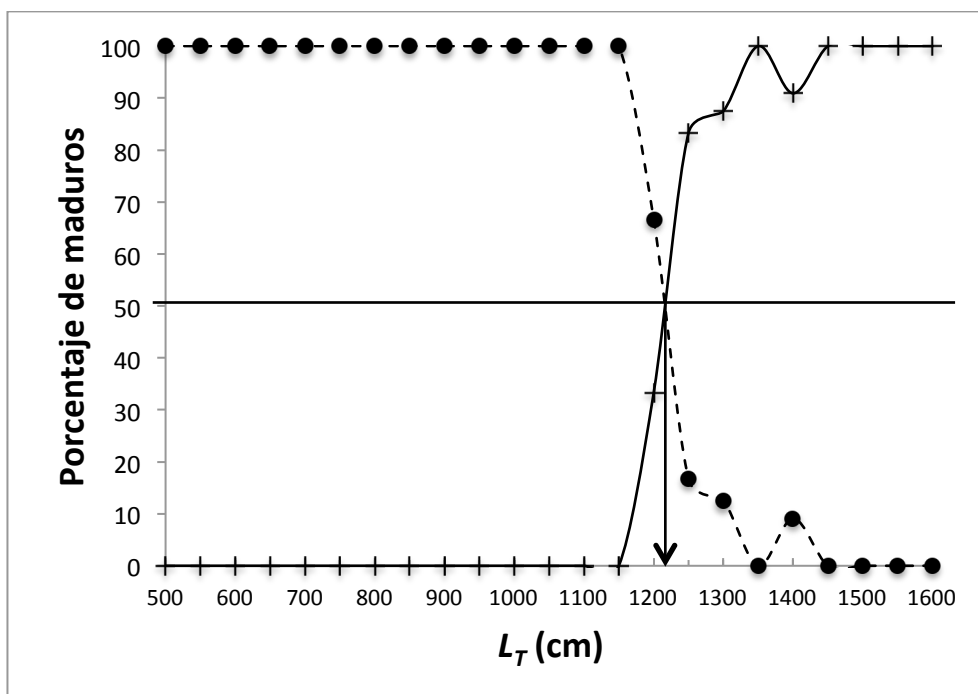


Figura 9. Predicción del L_{T50} en hembras: método de Kasuya; % inmaduros (línea de puntos); % maduros (línea llena); intersección: 1.219 mm; $n = 78$.

Reproducción de G. galeus

Las **hembras maduras** que presentaron folículos en sus ovarios, pudieron ser catalogadas en tres estadios distintos: un primer estadio correspondiente a **hembras gestantes** que presentaron folículos ováricos de alrededor de 9,8 mm de diámetro máximo (rango 9–11 mm); otro estadio correspondiente a **hembras maduras no gestantes** con folículos ováricos de alrededor de 13,2 mm de diámetro máximo (rango 10–19 mm); y un tercer estadio también correspondiente a **hembras maduras no gestantes que presentaron folículos ováricos de alrededor de 39 mm** de diámetro máximo (rango 34–50 mm; Fig. 10). Todos los valores de diámetros máximos de folículos ováricos correspondieron a ejemplares muestreados durante los meses de noviembre de los años 1992, 1996 y 1997.

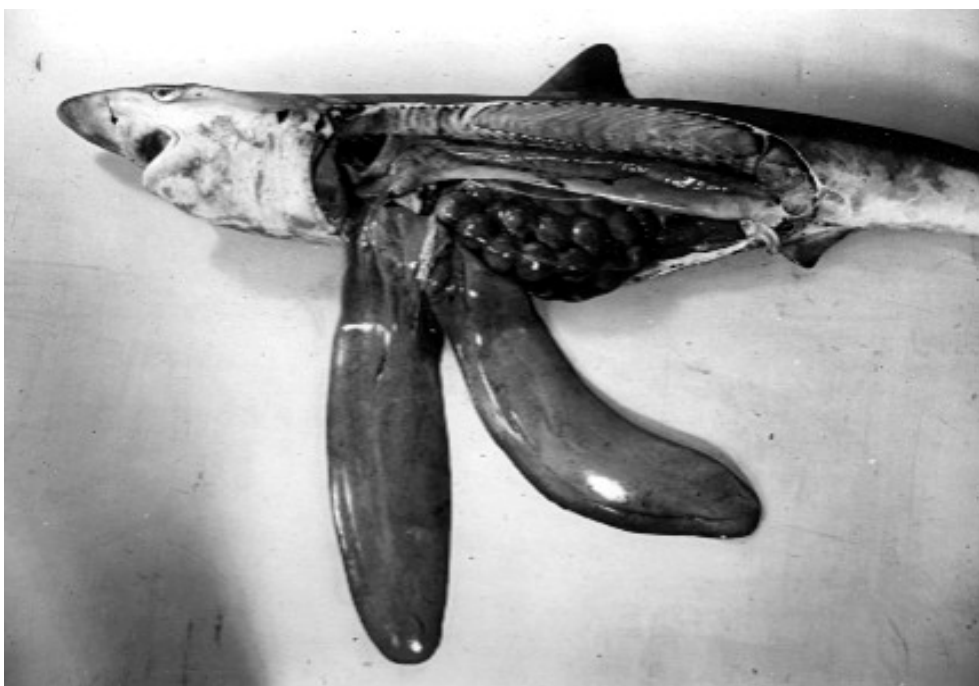


Figura 10. Hembra madura no gestante de *G. galeus* en estadio NG2. Foto: archivo División Ictiología del MACN.

Las hembras preñadas entre 1.344 y 1.430 mm de L_T presentaron embriones desarrollados y huevos inmaduros dentro de los sacos uterinos. El L_T de la hembra grávida más pequeña fue de 1.230 mm, y correspondió a un ejemplar capturado el 13 de noviembre de 1996. Entre el 1° y el 6 de noviembre de 1992 fueron disecionadas 10 hembras preñadas que midieron entre 1.333 y 1.458 mm de L_T , mientras que el 3 de noviembre de 1993 se muestrearon 4 hembras preñadas de L_T entre 1.291 y 1.409 mm. Asimismo, el 13 de noviembre de 1996 se registraron 4 hembras grávidas que midieron entre 1.230 y 1.380 mm de L_T , en tanto que entre los días 12 y 14 de noviembre de 1997 se observaron otras 5 hembras grávidas midiendo entre 1.320 y 1.460 mm de L_T .

La fertilidad aumentó con el L_T de la madre, y se correlacionó positivamente con el número de embriones por camada ($r = 0,505$, $p < 0,05$; 17 hembras, 370 embriones; Fig. 11).

A su vez, el tamaño de los embriones (L_{TE}) fue dependiente del tamaño de la madre, y se comprobó una correlación positiva entre el L_{TE} promedio de las camadas y el L_T de las madres ($r = 0,672$, $p < 0,05$; 9 hembras, 187 embriones; Fig. 12). Para esta prueba se decidió excluir 3 camadas de embriones de noviembre de 1997 que no estaban a término (ver más abajo, resultado de distribución de frecuencias de L_{TE}).

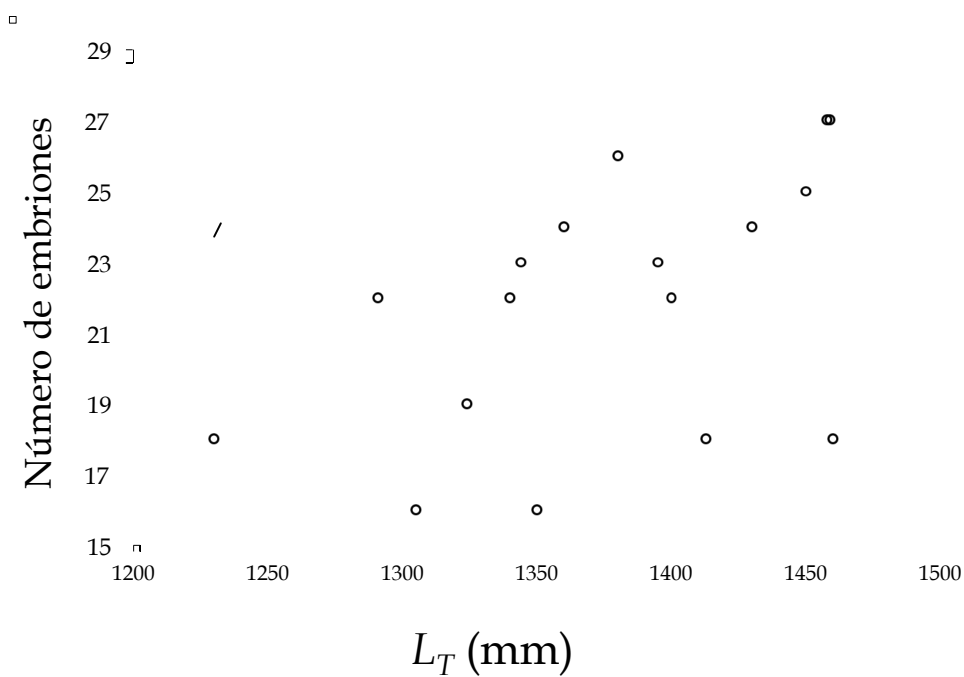


Figura 11. Relación entre el L_T de la madre y el número de embriones por camada, (correlación significativa: $r = 0,505$, $p < 0,05$; 17 hembras, 370 embriones).

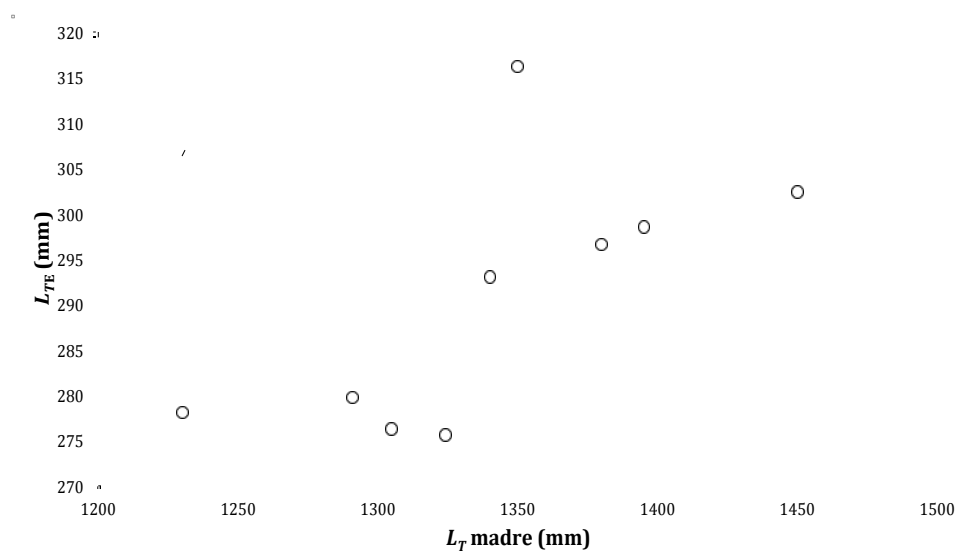


Figura 12. Relación entre el L_T de la madre y los $L_T (\pm \text{ desv. est.})$ promedio de los embriones por camada, (correlación significativa: $r = 0,672$, $p < 0,05$; 9 hembras, 187 embriones).

En el análisis de la fertilidad relativa (número de embriones por camada estandarizado al peso total de la madre), si bien ésta presentó una inclinación negativa con el aumento del L_T de la madre, la correlación no fue significativa ($r = -0,407$, $p > 0,05$; 12 hembras, 247 embriones; Fig. 13).

La relación macho:hembra intrauterina fue 1,09:1 ($n = 398$) y no difirió significativamente de la proporción esperada 1:1 ($H = 0,621$; $p > 0,05$; 13 camadas, $n = 288$). En 17 hembras preñadas, el promedio de embriones por camada fue 21,8 (rango 16-27; $n = 370$), y la fertilidad teórica uterina medida como la suma del número de embriones desarrollados (96,9 %), embriones malformados o no desarrollados (0,5 %) y huevos sin desarrollar (2,6 %) fue de 22,2 (rango 16-27; $n = 421$). El 44,4 % de las hembras preñadas portaban 1 ó 2 huevos sin desarrollar en los sacos uterinos. Finalmente, el número medio de embriones portados no difirió significativamente ($H = 0,118$; $p > 0,05$; $n = 13$) entre saco uterino izquierdo y derecho.

La talla promedio de los embriones (L_{TE}) completamente formados fue de 293,66 mm (rango 235-330 mm de L_{TE} ; $n = 336$). El L_{TE} medio de los embriones machos (289,7 mm) no difirieron significativamente ($t = -1,316$; $p > 0,05$) del correspondiente a las hembras (287,2 mm).

La distribución de frecuencias de L_{TE} de los embriones a lo largo de las temporadas presentó un patrón unimodal (Fig. 14), excepto en 1997, cuando el patrón fue bimodal, con dos camadas de embriones completamente formados y tres no completamente formados, capturados en la misma fecha, patrón bimodal que estaría indicando cierta ruptura del sincronismo reproductivo.

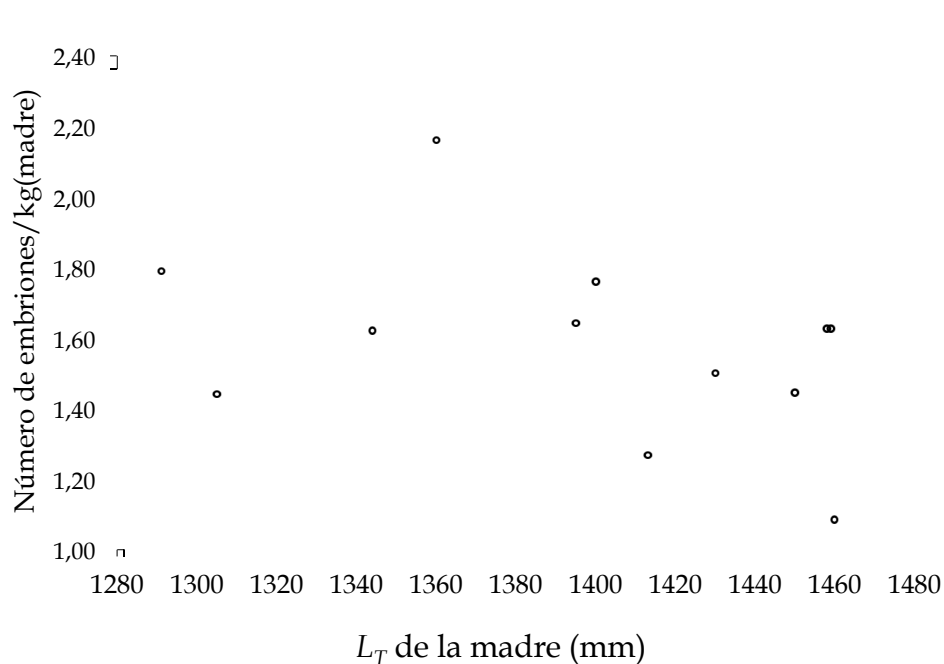


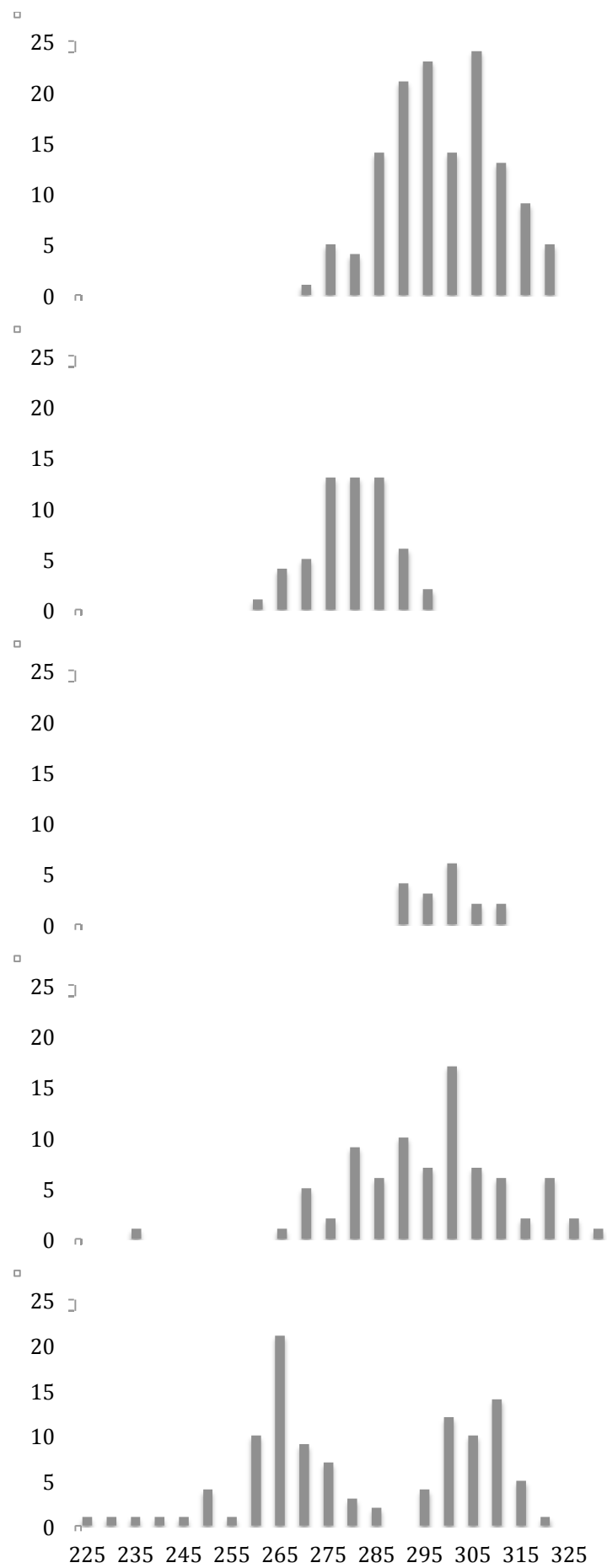
Figura 13. Relación entre el L_T de la madre y el cociente entre el número de embriones y el peso de la madre en kilogramos, (correlación no significativa: $r = -0,407$, $p > 0,05$; 12 hembras, 247 embriones).

Por último, en el presente capítulo han sido comparados los parámetros poblacionales estandarizados de *G. galeus* del ASO y, aunque metodológicamente no se ha aplicado en todos los casos los mismos métodos de obtención y análisis de datos –lo cual hace difícil cualquier comparación–, en principio, y hasta que no se puedan verificar estadísticamente, no existen motivos para suponer que los parámetros calculados sean diferentes de aquellos del resto de las poblaciones (ver Tabla 2). Por otra parte, la presencia simultánea en la muestra de tres grupos de hembras maduras con diferencias en sus folículos ováricos y el contenido de sus sacos uterinos (Fig. 7) indicarían un **ciclo reproductivo trianual** para la especie en el ASO. Asimismo, si bien el número de embriones por camada (Fig. 11), así como el L_{TE} medio de las camadas aumenta con el L_T materno (Fig. 12), el análisis de la fertilidad relativa (Fig. 13) pone en duda la hipótesis de que *el esfuerzo reproductivo de las hembras aumenta con la talla*. Finalmente, la aparición de

un patrón bimodal en noviembre de 1997 (Fig. 14) pone en duda la hipótesis de que existe sincronismo reproductivo para la especie en el ASO.

En la siguiente página:

Figura 14. Distribución de frecuencias de L_T (mm) de embriones de *Galeorhinus galeus* por año: 1992 (n = 133; 5 camadas); 1993 (n = 57; 3 camadas); 1994 (n = 17; 1 camada); 1996 (n = 82; 4 camadas); 1997 (n = 109; 5 camadas). El primer gráfico corresponde a 1992 y el último a 1997. Con el fin de servir a la comparación entre años, todos los gráficos están en la misma escala. Los números debajo del eje horizontal del último gráfico corresponden a los intervalos de L_{TE} en mm de los embriones. Los números en los ejes verticales corresponden a las frecuencias absolutas.



CAPÍTULO V: EXPLOTACIÓN COMERCIAL DEL CAZÓN *GALEORHINUS GALEUS* Y COLAPSO PESQUERO DE LA PESQUERÍA DE PUERTO QUEQUÉN.

INTRODUCCIÓN

Contexto mundial y participación Argentina en la pesca de condriictios

En la última década se han multiplicado los esfuerzos en el estudio de los condriictios como resultado de una creciente preocupación por la alta presión de pesca que soportan muchas poblaciones de estos peces (véase por ejemplo Stevens *et al.*, 2000). Así, diversos organismos internacionales bajo el auspicio de las Naciones Unidas, como FAO (FAO, 1999a, 1999b), y CITES, y también organizaciones no gubernamentales (Rose, 1996; Herberger y McCoy, 1997; Camhi, 1998; Camhi *et al.*, 1998; Hinman, 1998; Camhi, 1999a y b; Bertonatti y Corcuera, 2000, entre otros) se han preocupado por la explotación de condriictios en distintas pesquerías del mundo.

A partir de la recopilación y elaboración de las estadísticas oficiales de los países que reportan a FAO, los datos públicos de este organismo internacional muestran que los desembarques mundiales de condriictios presentaron un incremento casi constante desde 1950 hasta el año 2003, comenzando con 270 mil toneladas y alcanzando un máximo de aproximadamente 890 mil toneladas en el año 2000 y 880 mil toneladas en el año 2003. A partir de 2004, se produjo un descenso de los desembarques que oscilan anualmente alrededor de las 750 mil toneladas (Bernasconi y Navarro, 2014).

Sin embargo, si se toman arbitrariamente las estadísticas, mostrarán que la última década (2000–2009) ha sido el período de mayores desembarcos con un promedio anual de 800 mil toneladas, mientras que en la década de los '70 ese

desembarco declarado era de 560 mil toneladas, superado por las 630 mil toneladas de la de los '80, así como por las 780 mil toneladas en la década de los '90 (Bernasconi y Navarro, 2014).

Asimismo, la FAO analiza a nivel regional los desembarques declarados, y durante el último período 2000–2012 las principales “zonas FAO” que reportaron desembarques fueron el Pacífico Central Oeste y el Océano Índico Este y Oeste. La región del Atlántico Sudoccidental (ASO) ocupó el 4º lugar de importancia detrás de esas tres regiones, con un promedio anual aproximado de 82.000 toneladas (Bernasconi y Navarro, 2014), un poco más del 10 % del total declarado anualmente a FAO.

Aunque nuestro país origina apenas entre un 2,0 y 4,4 % en promedio (por décadas) de los reportes de desembarques declarados anuales de condriictios en el mundo (Tabla 1), se posiciona desde la década de los '90 entre los 10 primeros productores mundiales para estas especies (FAO, 1995, 2014). Según las estadísticas reportadas a la FAO, durante la década de los '70 la República Argentina se encontraba en la posición número 16 entre los países que informaban desembarques de condriictios, con un promedio anual cercano a las 11,3 mil toneladas, ocupando luego el lugar número 12 en la década siguiente, con un promedio anual de 13,6 mil toneladas, pasando a ocupar la posición número 9 en los '90, con un promedio anual de 24,4 mil toneladas. Para el último período (2000–2012), los principales países que desembarcaron condriictios fueron Indonesia, India, España, Taiwán, ocupando Argentina el 5º lugar con un promedio anual de 33,9 mil toneladas (Bernasconi y Navarro, 2014; FAO, 2014). Es necesario señalar que la Argentina duplicó su participación –pasando del 2,2 al 4,4 %– en el conjunto de países que declaran condriictios a FAO en los últimos 20 años

(Tabla 1).

Tabla 1. Argentina en el contexto mundial total de condriktios declarados a FAO (por década, excepto periodo 2000–2012). Reelaborado de Bernasconi y Navarro (2014).

Década	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2012
Toneladas reportadas a FAO por década por Argentina	113.791	136.413	244.851	460.302
Participación porcentual de Argentina en el total de toneladas reportadas mundialmente a FAO	2,0	2,2	3,1	4,4
Posición de Argentina en el ranking de países que reportan condriktios a FAO	16º	12º	9º	5º

Estas cifras muestran un panorama coincidente con la valoración hecha por Bonfil (1994) quien, hace 20 años atrás, afirmaba que la Argentina era uno de los pocos países pesqueros en América en los que la pesca de elasmobranquios se expandía a principios de la década de los '90.

Los condriktios como recurso pesquero en la Argentina

En el Mar Argentino y zonas adyacentes se han encontrado unas 54 especies de tiburones, entre 46 y 50 especies de rayas, y un par de especies de holocéfalos (Menni y Lucífora, 2007; Figueroa, 2011).

Las principales especies de condriktios desembarcados en la República Argentina entre el año 2000 y 2012 fueron los tiburones gatuzo *Mustelus schmitti*, y pez ángel *Squatina spp.* y el holocéfalo pez gallo *Callorhynchus callorhynchus* (Bernasconi y Navarro, 2014). De las especies de tiburones, sólo son o han sido **especie objetivo** de la captura comercial las siguientes: el grupo de los peces ángel (*Squatina argentina*, *S. guggenheim* y *S. occulta*), el espinillo *Squalus acanthias*, el gatuzo *M. schmitti*, el cazón *Galeorhinus galeus*, la bacota *Carcharhinus brachyurus*, el escalandrón *Carcharias taurus*, y el gatopardo *Notorynchus cepedianus*. Estas últimas 4 es-

pecies son, además, las especies más importantes en la pesca recreativa de tiburones. Otras especies comercialmente importantes como captura incidental son: los peces ángel *S. argentina* y *S. occulta* y el palomo *Mustelus canis* (Chiaramonte, 1996b, 1998a). Entre las rayas marinas, la raya de círculos u ojona *Atlantoraja cyclophora*, la raya pintada *A. castelnaui*, la raya lisa *Rioraja agassizi*, la raya marmorada *Sympterygia bonapartii* y la raya marrón oscuro *Sympterygia acuta* constituyen las principales especies costeras (Perez Comesaña *et al.* 2011), mientras que la raya hocicuda *Zearaja chilensis*, en conjunto con algunas rayas del género *Bathyraja* son las más explotadas en pesquerías de altura.

La especie comercial más importante en la actualidad en la región, el gatuzo *M. schmitti*, no tiene asociada una pesquería específica (Chiaramonte, 1998a), sino que es capturada principalmente por la flota costera en la modalidad de pesca variada con redes de arrastre de fondo (Cousseau y Perrotta, 2000), o en pesca de enmalle de fondo (Chiaramonte, 1996b).

La comunidad científica argentina, si bien históricamente se ha ocupado de los condriktios a través de numerosos trabajos sobre taxonomía, distribución y biología, hasta hace relativamente pocos años muy pocas veces incursionó en la problemática pesquera.

Siccardi (1950), a comienzos de los años '50 del S XX, publicó la primera compilación estadística de la explotación pesquera de estos peces remontándose a 1935, año en el cual se registran los primeros datos de desembarque, describiendo sucintamente la historia de la actividad. Pocos años más tarde, Angelescu (c. 1954) escribe el primer trabajo de descripción de una pesquería costera pequeña localizada en Monte Hermoso basada en el tiburón vitamínico. Posteriormente Cordini (1963), Nani (1964), Nani y Gonzalez Alberdi (1966), Gneri *et*

al. (1967), Bellisio *et al.* (1979), Menni *et al.* (1979), Di Giacomo y Perier (1991) y Maeda *et al.* (1994) trataron de alguna manera la pesca de condriktios, aportando valiosa información pesquera para este grupo de peces en Argentina (Chiaromonte, 1998a).

La explotación de Galeorhinus galeus

Los primeros trabajos a nivel internacional sobre aspectos del aprovechamiento de *G. galeus* fueron referidos a la pesquería y al contenido vitamínico del hígado y su aprovechamiento en el Pacífico Nororiental (Ripley, 1946; Ripley y Bolomey, 1946; Bolomey *et al.*, 1946; Bolomey y Sycheff, 1946; Bolomey y Tompkins, 1946; Archer, 1948). Para la misma época aparecen los trabajos más sistematizados sobre el estudio de la especie en Australia de Olsen (1953, 1954), mientras que en el Atlántico Sudoccidental Siccardi (1950), de Buen (1952) y López (1954) trabajaron sobre aspectos de la explotación de la especie.

Por otra parte, los primeros conocimientos sobre las migraciones de la especie se obtuvieron en base a trabajos de marcado y recaptura en el Pacífico Suroccidental (Olsen, 1953, 1954). Los análisis han continuado en varios otros trabajos (Olsen, 1984; Stanley, 1988; Walker *et al.* 2008), y se han complementado con estudios de la estructura poblacional de la especie en aguas de Australia y Nueva Zelanda mediante el uso de fenotipos enzimáticos y ácido desoxirribonucleico mitocondrial (Ward y Gardner, 1997). Las migraciones de este tiburón también fueron estudiadas en el Atlántico Nororiental por Fitzmaurice (1979) por una parte, y Holden y Horrod (1979) por otra, completando más recientemente estos estudios Stevens (1990).

Los primeros trabajos sobre la dinámica pesquera de la especie se deben a Grant *et al.* (1979), quienes estimaron el crecimiento, la mortalidad y el rendimiento

por recluta a partir de los experimentos con marcaje y recaptura en el sur de Australia. Posteriormente, Ferreira y Vooren (1991) en el sur de Brasil y Moulton *et al.*, (1992) en el sur de Australia, desarrollaron dos metodologías distintas para determinar la edad y el crecimiento en la especie a partir de vértebras. En Nueva Zelanda, Francis y Mulligan (1998) usaron el mismo método que Ferreira y Vooren (1991), como método alternativo para la lectura de edad en vértebras al usado por Moulton *et al.* (1992), encontrando algunas diferencias con estos autores. Posteriormente, Punt y Walker (1998) desarrollaron una evaluación del efectivo pesquero y un análisis de riesgo para la pesquería del sur de Australia, mientras que Peres Júnior (1998) realizó un análisis demográfico de la especie en Rio Grande do Sul.

En el Atlántico Sudoccidental (ASO), existieron antiguas pesquerías comerciales/artesanales ubicadas a lo largo del área de distribución del *G. galeus*, desde el sur de Brasil (Río Grande do Sul, 30° S; Ferreira y Vooren, 1991) hasta el Golfo San Jorge en Patagonia, Argentina (46° S; Bellisio *et al.*, 1979). Los puertos más importantes para estas pesquerías fueron Río Grande (Peres y Vooren, 1991) para Brasil, Punta del Diablo (Praderi, 1985), La Paloma (Marín y Puig, 1987) para Uruguay, y Mar del Plata, Puerto Quequén, Bahía Blanca, Patagones y Rawson en la Argentina (Chiaramonte, 1998a). Se ha calificado a estas pesquerías como sobre-explotadas, aunque el estado de las mismas no ha sido convenientemente evaluado (Chiaramonte, 1998a; Peres Júnior, 1998; Nion, 1999).

Según Cordini (1963), en 1955 y 1956 Rawson producía el 24 % del total de la producción pesquera de tiburones (salado y aceite) en la Argentina; entre 1957 y 1960, los puertos del norte, especialmente Mar del Plata y Puerto Quequén, incrementaron su importancia en el desembarque de tiburones.

De Buen (1950 y 1952), a partir de sus trabajos en Uruguay, ha sugerido un probable ciclo migratorio de la especie en la región, y ha estudiado el rango de temperaturas en las que este tiburón se mueve. Angelescu (c. 1954) se ha referido también a las probables rutas migratorias de la especie en el ASO. Los trabajos de los autores arriba mencionados dan a entender que las pesquerías del ASO estuvieron basadas, probablemente, sobre una única población de *G. galeus*, hecho que aún no ha sido debidamente comprobado.

Desde la década de 1930 el cazón fue objeto de captura comercial en la Argentina, pero recién a comienzos de los '40 cobra impulso su explotación debido a la necesidad de reemplazar el bacalao noruego al comienzo de la Segunda Guerra Mundial (Siccardi, 1950; Mateo, 2006). La carne del cazón era salada, pero el producto obtenido, llamado "bacalao argentino", era de baja calidad debido al poco tiempo de estacionado –esto motivado por la necesidad urgente de sustituir al producto importado–, sumado a la baja calidad de la sal disponible en aquella época.

Por otra parte, según Castro (2011), a fines de 1930 la principal fuente de vitamina A en los EEUU era el aceite de hígado de bacalao, el cual era importado desde Europa. En 1937, se descubrió que el hígado de *G. galeus* era una fuente más rica de vitamina A. Hacia 1938, los prolegómenos de la Segunda Guerra Mundial en Europa –con la subsecuente guerra marítima–, incidieron en las operaciones de pesca, por lo que se redujo el suministro de vitamina A desde Europa. Asimismo, el descubrimiento del tiburón *G. galeus* como fuente de vitamina A junto a la reducción de los suministros europeos crearon las condiciones para un nuevo mercado para los tiburones y una bonanza para los pescadores a lo largo de la costa occidental de América del Norte. Hoy en día, más de 60 años después de la pesca sin restricciones durante la década de 1940, la población de la costa de California

aún no se ha recuperado, y no tiene ninguna importancia económica (Castro, 2011). Esta sucesión de hechos descrita para los EEUU no se restringió solamente a ese país, sino que se replicó de manera más o menos similar en otras partes del mundo.

En la Argentina, a medida que pasaron los primeros años de la Segunda Guerra Mundial, y cuando las nuevas demandas estratégicas de materias primas se iban sucediendo –entre ellas la de vitamina A obtenida del aceite del hígado del cazón–, generaron una explosión comercial del aceite de hígado de *G. galeus*, que para 1943 ya sostenía a 45 empresas registradas para la elaboración del producto en el Ministerio Nacional de Agricultura (Siccardi, 1950). La misma autora señala que una tonelada de tiburón se pagaba en 1937 entre 40 y 60 dólares estadounidenses y que por igual cantidad llegó a pagarse en 1941, 2.000 dólares, vale decir un promedio de cuarenta veces más que los precios anteriores (Siccardi, 1950; Mateo, 2006). El aceite obtenido fue primeramente exportado a los Estados Unidos de América, y luego al Reino Unido, Italia, Suecia, Suiza, Francia, y algunos países latinoamericanos. A principios de la década siguiente el interés por el aceite de hígado del cazón había mermado: *By 1950, shark liver imports and the synthesis of vitamin A had sounded the death knell for the fishery* (Castro, 2011; Fig. 1). Así, debido a cambios en algunos factores económicos internacionales y a la producción sintética de la vitamina A, de a poco, el esfuerzo pesquero sobre la especie decreció y sólo unos pocos barcos mantuvieron su actividad.



Figura 1. Tiburones desembarcados en Puerto Quequén (banquina de Necochea) hacia mediados de la década de 1950. En primer plano ejemplares de *Squatina spp.*, y al fondo algunos ejemplares de *G. galeus*. Foto: archivo División Ictiología del MACN.

En la Argentina, recién a principios de la década del '60 se tomaron medidas de protección para el cazón con una veda por etapas desde el norte, que comenzaba por Mar del Plata a principios de la primavera, para llegar recién en verano a la Patagonia. De esta veda, de la que sólo se rescataron anécdotas contadas por los pescadores más antiguos, y no se han podido hallar los registros oficiales correspondientes. Fue levantada en la década siguiente sin que mediaran los estudios pertinentes.

Es interesante hacer notar que la primera información moderna acerca de estas pesquerías en nuestro país proviene de otro ámbito del quehacer científico, como es la conservación de pequeños cetáceos costeros (Perez Macri y Crespo, 1989; Corcuera *et al.*, 1994). Y también se hace necesario resaltar que entre el trabajo citado previamente de Cordini (1963) y los recién mencionados, no se publicaron trabajos relacionadas a la pesca del cazón, reflejando quizás este hecho, un menor interés pesquero por la especie durante ese lapso.

Hacia 1984, Perez Macri y Crespo (1989) observaron que desde Puerto Quequén operaban tan sólo 5 embarcaciones. Pero, hacia mediados de los '80, el cazón recobraría importancia como recurso de la flota costera (Chiaramonte, 1998a). Para esa época, Compagno (1984) escribía que el cazón era la principal especie objetivo de las pesquerías de tiburones del Atlántico Sudoccidental, reflejada en parte por los desembarcos declarados para la Argentina hacia esos años (Fig. 2).



Figura 2. Desembarques declarados de cazón y tiburón en toneladas métricas (TM) por la flota argentina entre 1979 y 2000.

La flota costera con asiento en Puerto Quequén (Provincia de Buenos Aires, Argentina) es la única que desarrolló en las postrimerías del siglo XX una pesquería de envergadura dirigida a tiburones (Corcuera y Chiaramonte, 1992; Chiaramonte, 1998a; Fig. 3), pesquería hoy desaparecida. Este colapso pesquero se reflejó en la caída de los desembarques (Fig. 1), sospechándose hasta la fecha que dicho colapso se debió a la sobreexplotación de la especie en el ASO, de la que era utilizada principalmente la carne del tronco que se congelaba para ser exportada a Europa (Figs. 4 y 5).



Figura 3. Ejemplares de *G. galeus* estibados en un camión volcador para llevar a plantas fileteras. Capturados por flota costera dirigida a tiburones con asiento en Puerto Quequén. Noviembre 1991.
Foto: G. Chiaramonte.



Figura 4. Troncos o pencas de cazón pelados y limpios aptos para congelar. Foto: G. Chiaramonte.



Figura 5. Troncos congelados de *G. galeus*, *S. acanthias* y *M. schmitti* (desde arriba hacia abajo).
Foto: G. Chiaramonte

La pesquería de Puerto Quequén operó con un número medio de paños por posta variable: entre 1988-1990 la media fue de 57,75 paños/posta (Crespo *et al.*, 1994), mientras que en 1993 fue de 39,5 (d.e. 8,8; n = 13) paños/posta y en 1996 fue de 50,0 (d.e. 16,8; n = 11) paños/posta (Chiaramonte, 1998a). El área de operación de esta pesquería con red de enmalle cubría alrededor de 4810 km². Las redes de enmalle eran ancladas a una distancia media de la costa de $7,6 \pm 6,3$ millas náuticas (rango 1-19 mn; n=17), y a una profundidad media de $38,5 \pm 14,6$ m (rango 18-57 m; n=15) (Corcuera *et al.*, 1994).

Durante el período de estudio la economía de la República Argentina salió, a través de la aplicación de la Ley de Convertibilidad (Ley N° 23.928) promulgada el 27 de marzo de 1991, de un período catastrófico caracterizado por una hiperinflación, a un ámbito económico relativamente estable hasta finales de la década.

En función de la información cambiante reunida entre 1990 y 1997, corresponde plantear los siguientes interrogantes:

- ¿es la flota costera un actor importante en la explotación de tiburones en la Argentina?
- ¿la pesquería de *G. galeus* de Puerto Quequén presentó signos de sobreexplotación previos a su colapso?
- ¿es una metodología tradicional de evaluación pesquera apropiada para analizar la pesquería costera de *G. galeus*?
- ¿el colapso de la pesquería de cazón devino exclusivamente por sobreexplotación?
- ¿era la pesquería de cazón significativa para la flota costera?

Estas preguntas permiten formular las siguientes hipótesis:

- *H*: la flota costera incide significativamente en la explotación pesquera de los tiburones en Argentina;
- *H*: la CPUE es un parámetro que refleja la abundancia poblacional declinante del cazón en el área de estudio;
- *H*: la pesquería de *G. galeus* en Puerto Quequén fue sobre-explotada hasta su colapso;
- *H*: las variables económicas de la pesquería no incidieron en el colapso pesquero.

Estas hipótesis permiten a su vez formular las siguientes predicciones:

- ✓ la flota costera explotará al menos el promedio de lo que desembarcan de tiburones los otros tipos de flota.
- ✓ la CPUE reflejará localmente presentando una tendencia declinante la merma de los desembarques de cazón observada a nivel nacional.
- ✓ el rendimiento de los desembarcos (CPUE) presentará una tendencia declinante en el período de estudio.
- ✓ el rendimiento económico de cada barco declinará proporcionalmente a la declinación de la abundancia de cazón durante el período de estudio.

En este capítulo, a la vez que se analiza la estadística pesquera de *G. galeus* en la Argentina, se estudian las causas que llevaron a la última pesquería dirigida a tiburón de la Argentina a su colapso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis de los desembarques se consultaron las “**Estadísticas de la Pesca Marina en Argentina. Evolución de los desembarques 1898-2010**”, editado por

la Dirección Nacional de Pesca y Acuicultura (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura; Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación).

Para la elaboración de la **estadística pesquera de Argentina a la flota se la agrupó** en tres categorías: **Costeros** (*sensu lato*) –que reúne a los barcos pesqueros de Rada/Ria y Costeros–, **Fresqueros** (*sensu stricto*), y **Congeladores** –que reúne los barcos pesqueros Arrastreros, Palangreros, Tangoneros, Surimeros, Poteros y Tramperos–.

Los ítems “tiburón” y “cazón” de las estadísticas pesqueras durante el período estudiado fueron atribuidos a *G. galeus* (Chiaramonte, 1998a); criterio basado en las conclusiones de una serie de entrevistas a pescadores llevadas a cabo durante la preparación del trabajo para FAO del Dr. Terence I. Walker (Walker, 1999). Las entrevistas se realizaron a lo largo de la costa Argentina, a pescadores de cada puerto o localidad pesquera entre San Clemente del Tuyú y Rawson, entre septiembre y octubre de 1997. En las mismas, todos los entrevistados nombraron indistintamente cazón o tiburón a *G. galeus*, y así lo referían también en los partes de pesca. Asimismo, los libros de despacho de la Prefectura Naval Argentina de Puerto Quequén asentaban “salida a tiburón” a las que realizaban las embarcaciones dedicadas a la pesca de *G. galeus*.

Los valores numéricos de los desembarques fueron comparados exclusivamente para las flotas costera y fresquera por el test no paramétrico de Wilcoxon (Zar, 2010), ya que los valores para congeladores se mantuvieron por debajo del 6% de la biomasa desembarcada en todo el período, lo cual permitió sustraerla al análisis. A la vez, como el número de años a comparar entre flotas resultó bajo y no permitía suponer una distribución normal de los valores, se descartó la comparación paramétrica de *Student*. Se utilizó el paquete estadístico SPSS (v. 21.0.0.0).

El esfuerzo pesquero (EP) para cada temporada se calculó en base a los kilómetros de red en el agua por barco por día (km de red x barco x día). La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) fue calculada como el número de cazones desembarcados (a partir del registro de los animales desembarcados por los operarios de banquina, período 1993–1997, o estimados en base a lo pagado a dichos operarios por cada embarcación para los años 1990–1992).

El precio promedio (en U\$) por kilogramo de cazón fue tomado mediante entrevistas a los patrones de embarcaciones y a acopiadores que compraban en banquina. El mismo procedimiento se utilizó para calcular el peso promedio de los cazones desembarcados.

El Índice de Precios al Consumidor (IPC) fue tomado de la Serie histórica de dicho índice en el Gran Buenos Aires del INDEC. La variación anual (Tasa de Inflación) se calculó comparando el valor del índice de diciembre de cada año con el de diciembre del año inmediato anterior.

RESULTADOS

La evolución de los desembarques declarados de condriictios desde 1934 a la fecha se observan en la Figura 6. A partir de 1992 la SAGyP ha mejorado la calidad de los datos publicados; por lo que, en base al detalle del total de los desembarques declarados desde 1992 a 2000 por todas las flotas pesqueras en la Argentina, se deduce que los condriictios aportaron un mínimo de 2,68 % en 1993 y un máximo de 3,30 % en 1994.

La flota pesquera que operaba en el Mar Argentino hasta diciembre de 1994 (SAGyP) estaba compuesta por 439 (~60%) barcos de rada o ría y costeros, 147 (~20%) barcos fresqueros, 88 (~12%) barcos congeladores, 31 (~4%) barcos

factorías (6 surimeros), 19 (~3%) barcos poteros y 6 (~1%) barcos palangreros. En la Tabla 2 se resume la distribución de los desembarques para cada especie o grupo de especies en toneladas métricas (TM) y en porcentaje por tipo de flota para el período 1992–2000.

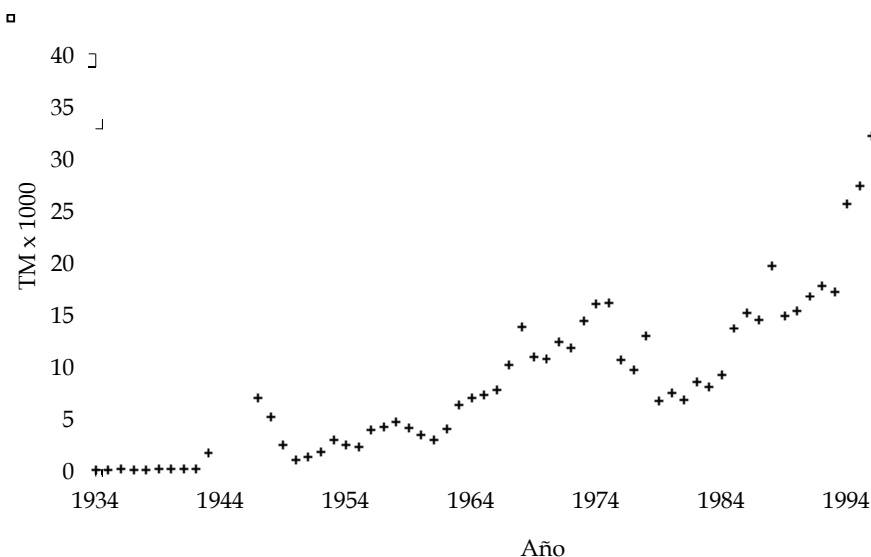


Figura 6. Desembarques declarados de condriictios en miles de toneladas métricas (TM) por el total de la flota que operó en Argentina entre 1934 y 2000.

La flota que más tiburones (“tiburones” + gatuzo + pez ángel) desembarcó fue la costera, con un mínimo de 55,5 % para el cazón en 2000, y un máximo de 78,81 % para el pez ángel en el año 2000. De cazón (englobado en el rubro “tiburones”), la flota costera desembarcó más cazones que la fresquera ($p < 0,05$) y a su vez estas flotas se repartieron la casi totalidad de los desembarques (Tabla 2). A su vez, los desembarques mostraron un serio patrón declinante en dicho período (Fig. 2). En tanto que para los tiburones gatuzo y pez ángel se observó una tendencia semejante ($p < 0,05$) a la hallada para el cazón.

La pesquería de tiburones de Puerto Quequén basada en *G. galeus* operó hasta su colapso en 1998 básicamente con barcos costeros y de rada o ría, trabajando ambas categorías, salvo excepciones, de manera similar. La gran mayoría eran de madera, y sólo unos pocos de metal, oscilando su eslora entre 10,4 y 20,9 me-

tros. El arte de pesca utilizado era la red de enmalle de fondo o agallera. El número de barcos en operación de pesca de enmalle en el período estudiado se informa en la Tabla 3.

Tabla 2. Desembarques declarados de condriktios capturados por las distintas flotas pesqueras que operaron en aguas argentinas entre los años 1992 y 2000.

Tiburones	Barcos costeros y de rada ó ría		Barcos fesqueros		Barcos congeladores y factorías	
Año	TM	%	TM	%	TM	%
1992	2810,0	70,03	1194,3	29,77	8,30	0,21
1993	1315,5	57,89	910,2	40,06	48,90	2,15
1994	1294,8	72,69	464,0	26,05	23,50	1,32
1995	1516,2	64,96	759,7	32,55	58,10	2,49
1996	1736,2	73,98	551,8	23,51	58,80	2,51
1997	782,2	66,76	333,2	28,44	57,10	4,87
1998	726,9	57,44	508,6	40,19	76,70	5,85
1999	898,6	72,28	325,5	26,18	23,50	1,88
2000	457,9	55,50	358,3	43,43	8,90	1,08
Gatuzo						
1992	2878,6	57,03	2163,0	42,85	6,00	0,12
1993	5257,9	63,62	2980,6	36,06	26,40	0,32
1994	5831,6	65,88	2997,1	33,86	23,40	0,26
1995	6259,6	63,19	3596,8	36,31	49,70	0,50
1996	7252,4	70,61	2957,3	28,79	61,60	0,60
1997	6700,6	67,30	3107,6	31,21	147,90	1,49
1998	7202,8	63,94	4015,7	35,65	45,80	0,41
1999	6430,4	65,71	3303,6	33,76	52,30	0,53
2000	4909,3	69,04	2144,8	30,16	56,70	0,80
Pez Ángel						
1992	894,5	65,84	462,1	34,01	2,00	0,15
1993	1964,7	74,91	654,6	24,96	3,50	0,13
1994	1788,2	69,91	726,4	28,40	43,20	1,69
1995	2171,1	72,17	818,8	27,22	18,30	0,61
1996	3191,2	74,54	1066,2	24,90	23,70	0,55
1997	3429,7	77,77	918,7	20,83	61,40	1,39
1998	2949,3	68,44	1348,6	31,29	11,70	0,27
1999	2822,1	74,20	975,1	25,64	6,40	0,17
2000	2458,9	78,81	660,9	21,18	0,20	0,01

La temporada del tiburón normalmente duraba de Septiembre a Diciembre, con un corto lapso a veces exitoso para algunos pocos barcos durante marzo – abril o extendiéndose, como en 1992, hasta fines de febrero de 1993. Excepcionalmente, algunos barcos solían iniciar la temporada en mayo – junio.

Tabla 3. Cazones desembarcados en Puerto Quequén por la flota costera, número de barcos en la pesquería, toneladas desembarcadas, ventas totales, número de cazones promedio por barco e ingreso promedio por barco estimados en banquina en la temporada (expresado en dólares estadounidenses). Años 1984, 1988–1996.

Año	Desembarque	Barcos	Fuente	Ton totales	Ventas totales (U\$)	Cazones x barco	Ingreso x barco (U\$)
1984	—	5	Perez Macri y Crespo (1989)	—	—	—	—
1988	—	17	Corcuera <i>et al.</i> (1994)	—	—	—	—
1989	—	21	Corcuera <i>et al.</i> (1994)	—	—	—	—
1990	185 700	31	Corcuera y Chiaramonte (1992)	1.671	2.974.380	5990	95.948
1991	250 000	27	Chiaramonte, (1998a)	2.250	4.005.000	9259	148.333
1992	52 000	33	Chiaramonte, (1998a)	468	257.400	1576	7.800
1993	52 250	19	Chiaramonte, (1998a)	470	258. 500	2750	13.605
1994	14 170	6	Chiaramonte, (1998a)	128	70.400	2362	11.733
1995	49 260	14	Chiaramonte, (1998a)	443	243.650	3519	17.404
1996	53 990	11	Chiaramonte, (1998a)	486	267.300	4908	24.300

De acuerdo a los informes de pescadores, el estado del tiempo permitía un promedio de 15 a 20 días de pesca activa por mes, aunque la variación del esfuerzo de pesca podía ser muy grande de un barco a otro (véase Capítulo VII).

Durante el período estudiado se observó un decrecimiento pronunciado del EP entre 1992 y 1993, seguido luego por tres temporadas con cierta estabilidad en EP bajos (Fig. 7). En el período estudiado, 1991 fue el año con mayores desembarques (~250.000 tiburones), mientras que 1994 fue el año de menores desembarques (~14.170 tiburones; Tabla 3).

A su vez, la CPUE mostró un comportamiento errático: es evidente un decrecimiento de la CPUE en el período 1990–1992, seguido de fuertes fluctuaciones entre los años 1993 a 1996 (Fig. 7). Si bien durante el período de estudio la CPUE mostró un comportamiento errático, el mismo no se debió a fluctuaciones de la

abundancia del cazón en el área de estudio, sino a una distorsión resultante de la operatoria pesquera que enmascaró el descenso de los rendimientos pesqueros (como se verá en el Capítulo VII).

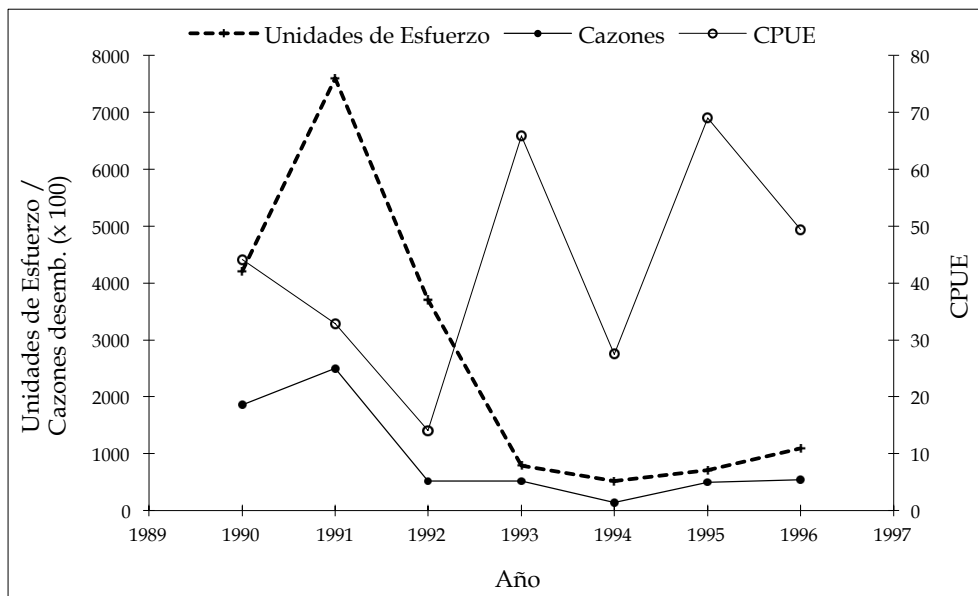


Figura 7. Evolución del esfuerzo pesquero (EP), la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y el # de cazones desembarcados por temporada entre los años 1990 y 1996.

El precio pagado en banquina por kg de tiburón en 1990 y 1991 promedió 1,78 dólares estadounidenses (16 U\$ promedio por animal), mientras que en los años 1992 a 1997 se ubicó en los 0,55 centavos de dólar por kg (5 U\$ promedio por animal; Chiaramonte, 1996b). Estos valores incidieron para que a la merma en la capacidad productiva de la flota se le sumase un factor económico crucial – como fue la caída del precio pagado en banquina por kg de cazón–, el que dañó gravemente la economía de la pesquería, la cual ya no se recuperaría.

A este panorama, durante el período 1990 a 1997, se le debe sumar el aumento de los costos operativos de la flota pesquera, los que se vieron incrementados, por un lado, por una mayor presión impositiva y previsional debida a la política económica nacional tendiente a bajar la informalidad en los sectores produc-

tivos y, por el otro, por el aumento del Índice de Precios al Consumidor (IPC) en el período de estudio (Tabla 4), el que paradójicamente coincide en parte con la aplicación de la Ley de Convertibilidad, mediante la cual se creyó que se había derrotado a la inflación. Asimismo, y como golpe de gracia, entre 1996 y 1997 se produjo un salto del precio del combustible primario de la flota pesquera (el gasoil) desde 0,25 ctvs de dólar a 0,425 ctvs de dólar (Kozulj, 2002).

Tabla 4. Índice de Precios al Consumidor (IPC) del Gran Buenos Aires y Tasa de Inflación en base al IPC para el período 1990–2000.

Año	IPC	Tasa de inflación
1990	142	1.343,93%
1991	387	83,99%
1992	483	17,55%
1993	534	7,37%
1994	556	3,85%
1995	575	1,61%
1996	576	0,05%
1997	579	0,33%
1998	584	0,66%
1999	577	-1,81%
2000	572	-0,73%

En este capítulo se ha visto que la flota costera entre 1992 y 2000 desembarcó más de la mitad de los tiburones, superando a las demás flotas en el rubro (Tabla 2). Esto supera con creces *el promedio de lo que desembarcan los otros tipos de flota* como planteaba la predicción, sosteniendo así la hipótesis que afirma que *la flota costera incide significativamente en la explotación pesquera de los tiburones en Argentina*. Por otra parte, la CPUE presentó un comportamiento errático, por lo que *no refleja la abundancia poblacional declinante del cazón en el área de estudio* como se ha sostenido en la segunda hipótesis. Del mismo modo, se ha visto que el rendimiento de los desembarques (CPUE) no presentó una tendencia declinante en el período de estudio, por lo que tampoco se puede sostener la tercer hipótesis *la pesquería de G. galeus en Puerto Quequén fue sobre-explotada hasta su*

colapso en base al análisis de tendencia de la CPUE. Finalmente, para poder comprobar la validez de la última predicción se debería haber trabajado en el análisis económico de la pesquería, en paralelo con el biológico. Por lo tanto, como solo se ha hecho una aproximación al análisis económico, se puede bosquejar una hipótesis *ad hoc*:

- **H:** la merma de los desembarques de cazón en conjunción con el aumento de los costos operativos de la flota pesquera, llevaron a la pesquería de tiburones de Puerto Quequén al colapso pesquero por extinción económica.

CAPÍTULO VI: COMPOSICIÓN Y DISPOSICIÓN ESPACIAL DE LA FAUNA ACOMPAÑANTE EN LA PESQUERÍA DEL CAZÓN EN EL ÁREA DE PUERTO QUEQUÉN.

INTRODUCCIÓN

Desde tiempos prehistóricos, los seres humanos han satisfecho parte de sus necesidades alimenticias por medio de la pesca, pero las pesquerías se han expandido mucho más rápido en los últimos 60 años que en las épocas pretéritas (Jennings *et al.*, 2001). Con el tiempo se han ido mejorando los métodos de pesca, así como los utensilios (aparejos) utilizados, logrando perfeccionar las técnicas de pesca para aumentar la precisión en la captura de las especies buscadas o especies blanco (Hall, 1996). Como resultado de este proceso, en la actualidad se encuentran disponibles una gran cantidad de artes de pesca. A pesar de esta especialización y desarrollo, la captura incidental de ejemplares de especies no buscadas sigue ocasionando pérdidas, daños y hasta eventuales peligros para los pescadores (Hall, 1996).

Artes de pesca

Algunas artes de pesca son muy selectivas y prácticamente no poseen descarte asociado (*v.g.* redes de cerco, señuelos para calamar, etc.) mientras que otras artes (palangres, nasas, redes de enmalle, etc.) habitualmente capturan junto a la especie blanco de la pesquería individuos no buscados (Tillman, 1993). En el otro extremo de las artes de pesca se ubican las redes de arrastre de fondo para peces, camarones y langostinos, que poseen muy poca selectividad y tienen un importante descarte asociado (Tamini, 2001; Tamini *et al.*, 2006). Así, la mayoría de las pesquerías producen descarte asociado e invariablemente una porción del mismo vuelve al agua dañado o muerto.

La ciencia de la pesca ha sido reconocida como una disciplina científica desde finales de la década de 1850, cuando el gobierno de Noruega contrató a científicos para averiguar por qué las capturas del bacalao del Atlántico fluctuaban de un año a otro (Smith, 1994). Desde entonces a esta parte se ha avanzado en la comprensión de los fenómenos que se producen en la actividad pesquera, y hoy se sabe que la variabilidad específica de las capturas está asociada a la estacionalidad de las especies blanco y a la presencia de especies trans-zonales o migratorias, al movimiento espacial y temporal de las flotas pesqueras, a los cambios en la estructura de las mismas y a la pericia de los pescadores (Hilborn y Walters, 1992; Bonfil, 1994; Liggins *et al.*, 1996). Los factores mencionados, así como las propiedades de selectividad de las artes de pesca, inciden en la cantidad de especies no deseadas que son capturadas, descartadas, dañadas o muertas en una pesquería (Kenelly, 1995).

Entre la biota que puede ser objeto de descarte se encuentran mamíferos marinos (Praderi, 1985; Corcuera *et al.*, 1994; Crespo *et al.*, 1994, 1997), aves marinas, (Klaer y Polacheck, 1998, Tamini *et al.*, 2002), tortugas marinas (Crowder *et al.*, 1994), peces (Bonfil, 1994; Liggins *et al.*, 1996; Chiaramonte, 1998a; Van der Molen *et al.*, 1998; Tamini, 2001) e invertebrados marinos (Tamini, 2001). Esos descartes comprenden desde eventos raros a sucesos de mortalidad de gran envergadura de organismos, y pueden producir desde un impacto insignificante en la población afectada a serias amenazas de conservación (Northridge, 1991).

Un factor clave o determinante de la selectividad de un arte de pesca es el elemento de contacto con el espécimen capturado. Por ejemplo, en el caso de las redes, la malla –distancia máxima entre nudos– y en los palangres el tamaño del anzuelo, determinan los tamaños mínimos de los individuos capturados. A su

vez, en otros tipos de artes de pesca como nasas y trampas, el tamaño máximo del ejemplar está dado por la dimensión de la entrada a la misma (Tamini, 2001). Las artes de pesca, definidas como sistemas o artificios de pesca preparados para la captura de recursos hidrobiológicos, están formados principalmente por paños de redes (Elissetche, 1992), y se clasifican en una gran variedad de alternativas de acuerdo a la modalidad de la captura y sus aparejos asociados (Nédelec y Prado, 1990): **redes de cerco**, **redes de arrastre de fondo** (con relinga inferior gruesa y lastrada), **redes de arrastre pelágico** (con relinga inferior lastrada con relación a los flotadores de la relinga superior para que el conjunto se mantenga a flote), **redes playeras** (en general artesanales), **redes de enmalle** y **trasmallos**, y **líneas de mano**, **palangres** y **poteras** (calamareras).

A las **redes de enmalle** también se las tipifica como artes de pesca pasivas y se caracterizan por poseer una sola trama, a diferencia de los llamados **trasmallos**, que poseen tres tramas superpuestas. Según el diseño, lastre y flotabilidad, una red de enmalle puede servir para pescar en la superficie, a profundidad intermedia o en el fondo. Las **redes de enmalle** como las utilizadas por la flota de Puerto Quequén se disponían ancladas al fondo, y los peces quedaban enmallados en las tramas de la red, normalmente a la altura de las aberturas branquiales, por lo que también se las conocía como **redes agalleras**. Los paños de redes se cosían unos a otros, constituyendo los llamados **paneles**, que a su vez se ataban mediante cabos entre sí, y estos cabos a anclas, constituyendo lo que denominaban **postas**. Así, una posta normalmente presentaba 3 o 4 paneles de un número variable de paños de red cada uno, separados por unos 5 a 10 metros de cabo, los que a su vez sostenían las anclas intermedias de la red (Chiaramonte, 1996b).

Ya hemos señalado anteriormente (Capítulo 5) que la flota costera con asiento en Puerto Quequén utilizaba un número medio de paños por posta que era variable: entre 1988–1990 la media fue de 57,75 paños/posta (Crespo *et al.*, 1994), mientras que en 1993 fue de 39,5 (d.e. 8,8; n = 13) paños/posta y en 1996 fue de 50,0 (d.e. 16,8; n = 11) paños/posta (Chiaramonte, 1998a). El área de operación de esta pesquería con red de enmalle cubría alrededor de 4810 km². Las redes de enmalle eran ancladas a una distancia media de la costa de $7,6 \pm 6,3$ millas náuticas (rango 1–19 mn; n=17), y a una profundidad media de $38,5 \pm 14,6$ m (rango 18–57 m; n=15) (Corcuera *et al.*, 1994).

Estas redes normalmente eran **caladas** (Fig. 1) desde un extremo –que portaba una bandera adherida a un muerto– con el barco en marcha lenta, de manera perpendicular a la línea de costa, hasta llegar al otro extremo –también señalado con una bandera adherida a un muerto (Fig. 2)–. La red así calada podía llegar a ocupar más de 3.000 metros sobre el fondo marino. La maniobra de recuperación de la red para extraer la pesca se denomina **virado** (Fig. 3).

Fauna acompañante, captura incidental y especies objetivo

Se ha especulado con que en la pesca de altura, en general, se registran datos de captura incidental de elasmobranquios de manera más completa que en la pesca costera, probablemente porque las pesquerías costeras son mucho más diversas y complejas (Bonfil, 1998). En este sentido, la pesquería de enmalle de fondo para el cazón, también demuestra ser diversa y compleja. Y, para poder estudiarla, previamente se debe dejar en claro algunos términos técnicos, entre los cuales elegimos el término *bycatch*, ya que es claramente el que más confusión ha generado.



Figura 1. Maniobra de calado de la red de enmalle en el B/P Felisitas, noviembre de 1992. Foto: G. Chiaramonte.



Figura 2. Bandera que señala un extremo de la posta. Foto: G. Chiaramonte.



Figura 3. Maniobra de virado de red a bordo del B/P Jesús de Nazareth, noviembre 1996. Sobre margen izquierdo, G. Chiaramonte censando la captura. Foto: J. Perez Comesaña.

El *bycatch* ha sido definido como “aquella porción de la captura que retorna al mar como resultado de consideraciones económicas, legales o personales, sumado a la captura retenida de especies no blanco” (McCaughran, 1992). Desafortunadamente esta definición es confusa, porque agrupa un producto de desecho con una fuente adicional de ingresos para la pesquería. La captura de especies no objetivo puede ser deseable para los pescadores: por ejemplo, se puede capturar una especie de un precio similar o superior a la de la/s especie/s objetivo, como sería el caso cuando se captura pez espada en un lance de sardinas; esta captura incidental puede ser de gran beneficio económico, mientras que tirar el pescado de nuevo al agua por lo general no es beneficioso, y por lo tanto es indeseable (Hall, 1996). Este mismo autor propone las siguientes definiciones, que a nuestro juicio resultan pertinentes:

- ❖ La **captura** es todo lo que se captura y retiene en la red (u otro tipo de arte de pesca).
- ❖ La **pesca** es la porción de la captura que tiene un valor económico y es retenido por el pescador y cargado a bordo del barco.
- ❖ El **bycatch** es la porción de la captura que se desecha al mar muerto (o herida en tal medida que la muerte es el resultado más probable), ya que tiene poco o ningún valor económico o porque su retención está prohibida por ley.
- ❖ A la porción de la captura que se devuelve al mar vivo, y en una condiciones tales que se puede esperar para sobrevivir se la llama **suelta o liberación**.

La **captura** tiene dos componentes principales: la **captura objetivo** –la captura de las principales especies buscadas por los pescadores– y la **captura no objetivo**, que es la captura incidental de otras especies que se retiene a causa de su valor económico (ya sea para la venta o para consumo de los pescadores y/o sus familiares y amigos; Hall, 1996).

El **bycatch** y la **liberación** tienen los mismos componentes: una captura incidental de especie/s blanco (o liberación de especie/s blanco), que consiste en individuos de la especie objetivo que son invendibles debido a su tamaño, condición, sexo, edad, o cualquier otra razón, y que por lo tanto se descartan muertos (o liberados vivos); y una captura incidental de especies no objetivo (o liberación no objetivo), que es la captura incidental (o liberación) de otras especies (Hall, 1996).

Nótese que hemos asimilado *bycatch* a captura incidental, por lo que de éste último término debe entenderse que se aplica a animales que son descartados o liberados, y que se excluyen aquellos animales que son retenidos junto con la/s

especie/s blanco de la pesquería. También se debe dejar en claro que **fauna acompañante** se utiliza para designar a todas las especies (peces o invertebrados) que aparecen en la pesca de la especie/s blanco, no importando si será descartada o retenida a bordo.

Asociaciones de especies y pesca

Los estudios de los sistemas terrestres habitualmente presentan menor dificultad para el reconocimiento de las asociaciones de especies, y de éstas con el medio circundante –caracterizando diferentes hábitats–, ya que se perciben directamente. En cambio, aquellos que se realizan en ambientes marinos son de mayor dificultad, ya que este ambiente es percibido de manera remota, haciendo menos clara la diferenciación de hábitats (Miller, 2002). Desde una perspectiva ictiológica, las asociaciones de especies son grupos de organismos que tienden a co-ocurrir (FAO, 1997) según preferencias similares de hábitats o por interacción biológica (Menni y Gosztonyi, 1982). Estos autores utilizaron la categoría ecológica de "asociación" en el sentido dado por Margalef, quien aplicara este nombre a una comunidad formada por un conjunto de especies que se repite dentro de una cierta uniformidad estructural y persistencia de factores ambientales. Cada asociación podría ser considerada como una sistema abierto, y entre las asociaciones adyacentes habría un flujo recíproco de los organismos vivos y diversos materiales.

Estas asociaciones suelen ser estudiadas en base datos obtenidos en estaciones de muestreo realizadas durante cruceros de investigación, llevadas adelante con una metodología predeterminada de muestreo indicada para cada ambiente, y con diversas metodologías de análisis de datos que incluyen, entre otras, el cálculo de la presencia estandarizada, los índices de similitud, el análisis de

clusters, etc. (Menni y Gosztonyi, 1982; Jaureguizar *et al.*, 2004; Menni *et al.*, 2010; entre otros).

En cambio, en la presente tesis se cuenta básicamente con datos provenientes de la pesca comercial, tomados por observadores a bordo, con lo que el análisis de los datos queda seriamente restringido por la carencia metodológica en el muestreo. Sin embargo, si bien no se puede caracterizar los hábitats donde se desarrolla la pesquería en base a determinadas asociaciones ícticas, se pueden llegar a establecer algunas “asociaciones de pesca” de especies que permiten responder algunas preguntas interesantes desde el punto de vista pesquero, como se podrá ver.

Flotas pesqueras y diseños de muestreo: compromiso incómodo

El trabajo a bordo de barcos pesqueros comerciales dista mucho de ser una situación ideal para el trabajo del ecólogo. La principal causa de estrés profesional para el estudioso de una pesquería dada es el nivel de cambio en las prácticas pesqueras –cambio en las variables elegidas, cambios en la parametrización de las variables, etc.-, cambios que pueden hacer que las variables en estudio cambien de muestreo en muestreo, o de temporada en temporada, o de año a año. Entre los cambios que se pueden observar están los de área de pesca, de número de días de salidas de pesca, de número de tripulación, de periodicidad en las maniobras de pesca (día o día y noche), etc., etc.

Otros problemas para el ecólogo surgen cuando se intenta subir observadores a barcos pesqueros que no pertenecen a medianas o grandes empresas pesqueras, y donde la toma de decisiones queda en manos del patrón del barco pesquero. En un programa para evaluar el descarte pesquero en la pesquería del bacalao en el Mar del Norte, Cotter *et al.* (2002) señalaban que “Los buques selecciona-

dos para la observación eran principalmente aquellos cuyas tripulaciones eran conocidas por ser empáticas con el programa de observadores, lo cual hizo desechar todo intento de muestreo al azar.” Entre los factores que incidieron para que no intentaran un muestreo en barcos elegidos al azar, estos autores enumeraban: factores impredecibles, como el estado del tiempo, que hacían que las observaciones planificadas en algunos estratos de flota fallaran; el deseo de observar al menos un viaje en cada estrato de flota iba en contra de la necesidad de observar la mayoría de los viajes en la mayoría de los estratos; los barcos frecuentemente cambiaban los aparejos de pesca, por lo que los límites de estratos de flota no quedaban claramente demarcados; los tamaños de malla y otras características de cada tipo de arte de pesca variaron significativamente en los grupos seleccionados (Cotter *et al.*, 2002).

Todos estos factores que también fueron observados durante el trabajo con observadores a bordo de la flota pesquera de Puerto Quequén, factores que incidieron negativamente en el diseño de muestreo desarrollado en esta pesquería, y condicionaron seriamente las preguntas que se pudieran formular.

En base a censos íctio-faunísticos realizados a bordo de los barcos de la flota pesquera de Puerto Quequén, en este capítulo se intentará responder a los siguientes interrogantes:

- ¿da lo mismo salir a pescar cazones cerca de la costa que mar adentro?
- ¿existen diferencias en la composición de la captura según donde se pesque?
- si existen diferencias en la composición de la captura, ¿dónde conviene pescar?
- ¿los barcos operan de manera similar en la pesca del cazón?

- si los barcos no operan de manera similar ¿la flota pesquera de Puerto Quequén comprende a una sola pesquería?

Estas preguntas permiten formular las siguientes hipótesis:

- *H*: la flota pesquera de Puerto Quequén dirigida a cazón no presenta predilección por la distancia a la que pescan;
- *H*: las redes de enmalle operan sobre un único conjunto faunístico;
- *H*: los barcos pescan donde mejores rendimientos de cazón obtienen;
- *H*: los barcos se distribuyen en el área de pesca según su capacidad;
- *H*: la flota pesquera de Puerto Quequén está dirigida al cazón.

Estas hipótesis permiten a su vez formular las siguientes predicciones:

- ✓ el rendimiento de las capturas (CPUE) de cazones será independiente de la distancia a la costa;
- ✓ la diversidad de especies será independiente de la distancia a la costa;
- ✓ el mayor esfuerzo pesquero será aplicado a la distancia que mejores rendimientos de tiburones presente;
- ✓ los barcos más pequeños pescarán más cerca de la costa y los más grandes más alejados;
- ✓ los desembarques de los barcos estarán dominados por el cazón.

En este capítulo, a la vez que se analiza la fauna acompañante en la pesca del cazón *G. galeus*, se estudian los rendimientos de las capturas a diferentes distancias de la costa y su incidencia en el comportamiento de la flota pesquera de Puerto Quequén.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron 23 embarques en la flota pesquera de Puerto Quequén con observadores a bordo, entre noviembre de 1991 y noviembre de 1998 (durante la temporada posterior al colapso de la pesquería cuando se abordó un barco que todavía pescaba de manera alternativa con redes de enmalle y arrastre de fondo). La elección de las embarcaciones no pudo ser realizada al azar, ya que el abordaje dependió de factores que no pudieron ser tenidos bajo control experimental –los acuerdos alcanzados con los patrones de pesca son siempre los que indican si se podrá subir o no a un barco–, y que son independientes del sistema de muestreo que se quiera utilizar.

Con el fin de conocer en qué estratos de flota se embarcaron los observadores entre 1991 y 1998, *a posteriori* se efectuó un estudio de la flota pesquera de Puerto Quequén entre los años 1998 y 2001. Se trabajó con una matriz de 25 barcos pesqueros, y se utilizó el **análisis de conglomerados** (método de pares de grupos ponderados usando la media aritmética y distancia Euclídea; Everitt *et al.*, 2011) teniendo en cuenta las siguientes características de los buques: las **jornadas de pesca** durante el período estudiado, la **eslora**, las **toneladas de registro bruto**, la **capacidad de bodega**, la **potencia del motor**, el **número de tripulantes**, el **calado máximo**, la **autonomía**, el **número de cajones**, y el **material constitutivo del casco**. En los casos de co-variables, se eligieron unas y excluyeron otras (*v.g.* se eligió eslora, descartando manga y puntal que presentaban covarianza con eslora). Los datos fueron estandarizados para el análisis y se calculó la Distancia Euclídea de Disimilitud entre dos buques i y j como:

$$E_{ij} = \sqrt{\sum_k (X_{ki} - X_{kj})^2}$$

donde X_{ki} y X_{kj} son k características de los barcos i y j , respectivamente.

Las características de las embarcaciones pesqueras se obtuvieron de los informes publicados por las autoridades nacionales de pesca (Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca), de datos recopilados por la Prefectura Naval Argentina (PNA) y por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). Se utilizó una distancia de corte de 140, que separaría a los barcos de menor y mayor autonomía, comparándose por la prueba U de Mann-Whitney todas las características entre sí para hallar aquellas que separarían ambos grupos.

Durante los embarques con observadores a bordo, se realizaron 72 maniobras de virado de redes –a cada una de las mismas las llamaremos **lance de pesca** o **lance** para hacer más comprensible la lectura–, a distancias de la costa que variaron aproximadamente entre media milla náutica (mn) y 20 mn, cuando los patrones de pesca de la flota costera aún no contaban con posicionadores satelitales para obtener la ubicación, y se manejaban con una brújula, una sonda marina y un radar. Recién hacia 1993 unos pocos barcos comenzaron a incorporar tecnología satelital (Chiaramonte, 1998a).

En cada lance se registró la distancia aproximada a la costa, la profundidad de calado de las redes (siempre que fue posible), y el número de ejemplares de cada especie o grupo de especies (válido para *Squalus* spp., *Squatina* spp., Rajidae y *Paralichtys* spp.). Para el caso del cazón además, se registró el sexo de cada ejemplar.

En base al análisis gráfico de las frecuencias de ocurrencia de los lances respecto a la distancia a la línea perpendicular de costa (medida en millas náuticas), se obtuvieron 3 áreas distintas de pesca que fueron utilizadas en el análisis.

Se graficaron las distribuciones de frecuencias de la captura objetivo (cazón), de la captura no objetivo (*Squatina spp.*) y del resto de la captura (Otros; compuesta por captura no objetivo –excepto *Squatina spp.*– y captura incidental) para cada estrato de distancia de pesca, así como de los rendimientos (captura en el estrato/número de lances en el estrato). Se compararon las distribuciones de cada uno de los grupos (cazón, *Squatina spp.* y Otros) entre estratos de distancia (C, I, A) con la distribución en estratos equitativa ($C = 33,33\%$; $I = 33,33\%$; $A = 33,33\%$) por Chi-cuadrado. También, y con la misma herramienta, se compararon los grupos entre sí de a dos, suponiendo la distribución de uno de los grupos en los tres estratos como la distribución teórica. Se hicieron comparaciones similares por el mismo procedimiento de Chi-cuadrado con los datos de las gráficas de los rendimientos, y los datos de machos y hembras de la captura objetivo (el cazón *G. galeus*).

Se analizó la diversidad específica de las capturas en cada estrato mediante el Índice de Shannon (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

donde S es el número de especies, y p_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos ($p_i = \frac{n_i}{N}$, donde n_i es el número de individuos de la especie i , y N es el número de todos los individuos de todas las especies). De esta forma, el índice contempla la cantidad de especies presentes en el

área de estudio (riqueza de especies), y la cantidad relativa de individuos de cada una de esas especies.

RESULTADOS

Los observadores a bordo trabajaron en 11 barcos pesqueros de la flota de Puerto Quequén (Fig. 4): *Ciudad de Rafaela*, *Ángel Antonio*, *1° de Mayo*, *Assunta*, *La Cruz del Sur*, *Dele Dele*, *Jesús de Nazareth*, *Felisitas*, *El Tordillo*, *Virgen del Rosario* y *Siempre Amabile* (estos dos últimos no fueron incluidos en el análisis por carecer de datos suficientes para realizarlo). Cuando se analizaron los agrupamientos dentro del total de la flota pesquera costera con asiento en Puerto Quequén, las embarcaciones mencionadas quedaron agrupadas en la parte superior del dendrograma (desde el *Jesús de Nazareth* hacia arriba, agrupamiento A; Fig. 5) y se diferencian del agrupamiento B de los barcos de la parte inferior por debajo del *Dock Urano* (Fig. 5) por poseer esloras más cortas, toneladas de registro bruto más bajas, menor autonomía y, excepto en un caso, cascos de madera ($p < 0,05$) (Tabla 1). Las variables capacidad de bodega, potencia de motor, número de tripulantes, calado máximo y número de cajones no presentaron diferencias significativas ($p > 0,05$; Tabla 1) entre los grupos de barcos.

Tabla 1. Media, mínimo y máximo de las características de los buques utilizadas para el análisis de conglomerados. Se compararon las variables entre los grupos A y B, mediante la prueba de Mann-Whitney (las diferencias significativas se indican mediante *, $p < 0,05$).

Grupo	Estadístico	DIAS	ESLORA	TRB	BODEGA	POTHP	TRIPTOT	CALMAX	AUTONOM	CAJONES
A	Media	175,80	14,89	21,93	18,07	164,29	4,43	1,48	1,64	243,57
	Mínimo	96,00	12,30	13,00	9,00	88,00	4,00	0,80	1,00	100,00
	Máximo	269,00	17,90	38,00	30,00	240,00	6,00	1,80	4,00	350,00
B	Media	251,60	16,55	35,00	30,20	216,60	5,20	1,86	6,20	374,00
	Mínimo	193,00	15,30	24,00	14,00	133,00	4,00	1,50	4,00	200,00
	Máximo	342,00	17,70	41,00	46,00	360,00	7,00	2,15	10,00	540,00
	Signif.	0,001*	0,026*	0,003*	0,070	0,298	0,130	0,073	0,000*	0,056



Figura 4. Barcos de la flota costera de Puerto Quequén amarrados a la banquina de Necochea. A la izquierda los B/P *Volador* y B/P *San Constanzo*, de casco de madera. A la derecha, B/P *Obra Uno* y B/P *Don Domingo*, de casco metálico. Mayo 2005. Foto: G. Chiaramonte.

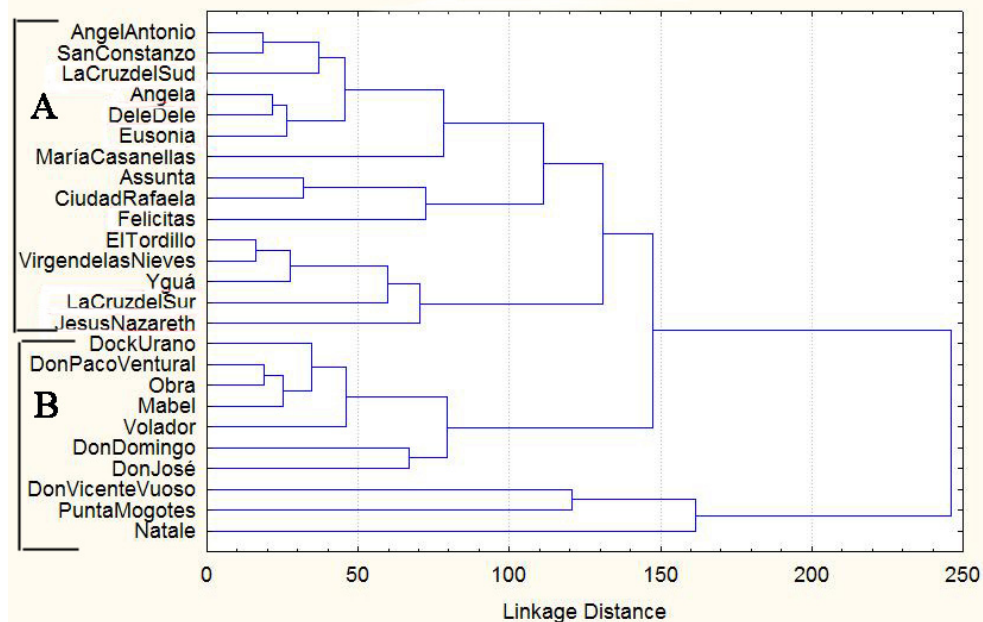


Figura 5. Análisis de conglomerado de la flota pesquera de Puerto Quequén; distancia de corte en 140 define dos grupos, A y B. Ver características en el texto.

La cobertura de observadores en los barcos resultó representativa del segmento de flota de los llamados “costeros cercanos”, que a diferencia de los “costeros lejanos”, suelen tener mayores limitaciones para la navegación alejados del puerto de partida.

En base al trabajo de los observadores, un total de 6.704 animales, entre captura objetivo (ejemplares de *G. galeus*), captura no objetivo, y captura incidental fueron censados (Tabla 2).

La composición por sexo de la captura objetivo (el cazón), comprendió 3.093 machos y 1.057 hembras. Todos los ejemplares de espinillo, torpedo y raya se consideraron pesca incidental y devueltos al mar (descartados o liberados), mientras que el resto de la pesca fue retenida y desembarcada en puerto.

La distribución de frecuencias de los lances observados mostró tres agrupamientos o estratos (Fig. 6), de los cuales el más cercano a la costa se extendió desde la 0,5 mn hasta las 3,8 mn, el intermedio entre las 7,0 y las 15,0 mn, mientras que el estrato más alejado comprendió a los lances realizados por una sola embarcación (*1º de Mayo*) en una única salida de pesca, que pescó entre las 17,0 mn y las 20,0 mn.

Tabla 2. Fauna capturada –nombre común y específico– en la pesquería del cazón *G. galeus* en el área de Puerto Quequén, según el estrato de distancia a la costa (C: estrato cercano; I: estrato intermedio; A: estrato alejado; ver explicación en el texto más abajo).

Nombre común	Especie	C	I	A	Total
Cazón	<i>Galeorhinus galeus</i>	389	3.181	580	4.150
Pez ángel	<i>Squatina spp.</i>	682	1.223	176	2.081
Pez Gallo	<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	23	5	2	30
Gatopardo	<i>Notorynchus cepedianus</i>	43	58	2	103
Espinillo	<i>Squalus spp.</i>	0	64	2	66
Escalandrún	<i>Carcharias taurus</i>	1	0	0	1
Gatuza	<i>Mustelus schmitti</i>	39	3	0	42
Palomo	<i>Mustelus fasciatus</i>	7	16	0	23
Bacota	<i>Carcharhinus brachyurus</i>	7	0	0	7
Torpedo	<i>Discopyge tschudii</i>	0	2	0	2
Raya	Rajidae	0	4	0	4
Corvina	<i>Micropogonias furnieri</i>	130	0	0	130
Pescadilla	<i>Cynoscion guatucupa</i>	2	0	0	2
Palometa	<i>Parona signata</i>	11	3	0	14
Salmón	<i>Pseudopercis semifasciata</i>	1	10	3	14
Lenguado	<i>Paralichthys spp.</i>	1	10	1	12
Mero	<i>Acanthistius brasilianus</i>	0	2	0	2
Chernia	<i>Polyprion americanus</i>	1	17	0	18
Merluza	<i>Merluccius hubbsi</i>	0	3	0	3
Total		1.337	4.601	766	6.704

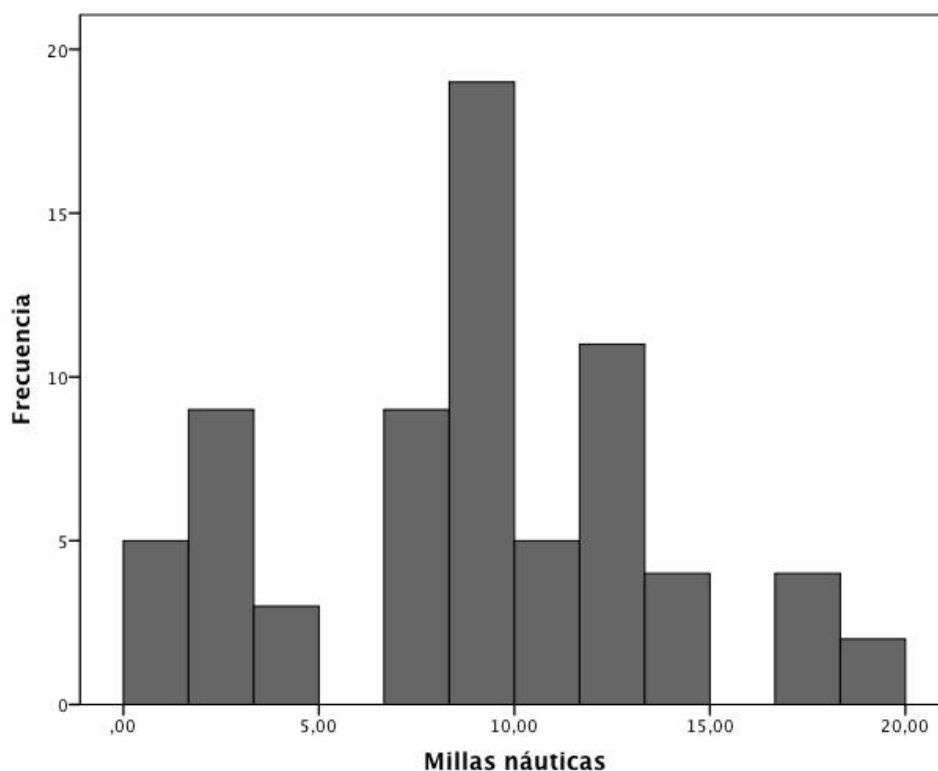


Figura 6. Distribución de frecuencias de los 72 lances observados según la distancia perpendicular a la línea de costa (Estratos: 2 = C, 10 = I y 18 = A).

El número de lances por estrato fue dispar, correspondiendo 17 lances al estrato más cercano a la costa, 49 lances al estrato intermedio, y 6 lances al estrato más alejado a la costa (Fig. 6). El estrato cercano a la costa se situó a una distancia media de 2,28 mn [0,5-3,8], operando a una profundidad media de 10,2 brazas (17 metros; intervalo [2-17 brazas]; $n = 10$). En tanto, el estrato intermedio se situó a una distancia media de 10,43 mn [7,0-15,0], operando a una profundidad media de 26,9 brazas (45 metros; intervalo [22-29 brazas]; $n = 34$). Finalmente, el estrato más alejado presentó una media de 18,1 mn [17-20], operando a una profundidad media de 28,3 brazas (47 metros; intervalo [27-30 brazas]; $n = 6$). Para simplificar la notación de la distancia de las mn en las figuras se utilizaron los números enteros más cercanos a las medias (2, 10 y 18).

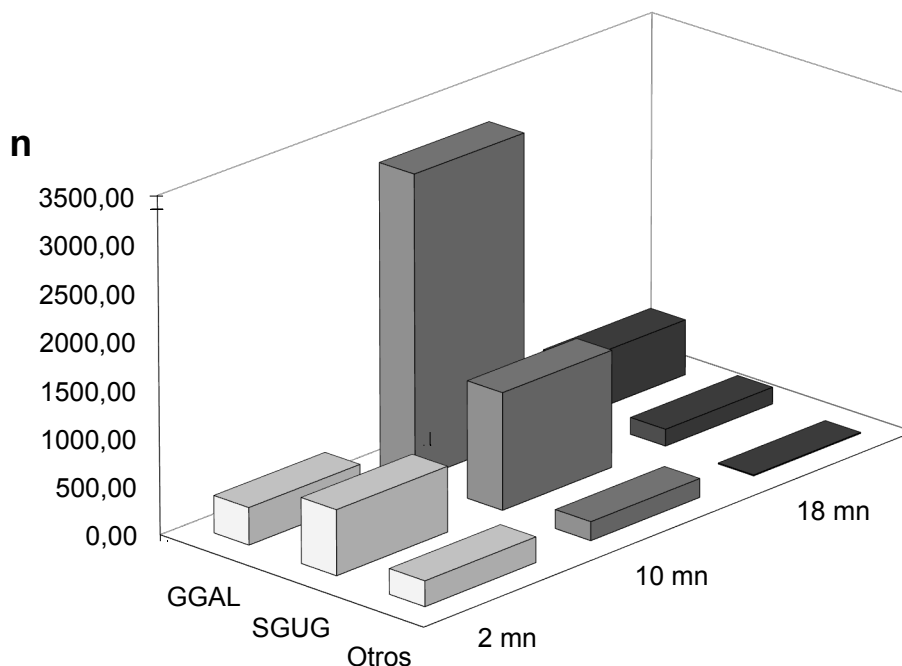


Figura 7. Distribución de frecuencias de las capturas en los estratos de pesca (2 = C, 10 = I y 18 = A); están desagregadas solo las especies (o grupo de especie) predominantes: *G. galeus* (**GGAL**) y *Squatina spp.* (**SGUG**). El resto de las especies señaladas en la Tabla 1 están comprendidas dentro del ítem **Otros**. 72 lances de pesca; n = 6.704.

La gráfica de distribución de especies por distancia a la costa reflejó el esfuerzo de muestreo aplicado (Fig. 7); a la vez mostró una distribución disímil de las especies predominantes y las agrupadas en **Otros** ($p < 0,05$) entre estratos.

Por otra parte, la gráfica del rendimiento de las capturas (captura en el estrato, dividido el número de lances del estrato; Fig. 8) muestra que los mayores rendimientos de la captura objetivo se dieron en el estrato más alejado de la costa, entre las 17,0 y las 20,0 mn (Fig. 8). La misma gráfica muestra que los rendimientos del estrato más cercano a la costa difieren de los otros dos estratos, coincidiendo con el resultado significativo del análisis de frecuencias ($p < 0,05$); y aunque los estratos más alejados (10 y 18 mn) parecerían mostrar el mismo patrón de rendimiento (Fig. 8), el análisis de frecuencias también muestra diferencias significativas en la distribución de las especies ($p < 0,05$).

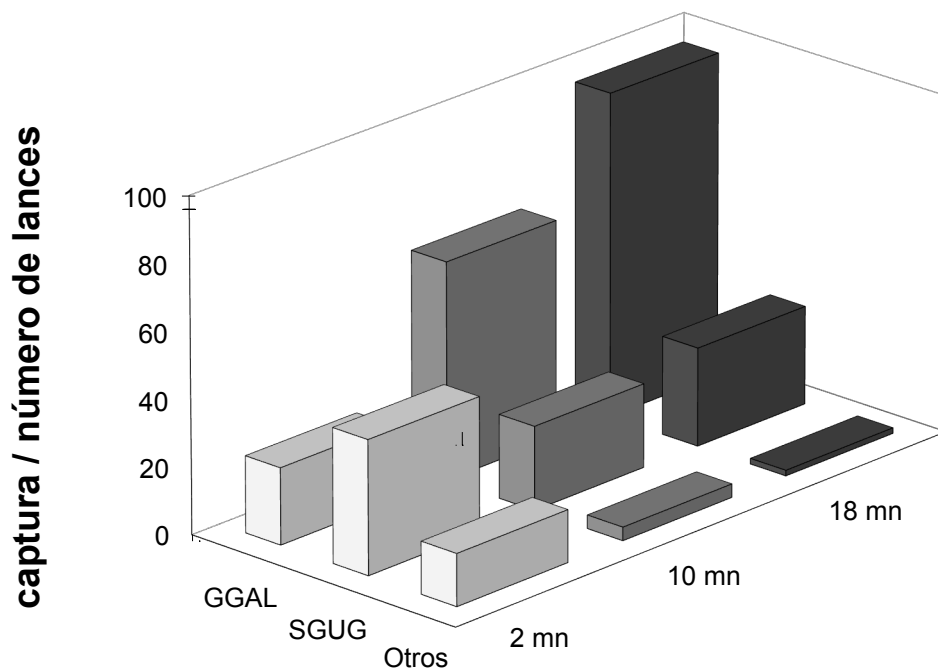


Figura 8. Rendimiento (captura/número de lances) de las especies predominantes *G. galeus* (GGAL) y *Squatina spp.* (SGUG)– y **Otros** en los tres estratos de pesca (2 = C, 10 = I y 18 = A) de la flota de Puerto Quequén. 72 lances de pesca; n = 6.704.

A la vez, la Figura 8 sugiere que los barcos que operaban a menor distancia de la costa obtenían mejores rendimientos de la captura no objetivo que de la captura objetivo.

Continuando con el análisis de la diversidad en los estratos C, I y A, el Índice de Shannon muestra una disminución de la diversidad a mayor distancia de la costa y una mayor profundidad media de los lances (Tabla 3). Esta mayor diversidad en el estrato más costero se debe a la presencia sostenida de varios elasmobranchios (gatopardo, pez gallos y gatuzo) y de la corvina, especies que acompañan a las predominantes (cazón y peces ángel). Mientras que el estrato más lejano y profundo está dominado por la especie objetivo de la pesquería, presentando la menor diversidad (Fig. 7 y Tablas 2 y 3).

Tabla 3. Índice de diversidad de Shannon de la captura total para cada estrato de distancia perpendicular a la línea de costa a la que opera la flota pesquera de Puerto Quequén.

Estrato	C	I	A
<i>H</i>	0,92	0,31	0,11

Finalmente, de los 3.093 cazones machos censados, 234 fueron pescados en el estrato C, 2.361 en el estrato I y 498 en el estrato A; mientras que de las 1.057 hembras, 79 fueron pescadas en el estrato C, 820 en el estrato I y 82 en el estrato A. El análisis de frecuencias entre ambos sexos mostró diferencias significativas ($p < 0,05$) en la distribución por estratos, con ambos sexos mostrando una tendencia a agruparse en el estrato intermedio I (75,3% de los machos y 81,8% de las hembras), mientras que en el estrato costero C predominaron las hembras (7,3%) sobre los machos (3,5%); una situación inversa se observó en el estrato más alejado A (21,2% de los machos y 10,9 % de las hembras).

A partir de estos resultados podemos afirmar que a los patrones de pesca de la flota pesquera de Puerto Quequén no les era indiferente poder alejarse o no de la costa, ya que comprobamos que el rendimiento de la captura objetivo no era independiente de la distancia a la costa a la que pescaban los barcos; por lo tanto no podemos sostener nuestra primer hipótesis. Asimismo, también comprobamos que existieron diferencias en la composición de la captura y su diversidad (la diversidad de especies no fue independiente de la distancia a la costa) según donde se pescó, por lo que se debe rechazar la segunda hipótesis de que la flota opera sobre un único conjunto faunístico. La hipótesis de que los barcos pescan donde mejores rendimientos de cazón se obtienen, también mostró estar errada, ya que el mayor esfuerzo pesquero no se vio aplicado a la distancia que mejores rendimientos de tiburones presentaba. Esto se podría explicar argumentando que los barcos más pequeños pescarán más cerca de la costa y los

más grandes más alejados de la misma, que es la predicción de la siguiente hipótesis *los barcos se distribuyen en el área de pesca según su capacidad*. Entonces, si los barcos no operan de manera similar ¿la flota pesquera de Puerto Quequén comprende a una sola pesquería que está dirigida al cazón? Nuestra predicción era que *los desembarques de los barcos estarán dominados por el cazón*, cosa que no se cumplió para aquellos barcos que operaron a menores distancias de la costa. Por ello es necesario rechazar la última hipótesis y dar paso a una hipótesis alternativa

- **H:** la flota pesquera de Puerto Quequén comprendía dos pesquerías diferentes: una dirigida a *G. galeus* y otra dirigida a tiburones (*G. galeus*, *Squatina spp.*, *N. cepedianus*, *M. schmitti*) y variado costero en general.

CAPÍTULO VII: ¿POR QUÉ ALGUNOS PESCADORES PESCAN MÁS QUE OTROS? LA PESCA DE ENMALLE DE FONDO DEL CAZÓN *GALEORHINUS GALEUS* EN PUERTO QUEQUÉN, ARGENTINA

Este capítulo final está dedicado a la memoria del Dr. José María “Lobo” Orensánz, Investigador Principal del CONICET, quien entre mate y mate, me ayudó a entender qué preguntas valen la pena.

INTRODUCCIÓN

En un trabajo clásico de Ray Hilborn, *Fleet dynamics and individual variation: why some people catch more fish than others* este autor sostenía que *Most fisheries problems arise from a failure to understand and manage fishermen, and that the study of fishermen should be a major part of fisheries research* (Hilborn, 1985). Más adelante, en el mismo trabajo hace un llamado de atención cuando afirma que:

*“I am certainly not the first to recognize that fisheries science includes more than the study of fish biology and populations dynamics; however, it is frightening to look at university curricula and the scientific literature to see what is being done. [...] There were no articles on fleet dynamics, processing, or marketing. In Canada, as elsewhere, studies of fleet dynamics, processing, and marketing are not an integral part of fisheries science. This is not too surprising, because nearly all fisheries scientists are biologists trained in fishery biology. However, I have never yet had a conversation with a fisherman in which processing and marketing were not among the foremost concerns, and I conclude that we just **do not know what kinds of questions to ask**¹. There is a widely cherished belief that once we step outside of fish population dynamics we have crossed into economics, and that problems of fleet dynamics, processing, and marketing should be left to economists. Two major objections come to mind why these topics should not be abandoned to economists. First, **many of the important questions occur at the interface between fleet dynamics and fish biology. The relationships between catch per effort and fish abundance require looking at both the fish and the fishermen. Similarly, discarded by-catch and incidental mortality requires an understanding of fish behavior in relation to gear, as well as market pressures on fishermen and vessel operation.**”*

¹ Resaltados en el texto citado son propios y no del autor citado.

A continuación el autor se concentra en los elementos que considera principales para el estudio de la dinámica de una flota (que hemos adaptado en la Tabla 1), discutiendo luego cada tipo de investigación requerida por cada elemento, finalizando el trabajo con una serie de resultados de investigaciones sobre las causas y consecuencias de la variación individual de los barcos y sus tripulaciones en la captura. En dicha sección escribe en el primer párrafo *“We all know that some fishermen catch more than others, but I know of no one who has systematically explored the causes and consequences of such individual variation.”* De explorar estas causas trata el último capítulo de la presente Tesis.

Tabla 1. Elementos principales de la dinámica de la flota (adaptado de Hilborn, 1985).

I. Inversión y tamaño de la flota	
a.	La pérdida de barcos debido al hundimiento, raspado, o traspaso a otros pescadores
b.	La depreciación de la flota existente
c.	La adquisición de nuevos barcos por construcción o por transferencia desde otras pesquerías
d.	Mantenimiento y mejora de los barcos existentes
II. Asignación de esfuerzo	
a.	Cuando salir a pescar; qué proporción de posibles tiempos de pesca se van a utilizar
b.	Elección del área de pesca
c.	Elección de especies objetivo o artes de pesca a usar
III. Eficiencia de extracción	
a.	Relación entre los atributos de los buques, tripulación, equipo, y capacidad de captura relativa
b.	Análisis funcional del presupuesto de tiempo del proceso de captura
c.	Relación entre el esfuerzo total, abundancia y captura
IV. El descarte y la captura no objetivo	
d.	Relación entre lo que viene en la red y lo que se conserva a bordo

Distribución libre ideal, competencia por interferencia y otras herramientas teóricas aplicadas a la variabilidad entre pescadores

El potencial de sesgos en la relación entre la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y la abundancia está bien establecida en la literatura pesquera (Pa-loheimo y Dickie, 1964; Gillis y Peterman, 1998). Estos últimos autores puntua-

lizan que, entre otros factores, el comportamiento de los cardúmenes puede hacer mantener altas las tasas de captura, incluso cuando una población está disminuyendo. También refieren que se ha sugerido que para algunas especies, el área ocupada por una población puede contraerse cuando la abundancia disminuye, reduciendo así una respuesta potencial de la CPUE a las variaciones en abundancia. Asimismo, estos autores afirman que las estimaciones de esfuerzo que no incorporan el comportamiento de búsqueda de los barcos pueden conducir a una estimación de la CPUE que tiene muy poca relación con la subyacente abundancia del stock. Sugieren, además, que los movimientos de los buques en respuesta a las cambiantes tasas de captura, también pueden causar una ruptura de la relación entre CPUE y la abundancia, especialmente si esos movimientos siguen una **distribución libre ideal (DLI)** (Gillis y Peterman, 1998; Gillis, 2003). Esta teoría **DLI** (aplicada al forrajeo) predice la distribución esperada de individuos, cuando todos ellos tienen un conocimiento ideal de una serie de sitios alternativos de forrajeo y son libres de moverse entre los mismos sin costos. La teoría predice que en el equilibrio, **todos los individuos recibirán los mismos beneficios independientemente de su ubicación**, siempre sujeto a un número de supuestos y restricciones.

Por otra parte, en una pesquería donde el acceso a la disponibilidad del recurso es dependiente de la capacidad de cada barco (ver capítulo 6^{to} de esta Tesis: *H: los barcos se distribuyen en el área de pesca según su capacidad*; contradice uno de los supuestos de la **DLI**), la **competencia** por el mismo puede erigirse en un factor determinante de la viabilidad de una parte o de toda la flota. Se sabe teóricamente que la **competencia** puede ocurrir de dos formas: **por interferencia** y **por explotación**; pero el distinguir entre la explotación y la interferencia en una pesquería se sabe que se complica por la interacción entre la competencia y la

renovación de los recursos (Gillis y Peterman, 1998). No obstante, parte de estas herramientas teóricas han sido utilizadas en el ámbito de la dinámica de las flotas pesqueras (Gillis y Peterman, 1998; Poos y Rijnsdorp, 2007). Así, estos últimos autores hallaron que en una pesquería de barcos de arrastre del Mar del Norte, la clausura temporal de algunas áreas incrementaron el apiñamiento de barcos en otras áreas en un 28%, con una caída de la tasa de captura del 14%.

Por otra parte, algunos autores han deducido que la habilidad y las estrategias del patrón de pesca de un barco son componentes importantes en el éxito de la pesca diferencial, ya que se han observado diferencias en las capacidades de captura que no pudieron ser explicadas por las diferencias en las características de los barcos (Hilborn y Ledbetter, 1985). Sin embargo, en otras pesquerías, el tamaño del barco y el esfuerzo pesquero explicaron casi toda la variabilidad en la captura por parte de diferentes barcos, y no se hallaron evidencias significativas sobre el efecto de la habilidad y estrategias del patrón de pesca. Por último, la variabilidad en las capacidades de captura también se ha explicado por diferencias en la movilidad de las embarcaciones, donde incluso pescando en las mismas áreas, los barcos más móviles superaron a los barcos de menor movilidad (Vignaux, 1996).

Estado de situación de la pesquería del cazón

En el capítulo 5^{to} se han analizado las unidades de esfuerzo, y la CPUE de la pesquería de cazón para el período 1990–1996 (Fig. 3 del Cap. 5). También se ha comprobado una abrupta caída del esfuerzo pesquero (EP) entre los años 1991 y 1993, EP que se mantuvo en los mismos entre 1994 y 1996. A la vez, la CPUE mostró un comportamiento errático durante todo el período analizado, mien-

tras que los desembarques cayeron entre 1992 y 1996 a menos de 1/5 de los del período 1990-1991.

Por otra parte, en el capítulo 6^{to} se comprobó que el rendimiento de la captura objetivo no era independiente de la distancia a la costa a la que pescaban los barcos.

Para intentar comprender estos resultados se recurrió a los datos recopilados durante la primavera de 1993, los que permitieron verificar de manera detallada las operaciones pesqueras; el análisis preliminar de los datos detallados concluyó con el interrogante de si una gran parte del esfuerzo total de la flota podría haber sido aplicado por unos pocos barcos.

Este interrogante, formulado en base a los datos recopilados, a la vez llevó a la pregunta acerca de cuáles serían las razones de una posible variabilidad en las salidas de pesca. La respuesta más simple era que algunos barcos iniciaban la temporada de pesca antes que otros, y que esto implicaría, de alguna manera, un cambio **comportamental** de la flota a medida que se incorporaban más barcos. Era conocido que, excepto en primavera, los barcos pescaban con redes de arrastre de fondo con portones, y que durante la primavera salían a la búsqueda del cazón con redes de enmalle ancladas al fondo, cuando comenzaba a “arrimar” el cazón.

Si, como se supuso, los barcos de la flota se incorporaban a la pesquería del cazón a medida que éste “arrimaba”, entonces también podría suponerse que algunos barcos al comienzo de la temporada pescarían de una manera distinta a cuando salía toda la flota. A partir de estas suposiciones se pudieron plantear formalmente algunos interrogantes:

- ¿Es homogéneo el esfuerzo de la flota de Puerto Quequén?
- ¿Es homogéneo el rendimiento en la pesquería de cazón de Puerto Quequén?
- ¿Existen diferentes niveles de esfuerzo en la pesquería durante la temporada?
- Si, como se sospecha, es afirmativa la respuesta a la pregunta anterior, entonces ¿existen diferencias en el rendimiento de la captura a diferentes niveles de esfuerzo en la pesquería?
- ¿Operan los barcos de diferente manera a distintos niveles de esfuerzo?
- Si existen diferencias en el rendimiento de la captura entre diferentes niveles de esfuerzo, entonces ¿Se deben las diferencias de rendimiento de las capturas a algún tipo de competencia entre los barcos?

Estas preguntas permiten formular, entre otras, las siguientes hipótesis:

- *H*: el esfuerzo pesquero **EP** de la flota de Puerto Quequén es homogéneo;
- *H*: el rendimiento pesquero por barco (**CPUE**) sigue una **Distribución Libre Ideal**.
- *H*: los barcos de la flota pesquera de Puerto Quequén dirigida a cazón se incorporan a la pesquería **de manera gradual**;
- *H*: la flota pesquera de Puerto Quequén trabaja en dos niveles de esfuerzo pesquero (**EP**): esfuerzo bajo (**EB**) y esfuerzo alto (**EA**);
- *H*: a **EB** cada barco es más eficiente que cuando opera a **EA**;
- *H*: a **EB** los barcos operan buscando el cardumen y a **EA** sin buscar el cardumen;
- *H*: a **EA** existe **competencia por interferencia** entre barcos.

Estas hipótesis permiten a su vez formular las siguientes predicciones:

- ✓ La frecuencia del número de barcos presentes en la pesquería no difiere del promedio de barcos que pesca en la temporada.
- ✓ Los esfuerzos pesqueros (cantidad de redes en el agua por día) de cada barco no difieren de la media de esfuerzo de la flota.
- ✓ Las series temporales de rendimientos de cada barco serán aleatorias.
- ✓ Los rendimientos pesqueros de los barcos, medidos como número de cazones por paño de pesca por día, no presentarán diferencias significativas.
- ✓ La frecuencia de entrada de barcos a la pesquería mostrará contagio.
- ✓ La entrada de barcos a la pesquería ajustará a una función logística.
- ✓ El esfuerzo pesquero en **EB** será menor que en **EA**.
- ✓ Los rendimientos globales de los barcos, medidos como número de cazones por paño de pesca por día, presentarán dos niveles significativamente distintos en **EB** y **EA**.
- ✓ El rendimiento de cada barco a **EB** es mayor que a **EA**.
- ✓ En **EB**, la serie temporal de los rendimientos pesqueros por barco mostrará contagio.
- ✓ En **EA**, la serie temporal de los rendimientos pesqueros por barco mostrará aleatoriedad.
- ✓ La **CPUE** media de la pesquería caerá significativamente en el pasaje de **EB** a **EA**.
- ✓ Existirá efecto de apiñamiento de la flota en **EA**.

En este capítulo, a la vez que se analiza el comportamiento de entrada de la flota a la pesquería durante toda una temporada de pesca del cazón *G. galeus*, se estudian los rendimientos de las capturas a lo largo de la misma, y se ponen a prueba las predicciones de las hipótesis que permiten explicar la dinámica pesquera de la flota con asiento en Puerto Quequén.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se llevo adelante el análisis con información colectada durante la temporada de cazón de 1993; durante la misma, en cada jornada de pesca se trabajó en puerto entrevistando a **patrones de pesca** y **personal de descarga** de barcos, a fin de coleccionar para cada barco el **número de cazones desembarcados diariamente**. Asimismo, se obtuvo el **número de paños** con que operaba cada embarcación, excepto para el B/P *Universal*. Cada cifra obtenida de las entrevistas con los patrones fue cruzada con la información colectada por el personal de descarga, y cuando se detectaron inconsistencias se procedió a repreguntar.

Análisis de los datos

Todos los análisis estadísticos fueron desarrollados con el paquete estadístico SPSS (v. 21.0.0.0). Se puso a prueba la homogeneidad de la frecuencia de salida de pesca de la flota mediante un análisis de frecuencias de Kolmogórov-Smirnof (Zar, 2010), contrastando las **frecuencias observadas** contra una **frecuencia correspondiente a la media de la frecuencia de salida**. Para éste, como para la mayoría de los análisis, fue excluido el B/P *Universal*.

Para el análisis del esfuerzo pesquero de la flota (EP), medido como el **número de paños de red en el agua por día para cada barco**, también se utilizó el análisis de frecuencias de Kolmogórov-Smirnof, contrastando las frecuencias observadas

por barco contra una frecuencia calculada como la media de la frecuencia del esfuerzo de la flota.

Para el análisis de las series temporales de rendimientos o captura por unidad de esfuerzo (CPUE), medidos como el número de cazones capturados por paño de red por día, se utilizó una prueba no paramétrica de rachas arriba y debajo de la mediana (a dos colas; Zar, 2010), con el fin de identificar si para cada barco, las series de rendimientos mostraron contagio o aleatoriedad. Se espera que si una pesquería trabaja de manera que cumple una **DLI**, las series temporales de rendimiento deberían mostrar aleatoriedad y no contagio.

Para comprobar la predicción de que *los rendimientos medidos como número de cazones por paño por día no varía significativamente entre barcos*, se realizó un ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 2010), ya que, ni los valores crudos, ni los transformados, de la variable **CPUE** del conjunto de 18 barcos, cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad del ANOVA paramétrico.

Para el análisis de la serie temporal de entrada de barcos a la pesquería, se utilizó la prueba no paramétrica de rachas arriba y debajo de la mediana (a dos colas), con el fin de identificar si la serie mostró contagio o aleatoriedad. Se esperaría que si los barcos se incorporan al azar a la pesquería, la serie temporal muestre aleatoriedad y no contagio.

Para analizar la hipótesis de que *los barcos pescaron de igual manera en dos períodos distintos en la misma temporada, con bajo esfuerzo pesquero (EB) y alto esfuerzo pesquero (EA)*, primero se graficó la entrada de barcos a la pesquería en función del tiempo para identificar ambos períodos. Se estableció así

la fecha en la cual más de la mitad de la flota comenzó a operar ($n \geq 10$ barcos en operación).

Para poner a prueba si existieron diferencias en el esfuerzo pesquero a diferentes niveles de esfuerzo de la flota se utilizó un ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis, ya que, ni los datos crudos, ni transformados, de la variable **EP**, cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad del ANOVA paramétrico.

Para comprobar la predicción de que *los rendimientos pesqueros de los barcos, medidos como número de cazones por paño de pesca por día, presentarán dos niveles significativamente distintos en EB y EA* se utilizó un ANOVA de 2 factores (**EP**, 2 niveles y Barcos, 8 niveles), con la variable dependiente **número de cazones pescados por paño de red** en cada salida de pesca, previamente transformada con Log en base 10 para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Se utilizó la suma de cuadrados Tipo III del Modelo Lineal General Univariante (IBM Knowledge Center²) en el programa SPSS (versión Mac 21.0.0.0).

Nuevamente se utilizó un análisis de rachas para poner a prueba las dos predicciones de que *en EB, la serie temporal de los rendimientos pesqueros por barco mostrará contagio y en EA, la serie temporal de los rendimientos pesqueros por barco mostrará aleatoriedad*.

Finalmente, para poner a prueba que la **CPUE** media de la pesquería caerá significativamente en el pasaje de **EB** a **EA**, se utilizó un ANOVA de 1 factor (**EP**, con dos niveles **EB** y **EA**).

² http://www-01.ibm.com/support/knowledgecenter/SSLVMB_22.0.0/com.ibm.spss.statistics.help/spss/common/glm_general_factorial_sum_of_squares.htm?lang=es

RESULTADOS

Durante la temporada de cazón de 1993 la flota costera de Puerto Quequén operó con 19 barcos, cuyos nombres figuran en el eje de abcisas de la Fig. 1, trabajando en promedio 11 días por barco ($n = 19$; desvío estándar = 8,9; [3–33]). Esos barcos trabajaron con postas de pesca constituidas por un promedio de 39 paños de red ($n = 18$; desvío estándar = 8,4; [25–60]), que sumados midieron en promedio entre 2.347 y 3.129 m ($n = 18$; desvío estándar = [506–674]; mín. [1.500–2.000]; máx. [3.600–4.800]), totalizando entre 42,24 y 56,32 kms de redes sumergidas en el pico de la temporada.

El número de días de pesca por barco fue altamente variable (Fig. 1), difiriendo significativamente la frecuencia de días por barco del promedio de diario por barco que pesca en la temporada ($n = 18$; $p < 0,01$).

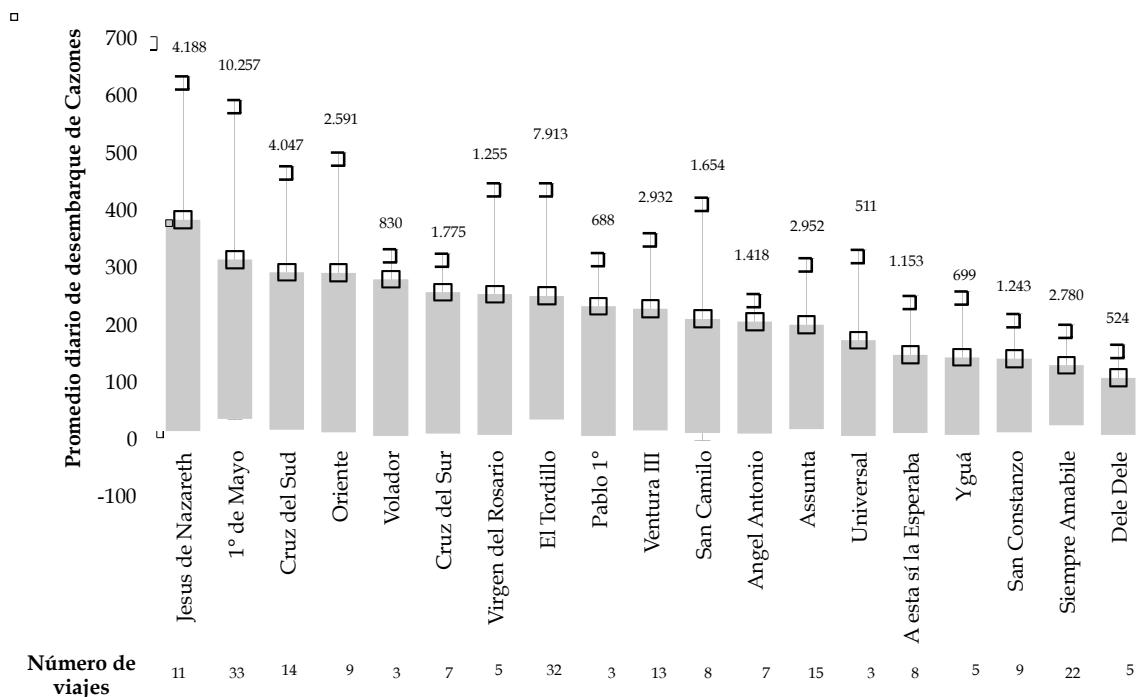


Figura 1. Desembarques (promedio y desvío estándar) de cada barco durante la temporada 1993. Los valores sobre los desvíos estándar corresponden al total desembarcado durante la temporada. Al pie de la figura se detalla el número de salidas de pesca para cada barco.

Asimismo, cuando se analizó el esfuerzo pesquero de cada barco, se halló una diferencia significativa entre la frecuencia de esfuerzo observado por barco y la media de esfuerzo de la flota ($n = 10$; $p < 0,05$). Con estos resultados se puede concluir que el esfuerzo pesquero no mostró ser homogéneo en la temporada 1993.

Bajo la hipótesis de que *el rendimiento pesquero por barco sigue una Distribución Libre Ideal*, se esperaba que las series temporales de rendimientos (CPUE) de cada barco fueran aleatorias. Los resultados contradicen parcialmente la predicción de esta hipótesis: los tres barcos con mayor esfuerzo durante la temporada: *1º de Mayo*, *El Tordillo* y *Siempre Amabile* dieron resultado significativo para la prueba de rachas ($p < 0,05$; Tabla 2), presentando series no aleatorias (series contagiosas), mientras que los resultados del resto de los barcos dieron no significativos ($p > 0,05$) el análisis de las series temporales (series aleatorias). En la Tabla 2 se presentan los 7 barcos con mayor número de salidas durante la temporada.

Tabla 2. Prueba de rachas sobre las series temporales de rendimientos, para los barcos con más de 10 salidas de pesca en la temporada.

	<i>Jesus de Nazareth</i>	<i>1º de Mayo</i>	<i>Cruz del Sud</i>	<i>El Tordillo</i>	<i>Ventura III</i>	<i>Assunta</i>	<i>Siempre Amabile</i>
Mediana	9,12	3,78	5,09	3,24	7,07	5,14	3,95
Casos	11	33	14	32	13	15	22
Z	-1,254	-3,889	-0,835	-2,695	-0,561	-1,597	-1,966
Sig. asintót. (bilateral)	0,210	< 0,001*	0,404	0,007*	0,575	0,110	0,049*

Bajo la misma hipótesis anterior se esperaba que los rendimientos pesqueros de los barcos no presentaran diferencias significativas y la prueba de Kruskal-Wallis confirmó ésta predicción ($n = 209$; g.l. = 17; $p > 0,05$), por lo que no se puede rechazar de plano la hipótesis de que *el rendimiento pesquero por barco sigue una Distribución Libre Ideal*.

A continuación, se estudiaron las predicciones que derivan de suponer que los barcos de la flota pesquera de Puerto Quequén dirigida a cazón se incorporan a la pesquería *de manera gradual*. Para ello se examinaron las incorporaciones de los 19 barcos que operaron durante los 48 días durante los cuales se extendió la temporada de cazón de 1993, que se inició unos días antes del 29 de setiembre, cuando los B/P *1º de Mayo*, *El Tordillo* y *Siempre Amabile* capturaron los primeros cazones. Un día después se sumó el B/P *A esta sí la Esperaba*, manteniéndose el número de barcos constante hasta el 29 de octubre, cuando se sumó el B/P *Asunta*. El 3 de noviembre se incorporó el B/P *Cruz del Sud*, el día 9 de noviembre el B/P *San Constanzo*, un día después el B/P *Oriente*, el 17 del mismo mes el B/P *La Virgen del Rosario*, el 19 de noviembre los B/P *Cruz del Sur*, *San Camilo* y *Ventura III*, al día siguiente el B/P *Ángel Antonio*, el 23 de noviembre lo hizo el B/P *Jesús de Nazareth*, el 25 de noviembre el B/P *Volador*, el 28 de noviembre los B/P *Dele Dele*, *Pablo 1º* e *Yguá*, y finalmente el 7 de diciembre el B/P *Universal*. La temporada de pesca se extendió hasta el 15 de diciembre inclusive (Figs. 2 y 3).

Al analizar la serie temporal de entradas de barcos a la pesquería bajo el supuesto de que la misma seguirá una secuencia aleatoria, se comprobó que este supuesto no se cumplió ($n = 48$; $p < 0,05$; Tabla 3), por lo cual se puede afirmar que existe contagio en la manera en que se incorpora la flota a la pesquería. Luego se ajustó el número de barcos operando por día durante los 48 días de la temporada a una función logística ($p < 0,01$; $R^2 = 0,859$; Fig. 2).

Tabla 3. Prueba de rachas sobre la serie temporal de entrada de barcos a la pesquería (número de barcos por día), para la temporada de pesca 1993.

Variable	Barcos x día
Mediana	8
Casos	48
Z	-6,565
Sig. asintót. (bilateral)	< 0,001

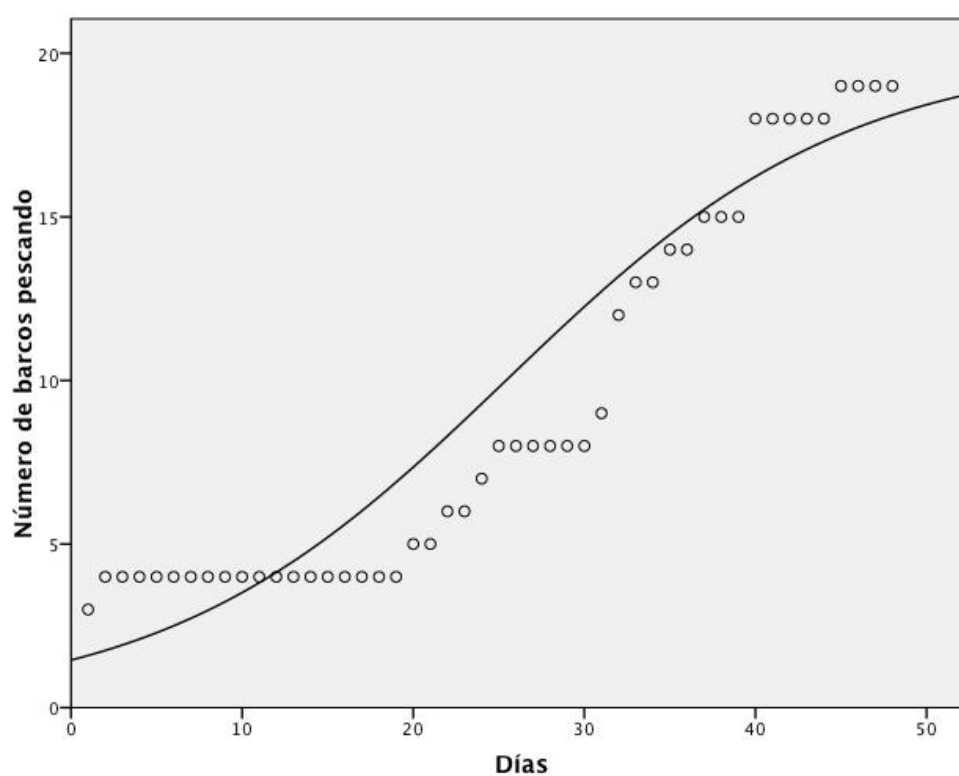


Figura 2. Número de barcos en operación por día durante los 48 días de la temporada 1993. Círculos: número de barcos observados. Línea: curva de ajuste de ecuación logística.

Luego, se puso a prueba la hipótesis de que *la flota pesquera de Puerto Quequén trabaja en dos niveles de esfuerzo pesquero: EB y EA*. Para esto se tomó como criterio de corte entre ambos niveles de esfuerzo al momento en que por lo menos la

mitad de la flota se incorpora a la pesquería. Así, se consideró que hasta el 17 de noviembre –cuando sólo habían entrado 9 barcos–, la misma trabajó bajo condiciones de esfuerzo bajo (**EB**), y recién el día 19 de noviembre, cuando se incorporaron 3 barcos más (B/P *Cruz del Sur*, *San Camilo* y *Ventura III*), la pesquería habría comenzado a trabajar bajo condiciones de esfuerzo alto (**EA**) (Fig. 3).

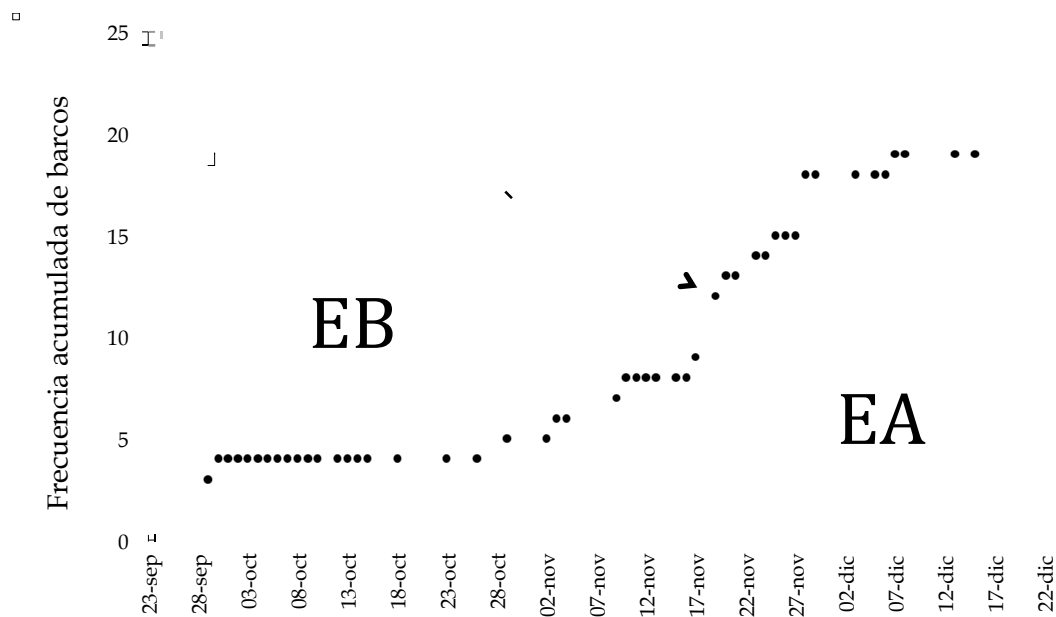


Figura 3. Frecuencias acumuladas de ingreso de barcos a la pesquería por fecha. La flecha indica el día (19 de noviembre) en que se separan esfuerzo bajo (**EB**) y esfuerzo alto (**EA**).

Bajo este escenario, se puso a prueba que el esfuerzo pesquero en **EB** ($n = 9$) es menor que en **EA** ($n = 18$). La prueba de Kruskal-Wallis dio no significativo ($n = 27$; g.l. = 1; $p > 0,05$), por lo que no se sostiene la hipótesis de que *la flota pesquera de Puerto Quequén trabaja en dos niveles de esfuerzo pesquero: EB y EA*.

Bajo la hipótesis de que *a EB cada barco es más eficiente que cuando opera a EA*, a continuación se estudió si el rendimiento de cada barco a **EB** fue mayor que a **EA** y el ANOVA mostró que no existieron diferencias significativas ni para el

factor nivel de esfuerzo pesquero, ni para el factor barco, ni para la interacción entre ambos factores ($p > 0,05$; Tabla 4; Fig. 4), **rechazándose** entonces la hipótesis de que *los barcos son más eficientes a niveles de EB*.

Tabla 4. ANOVA de 2 factores fijos (EP y Barcos) para la variable CPUE.

Origen		Suma de cuadrados Tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Intersección	Hipótesis	41,003	1	41,003	315,330	< 0,001
	Error	1,286	9,888	0,130		
EP	Hipótesis	0,163	1	0,163	1,132	0,314
	Error	1,372	9,544	0,144		
Barcos	Hipótesis	0,928	7	0,133	0,889	0,560
	Error	1,044	7	0,149		
EP x Barcos	Hipótesis	1,044	7	0,149	1,264	0,274
	Error	14,756	125	0,118		

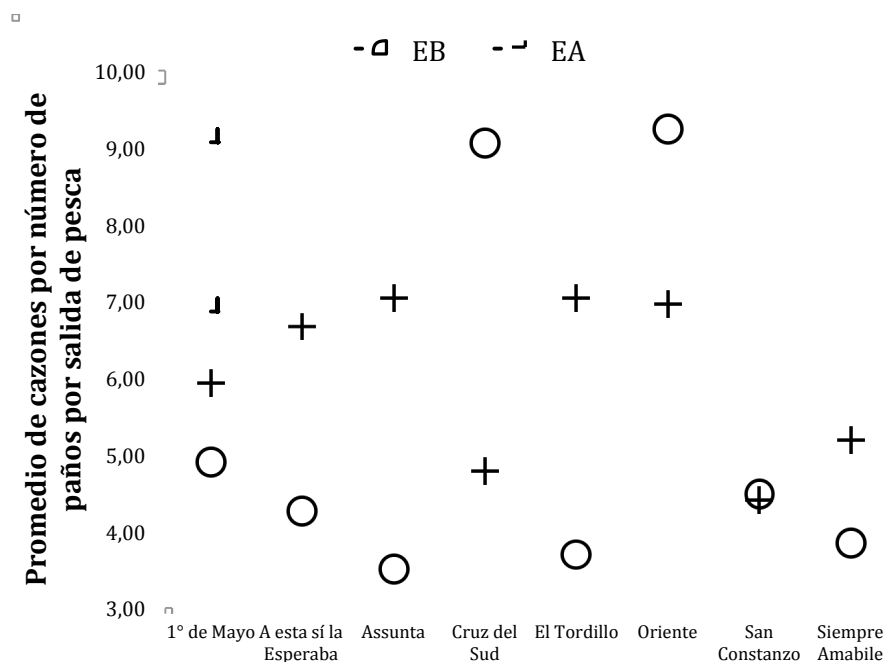


Figura 4. Promedio del número de cazones desembarcados por cada uno de los ocho barcos utilizados en la comparación, a dos distintos niveles de esfuerzo pesquero durante la temporada 1993. **EB:** esfuerzo bajo; **EA:** esfuerzo alto.

Asimismo, durante el estudio se pudo establecer que los barcos con mejor promedio estandarizado por paño de red por día en la temporada no fueron los que

más cazones capturaron, ni los que más días salieron a pescar (comparar Fig. 1 y Fig. 5). Por ejemplo, el *Jesus de Nazareth* fue el barco que mejor promedio de desembarques por día tuvo en la temporada (Fig. 1), aunque no fue el que mejor promedio estandarizado por el número de paños presentó, lo que correspondió al *Oriente* (Fig. 5).

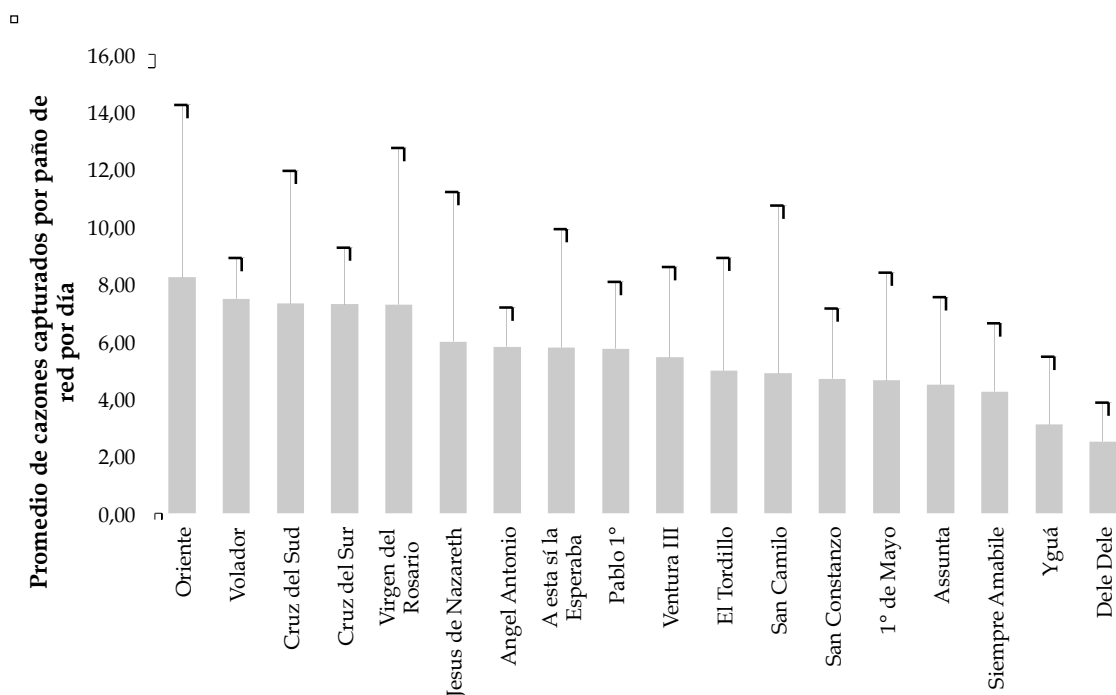


Figura 5. Desembarques estandarizados (número de cazones capturados por paño por día; promedio y desvío estándar) para la temporada 1993.

Los resultados obtenidos bajo la hipótesis de que *a EB cada barco es más eficiente que cuando opera a EA* contradicen parte de los resultados del primer análisis el cual detectó que la flota no pescó siguiendo una **DLI**, y que los tres barcos con mayor **EP** mostraron una serie temporal de rendimientos no aleatorios. Entonces, se plantea una nueva hipótesis *ad-hoc* para superar esta contradicción en las predicciones: *a EB los barcos operan buscando el cardumen y a EA sin buscar el cardumen*. Bajo la misma hipótesis, se debería comprobar que, mientras que en **EB** la

serie temporal de los rendimientos pesqueros por barco muestra contagio, en EA la serie temporal muestra aleatoriedad.

De los ocho barcos que pescaron en ambos períodos de tiempo, sólo dos de los tres barcos que habían mostrado series temporales no aleatorias de CPUE, tuvieron un mínimo de días en ambos períodos que permitió hacer la comparación: el *1º de Mayo* y *El Tordillo*. Por el análisis de rachas, a EB, ambos barcos mostraron series temporales que indicarían contagio ($p < 0,01$; Tabla 5), mientras que a EA, ambos barcos mostraron series temporales aleatorias ($p > 0,05$; Tabla 5). Estos resultados son compatibles con la hipótesis de que *a EB los barcos operan buscando el cardumen, mientras que a EA no lo hacen*.

Tabla 5. Prueba de rachas sobre las series temporales de CPUE de dos barcos pescando a EB y EA, para la temporada de pesca 1993.

Variable	<i>1º de Mayo EB</i>	<i>El Tordillo EB</i>	<i>1º de Mayo EA</i>	<i>El Tordillo EA</i>
Mediana	225	132	227	323
Casos	24	20	9	12
Z	-3,966	-2,987	-0,683	-1,514
Sig. asintót. (bilateral)	< 0,001	0,003	0,495	0,130

Finalmente, se planteó la hipótesis de si *a EA existe competencia por interferencia entre barcos*, para lo cual en primera instancia debería verificarse que la CPUE media de la pesquería cae significativamente en el pasaje de EB a EA. El resultado significativo del ANOVA ($p < 0,05$) para los valores Log_{10} transformados de la CPUE indica que se verifica la predicción de caída de esta variable entre ambos períodos de tiempo.

La segunda predicción basada en la última hipótesis debió ser corroborada de manera empírica indirecta, mediante el entrecruzamiento de información obte-

nida de entrevistas a algunos patrones de pesca y el uso de la información colectada durante los embarques realizados a bordo de la flota en todo el periodo de estudio (ver capítulo 6 de esta Tesis), los que permitieron hacer **una composición de lugar** de lo que podría haber ocurrido en ambos períodos de tiempo para la flota.

De las entrevistas a los patrones de pesca de cada barco se obtuvo información que permitió constatar que uno de ellos desarrolló métodos inusuales de pesca en momentos de **EB**. Este barco, el *1º de Mayo*, calaba la primer posta al este del área de pesca, y las otras tres en forma paralela a la primera hacia el oeste del área. Cuando pasaba el cardumen de cazones, y observaba que la posta de más al este mermaba en su rendimiento, la ubicaba en el extremo oeste, y así sucesivamente iba moviendo las postas, siguiendo al cardumen de este a oeste, desde frente a Aguas Verdes hasta frente a Claromecó. La metodología utilizada por el patrón de pesca del *1º de Mayo* fue operable gracias al **EB** de la flota, ya que le permitió desarrollar gran movilidad en el calado de las postas. El mismo patrón aseguró que hacia el final de la temporada dicha estrategia de pesca era imposible de desarrollar, ya que si se movía, probablemente “tapara” postas de otros barcos, por lo cual mantenía un área de pesca constante para sus postas, al igual que el resto de sus colegas.

Estos resultados obtenidos de manera empírica e indirecta ratifican la hipótesis que dice que *a EB los barcos operan buscando el cardumen y a EA sin buscar el cardumen*, lo cual implicaría un cambio en el comportamiento de pesca de algunos barcos –de un comportamiento de movilidad de búsqueda del cardumen a otro estático de espera del cardumen–.

Por último, si bien estos resultados no sostienen con datos de posición georeferenciada la predicción de un apiñamiento de barcos por efecto de la competencia por interferencia, a partir de los mismos, y a la luz de una de las hipótesis comprobadas en el capítulo 6 de la presente Tesis (*los barcos se distribuyen en el área de pesca según su capacidad*) se puede concluir que hubo un aumento del número de barcos **apiñados** a medida que se incorporaron a la pesquería en la primavera de 1993, ya que al operar en un área finita (4.810 km²), se produjo un aumento de la densidad de los mismos que podría interpretarse como apiñamiento.

DISCUSIÓN

BIOLOGÍA

En la **Introducción General** se han aportado pruebas que **extienden el límite meridional** de la distribución de *Galeorhinus galeus* en **2° de latitud**. Si bien Lucífora (2003), siguiendo a Gosztonyi (1981) y Vooren (1997), menciona el rango de distribución entre los 30° S hasta los 45° S, Cousseau y Perrotta (2000) ya habían ampliado dicho rango entre los 28° S y los 47° S. Los ejemplares mencionados en la **Introducción General**, fueron capturados en la modalidad de pesca deportiva por miembros del *Club de Pesca Deportiva San Julián Otto Whöler*, quienes reportaron que es una especie frecuente en los concursos de pesca variada que se realizan anualmente en la Ría de San Julián¹.

En el **Capítulo I**, se presenta la composición por tallas de la muestra con la que se iba a trabajar en ese capítulo, que sería la misma a usar en el **Capítulo IV**, composición que permitiría analizar más adelante las frecuencias observadas de tallas.

Entre los resultados obtenidos en el primer capítulo, se destaca la comprobación empírica de que la Ley Cuadrático-cúbica, que caracteriza al crecimiento de los cuerpos, se cumple sólo parcialmente para la especie. Dada la metodología utilizada en el capítulo –que permitió comparar estadísticamente las pendientes–, se puede afirmar que las hembras de *G. galeus* presentan una curva de crecimiento $M = a L_T^b$ con un claro desvío de dicha Ley Cuadrático-cúbica.

Podría postularse una hipótesis *ad hoc* poniendo el foco en el estado reproductivo de las hembras y que preservara así la mencionada Ley para las hembras en

¹ Paula Cedrola, comunicación personal.

la especie. Sin embargo, por los resultados informados por Peres y Vooren (1991) para el sur de Brasil, tal enfoque debe ser descartado parcialmente ya que estos autores publican un valor de pendiente $b = 3,39$ –que si bien coincide con el valor hallado para la muestra de ejemplares completos de los años 1991 a 1993 de este estudio–, valor que fue calculado en base a ejemplares eviscerados. Así, se hace evidente que, tanto el estado de los órganos reproductivos como el del hígado, no serían factores que puedan influenciar el valor de la pendiente para las hembras.

Por los argumentos anteriores, se debe buscar una explicación alternativa. Quizás la clave esté en una característica dimórfica de la que ya informara Pratt (1979) para *Prionace glauca*. En la figura 17 de dicho trabajo el autor presenta una fotografía de un corte transversal de los troncos de un macho y una hembra seccionados inmediatamente por detrás de las aletas pélvicas en las que puede apreciarse un grosor diferencial en el espesor de la piel entre ambos sexos. Para que este tipo de dimorfismo –que ha sido notado también en otras especies pelágicas, como por ejemplo *Alopias pelagicus* (Fig. 1)–, pueda ser la causa de una diferencia en la pendiente de la ecuación de crecimiento, es necesario entre otras cosas, que deba cumplirse que la piel de mayor grosor en las hembras tenga, además, una mayor densidad (y por lo tanto sea más pesada) que el resto del cuerpo, implicando un mayor gasto energético en el desplazamiento del animal. Esta condición de mayor densidad de la piel más gruesa debe cumplirse ya que, caso contrario, se estaría en la situación en la que impera la Ley Cuadrático-cúbica.



Figura 1. Troncos seccionados transversalmente, inmediatamente por detrás de la aleta anal, de un ejemplar macho (izquierda) y otro hembra (derecha), de *Alopias pelagicus* donde se observan grosores marcadamente diferentes de la piel a la altura del pedúnculo caudal. Manta (Ecuador), julio de 2010. Foto: G. Chiaramonte.

El **Capítulo II** trata, como indica su título, sobre una **exploración preliminar** de la **alometría** y de las **variaciones morfométricas intraespecíficas**, ya que sólo se dispuso de escasos ejemplares para realizar un trabajo más amplio y conclusivo de morfometría. Varios de los análisis sufrieron la falta de un número mayor de muestras, y si bien se observó gráficamente que algunas variables podían seguir ciertos comportamientos, no resultó posible encontrar sustento estadístico sólido para avalar dichos comportamientos.

Un primer resultado muestra que cinco variables de las 49 originales **serían apropiadas para la descripción** de la especie, **porque no variarían ni ontogenéticamente, ni entre sexos**: la **distancia del hocico al ángulo interno de la aleta caudal** (Lang), el **lóbulo posterior de la primera aleta dorsal** (M1D), la **base de**

la segunda aleta dorsal (B2D), el margen anterior de la aleta pélvica (LPL), y la altura máxima del tronco (AMT; Tabla 1).

Tabla 1. Cinco medidas proporcionales, que serían isométricas y no dimórficas, de machos y hembras de *Galeorhinus galeus* (expresadas como porcentaje de la longitud total L_T).

	♂					♀				
	N	Media	Desvío estandar	Mín	Máx	N	Media	Desvío estandar	Mín	Máx
Lang	11	83,12	0,51	82,05	83,83	12	83,54	0,58	82,60	84,37
M1D	11	3,34	0,77	2,69	5,55	13	3,23	0,25	2,73	3,55
B2D	11	4,01	0,27	3,59	4,36	13	4,17	0,47	3,57	5,53
LPL	11	4,64	0,36	3,96	5,28	13	5,05	0,83	4,30	7,58
AMT	10	12,53	1,30	9,04	13,68	13	14,36	2,87	7,57	19,70

También, a pesar del bajo número de muestras, se corrió el riesgo de llevar adelante un **análisis discriminante exploratorio**, que en principio mostró cinco variables que discriminarían muy bien ambos sexos (91,7% de los casos; **Tabla 9, Capítulo II**). Pero lamentablemente, el bajo número de muestra conspira para sacar cualquier tipo sólido de conclusión.

Por último, cabe señalar que los datos analizados en el **Capítulo II** fueron obtenidos durante la primera campaña de muestreo, cuando la experiencia con el manejo operativo de la pesquería era casi nula. Por este motivo, si bien el análisis realizado sobre los datos podría considerarse inapropiado, y a la vez producir cierta decepción, obliga a la reflexión respecto de cómo lograr el necesario balance entre un esfuerzo de muestreo posible y una calidad de los resultados aceptable, en la toma de datos de especies que son objeto de captura comercial, y por lo tanto, no disponibles libremente.

En el **Capítulo III**, si bien como se señala en el final de la **Introducción**, no se persigue elaborar ninguna *hipótesis acerca del “sentido” de los hallazgos por describir*, durante muchos años dicho “sentido” resonó en la cabeza del autor de la presente Tesis. Y es preciso señalar que varios reconocidos especialistas en tiburones respondieron “nonsense” al explicárseles el hallazgo.

Se sabe que el tiburón carcarínido *Carcharhinus brachyurus* presenta dimorfismo sexual en la dentición de los adultos (Bass *et al.*, 1973; Chiaramonte, 1998b), pero que esto no ocurre en los triákidos *G. galeus* y *Mustelus schmitti*. Al mismo tiempo, las hembras de *G. galeus* y de *C. brachyurus* poseen una longitud mayor entre las comisuras de la boca que los machos, lo que no ocurre en *M. schmitti*.

También se ha especulado con que el dimorfismo sexual dentario en algunas especies de elasmobranquios probablemente se corresponda con **patrones comportamentales en la cópula**, más que con una diferenciación del nicho trófico (McEachran 1976). Pero, al mismo tiempo, se ha visto que este dimorfismo se manifiesta normalmente en un cambio de dentición en los machos, o en un mayor tamaño relativo de la boca en los mismos (Bass *et al.*, 1973; Gosztonyi, 1973). Por el contrario, en el presente estudio se encontró que es en las hembras donde se da un mayor tamaño relativo de la boca, que es alrededor de sólo un 3% más grande que en los machos. Por este motivo, el dimorfismo sexual hallado en *G. galeus* y *C. brachyurus* debería ser evaluado desde una óptica totalmente diferente, tomando en cuenta otro tipo de factor, tal como el acompañamiento en el engrosamiento del cuerpo de una parte de la cabeza de las hembras, para poder alojar a las crías en la cavidad abdominal. Sin embargo, la objeción evidente es que las tres especies estudiadas son vivíparas, y por lo tanto en ellas las hembras portan embriones en la cavidad abdominal cuando se encuentran grávidas.

Pasando al análisis de los resultados del **Capítulo IV**, el primer punto a tener en cuenta es el de la **heterogeneidad temporal y espacial de la muestra** obtenida a partir del desembarque comercial de una pesquería (la temática espacial es parcialmente abordada en el **Capítulo VI**). Esta heterogeneidad del origen cronológico de las muestras es inherente a todos los trabajos sobre la biología de *G.*

galeus, ya sea en aquellos basados en las pesquerías que lo capturan y las industrias que lo procesan, como así también en los basados en campañas científicas en buques de prospección pesquera (**Tabla 2, Capítulo IV**).

Por ejemplo, los ejemplares de la muestra de Puerto Quequén (PQ) menores a 900 mm de L_T fueron obtenidos de desembarques de la pesca de arrastre de fondo y no de la de enmalle. Es evidente en la muestra de PQ que la red de enmalle de fondo produjo un sesgo hacia tallas mayores, similar al producido en las muestras estudiadas por Ripley (1946) –según lo puntualizado por Walker (1999)–, y al que se puede observar en la muestra de Rio Grande do Sul (RGS) en el trabajo de Péres Júnior (1998). Un caso similar al de PQ ocurrió en Bahía San Blas (BSB), área en la cual las muestras de la pesquería recreativa presentaron tallas mayores que aquellas obtenidas por arrastre (Lucífora, 2003).

Estas falencias metodológicas en la obtención de las muestras se reflejan en primer termino en la composición de la frecuencia de tallas de la muestra, que invariablemente estará sujeta a los sesgos que provienen de los aparejos de pesca y de la clasificación que se hace a bordo de los barcos pesqueros cuando se estiban los animales. Así, la mayor proporción de machos en las tallas más grandes (**Fig. 3, Capítulo 1**) se podría explicar como el producto de una combinación de factores, a saber: a) la **captura selectiva de las tallas más grandes** por efecto del tamaño de malla de la red de enmalle; b) el **comportamiento de segregación por sexos** a partir de la talla de madurez sexual y la **migración estacional** de los cardúmenes de la especie (De Buen, 1952; Freer, 1992) presuntamente modelados por el factor temperatura (De Buen, 1952; Lucífora, 2003; Lucífora *et al.*, 2004); c) la **distancia de la costa** a la que pesca la mayoría de las embarcaciones de PQ (**Capítulo VI**); d) el **comportamiento de la flota** al apare-

cer ejemplares machos de alrededor de 100 cm de L_T , hecho que es utilizado como señal por los pescadores de PQ para decidir el fin de la zafra (Chiaramonte, 2001).

En cuanto a la **captura selectiva de las tallas más grandes por efecto del tamaño de la red de enmalle** (punto a): ésto es lógico si se piensa que los pescadores buscan obtener ejemplares que reditúen más ganancia monetaria por el mismo esfuerzo de pesca, llevando la medida de malla adecuada a pescar esos ejemplares de mayor porte, y no aquellos más pequeños.

Para el punto b) o sea el **comportamiento de segregación por sexos**, será necesario pasar nuevamente revista a la hipótesis sostenida por De Buen (1952) acerca de la influencia de la temperatura en las migraciones de la especie, así como repasar la información aportada por Angelescu (c. 1954) sobre la composición de los cardúmenes en un área de pesca relativamente cercana a Puerto Quequén. En primer lugar se analizará el factor **temperatura como modelador del comportamiento migratorio de la especie**, y por ende su incidencia en la composición de la muestra. En la presentación del apartado sobre *Antecedentes de la biología de G. galeus* se hacía referencia a que De Buen (1952) detalla que los movimientos migratorios de las hembras gestantes estarían asociados a un estrecho rango de temperatura del agua entre 13 y 15 °C. Por otra parte, West y Stevens (2001), en un trabajo sobre la especie en Australia, utilizando marcas con dispositivos de almacenamiento de datos ambientales, señalaron que cuando los tiburones –siete hembras y tres machos adultos–, estaban fuera de la plataforma continental, las temperaturas mínimas y máximas registradas variaron entre 8,1 y 10,8 °C y 13,6 y 16,3 °C respectivamente, mientras que cuando se movían en aguas sobre la plataforma, las mínimas variaron entre 11,3 y 14,3 °C,

en tanto que las máximas variaron entre 17,0 y 20,1 °C. En ese caso, el mayor cambio de temperatura experimentado por los tiburones fue 5,4 °C en un período de 2 hs, cuando nadaban en aguas profundas. En un trabajo con tecnología similar, Cuevas *et al.* (2014) reportaron que 3 hembras maduras dentro del área de Bahía Anegada (de la cual Bahía San Blas forma parte) se movieron en temperaturas de entre 17 y 20 °C. Por otro lado, Lucífora (2003) y Lucífora *et al.* (2004) reportan que las “temperaturas más altas frente a Bahía Anegada (16-17°C) se registran entre enero y marzo, mientras en octubre y noviembre la temperatura del agua es de 12-13°C (Martos y Piccolo 1988)”, e interpretando erróneamente los resultados de West y Stevens (2001), señalan que esos resultados “mostraron que los cazones del sur de Australia se mueven en un intervalo de temperaturas de alrededor de 5 °C”, y afirman también que “*G. galeus* es sensible a las fluctuaciones de temperatura”. Lo que West y Stevens mostraron es que el gradiente máximo de cambio de temperatura que mostraron los tiburones fue de 5 °C en dos horas, gradiente modesto comparado con lo conocido en otras especies como el tiburón azul para el que fue reportado un cambio de 19 °C en seis minutos (Carey y Scharold, 1990). Se debe indicar entonces que, hasta el presente, **no hay suficiente evidencia empírica que soporte tanto la hipótesis acerca de la influencia de la temperatura en los patrones migratorios de las hembras grávidas, como de aquella que indica que *G. galeus* sea sensible a las fluctuaciones de temperatura o que se mueva en intervalos de temperatura de 5 °C**. Por lo cual la composición de sexos y tallas de las capturas podrían estar variando por otros motivos distintos a la influencia comportamental de la temperatura.

En lo referente a la **distancia de la costa** a la que pesca la mayoría de las embarcaciones (punto c) se mostró en el **Capítulo VI** que el análisis de frecuencias comparando ambos sexos en la distribución por estratos de distancia a la costa

asociados a cambios en la profundidad, mostró diferencias significativas ($p < 0,05$), con ambos sexos mostrando una tendencia a agruparse en el estrato intermedio I (75,3% de los machos y 81,8% de las hembras), mientras que en el estrato costero C predominaron las hembras (7,3%) sobre los machos (3,5%) en tanto que una situación inversa se observó en el estrato más alejado A (21,2% de los machos y 10,9 % de las hembras). A la vez, en dicho Capítulo también se expuso que la composición por sexo de la captura objetivo (el cazón) en los 72 lances de pesca analizados, comprendió 3.093 machos y 1.057 hembras.

En lo referente al **comportamiento de la flota** (punto d), se sabe que la aparición de machos inmaduros de 100 cm de L_T o más pequeños, es una señal de finalización de la temporada de cazón, y de que la flota se retire de la zafra en pocos días (Chiaramonte, 2001). Por todo esto, no sería un hecho excepcional que la muestra analizada de cazones esté sesgada hacia los machos de tallas mayores.

Un segundo punto a tener en cuenta acerca de los resultados del **Capítulo IV**, es que en el análisis comparativo entre poblaciones, el lapso de tiempo en el cual se somete a las poblaciones a explotación pesquera, tendrá influencia en los tamaños máximos alcanzados en cada población al momento de hacerse cada estudio. Los parámetros calculados para el ASO están basados en observaciones de la década del '90 del S XX, mientras que para las poblaciones del PNO_r, PSO_c y MED se basan en observaciones realizadas en los años '40 y '50 del mismo siglo para los dos primeros casos, y entre los '70 y '00 para el último. Transcurrieron más años de presión pesquera sobre la población del ASO que sobre las de PNO_r, PSO_c y MED en el momento en que se obtuvieron las muestras.

La influencia de la pesca sobre las tallas máximas de las poblaciones se explica por el efecto del “**fenómeno de cambio aparente en la tasa de crecimiento**”, conocido como “**fenómeno de Rosa Lee**” (Lee, 1912), producto de la acción del arte de pesca sobre la población. Este fenómeno da cuenta de cómo afecta la composición en la distribución de tallas de cada cohorte de los efectivos pesqueros: la probabilidad de que un ejemplar fenotípicamente de crecimiento lento pueda ser capturado en una red de un determinado valor de malla durante toda su vida es mayor que la de un ejemplar de crecimiento rápido. Pero además, el efecto que el arte de pesca de enmalle de fondo tiene es el de la mortalidad selectiva a diferentes clases de edad, capturando mayor proporción de tiburones de crecimiento rápido que de aquellos de crecimiento lento en las clases de edad más chicas, e inversamente, capturando más tiburones de crecimiento lento que de los de crecimiento rápido en las clases de edad mayores (Walker, 1998; Walker *et al.*, 1998). La adopción de valores de mallas altos, como los utilizados en el área de estudio, afectaría capturando principalmente tallas de animales gestantes, creando de esta forma una selección artificial de animales con tasas de crecimiento lento (Walker, 1998). En este sentido, Jennings y Kaiser (1998) hacen notar que este tipo de pesca actúa como una fuerza selectiva y que se esperaría que parámetros heredables de historia de vida como el crecimiento cambiarán bajo una explotación sostenida. En síntesis, para cada zafra la distribución de frecuencias de L_T en cada cohorte del efectivo sobreviviente a la zafra anterior depende de los niveles pasados de esfuerzo pesquero (Walker, 1998).

Sin embargo, algunos parámetros muestran ser independientes de la influencia de este tipo de fenómenos. Por ejemplo, el L_{T50} parece conservarse como un parámetro específico. En el **Capítulo IV**, el resultado de L_{T50} calculado para las

hembras (123,5 cm; **Tabla 2, Capítulo IV**), fue un centímetro menor al hallado por Lucífora *et al.* (2004) para BSB (124,7 cm), y apenas mayor que el calculado por Peres y Vooren (1991) para RGS (123,0 cm), quedando los valores de L_{T50} de BSB y RGS comprendidos dentro del Intervalo de Confianza (IC) de la muestra de PQ. Para los machos no fue posible hacer la comparación con BSB, ya que los autores mencionados no pudieron calcular el L_{T50} por carecer de ejemplares en la muestra entre los 108–120 cm de L_T . Sin embargo, el cálculo del L_{T50} mostró ser mayor para PQ (114,5 cm) que para RSG (111,0 cm), quedando éste último valor excluido del IC del parámetro calculado para PQ.

El L_{T50} hallado para las hembras de PQ corresponde al 83,7% de la talla máxima observada en la muestra, y al 79,9% de la talla máxima observada en el ASO. Para el PNO_r, el L_{T50} de las hembras calculado por Ripley (1946) correspondió al 81,0% del L_T máximo observado para esa población (**Tabla 2, Capítulo IV**). Para los machos, el L_{T50} hallado para PQ corresponde al 77,9% de la talla máxima observada en la muestra, y al 74,9% de la talla máxima observada en el ASO. Para el PNO_r, el L_{T50} de los machos calculado por Ripley (1946) correspondió al 76,8% del L_T máximo observado para esa población (Tabla 2, Capítulo IV).

Al comparar los resultados de las diferentes metodologías que se utilizaron en el cálculo del L_{T50} , tanto para los machos como para las hembras, se obtuvieron valores similares tanto usando el método que se llamó *tradicional* como el método propuesto por Kasuya (1972). Esos valores fueron para ambos sexos menores que los obtenidos por el método de máxima verosimilitud (MMV), y este patrón podría estar relacionado con la metodología con la cual trabajan los dos primeros métodos (**usando la proporción de animales maduros o inmaduros en un rango de talla**) la que podría sesgar el resultado. Por otra parte, el MMV

no trabaja con proporciones sino, directamente a partir de los datos originales de L_T , permitiendo, al mismo tiempo, la construcción de un intervalo de confianza para el valor estimado. Por estos motivos es que creemos que **se debe recomendar el uso de la metodología de máxima verosimilitud**, con preferencia de las dos primeras.

Los valores de **diámetro máximo de los folículos** (Fig. 7 y Tabla 2, Capítulo IV), presentan el mismo patrón que en RGS y BSB, existiendo un rango de medidas de folículos que corresponde a la presencia de **hembras reproductivas en estado de reposo** (10–19 mm), otro más estrecho que corresponde a las **hembras grávidas** (9–11 mm), y un tercer rango de mayor envergadura (34–50), que corresponde a hembras con folículos de color amarillo dorado, e identifica a las **hembras con desarrollo avanzado de vitelogénesis**. La presencia simultánea de estos tres tipos de hembras maduras en Brasil son explicados por Peres y Vooren (1991) hipotetizando **un ciclo reproductivo de tres años**, hipótesis con la que coinciden Lucífora (2003) y Lucífora *et al.* (2004), y que el presente estudio refuerza.

Se obtuvo una fertilidad de 22,2 embriones por hembra –un promedio de 7,4 embriones al año teniendo en cuenta el ciclo reproductivo de 3 años propuesto– sólo un poco menor que la informada para Brasil por Peres y Vooren (1991), y bastante más pequeña que la referida por Olsen (1984) para Australia y Ripley (1946) para California (Tabla 2, Capítulo IV), coincidiendo con estos autores en el aumento de dicha fertilidad con el L_T de la madre (Fig. 11, Capítulo IV). Asimismo, para PQ dicho aumento fue estadísticamente significativo, al igual que el L_T promedio de las camadas respecto del L_T materno, que Olsen (1984) refiere para Tasmania. En cambio, Peres y Vooren (1991) explican que las ca-

madras obtenidas en agosto y septiembre presentaron dicho índice, aunque no lo indican así para las de abril.

Por otra parte, si bien el número de embriones por camada (**Fig. 11, Capítulo IV**), así como el L_{TE} medio de las camadas, aumenta con el L_T materno (**Fig. 12, Capítulo IV**), el análisis de la fertilidad relativa (**Fig. 13, Capítulo IV**) pone en duda la hipótesis de que el esfuerzo reproductivo de las hembras aumenta con la talla. En efecto, aunque la correlación entre el L_T de la madre y el número de embriones estandarizado respecto del peso de la madre no fue significativa, en la **Fig. 13 del Capítulo IV** se puede observar cierta inclinación negativa marcada con el aumento del L_T materno. Esta gráfica se muestra en contraposición a las gráficas de los casos de fecundidad relativa estudiados en peces osteictios (Trella, 1998; Jennings *et al.*, 2001). Una posible interpretación de esta estrategia, invirtiendo los términos de la interpretación dada por Jennings *et al.* (2001), apuntaría a que las **hembras, desde que alcanzan su madurez sexual** y a medida que siguen creciendo, **invierten cada vez menos energía en reproducirse**.

Análogamente a lo que muestran Peres y Vooren (1991) para RGS, no se hallaron diferencias en la relación del número de embriones de cada sexo en PQ. La ocurrencia de huevos no desarrollados en úteros fue menor que la referida en RGS, y el porcentaje total de huevos sin desarrollar presentes en los úteros fue la mitad de los consignados en RGS (Peres y Vooren, 1991). Asimismo, como en los casos analizados en RSG y PSOc, la relación del número de embriones por útero (derecho e izquierdo) no difirió significativamente. Además, coincidiendo con lo observado por Olsen (1954) en Australia, en PQ no se encontraron diferencias entre los L_T de embriones machos y hembras.

El L_T medio de los embriones a término en PQ sería el menor valor reportado para la especie (**Tabla 2, Capítulo IV**), descartando los valores modales menores para 1997 (**Fig. 14, Capítulo IV**). Sin embargo, si se considera la proporción de la talla al nacer respecto a la hembra de mayor talla de la población, los valores serían 20,1% en PQ, 19,7% en RGS, 17,9% en el PNO_r, 17,2% en el PSO_c y sólo 14% en el MED respectivamente (**Tabla 2, Capítulo IV**). Estos valores mostrarían que esta proporción no parece conservarse como un parámetro específico.

Peres y Vooren (1991) sostuvieron que la **gestación en la especie está sincronizada**, argumentando que todas las fases del ciclo reproductivo, desde la ovulación al nacimiento, **estarían temporizadas a nivel de la población**. Sin embargo, el patrón bimodal de la distribución de frecuencias de L_{TE} en la temporada 1997 en nuestra zona de estudio (**Fig. 14, Capítulo IV**), cuando aparecieron dos camadas de embriones completamente formados y tres de no completamente formados en la misma fecha, estaría indicando cierta ruptura del sincronismo reproductivo.

Utilizando técnicas demográficas, Smith *et al.* (1998), al igual que ya lo habían hecho Pratt y Casey (1990), comprobaron, que la productividad del tiburón *G. galeus* y su capacidad de recuperación poblacional es baja comparada con la de otros tiburones. Los resultados mostrados en este estudio son coherentes con las consecuencias derivadas a partir de estos modelos, e implicarían que la especie en estudio es un ejemplo claro del **elasmobranquio típico, de crecimiento lento, con una tardía maduración y una baja fertilidad**.

PESQUERÍA

Es indudable que históricamente los períodos de gran demanda de condriktios estuvieron asociados a fluctuaciones en los precios de los mercados internacionales. Estos peces no han sido de gran importancia volumétrica respecto de otras especies en los desembarques comerciales reportados por nuestro país; aunque con desembarques promedio declarados de alrededor de 33.900 toneladas (t), la Argentina se ubicó en el quinto lugar a nivel mundial en la última década (Bernasconi y Navarro, 2014). Desde los años '30 del siglo XX los desembarques de condriktios declarados crecieron lentamente hasta el período 1976–1984, cuando se presentó una declinación importante, para luego retomar rápidamente la tendencia al alza, llegando a duplicar los valores históricos a fines de los '90, y alcanzando un pico máximo en 2007, cuando se reportaron 44.036 t (**Fig. 2**). A partir de dicho pico los desembarques declarados cayeron a alrededor de las 25.000 t, reflejando de esta manera las caídas de los desembarques de **rayas** (que engloba a varias especies), del **tiburón gatufo** y de los **tiburones ángel**, principalmente.

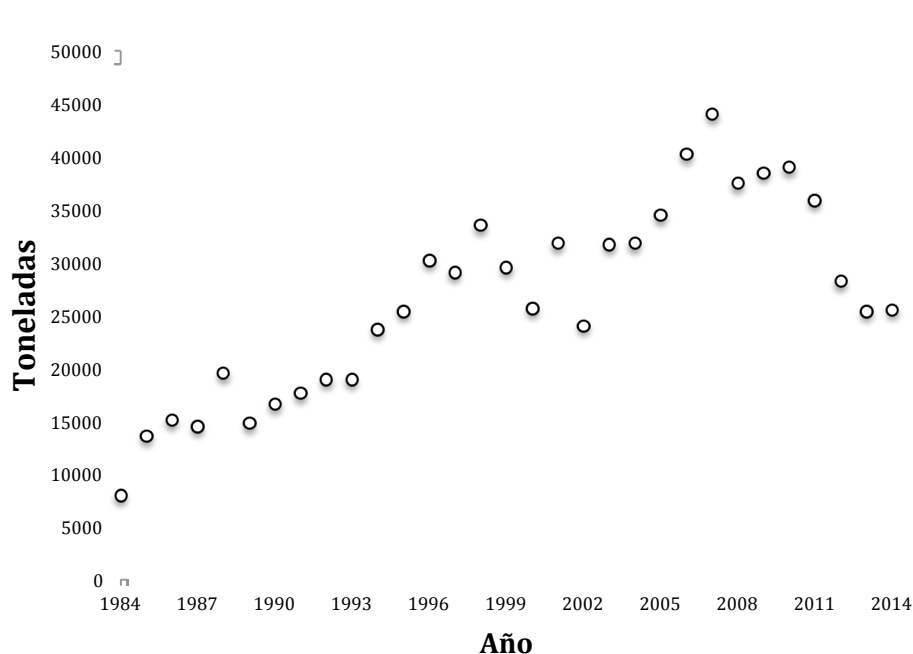


Figura 2. Desembarques declarados de condriictios en la Argentina, período 1984–2014.

En este contexto, la **flota costera y de rada o ría** genera un gran interés cuando se estudian los condriictios como recurso, ya que es la principal flota que explota a estos peces (**Tabla 2, Capítulo V**), por lo que se puede afirmar que incide significativamente en la explotación pesquera de los tiburones en la Argentina.

Históricamente la flota costera ha declarado al cazón como “tiburón”, razón por la cual se ha adoptado el criterio seguido por Chiaramonte (1998a), sumando los rubros de los desembarques de “**cazón**” y las distintas variedades de “**tiburón**” en los reportes de la SAGyP para el total del país (**Fig. 3**), resultando valores congruentes con los datos obtenidos en Puerto Quequén en la pesquería del cazón. Siendo esta especie el tiburón que mayor demanda de mercado ha generado, la Figura 3 debería interpretarse considerando un piso anual de “**tiburones varios**”, piso a partir del cual los valores más importantes entre 1984 y 1997 corresponderían al cazón. Esta interpretación no es caprichosa: durante una campaña que recorrió todas las localidades pesqueras costeras entre San Cle-

mente del Tuyú (Buenos Aires) y Playa Unión (Rawson, Chubut), se entrevistó a pescadores comerciales de tiburón y explícitamente se les interrogó acerca de la identificación de los tiburones que declaraban en los partes de pesca, llegándose a la conclusión de que por aquellos años, la gran mayoría de los pescadores **que no reportaban cazón**, reportaban bajo el nombre de “**tiburón**” a *G. galeus*. Aún en 2014 persiste como “**Tiburones nep**” en las estadísticas de la SA-GyP la declaración de más del 90% de los tiburones desembarcados – excluyendo a los tiburones ángel–, desembarques provenientes de la **captura no objetivo**².

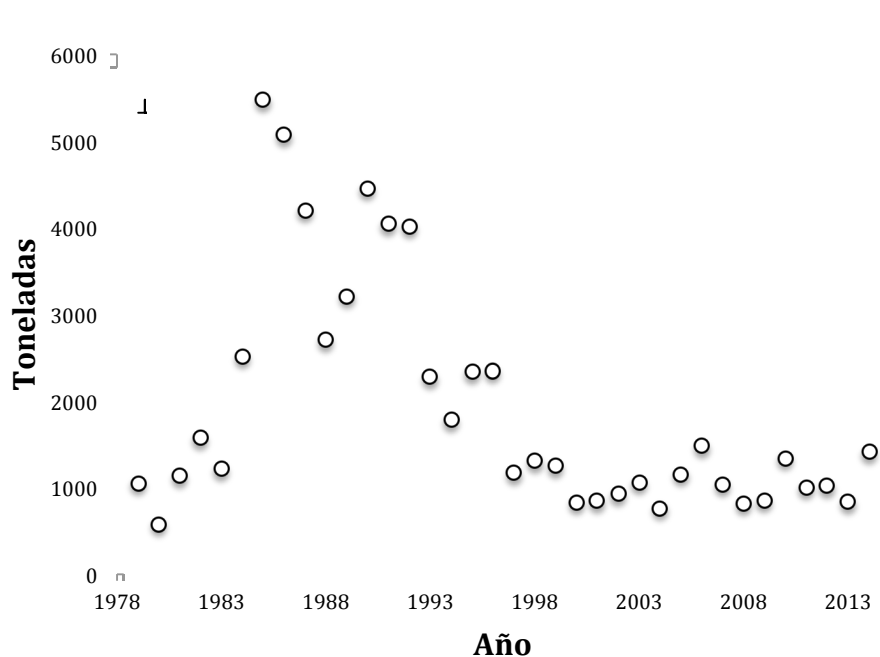


Figura 3. Desembarques declarados de “tiburón” en la Argentina, período 1979–2014.

Así, si se toman como valor de referencia los 9 kgs del “**cazón comercial promedio**”, se puede estimar que el número máximo de cazones desembarcados en el año 1985, fue de aproximadamente 610.000 ejemplares, llegando en 2004 a un mínimo de 85.000 animales, mientras que en 2014 se habrían desembarcado

² Para una definición de **captura no objetivo** ver la **Introducción del Capítulo VI**.

160.000. Durante el año 1991, en que se calculó un desembarque total de 2.250 t de cazón en PQ (**Tabla 3, Capítulo V**), dicho puerto contribuyó con el 55,6% del total de 4.046 t de cazón desembarcado en la Argentina con aproximadamente unos 450.000 ejemplares.

A nivel mundial, la sobrepesca del tiburón *G. galeus* presenta dos antecedentes: el colapso ocurrido en California en los años '40 (Ripley, 1946), y los esfuerzos en implementar distintos planes de manejo –poco exitosos por cierto–, realizados en Australia. En este último país, a causa de la escalada en las capturas y la declinación de la CPUE de la pesquería a mediados de los '80, las autoridades de manejo pesquero introdujeron un plan de manejo en el año 1988. Dicho plan comprendió limitaciones a la entrada de barcos a la pesquería, mínimos legales de L_T , control de las artes de pesca, restricciones al esfuerzo en redes y anzuelos, cierre de áreas de cría, restricciones en el tamaño de malla, y planes de gobierno para reducir aún más el esfuerzo en la pesquería (Walker, 1998). Aún así la tendencia declinante de la población se mantuvo (Walker, 1999).

Si bien el colapso de la pesquería de PQ es un hecho irrefutable, se ha visto que el rendimiento de los desembarques (CPUE) de la misma no presentó una tendencia declinante en el período de estudio, por lo que no se pudo sostener la hipótesis *de que la pesquería de G. galeus en Puerto Quequén fue sobre-explotada hasta su colapso*. Por este motivo, y en base al análisis de algunos pocos factores económicos, se propuso una hipótesis *ad hoc*: *la merma de los desembarques de cazón en conjunción con el aumento de los costos operativos de la flota pesquera, llevaron a la pesquería de tiburones de Puerto Quequén al colapso pesquero por extinción económica*. Esta hipótesis se basa por un lado en el hecho de que si bien no se pudo comprobar que la CPUE declinara, se advirtió una seria declinación de los desem-

barques de la especie objeto de la pesquería en el mismo período. Y por otro, se documentó un claro aumento de los costos operativos de la pesquería, encubiertos por un manejo sesgado de la información económica que llevaban a concluir una relativa estabilidad económica nacional.

Asimismo, que el rendimiento de los desembarques (CPUE) de la pesquería no haya presentado una tendencia declinante en el período estudiado, no significa que no haya habido una caída de la abundancia poblacional en el área, ya que se ha demostrado también en este estudio que **la CPUE no es un buen indicador de las variaciones en la abundancia poblacional** de la especie en explotación para este tipo de pesquería.

Como también quedó explícito en el **Capítulo VII**, varios factores incidieron para que dicho parámetro se viera distorsionado. Entre estos factores, los cambios en la eficiencia del arte de pesca –que **no disminuyó ostensiblemente cuando se dieron grandes concentraciones de barcos en áreas restringidas**–, podrían ser causa principal en la falta de correspondencia entre CPUE y abundancia poblacional. Este resultado va a contramano de lo que se ha verificado en otras pesquerías (Angelsen y Olsen, 1987).

El título del **Capítulo VII** comienza preguntado **¿Por qué algunos pescadores pescan más que otros?** Hilborn (1985), tratando de responder dicha pregunta, refirió dos estrategias exitosas por parte de los pescadores dentro de la pesquería del salmón de la Columbia Británica: un grupo **especialista en el área**, que tiende a maximizar la **probabilidad** de que un pez o un cardumen sea capturado si se encuentra en el área de búsqueda, y otro grupo **especialista en el movimiento**, que tiende a maximizar la captura del **número** de ejemplares sobre el que pesca. Este análisis condujo a madurar la hipótesis *ad hoc* planteada en los

resultados del **Capítulo VII**, por la cual *a EB los barcos operan buscando el cardumen y a EA sin buscar el cardumen*. Por los resultados obtenidos en este estudio, la mayoría de los pescadores de PQ se podrían agrupar bajo la primera categoría de **especialistas en el área**, mientras que algunos pocos entrarían en la segunda de **especialistas en el movimiento**. Lo que quedó en evidencia es que al aumentar el número de barcos en la pesquería, los pescadores especialistas en movimiento se transformaron forzosamente en especialistas en área. Este tipo de comportamiento también fue detectado en años subsiguientes, aunque no se lo pudo cuantificar.

También se ha demostrado en este estudio que la misma pesquería de tiburones comprendía en realidad dos pesquerías diferentes: una de **mayor poder de pesca dirigida al cazón** y otra de **menor poder de pesca dirigida a tiburones en general y a una parte del variado costero** (**Capítulo VI**). Este hallazgo refuerza la visión de que el colapso pesquero que se manifestó en 1997 tuvo una fuerte componente económica, ya que parte de la flota subsistía pescando otras especies al no poder afrontar los mayores gastos en combustible y aparejos que le hubiese demandado pescar en los estratos de mayor rendimiento de la especie objetivo de la pesquería de mayor poder de pesca.

Finalmente, se ha mostrado que **la combinación de factores biológicos, pesqueros y comerciales han contribuido al colapso de la pesquería de *G. galeus* en Puerto Quequén**, con la consecuente pérdida laboral y económica de más de 500 familias. Por consiguiente, y debido a la falta de políticas de manejo adecuadas, así como a la incomprensión de las características particulares de la pesquería asociada al cazón, es que este tiburón ha dejado de ser un recurso económico para la Argentina.

CONCLUSIONES

- Se extiende el límite meridional de la distribución de *Galeorhinus galeus* en 2º de latitud a 49º 23' 15" S – 67º 39' 14" O en el Océano Atlántico Sudoccidental.
- Se comprueba que la Ley Cuadrático-cúbica, que caracteriza al crecimiento de los cuerpos, se cumple para los machos y no para las hembras de la especie.
- Cinco variables morfométricas serían apropiadas para la descripción de la especie: 1) distancia del hocico al ángulo interno de la aleta caudal, 2) lóbulo posterior de la primera aleta dorsal, 3) base de la segunda aleta dorsal, 4) margen anterior de la aleta pélvica y 5) altura máxima del tronco.
- Se halló un dimorfismo sexual secundario en *G. galeus* y *Carcharhinus brachyurus*, por el cual las hembras presentan mayor tamaño relativo de la boca (3% más grande que en los machos).
- La distancia de la costa a la cual se pescó presentó tres estratos con diferente composición de captura de *G. galeus*: un estrato costero donde predominaron las hembras (7,3%) sobre los machos (3,5%); un estrato intermedio (75,3% machos y 81,8% hembras); y un estrato más alejado (21,2% machos y 10,9 % hembras).
- El largo de madurez sexual (L_{T50}) calculado (machos 114,5 cm; hembras 123,5 cm) corresponde al 74,9% y 79,9% de las tallas máximas observadas para la especie en el ASO.
- Se recomienda el uso de la metodología de máxima verosimilitud para el calculo de este parámetro (L_{T50}).

- Los valores de diámetro máximo de los folículos corresponden a tres tipos de hembras: 1) reproductivas en estado de reposo (10–19 mm); 2) grávidas (9–11 mm); 3) con desarrollo avanzado de vitelogénesis (34–50 mm) .
- Se refuerza la hipótesis de un ciclo reproductivo de tres años para la especie.
- Se obtuvo una fertilidad de 22,2 embriones por hembra –un promedio de 7,4 embriones al año teniendo en cuenta el ciclo reproductivo de 3 años propuesto–.
- El número de embriones por camada y el L_{TE} medio de las camadas, aumentó con el L_T materno.
- La correlación entre la talla de la madre (L_T) y el número de embriones estandarizado respecto del peso de la madre sugiere una caída progresiva de la energía materna en reproducirse.
- No se hallaron diferencias en: a) la relación del número de embriones de cada sexo, b) en el número de embriones por útero (derecho e izquierdo), ni en c) la talla media de los embriones a término (L_{TE}) de machos y hembras.
- El L_{TE} medio de los embriones a término en Puerto Quequén sería el menor valor reportado para la especie.
- La distribución de frecuencias de L_{TE} en una temporada estaría indicando una ruptura del sincronismo reproductivo.
- La flota costera y de rada o ría incide significativamente en la explotación pesquera de los tiburones en la Argentina.
- Durante el año 1991, Puerto Quequén contribuyó con el 55,6% del total de 4.046 t de cazón desembarcado en la Argentina con aproximadamente unos 450.000 ejemplares.

- Se documentó el colapso de la pesquería de tiburones de Puerto Quequén, como producto de una seria declinación de los desembarques de la especie objetivo y un claro aumento de los costos operativos de la pesquería.
- Se demostró que la CPUE no es un buen indicador de las variaciones en la abundancia poblacional de la especie en explotación para este tipo de pesquería.
- Se demostró que la misma pesquería de tiburones comprendía en realidad dos pesquerías diferentes: una de mayor poder de pesca dirigida al cazón y otra de menor poder de pesca dirigida a tiburones en general y a una parte del variado costero.
- La mayoría de los pescadores de Puerto Quequén se podrían agrupar bajo la categoría de especialistas en el área, mientras que algunos pocos serían especialistas en el movimiento.
- Al aumentar el número de barcos en la pesquería, los pescadores especialistas en movimiento se transformaron forzosamente en especialistas en área.

BIBLIOGRAFÍA

- Acha, E.M., H.W. Mianzan, R.A. Guerrero, M. Favero y J. Bava. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83–105.
- Albrecht, G.H. (1980). Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. *American Zoologist*, 20: 679–693.
- Akhilesh, K.V., K.K. Bineesh, W.T. White y N. G.K. Pillai. (2012). Aspects of the biology of the pygmy ribbontail catshark *Eridacnis radcliffei* (Proscylliidae: Carcharhiniformes) from the south-west coast of India. *Journal of Fish Biology*, 81: 1138–1144.
- Angelescu, V. (c. 1954). La pesca del cazón o tiburón vitamínico en la región de Monte Hermoso. Informe Técnico del Dto. de Investigaciones Pesqueras de la Dirección General de Pesca, Ministerio de Agricultura de la Nación, 13 pp.
- Angelescu, V. (1960). Operación Centolla en el Atlántico Sur. Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires, Publicación H. 1013, 78 pp.
- Angelescu, V. y E.E. Boschi (1959). Estudio biológico pesquero del langostino de Mar del Plata en conexión con la Operación Nivel Medio. Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires, Publicación H. 1017, 144 pp.
- Angelsen, K.K. y S. Olsen (1987). Impact of fish density and effort level on catching efficiency of fishing gear. *Fisheries Research*, 5: 271–278.
- Applegate, S.P. (1967). A survey of shark hard parts. En: *Sharks, Skates and Rays* (Gilbert, P.W. *et al.* eds.): pp. 37-67. Johns Hopkins Press, Baltimore. 624 pp.
- Archer, J.A.M. (1948). Notes on the vitamin A content of the liver oil of the vaalhai or soupfin shark (*Galeorhinus zyopterus*). Commerce and Industries Fisheries and Marine Biological Survey Division Investigational Report, 10: 7–12.

- Bahamonde, N. y G. Pequeño. (1975). Peces de Chile. Lista sistemática. Museo Nacional de Historia Natural (Chile), Publicaciones Ocasionales, 21: 3–20.
- Ballantyne, F. IV. (2013). Evaluating model fit to determine if logarithmic transformations are necessary in allometry: A comment on the exchange between Packard (2009) and Kerkhoff and Enquist (2009). *Journal of Theoretical Biology*, 317: 418–421.
- Barría, C., J. Navarro, M. Coll, U. Fernandez-Arcaya y R. Sáez-Liante. (2014). Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 31: 114–119.
- Bass, A.J. (1973). Analysis and description of variation in the proportional dimensions of scyliorhinid, carcharhinid and sphyrnid sharks. South African Association for Marine Biological Research, Oceanographic Research Institute, Investigational Report, 32: 28 pp
- Bass, A.J. (1978). Problems in studies of sharks in the southwest Indian Ocean. pp. 545–594. En: E.S. Hodgson y R.F. Mathewson (eds.). *Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays*, Office of Naval Research, Department of the Navy, Arlington.
- Bass, A.J. D'Aubrey, J.D. y N. Kistnasamy. (1973). Sharks of the east coast of southern Africa. I. The genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). Oceanographic Research Institute Investigational Report, Durban, 33: 168 pp.
- Bass, A.J., J.D. D'Aubrey y N. Kistnasamy. (1975). Sharks of the east coast of southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*) and *Sphyrnidae*. Oceanographic Research Institute Investigational Report, Durban, 38: 100 pp.
- Bellisio, N.B., López, R.B. y A. Torno. (1979). Peces marinos patagónicos. Publicación de la Subsecretaría de Pesca, Ministerio de Economía. Buenos Aires, 280 pp.

- Berg, C. (1895). Enumeración sistemática y sinonímica de los peces de las costas argentinas y uruguayas. *Anales del Museo Nacional, Buenos Aires, serie II*, 4(1): 1-120.
- Bernasconi, J.F. y Navarro, G. (2014). Explotación mundial y estado de conservación de los condricios. Informe GP N° 11/2014. Área Gestión de Pesquerías - DNPP - Subsecretaría de Pesca y Acuicultura - SAGyP. Buenos Aires, 12 pp.
- Bertonati, C. y J. Corcuera. (2000). Situación ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, 440 pp.
- Bigelow, H.B. y W.C. Schroeder. (1948). Fishes of the western North Atlantic. Sears Foundation for Marine Research. Yale University, Mem. 1, Part 1: 59-576.
- Bizzarro, J.J., W.D. Smith, J.F. Márquez-Farías y R.E. Hueter. (2007). Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific. *Fisheries Research*, 84: 137-146.
- Bolomey, R.A. y V.M. Sycheff. (1946). Determination of vitamin A in soupfin shark liver oils. *California Fish Bulletin*, 64: 79-86.
- Bolomey, R.A. y P.C. Tompkins. (1946). Stability of vitamin A in whole shark liver. *California Fish Bulletin*, 64: 87-96.
- Bolomey, R.A., V.M. Sycheff y P.C. Tompkins. (1946). Determination of the percentage of oil in the soupfin shark liver. *California Fishery Bulletin*, 64: 73-78.
- Bonfil, R. (1994). Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* 341, 119 pp.
- Bonfil, R. (1998). Elasmobranch bycatch monitoring. En: N.A. Gribble, G. McPherson, and B. Lane (eds.). "Shark management and conservation". Proceedings from the Sharks and Man workshop of the Second World Fisheries Congress, Brisba-

ne, Australia, 2 August 1996. Department of Primary Industries, Queensland, 85–87 pp.

Boschi, E.E. y M. Mistakidis (1964). Resultados preliminares de las campañas de pesca exploratoria de langostino y camarón en Rawson, 1962–1963. CARPAS, Doc. Técnico 11:1–12.

Bovcon, N.D., P.D. Cochia, P. Ledesma, C.R.M. Baigún, G.M. Caille, J.M. Manrique y L.R. Jones. (2012). Primer registro de una área de cría del cazón vitamínico, *Galeorhinus galeus* (Carcharhiniformes, Triakidae), en el Atlántico Sudoccidental. II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Libro de Resúmenes: p. 14. Mar del Plata, 19–22 de noviembre de 2012.

Braccini, J.M. (2006). Assessment of ecological risks from effects of fishing to Piked Spurdog (*Squalus megalops*) in South-Eastern Australia. Thesis (Ph.D.) – School of Earth and Environmental Sciences, University of Adelaide, 2006.

Braccini, J.M. y G.E. Chiaramonte. (2002a) Reproductive biology of *Psammobatis extenta*. Journal of Fish Biology, 61: 272–288.

Braccini, J.M. y G.E. Chiaramonte. (2002b). Intraspecific variation in the external morphology of the sand skate. Journal of Fish Biology, 61: 959–972.

Braccini, J.M. y G.E. Chiaramonte. (2002c). Biología de la raya *Psammobatis extenta* Garman, 1913. Revista Chilena de Historia Natural, 75: 179–188.

Braccini, J.M., B.M. Gillanders y T.I. Walker. (2006). Notas sobre la estructura poblacional del tiburón *Squalus megalops* en el sureste de Australia. Ciencias Marinas, 32: 705–712.

Breder, C.M. y D.E. Rosen. (1966). Modes of reproduction in fishes. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 941 pp.

Burt, C. (1940). Factors of the Mind. London University Press, London.

- Callard. I.P., L. Klosterman y G.V. Callard. (1988). Reproductive physiology. En: Physiology of Elasmobranch Fishes (Shuttleworth, T. J. ed.): pp. 277-317. Springer Verlag, New York.
- Camhi, M. (1998). Sharks on the line: a state-by-state analysis of sharks and their fisheries. Living Oceans Program, National Audubon Society, Islip, New York, 157 pp.
- Camhi, M. (1999a). Sharks on the line I: an Atlantic states 1999 update. Living Oceans Program, National Audubon Society, Islip, New York, 110 pp.
- Camhi, M. (1999b). Sharks on the line II: an analysis of Pacific state shark fisheries. Living Oceans Program, National Audubon Society, Islip, New York, 115 pp.
- Camhi, M., S. Fowler, J. Musick, A. Bräutigam y S. Fordham. (1998). Sharks and their relatives: Ecology and Conservation. IUCN/SSC Shark Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 39 pp.
- Campana, S.E., W. Joyce y D.W. Kulka. (2009). Growth and reproduction of Spiny Dogfish off the Eastern coast of Canada, including inferences on stock structure. En: Biology and Management Dogfish Sharks (Gallucci V., G. Mcfarlane y G Bargmann eds.). American Fisheries Society, Maryland: 195-208.
- Capape, C., y J. Mellinger. (1988). Nouvelles donnees sur la biologie de la reproduction du milandre, *Galeorhinus galeus* (Linne, 1758), (Pisces, Triakidae) des cotes tunisiennes. Cahier Biologie Marine, 29: 135-146.
- Capapé C. y C. Reynaud. (2011). Maturity, reproductive cycle and fecundity of the spiny dogfish *Squalus acanthias*. Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom, 91: 1627-1635.
- Capapé, C., J. Ben Souissi, H. Méjri, O. Guélorget y F. Hemida. (2005). The reproductive biology of the school shark, *Galeorhinus galeus* Linnaeus 1758 (Chon-

- drichthyes: Triakidae), from the Maghreb shore (southern Mediterranean). *Acta Adriatica*, 46: 109–124.
- Carey, F.G. y J.V. Scharold. (1990). Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology*, 106: 329–342.
- Carvalho, M.R. de. (1996). Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly. En: *Interrelationships of fishes* (Stiassny, M., L. Parenti, and G. Johnson, eds.): 35–62 pp. Academic Press. New York.
- Casey, J.G. y N.E. Kohler. (1992). Tagging studies on the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in the Western North Atlantic. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 43: 45–60.
- Castellanos, Z.A. de. (1967). Contribución al estudio biológico de *Loligo brasiliensis* BL. Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata, Mar del Plata. Contribución 14, 34 pp.
- Castillo Geniz, J.L., O.S. Nishizaki y J.C. Perez Jiménez. (2007). Morphological variation and sexual dimorphism in the California skate, *Raja inornata* Jordan and Gilbert, 1881 from the Gulf of California, Mexico. *Zootaxa*, 1545: 1–16.
- Castro, J.I. (1993). The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 37–48.
- Castro, J.I. (1996). Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science*, 59: 508–522.
- Castro, J.I. (2009). Observations on the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. *Aqua, International Journal of Ichthyology*, 15: 205–222.
- Castro, J.I. (2011). *The sharks of North America*. Oxford University Press, New York, 613 pp.

- Cavalcanti, M.J. (2004). Geometric morphometric analysis of head shape variation in four species of hammerhead sharks (Carcharhiniformes: Sphyrnidae). En: Morphometrics – Applications in Biology and Paleontology (Elewa, A.M.T. ed.): pp. 97–113. Springer-Verlag. Heidelberg.
- Cervigon, F. y M.B. Cousseau (1971). Catálogo sistemático de la colección ictiológica del Instituto de Biología Marina. Instituto de Biología Marina, Mar del Plata. Contribución 169, 28 pp. (Mimeografiado).
- Chabot, C.L. y L. G. Allen. (2009). Global population structure of the tope (*Galeorhinus galeus*) inferred by mitochondrial control region sequence data. Molecular Ecology, 18: 545–552.
- Chiaramonte, G.E. (1996a). Placentación en la “bacota” *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes; Carcharhinidae): tipificación, descripción macroscópica y otros aspectos reproductivos. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Extra (Nueva Serie), 143: 1–7.
- Chiaramonte, G.E. (1996b). Shark fisheries and trade in Argentina. En: D.A. Rose (ed.). Shark fisheries and trade in the Americas. TRAFFIC-USA.
- Chiaramonte, G. E. (1998a). Shark fisheries in Argentina. Marine and Freshwater Research, 49: 601–609.
- Chiaramonte, G.E. (1998b). Shark genus *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in Argentina Waters. Marine and Freshwater Research, 49: 747–752.
- Chiaramonte, G.E. (2001). Biología y pesquería del tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 70 pp.

- Chiaramonte, G. y E. Di Giácomo. (2008). Los condríctios del Mar Patagónico y área de influencia. En: Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia. Estado de conservación del Mar Patagónico y áreas de influencia. Edición del Foro, Puerto Madryn, Argentina.
- Clark, E. y K. von Schmidt. (1965). Sharks of the central gulf coast of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 15: 13–83.
- Clarke, T.M., M. Espinoza e I.S. Wehrtmann. (2014). Reproductive ecology of demersal elasmobranchs from a data-deficient fishery, Pacific of Costa Rica, Central America. *Fisheries Research*, 157: 96–105.
- Cock, A.G. (1966). Genetical Aspects of Metrical Growth and Form in Animals. *The Quarterly Review of Biology*, 41: 131–190.
- Cohelo, R. y K. Erzini. (2006). Reproductive aspects of the undulate ray, *Raja undulata*, from the south coast of Portugal. *Fisheries Research*, 81: 80–85.
- Colonello, J.H., M.L. García y C.A. Lasta. (2007). Reproductive biology of *Rioraja agassizi* from the coastal Southwestern Atlantic ecosystem between northern Uruguay (34°S) and northern Argentina (42°S). *Environmental Biology of Fishes*, 80: 277–284.
- Colonello, J.H., H.E. Christiansen y G.J. Macchi. (2011). Escala de madurez sexual para peces cartilaginosos de la plataforma continental argentina. Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condriactios (tiburones, rayas y quimeras) en la República Argentina, tomo II: 115–128.
- Compagno, L.J.V. (1984). FAO species catalogue 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Parts 1 & 2. F.A.O. Fisheries Synopsis, 125, 655 pp.
- Compagno, L.J.V. (1988). Sharks of the Order Carcharhiniformes. Princeton University Press, Princeton, NJ. 486 pp.

- Compagno, L.J.V. (1990). Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, 28: 33–75.
- Compagno, L.J.V. (2002). FAO Species Catalogue. Vol 2: Sharks of the world, Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 1, Vol. 2: 1–250.
- Corcuera, J. y G. Chiaramonte. (1992). La pesquería costera del “cazón” en el sur de la Provincia de Buenos Aires: observaciones recientes. Resúmenes de Trabajos, IX Simpósio Científico de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo Argentino-Uruguayo.
- Corcuera, J., F. Monzon, E.A. Crespo, A. Aguilar y J.A. Raga. (1994). Interactions between marine mammals and the coastal fisheries of Necochea and Claromecó (Buenos Aires province, Argentina). Reports of the International Whaling Commission (Special Issue 15): 283–290.
- Cordini, J.M. (1963). Pesca Marítima con base en Rawson (Chubut). Publicación de la Dirección General de Pesca, Secretaría de Estado de Agricultura y Ganadería de la Nación. Buenos Aires, 47 pp.
- Cotter, A.J.R., G. Course, S.T. Buckland y C. Garrod. (2002). A PPS sample survey of English fishing vessels to estimate discarding and retention of North Sea cod, haddock, and whiting. *Fisheries Research*, 55: 25–35.
- Cousseau, M.B. y M.A. Denegri. (1997). Peces. En: Peces, crustáceos y moluscos registrados en el sector del Atlántico Sudoccidental comprendido entre 34° y 55° S, con indicación de las especies de interés pesquero (Cousseau, M.B. ed.). INIDEP, Mar del Plata. Informe Técnico 5:9–47. Segunda edición.
- Cousseau, M.B. y R.G. Perrota. (2000). Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. INIDEP, Mar del Plata, 163 pp. Segunda edición.

- Crespo, E.A., J.F. Corcuera, y A.L. López Cazorla (1994). Interactions between marine mammals and fisheries in some coastal fishing areas of Argentina. Reports of the International Whaling Commission (Special Issue 15): 269–281.
- Crespo, E.A., S. Pedraza, S.L. Dans, M. Koen Alonso, L.M. Reyes, N.A. García, M. Coscarella y A.C.M. Schiavini. (1997). Direct and indirect effects of the highseas fisheries on the marine mammals populations in the Northern and Central Patagonian Coast. Journal Northwest Atlantic Fisheries Science, 22: 1–19.
- Crowder L.B., Crouse D.T., Heppell S.S. y T.H. Martin. (1994). Turtles, TEDs, and trawls fisheries: implications from a population projection model for loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). Ecological Applications, 4: 437–445.
- Cuevas, J.M., M.L. García y E. Di Giácomo. (2014). Diving behaviour of the critically endangered tope shark *Galeorhinus galeus* in the Natural Reserve of Bahía San Blas, northern Patagonia. Animal Biotelemetry, 2: 1–6.
- De Buen, F. (1950). El tiburón vitamínico de la costa uruguaya, *Galeorhinus vitaminicus* nov. sp., y algunas consideraciones generales sobre su biología. Contribuciones a la Ictiología II, Publicaciones Científicas del Servicio de Oceanografía y Pesca, 4: 153–162.
- De Buen, F. (1952). El tiburón vitamínico. Revista Facultad de Humanidades y Ciencias, Ap. 7: 87–116.
- Dean, M.N. y A.P. Summers. (2006). Mineralized Cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. Zoology, 109: 164–168.
- DeMaster, D.P. (1984). Review of techniques used to estimate the average age at attainment of sexual maturity in marine mammals. Reports of the International Whaling Commission (Special Issue 6): 175–179.

- Di Giácomo, E.E. y M.R. Perier. (1991). Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. Frente Marítimo, 9(A): 7-13.
- Ebert, D.A., W.D. Smith y G.M. Cailliet. (2008). Reproductive biology of two commercially exploited skates, *Raja binoculata* and *R. rhina*, in the western Gulf of Alaska. Fisheries Research, 94: 48-57.
- Elías, I., A. Rodríguez, E. Hasan, M.V. Reyna y R. Amoroso. (2005). Biological Observations of the Tope Shark, *Galeorhinus galeus*, in the Northern Patagonian Gulfs of Argentina. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 35: 261-265.
- Elissetche, J. (comp.). (1992). Glosario de términos de uso frecuentes en el sector pesquero. Santiago, Chile, Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. 238 pp.
- Estalles, M., J.E. Perez Comesaña, L.L. Tamini y G.E. Chiaramonte. (2008). Reproductive biology of the skate, *Rioraja agassizii* (Müller and Henle, 1841), off Puerto Quequén, Argentina. Journal of Applied Ichthyology, 25: 1-6.
- FAO. (1995). Producción pesquera mundial 1950-1993. Suplemento del volumen 76 del Anuario Estadístico de Pesca 1993. Capturas y desembarques. Roma, 44 pp + 2 disquetes.
- FAO. (1997). FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4. Rome, FAO. 1997. 82pp.
- FAO. (1999a). Informe técnico de trabajo de la FAO sobre la conservación y ordenación del tiburón. Tokio, Japón, 23-27 de abril de 1998. FAO Informe de Pesca 583. Roma, 30 pp.
- FAO. (1999b). Informe de la "Consulta sobre la ordenación de la capacidad pesquera, la pesca del tiburón y las capturas incidentales de aves marinas en la pesca con

palangre". Roma, Italia, 26-30 de octubre de 1998. FAO Informe de Pesca 593.

Roma, 122 pp.

FAO. (2014). FishStatJ global landings database. Capture Production 1950-2012 (Fecha de descarga: noviembre 2014: <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>).

Feduccia, A. y B.H. Slaughter. (1974). Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. *Evolution*, 28: 164-168.

Ferreira, B.P. y C.M. Vooren. (1991). Age, growth, and structure of vertebra in the school shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) from southern Brazil. *U.S. Fishery Bulletin*, 89: 19-31.

Figuerola, D.E. (2011). Clave ilustrada de agnatos y peces cartilaginosos de Argentina y Uruguay. Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (tiburones, rayas y quimeras) en la República Argentina, tomo II: 25-74.

Fisher, R.A. (1936). The Use of Multiple Measurements in Taxonomic Problems. *Annals of Eugenics*, 7: 179-188.

Fitzmaurice, P. (1979). Tope, *Galeorhinus galeus* (L), migrations from Irish coastal waters and notes on Irish specimens. En: Report of The Inland Fisheries Trust, 1979: 26-33.

Francis, M.P. y K.P. Mulligan. (1998). Age and growth of New Zealand school shark, *Galeorhinus galeus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38: 427-440.

Frazier, B.S., W.B. Driggers, D.H. Adams, C.M. Jones y J.K. Loefer. (2014). Validated age, growth and maturity of the bonnethead *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 85: 688-712.

Freer, D.W.L. (1992). The commercial fishery for sharks in the South-western Cape, with an analysis of the biology of the two principal target species, *Callorhynchus*

capensis Dumeril and *Galeorhinus galeus* Linn. MSc Thesis, University of Cape Town. Cape Town, 103 pp.

Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22: 241–253.

Fulton, T.W. 1904. The rate of growth of fishes. Twenty-second Annual Report, Part III. Fisheries Board of Scotland, Edinburgh, pp. 141–241.

Garrick, J.A.F. (1982). Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA Technical Report, NMFS Circular No. 445, 194 pp.

Gillis, D.M. (2003). Ideal free distributions in fleet dynamics: a behavioral perspective on vessel movement in fisheries analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 177–187.

Gillis, D.M., y R.M. Peterman. (1998). Implications of interference among fishing vessels and the ideal free distribution to the interpretation of CPUE. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 55: 37–46.

Gilmore, R.G. (1993). Reproductive biology of lamnoid sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 95–114.

Gilmore, R.G., J.W. Dodrill y P.A. Linley. (1983). Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). *Fishery Bulletin*, 81: 201–226.

Gneri, F.S. y A. Nani (1960). El domino acuático, los peces y las actividades económicas derivadas. La Argentina. *Suma de Geografía*, B. Aires, 5: 175–272.

Gneri, F.S., González Alberdi, P., Gagliardi, R. y J. Castello. (1967). Informe preliminar del viaje de prospección pesquera del buque “Walter Herwig”. Junio–Agosto 1966. CONICET (mimeografiado). Buenos Aires, 89 pp.

- Gordon, I. (1993). Pre-copulatory behaviour of captive sandtiger shark, *Carcharias taurus*. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 159–164.
- Gosztonyi, A.E. (1973). Sobre el dimorfismo sexual secundario en *Halaelurus bivius* (Müller y Henle 1841) Garman 1913 (Elasmobranchii, Scyliorhinidae) en aguas patagónico-fueguinas. *Physis (A)*, 32(85):3 17–323.
- Gosztonyi A.E. (1981). Resultados de las investigaciones ictiológicas de la campaña I del B/I “Shinkai Maru” en el Mar Argentino (10.04-09.05.1978). En: Campañas de Investigación Pesquera Realizadas en el Mar Argentino por los B/I “Shinkai Maru” y “Walther Herwig” y el B/P “Marburg”, Años 1978 y 1979. Resultados de la Parte Argentina (V. Angelescu, ed.): 254–266. Contribución INIDEP 383.
- Gosztonyi, A.E. y R.C. Menni. (1978). Lista de especies capturadas en la segunda etapa y lances de pesca en los cuales aparecieron. En: Informe de la parte argentina sobre la campaña de pesca exploratoria del buque japonés “Orient Maru” (Cousseau, M.B. ed.). INIDEP, Mar del Plata. Contribuciones científicas, 360: 21–22.
- Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Review*, 41: 587–640.
- Grant, C.J., R.L. Sandland y A.M. Olsen. (1979). Estimation of growth, mortality and yield per recruit of the australian school shark, *Galeorhinus australis* (Macleay), from tag recoveries. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 30: 625–637.
- Hall, M.A. (1996). On by-catches. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6: 319–352.
- Hamlett, W.C. (1986). Prenatal Nutrient Absorptive Structures in Selachians. En: Uyeno, T., R. Arai, T. Taniuchi y K. Matsuura (eds.). *Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes*. Ichthyological Society of Japan, Tokyo: 333–344.

- Hamlett, W.C. (1989). Evolution and Morphogenesis of the Placenta in Sharks. *Journal of Experimental Zoology, Supplement*, 2: 35–52.
- Hamlett, W.C. (1999). Male reproductive system. En: Sharks, skates and rays: biology of elasmobranch fishes (Hamlett W.C. ed.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 444–470.
- Hamlett, W.C., J.P. Wourms y J.S. Hudson. (1985). Ultrastructure of the full-term shark yolk sac placenta. II. The smooth, proximal segment. *Journal of Ultrastructure Research*, 91: 207–220.
- Hamlett, W.C., J.A. Musick, A.M. Eulitt, R.L. Jarrell y M.A. Kelly. (1996). Ultrastructure of uterine trophonemata, accommodation for uterolactation, and gas exchange in the southern stingray, *Dasyatis americana*. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 1417–1430.
- Hamlett, W.C. y M. Hysell. (1998). Uterine specializations in elasmobranchs. *Journal of Experimental Zoology*, 282: 438–459.
- Hamlett, W.C. y T.J. Koob. (1999). Female reproductive system. En: Sharks, skates and rays: biology of elasmobranch fishes (Hamlett W.C. ed.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 398–443.
- Hazin, F.H.V., A.F. Fischer, M.K. Broadhurst, D. Veras, P.G. Oliveira y G.H. Burgess. (2006). Notes on the reproduction of *Squalus megalops* off northeastern Brazil. *Fisheries Research*, 79: 251–257.
- Herberer, C. y M.A. McCoy. (1997). Overview of Pacific Fisheries Agencies collecting shark catch data. The Western Pacific Fishery Management Council, 97-WPC-001. Honolulu (Hawaii), 109 pp.
- Hernández Muñoz, S.I. (2013). Population genetics of the school shark (*Galeorhinus galeus*) in New Zealand, Australian and Chilean waters. PhD Thesis. Victoria University of Wellington, Nueva Zelanda. 168 pp.

- Heupel, M.R., J.K. Carlson y C.A. Simpfendorfer. (2007). Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, 337: 287–297.
- Hilborn, R. (1985). Fleet dynamics and individual variation: why some people catch more fish than others. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42: 2–13.
- Hilborn, R. y M. Ledbetter. (1985). Determinants of catching power in the British-columbia salmon purse seine fleet. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 51–56.
- Hilborn, R. y C. J. Walters. (1992). *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York. 570 pp.
- Hinman, K. (1998). *Ocean Roulette: conserving swordfish, sharks and other threatened pelagic fish in longline-infested waters*. National Coalition for marine Conservation. Leesburg (Virginia, EUA), 96 pp.
- Hirshfield, M.F. (1980). An experimental analysis of reproductive effort and cost in the Japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Ecology*, 61: 282–292.
- Holden, M.J., y R.G. Horrod. (1979). The migrations of the tope, *Galeorhinus galeus* (L), in the eastern North Atlantic as determined by tagging. *Journal du Conseil International pour la Exploracion du Mer* 38: 314–317.
- Hosmer, D.W. y S. Lemeshow. (1989). *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 375 pp.
- Hotteling, H. (1936). Relations between two sets of variates. *Biometrika*, 28: 321–377.
- Human, B.A. (2006). Size-corrected shape variation analysis and quantitative species discrimination in a morphologically conservative catshark genus, *Poroderma* Smith, 1837 (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). *African Natural History*, 2: 1–15.

- Hussey, N.E., S.P. Wintner, S.F.J. Dudley, G. Cliff, D.T. Cocks y M.A. MacNeil. (2010). Maternal investment and size-specific reproductive output in carcharhinid sharks. *Journal of Animal Ecology*, 79: 184–193.
- Huxley, J.S. (1932). *Problems of Relative Growth*. Methuen & CO. LTD. London. 276 pp.
- Huxley, J.S. y G. Teissier. (1936). Terminology of Relative Growth. *Nature*, 137: 780–781.
- ICES. (2010). Report of the Workshop on Sexual Maturity Staging of Elasmobranches (WKMSSEL), 11–15 Octubre de 2010, Valetta, Malta. ICES CM 2010/ACOM:48. 132 pp.
- Jaureguizar, A.J., R. Menni, R. Guerrero y C. Lasta. (2004). Environmental factors structuring fish communities of the Rio de la Plata estuary. *Fisheries Research*, 66: 195–211.
- Jennings, S. y M.J. Kaiser. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* 34: 201–352.
- Jennings, S., M.J. Kaiser y J.D. Reynolds. (2001). *Marine fisheries ecology*. Blackwell Science, Oxford. 417 pp.
- Jordan, D.S. y J.O. Snyder. (1904). On a collection of fishes made by Mr. Alan Owston in the deep waters of Japan. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 45: 230–240.
- Kasuya, T. (1972). Growth and reproduction of *Stenella coeruleoalba* based on the age determination by means of dentinal growth layers. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, Tokyo 24: 57–79.
- Kato, S., S. Springer y M.H. Wagner. (1967). *Field guide to Eastern Pacific and Hawaiian sharks*. US Fish and Wildlife Service, Circular 271: 47 pp.

- Kenelly, S.J. (1995). The issue of by-catch in Australian's demersal trawl fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5: 213-234.
- Klaer, N. y T. Polacheck. (1998). The influence of environmental factors and mitigation measures on by-catch rates of seabirds by Japanese longline fishing vessels in the Australian region. *EMU*, 98: 305-316.
- Klimley, A.P. (1985). Schooling in the large predator, *Sphyrna lewini*, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state. *Zeitschrift für Tierpsychology*, 70: 297-319.
- Klimley, A.P. (1987). The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes*, 18: 27-40.
- Klingenberg, C.P. (1996). Multivariate allometry. En: *Advances in Morphometrics* (Marcus, L.F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G.J.P., Slice, D.E., Eds.): pp. 23-49. Plenum Press, New York.
- Korsgaard, B. y R.E. Weber. (1989). Maternal-Fetal Trophic and Respiratory Relationships in Viviparous Ectothermic Vertebrates. En: *Advances in Comparative and Environmental Physiology* 5 (Gilles, R. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 209-233.
- Kozulj, R. (2002). Balance de la privatización de la industria petrolera en Argentina y su impacto sobre las inversiones y la competencia en los mercados minoristas de combustibles. Serie Recursos Naturales e Infraestructura. CEPAL-ECLAC, Chile, Santiago. 82 pp.
- Kume, G., K. Furumitsu, S. Tanaka y A. Yamaguchi. (2009). Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos hynnicephalus* (Batoidea: Rhinobatidae) in Ariake Bay, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 85: 289-298
- Lahille, F. (1928). Nota sobre unos peces elasmobranquios. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "B. Rivadavia"*, 34: 299-339.

- Lamilla, J.G., G. Pequeño y H. Figueroa. (1984). Aspectos biológicos de *Psammobatis lima*, Poeppig, 1835, en el litoral de Valdivia, Chile (Elasmobranchii, Rajidae). Revista de la Comisión Permanente del Pacífico Sur, 14: 183–209.
- Last, P.R. y J.D. Stevens. (1994). Sharks and Rays of Australia. CSIRO Publishing, Melbourne. 600 pp.
- Lee, R.M. (1912). An investigation into the methods of growth determination in fishes. Publications de Circonstance Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer 63: 1–34.
- Lenanton, R.C.J., D.I. Heald, M. Platell, M. Cliff y J. Shaw. (1990). Aspects of the reproductive biology of the gummy shark, *Mustelus antarcticus* Günther, from waters off the south coast of Western Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 41: 807–822.
- Liggins, G.W., Kennelly, S.J. y M.K. Broadhurst. (1996). Observed-based survey of by-catch from prawn trawling in Botany Bay and Port Jackson, New South Wales. Marine and Freshwater Research, 47: 877–888.
- López, R.B. (1954). La pesca en la República Argentina durante el año 1952. Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata 1(2): 26–49.
- López, R.B. (1963). Peces marinos de la República Argentina. Consejo Federal de Investigación y Evaluación de los Recursos Naturales, Argentina, 7(3): 105–219.
- López, R.B. (1964). Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. Boletín del Instituto de Biología Marina, 7: 57–63.
- López, R.B. (1965). Peces demersales del sur del Brasil, Uruguay y norte de la Argentina. Distribución geográfica. Anales 2º Congreso Latino-Americano de Zoología, 2: 155–179.

- López, J.A., J.A. Ryburn, O. Fedrig y G.J.P. Naylor. (2006). Phylogeny of sharks of the family Triakidae (Carcharhiniformes) and its implications for the evolution of carcharhiniform placental viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 50–60.
- Lucífora, L.O. (2003). Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 410 pp.
- Lucifora, L.O., R.C. Menni y A.H. Escalante. (2004). Reproductive biology of the school shark, *Galeorhinus galeus*, off Argentina: support for a single south western Atlantic population with synchronized migratory movements. *Environmental Biology of Fishes*, 71:199–209.
- Lucífora, L.O., R.C. Menni y A.H. Escalante. (2005) Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *Carcharhinus brachyurus*, from north Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 107–115.
- Mabragaña, E., y M.B. Cousseau. (2004). Reproductive biology of two sympatric skates in the southwest Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. *Journal of Fish Biology*, 65: 559–573.
- Maeda, H., Ercoli, R., Fukada, K., y J. Garcia. (1994). Palangre de fondo en el Mar Argentino. Parte II. Resultados de los lances efectuados por el Buque de Investigación Pesquera “Dr. Eduardo Holmberg”. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 9: 79–111.
- Mahalanobis, P.C. (1936). On the generalized distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Science, India*, 12: 49–55.
- Maisey, J.G. (1984). Chondrichthyan phylogeny: a look at the evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 359–371.

- Maisey, J.G. (1986). Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics*, 2: 201–256.
- Maisey, J.G. (2012). What is an ‘elasmobranch’? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. *Journal of Fish Biology*, 80: 918–951.
- Marín, Y. y P. Puig. (1987). La pesquería del tiburón con palangre desde el puerto de La Paloma (1975–1985). Publicación de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, 3: 117–123.
- Marini, T.L. (1929). Enumeración de los peces coleccionados en las inmediaciones del laboratorio de Biología Marina de Puerto Quequén. *Physis*, 9: 451–454.
- Marshall, L.J., W.T. White e I.C. Potter. (2007). Reproductive biology and diet of the southern fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Batoidea: Rhinobatidae), an important trawl bycatch species. *Marine and Freshwater Research*, 58: 104–115.
- Martins, I.A., C.L. Martins y M.H.A. Leme. (2005). Biological parameters and population structure of *Psammobatis extenta* in Ubatuba region, north coast of the State of Sao Paulo, Brazil. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 85: 1113–1118.
- Mateo, J. (2006). Sembrando anzuelos para tiburones. Las demandas vitamínicas de la II guerra mundial y el desarrollo de la pesca comercial marítima en Argentina (1943-1952). *Boletín del Instituto de Historia Argentina y Americana “Dr. Emilio Ravignani”*. Tercera serie, 29: 119–150.
- McCaughran, D.A. (1992). Standardized nomenclature and methods of defining bycatch levels and implications. En: Schoning R. W., R. W. Jacobson, D. L. Alver-son, I. H. Gentle & J. Auyong (eds.), *Proceedings of the National Industry Bycatch Workshops*: 200-201. Natural Resources Consultants, Seattle.
- McEachran, J.D. (1976). Reply to: “Sexual dimorphism in skates (Rajidae)”. *Evolution*, 31: 218–220.

- McEachran, J.D. y J.A. Musick. (1973). Characters for distinguishing between immature Specimens of the sibling species, *Raja erinacea* and *Raja ocellata* (Pisces: Rajidae). *Copeia*, 1973: 238–250.
- McKibben, J.R. y D.R. Nelson. (1986). Patterns of movements and grouping of grey reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos* at Enewetak, Marshal Islands. *Bulletin of Marine Science*, 38: 89–110.
- Menni, R.C. (1985). Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el Mar Argentino en agosto–setiembre de 1978 (Chondrichthyes). *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) sección zoología*, Tomo xiii, 138:151–182.
- Menni, R.C. (1986). Shark Biology in Argentina: a Review. *Proceedings of the Second International Conference Indo-Pacific Fishes*, (Uyeno, T., Arai, R., Taniuchi, T. y K. Matsuura, eds.), Ichthyological Society of Japan. Tokyo, pp. 425–436.
- Menni, R.C. y A.E. Gosztonyi. (1982). Benthic and semidemersal fish associations in Argentine sea. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 17: 1–29.
- Menni, R.C. y H.L. López. (1979). Biological data and otolith (*Sagitta*) morphology of *Polyprion americanus* and *Schedophilus griseolineatus* (Osteichthyes, Serranidae and Centrolophidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 14: 17–32.
- Menni, R.C. y L.O. Lucifora. (2007). Condrictios de la Argentina y Uruguay. *Lista de Trabajo. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica-Didáctica*, La Plata, Argentina, 11: 1–15.
- Menni, R.C., Cousseau, M.B. y A.E. Gosztonyi. (1986). Sobre la biología de los tiburones costeros de la Provincia de Buenos Aires. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 213: 3–27.
- Menni, R.C., Gosztonyi, A.E. y H. López. (1979). Sobre la ecología y biología de *Halaelurus bivius* (Chondrichthyes, Scyliorhinidae). *Revista del Museo Argen-*

tino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Tomo II (Sesquicentenario), 3: 71-88.

Menni, R.C., R.A. Ringuelet y R.H. Aramburu. (1984). Peces marinos de la Argentina y Uruguay. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires. 359 pp.

Menni, R.C., A.J. Jaureguizar, M. Stehmann y L.O. Lucifora. (2010). Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodiversity and Conservation*, 19: 775-796.

Miller, T. J. (2002). Assemblages, communities, and species interactions. Chapter 8. En: Fuiman, L.A. y R.G. Werner (Eds.). *Concepts in Fishery Science: The Unique Contributions of Early Life Stages*: 183-205. Blackwell Sciences.

Moulton, P.L., Walker, T.I., y Saddler, S.R. (1992). Age and growth studies of gummy shark, *Mustelus antarcticus* Gunther, and school shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus), from southern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 43: 1241-1267.

Murua, H., G. Kraus, F. Saborido-Rey, P.R. Witthames, y S. Junquera. (2003). Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33: 33-54.

Musick, J.A. y J.K. Ellis. (2005). Reproductive evolution of Chondrichthyans. En: W.C. Hamlett (ed.). *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Sciences Publishers, Inc, New Hampshire, USA, pp 45-79.

Myrberg Jr., A.A. y S.H. Gruber. (1974). The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Copeia*, 1974: 358-374.

Nakaya, K. (1975). Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Japanese catsharks, Scyliorhinidae. *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, 23: 1-94.

- Nani, A. (1964). Variaciones estacionales de la fauna íctica del área de pesca de Mar del Plata, Segunda reunión de CARPAS, Mar del Plata, Argentina, 27-30 abril 1964. CARPAS/2/Documento Técnico 20, 21 pp.
- Nani, A. y P. Gonzalez Alberdi. (1966). Informe preliminar sobre el muestreo de la pesca de arrastre de la región de Mar del Plata destinada a la industria de reducción. CARPAS/3/Documento Técnico 7, 10 pp.
- Naylor, G.J.P. (1990). A morphometric approach to distinguish between the upper dentitions of *Carcharhinus limbatus* and *C. brevipinna* with comments on its application to tracing shark phylogenies through their fossil teeth. En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries (Pratt, H.L., Gruber, S.H. y Taniuchi, T., eds): pp. 381-387. NOAA Technical Report. NMFS.
- Nédelec, C. y J. Prado. (1990). Definición y clasificación de las diversas categorías de artes de pesca. FAO Fisheries Technical Paper. No 222. Rev.1. 92 pp.
- Needham, J. (1942). Biochemistry and morphogenesis. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nion, H. (1999). La pesquería de tiburones en Uruguay con especial referencia al cazón (*Galeorhinus galeus* Linnaeus 1758). In Shotton, R. (ed.) Case studies of management of elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 378(1): 219-267.
- Northridge, S.P. (1991). Driftnet fisheries and their impacts on non-target species: a worldwide review. FAO. Fisheries Technical Paper No. 320.
- Oddone, M.C. y A.F. Amorim. (2008). Size at maturity of *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatinae) in the south-west Atlantic Ocean. Journal of Fish Biology 72: 1515-1519.

- Oliveira, P., F.H.V. Hazin, F. Carvalho, M. Rego, R. Coelho, A. Piercy y G. Burgess. (2010). Reproductive biology of the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. *Journal of Fish Biology*, 76: 1655–1670.
- Olsen, A.M. (1953). Tagging of the school shark, *Galeorhinus australis* (Macleay) (Carcharhanidae) in South-Eastern Australian Waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 4: 95–104.
- Olsen, A.M. (1954). The biology, migration, and growth rate of the school shark, *Galeorhinus australis* (Macleay) (Carcharhinidae) in south-eastern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 5: 353–410.
- Olsen, A.M. (1984). Synopsis of biological data on the school shark *Galeorhinus australis* (Macleay 1881). FAO Fisheries Synopsis 139, Rome. 42 pp.
- Packard, G.C. (2009). On the use of logarithmic transformations in allometric research. *Journal of Theoretical Biology*, 257: 515–518.
- Packard, G.C. (2014a). Multiplicative by nature: logarithmic transformation in allometry. *Journal of Experimental Zoology B*, 322: 202–207.
- Packard, G.C. (2014b). Assessing allometric growth by leaves and the hypothesis of diminishing returns. *International Journal of Plant Sciences*, 175: 742–753.
- Packard, G.C. y T.J. Boardman. (2008). Model selection and logarithmic transformation in allometric analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81: 496–507.
- Paloheimo, E. y L.M. Bickie. (1964). Abundance and fishing success. *Rapports et procès-verbaux des réunions / Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, 155: 152–163.
- Pequeño, G.R. (1977). El genero *Galeorhinus* en Chile (Elasmobranchii: Triakidae). *Revista de Biología Marina, Departamento de Oceanología de la Universidad de Chile*, 16: 183–188.

- Peres, M.B. y C.M. Vooren. (1991). Sexual development, reproductive cycle, and fecundity of the school shark *Galeorhinus galeus* off southern Brazil. U.S. Fishery Bulletin, 89: 655–667.
- Perez Comesaña, J.E., L.L. Tamini y G.E. Chiaramonte. (2011). El desembarque de batoides de interés comercial en Puerto Quequén, provincia de Buenos Aires. Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condriactos (tiburones, rayas y quimeras) en la República Argentina, tomo II: 207–215.
- Péres Júnior, J.A. (1998). Avaliação dos efeitos da pesca sobre a dinâmica da população do cação bico-doce *Galeorhinus galeus* do sul do Brasil. Tesis de Maestrado. FURG, Rio Grande. 55 pp.
- Perez Macri, G. y E.A. Crespo. (1989). Survey of the franciscana, *Pontoporia blainvillei*, along the Argentine coast, with a preliminary evaluation of mortality in coastal fisheries. Occasional Paper IUCN SSC, 3: 57–63.
- Pierce, S.J., S.A. Pardo y M.B. Bennett. (2009). Reproduction of the blue-spotted maskray *Neotrygon kuhlii* (Myliobatoidei: Dasyatidae) in south-east Queensland, Australia. Journal of Fish Biology, 74: 1291–1308.
- Pitcher, T.J. y P.J.B. Hart. (1982). Fisheries Ecology. Croom Helm, London.
- Poos, J.J. y A.D. Rijnsdorp (2007). An "experiment" on effort allocation of fishing vessels: the role of interference competition and area specialization. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64: 304–313.
- Pozzi, A.J. y L.F. Bordale. (1935). Cuadro sistemático de los peces marinos de la República Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 120: 145–189.
- Praderi, R. (1985). Relaciones entre *Pontoporia blainvillei* (Mammalia: Cetacea) y tiburones (Selachii) de aguas Uruguayas. Comunicaciones zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, 11(151): 1–19.

- Prager, M.H., E.D. Prince y D.W. Lee. (1995). Empirical length and weight conversion equations for blue marlin, white marlin, and sailfish from the North Atlantic Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 56: 201–210.
- Pratt, H.L. Jr. (1979). Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *U.S. Fishery Bulletin*, 77: 445–470.
- Pratt, H.L. y J. Carrier. (2001). A review of elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Environmental Biology of Fishes*, 60: 157–188.
- Pratt, H.L. Jr y J.G. Casey. (1990). Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a review of Holden's method of estimating growth parameters. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries*. (Pratt H.L. Jr, S.H. Gruber y T. Taniuchi Eds.). NOAA Technical Report NMFS 90. Pp. 97–109. (US Department of Commerce, National Marine Fisheries Service, NOAA).
- Punt, A.E. y T.I. Walker. (1998). Stock assessment and risk analysis for the school shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus) off southern Australia. *Marine and Freshwater Research* 49: 719–731.
- Quinn, T.J., II. (1981). The use of Leslie-type age-structure models for the Pacific halibut population. En: Chapman, D.G. y V.F. Gallucci Eds. *Quantitative Population Dynamics*: 217–242. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland.
- Quinn, T.J., II y R.B. Deriso. (1999). *Quantitative Fish Dynamics*. Oxford University Press.
- Quiroz, J.C., R. Wiff y R. Céspedes. (2009). Reproduction and population aspects of the yellownose skate, *Dipturus chilensis* (Pisces, Elasmobranchii: Rajidae), from southern Chile. *Journal of Applied Ichthyology*, 25: 72–77.

- Ranzi, S. (1932). Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci –
Parti I. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, 13: 209–240.
- Ranzi, S. (1934). Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci –
Parti II and III. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, 13: 331–437.
- RAO, C.R. (1952). Advanced Statistical Methods in Biometric Research. New York.
John Wiley and Sons.
- Reyment, R.A., R.E. Blackith y N.A. Campbell. (1984). Multivariate Morphometrics,
2nd Edition. Academic Press, London.
- Ringuelet, R.A. (1958). El cazón o tiburón vitamínico precisa medidas de conservación.
Boletín Conservación, 2(17): 2–4.
- Ringuelet, R.A. y R.H. Aramburu. (1960). Peces marinos de la República Argentina.
Agro, 2 (5): 1–141.
- Ripley, W.E. (1946). The biology of the soupfin *Galeorhinus zygopterus* and biochemical
studies of the liver. California Fish Bulletin, 64: 7–38.
- Ripley, W.E. y R.A. Bolomey. (1946). The relation of the biology of the soupfin to the
liver yield of vitamin A. California Fish Bulletin, 64: 39–72.
- Roa, R., B. Ernst y F. Tapia. (1999). Estimation of size at sexual maturity: an evaluation
of analytical and resampling procedures. U.S. Fishery Bulletin, 97: 570–580.
- Rose, D. (1996). An overview of world trade in sharks and other cartilaginous fishes.
TRAFFIC International. Cambridge (UK), 106 pp.
- Sadowsky, V. (1977). A especie *Galeorhinus vitaminicus* de Buen, 1950, e um sinonimo
da especie cosmopolita *Galeorhinus galeus* (L. 1758). Ciencia e Cultura (Supl. Re-
sumos), 29(7): 801–802.
- Sadowsky, V. y R.C. Menni. (1974). Sobre *Raja platana* Günther, 1880 (Chondichthyes,
Rajidae). Physis, 33(86): 23–32.

- San Martín, M.J., J.E. Perez y G.E. Chiaramonte. (2005). Reproductive biology of the South West Atlantic marbled skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932 (Elasmobranchii, Rajidae). *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 504–510.
- Savin, N.E. y K.J. White (1977). The Durbin-Watson Test for Serial Correlation with Extreme Sample Sizes or Many Regressors. *Econometrica*, 45: 1989–1996.
- Schluessel, V., M.B. Bennett y S.P. Collin. (2010). Diet and reproduction in the white-spotted eagle ray *Aetobatus narinari* from Queensland, Australia and the Penghu Islands, Taiwan. *Marine and Freshwater Research*, 61: 1278–1289.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press. Cambridge, New York. 241 pp.
- Segura, A.M. y A.C. Milessi. (2009). Biological and reproductive characteristics of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae) as documented from an artisanal fishery in Uruguay. *Journal of Applied Ichthyology*, 25: 78–82.
- Siccardi, E. (1950). El problema del tiburón en la economía pesquera e industrial. Primer Congreso Nacional de Pesquerías Marítimas e Industrias Derivadas. Mar del Plata, 24–29 de octubre de 1949. Actas, T ii, pp. 121–146. Buenos Aires.
- Simpson, G.G., A. Roe y R.C. Lewontin. (1960). *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace and World Inc. New York.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. (1990). Morphometric analysis of sharks of the genus *Carcharhinus* Blainville, 1816: *C. limbatus* (Valenciennes, 1841) and *C. brevipinna* (Müller & Henle, 1841) from Mexican waters. *Scientia Marina*, 54: 349–358.
- Smith, T.D. (1994). *Scaling Fisheries: The Science of Measuring the Effects of Fishing, 1855–1955*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, S.E., D.W. Au y C. Show. (1998). Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Marine and Freshwater Research*, 49: 663–678.

- Springer, S. (1960). Natural history of the sandbar shark, *Eulamia milberti*. U.S. Fishery Bulletin, 61: 1-38.
- Springer, S. (1966). A review of western Atlantic cat sharks, Scyliorhinidae, with descriptions of a new genus and five new species. U.S. Fishery Bulletin, 65: 581-624.
- Springer, S. (1967). Social organization of shark populations. En: Sharks, Skates, and Rays (Gilbert, P.W., Mathewson, R.F. y D.P. Rall, eds.): pp. 149-174. Johns Hopkins Press, Baltimore.
- Stanley, C.A. (1988). Tagging experiments on school shark (*Galeorhinus australis*) and gummy shark (*Mustelus antarcticus*): recapture data for south-eastern Australian releases, 1942 to 1956. CSIRO Marine Laboratories. Report 192. Hobart, 91 pp.
- Stehmann, M.F.W. (2002). Proposal of a maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). Archive of Fishery and Marine Research, 50: 23-48.
- Stevens, J.D. (1990). Further results from a tagging study of pelagic sharks in the north-east Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 70: 707-720.
- Stevens, J.D. (2005). Taxonomy and field techniques for identification and available regional guides. En: Management techniques for elasmobranch fisheries (Muzick, J.A. y R. Bonfil, eds.): pp. 15-44. FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome, FAO. 2005. 251pp.
- Stevens, J.D. y K.J. McLoughlin. (1991). Distribution, size, and sex composition, reproductive biology and diet of sharks from northern Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 40: 129-146.

- Stevens, J.D., R. Bonfil, N.K. Dulvy y P.A. Walker. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 476–494.
- Tamini, L.L. (2001). Estudio del descarte en la pesca de arrastre de fondo en el área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 63 pp.
- Tamini, L.L., J.E. Perez, G.E. Chiaramonte y H.L. Cappozzo. (2002). Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* and fish as bycatch in the cornalito *Sorgentinia incisa* fishery at Puerto Quequén, Argentina. *Atlantic Seabirds*, 4: 109–114.
- Tamini, L.L., G.E. Chiaramonte, J.E. Pérez y H.L. Cappozzo. (2006). Batoid bycatch in the bottom trawl fishery at Puerto Quequén, Argentina. *Fisheries Research*, 77: 327–332.
- Teshima, K. y Mizue K. (1972). Studies on sharks. 1. Reproduction in the female sumitsuki shark *Carcharhinus dussumieri*. *Marine Biology*, 14: 222–231.
- Thompson, D'Arcy W. (1917). On Growth and Form. Cambridge University Press.
- Tillman, M.F. (1993). Bycatch- the issue of the 90's. En: Jones, R.P. (ed). International Conference on Shrimp Bycatch: 13–18. Southeastern Fisheries Association, Tallahassee.
- Tovar-Ávila J, T.I. Walker, y R.W Day. (2007) Reproduction of *Heterodontus portusjacksoni* in Victoria, Australia: evidence of two populations and reproductive parameters for the eastern population. *Marine and Freshwater Research*, 58: 956–965.
- Trella, K. (1998). Fecundity of the blue whiting (*Micromesistius australis* Norman, 1937) from the Falkland fishing grounds in the years 1983, 1984 and 1986. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 2(144): 25–34.

- Vaillant, L. (1888). Poissons. Mission Scientifique de Cap Horn, 1882-1883. Zoologie, 6: 1-16.
- Van der Molen, S., G.M. Caille y R. González. (1998). By-catch of sharks in Patagonian coastal trawl fisheries. *Marine and Freshwater Research*, 49: 641-644.
- Veríssimo, A., L. Gordo e I. Figueiredo. (2003). Reproductive biology and embryonic development of *Centroscyrnus coelolepis* in Portuguese mainland waters. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 1335-1341.
- Vignaux, M. (1996). Analysis of vessel movements and strategies using commercial catch and effort data from the New Zealand hoki fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 53: 2126-2136.
- Vooren, C.M. (1992). Strategies reproductives comparees de huit especes de selaciens vivipares du sud du Bresil. *Bull. Soc. zool. Fr.* 117(3): 303-312.
- Vooren C.M. (1997). Demersal elasmobranchs. En: *Subtropical Convergence Environments: The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic* (Eds. U. Seeliger, C. Odebrecht y J.P. Castello): 141-146. Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania.
- Walker, T.I. (1976). Effects of species, sex, length and locality on the mercury content of school shark *Galeorhinus australis* (Macleay) and gummy shark *Mustelus antarcticus* Guenther from south-eastern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 27:603-616.
- Walker, T.I. (1998). Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49:553-572.
- Walker, T.I. (1999). *Galeorhinus galeus* fisheries of the world. In Shotton, R. (ed.) *Case studies of management of elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper 378(2): 728-773.

- Walker, T.I. (2005). Reproduction in fisheries science. En: Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids, and Chimaeras (Hamlett, W.C., ed.): pp. 81–127. Enfield, New Hampshire, Science Publishers, Inc.
- Walker, T.I. (2007). Spatial and temporal variation in the reproductive biology of gummy shark *Mustelus antarcticus* (Chondrichthyes: Triakidae) harvested off southern Australia. Marine and Freshwater Research, 58: 67–97.
- Walker, T.I., B.L. Taylor, R.J. Hudson and J.P. Cottier. (1998). The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*), harvested off southern Australia. Fishery Research 39: 139–163.
- Walker, T.I., B.L. Taylor, L.P. Brown y A.E. Punt. (2008). Embracing Movement and Stock Structure for Assessment of *Galeorhinus galeus* Harvested off Southern Australia. En: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation (Camhi, M.D., E.K. Pikitch y E.A. Babcock, eds.): 369–392. Blackwell Publishing Ltd. Oxford.
- Walker, T.I., R.D. Cavanagh, J.D. Stevens, A.B. Carlisle, G.E. Chiaramonte, A. Domingo, D.A. Ebert, C.M. Mancusi, A. Massa, M. McCord, G. Morey, L.J. Paul, F. Serena y C.M. Vooren. (2012). *Galeorhinus galeus*. En: 2007 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland.
- Ward, R.D. y M.G. Gardner. (1997). Stock structure and species identification of school and gummy sharks in Australasian waters. Report to Fisheries Research and Development Corporation Project No. 93/64. (FRCD: Canberra), 91 pp.
- Welcomme, R.L. (1967). The relationship between fecundity and fertility in the mouthbrooding cichlid fish *Tilapia leucosticta*. Journal of Zoology, 151: 453–468.
- West, G.J. y J.D. Stevens. (2001). Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. Environmental Biology of Fishes, 60: 283–298.

- Weymouth, F.W. (1922). The life-history and growth of the pismo clam (*Tivela stultorum* Mawe). Scripps Institute, Oceanography Library Fishery Bulletin, 7: 120 pp.
- Wood-Mason, J. y A. Alcock. (1891). On the uterine villiform papillae of *Pteroplatea micrura*, and their relation to the embryo. Proceedings of the Royal Society of London, 49: 359–367.
- Wourms, J.P. (1977). Reproduction and development in chondrichthyan fishes. American Zoologist, 17: 379–410.
- Wourms, J.P. (1981). Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. American Zoologist, 21: 473–515.
- Wourms, J.P. y J. Lombardi. (1992). Reflections on the evolution of piscine viviparity. American Zoologist, 32: 276–293.
- Xiao, X., E.P. White, M.B. Hooten y S. Durham. (2011). On the use of logtransformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. Ecology, 92: 1887–1894.
- Yano, K. (1992). Comments on the reproductive mode of the false cat shark *Pseudotriakis microdon*. Copeia 2: 460-468.
- Yano, K. (1993). Reproductive biology of the slender smoothhound, *Gollum attenuatus*, collected from New Zealand waters. Environmental Biology of Fishes 38: 59–71.
- Yano, K. y J.A. Musick. (1992). Comparison of morphometrics of Atlantic and Pacific specimens of the false catshark, *Pseudotriakis microdon*, with notes on stomach contents. Copeia, 1992: 877-886.
- Zar, J.H. (2010). Biostatistical Analysis. 5ª Ed. Prentice Hall, New Jersey, 944 pp.