



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Características de historia de vida del pez gallo
Callorhynchus callorhynchus, el tiburón gatuzo *Mustelus
schmitti* y la raya ojona *Atlantoraja cyclophora* en el Golfo
San Matías, Patagonia Norte, Argentina.**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
de Ciencias Biológicas.

Lic. Bernasconi Juan Federico

Director de tesis: Dr. Di Giácomo Edgardo Ernesto

Consejero de Estudios: Dra. Ivanov Verónica

Lugar de trabajo: Instituto de Biología Marina y Pesquera "Almirante Storni"
Grupo de Estudio de Peces Cartilaginosos "CONDROS"

Buenos Aires, 2018

Fecha de defensa: 5 de septiembre de 2018

RESUMEN

Características de historia de vida del pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*, el tiburón gatuzo *Mustelus schmitti* y la raya ojona *Atlantoraja cyclophora* en el Golfo San Matías, Patagonia Norte, Argentina.

Conocer los parámetros de historia de vida de las diferentes especies de condriictios es uno de los principales requisitos para evaluar el estado de sus poblaciones y su vulnerabilidad a la explotación pesquera. En este trabajo se estudiaron las características de historia de vida en cuanto a edad, crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad de tres especies de condriictios pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos y capturadas frecuentemente en el Golfo San Matías: el pez gallo *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali), el tiburón gatuzo *Mustelus schmitti* (Selachii) y la raya ojona *Atlantoraja cyclophora* (Batoidea). Los ejemplares analizados de cada una de las especies se obtuvieron de diferentes fuentes: campañas de investigación pesquera anuales realizadas entre los años 2004-2007, muestreos de desembarques de la flota comercial y a bordo durante los periodos 2005-2009 y 2011-2012. La edad y crecimiento fueron calculadas a partir de la lectura de secciones vertebrales para el caso del gatuzo y la raya ojona evaluando cinco modelos de crecimiento. En cambio, para el pez gallo se evaluaron dos metodologías: la interpretación de marcas de crecimiento en la espina de la primer aleta dorsal y el análisis de estructura de tallas.

En el caso del pez gallo (Holocephali: *C. callorhynchus*), el rango de tallas obtenidos a partir de los muestreos de desembarques de las capturas comerciales estuvo entre 22 y 58 cm de largo al comienzo del lóbulo superior de la aleta caudal (LCLS) ($n = 2126$) para los machos y para las hembras entre 25 y 76 cm de LCLS ($n = 1571$) y el obtenido a partir de tres campañas de investigación fue entre 8-13 a 59 cm LCLS para los machos ($n = 1005$) y entre 14 a 69 cm de LCLS para las hembras ($n = 1132$). En cuanto a la metodología de lectura de edades en la espina dorsal utilizada en este estudio, se concluye que la técnica no fue eficaz para estudiar la edad y crecimiento, ya que existe incertidumbre y poca precisión en cuanto a que las lecturas observadas representan el número máximo de anillos presentes en la espina. A partir del análisis de estructura de tallas (método Mix-ACOH) se identificaron 12 clases de edad para los machos y 16 para las hembras. Considerando el criterio biológico el modelo de Gompertz con L_{0fijo} ($GGF_{L_0 fijo}$) fue seleccionado como el más adecuado para ambos sexos. Los parámetros de crecimiento obtenidos con esta metodología indican que las hembras tienen un crecimiento de tipo moderado ($K = 0,17$ años⁻¹; $L_{\infty} = 70,75$ cm; $L_0 = 10$ cm) mientras que en los machos es de tipo rápido ($K = 0,257$ años⁻¹; $L_{\infty} = 53,11$ cm; $L_0 = 10$ cm). La longevidad teórica estimada fue de 13 y 21 años de edad en machos y hembras respectivamente. Se observó que existen diferencias entre sexos en la madurez del pez gallo estimándose en el caso de las hembras un $LCLS_{50\%} = 47,48$ cm y una edad de madurez ($E_{50\%}$) = 9,34 años y para los machos un $LCLS_{50\%} = 43,39$ cm y una $E_{50\%} = 5,7$ años. El $LCLS_{50\%}$ de las hembras representó un 62% de la talla máxima, mientras que la $E_{50\%}$ representa el 44% de su longevidad. En los machos, el $LCLS_{50\%}$ representó un

70% de la talla máxima, mientras que la $E_{50\%}$ representó el 42% de su longevidad. La de mortalidad natural (M) obtenida fue entre 0,28 y 0,41 año⁻¹ para los machos y 0,15 y 0,30 año⁻¹ para las hembras, siendo la M_{promedio} de 0,35 año⁻¹ y 0,23 año⁻¹ para machos y hembras respectivamente. En conclusión, se observaron diferencias entre sexos en las características de historia de vida del pez gallo en el GSM: la talla máxima, la talla y edad de madurez y la longevidad en el caso de las hembras fueron mayores a la de los machos, mientras que la tasa de crecimiento y mortalidad natural fueron menores. Futuros estudios de análisis demográficos y de evaluación de stock deberían realizarse para evaluar la productividad y capacidad de resiliencia de la especie.

En el caso del gatuzo (Selachii: *M. schmitti*), el rango de tallas obtenido a partir de los muestreos de desembarques comerciales estuvo entre 37 y 89 cm de largo total (LT) para los machos ($n = 624$) y para las hembras entre 39 y 106 cm de LT ($n = 612$). Las edades observadas variaron entre 1 y 15 años en los machos y entre 1 y 21 años en las hembras. No se encontraron diferencias significativas en las curvas de crecimiento de los modelos evaluados. El modelo de VonBertalanfy de 2 fases (VBGF-2 fases) para ambos sexos juntos fue seleccionado como el más adecuado por el ajuste estadístico y el criterio biológico (parámetros estimados: $K = 0,12$ años⁻¹; $L_{\infty} = 103,12$ cm; $t_0 = -3,56$ años; $t_h = 4,4$ años; $h = 0,11$). El parámetro K , indica que el gatuzo tiene un crecimiento moderado. La longevidad teórica estimada fue de 21,42 años. No se encontraron diferencias significativas en la talla de madurez entre sexos, estimándose un $LT_{50\%} = 66,9$ cm que corresponde a una $E_{50\%} = 5,6$ años (27% de su longevidad) para ambos sexos. El $LT_{50\%}$ de las hembras representó un 71% de la talla máxima y en los machos un 63%. El rango de M obtenido en este estudio fue entre 0,19 y 0,29 año⁻¹, siendo la $M_{\text{promedio}} = 0,23$ año⁻¹. En conclusión, se observó que existieron diferencias entre sexos en las características de historia de vida del gatuzo: la talla promedio y máxima y la edad máxima observada fueron mayores para las hembras, mientras que la mortalidad natural fue menor a la de los machos. Las estimaciones realizadas en este estudio en el GSM indican que el tiburón gatuzo *M. schmitti* tiene un crecimiento moderado, es una de las especies más longevas dentro del género *Mustelus* y tiene una edad de madurez relativamente temprana.

Para la raya ojona (Batoidea: *A. cyclophora*) la estructura de tallas obtenida de los muestreos de desembarques comerciales estuvo entre 32 y 68 cm de LT en los machos y entre 32 y 66 cm en las hembras. Las edades observadas en machos variaron entre 0+ y 8 años ($n = 124$) y para las hembras variaron entre 1 y 10 años ($n = 167$). Se encontraron diferencias significativas entre sexos en las curvas de crecimiento. En los machos el modelo de von Bertalanffy con 3 parámetros fue seleccionado como el más adecuado según el ajuste estadístico y el criterio biológico. Con este modelo se estimaron los siguientes parámetros: la talla de nacimiento $L_0 = 18,7$ cm; talla asintótica $L_{\infty} = 64,3$ cm; y coeficiente de crecimiento $K = 0,25$ años⁻¹. En cambio para las hembras el modelo de Gompertz de 3 parámetros fue seleccionado como el más adecuado según el ajuste estadístico y el criterio biológico. Para este modelo se estimaron los siguientes parámetros: la talla de nacimiento $L_0 = 23,7$ cm; talla asintótica $L_{\infty} = 68,36$ cm, y coeficiente de crecimiento $K = 0,24$ años⁻¹. La longevidad teórica fue estimada en 12,6 y 10 años para hembras y machos,

respectivamente. La talla de madurez ($LT_{50\%}$) se estimó con el modelo logístico obteniéndose para los machos un $LT_{50\%} = 54,13$ cm y para las hembras un $LT_{50\%} = 56,72$ cm, correspondiendo a edades de madurez de 6 y 7,2 años para machos y hembras, respectivamente. Los resultados obtenidos indican que existen diferencias entre sexos, siendo las hembras las que maduran a edad y tallas mayores y son más longevas. El coeficiente de crecimiento K indica que *A. cyclophora* tiene un crecimiento relativamente rápido ($K > 0,2 \text{ año}^{-1}$) por encima de la media en la familia Rajidae y sería la especie de crecimiento más rápido en el género *Atlantoraja*. A su vez es la especie de menor longevidad dentro del género *Atlantoraja* y tiene una edad de madurez tardía.

Este estudio contribuye al conocimiento de las características de historia de vida de tres especies de condrictios del Mar Argentino. Las diferencias observadas en las especies estudiadas en el GSM demuestran que si bien puede existir un patrón/relación común en las características de historia de vida de los condrictios al comparar con otros grupos taxonómicos mayores (por ej. a nivel de clase), cuando los parámetros se analizan a nivel de especie, familia e incluso orden o subclases, existe una amplia gama de estrategias de historia de vida y diferentes relaciones entre parámetros. Por lo tanto es importante estudiar los parámetros de historia de vida a nivel específico e incluso regionalmente cuando se realizan evaluaciones poblacionales de las especies de condrictios y se analiza su vulnerabilidad a la explotación.

Palabras claves: Edad, Crecimiento, Quimeras, Selachii, Batoidea, Condrictios.

ABSTRACT

Life history traits of the elephant fish *Callorhynchus callorhynchus*, the shark narrownose smoothhound *Mustelus schmitti* and the eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* in the San Matías Gulf, Northern Patagonia, Argentina.

The knowledge of the chondrichthyans life history traits is one of the most important issues for the stock assessments and to know their vulnerability to the fisheries. In this thesis the life history traits of age, growth, maturity, longevity and mortality of three chondrichthyans species from different taxonomy groups and caught frequently in the San Matías gulf were studied. The species were: the elephant fish *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali), the shark narrownose smoothhound *Mustelus schmitti* (Selachii) and the eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Batoidea).

The specimens analyzed were obtained from three different sources: annual fishery research cruises during 2004-2007, landings samplings of commercial fleet and on-board samplings between 2005-2009 and 2011-2012. The age and growth of the narrownose smooth-hound shark and eyespot skate were estimate from growth bands counts in vertebral sections and fit to five growth models. Instead, for the elephant fish two methodologies were evaluate to study growth, the age readings (growth bands counts) in the dorsal fin spine sections and the analysis of length frequency data.

For the elephant fish (Holocephali: *C. callorhynchus*), the length range obtained from the commercial landings samplings for the males were between 22-58 cm, measure from the snout to the beginning of the upper lobe of the caudal fin (LCLS) (n = 2126) and for females between 25-76 cm of the LCLS (n = 1571). Besides, the length range obtained from three independent-fisheries research cruises was between 8 to 59 cm of LCLS for the males (n = 1005) and between 14 to 69 cm of LCLS for females (n = 1132). The age reading methodology in the dorsal fin spine was not successfull to age estimation, because it was observe uncertainty and inaccuracy due to the fact the observed bands are maximum amount of growth rings present in the spine section. Twelve group ages for males and sixteen-age classes for females were obtained with the length frequency analysis (Mix-ACOH methodology). The Gompertz L_0 fixed ($GGF_{L_0 \text{ fixed}}$) growth model was selected as the most adequate for both sexes considering the biological criteria. The estimated model parameters with this model showed that the females have a moderate growth type ($K = 0,17 \text{ year}^{-1}$; $L_\infty = 70,75 \text{ cm}$; $L_0 = 10 \text{ cm}$) and the males have a fast growth type ($K = 0,257 \text{ year}^{-1}$; $L_\infty = 53,11 \text{ cm}$; $L_0 = 10 \text{ cm}$). The theoretical longevity estimated for males and females were 13 and 21 years respectively. Differences between sexes in the maturity of elephant fish were observed, with the estimated maturity $LCLS_{50\%} = 47,48 \text{ cm}$ and maturity age ($A_{50\%}$) = 9,34 years for females and $LCLS_{50\%} = 43,39 \text{ cm}$ and $A_{50\%} = 5,7$ years for males. The $LCLS_{50\%}$ of females was a 62% of the observed maximum length, while the $E_{50\%}$ was a 44% of the longevity. For males, the $LCLS_{50\%}$ was a 70% of the observed maximum length, while the $A_{50\%}$ was a 42% of the longevity. The natural mortality (M) estimated was between $0,28-0,41 \text{ year}^{-1}$ for males and $0,15-0,30 \text{ year}^{-1}$ for females, with the M_{average} of

0,35 year⁻¹ and 0,23 year⁻¹ for males and females respectively. In conclusion, differences between sexes was observe for the elephant fish life history traits in the SMG: the female's maximum length, maturity age, maturity length and longevity were higher than males, while the female's growth rate and natural mortality were lower. Future researches on demographic analysis and stock assessments for *C. callorhynchus* should be necessary to evaluate their productivity and resilience.

For the narrownose smoothhound shark (Selachii: *M. schmitti*), the length range obtained from the commercial landings samplings were between 37 and 89 cm of the total length (TL) for males (n = 624) and between 39-106 cm of TL for females (n = 612). The observed ages were between 1 and 15 years for males (n = 179) and between 1 and 21 years for females (n = 193). Growth models fitted were similar for both sexes with not significant differences between sexes. The Von Bertalanfy 2 phases (VBGF-2 phases) growth model for both sexes was selected as the most adequate considering the biological criteria and the statistical criteria of fit (estimates parameters: K = 0,12 year⁻¹; L_∞ = 103,12 cm; t₀ = -3,56 year; t_h = 4,4 year; h = 0,11). The K parameter estimated indicates that the narrownose smoothhound shark has a moderate growth type. The theoretical longevity estimated was 24,4 years. Not significant differences were found between sexes for the maturity length. The TL_{50%} estimated for both sexes was 66,9 cm that was a A_{50%}=5,6 years (27% of the longevity). For females the TL_{50%} was a 71% of the observed maximum length and for males the TL_{50%} was a 63% of the observed maximum length. The M estimates were between 0,19 and 0,29 year⁻¹, with the M_{average} = 0,23 year⁻¹. In short, differences between sexes were observed in some of the life history traits of the narrownose smoothhound shark: the maximum and average length, and the maximum age observed were higher in the females than males, while the natural mortality were lower in the females than males. The estimates of this study indicate that the shark *M. schmitti* has a moderate growth and is one of a species with greater longevity and relatively early maturity age for the genus *Mustelus*.

For the eyespot skate (Batoidea: *A. cyclophora*) the length frequency obtained from the samplings of commercial landings were between 32 and 68 cm of TL for the males (n = 283) and between 32 and 66 cm for the females (n = 268). Ages observed for males were between 0+ and 8 years (n = 124) and for females were between 1 and 10 years (n = 167). Significant differences were found between sexes for growth models. For the males, based on the statistical fit and the biological criteria, the von Bertalanffy growth model with 3 parameters was the best. The following parameters were estimated with this model: length at birth L₀ = 18,7 cm; asymptotic length L_∞ = 64,3 cm; and growth coefficient K = 0,25 years⁻¹. Instead, for females based on the statistical fit and the biological criteria, the Gompertz growth model with 3 parameters was the best. The following parameters were estimated with this model: length at birth L₀= 23,7 cm; asymptotic length L_∞= 68,36 cm; and growth coefficient K = 0,24 years⁻¹. The theoretical longevity estimated for females and males were 12,6 and 10 years respectively. The logistic model estimated a TL_{50%} = 54,13 cm for males and TL_{50%}= 56,72 cm for females, that correspond to a maturity age of 6 and 7,2 years, respectively. The estimated TL_{50%} was a 82-83% of the observed maximum length, while the A_{50%} was a 57-60% of the estimated longevity. The results obtained

shows there exist differences between sexes for the eyespot skate: the maturity age, maturity length and longevity were higher in the females than males. The growth coefficient K estimated indicates that *A. cyclophora* has a relatively fast growth ($K > 0,2 \text{ year}^{-1}$), higher than the average estimate for the Rajidae family and the highest growth compared with other species of the *Atlantoraja* genus. Additionally, *A. cyclophora* has the lowest longevity within the genus and a late maturity age.

This study contributes to increase the knowledge of the biological life history traits of three chondrichthyans species of the Argentinean sea. The observed differences between species demonstrate the importance to study of life history traits at species level. A common pattern in the life history traits may exist when chondrichthyans are compared to another taxonomic group (for example at the class level), but there are continuous life history strategies and different relationships when the parameters are analyzed at a lower taxonomic level (species, family, order or subclass). Therefore, the parameter estimation of the life history at species level is important and also at regionally level, when they are used for stock assessments and for vulnerability analysis.

Keywords: Age, Growth, Chimaeras, Selachii, Batoidea, Chondrychthyes.

AGRADECIMIENTOS

A mis directores, el Dr. Edgardo Di Giacomo y la Dra. María Raquel Perier que desde mis primeros viajes como estudiante a San Antonio Oeste/Las Grutas me abrieron las puertas del laboratorio, me dirigieron en este trabajo y compartieron sus conocimientos y pasión por el Golfo San Matías y la biología pesquera.

A mis compañeros del grupo CONDROS, Dra. Marina Coller, Tec. Matías Suarez, Tec. Gimena Mora, Dra. Marilu Estalles, Dra. Verónica Jausoro y Dra. Carolina Moya por las numerosas horas de laboratorio, muestreos y embarques compartidos.

A la planta pesquera de Calme/Rio Salado S.A. y a la tripulación del B/P Viernes Santo quienes me permitieron conocer desde adentro el trabajo en la pesca y realizar los muestreos para este estudio.

A la Dra. Marina Coller, por su colaboración en las lecturas de edades en los centros vertebrales para contrastar resultados.

Al Dr. Luis Cubillos, el Dr. Enzo Acuña y sus grupos de trabajo, quienes me recibieron en Chile y compartieron sus experiencias y metodologías para el estudio del pejegallo.

A la Universidad de Buenos Aires, por permitirme tener la oportunidad y el derecho de una educación y formación de postgrado publica, gratuita y de calidad.

Al CONICET, por otorgarme una beca inicial de formación para poder realizar este estudio.

Al Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni y todo su personal, en especial a Lucrecia, Analía y Sabina por los ricos cafés matinales.

A mis amigos de San Antonio Oeste, Mati y Gime que me abrieron las puertas de su casa desde el primer día que llegue SAO.

A todos mis amigos del grupo CONDROS, Mati, Gime, Marilu, Marina, Vero y Caro por los mates, charlas y cenas compartidas durante todos los años de trabajo en SAO/Las Grutas.

A mi actual directora, Gabriela Navarro por brindarme la oportunidad y apoyo durante la última etapa para finalizar este trabajo.

A mis compañeros de Gestión de Pesquerías, Laura Prosdocimi, Mariano Monsalvo, Vera Rozycki, Gustavo Martinez-Puljak, Marilina Insua y Luis Monteavaro quienes me apoyaron y acompañaron durante la última etapa de este trabajo... ¡y se aguantaron mis comentarios permanentes de Las Grutas!

A mis amigos de Las Grutas, Hernan, Nati y Fran quienes durante todos los años de este trabajo me acompañaron y compartimos días de playa, cenas y remadas.

A mis amigos de Acosta y Oruga: Pedrito, Juampi, Diego, Guille, Santi, Guido, Rolo, Tincho, Emi, Tecla y Juani por el aguante e innumerables momentos vividos antes, durante y seguramente después de este trabajo... ¡gracias por sus visitas a Las Grutas!

A "los pibes": Cabe, Pabli, Ale, Zurdo, Nacho y Juani, por lo viajes, asados y cervezas compartidas y por compartir.

A mis amigos de FCEyN y Pipis team: Santi, Diego, Marcos, Lucas, Martin y Carloto con quienes compartimos durante años materias, futbol y pizzas.

A todos los que estuvieron presentes, participaron y me apoyaron durante los años de este trabajo.

A mis abuelos, los que están y ya no están, que también son parte de esto.

A mi hermano Juani, eternamente agradecido por estar siempre... como el mejor hincha de futbol ¡en las buenas y en las malas!.

A mis viejos Juan y Stella que sin su apoyo, esfuerzo, ayuda, cariño y enseñanzas nada de esto hubiera sido posible... ¡gracias por las mil oportunidades!.

y finalmente al sorprendente Mar Argentino...

¡Muchas gracias!

Fede

A mi familia y amigos...



INDICE

CAPITULO 1: Introducción

1 Introducción general	12
2 Área de estudio y obtención de muestras	31
3 Bibliografía	42

CAPITULO 2: Características de historia de vida del pez gallo, *Callorhynchus callorhynchus*, en el Golfo San Matías: crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad

1 Introducción	54
2 Materiales y métodos	60
3 Resultados	75
4 Discusión	90
5 Bibliografía	104

CAPITULO 3: Características de historia de vida del tiburón gatuzo, *Mustelus schmitti*, en el Golfo San Matías: edad, crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad

1 Introducción	112
2 Materiales y métodos	116
3 Resultados	128
4 Discusión	143
5 Bibliografía	163

CAPITULO 4: Características de historia de vida de la raya ojona, *Atlantoraja cyclophora*, en el Golfo San Matías: edad, crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad

1 Introducción	175
2 Materiales y métodos	180
3 Resultados	186
4 Discusión	202
5 Bibliografía	214

CAPITULO 5: Conclusiones generales y discusión final

1 Conclusiones	225
2 Discusión final	231
3 Bibliografía	237

CAPITULO 1: Introducción

1. Introducción general

1.1 *Los condriictios*

Los condriictios (clase Chondrichthyes), conocidos comúnmente como peces cartilaginosos, son considerados el grupo de peces más exitoso en cuanto a su historia evolutiva, ya que han sobrevivido extinciones masivas desde su origen hace 400 millones de años durante el periodo Silúrico tardío o comienzos del Devónico (Compagno 1990, Grogan y Lund 2004). Las formas vivientes de la Clase comprenden 14 Ordenes, 54 Familias, 184 Géneros y alrededor de 1.100 especies (Compagno 2005, Nelson 2006, Ebert y Compagno 2007). Por el número de especies, la abundancia actual de peces cartilaginosos es bastante baja en comparación a los peces óseos, pero han podido resistir durante más de 100 millones de años la competencia cada vez más intensa de los teleósteos (Cousseau, 2010). Se diferencian de este último grupo principalmente por poseer un esqueleto enteramente cartilaginoso, con diferentes grados de calcificación, formado por un modo de mineralización superficial conocida como *tesserae* (Grogan y Lund 2004). A su vez los condriictios se diferencian de los peces óseos por poseer los siguientes caracteres: cuerpo desnudo o cubierto con escamas placoides; fecundación interna, para lo cual los machos poseen presencia de los mixopterigios o “claspers” (modificación de las aletas pélvicas); carencia de opérculos; carencia de vejiga natatoria; respiración exclusivamente branquial; y urea en sangre para osmoregulación (Cousseau 2010). La clase Chondrichthyes se divide en dos líneas evolutivas diferentes, la Subclase Holocephali y la Subclase Elasmobranchii (Nelson, 2016).

La subclase Holocephali está integrada por el grupo de especies conocida como holocéfalos, nombre dado por la constitución de su cabeza (holo= todo, céfalo= cabeza). Este grupo se distingue del resto de los condriictios por una variedad de características morfológicas, pero principalmente por el modo de fusión de la mandíbula inferior al cráneo (articulación holostílica: palatoc cuadrado fusionado al cráneo) y placas dentarias

hipermineralizadas sin reemplazo (Lund y Grogan 1997, Didier 2004, Cousseau 2010). Estudios paleontológicos indican que este grupo apareció por primera vez durante el Devónico a partir de un ancestro común de los condrictios (Lund y Grogan 1997, Grogan y Lund 2004). Los holocéfalos alcanzaron una amplia radiación en el Paleozoico durante el periodo Carbonífero y la mayoría de sus descendientes se habrían extinguido en el final del periodo Pérmico (Grogan y Lund 2004). Esta subclase tiene la particularidad de presentar un mezcla de caracteres primitivos (vértebras aspóndilas, mandíbulas holostílicas, línea lateral abierta en canaleta, etc.) y otros muy especializados (cartílagos labiales, placas dentarias, tenaculum frontal, agarraderas prepélvicas, etc.) por lo cual existe el debate entre taxónomos y biólogos evolutivos para saber si son los condrictios menos evolucionados o por el contrario una forma más evolucionada que los elasmobranquios (Didier 2004, Cousseau 2010). En la actualidad han sido descritas 49 especies a nivel mundial (Weigmann 2016), pertenecientes solamente al orden Chiameriformes, que incluye tres familias, Callorhinchidae, Rhinochimaeridae y Chimaeridae, las cuales se diferencian por la morfología particular del hocico (Didier 2004). Los holocéfalos vivientes generalmente son conocidos como quimeras, peces elefante, peces rata o peces gallo.

La subclase Elasmobranchii, esta formada por el grupo de especies conocido como elasmobranquios y su nombre hace referencia a la conformación de su aparato branquial (elasma=lamina, branquio= branquia). Según Nelson (2006) esta subclase se diferencia de los holocéfalos principalmente por los siguientes caracteres: poseen cinco a siete aberturas branquiales externas separadas en cada costado, escamas placoides usualmente presentes, palatoc cuadrado no fusionado al cráneo (suspensión mandibular anfiestílica o hioestílica); dientes numerosos y con reemplazo rápido; espiráculos presentes; y los machos no poseen tenaculum frontal. Los elasmobranquios son predadores importantes en los océanos desde su aparición en el Silúrico con formas semejantes al tiburón actual y un conjunto de características adaptativas eficientes desde el inicio de su evolución (Cousseau 2010). En este grupo hay dos tipos morfológicos: los pleurotremados (tiburones), llamados así por poseer las aberturas branquiales externas a ambos lados de la cabeza y los hipotremados (rayas y chuchos), con las aberturas branquiales externas en posición ventral. A diferencia de estos dos grupos, los holocéfalos tienen una sola abertura branquial externa membranosa (cubierta por un repliegue cutáneo o falso opérculo) a cada lado de la cabeza (Cousseau

2010). Todos los elasmobranchios presentes en la actualidad están agrupados en la Infraclase Euselachii que a su vez según las categorías propuestas por Nelson (2006) se encuentran en la división Neoselachii compuesta por la Subdivisión Selachii (tiburones) y Batoidea (rayas, chuchos, mariposas y mantas).

La subdivisión Selachii incluye aproximadamente entre 400 y 500 especies vivientes agrupadas en 9 órdenes, 34 familias y 106 géneros (Stevens 2005, Nelson 2006). Este grupo se distingue principalmente de los batoideos por las siguientes características: aberturas branquiales a los laterales del cuerpo; el borde anterior de la aletas pectorales no está unido a los laterales de la cabeza; la aleta anal generalmente presente (con excepción de algunos grupos); y espiráculos laterales y pequeños en comparación con los espiráculos dorsales de los batoideos (Helfman *et al.* 2009).

La subdivisión Batoidea es el grupo más diverso de los condriictios con entre 534 y 574 especies vivientes descritas según diferentes autores (Nelson 2006, Ebert y Compagno 2007). A nivel taxonómico y sistemático, existen controversias sobre las interrelaciones y la clasificación en órdenes y familias variando de acuerdo con los autores (McEachran y Aschliman 2004, Compagno 2005, Nelson 2006, Helfman *et al.* 2009). Siguiendo a Nelson (2006) la subdivisión incluye cuatro Órdenes (Torpediniformes: rayas eléctricas; Pristiformes: rayas sierra; Rajiformes: rayas y guitarras; y Myliobatiformes: chuchos, mantas y mariposas) con 17 familias y 72 Géneros. El orden de las rayas es más diverso en aguas profundas y altas latitudes, mientras que el orden de los chuchos y mantas es más diverso en el trópico y aguas de plataforma (Helfman *et al.* 2009). A diferencia de los tiburones, este grupo presenta las siguientes características: aberturas branquiales ventrales; el borde anterior de las aletas pectorales unidos a los costados de la cabeza; la aleta anal ausente; y la entrada de agua para la respiración a través de espiráculos dorsales amplios (con excepción de las especies pelágicas) (Helfman *et al.* 2009)

Los modos reproductivos en peces cartilagosos son diversos, variando desde las formas primitivas de oviparidad hasta oviparidad retenida y viviparismo que varía según el grado de dependencia que tenga el embrión con respecto a la hembra progenitora para alimentarse (Compagno *et al.* 1990). Entre los vivíparos encontramos a las formas lecitotróficas que cuentan con aportes del saco vitelino y las formas mamotróficas que incluyen aportes de secreciones uterinas (histotróficas), de oocitos sin desarrollar

(ootróficas), de embriones detenidos (adelfotróficas) o de una pseudoplacenta (placentotróficas) (Compagno *et al.*, 1990, Hamlett 2005, Cousseau 2010). La mayoría de los pleurotremados (subdivisión Selachii) son vivíparos, con unas algunas especies ovíparas (familias Heterodontidae, Scyliorhinidae, Hemiscylliidae). En cuanto a los hipotremados (subdivisión Batoidea), las especies de la familia Rajidae son ovíparas y todos los demás grupos (torpedos, peces guitarra, peces sierra y chuchos) son vivíparos (Cousseau 2010). En el caso de los holocéfalos todas las especies son ovíparas (Didier 2004)

La mayoría de las especies de condriictios ocupan los hábitat marinos, con aproximadamente un 5% de especies de aguas continentales (siendo estos últimos exclusivamente batoideos de la orden Myliobatiformes). Se los encuentra en todos los hábitats marinos, desde las plataformas continentales, el talud hasta las grandes extensiones de los océanos (Compagno 1990). Los condriictios son principalmente predadores, sin conocerse especialización de herbívoros, y como grupo se encuentran en diferentes niveles de las cadenas tróficas, con una diversidad de mecanismos de alimentación que les permite alimentarse de la mayoría de las especies marinas, desde plancton y pequeños invertebrados bentónicos hasta mamíferos marinos (Compagno 1990, Stevens 2005). Aunque limitados en sus funciones ecológicas por el tipo de morfología, reproducción y otros factores, los peces cartilaginosos actuales son muy diversos y muestran numerosas alternativas de historia de vida que les permiten ocupar diferentes nichos disponibles en los habitas marinos (Compagno 1990). En el caso de los elasmobranquios, particularmente de varias especies de tiburones, existe preocupación por las consecuencias que puede ocasionar en el ecosistema la disminución de sus poblaciones. Los condriictios que actúan como predadores tope regulan la estructura de las comunidades marinas, y existen numerosos estudios que evalúan las consecuencias de afectar sus poblaciones y el efecto cascada *top-down* que se produce en los ecosistemas, afectando a otras especies de la comunidad, que en algunos casos pueden ser importantes recursos pesqueros (Stevens *et al.* 2000, Myers *et al.* 2007, Ferretti *et al.* 2010, Heithaus *et al.* 2010, Heithaus *et al.* 2012, Worm *et al.* 2013). Por lo tanto la pérdida, especialmente de los condriictios que son predadores tope, puede llevar a inesperados cambios en el ecosistema y en las pesquerías con las que interaccionan (Heithaus *et al.* 2008).

1.2 Los condriictios y la explotación pesquera

En la actualidad la mayor amenaza de las poblaciones de condriictios es la sobrepesca. La mortalidad por pesca se produce en pesquerías dirigidas a condriictios o en aquellas en las que se los captura como *by-catch* (Stevens *et al.* 2000, Dulvy y Forrest 2010, Worm *et al.* 2013). La vulnerabilidad de los condriictios a la explotación pesquera es explicada principalmente por sus características de historia de vida, particularmente en las especies que poseen crecimiento lento, madurez sexual tardía, baja fecundidad, alta longevidad, baja mortalidad natural y estrecha relación entre el número de crías producidos y el tamaño de la biomasa reproductiva (Holden 1973, Hoening y Gruber 1990, Stevens *et al.* 2000). Estas características de historia de vida resultan en una baja tasa de incremento poblacional y baja capacidad de regulación poblacional por parte de la supervivencia de juveniles, haciéndolos sensibles a la mortalidad por pesca (Cortés 2002, García *et al.* 2008, Dulvy y Forrest 2010), la cual se ha intensificado en el último tiempo debido al incremento de las capturas de condriictios a nivel mundial (Worm *et al.* 2013). Por lo tanto las características de historia de vida de cada especie pueden dar indicios de la resiliencia de las poblaciones a la explotación.

En varias pesquerías se ha registrado la disminución de los niveles de abundancia de las poblaciones de condriictios con casos particulares de extinciones locales (Stevens *et al.* 2000, Miranda y Vooren 2003, Baum y Myers 2004, Cahmi *et al.* 2008; Baum y Blanchard 2010, Ferrenti *et al.* 2013). Existen ejemplos de 28 poblaciones de condriictios (en particular, de peces sierra de la familia *Pristidae*, de rayas de la familia *Rajidae* y del tiburón pez ángel *Squatina squatina*) que están localmente o regionalmente extintas (Brander 1981, Dulvy y Forrest 2010, Dulvy *et al.* 2014). Sin embargo, la disposición espacial durante diferentes etapas del ciclo de vida, el interés comercial coyuntural y las características particulares de cada especie y pesquería en la que son capturadas hace que no todas las poblaciones de condriictios tengan la misma vulnerabilidad. En este sentido también se han documentado casos de estabilidad en poblaciones de condriictios sometidos a explotación comercial (Walker 1997, Walker 1998, Francis 1998, Stevens *et al.* 2000; Ministry of Fisheries of New Zeland 2011, Barnett *et al.* 2012, Carlson *et al.* 2012, Ward-Paige *et al.* 2012).

1.3 Evolución de los desembarques y estado de conservación de los condricios

La presión pesquera sobre los condricios se fue incrementando a medida que las especies de peces óseos objetivo se hicieron menos accesibles (a causa de la disminución de sus poblaciones o las medidas de manejo restrictivas) sumado en el último tiempo al alto valor y aumento del consumo de su carne, hígados, piel, cartílagos y aletas (Musick 2005, Clarke *et al.* 2006, Lack y Sant 2009, Eriksson y Clarke 2015).

A nivel mundial las capturas de condricios muestran una tendencia de incremento constante desde el año 1950 hasta el 2003, comenzando con 270 mil toneladas en el 1950 y alcanzando máximos de aproximadamente 890 mil toneladas en el año 2000 y 880 mil toneladas en el 2003 (FAO 2014). Luego durante el último período evaluado en las estadísticas de FAO entre el 2003 y 2012, se produjo un descenso oscilando alrededor de las 750 mil toneladas (Fig. 1.1). Para explicar la tendencia de descenso reciente, se postula que existen algunos factores generales que según el tipo de región pesquera y geográfica podrían haber contribuido a esta evolución. En primer lugar, a nivel nacional y regional se han establecido medidas para la conservación de condricios con el objetivo de reducir la mortalidad por pesca y evitar la captura incidental. Y en segundo lugar, la reducción de capturas de condricios puede ser no intencionada y se debería al descenso general de las poblaciones objetivo de la pesca, lo que genera una disminución del rendimientos aunque la actividad pesquera siga siendo la misma o mayor (FAO 2014b). Sin embargo a pesar del leve descenso durante los últimos años, la última década (2000-2010) ha sido el período de mayores desembarcos con un promedio anual de 800 mil toneladas, mientras que en las décadas del 70, 80 y 90 el promedio anual fue de 560 mil, 630 mil y 780 mil toneladas, respectivamente (Bernasconi y Navarro 2014).

Si bien la estadística pesquera de FAO demuestra un incremento de los desembarques de condricios a nivel mundial y nacional, los valores reportados subestiman la mortalidad total de condricios y deben ser considerados solo como indicadores de una tendencia (Clarke *et al.* 2006, Field *et al.* 2009, Worm *et al.* 2013). Las toneladas totales de desembarques reportadas por la FAO no incluyen la captura ilegal, no declarada y no reglamentada (INDNR), ni los descartes a bordo de los buques. Un estudio realizado en el

mercado asiático de aletas de tiburón ha sugerido que las capturas reales son entre tres y cuatro veces mayores a las reportadas para las especies comercializadas allí (Clarke *et al.* 2006). Para lograr mejorar la calidad de la información, los desembarques declarados se pueden contrastar y complementar con otras fuentes de información como los programas de observadores a bordo y los datos del comercio internacional y local de estas especies (Clarke *et al.* 2006, Hareide *et al.* 2007, Worm *et al.* 2013).

Dada la preocupación internacional sobre el estado de las poblaciones de condriictios, el Grupo de Especialistas en Tiburones de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) realizó una evaluación para conocer la proporción de especies de condriictios que actualmente estarían en riesgo de extinción (Dulvy *et al.* 2014). De acuerdo con este trabajo, según el criterio de categorización utilizado por UICN, un 24% de especies de condriictios están amenazadas debido a la sobrepesca (dirigida o incidental). Este porcentaje representa 249 especies que se encuentran dentro de las categorías “*en peligro crítico*” (*Critically Endangered*) (17,4%), “*en peligro*” (*Endangered*) (2,4%) y “*vulnerable*” (4,1%) sobre un total de 1041 especies evaluadas por la UICN. La lista roja de la UICN incluye a las especies de condriictios que están presentes en los espacios marítimos argentinos. De las 31 especies que son registradas hasta la actualidad en la estadística pesquera de la República Argentina, a nivel local el 52 % de las especies se encuentran categorizadas como amenazadas, incluyendo tres especies “*en peligro crítico*” (9,7%), tres “*en peligro*” (9,7%) y diez “*vulnerables*” (32,3%) (UICN 2014). Por lo tanto, el porcentaje de especies es superior a la evaluación hecha a nivel mundial, lo que demuestra la necesidad de contar con la información detallada y precisa sobre las capturas y biología de cada una de estas especies para poder analizar la evolución de sus poblaciones.

Por otro lado, a nivel regional en el Atlántico Sudoccidental, el Grupo de Trabajo de Condriictios de la Comisión Técnico Mixta del Frente Marítimo (CTMFM) realizó un Análisis de Productividad y Susceptibilidad (PSA) (ERA, *Ecological Risk Assessment*) en las pesquerías costeras de Argentina y Uruguay en el área del Tratado del Río de la Plata y su Frente Marítimo. El PSA permite priorizar las especies en relación con la vulnerabilidad de las mismas a una pesquería determinada, considerando sus características de historia de vida y la susceptibilidad asociada a la pesquería. A partir de los valores de productividad y

susceptibilidad se analizó la vulnerabilidad relativa para 27 especies de condricios con ocurrencia en esta pesquería y región. Los resultados de este trabajo indicaron que de las especies de condricios que son registradas en la estadística pesquera de la República Argentina el escalandrún *Carcharias taurus*, la bacota *Carcharhinus brachyurus* y el cazón *Galeorhinus galeus* son los tiburones con mayor vulnerabilidad, mientras que *Sympterygia bonapartii*, *Atlantoraja castelnaui* y *Zearaja chilensis* son las rayas con mayor vulnerabilidad (PAR-CTMFM 2018).

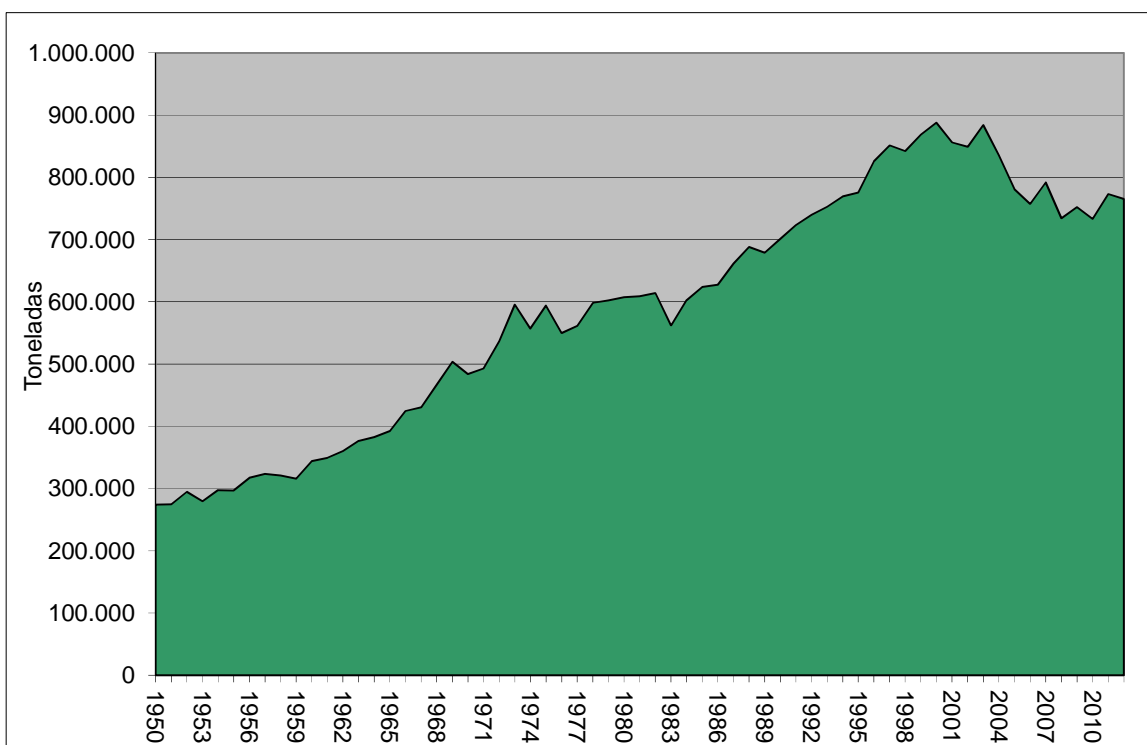


Figura 1.1. Desembarques mundiales de condricios reportados por la FAO (1950-2012) (tomado de Bernasconi y Navarro 2014).

1.4 Los condricios en la República Argentina

La República Argentina también ha acompañado el incremento de los desembarques mundiales de condricios, aumentando su participación en el último periodo. Según las estadísticas reportadas por la FAO, durante la década del 70 la República Argentina se encontraba en la posición número 16 entre los países que informaban desembarques de condricios, para luego ocupar el lugar número 12 durante los 80 y la posición número 9 en

los 90. En la última década, los principales países que capturaron condriictios fueron Indonesia, India, España, Taiwán, ocupando Argentina el 5^{to} lugar con un promedio anual de 38 mil toneladas para el período 2000-2012 (Tabla 1.1) (FAO 2014). Al respecto, también se debe considerar que durante el periodo evaluado Argentina ha mejorado el detalle y registro a nivel de especies en la estadística pesquera lo cual puede influir en su posición.

Tabla 1.1 Top 20 de países que desembarcaron condriictios (1970-2012).

Años 1970-1979		Años 1980-1989		Años 1990-1999		Años 2000-2012	
Ranking País	Total (t)	Ranking País	Total (t)	Ranking País	Total (t)	Ranking País	Total (t)
1 Pakistán	525.854	1 India	550.058	1 Indonesia	917.846	1 Indonesia	1.374.464
2 Japón	524.188	2 Indonesia	541.088	2 India	759.913	2 India	959.281
3 India	497.125	3 Taiwán	486.317	3 Taiwán	512.681	3 España	849.886
4 Taiwán	471.827	4 Japón	429.543	4 Pakistán	486.748	4 Taiwán	561.274
5 U. Soviética	376.047	5 Pakistán	379.229	5 Est. Unidos	412.158	5 Argentina	460.302
6 Noruega	297.731	6 France	351.584	6 México	411.952	6 México	437.813
7 Francia	265.377	7 México	320.762	7 España	352.316	7 Est. Unidos	431.124
8 Reino Unido	257.085	8 Brasil	267.009	8 Japón	328.235	8 Pakistán	339.398
9 Indonesia	211.284	9 Reino Unido	215.446	9 Argentina	244.851	9 Malasia	303.032
10 Corea	182.742	10 Perú	215.365	10 Sri Lanka	240.144	10 Japón	275.350
11 Brasil	165.999	11 Corea	205.370	11 France	234.293	11 France	266.575
12 Perú	147.562	12 Argentina	136.413	12 Malasia	219.063	12 Brasil	261.974
13 México	147.294	13 Filipinas	135.220	13 Reino Unido	206.503	13 N. Zelanda	232.434
14 Nigeria	142.559	14 Est. Unidos	132.472	14 Brasil	183.558	14 Tailandia	225.625
15 Tailandia	120.465	15 Malasia	130.679	15 Portugal	178.881	15 Portugal	213.599
16 Argentina	113.791	16 Nigeria	121.838	16 Corea	163.697	16 Nigeria	205.919
17 Sri Lanka	100.459	17 Sri Lanka	113.800	17 N. Zelanda	146.751	17 Irán	186.884
18 Malasia	94.185	18 España	112.173	18 Tailandia	140.549	18 Sri Lanka	170.896
19 Filipinas	92.425	19 Tailandia	105.514	19 Filipinas	96.726	19 Corea	160.952
20 Australia	59.704	20 U. Soviética	101.719	20 Perú	94.941	20 Reino Unido	138.772

En el Mar Argentino se encuentran distribuidos en total 105 especies de peces cartilaginosos, de las cuales 55 son tiburones, 48 batoideos y 2 holocéfalos (Menni y Lucifora 2007). Estas especies son capturadas mayormente a partir de la pesca no dirigida en pesquerías de arrastre de fondo multiespecíficas o que tienen como especie objetivo la merluza común (*Merluccius hubbsi*) (Massa y Hozbor 2003, Massa *et al.* 2004, Sánchez *et al.* 2011, Colonello *et al.* 2014).

La participación de los condriictios en los desembarques totales del país oscilo entre un 2 y 5,2 % durante el periodo 1989-2015, correspondiendo el mínimo porcentaje de participación al año 1993 y el máximo a los años 2008, 2009 y 2010 (Bernasconi *et al.* 2016). Como se dijo anteriormente, en cuanto a la evolución de los desembarques

declarados se observa, que con cierto desfase nuestro país ha seguido la misma tendencia mundial de incremento, particularmente en el caso de las rayas (Fig. 1.2 y Fig. 1.4). Los desembarques de condriktios en la República Argentina presentan una tendencia creciente desde el año 1989 hasta el año 2008, donde se produjo el máximo de desembarques de estas especies de aproximadamente 46.500 t. Luego, presentan una tendencia decreciente hasta el año 2013, produciéndose un mínimo de 25.500 t, hasta alcanzar las 29.750 t en el año 2015 (Fig. 1.2).

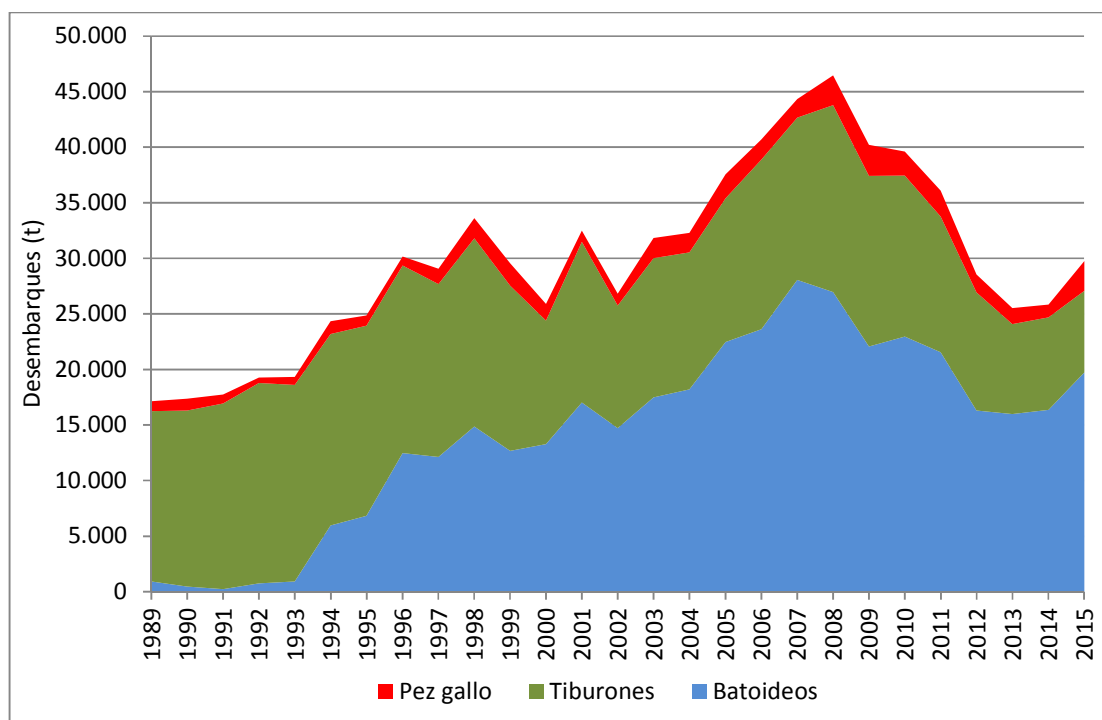


Figura 1.2. República Argentina. Evolución de los desembarques anuales de condriktios (1989-2015).

En cuanto a la evolución de los desembarques por grupos, respecto a los tiburones durante los primeros 10 años evaluados (1989-1999) los desembarques presentaron una tendencia estable y los mayores niveles de desembarques, con un promedio anual de 16.500 t y un máximo de 18.000 t en 1992. Luego, se observa que los desembarques descienden entre los años 2000-2005, con un promedio anual de 12.400 t, presentando picos durante los años 2001 (14.500 t), 2006 (15.300 t) y 2008 (16.800 t). A partir del año 2009, la tendencia es nuevamente decreciente, con un promedio anual de 9.300 t durante los últimos

5 años, alcanzando los menores desembarques de tiburones del periodo durante el último año evaluado (7.300 t) (Fig. 1.3) (Bernasconi *et al.* 2016).

En el caso de los batoideos, si bien el grupo integra las rayas (familia Rajidae), los chuchos (familia Dasyatidae, subfamilia Myliobatidae), las guitarras (familia Rhinobatidae), los torpedos (familias Torpedinidae y Narcinidae), las mantas y mariposas (familia Dasyatidae) (Cousseau *et al.* 2007), los desembarques declarados corresponden prácticamente en su totalidad a las rayas (familia Rajidae), con mínimas y nulas declaraciones de desembarque del resto de los grupos. En la Figura 1.4 se observa que entre los años 1989-1993, los desembarques de este grupo fueron bajos, con un promedio anual para ese periodo de 660 t. A partir del año 1994, los desembarques de rayas comienzan una tendencia creciente hasta el año 2007, donde se observa el pico máximo para estas especies (28.000 t). Posteriormente, los desembarques declarados tuvieron un leve descenso, alcanzando un promedio anual de aproximadamente 18.000 t durante los últimos 5 años (Fig. 1.4) (Bernasconi *et al.* 2016).

En el caso de los holocéfalos, el pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) es prácticamente la única especie de este grupo capturada y comercializada en volúmenes importantes en la República Argentina, por lo tanto los niveles de desembarques de este grupo son inferiores que en el caso de las rayas y tiburones. Si bien la tendencia de los desembarques declarados durante todo el periodo evaluado es creciente, se observan fluctuaciones con presencias de picos de desembarque durante diferentes periodos (Fig. 1.5). Principalmente, se destaca un periodo de menores desembarques entre los años 1989-1996 con un promedio anual de aproximadamente 860 t. Luego, continúa un periodo de desembarques intermedios con un promedio anual de 1.600 t entre los años 1997-2007, destacándose un pico desembarques en el año 1999 (2.000 t) y otro en el 2005 (2.150 t). Por último, el periodo 2008-2015 fue el de mayor nivel de desembarques para la especie, presentando un promedio anual de aproximadamente 2.100 t. Cabe destacar que el último año reportado se alcanzaron 2.680 t, prácticamente similar a los años de máximos desembarques de pez gallo durante los años 2008 (2.690 t) y 2009 (2.780 t) (Fig. 1.5) (Bernasconi *et al.* 2016).

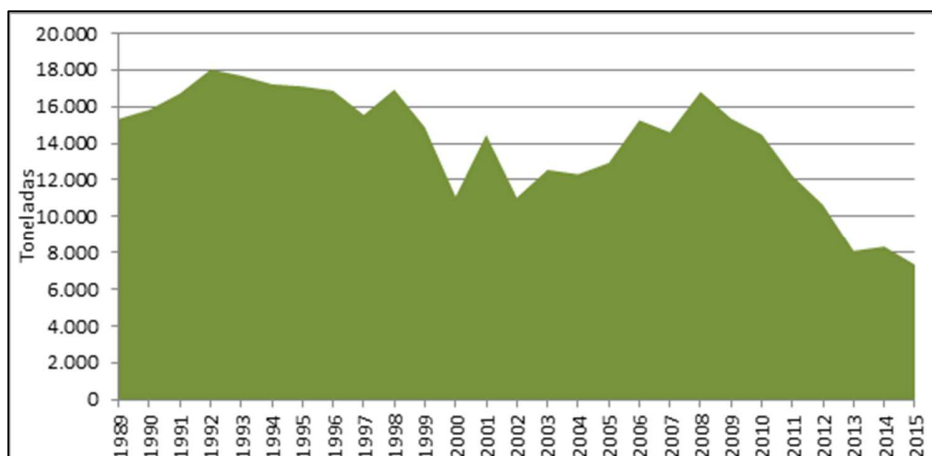


Figura 1.3. República Argentina. Evolución de los desembarques anuales de tiburones (1989-2015).

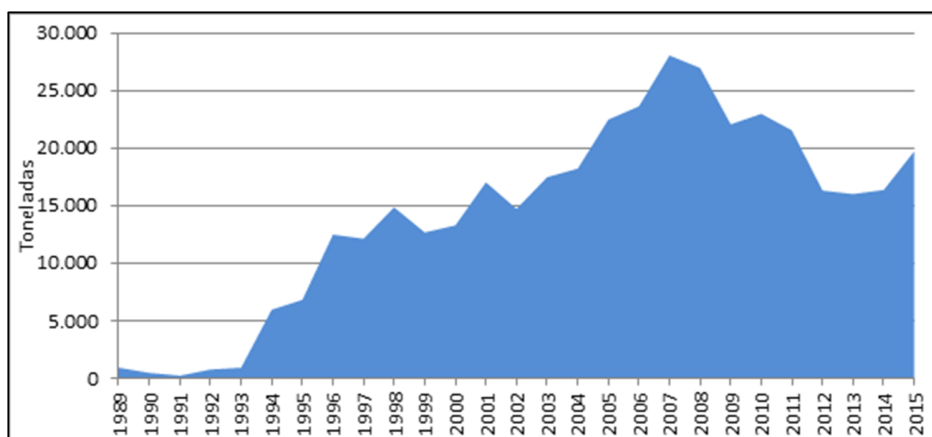


Figura 1.4. República Argentina. Evolución de los desembarques anuales de batoideos (1989-2015).

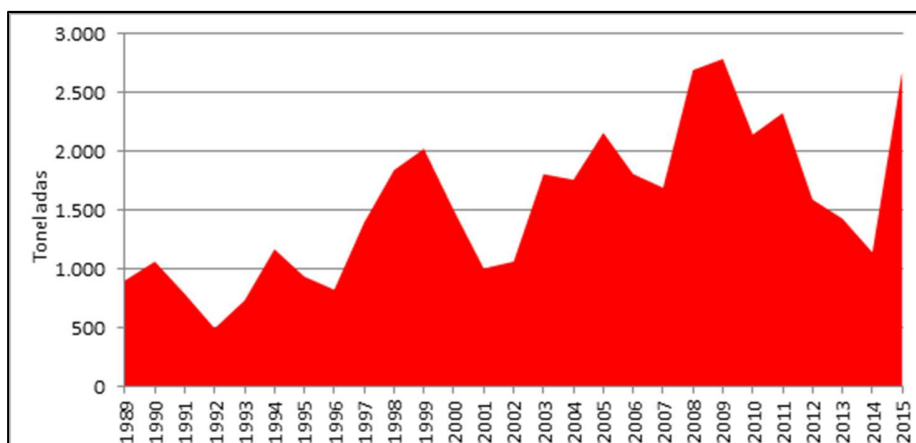


Figura 1.5. República Argentina. Evolución de los desembarques anuales de pez gallo (1989-2015).

1.5 Estudios de biológicos en condriictios: Características de historia de vida

El aumento en la cantidad de toneladas desembarcadas de condriictios descripto anteriormente y la escasa información biológica con la que se contaba en nuestro país, hizo necesaria la implementación de políticas de investigación y manejo específicas para estas especies. En el año 2009, la República Argentina implementó el Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condriictios (PAN-Tiburones) siguiendo los lineamientos y recomendaciones de la FAO establecidas en el Plan de Acción Internacional para la Conservación y Manejo de Condriictios (IPOA-Sharks) de 1999. El PAN-Tiburones tiene el objetivo general de garantizar la conservación y explotación sustentable de estas especies en los ámbitos bajo jurisdicción nacional. Entre sus principales acciones el PAN-Tiburones establece como prioritario la necesidad de estudios biológicos que aporten información para la implementación de medidas de manejo y conservación de los condriictios del Mar Argentino (Resolución Consejo Federal Pesquero CFP N°6/2009). Toda la información sobre la biología de condriictios que existía hasta ese momento en nuestro país fue recopilada y detallada en publicaciones que sirvieron de base para la elaboración del PAN-Tiburón de Argentina (Perez Comesaña *et al.* 2011, Colonello *et al.* 2011).

Cuando se estudia una especie, toda la información biológica que se genera se puede agrupar y analizar en lo que se define como su "patrón de historia de vida" o su conjunto de "características de historia de vida". Según Hoening y Gruber (1990), el patrón de historia de vida de una especie o población incluye el siguiente conjunto de eventos biológicos: donde, cuando y con qué tamaño nacen; cuanto permanecen allí; cuanto y que rápido crecen; cuando maduran; donde, cuando y cada cuanto se reproducen; cuantas crías producen; de que y cuanto se alimentan; sus relaciones sociales y entre sexos; sus desplazamientos y migraciones; entre otros eventos más. Esta definición considera que las características de historia de vida tienen cierta plasticidad ya que están influenciadas por las condiciones ambientales en las que se desarrolla la especie o población. Por lo tanto, si estas varían geográfica o temporalmente, las características de historia de vida pueden también ser susceptibles de variación entre individuos y poblaciones de una misma especie (Hoening y Gruber 1990).

Las características de historia de vida entre las especies de condriictios son ampliamente variables, lo que explica el éxito evolutivo de este grupo. Por ejemplo, pueden tener un periodo de gestación entre 2 a 42 meses; un periodo de puesta de capsulas entre 1 a 27 meses, fecundidad de 1 a 400 crías, tallas máximas entre 20 a 1800 cm, edad de madurez de 1,5 a más de 30 años; diferentes tipos de crecimiento y longevidad de 5 a más de 50 años (Dulvy y Forrest 2010). Esta diversidad de características indica la importancia de conocer esta información a nivel de especies para poder evaluar su vulnerabilidad y resiliencia a la explotación pesquera. Un ejemplo clásico es el reportado en una pesquería dirigida a tiburones en Australia, donde dos especies de tamaño similar pertenecientes a la familia Triakidae tienen diferentes características de historia de vida que los lleva a tener diferente respuesta a la presión pesquera. Una especie, *Mustelus antarticus*, madura relativamente temprano, se reproduce cada 1-2 años, tiene una longevidad de 16 años y en consecuencia tienen una alta tasa de incremento poblacional, lo que llevo a que la pesquería de esta especie sea evaluada como sustentable. En cambio, *Galeorhinus galeus*, tiene madurez tardía, crecimiento lento, longevidad de aproximadamente 60 años, se reproduce cada 2-3 años y por lo tanto una baja tasa de incremento poblacional. Esta especie ha sido sobreexplotada a pesar de estar sujeta una presión de pesca similar (Punt y Walker 1998, Walker 1998, Stevens 1999).

1.6 Relaciones entre las características de historia de vida o “Reglas de vida”

Como se describió anteriormente, las características de historia de vida de los peces son medidas que pueden brindar información sobre la respuesta de sus poblaciones a la explotación. Dulvy y Forrest (2010) describen que algunos de los parámetros de historia de vida claves son el coeficiente de crecimiento (K), la edad de madurez ($E_{50\%}$), la esperanza de vida o longevidad (E_{\max}) y la mortalidad natural (M) o tasa de supervivencia (e^{-M}), utilizados en los análisis demográficos y de dinámica poblacional. Estas mediciones están relacionadas entre sí regulando la dinámica poblacional debido a que existe un compromiso o “*trade-off*” en las características de historia de vida. Para explicar estas relaciones han sido descriptas las “reglas de la vida” que constituyen los fundamentos de la teoría de historia de vida. Básicamente se basan en las leyes de termodinámica, que postulan que

como la energía no puede ser creada o destruida, su transformación en el metabolismo de los organismos (para crecer, reproducirse y vivir) impone restricciones o compensaciones sobre la posible combinación de las características de historia de vida. En este sentido han sido descritas las siguientes relaciones, conocidas como "proporciones constantes de historia de vida" ("*invariant life history ratios*") (Dulvy y Forrest 2010), utilizadas en una amplia variedad de taxones:

Cuanto más rápido es el crecimiento, más rápido es la muerte: $M = K \ 1,65 \text{ a } 2.$

Cuanto más rápido es el crecimiento, más chica es la talla máxima: $L_{\infty} = K^{-0,33}$

Cuanto más rápido es la muerte, más corta es la esperanza de vida/longevidad: $M \approx E_{\max}^{-1}$

Cuanto más corta es la longevidad, más rápido es la reproducción: $M = 1,65 / E_{50\%}$ o

$LT_{50\%} = L_{\infty} \ 0,66 \text{ a } 0,73.$

Sin embargo, al evaluar las estrategias de historia de vida los valores que los relacionan pueden no ser adecuados para todos los taxones y organismos ya que existe un espectro continuo de parámetros de historia de vida y de sus relaciones, que hace que no todas las especies tengan la misma estrategia. A partir de que los peces cartilagosos comenzaron a tener mayor atención en la comunidad científica pesquera, varios autores realizaron revisiones sobre los patrones de historia de vida y analizaron su relación con la vulnerabilidad a la explotación y el riesgo de extinción (Hoenig y Gruber 1990, Cortés 2000, Frisk *et al.* 2001, Cortés 2004, Frisk *et al.* 2005, Dulvy y Forrest 2010, Rigby y Simpfendorfer 2015). Frisk *et al.* (2001) analizaron específicamente para los elasmobranquios las relaciones empíricas entre los parámetros de historia de vida proponiendo las siguientes "reglas de la vida":

La longitud en la madurez es típicamente el 70% del tamaño máximo: $LT_{50\%} \sim 0,70 \ LT_{\max}$

La edad de madurez se produce alrededor del 38% de la edad máxima: $E_{50\%} \sim 0,38 \ E_{\max}$

La tasa de mortalidad natural M es del 42% de la tasa de crecimiento: $\ln(M) \sim \ln(K) \ 0,42$

Sin embargo estas generalizaciones en la relación de las características de historia de vida pueden no ser adecuadas para todas las especies de condriictios, por lo tanto es

importante estimar los parámetros a nivel de especies y comparar con los patrones descritos en la bibliografía para los diferentes grupos taxonómicos.

1.7 Edad y crecimiento

En este contexto de incremento de la presión pesquera y necesidad de ampliar la información biológica las especies de condriictios, el conocimiento de las características de historia de vida en cuanto a la edad y crecimiento es fundamental para la conservación y manejo efectivo de las especies de condriictios. La información que se genera a partir de los estudios de edad y crecimiento es utilizada para estimar la mortalidad natural, edad de madurez, longevidad y se utiliza para el cálculo de tasas vitales en modelos demográficos (Hoenig y Gruber 1990; Officer *et al.* 1996, Campana 2001, Cortés 2002, Cailliet y Goldman 2004, Cortés 2007). Por otra parte, la determinación de la edad y los parámetros de crecimiento son utilizados como uno de los datos de entrada de mayor importancia en los modelos de evaluación de stock pesqueros (Beverton y Holt 1957, Ricker 1975, Hilborn y Walters 1992, Cailliet y Goldman 2004, Pribac *et al.* 2005).

Es importante distinguir que el termino *edad* refiere a una descripción cuantitativa del tiempo que el organismo ha vivido, en cambio *crecimiento absoluto* es el cambio en el tamaño del cuerpo en un periodo de tiempo determinado, y *tasa de crecimiento* es una medida del cambio de la longitud o peso del pez en función de tiempo (DeVries y Frie 1996).

En los inicios de la biología pesquera la mayoría de los estudios sobre edad y crecimiento se realizaron principalmente en peces óseos, debido a su mayor interés por su volumen de captura y una mayor facilidad para determinar anillos de crecimiento en sus estructuras (otolitos, escamas, huesos, etc) (Cousseau 2010). Sin embargo, en las últimas décadas del siglo XX comenzaron a incrementarse estos estudios en peces cartilagosos, principalmente por el aumento de su interés comercial y la vulnerabilidad descrita anteriormente (Cailliet y Tanaka 1990, Cousseau 2010).

A diferencia de los peces óseos, en los estudios de edad y crecimiento de condriictios generalmente son utilizadas para la lectura de bandas de crecimiento las estructuras rígidas como las vértebras, espinas dorsales y en algunos casos de rayas sus espinas caudales

(Goldman 2004, Cailliet y Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012). Los estudios para la determinación de la edad en estas estructuras deben seguir las siguientes etapas: recolección de la muestra de estructuras rígidas, preparación de las estructuras rígidas para la determinación de la edad, lectura de edades, validación de la periodicidad del patrón de bandas observado, verificación de la calidad de las lecturas obtenidas; y por último la interpretación y análisis (modelado del crecimiento) (Golman 2004, Cailliet y Golman 2004). Para mayor información en los trabajos de Cailliet y Goldman (2004) y Golman *et al.* (2012) se realiza una extensa revisión sobre los estudios de edad y crecimiento en condriictios y las diferentes metodologías utilizadas en cada etapa descrita anteriormente.

Conociendo la estructura de edades según la talla de los ejemplares de la especie se pueden estimar los parámetros de crecimiento a partir de diferentes modelos. Finalmente, con los parámetros de crecimiento estimados se puede clasificar a la especie según su tipo de crecimiento (lento, moderado o rápido) y estimar otros parámetros poblacionales que son de interés biológico-pesquero (longevidad, mortalidad y edad de madurez) para conocer la capacidad de soportar la explotación pesquera.

1.7 Los condriictios en el Golfo San Matías y objetivos de estudio

El Golfo San Matías (GSM) (41-42°S, 64-65°O) es un ecosistema particular del Mar Argentino en cuyas aguas se desarrolla una pesquería regional compuesta por una flota que opera con redes de arrastre de fondo y una pequeña flota palangrera. Esta pesquería tiene como especie blanco a la merluza, *Merluccius hubbsi*, y aproximadamente 18 especies de condriictios forman habitualmente parte de la fauna acompañante (Perier *et al.* 2011). Entre las especies capturadas por esta flota, encontramos representantes de los tres grupos de condriictios. El pez gallo (*Callorhinchus callorhynchus*) perteneciente al grupo de los holocefalós (subclase Holocephali), siendo en el GSM el principal condriictio capturado y desembarcado (Di Giácomo y Perier 1991, Perier *et al.* 2011). En cuanto a los elasmobranquios (subclase Elasmobranchii), dentro de las capturas más frecuentes se encuentran el tiburón gatuzo (*Mustelus schmitti*) perteneciente al grupo de los selacios (subdivisión Selachii) y varias especies de rayas (subdivisión Batoidea) entre las que se encuentra la raya ojona (*Atlantoraja cyclophora*) (Perier *et al.* 2011, Estalles *et al.* 2011).

Estudios de edad y crecimiento fueron realizados en otras latitudes para distintas especies del género *Mustelus* (Cailliet *et al.* 1990, Moulton *et al.* 1992, Yamaguchi *et al.* 1996, Francis y Maolagáin 2000, Conrath *et al.* 2002, Farrel *et al.* 2010, Rigby *et al.* 2016), del género *Callorhinchus* (Sullivan 1977, Freer y Griffiths 1993, Francis 1997, Bell, 2012; Alarcón *et al.* 2014) y diversas especies de rayas (Gallagher y Nolan, 1999, Walmsley-Hart *et al.* 1999, Francis *et al.* 2001, Sulikowski *et al.* 2003, Natanson *et al.* 2007, James *et al.* 2013, Rigby *et al.*, 2016, Bellodi *et al.* 2016). Acompañando esta tendencia, en el último tiempo comenzaron a incrementarse los estudios sobre edad y crecimiento de los condriictios del Mar Argentino (Cousseau 2010, Perez Comesaña *et al.* 2011, Colonello *et al.* 2011, Hozbor y Massa 2011, Hozbor y Massa 2013, Hozbor y Massa 2015, Ruocco 2016). Sin embargo la bibliografía existente para las diferentes pesquerías todavía es escasa, más aún en el GSM donde existe solamente un antecedente para la raya *Atlantoraja platana* (Coller 2012).

Objetivos de estudio

En este trabajo se plantea conocer la edad y crecimiento de tres especies de condriictios del Mar Argentino, las cuales son capturadas frecuentemente en la pesquería del GSM. Se propone como hipótesis que las relaciones de los parámetros de historia de vida en cuanto a edad y crecimiento (talla y edad de madurez, longevidad, talla máxima, mortalidad y coeficiente de crecimiento) se ajustan a las relaciones empíricas o “reglas de vida” descriptas para condriictios.

El objetivo general es la estimación de los parámetros poblacionales y las características de historia de vida de tres especies pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos: el holocéfalo *Callorhinchus callorynchus* (Fig. 1.6), el tiburón *Mustelus schmitti* (Fig. 1.7) y la raya *Atlantoraja cyclophora* (Fig. 1.8). Para llevarlo a cabo se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la estructura de tallas de los desembarques de cada especie.
- Identificar patrones de crecimiento para cada especie.
- Estimar los parámetros de crecimiento para cada especie.
- Analizar los parámetros de crecimiento por sexo y por especie.

- Estimar la talla y edad de primera madurez sexual para cada especie.
- Estimar la longevidad y la tasa de mortalidad natural (M) para cada especie.
- Analizar las relaciones de las características de historia de vida estimadas para cada especie en función de los patrones de historia de vida descriptos para condriictios y su relación con la vulnerabilidad.



Figura 1.6. *Callorhynchus callorynchus*. Pez gallo capturado en el GSM.



Figura 1.7. *Mustelus schmitti*. Tiburón gatuzo capturado en el GSM.

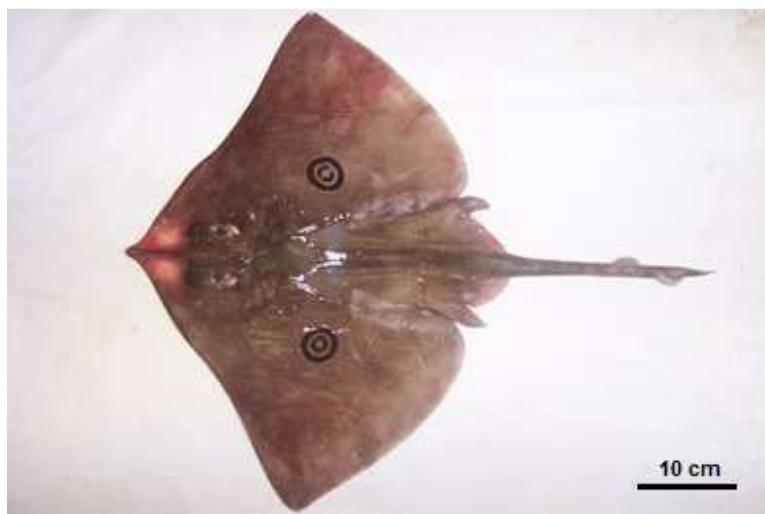


Figura 1.8. *Atlantoraja cyclophora*. Raya ojona o de círculos capturada en el GSM.

2.1 Área de estudio: El Golfo San Matías, Patagonia Norte, Mar Argentino

El Golfo San Matías (GSM) (41-42°S, 64-65°O) forma parte de los golfos norpatagónicos y constituye un ecosistema particular del Mar Argentino (Fig. 1.9). Es una cuenca semicerrada de aproximadamente 18.000 km² con aguas separadas de la plataforma continental adyacente por un sócalo de aproximadamente 80 m de profundidad y 53 millas náuticas de extensión (Rivas y Beier 1990, Perier y Di Giácomo 2002). Aproximadamente la mitad de la superficie del GSM tiene profundidades mayores a 100 m, superando los 200 m en su zona central (Gagliardini y Rivas 2004, Perier y Di Giácomo 2002).

Las temperaturas de superficie registradas estacionalmente se encuentran en el rango de 11,1°C a 18,2°C y las temperaturas de fondo entre 10,4°C a 11,3°C (Perier y Di Giácomo 2002). En la zona sur de la boca del GSM ingresan las aguas frías y de baja salinidad de la plataforma continental, las cuales van incrementando su salinidad a medida que permanecen en el golfo (Rivas y Beier 1990). En cambio, en la zona norte del golfo se encuentran las aguas de mayor temperatura y salinidad debido a su menor tasa de renovación e intercambio con las aguas de plataforma (Gagliardini y Rivas 2004, Lucas *et al.* 2005) lo que hace que estén sujetas a una mayor tasa de evaporación en la interfase aire-mar (Piola y Scasso 1988). La formación de estas masas de agua de diferentes características genera que durante gran parte del año se forme un frente termohalino de dirección NE-SO aproximadamente a la altura de la mitad del golfo (41° 50' S). Este frente separa las aguas cálidas y de mayor salinidad del sector norte de las aguas frías y de menor salinidad que ingresan por el sur (Piola y Scasso 1988, Gagliardini y Rivas 2004; Williams *et al.*, 2010), siendo la diferencia de temperatura entre ambas zonas más marcada en primavera-verano lo que lleva a la formación del frente principalmente durante esos meses, haciéndose despreciable en otoño-invierno (Piola y Scasso 1988, Gagliardini y Rivas 2004). La pérdida de energía en superficie durante invierno favorece la mezcla vertical homogenizando la columna de agua y no permitiendo la aparición del frente durante esta época (Gagliardini y Rivas 2004). En cuanto a la circulación de corrientes, durante la permanencia del frente termohalino la circulación en el sector norte del golfo presenta un giro ciclónico mientras que la circulación en el sector sur presenta un giro anticiclónico (Piola y Rivas 1997).

En la región las mareas son semi-diurnas alcanzando una amplitud media de 6,7 m y máximas que superan los 9 m en la Bahía San Antonio. Esta diferencia de mareas genera que los buques que operan en el puerto de San Antonio Oeste deben asociar sus zarpadas e ingresos al estado de la marea, observándose la particularidad de que los buques queden "secos" en el puerto cuando baja la marea (Fig. 1.10).

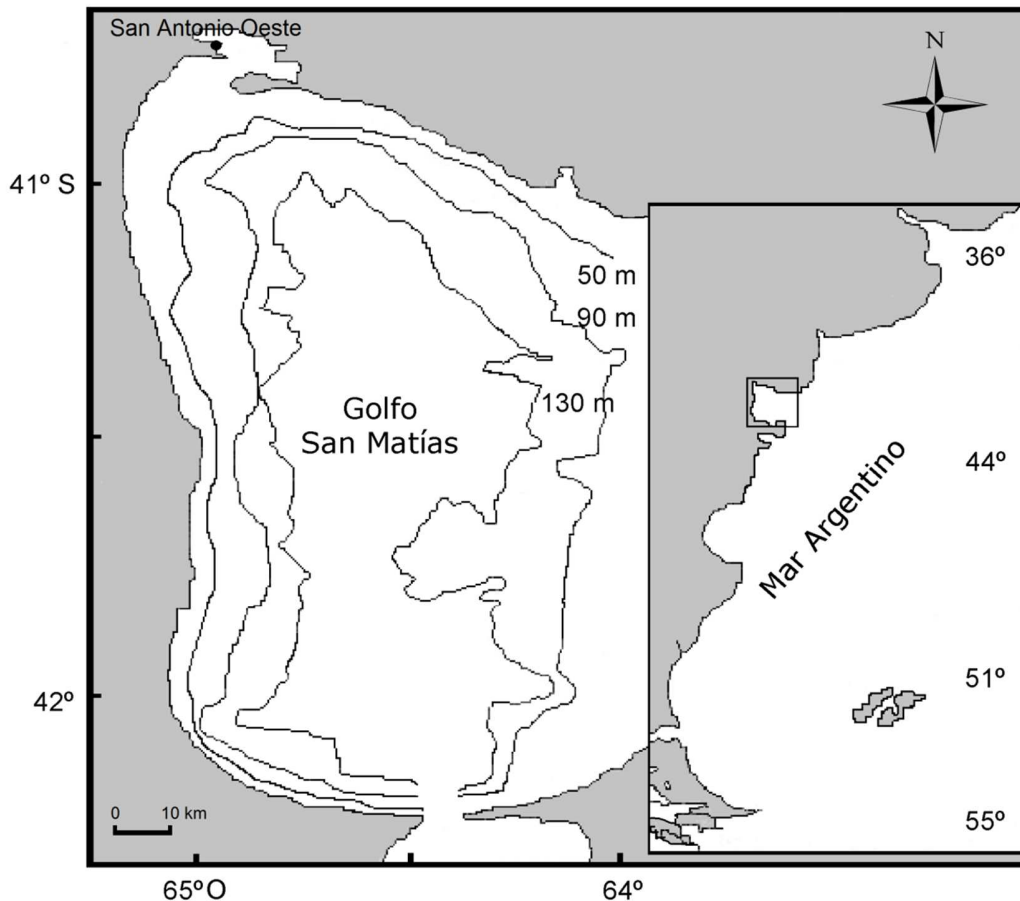


Figura 1.9. Golfo San Matías. Ubicación del GSM en el Mar Argentino.

Estas características oceanográficas y la formación del frente estacional se asocian a una alta producción biológica que hacen que el GSM constituya un ambiente apropiado para la reproducción, desarrollo y distribución de diversas especies. El ejemplo más importante en cuanto a la importancia económica para la región es el de la meluza común, *Merluccius hubbsi*, que ha sido identificada como un stock independiente de los de la plataforma continental del Mar Argentino (Di Giácomo y Perier 1992, Di Giácomo *et al.* 1993). Otros ejemplos son el savorín (*Seriorella porosa*) (Perier y Di Giácomo 2002), la

anchoíta (*Engraulis anchoita*) (Pájaro *et al.* 2007), el pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) (Di Giácomo y Perier 1991), los lenguados (*Paralichthys isósceles*, *P. patagonicus* y *Xystreurys rasile*) (Perier y Di Giácomo 2002b) y la presencia de bancos de bivalvos como las vieiras (*Zygochlamys patagonica* y *Aequipecten tehuelchus*), mejillón (*Mytilus edulis*), cholga (*Aulacomya ater*) y almeja púrpura (*Amiantis purpurata*). En menor escala han sido descritas en la zona costera áreas de desove, cría y/o crecimiento de especies como el sargo (*Diplodus argenteus*), el róbalo (*Eleginops maclovinus*), el pejerrey (*Odonthestes sp.*), el caballito de mar (*Hippocampus patagonicus*) y el pulpito tehuelche (*Octopus tehuelchus*) (Perier 1994, Di Giácomo *et al.* 2005, Luzzato *et al.* 2012).

En cuanto a otros taxones de menor importancia comercial pero no así ecológica, el ecosistema del GSM es un área importante de distribución y uso de mamíferos marinos y aves costeras y marinas, incluyendo especies que presentan interacciones con la pesquería. Entre los mamíferos marinos de presencia permanente se encuentran el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* (Romero *et al.* 2011), el elefante marino (*Mirounga leonina*), la ballena franca austral (*Eubalaena australis*), el delfín nariz de botella o tonina (*Turciops truncatus*), el delfín común (*Delphinus delphis*), el delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*), la orca (*Orcinus orca*) y existiendo otras especies de presencia ocasional (Vermeulen *et al.* 2013). En cuanto a las aves, se han registrado interacciones con pingüino de magallanes *Spheniscus magellanicus*, albatros errante *Diomedea exulans*, albatros de ceja negra *Diomedea melanophrys*, albatros cabeza gris *Diomedea chrysostoma*, petrel gigante común *Macronectes giganteus*, petrel gigante oscuro *Macronectes halli*, entre algunos ejemplos. A su vez las costas del GSM son un área importante para aves migratorias como el playero rojizo (*Calidris cannutus*) que utilizan la zona como área de descanso y alimentación (Gonzalez 2005, Llanos *et al.* 2011).

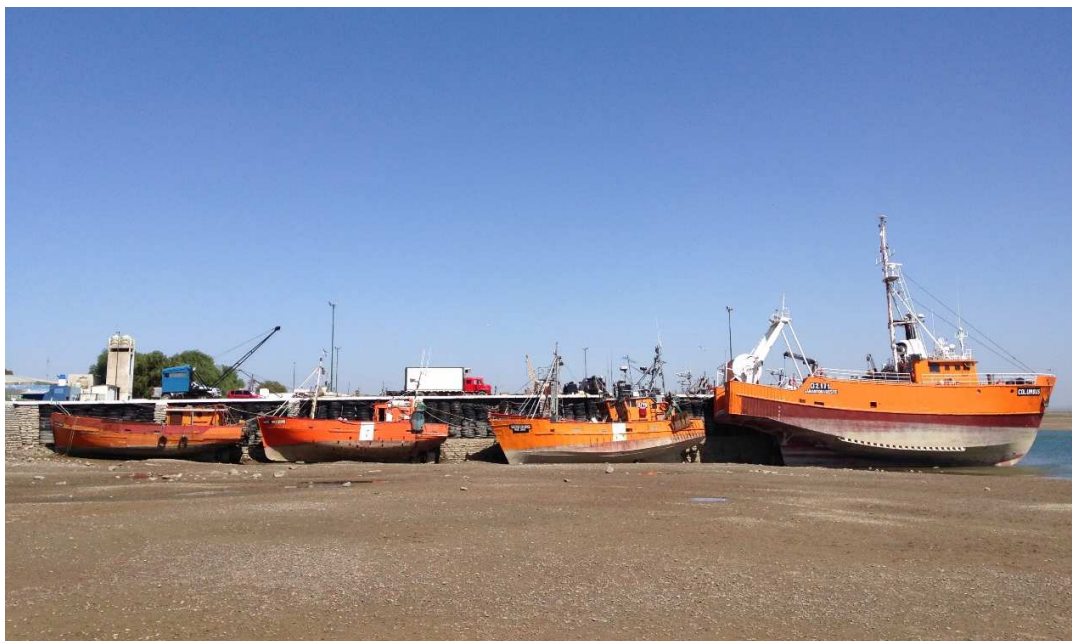


Figura 1.10. Puerto de San Antonio Oeste (Rio Negro, Argentina). Buques pesqueros en el puerto con bajamar.

La pesquería y los condrictios en el Golfo San Matías

Desde el año 1971 se desarrolla en las aguas del Golfo San Matías (GSM) una pesquería que tiene como especie blanco a la merluza, *Merluccius hubbsi* (Di Giácomo y Perier, 1992). El mayor volumen de los desembarques totales proviene de la flota comercial que opera con red de arrastre de fondo. La flota está compuesta entre 10 y 15 buques con esloras entre los 16 y 29 m que operan en el Puerto de San Antonio Oeste y San Antonio Este (Fig. 1.11). Esta flota pesca dentro del golfo en aguas de jurisdicción provincial de Río Negro, principalmente entre las isobatas de 50 y 130 m. A su vez existe una flota artesanal que opera con palangre, para la cual está determinada una zona exclusiva de operación en aguas costeras al norte del golfo.

En la Figura 1.12 se muestra la evolución de los desembarques de las principales especies capturadas en el GSM (Dirección de Pesca de Río Negro 2016). Durante el periodo evaluado 1986-2015, los desembarques totales presentaron un mínimo de aproximadamente 3.000 t en el año 1988 y máximos durante 2001, 2004 y 2009 alcanzando entre 12.000 y 13.000 t. En los últimos 5 años los desembarques del GSM oscilaron alrededor de las 5.300 y 8.200 aproximadamente, con un promedio anual de 7.000 t (Fig. 1.12).



Figura 1.11. Puerto de San Antonio Oeste (Rio Negro, Argentina). Buques que operan en el GSM (foto inferior tomada por V. Jausoro).

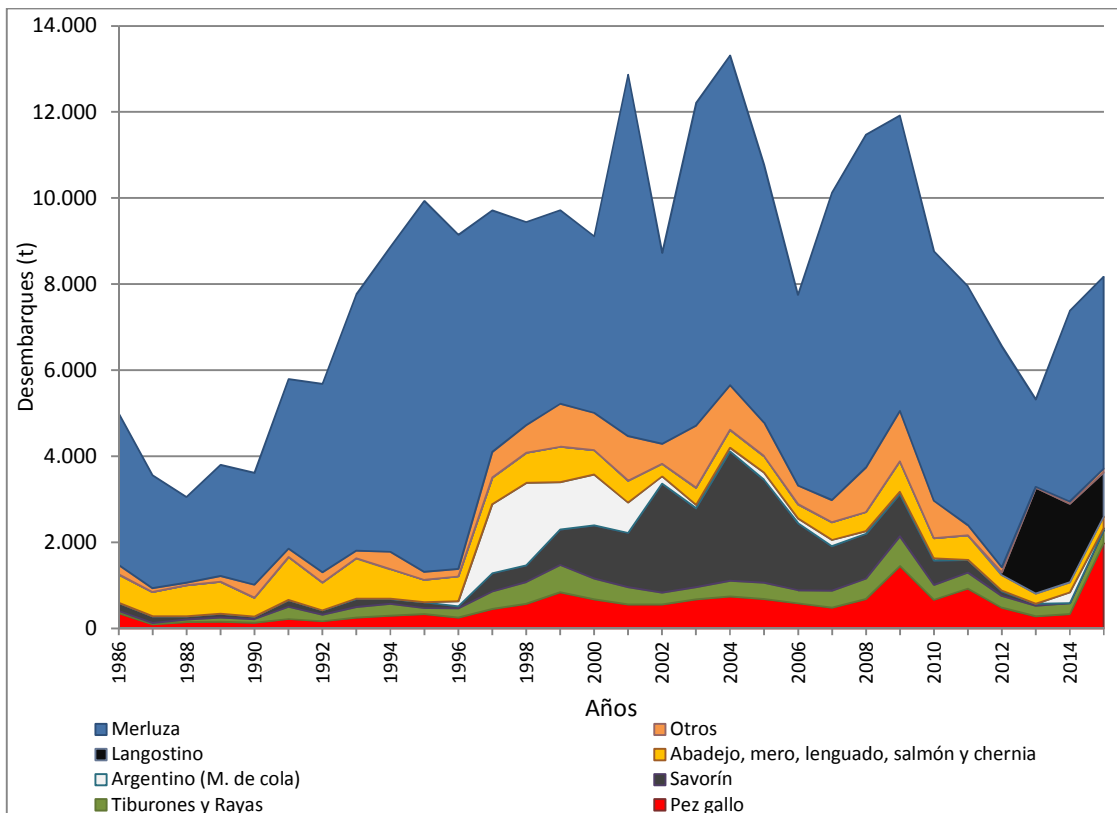


Figura 1.12. Puerto San Antonio Oeste. Evolución de los desembarques declarados en las partes de pesca por la flota de arrastre del GSM (1986-2015).

Desde sus inicios en el año 1971 la pesquería ha travesado diferentes períodos, en los cuales si bien la merluza siempre ha sido la principal especie explotada comercialmente, la flota ha diversificado sus capturas incorporando otros recursos considerados complementarios como el pez gallo (Di Giácomo y Perier 1991), la merluza de cola o argentino (*Macroronus magellanicus*), los lenguados (Pleuronectiformes) (Perier y Di Giácomo 2002b), el mero (*Acanthistius brasilianus*), el salmón de mar (*Pseudoperca semifasciata*), el abadejo (*Genypterus blacodes*), el tiburón gatuzo (*Mustelus schmitti*), el savorín (*Seriolella porosa*) (Perier y Di Giácomo 2002), varias especies de rayas (familia Rajidae) (Estalles *et al.* 2011) y en los últimos años la aparición del langostino (*Pleoticus muelleri*) (Morsan *et al.* 2016, Morsan y Fernandez 2017). Estas variaciones en los desembarques durante diferentes períodos son producto de modificaciones en el comportamiento de la flota dado que la intensidad y la direccionalidad del esfuerzo hacia la especie objetivo *M. hubbsi* y las especies complementarias fue cambiante a lo largo de la

historia de la pesquería (Di Giácomo y Perier 1992b, Romero *et al.* 2013, Bernasconi *et al.* 2015) (Fig. 1.12). Por ejemplo, en la actualidad parte de la actividad estacional y el esfuerzo de la flota que opera en el GSM está dirigida a la pesca del langostino, *Pleoticus muelleri* (Morsan *et al.* 2016, Morsan y Fernandez 2017). Sin embargo, el manejo de la pesquería históricamente se consideró como monoespecífico ya que se realizó solo en base a la especie blanco (Fig 1.13). Existe una veda durante octubre y noviembre al norte del paralelo 41° 30'S con el objetivo de proteger las agregaciones reproductivas de la merluza *hubbsi*, una captura máxima permisible, un tamaño mínimo de malla de la red, y limitación de la potencia de las embarcaciones (Estalles 2012).

En cuanto a los peces cartilagosos, en el GSM han sido registradas 33 especies hasta la actualidad y aproximadamente 18 especies forman habitualmente parte de la fauna acompañante (Perier *et al.* 2011) (Fig. 1.14). Durante el inicio de la historia de esta pesquería, el holocéfalo *C. callorynchus* fue la segunda especie en volúmenes totales desembarcados (Di Giácomo y Perier 1991), hasta que durante el período (1999-2011) fue desplazado por el pez óseo savorín (*Seriolella porosa*) como recurso blanco estacional (Perier y Di Giácomo 2002, Romero *et al.* 2013) y en la actualidad, como se dijo anteriormente, por el langostino (*Pleoticus muelleri*) (Morsan *et al.* 2016, Morsan y Fernandez 2017). Durante los últimos 5 años, los desembarques de pez gallo representaron entre un 4,5 % y 24,3 % del total anual desembarcado en la pesquería del GSM, con un promedio anual de 800 t (Dirección de Pesca de Río Negro 2016) (Fig. 1.12).

Los tiburones y batoideos también son capturados por la flota de arrastre, sin embargo sus desembarques son más bajos, representando entre el 3,4-4,7 % del total anual desembarcado durante los últimos 5 años y un promedio anual de 209 t (Perier *et al.* 2011, Dirección de Pesca de Río Negro 2016). De las 13 especies de tiburones registradas, el gatuzo, *M. schimitti*, es el más capturado y desembarcado (Perier *et al.* 2011). En cuanto a los batoideos, han sido registradas 19 especies, sin embargo solo 9 especies de rayas son desembarcadas para su comercialización entre las cuales la raya ojona, *A. cyclophora*, está entre las más frecuentes (Perier *et al.* 2011, Estalles *et al.* 2011).



Figura 1.13. GSM. Virado de red en un lance típico de captura de merluza *hubbsi*.



Figura 1.14. Condriktios en el GSM. (A) Capturas de cazón, *Galeorhinus galeus* en buque pesquero (B) Registro de bacota, *Carcharhinus brachyurus*, en la costa (C) Capturas de pez gallo en buque pesquero (D) Cajones de pez gallo y rayas en la planta pesquera (E) Captura de la raya a lunares, *Altantoraja castelnaui*.

2.2 Obtención de muestras

Los ejemplares analizados de cada una de las especies se obtuvieron de diferentes fuentes: campañas de investigación pesquera anuales realizadas entre los años 2004-2007; muestreos de desembarques comerciales en las plantas pesqueras de San Antonio Oeste; y embarques como observador científico a bordo de la flota comercial.

En cuanto a los muestreos de los desembarques comerciales y los muestreos a bordo de la flota comercial, fueron realizados mensualmente desde setiembre de 2011 hasta noviembre de 2012 y entre abril del 2005 y mayo del 2009 solamente para el caso del gatuzo. De cada individuo se registró el sexo, la talla y el estado de madurez.

En las capturas comerciales no estuvieron representadas las tallas más pequeñas correspondiente a las primeras clases de edad dado que la flota opera a profundidades mayores a los 50 metros y para algunas especies, como el pez gallo, existe segregación espacial de tallas según la batimetría (Di Giácomo 1992). Por lo tanto, para los análisis de edad y crecimiento se incluyeron las muestras obtenidas en las campañas de investigación de Recursos Demersales "REDE" realizadas en el GSM durante los años 2004, 2005, 2006 y 2007 (REDE 04-05-06-07). Las campañas de investigación en el GSM se realizaron con el objetivo de evaluar la merluza común, una vez al año, durante primavera (en octubre, noviembre o diciembre) (Di Giácomo y Perier 1992, Estalles *et al.* 2011b). En cada campaña se realizó un número variable de lances (35-40) de 30 minutos de duración en toda el area del GSM, cubriendo el rango de profundidades entre los 20 y 175 m. Los buques utilizados en cada campaña fueron equipados con redes comerciales de arrastre de fondo de 96 pies de relinga superior. En estas muestras el rango de tallas fue mayor y estuvieron representados ejemplares neonatos y de las primeras clases de edad, dado que los lances de las campañas de investigación cubrieron las zonas de menor profundidad del golfo (Estalles *et al.* 2011b), que en el caso del pez gallo son descriptas como áreas de cría y reclutamiento de la especie y donde no pesca la flota comercial (Di Giácomo 1992).

En cada capítulo se desarrollará en mayor detalle la toma de datos y la extracción, procesamiento y análisis de las muestras de cada especie para los estudios de madurez, edad y crecimiento.

3. Bibliografía

- Alarcón C., Cubillos L., Acuña E.. 2011. Length-based growth, maturity and natural mortality of the cockfish *Callorhynchus callorhynchus* (Linnaeus, 1758) off Coquimbo, Chile. *Environmental Biology of Fishes* 92: 65-78.
- Baum, J. K. y Myers R. A. 2004. Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecol. Lett.*, 7 (2): 135-145.
- Baum J. K. y Blanchard W. 2010. Inferring shark population trends from generalized linear mixed models of pelagic longline catch and effort data. *Fish. Res.* 102: 229-239.
- Barnett L. A., Ebert D. A., Cailliet G. M. 2012. Evidence of stability in a chondrichthyan population: case study of the spotted ratfish *Hydrolagus colliei* (Chondrichthyes: Chimaeridae). *J Fish Biol.* 80 (5): 1765-88.
- Bell J. D. 2012. Reproduction and ageing of Australian holocephalans and white-fin swell shark. Tesis doctoral en la Universidad Deakin, Australia. 182 pp.
- Bernasconi J.F. y Navarro G. 2014. Explotación mundial y estado de conservación de los condriictios. Inf. GP n°11-2014. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI). 12 pp.
- Bernasconi J. F. Monsalvo M., Martinez-Puljak G., Prosdocimi L., Navarro G. 2016. Actualización de la normativa y desembarques de condriictios de la República Argentina. Inf. GP n° 06-2016. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agroindustria de Argentina. 24 pp.
- Bellodi A., Porcu C., Cannas R., Al Cau, Marongiu M. F., Mulas A., Vittori S., Follesa M. C. 2016. Life-history traits of the long-nosed skate *Dipturus oxyrinchus*. *Journal of Fish Biology* doi:10.1111/jfb.13205
- Beverton R. J. H. y Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food. G.B. Ser. II.*, 19. 533 pp.
- Brander K. 1981. Disappearance of Common skate *Raia batis* from Irish Sea. *Nature* 290: 48-49.
- Cailliet G. M. y Tanaka S. 1990. Recommendations for Research Needed to better understand the age and growth of elasmobranchs. En: "Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries" Pratt Jr. H. L., Gruber S. H. y Taniuchi T. (Eds.), U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 90: 505-507 pp.

Cailliet, G. M., Yudin K. G., Tanaka S., Taniuchi T. 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan based upon cross-readings of vertebral bands. En: "Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries" Pratt Jr. H. L., Gruber S. H. y Taniuchi T. (Eds), NOAA Tech. Rep. 90:167-176.

Cailliet G. M. y Goldman K. J. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: "Biology of sharks and their relatives" Carrier J, Musick JA, Heithaus MR (Eds), CRC Press LLC, Boca Raton, FL, 399-447 pp.

Camhi M. D., Pikitch, E. K., Babcock E. A., 2008. Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation. ed. Blackwell, Oxford.

Campana S. E., Marks L., Joyce W., Harley S. 2001. Analytical assessment of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) populations in the northwest Atlantic, with estimates of long-term sustainable yield. DFO Canadian Stock Assessment Secretariat Res. Doc. 2001/067.

Carlson J. K., Hale L. F., Morgan A., Burgess, G. 2012. Relative abundance and size of coastal sharks derived from commercial shark longline catch and effort data. J. Fish Biol. 80: 1749-1764.

Clarke S. C., Mc Allister M. K., Milner-Gulland E. J., Kirkwood G. P., Michielsens C. G. J., Agnew D. J. *et al.* 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. Ecol. Lett. 9: 1115-1126.

Coller M. N. 2012. Biología, ecología y explotación de la Raya Platana *Atlantoraja platana* (günther, 1880), (chondrichthyes, rajidae), del golfo San Matías. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 179 p.

Colonello J. 2009. Ecología reproductiva de tres batoideos (Chondrichthyes): Atlantoraja castelnaui (Rajidae), Rioraja agassizi (Rajidae) y Zapteryx brevirostris (Rhinobatidae). Implicancias de distintas estrategias adaptativas en un escenario de explotación comercial intensiva. Tesis de Doctorado de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 181 p.

Colonello J., Figueroa D., Cousseaus M. B. 2011. Análisis de la información producida en Argentina sobre la biología de peces cartilaginosos. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional" Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M.B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina): 101-113.

Colonello J., Cortes F., Massa A. 2014. Species richness and reproductive modes of chondrichthyans in relation to temperature and fishing effort in the Southwestern Atlantic Shelf (34–54°S). Fish. Res. 160: 8-16.

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. 2005. Checklist of living Chondrichthyes. En: "Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. Sharks, Batoids and Chimaeras" Hamlett W.C. (Ed.). Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, USA. 503- 548 pp.

Conrath C. L., Gelsleichter J., Musick J. A. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fish. Bull.* 100: 674-682.

Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Rev. Fish. Sci.* 8: 299-344.

Cortés E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modelling: application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 18: 1048-1062.

Cortés E. 2004. Life History Patterns, Demography, and population Dynamics. En: Carrier J.C., Musick J.A., Heithaus M.R. (Eds). *Sharks and their relatives: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation*. Boca Raton: CRC Press. 449-469 p.

Cortés E., 2007. Chondrichthyan demographic modelling: an essay on its use, abuse and future. *Marine and Freshwater Research* 58: 4-6.

Cousseau M. B. 2010. Los peces cartilaginosos (Clase Chondrichthyes). En: "Ictiología: Aspectos fundamentales. La vida de los peces sudamericanos" Cousseau M. B., Díaz de Astarloa J. M., Ehrlich M. D., Fabré N. N., Figueroa D. E. (Eds). Ed. Eudem: 1ra edición Mar del Plata, 2010. 670 p.: 91-235 pp.

Cousseau, M. B., Figueroa, D. E., Diaz Astarloa J. M., Mabragna E., Lucifora L. O. 2007. Rayas, chuchos y otros batoideos del Atlántico Sudoccidental (34° S-55° S). Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP. 102 pp.

Devries D. R. y Frie R. V. 1996. Determination of age and growth, p. 483-512. En: "Fisheries Techniques" Murphy B. R. y Willis D.W.(Eds.) Segunda edición, American Fisheries Society, Bethesda, MD.

Didier D. A. 2004. Phylogeny and Classification of Extant Holocephali. En: "Biology of sharks and their relatives" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds). CRC Press, Boca Ratón: 596pp: 115-131 pp.

Di Giacomo E. E. y Perier M. R. 1991. Evaluación de la biomasa y explotación comercial del Pez Gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marítimo* 9 (A): 7-13.

Di Giacomo E. E. y Perier M. R. 1992. Abundancia, estructura poblacional y zona de desove de la merluza *Merluccius hubbsi* en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marítimo* 12(A): 47- 52.

Di Giacomo E. y Perier M. R. 1992b. Retracción de la pesquería demersal del golfo San Matías: escasez de recursos o disminución de la eficiencia?. Frente Marítimo 11: 7-13.

Di Giacomo E., 1992. Distribución de la población del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo de San Matías, Argentina. Frente Marítimo 12: 113-118.

Di Giacomo E. E., Calvo J., Perier M. R., Morriconi, E. 1993. Spawning aggregations of *Merluccius hubbsi* in Patagonian waters: Evidence for a single stock? Fisheries Research 16: 9-16.

Di Giacomo E. E., Perier M. R., Pascual M. S., Zampatti E. A. 2005. El mar y sus recursos: golfo San Matías. En: "Las Mesetas patagónicas que caen al mar: la costa rionegrina". Massera F. y Serra Peirano G. (Eds). 1ra Edición Viedma, Gobierno de Rio Negro. 409-439 pp.

Dirección de Pesca de Rio Negro 2016. Base de datos digital (actualización anual de la base 2016). Estadística pesquera del puerto San Antonio Oeste, Provincia de Rio Negro, Argentina.

Dulvy N. K., Flower S. L., Musick J. A., Cavanagh R. D., Kyne P. M., Harrison L. R., Carlson J. K., Davidson L. N. K. Fordham S. V., Francis M. P. *et al.*, 2014. Extinction Risk and Conservation of the World's Sharks and Rays. eLife 2014. 3:e00590 <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.00590>.

Dulvy N. K. y Forrest R. E. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans. En: "Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds). Boca Raton: CRC Press. 639-679 pp.

Estalles M., Coller N. M., Perier M. R., Di Giacomo E. E. 2011. Skates in the demersal trawl fishery of San Matías Gulf: species composition, relative abundance and maturity stages. Aquatic Living Resources 24(2): 193-199.

Estalles M., Coller N. M., Di Giacomo E. E., Perier, M. R. 2011b. Distribution and reproductive biology of the Electric ray *Discopyge tschudii* Heckel, 1846 in San Matías Gulf, Northern Patagonia, Argentina. Neotropical Ichthyology 9 (4): 831-838.

Estalles M. 2012. Características de historia de vida y explotación comercial de la raya *Sympterygia bonapartii* en el Golfo San Matías. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 167 p.

Ebert D. A. y Compagno L. J. V. 2007. Biodiversity and systematic of skates (Chondrichthyes Rajiformes: Rajoidei). Environmental Biology of Fishes 80: 111-124.

Eriksson H. y Clarke S. 2015. Chinese market responses to overexploitation of sharks and sea cucumbers. Biological Conservation 184: 163-173.

FAO 2014. FishStatJ global landings database. Capture Production 1950-2012 (fecha de descarga: Marzo 2014). <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>

FAO 2014b. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2014. Roma. 253 p.

Farrell E. D., Mariani S., Clarke M. W. 2010. Age and growth estimates for the starry smoothhound (*Mustelus asterias*) in the Northeast Atlantic Ocean. ICES Journal of Marine Science 67: 000-000.

Ferretti F., Worm B., Britten G., Heithaus M. R., Lotze H. K. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. Ecol. Lett. 13: 1055-1071.

Ferretti F., Osio G. C., Jenkins C. J., Rosenberg A. A., Lotze H. K. 2013. Long-term change in a meso-predator community in response to prolonged and heterogeneous human impact. Sci. Rep. 3: 1057p.

Field I. C., Meekan, M. G., Buckworth R. C., Bradshaw C. J. A. 2009. Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. Advances in Marine Biology 56: 275-363.

Freer D. W. L. y Griffiths C. L. 1993. Estimation of age and growth in the St. Joseph *Callorhinchus capensis* (Dumeril). S. Afr. J. Mar. Sci. 13: 75-82.

Francis M. P. 1997. Spatial and temporal variation in the growth rate of elephantfish (*Callorhinchus milii*). N.Z. J. Mar. Freshwater Res. 31: 9-23.

Francis M. P. 1998. New Zealand shark fisheries: development, size and management. Marine and Freshwater Research 49 (7): 579-591.

Francis M. P. y Maolagain C. O. 2000. Age growth and maturity of a New Zealand endemic shark (*Mustelus lenticulatus*) estimated from vertebral bands. Mar. Freshwater Res. 51: 35-42.

Francis M. P., Maolagain C. O., Stevens J. D. 2001. Age, growth, and sexual maturity of two New Zealand endemic skates, *Dipturus nasutus* and *D. innominatus*. N.Z. J. Mar. Freshwater Res. 35: 831-842.

Frisk M. G., Miller T. J., Fogarty M. J. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 969-981.

Frisk M. G., Miller T. J., Dulvy N. K. 2005. Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Elasmobranchs: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 35: 27-45.

Gallagher M. y Nolan C. P. 1999. A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 1590-1599.

García V. B., Lucifora L. O., Myers R. A. 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275: 83-89. doi: 10.1098/ rspb.2007.1295.

Gagliardini D. A. y Rivas A. L. 2004. Environmental characteristics of san matías gulf obtained from Landsat-tm and ETM+ data. *Gayana* 68 (2) supl. t.I. proc.: 186-193.

Goldman K.J. 2004. Age and growth of elasmobranch fishes. En: “Management techniques for elasmobranch fisheries” Musick J. A. y Bonfil R. (Eds). FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome, FAO. Cap. 6: 92-137.

Goldman K. J., Cailliet G.M., Andrews A. H., Natanson L. J. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes. En: “Biology of Sharks and Their Relatives” Carrier, J., Musick J. A y Heithaus M. R. (Eds). Segunda edición. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida. Cap. 14: 423-451.

González P.M. 2005. Las aves migratorias. Las preguntas de la ida y vuelta de los chorlos y playeros entre los Hemisferios Sur y Norte. Su estadía temporaria en el Área Natural Protegida ‘Bahía de San Antonio’ y su reconocimiento como ‘Sitio Internacional’. Estudio de su potencial ecoturístico. La declinación. En: “Las Mesetas patagónicas que caen al mar: la costa rionegrina” Massera F. y Serra Peirano G. (Eds). 1ra Edición Viedma, Gobierno de Rio Negro. 321-347 pp.

Goosen A. J. J. y Smale M. J. 1997. A preliminary study of age and growth of the smoothhound shark *Mustelus mustelus* (Triakidae). *S. Afr. J. Mar. Sci.* 18: 85-92.

Grogan E. D. y Lund R. 2004. The Origin and Relationships of Early Chondrichthyes. En: “Biology of sharks and their relatives” Carrier J. C., Musick, J. A., Heithaus M.R. (Eds). CRC Press, Boca Ratón. 596 p: 3-31 pp.

Hareide N. R., Carlson J., Clarke M., Clarke S., Ellis J., Fordham S., Fowler S., Pinho M., Raymakers C., Serena F., Seret B., y Polti S. 2007. European Shark Fisheries: a preliminary investigation into fisheries, conversion factors, trade products, markets and management measures. European Elasmobranch Association.

Hamlett W. C., Kormanik G., Storrie M., Stevens B., Walker T. L. 2005. Chondrichthyan Parity, Lecitotrophy and Mamotrophy. En: “Reproductive biology phylogeny of chondrichthyes, sharks, batoid and chimaeras” Hamlett W. C. (Ed.), Vol. 3. Enfield, Nh: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos. 395-434 pp.

Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predators declines. *Trends Ecol. Evol.* 23: 202–210.

Heithaus M. R., Frid A., Vaudo J.J., Worm B., Wirsing A.J. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. En: “Sharks and their relatives II: biodiversity,

adaptive physiology, and conservation” Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds.). Boca Raton, FL USA, CRC Press. 608-633 pp.

Heithaus M. R., Wirsing A. J., Dill L. M. 2012. The ecological importance of intact top predator populations: a synthesis of fifteen years of research in a seagrass ecosystem. *Mar Freshwater Res* 63: 1039-1050.

Helfman G. S., Collette, B. B., Facey, D.E., Bowen, B.W. 2009. *The Diversity of Fishes*. 2nd ed. John Wiley y Sons Ltd (Ed.), UK. 720 p.

Hilborn R. y Walters C. J. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York. 570 p.

Hoening J. M. y Gruber S. H. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En: “Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries” Pratt Jr. H. L., Gruber S. H. y Taniuchi T. (Eds.). U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 90: 1-16 pp.

Holden M.J. 1973. Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible?. *Rapports et Procès- Verbaux des Réunions du conseil International pour l'Éxploration de la Mer*. 164: 360-370.

Hozbor N. M., Massa A. M., Whöler O. C. 2012. Recomendaciones sobre tiburones y rayas: Impacto de las medidas establecidas a través del Acta CFP N° 32/2009. Informe Téc. Of. INIDEP 30-2012. 8 p.

Hozbor N. M. y Massa A. M. 2013. Estimación de los parámetros de crecimiento de *Atlantoraja castelnaui* (familia Rajidae). *Inf. Invest. INIDEP* 21-2013. 16 p.

Hozbor N. y Massa A. 2015. Estimación de los parámetros de crecimiento de *Sympterygia bonapartii* (Rajidae). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 27: 71-82.

James K. C., Ebert D. A., Natanson L. J., Cailliet G. M. 2013. Age and growth characteristics of the Starry Skate, *Raja stellulata*, with a description of life history and habitat trends of the central California, U.S.A., skate assemblage. *Environmental Biology of Fishes* 97 (4): 435-448.

Lack M. y Sant G. 2009. Trends in global shark catch and recent developments in management. TRAFFIC International. Cambridge. 33 p.

Llanos F. A, Failla M, García G. J., Giovine P. M., Carbajal M., González P. M., Paz Barreto D., Quillfeldt P. y Masello J. F. 2011. Birds from the endangered Monte, the Steppes and Coastal biomes of the province of Río Negro, northern Patagonia, Argentina. Check list *Journal of species lists and distribution*. ISSN 1809-127X (online edition).

- Lucas A. J., Guerrero R. A., Mianzan H. W., Acha E. M., Lasta C.A. 2005. Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine Continental Shelf (34-43°S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65: 405-420.
- Lund R. y Grogan E. D. 1997. Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 65-123.
- Luzzato D. C., Sieira R., Pujol M. J., Díaz de Astarloa J. M. 2012 The presence of the seahorse *Hippocampus patagonicus* in the Argentine Sea based on the cytochrome b sequence of mitochondrial DNA. *Cybium* 2012 36 (2): 329-333.
- Massa A. M. y Hozbor N. M. 2003. Peces cartilaginosos de la plataforma argentina, explotación, situación y necesidades para un manejo adecuado. *Rev. Frente Marítimo.* 19(B): 199-206.
- Massa A. M., Lucifora L. O, Hozbor, N. M. 2004. Condrictios de la región costera bonaerense y uruguaya. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 4. Biología y evaluación del estado de explotación.* Sánchez, R. y S. Bezzi (Eds.). Publicaciones especiales INIDEP: 85-99 pp.
- McEachran J. D. y Aschliman N. 2004. Phylogeny of Batoidea. En: *Biology of sharks and their relatives.* Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M. R. (Eds.). CRC Press, USA. 79-113 pp.
- Menni R. y Lucifora L. 2007. Condrictios de Argentina y Uruguay. *Probiota. FCNyM, UNLP. Serie Técnica y Didáctica* N°11.
- Miller M.H., Carlson J., Cooper P., Kobayashi D., Nammack M., Wilson J. 2013. Status review report: scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). Reporte de la National Marine Fisheries Service, Office of Protected Resources (NOAA). Marzo 2013. 131 p.
- Ministry of Fisheries of New Zealand., 2011. Report from the Fisheries Assessment Plenary, May 2011: stock assessments and yield estimates. Wellington, New Zealand. 196-215 pp.
- Miranda L.V. y Vooren C. M. 2003. Captura e esforço da pesca de elasmobrânquios demersais no sul do Brasil nos anos de 1975 a 1997. *Frente Marítimo* 19: 217-231.
- Monsalvo M., Bernasconi J. F., Martinez-Puljak G., Navarro G. 2016. Análisis del impacto de la implementación de medidas de manejo específicas para condrictios en la operatoria de la flota argentina. *Rev. Frente Marítimo* 24: 109-123.
- Morsan E., Fernandez V., Mora G., Suarez M., Coller M., Kroek M., Mortensen M., Acosta P. 2016. Primeros resultados del monitoreo de la pesquería de langostino *Pleoticus muelleri*. Setiembre - Diciembre 2016. Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos Almirante Storni. *Inf. Tec. Int. CIMAS* n° 19/2016. 7 p.

Morsan E. y Fernandez V. 2017. Observaciones sobre el arrastre de fondo en la pesquería de langostino (*Pleoticus mullerii*). Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológica en Recursos Marinos Almirante Storni. Inf. Tec. Int. CIMAS n° 08/2017. 8 p.

Musick J. A. 2005. Shark Utilization. Cap. 14: 323-336 pp. En: Management techniques for elasmobranch fisheries. Bonfil R. y Musick J. A. (Eds). FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome, FAO. 251 p.

Myers R., Baum J. K., Sheperd T. D., Powers S. y Peterson C. H. 2007. Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. Science, v 315 (5820): 1846-1850.

Natanson L. J., Sulikowski J. A., Kneebone J. R., Tsang P. C. 2007. Age and growth estimates for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. Environ Biol Fish 80(2-3): 293-308.

Navarro G., Monsalvo M., Martinez-Puljak G 2012. Incidencia de la captura de Rayas y Tiburones ACTA CFP N° 32/2009. Inf. GP n° 03/2012. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI). 27p.

Nelson J. S. 2006. Fishes of the world. Cuarta edición. John Wiley/Sons, Inc. 601 p.

Officer R. A., Gason A. S., Walker T. I., Clement J. G. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 1765-1777.

Pájaro M., Sacerdote A., Spinelli A. Distribución y abundancia de huevos y larvas de *Engraulis anchoíta*, en el Golfo San Matías. Estimación de producción diaria de huevos. Inf. Téc. INIDEP n° 70-07. 13 p.

PAR-CTMFM 2018. Plan de Acción Regional para la conservación y pesca sustentable de los condrictios del área del Tratado del Río de la Plata y su Frente Marítimo. Documento elaborado en la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo (CTMFM), Publ. Ocas., 144 VI pp.

Perez Comesaña J. E, Perier M. R., Di Giacomo E., Coller N. M., Aversa M., García N. A., García M., y otros colaboradores 2011. ¿Cuánto sabemos sobre la biología de los condrictios del Mar Argentino? - Una reseña. En: Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional". Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M. B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina): 9-24.

- Perier M. R. 1994. La fauna íctica en el litoral de la bahía de San Antonio [golfo San Matías, provincia de Río Negro. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 156 p.
- Perier M. R. y Di Giácomo E. E. 2002. El savorín *Seriolella porosa*, como un recurso estacional en el Golfo San Matías, República Argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* (15): 15-26.
- Perier M. R. y Di Giácomo E. E. 2002b. Distribución, abundancia y reproducción de *Paralichthys isosceles*, *P. patagonicus* y *Xystreurys rasile* (Pleuronectiformes: Bothidae) en aguas patagónicas, Argentina. *IBMP Serie Publicaciones* 1: 51- 63.
- Perier M., Estalles M., Coller M., Suarez M., Mora G., Di Giacomo E. E. 2011. Chondrichthyans of the San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat.* (13): 213-220.
- Piola A. R. y Scasso L. K. 1988. Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta*. 15(1): 33-51.
- Piola A. R. y Rivas A. L. 1997. Corrientes en la plataforma continental. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Tomo 1. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Boschi E.E. (Ed.). INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 119-132 pp.
- Pribac F., Punt A. E., Taylor B. L., Walker T. I. 2005. Using Length, Age and Tagging Data in a Stock Assessment of a Length Selective Fishery for Gummy Shark (*Mustelus antarcticus*). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* (35): 267-290.
- Punt A. E., y Walker T. I. 1998. Stock assessment and risk analysis for the school shark (*Galeorhinus galeus*) off southern Australia. *Marine and Freshwater Research* 49 (7): 719-731.
- Ricker W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Board of Canada Bull.* 191: 82 p.
- Rigby C. y Simpfendorfer C. A. 2015. Patterns in life history traits of deep-water chondrichthyans. *Deep-Sea Research II* 115: 1-136
- Rigby C.L., White W. T., Smart J. J., Simpfendorfer C. A. 2016. Life histories of two deep-water Australian endemic elasmobranchs: Argus skate *Dipturus polyommata* and eastern spotted gummy shark *Mustelus walkeri*. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/jfb.12891
- Rivas A. L. y Beier E.J. 1990. Temperature and salinity fields in the North patagonic Gulfs, *Oceanologica Acta* 13(1): 15-20

Romero M. A., Dans S., González R., Svendsen G., García N. y Crespo E. 2011. Solapamiento trófico entre el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* y la pesquería de arrastre demersal del golfo San Matías, Patagonia, Argentina. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 39(2): 344-358.

Romero M.E., Ocampo R.M., Williams G., Narvarte M., Gagliardini D.A., Gonzalez R. 2013. Understanding the dynamics of an enclosed trawl demersal fishery in Patagonia (Argentina): A holistic approach combining multiple data sources. *Fish. Res.* 140: 73-82.

Ruocco N. L. 2016. Ecología y conservación de los chuchos (Chondrichthyes, Myliobatiformes) del ecosistema costero Bonaerense y uruguayo. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNdMP-INIDEP. 271 p.

Sanchez R. P., Navarro G., Calvo E., Del Castillo F. 2011. La Pesca y Comercialización de Condriactos en la Argentina. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional". Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M. B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina). 151-184 pp.

Scasso L. M. y Piola A. A. 1988: Intercambio neto de agua entre el mar y la atmósfera en el golfo San Matías. *Geoacta*, 15(1): 33-51.

Stevens J. D. 1999. Variable resilience to fishing pressure in two sharks: the significance of different ecological and life history parameters. En: *Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals*. Musick J. A. (Ed.) American Fisheries Society, Bethesda, MD. 11-16 pp.

Stevens J.D., Bonfil R., Dulvy N.K., Walker P. 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.

Stevens J. D. 2005. Taxonomy and field techniques for identification: with listing of available regional guides. Cap. 3: 21-56 p. En: *Management techniques for elasmobranch fisheries*. Bonfil R. y Musick J. A. (Eds). FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome, FAO. 251 p.

Sulikowski J. A., Morin M. D., Suk S. H., Howell W. H. 2003. Age and growth estimate of the winter skate (*Leuoraja ocellata*) in the western Gulf of Maine. *Fish. Bull.* 101: 405-413.

Sullivan K. J. 1977. Age and growth of the elephant fish *Callorhynchus milii* (Elasmobranchii: Callorhynchidae). *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* 11 (4): 745-753.

UICN. 2014. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza: Red List of Threatened Species. Version 2013.2. www.iucnredlist.org. Descargado el 12 abril 2014.

- Vermeulen E., Suarez H., Balviano A. 2013. Las toninas de la Bahía: descubriendo a los delfines de Patagonia Norte. Los Biólogos Ediciones (Eds). Argentina, 1º edición. 17 p.
- Walker, T. I. 1997. Gummy shark 1996, stock assessment report, Southern Shark Fishery Assessment Group. Australian Fisheries Management Authority, Canberra. 33 pp.
- Walker T. I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49 (7): 553-572.
- Walmsley-Hart S. A., Sauer W. H. H., Buxton C. D. 1999. The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. Pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 21: 165-179.
- Ward-Paige C. A., Keith D., Worm B., Lotze H. K. 2012 Recovery potential and conservation options for elasmobranchs. *J. Fish Biol.* 80: 1844-1869.
- Weigmann S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology* 88: 837-1037
- Williams G, Sapoznik M., Ocampo-Reinaldo M., Solis M., Narvarte M., Gonzalez R., Esteves J. L., Gagliardini D. Comparison of AVHRR and SeaWiFS imagery with fishing activity and in situ data in San Matías Gulf, Argentina. *International Journal of Remote Sensing* vol. 31, nos. 17-18: 4531-4542.
- Worm B., Davis B., Kettner L., Ward-Paige C.A., Chapman D., Heithaus M.R., Kessel S.T., Gruber S. H. 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy* 40: 194-204.

CAPITULO 2: Características de historia de vida del pez gallo, *Callorhynchus callorynchus* (Linnaeus 1758), en el Golfo San Matías: crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad.

1. Introducción

El grupo de los holocéfalos (Subclase: Holocephali), es un conjunto de peces cartilaginosos (clase Chondrichthyes) representados en la actualidad por 49 especies descritas del orden Chiameriformes que incluye tres familias: Callorhinchidae (3 especies), Rhinochimaeiridae (8 especies) y Chimaeridae (38 especies) (Weigmann 2016). Todas las especies son marinas y se caracterizan por habitar aguas profundas de las plataformas y talud continental, islas oceánicas, montes submarinos y crestas submarinas, generalmente a profundidades de 500 m y mayores. Pocas especies habitan aguas costeras poco profundas, como *Hydrolagus colliei* en el Pacífico noreste y las tres especies de la familia Callorhinchidae (Didier 2004). Además, la familia Callorhinchidae, se caracteriza por distribuirse solamente en el hemisferio sur, en aguas templadas y subpolares (Di Giacomo, 1990, Didier 2004) (Fig. 2.1).

El “pez gallo”, *Callorhynchus callorynchus* (Linnaeus 1758), pertenece a la familia Callorhinchidae y presenta una amplia distribución en América del Sur (Fig. 2.1). En el Océano Pacífico se encuentra desde el Estrecho de Magallanes en Chile hasta el norte de Perú (Chirichigno y Cornejo 2001), habiendo sido reportado ocasionalmente en aguas de Ecuador (Swing y Béarez 2005). En el Océano Atlántico se distribuye desde el estado Brasileño de Sao Paulo (Figuereido 1977), extendiéndose por las costas de Uruguay y Argentina, hasta el Canal Beagle (López *et al.* 2000). En ambos océanos el pez gallo representa un recurso importante tanto para pescadores artesanales como industriales (Di Giacomo y Perier 1991, Alarcón *et al.* 2011).

En Argentina la distribución del pez gallo se registró desde la costa hasta los 166 metros de profundidad. Es una especie de hábitos bentónicos, asociándose su patrón de distribución a la disponibilidad de alimento (Di Giacómo 1990, Di Giacómo 1992). Su dieta está compuesta principalmente por especies bentónicas, como bivalvos

(principalmente vieira), gasterópodos y poliquetos, para lo cual utilizan sus características placas dentarias para triturarlos (Di Giácomo *et al.* 1994, Di Giácomo y Perier 1996).



Figura 2.1. *Callorhynchus*. Zonas de distribución y explotación comercial de las especies del género: *C. callorhynchus* en América del Sur, *C. capensis* en Sudáfrica y *C. milli* en Oceanía (tomado de Di Giácomo y Perier, 1991).

Los desembarques de pez gallo en Argentina representan prácticamente la totalidad de las capturas de la especie en el Atlántico Sudoccidental (Bernasconi y Navarro 2014) y desde el año 1989 hasta el año 2015 presentaron una tendencia creciente (Fig. 2.2). El desembarque mínimo se registró en 1992, con 490 toneladas (t), mientras que en el último año evaluado, durante 2015 se alcanzaron 2.680 t, prácticamente similar a los años de máximos desembarques de pez gallo durante los años 2008 (2.690 t) y 2009 (2.780 t), con un promedio anual de 2.100 t para el último período 2008-2015 (Sánchez *et al.* 2011, Bernasconi *et al.* 2016). La pesca comercial del pez gallo en Argentina se produce principalmente como *bycatch* en pesquerías de arrastre que tienen como especie blanco a la merluza común, *Merluccius hubbsi*, o a especies costeras como la corvina (*Micropogonias furnieri*) y la pescadilla (*Cynoscion guatupuca*). La flota fresca de altura y costera con los estratos de buques de eslora menor a los 19 m o entre los 19-28 m son los que principalmente capturan pez gallo (Sánchez *et al.* 2011, Bernasconi *et al.* 2016). Los

principales desembarques de esta especie se observan en los puertos de Mar del Plata y San Antonio de Oeste, fluctuando a lo largo de los últimos años el puerto que ocupó el primer lugar. En el caso de Mar del Plata, fue el principal puerto de desembarque de pez gallo durante los años 2010-2014, mientras que San Antonio Oeste fue el más importante durante los años 2009 y 2015 con desembarques de 1.450 t y 1.990 t respectivamente (Bernasconi *et al.* 2016, Dirección de Pesca de Río Negro 2016).

Uno de los principales núcleos costeros de la especie se encuentra en el Golfo San Matías (GSM) (41°-42°S, 64°-65°O), donde se identifican zonas de alimentación, de reproducción y de cría de la especie (Di Giácomo 1990). En esta región, las capturas comerciales se producen como *bycatch* por la flota de arrastre de fondo que opera en el puerto de San Antonio Oeste y tiene como especie objetivo a la merluza común, *Merluccius hubbsi*. Según el registro de la estadística provincial, desde el año 1986 hasta el año 2015 el promedio anual de capturas de pez gallo en el GSM fue de 530 t, registrándose una tendencia de incremento durante el periodo, con un mínimo de 100 t en 1987 y un máximos de 1.450 t en el año 2009 y de 1.990 t durante 2015, coincidiendo con los picos de desembarques registrados a nivel nacional (Dirección de Pesca de Río Negro 2016) (Fig. 2.2). Para esta pesquería, el pez gallo representa un recurso económico importante dado que históricamente es la segunda especie en toneladas desembarcadas y las capturas comerciales se registran durante todo el año (Di Giácomo y Perier 1991, Bernasconi *et al.* 2015, Dirección de Pesca de Río Negro 2016). A su vez, en esta región el pez gallo es la principal especie entre los peces cartilagosos capturados como *bycatch* en cuanto a volumen de captura y frecuencia de ocurrencia en los viajes de pesca (Perier *et al.* 2011).

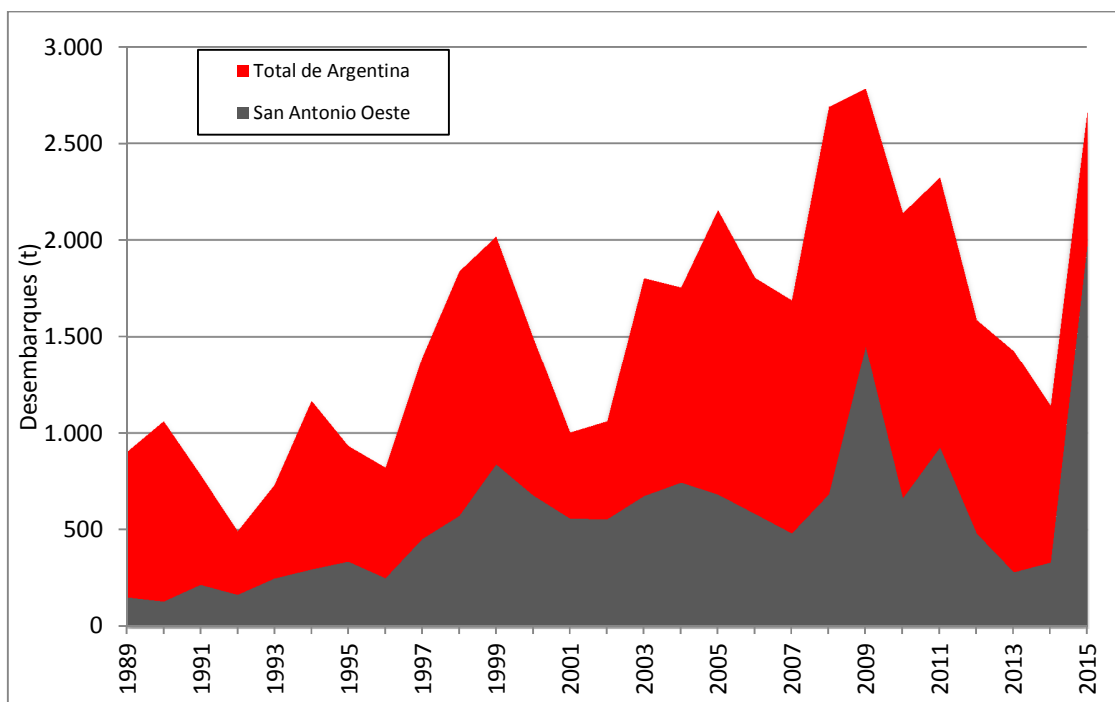


Fig. 2.2. *C. callorynchus*. Evolución de los desembarques totales en Argentina y el puerto de San Antonio Oeste (1989-2015).

El conocimiento de los parámetros de historia de vida de la especie resulta de utilidad para la realización evaluaciones de abundancia de stock y consecuentemente la implementación de medidas de conservación y manejo para su explotación sustentable. En Argentina y más específicamente en el GSM, se conocen las características biológicas del pez gallo en cuanto a su distribución, alimentación y reproducción, estudiadas durante la década del 80 y 90 (Di Giacomo 1990, Di Giácomo 1992, Di Giácomo y Perier 1994, Di Giácomo *et al.* 1994, Di Giácomo y Perier 1996). A su vez, en el último año ha sido estudiada su biología reproductiva en la región de la provincia de Buenos Aires (Chierichetti 2015, Chierichetti *et al.* 2017).

En relación a la reproducción, es una especie ovipara para la cual se ha descrito en el GSM que presenta actividad reproductiva durante casi todo el año. La principal epoca de apareamiento y puesta es durante primavera y principios del verano, cuando se encontrarón hembras con huevos en los uteros en zonas costeras a profundidades entre los 20 y 40 m, y luvw seguida por un periodo corto de recuperación gonadal (Di Giácomo y Perier 1994).

Respecto a la dieta, *C. callorhynchus* se alimenta principalmente de invertebrados béntonicos, especializándose en la trituración de organismos con valvas o caparazón. En el GSM, las principales presas descritas fueron vieiras (*Zygochlamys patagonica* y *Aequipecten tehuelchus*), moluscos bivalvos de otras especies, poliquetos y estomatopodos (Di Giácomo y Perier 1996).

En cuanto al crecimiento, no existen antecedentes para la especie en el Atlántico sudoccidental. Los estudios de crecimiento para el pez gallo fueron realizados en el Pacífico sur mediante el análisis de estructura de tallas (Alarcón *et al.* 2011). Estas estimaciones son de vital importancia ya que son los parámetros de entrada de los modelos demográficos que permiten evaluar la vulnerabilidad de la especie a diferentes escenarios de explotación pesquera (Goldman *et al.* 2012).

La mayor cantidad de estudios de crecimiento realizados en holocéfalos se basaron en la utilización de la espina de la primer aleta dorsal, ya que los centros vertebrales que son utilizados frecuentemente en otros condriictios están poco calcificados (Johnson y Horton 1972, Sullivan 1977, Freer y Griffiths 1993, Francis y ÓMaolagáin 2000, Moura *et al.* 2004, Calis *et al.* 2005, Braccini *et al.* 2008, Barnett *et al.* 2009, Bell 2012, Goldman *et al.* 2012) y las placas dentarias evaluadas como estructuras alternativas en otros holocéfalos no han mostrado resultados claros (Johnson y Horton 1972, Bell 2012). En particular en el género *Callorhynchus* el primer estudio de edad de crecimiento fue desarrollado en Nueva Zelanda para la especie *C. milii* (Sullivan 1977). Posteriormente se estimó la edad para la especie *C. capensis* en Sudáfrica (Freer y Griffiths 1993). En ambos estudios se utilizó la misma técnica de lectura de edades la cual consiste en realizar un corte transversal en la espina dorsal y contar bajo lupa la cantidad de bandas que se observan en la parte interior de la dentina de la espina. A su vez se han realizado estudios de crecimiento mediante el análisis de estructuras de tallas para *C. milii* en Nueva Zelanda (Francis 1997) y en los últimos años nuevamente en Australia mediante la lectura de edades en espinas en *C. milii* (Braccini *et al.* 2008, Bell 2012).

Sin embargo, a pesar de que la técnica de lectura de bandas de crecimiento en la espina fue utilizada tradicionalmente para el género *Callorhynchus* y para otras especies de holocéfalos (Francis y ÓMaolagáin 2000, Moura *et al.* 2004, Calis *et al.* 2005, Bell 2012) ha sido cuestionada por la ausencia de una adecuada validación y precisión. Barnett *et al.*

(2009) evaluaron la espina de la aleta dorsal para la estimación de edades en el holocéfalo *Hidrolagus colliei*. Estos autores observaron que la técnica de corte transversal de la espina para la lectura de bandas de crecimiento genera imprecisión y sesgo. A su vez, interpretan que las bandas de crecimiento no representan una deposición periódica anual, ya que el gradiente de densidad mineral está ausente en la espina dorsal del holocéfalo estudiado. Por lo tanto, plantean que la lectura de bandas de crecimiento en la espina de la aleta dorsal no puede ser utilizada para cuantificar la edad en holocéfalos mediante las técnicas tradicionales (Barnett *et al.* 2009).

Dado que *C. callorynchus* es la única especie del género para la cual no existían antecedentes de lectura de edades, en este estudio se exploró el método tradicional de lectura de edades en la espina de la aleta dorsal (Sullivan 1977, Freer y Griffiths 1993) con el objetivo de evaluar la utilidad de la técnica y la hipótesis de Barnett *et al.* (2009). A su vez, se estudio el crecimiento a partir de la metodología alternativa del análisis de estructuras de tallas (Gulland y Rosenberg 1992, Francis *et al.* 1997, Alárcon *et al.* 2011, Goldman *et al.* 2012).

Por lo tanto el objetivo general de este capítulo fue estimar los parámetros de historia de vida del pez gallo, *Callorhynchus callorynchus*, en el GSM para lo cual se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la estructura de tallas de los desembarques de pez gallo en el GSM.
- Evaluar la metodología de lectura de edades en la espina y la metodología de análisis de estructura de tallas para estudiar el crecimiento en la especie.
- Estimar y comparar los parámetros de crecimiento para cada sexo.
- Estimar la talla y edad de primera madurez sexual para cada sexo.
- Estimar la longevidad y la tasa de mortalidad natural (M) para cada sexo.

2. Materiales y métodos

2.1 Fuente de datos y estructura de tallas

Los ejemplares de *C. callorhynchus* fueron obtenidos a partir de muestreos mensuales de los desembarques comerciales y muestreos a bordo de la flota realizados desde setiembre de 2011 hasta noviembre de 2012. La flota pesquera operó dentro del GSM mayoritariamente en un rango de profundidades de 50 a 190 m. De cada individuo se registró el sexo, la talla y el estado de madurez. La talla fue medida como el largo al centímetro inferior desde el apéndice rostral hasta el comienzo del lóbulo superior de la aleta caudal (LCLS), siguiendo las recomendaciones para holocéfalos de Francis (2006) y Di Giacomo y Perier (1994) (Fig. 2.3).

Se utilizó un test de χ^2 para evaluar si la proporción de sexos difiere de la relación 1:1, considerando diferencias significativas con un $p < 0,05$. Para analizar si existen diferencias en la talla media entre sexos se realizó el test-t de Welch aplicando el logaritmo al LCLS y evaluando la hipótesis nula de igualdad entre medias (Crawley 2007).

En las capturas comerciales no estuvieron representadas las modas de las tallas más chicas (LCLS < 30 cm) correspondientes a las primeras clases de edad dado que la flota opera a profundidades mayores a los 50 m y existe segregación espacial de tallas según la batimetría (Di Giácomo 1992). Por lo tanto, para el análisis de crecimiento se incluyeron las estructuras de tallas obtenidas en las campañas de investigación de recursos demersales realizadas en el GSM durante los años 2005, 2006 y 2007 (REDE 05-06-07). En estas muestras el rango de tallas fue mayor y estuvieron representados los ejemplares neonatos y de las primeras clases de edad (LCLS \simeq entre 10-30 cm), dado que los lances de las campañas de investigación cubren las zonas de menor profundidad del golfo (Estalles *et al.* 2011) que son descriptas como áreas de cría y reclutamiento de la especie, donde generalmente no pesca la flota comercial (Di Giácomo 1992).

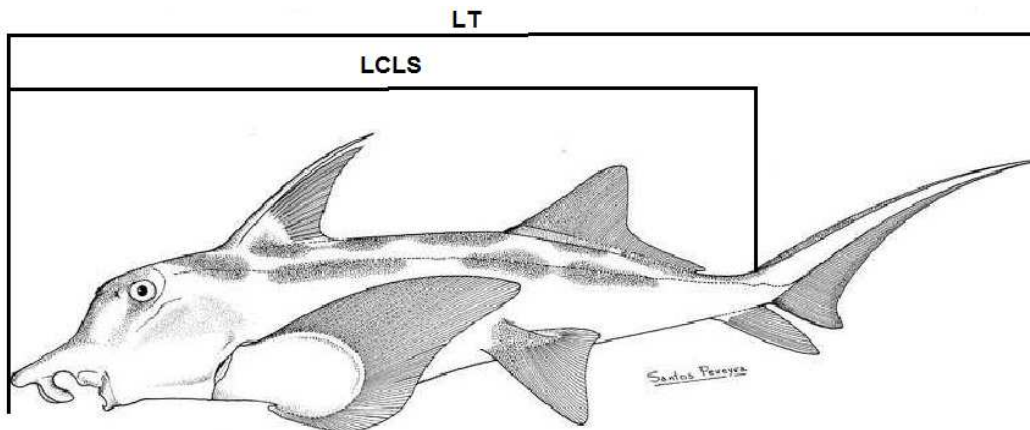


Figura 2.3. *C. callorynchus*. Medidas morfométricas. LT: largo total, LCLS: largo al comienzo del lóbulo superior de la aleta caudal (adaptado de Cousseau y Perrota 2013)

2.2 Análisis del crecimiento

2.2.1 Metodología de la espina dorsal

Descripción de la espina dorsal

En esta pesquería, los ejemplares de pez gallo son desembarcados sin la espina ya que los pescadores acostumbran a cortarla en el momento de separar la captura para evitar accidentes a bordo. Por lo tanto, las muestras de espinas fueron obtenidas a partir de dos embarques en un buque de la flota comercial realizados durante abril y agosto del 2012. De cada ejemplar se registró el sexo, la talla y se extrajo la espina cortándola sobre la base a la altura del cartílago que se inserta en la base de la primera aleta dorsal. Cada espina se seco y limpio de restos de tejidos, para luego guardarla en sobres de papel rotulados. Se utilizó la terminología propuesta por Clarke e Irvine (2006) para describir la estructura de la espina (Fig. 2.4).

Las espinas en la aleta dorsal están presentes en tres órdenes de condriictios actuales: Squaliformes, Heterodontiformes y Chimaeriformes (holocéfalos o quimeras) (Clarke e Irvine 2006). Los holocéfalos poseen una sola espina en parte anterior de la primer aleta dorsal insertándose superficialmente por debajo de la piel, la cual tiene cierta movilidad que les permite elevarla (Mainsey 1979). En cambio, en los otros dos órdenes de condriictios la

mayoría de las especies poseen dos espinas, y a diferencia de los holocéfalos, estas son inmóviles y la superficie externa de la espina está cubierta por un capuchón de esmalte (Tanaka 1990, Clarke e Irvine, 2006, Tovar-Ávila *et al.* 2008). La espina de la aleta dorsal, es una estructura dérmica que se ha descrito como una modificación de las "escamas placoideas" o "dentículos dérmicos" de la piel, que a diferencia de estas crecen durante toda la vida (Halstead y Bunker 1952, Maisey 1979, Cousseau 2010). Externamente, se observa que la espina de los holocéfalos está orientada de manera curvada hacia atrás, siendo más marcada la curvatura en la parte distal. Su sección transversal es triangular con un borde anterior puntiagudo y dos bordes postero-laterales aserrados. En cuanto a la parte interna de la espina de los holocéfalos, Halstead y Bunker (1952) describieron que está formada por una estructura troncal de vasodentina y en su interior una cavidad pulpar rellena de vasos y nervios, ocupada en la parte inferior por una barra de cartílago envuelta en una capa de tejido conectivo aereolar. El tronco de vasodentina de la espina, está compuesto por diferentes capas concéntricas de dentina, separadas por el primordium, el cual consiste una fina capa mineralizada que representa la zona donde comienza el crecimiento y posee fibras de colágeno que se extienden longitudinalmente a través de la espina (Calis *et al.* 2005, Clarke e Irvine 2006, Tovar-Ávila *et al.* 2008) (Fig. 2.5). La estructura interna de la espina de los tiburones heterodontiformes y squaliformes es similar, sin embargo existe controversia en cuanto al número de capas de dentina que conforman el tronco de vasodentina en cada especie, siendo descritas dos o tres capas según diferentes autores (Maisey 1990, Tanaka 1990, Clarke e Irvine 2006, Tovar-Ávila *et al.*, 2008). En cambio en las espinas de los holocéfalos, solo han sido identificadas dos: una capa de dentina interna y otra externa, separadas por el primordium (Calis *et al.* 2005, Bell 2012) (Fig. 2.5). En ambas capas, existe una fila de células llamadas odontoblastos encargadas de la formación de dentina (dentinogenesis). Del lado externo del primordium se ubican odontoblastos que depositan centrífugamente dentina formando la capa externa e incrementando el ancho de la espina, mientras que entre la dentina interna y la cavidad pulpar se ubica otro grupo de odontoblastos que producen dentina en forma centrípeta incrementando el largo y ancho de la espina (Freer y Griffiths 1993, Calis *et al.* 2005, Tovar-Avila *et al.* 2008). Considerando este patrón, ha sido descrito por diferentes autores un "modelo de conos concéntricos" para el crecimiento de la capa interna de dentina como de toda la espina en general (Holden

y Meadows 1962, Freer y Griffiths 1993, Calis *et al.* 2005, Tovar-Avila *et al.* 2008) (Fig. 2.6).

Al realizar un corte transversal en la espina, se observan bandas que corresponden a los depósitos de dentina interna, que se superponen uno encima del otro a medida que la espina crece, desplazando distalmente las bandas de dentina depositadas previamente. Estas bandas están compuestas por un anillo translucido y otro opaco, que han sido interpretados como depósitos anuales (Sullivan 1977, McFarlane y Beamish 1987, Tanaka 1990, Freer y Griffiths 1993, Calis *et al.* 2005, Braccini *et al.* 2007, Tovar-Ávila *et al.* 2009, Bell 2012). Sin embargo, este crecimiento periódico solo ha podido ser validado para la espina dorsal del tiburón espinoso, *Squalus acanthias* (Tucker 1985, McFarlane y Beamish 1987) y el tiburón *Heterodontus portusjacksoni* (Tovar-Ávila *et al.* 2008). Por lo tanto los estudios de lectura de edades en espinas realizados en holocéfalos se han basado en el supuesto del depósito de bandas de dentina anual (Sullivan *et al.* 1977, Freer y Griffiths 1993, Moura *et al.* 2004, Callis *et al.* 2005, Bell 2012) y el "modelo de crecimiento de conos concéntricos" (McFarlane y Beamish 1987, Freer y Griffiths 1993, Tovar-Ávila *et al.* 2008). Otros autores han postulado que estos supuestos son incorrectos y que la edad de los holocéfalos no puede ser estimada a partir de los cortes transversales en la espina de la aleta dorsal (Barnett *et al.* 2009). Por lo tanto, a continuación se detalla la técnica de lectura de edades usada, considerando los supuestos descritos anteriormente para evaluar la hipótesis de Barnett *et al.* (2009) en *C. callorhynchus*.

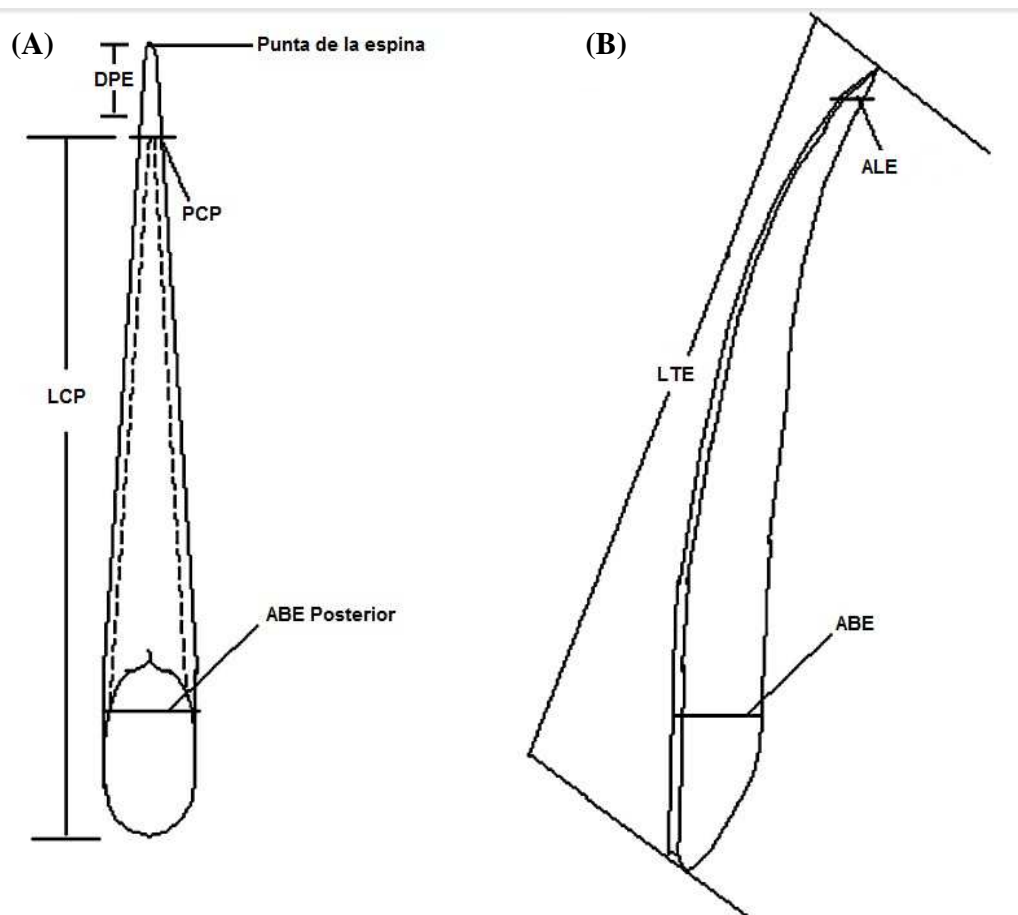


Figura 2.4. Holocefálos. (A) vista posterior de la espina (B) vista lateral de la espina. LTE: largo total de la espina entre la base y la punta; ABE: ancho de la base de la espina; LCP: distancia entre la punta de la cavidad pulpar y la base de la espina; PCP: ancho de la espina en la punta de la cavidad pulpar; ALE: Ancho lateral de la espina; DPE: distancia de la punta de la espina. (modificado de Clarke e Irvine, 2006).

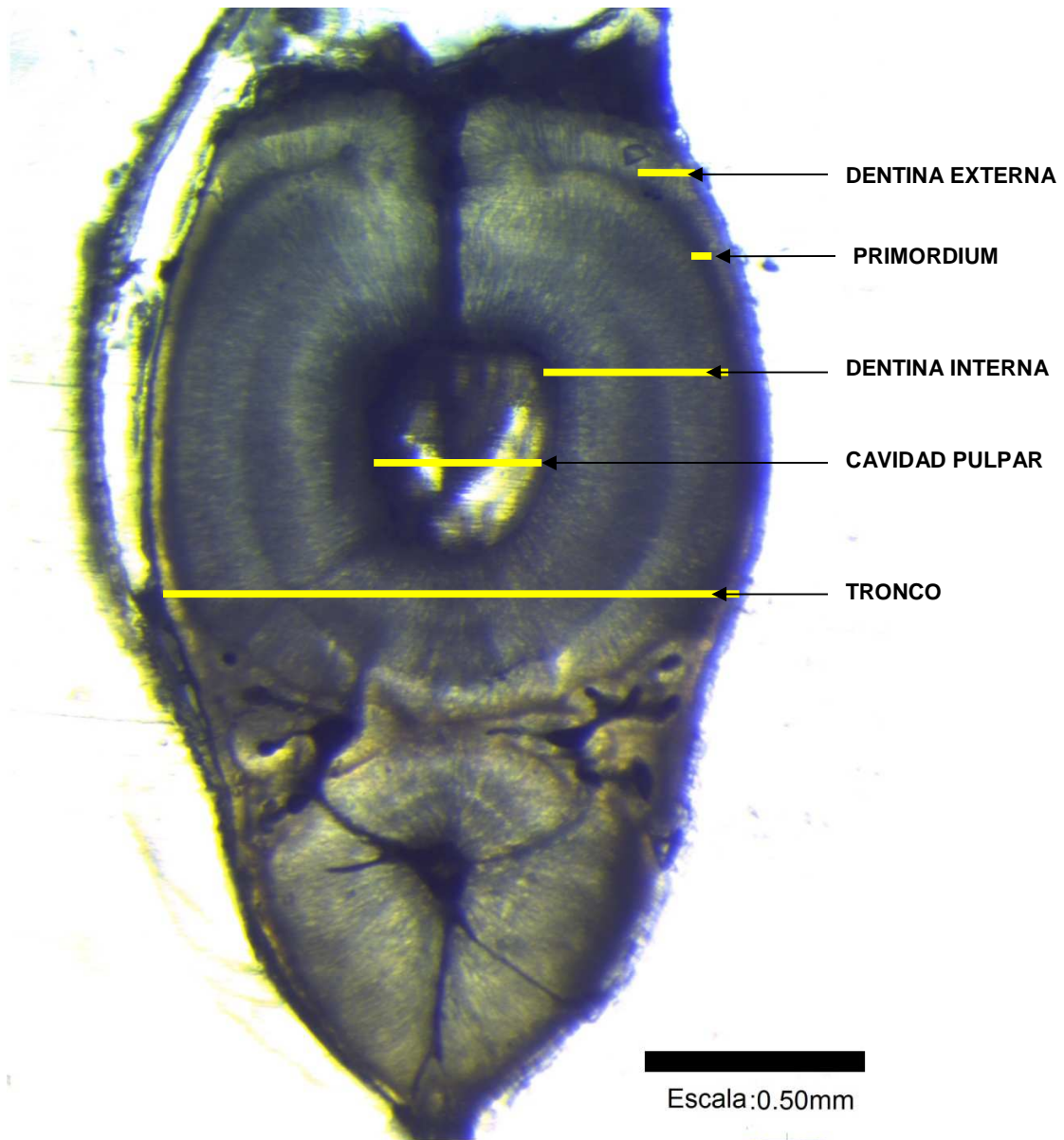


Figura 2.5. *C. callorynchus*. Sección transversal de la espina dorsal de *C. callorynchus*. Se observan estructura interna con: la cavidad pulpar y el tronco de vasodentina compuesto por el primordium, las capas de dentina externa e interna. Aumento 25X, ejemplar macho de 45 cm de LCLS.

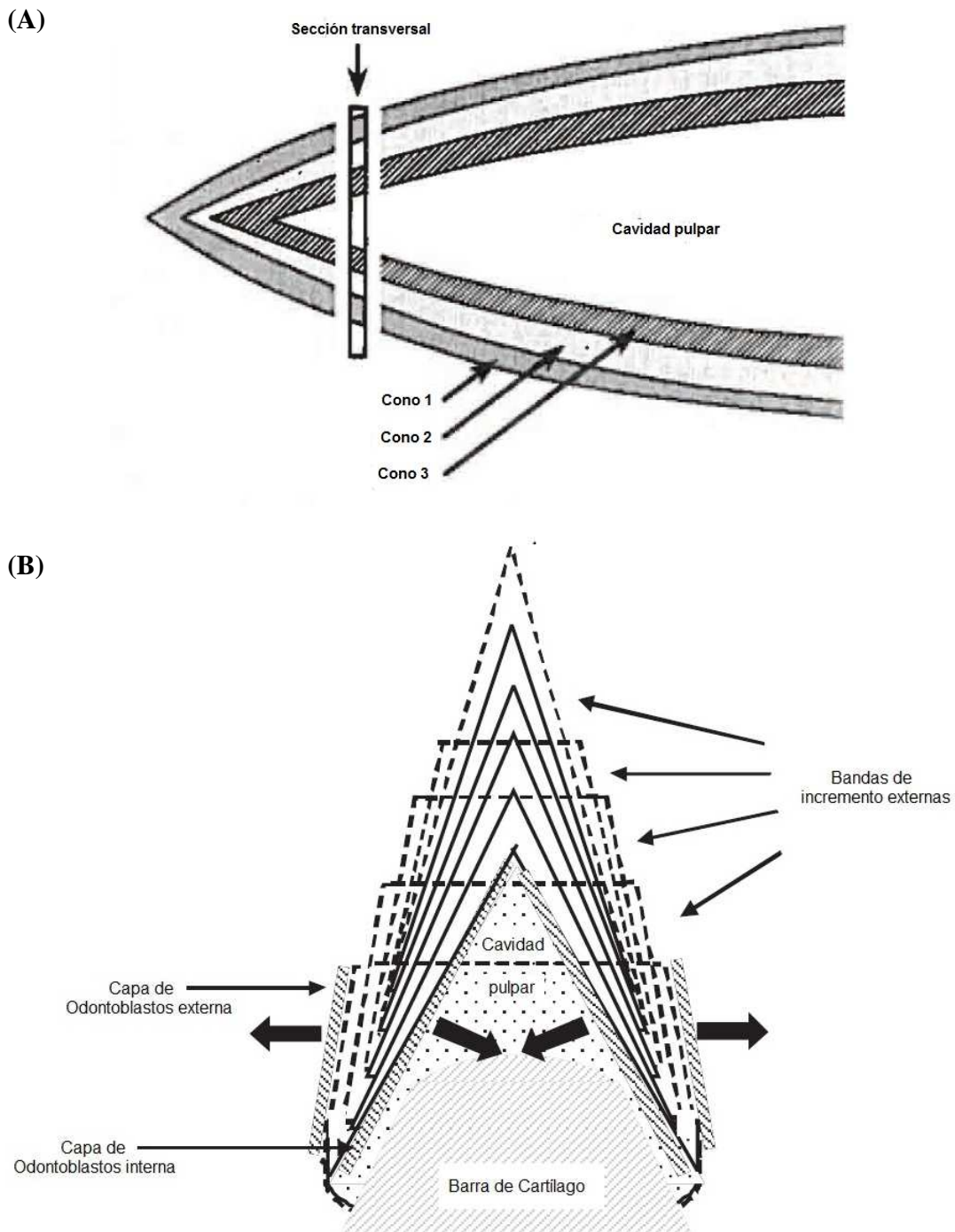


Figura 2.6. Condrictios. Modelos de conos concéntricos propuestos para describir el crecimiento de la espina. (A) Modelo de Freer y Griffiths (1993) para *C. capensis*: mostrando la zona ideal para un corte transversal. (B) Modelo de Tovar-Ávila *et al.* (2008) para el tiburón *Heterodontus portusjacksoni*: las líneas solidas representan las bandas de crecimiento de la capa interna de dentina y las líneas punteadas para la capa externa de dentina. Las flechas gruesas indican las zonas y dirección del crecimiento del tronco de vasodentina.

2.2.1.1. *Relación entre la talla y largo de la espina*

Previo a examinar las bandas de crecimiento, se analizó si existe relación entre el crecimiento de la espina y el crecimiento somático, para lo cual se evaluó la relación lineal entre LCLS y el largo total de la espina, medido desde la base hasta la punta (LTE) (Fig. 2.4). Se estimó la función de regresión lineal entre el LTE y LCLS y se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar diferencias entre sexos en la relación LTE-LCLS. Dado que se desconoce si existen diferencias de tamaño cuando la espina está fresca o se encoge cuando se seca, todas las medidas morfométricas se realizaron cuando estas estaban totalmente secas, siguiendo las recomendaciones de Clarke e Irvine (2006). Las mediciones del LTE se realizaron al 0,01 milímetro inferior usando un calibre.

2.2.1.2. *Identificación de la altura de corte: Relación entre el ancho de la espina y la distancia a la punta*

La técnica de lectura de edades en la espina de la aleta dorsal consiste en realizar un corte transversal en la espina y contar la cantidad de bandas que se observan en la la misma. Uno de los requisitos de esta técnica es determinar "*la altura de corte óptima*" respecto a la punta de la espina para observar todas las bandas de crecimiento completas. Con ese fin, Sullivan (1977), Freer y Griffiths (1993) y Bell (2012) evaluaron la relación entre el ancho de la espina y la distancia de la punta en el género *Callorhinchus*, para utilizar el ancho como referencia de corte, ya que muchos ejemplares pueden tener la punta de la espina dañada o desgastada lo puede introducir sesgos en la distancia de corte de cada espina y en el número de bandas que se observan (Clarke e Irvine, 2006). Para evaluar lo propuesto por Sullivan (1977), Freer y Griffiths (1993) y Bell (2012) sobre si la medición externa del ancho de la espina es una medida adecuada para determinar el corte transversal, se analizó la relación entre el ancho lateral de la espina (ALE) y diferentes distancias de la punta (DPE) determinadas en posiciones fijas a lo largo del eje longitudinal de la espina (Fig. 2.4). Las mediciones de estas dos variables se realizaron con un micrómetro incluido en el ocular del microscopio estereoscópico. Se utilizaron 50 espinas secas que no estaban dañadas en la punta. Siguiendo a Barnett *et al.* (2009), la validez de esta relación se analizó mediante un test de ANCOVA, considerando el ALE como variable dependiente, el

ejemplar como factor aleatorio independiente y la DPE (a 5, 10, 15 y 20 mm) como covariable.

2.2.1.3. *Identificación de la altura de corte: Diferencias entre secciones transversales a distintas distancias de la punta de la espina*

Considerando el supuesto del "modelo de conos concéntricos" para el depósito de las capas internas de dentina, es necesario establecer la posición de la punta de la cavidad pulpar (PCP = DPE) (Fig. 2.4; Fig. 2.6A) que ha sido descrita como la zona de la espina donde se observan más bandas de crecimiento dado que la dentina interna tiene mayor tamaño (llamada "*altura de corte óptima*") (Sullivan 1977, Freer y Griffiths 1993, Calis *et al.* 2007, Braccini *et al.* 2007, Bell 2012). Por lo tanto, en una primera etapa, con el objetivo de obtener la "*altura de corte óptima*" de la espina a la que se observa mayor cantidad de anillos para asignar la edad, se utilizaron 31 espinas que no estaban dañadas en la punta, a las cuales se le realizaron secciones transversales seriales en la zona distal cercana a la punta.

La técnica de procesamiento de las espinas consistió en la inclusión de la zona distal de la misma en una resina de poliéster, para luego realizar un corte sagital a través de las secciones marcadas con lápiz a diferentes DPE (entre 4 y 6 cortes seriales entre los 2,5 mm y 20 mm de DPE, Fig. 2.10), utilizando una maquina de corte Struers minitom 330CA, con disco diamantado (medidas: 127 x 0,4 x 12,7 mm). Cada sección se montó en un portaobjetos y se pulió hasta obtener el una sección entre los 300-500 micrómetros de grosor.

Luego en cada sección se realizó una lectura de las bandas de crecimiento (formadas por un anillo claro y uno oscuro) considerando el supuesto de deposición anual. La lectura de edades se realizó bajo microscopio estereoscópico (marca Wild M5A) con luz transmitida y aumento de 100X. En algunos casos para mejorar la definición y el reflejo de la luz en la espina se utilizó una gota de xilol sobre el corte de la espina en el portaobjeto.

Se analizó mediante un modelo lineal general mixto (GLMM) si existen diferencias significativas en las lecturas asignadas a la espina según la distancia del corte transversal (DPE) y la talla del ejemplar (LCLS). Se consideró como variable dependiente: la lectura asignada, factor fijo: la distancia del corte (DPE), covariable: la talla (LCLS) y factor

aleatorio: ejemplar, ya que a cada espina de un ejemplar se le realizaron 4 secciones las cuales se consideran muestras que no son independientes.

2.2.1.4. Lectura de edades y análisis del crecimiento (LCLS vs Edad)

En una segunda etapa, para la determinación de edades, se incrementó el número de espinas, a las cuales se le realizaron solamente 4 secciones a 10 mm, 12,5 mm, 15 mm y 17,5 mm de DPE, para de ese modo incluir en ese intervalo de distancia la zona donde se cuentan más anillos ("*altura de corte óptima*"), independientemente de las diferencias entre individuos, tallas y errores experimentales en el corte. Para la lectura de edades en la sección transversal de las espinas también se asumió que la deposición de las bandas de crecimiento (conjunto de anillo claro y oscuro) que se encuentran en la capa de dentina interior es anual considerando lo propuesto por otros autores para el género (Sullivan 1977, Freer y Griffiths 1993, Bell 2012). El procesamiento de los cortes se realizó de la misma forma que fue descrito en el punto 2.2.1.3 y la lectura bajo las mismas condiciones que en el punto 2.2.1.3.

Se realizaron dos lecturas de las cuatro secciones de cada espina, sin embargo para los análisis se consideró la lectura en la sección que se observó el mayor número de anillos. Finalmente se graficó la relación entre las lecturas obtenidas y la talla (LCLS) para evaluar si existe algún patrón de crecimiento.

2.2.2. Metodología de Análisis de estructuras de tallas

Al ser una especie capturada como *by-catch*, el número de individuos obtenidos mensualmente no siempre fue suficiente para la detección de las modas a partir de la estructura de tallas, por lo tanto para estudiar el crecimiento mediante esta metodología las muestras mensuales fueron agrupadas en histogramas de frecuencia de tallas trimestrales separadas por sexo con intervalos de clase de 1 cm. Se realizó un análisis de descomposición de la mezcla de distribuciones normales que están presentes en los datos de distribuciones de frecuencias de tallas trimestrales de machos y hembras de *C. callorynchus*. Para el análisis de mezcla o mixtura (MIX), se utilizó el programa 'mixdist' (MacDonald y Pitcher 1979, MacDonald y Green 1988, Du 2002) para el software R v.

2.15.1 (R Core Team 2012). El programa permite detectar las clases de edad de los datos de distribuciones de frecuencias de tallas. Se utilizó el algoritmo quasi-newton de convergencia y se asumió que cada clase de edad tiene una función de densidad de probabilidad normal. El número de clases de edad fue determinado por inspección visual de las modas en el histograma de frecuencia, y el análisis se realizó sin restringir los parámetros en una primera etapa, para posteriormente restringir en algunos casos ya sea la desviación estándar o la longitud media de los grupos de edad que no permitían convergencia en la estimación.

Una vez que todas las clases de edad con sus longitudes medias fueron separadas de cada distribución de frecuencia de tallas, se identificaron grupos de edad mediante el método de análisis de Agrupación de Cohortes (ACOH) (Roa 1993, Roa y Ernst 1996). En el ACOH, se ordenan las longitudes medias de los grupos identificados en orden ascendentes y luego se agrupan en clases de edad relativa según saltos significativos con el método de Roa y Ernst (1996). La ventaja de este método es que permite sumar al análisis de crecimiento muestras de estructuras de tallas de diferentes años (Roa 1993, Roa y Ernst 1996), por lo que se incluyeron las estructuras de tallas obtenidas en las campañas de investigación REDE 05-06-07. La inclusión de estas muestras en el análisis permitió identificar las modas de las tallas más chicas ($LCLS \simeq 15-30$ cm, primeros grupos de edad) que no están representadas en las capturas comerciales.

El método ACOH tiene dos supuestos, el primero es que individuos de las clases de edad mayores tienden a tener mayor longitud media, porque hay una función de crecimiento que regula el movimiento de las clases de edad menores a mayores. El segundo supuesto es que para cada año calendario, existe solo uno y no menos de un período de reclutamiento que genera una cohorte (clase anual) (Roa 1993, Roa y Ernst 1996). A partir de estos supuestos se realizó el siguiente procedimiento para clasificar las longitudes medias en clases de edad relativa: (1) Las longitudes medias identificadas se ordenaron en secuencia ascendente; (2) luego se agrupan en clases de edad relativa identificando longitudes medias como posibles límites entre las clases de edad sin incluir en una misma clase de edad dos veces el mismo muestreo mensual o campaña de investigación; (3) por último si esta agrupación deja afuera alguna longitud media, la misma se agrupa dentro de una clase de edad donde no esté presente ese mes de muestreo considerando minimizar la

alteración de la secuencia inicial. La agrupación del paso (2) se realizó comenzando de la longitud media menor hasta la mayor (*forward*) (Roa y Ernst 1996).

Finalmente, una vez que se asignó la edad relativa a cada longitud media, el grupo de datos talla-edad se ajustó a cuatro modelos de crecimiento utilizados frecuentemente en conductivos (Cailliet *et al.* 2006, Braccini *et al.* 2007). El primero fue el modelo original de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1938) modificado con la talla de nacimiento L_0 (VBGF) en vez de la edad a la talla cero (t_0), siguiendo la recomendación de Cailliet *et al.* (2006):

$$LT(t) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0) e^{-k t} \quad (1)$$

donde $LT(t)$ es el LCLS en función del tiempo t (años), L_{∞} es la talla asintótica teórica (cm), L_0 es la talla al nacimiento (cm) y K es la constante de crecimiento (años^{-1}). El segundo modelo fue una variación del modelo de von Bertalanffy donde solo los parámetros K y L_{∞} son estimados (VBGF $_{L_0}$ fijo), fijando la talla de nacimiento L_0 en 10 cm que es el LCLS observado para los ejemplares neonatos del GSM (obs. pers.). El tercer modelo fue la función de crecimiento de Gompertz (GGF) (Ricker 1975), modificada con la talla de nacimiento L_0 (Romine *et al.* 2006):

$$LT(t) = L_0 (e^{G(1 - e^{-k t})}) \quad (2)$$

donde $G = \ln(L_{\infty}/L_0)$. El cuarto modelo fue el de Gompertz modificado con dos parámetros (GGF $_{L_0}$ fijo), fijando la talla nacimiento L_0 en 10 cm.

El ajuste se realizó por cuadrados mínimos no lineales (*nls*) con el algoritmo Gauss-Newton del software R v. 2.15.1 (R Core Team 2012) y para cada modelo se estimaron sus parámetros y el error estándar (e.s.). El ajuste de los modelos se evaluó según un criterio estadístico basado en el Criterio de Información de Akaike ajustado para muestras chicas (AICc) (Burnham y Anderson 2002) y en el criterio biológico basado en que los parámetros estimados sean biológicamente posibles (Cailliet *et al.* 2006). El valor de Akaike corregido para muestras chicas se estimó como $AICc = AIC + (2k(k+1))/(n-k-1)$, donde para cuadrados mínimos $AIC = n \log(\sigma^2) + 2k$, $\sigma^2 = SCR/n$, SCR es la suma de cuadrados residual, n el número de observaciones y k es el total de parámetros estimados en el modelo

incluyendo σ^2 ; siendo el modelo de mejor ajuste el que tiene el menor valor de AICc ($AICc_{\min}$). Las diferencias en el valor de AICc fueron calculadas como $\Delta_i = AICc_i - AICc_{\min}$, donde $AICc_i$ es el valor de Akaike del modelo i th. Los valores de Δ_i fueron usados para realizar un ranking de cada modelo en relación al modelo de mejor ajuste. Modelos con Δ_i de 0-2 tienen un buen sustento de los datos ajustados, mientras que modelos con Δ_i entre 4-7 tienen considerablemente menor sustento. Modelos con $\Delta_i > 10$ prácticamente no tienen ningún apoyo estadístico (Burnham y Anderson 2002). Los pesos de Akaike (w_i) fueron calculados para ver cual es el modelo de mejor ajuste entre todos los modelos candidatos (Burnham y Anderson 2002).

2.3. Madurez

El estado de madurez en los machos fue clasificado según el grado de calcificación de los clasper, siendo los machos maduros los que presentaron los claspers completamente calcificados. En las hembras la clasificación se basó en el tamaño y coloración de los oocitos siguiendo a Di Giácomo y Perier (1994). Las hembras maduras estuvieron caracterizadas por presentar oocitos amarillos de tamaño mayor a 10 mm de diámetro (Fig. 2.7). La información del estado de madurez se utilizó en forma de datos binomiales (inmaduros = 0 y maduros = 1) los cuales fueron ajustados mediante un modelo logístico: $Y = [1 + \exp\{-(a+bX)\}]^{-1}$, donde Y es el estado de madurez, X es el LCLS (cm), y a y b son los parámetros del modelo. Se usó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y función de enlace *logit* para estimar los parámetros y el largo donde el 50% de los individuos están maduros ($LCLS_{50\%}$), dado por " $-a/b$ " (Roa et al. 1999). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R CoreTeam 2012) utilizando el paquete MASS de Venables y Ripley (2002).



Figura 2.7. *C. callorynchus*. Detalle de los oocitos de una hembra madura de 59 cm de LCLS.

2.4 Mortalidad natural y longevidad

Las máximas estimaciones de edades proveen una aproximación inicial de la longevidad, sin embargo estos valores pueden subestimarla si la población ha estado bajo explotación comercial. Por lo tanto se estimó la longevidad teórica (E_{max}) como la edad en el cual los ejemplares alcanzan el 95% de la talla asintótica L_{∞} (Taylor 1958, Natanson *et al.* 2006).

A su vez, la tasa de mortalidad natural (M) fue estimada a partir de 4 modelos empíricos utilizados frecuentemente en condriictios (Simpfendorfer *et al.* 2005, Alarcon *et al.* 2011):

- Pauly (1980)

Pauly (1980) encontró una relación entre la tasa de mortalidad natural, el coeficiente de crecimiento (K) y longitud asintótica (L_{∞}) del modelo de von Bertalanffy, y la temperatura anual promedio del habitat (T), utilizando datos de 175 stocks de peces. El modelo de regresión es:

$$\log_{10} M = -0,0066 - 0,27 \log_{10} L_{\infty} + 0,6543 \log_{10} K + 0,4634 \log_{10} T \quad (3)$$

Se utilizaron los parámetros L_{∞} y K del modelo GGF_{L0} fijo y la T promedio de 10,85°C ya que el rango de temperaturas de fondo registrado en el GSM es entre 10,4°C y 11,3°C (Perier y Di Giácomo 2002).

- Hoenig (1983)

Hoenig (1983) encuentra una relación empírica entre la tasa de mortalidad total (Z) y la edad máxima observada (t_{max}) de varias especies marinas. Muchos de los datos pertenecen a stocks no explotados o levemente explotados, de tal manera que $Z \approx M$. El modelo de regresión es:

$$\log_e Z = 1,44 - 0,982 \log_e E_{max} \quad (4)$$

donde Z es la tasa de mortalidad natural $Z (\approx M)$, y E_{max} es la máxima edad observada para hembras y machos. Sin embargo, debido a la falta de una estimación directa de la edad en este estudio, fue utilizada como E_{max} la longevidad estimada.

- Rickhter y Efanov (1976)

Estos autores proponen la siguiente relación:

$$M = (1,521 / E_{50\%}^{0,72}) - 0,155 \quad (5)$$

donde $E_{50\%}$ es la edad de madurez, estimada usando el $LT_{50\%}$ y los parámetros del modelo de GGF_{L0} fijo.

- Jensen (1996)

Jensen (1996) reanalizó los datos y la relación de Pauly (1980) y propuso 3 formulas más simples entre los parámetros de historia de vida y la mortalidad natural:

$$M = 1,65 / E_{50\%} \quad (6)$$

$$M = 1,5 K \quad (7)$$

$$M = 1,6 K \quad (8)$$

3. Resultados

3.1 Muestras obtenidas y estructura de tallas

El rango de tallas obtenidos a partir de los muestreos de desembarques de las capturas comerciales estuvo entre 22 y 58 cm de LCLS ($n = 2126$) para los machos y entre 25 y 76 cm de LCLS ($n = 1571$) para las hembras (Fig. 2.8). La proporción sexual difirió significativamente de la relación 1:1 esperada ($\chi^2_{(0,05; 1)} = 83,32; p < 0,05$), con mayor número de ejemplares machos que hembras (relación 1:0,7). Al analizar la proporción sexual por trimestres, se observó el mismo patrón en el 1er y 4to trimestre (1er trimestre: $\chi^2_{(0,05; 1)} = 123,23; p < 0,05$ y 4to trimestre: $\chi^2_{(0,05; 1)} = 37,2; p < 0,05$), en cambio en el 2do y 3er trimestre del año no se observaron diferencias significativas de la relación 1:1 (2do trimestre: $\chi^2_{(0,05; 1)} = 2,46; p > 0,12$ y 3er trimestre: $\chi^2_{(0,05; 1)} = 3,5; p > 0,05$).

Existieron diferencias significativas entre la talla media de machos y hembras en la región de GSM ($t_{(0,05; 2396)} = -22,6303; p < 0,001$), siendo la talla promedio de los machos (LCLS_{medio} = 43,7 cm; desv. est. $\pm 4,4$) inferior a la talla de las hembras (LCLS_{medio} = 49,6 cm; desv. est. $\pm 8,3$).

Por último, el rango de tallas obtenido a partir de las campañas de investigación fue mayor, siendo entre 8 a 59 cm LCLS para los machos ($n = 1005$) y entre 14 a 69 cm de LCLS para las hembras ($n = 1132$) (Fig. 2.8).

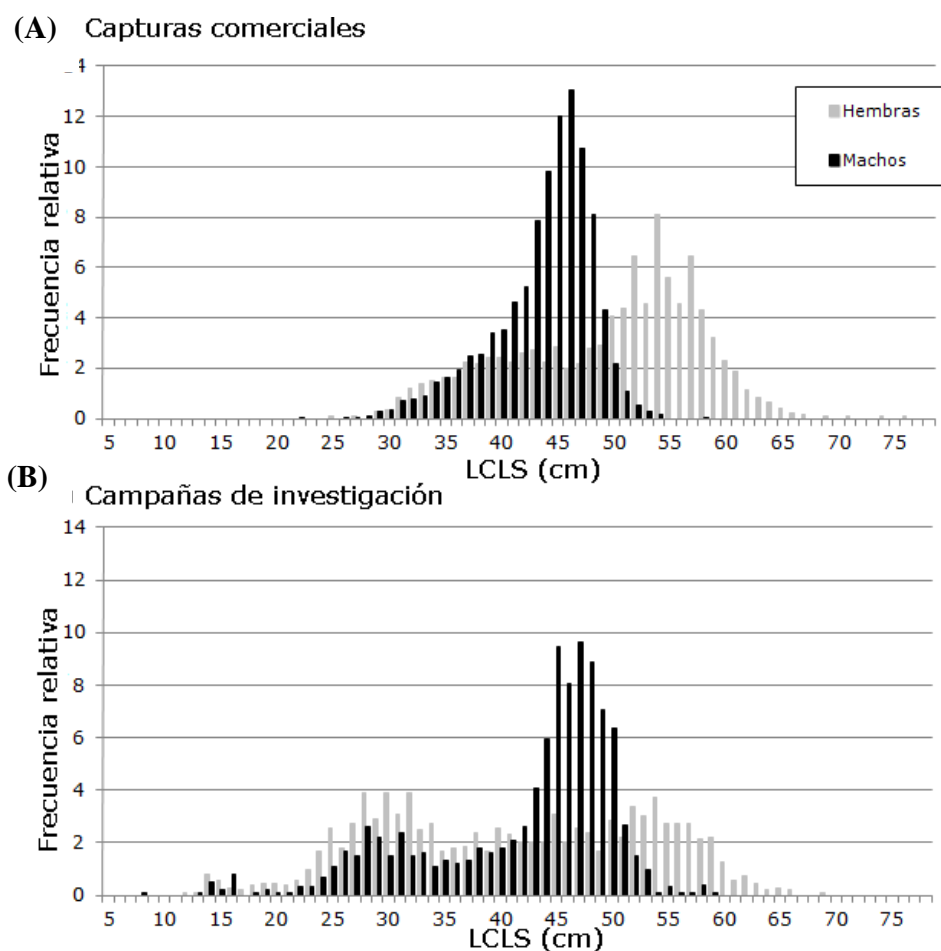


Figura 2.8. *C. callorhynchus*. Estructura de tallas en el GSM: (A) Muestra de las capturas comerciales entre octubre 2011-septiembre 2012: hembras (n = 1571) y machos (n = 2126). (B) Muestra obtenida en las campañas de investigación REDE 2005-2006-2007: hembras (n = 1132) y machos (n = 1005).

3.2 Análisis de crecimiento

3.2.1 Metodología de la espina dorsal

3.2.1.1. Relación entre la talla y largo de la espina

Se obtuvo una correlación significativa entre LTE-LCLS del tipo lineal ($p < 0,0001$) y no mostró diferencias significativas entre sexos (ANCOVA, factor sexo: $F = 0,0095$; $p = 0,92$) (Fig. 2.9). Por lo tanto se observó un incremento en el tamaño de la espina con la longitud del individuo para ambos sexos.

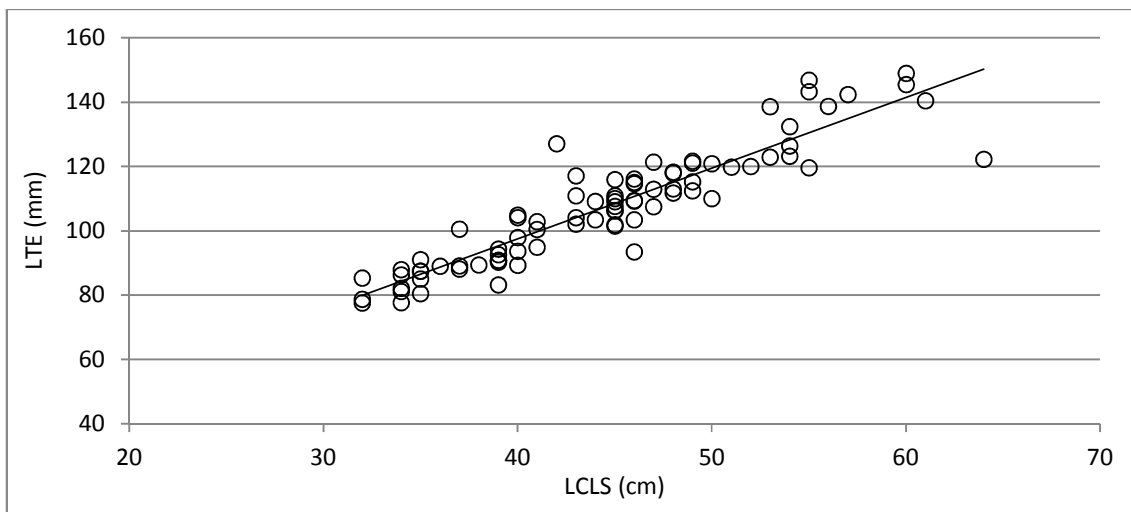


Figura 2.9. *C. callorynchus*. Relación entre el LTE vs el LCLS (n = 84). La línea negra indica el ajuste lineal de dado por la ecuación $LTE = 2,1986 LCLS + 9,5678$ ($R^2 = 0,8402$).

3.2.1.2. *Identificación de la altura de corte: Relación entre el ancho de la espina y la distancia a la punta*

El test de ANCOVA para analizar la relación ALE (variable dependiente) vs. DPE (covariable) en diferentes ejemplares (factor aleatorio independiente) mostró que si bien existe una relación positiva significativa (covariable DPE: coef.= 0,117 (e.s.=0,012); F= 5299; g.l.= 1; $p < 0,0001$), la relación varía entre individuos [ANCOVA: factor DPE x ejemplar: F= 1,7266; g.l. = 49; $p = 0,01$ y factor Ejemplar: F= 5,8350; g.l.= 49; $p < 0,0001$ (Fig. 2.10)].

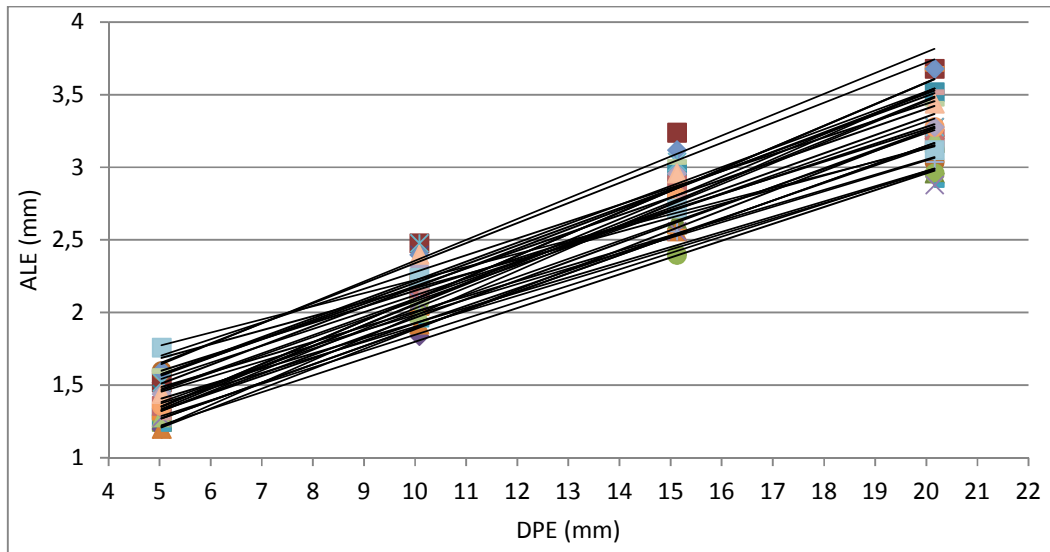


Figura 2.10. *C. callorynchus*. Relación entre el ancho lateral de la espina (ALE) y la distancia de la punta de la espina (DPE) (n = 50).

3.2.1.3. Identificación de la altura de corte: Diferencias entre secciones transversales a distintas distancias de la punta de la espina

Mediante el análisis de GLMM se obtuvieron diferencias significativas en las lecturas de anillos a diferentes distancias de la punta (factor fijo DPE: g.l. = 100; $F= 8,025$; $p < 0,0001$) pero no se pudo determinar una única distancia de corte donde se observe el mayor número de anillos. Sin embargo, las mayores lecturas siempre se obtuvieron en los cortes transversales a una distancia igual o mayor a 10 mm de la punta y menor a los 20 mm (Fig. 2.11). A su vez, se observó que las lecturas tiene una relación positiva con la talla [covariable talla LCLS: coef.=0,145 (e.s.=0,03); g.l.= 30; $F= 29,072$; $p < 0,0001$], mostrando una tendencia de incremento en el número de anillos con el aumento de la talla de los ejemplares (Fig. 2.12). Por otro lado, el factor aleatorio Ejemplar contribuyó a la variabilidad de las lecturas (factor aleatorio Ejemplar, $p < 0,0001$; desv. est.= 1,0312).

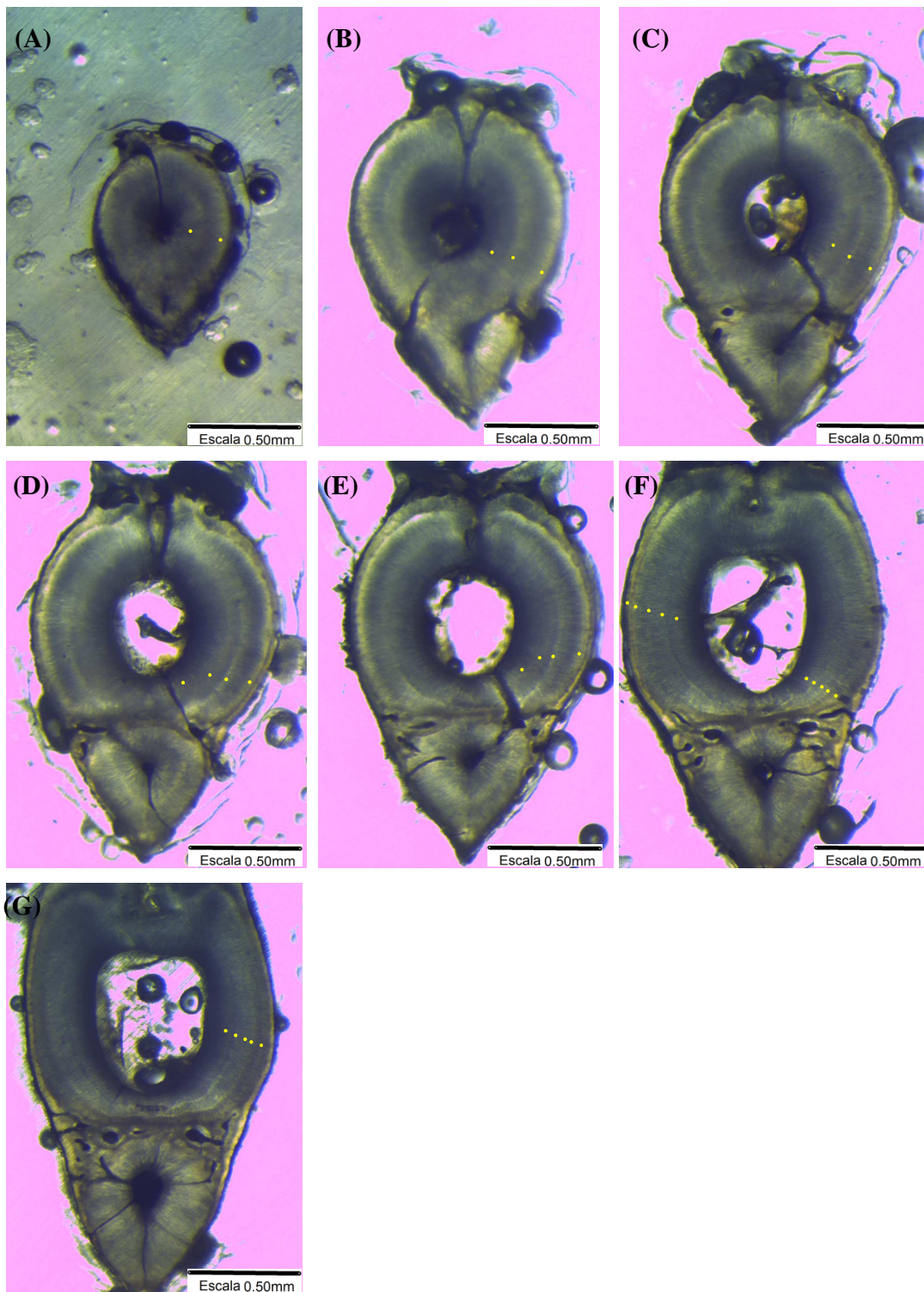


Figura 2.11. *C. callorynchus*. Corte transversal a diferentes distancias de la punta (DPE) de la espina de un ejemplar hembra de LCLS de 36 cm: (A) 2,5 mm DPE con 2 bandas, (B) 5 mm DPE, 3 bandas, (C) C 7,5 mm DPE con 3 bandas, (D) 10 mm DPE con 4 bandas, (E) 12,5 mm DPE con 4 bandas, (F) 15 mm DPE con 5 bandas, (G) 17,5 mm DPE con 5 bandas. Aumento 25 X. Las lecturas máximas se observan en los cortes de 15 mm y 17,5 mm de DPE

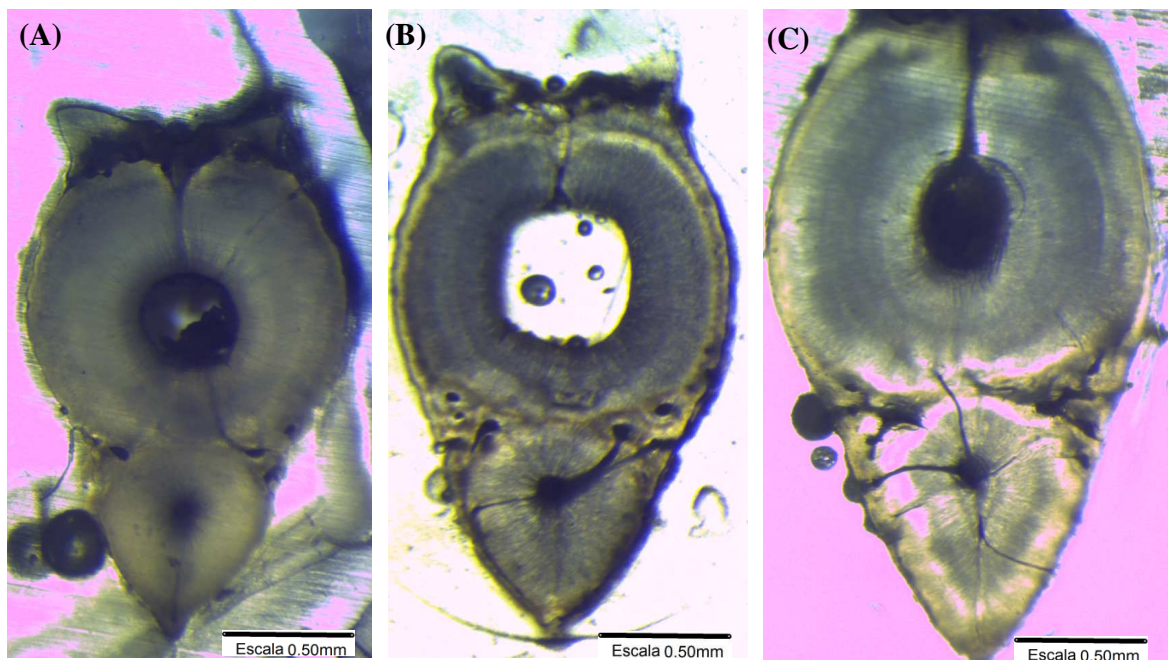


Figura 2.12. *C. callorynchus*. Cortes transversales de la espina dorsal a 10 mm de DPE en ejemplares de diferentes tallas: (A) Hembra de LCLS 33 cm, (B) Macho de LCLS 45 cm y (C) Hembra de LCLS 60 cm. Aumento 25 X.

3.2.1.4. Lectura de edades y análisis del crecimiento (LCLS vs Edad)

Debido a los resultados obtenidos en el punto 3.2.1.3, el resto de las lecturas se realizaron en cada espina en secciones a 10 mm, 12,5 mm, 15 mm y 17,5 mm de distancia de la punta de la espina (DPE), para de ese modo incluir en ese intervalo de distancia la zona donde se cuentan más anillos. Se incremento el número lecturas de espinas a 70 provenientes de un rango de tallas entre 30-54 cm de LCLS para machos ($n = 33$) y entre 31-64 cm de LCLS para hembras ($n = 37$). La estructura de edades obtenida en ambos sexos estuvo conformada por individuos entre los 3 y 11 años (Fig. 2.13). Sin embargo, con el número de ejemplares analizados no existió una buena relación de crecimiento entre las lecturas de edades observadas en las espinas y la longitud del ejemplar. Si bien se observó una tendencia que muestra que el número de bandas aumenta con el LCLS, existió una gran variabilidad (Fig. 2.13), por lo que no se pudieron estimar los parámetros de crecimiento a partir de la lectura de espinas.

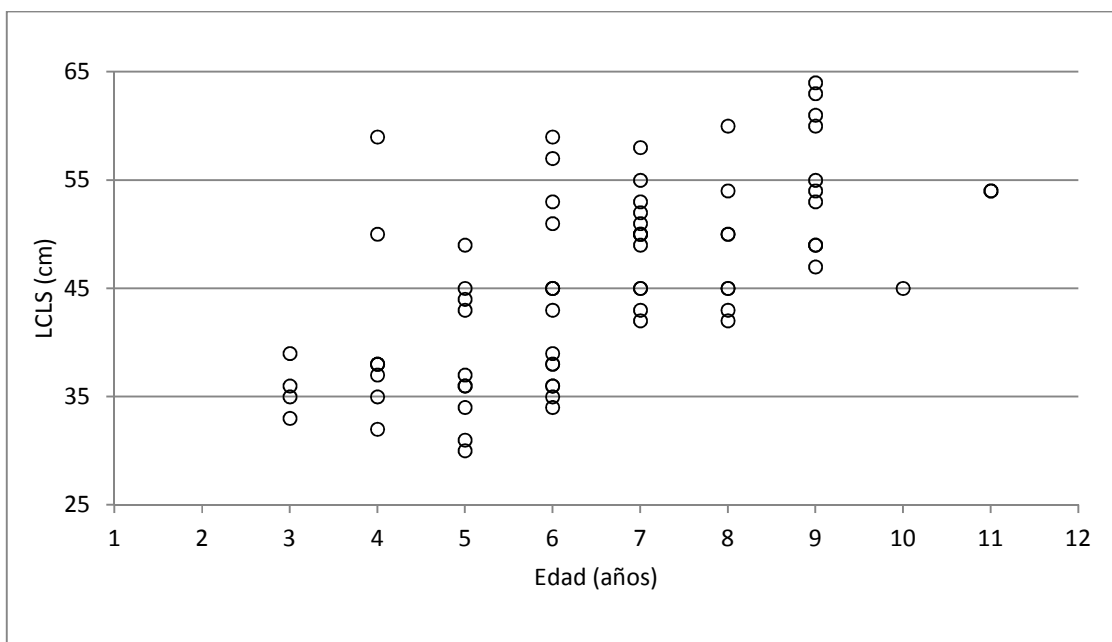


Figura 2.13. *C. callorynchus*. Lecturas de edades en la espina vs talla del ejemplar (LCLS) (n = 70).

3.2.2 Metodología de Análisis de estructuras de tallas

Los datos de frecuencia de tallas utilizados para el análisis del crecimiento y las longitudes medias detectadas con MIX se presentan en las Fig. 2.14 y Fig. 2.15. Los histogramas de frecuencia de tallas de machos y hembras muestran una forma polimodal, que implica la presencia de varios grupos o modas en la mezcla de tallas. En las muestras de frecuencia de tallas trimestrales del periodo 2011-2012 el número de longitudes medias detectadas para los machos varió entre 6 y 7 con valores de longitud media entre 29,89 y 51,42 cm, identificándose en total para todo el grupo de datos 26 longitudes medias. En cambio, para las hembras el número de longitudes medias determinado con MIX en cada frecuencia de tallas trimestral varió entre 8 y 11, con valores entre 29,54 y 63,61 cm, identificándose en total 38 longitudes medias en todo el grupo de datos (Fig. 2.14). Cuando se incluyeron los datos de las campañas de investigación, el número de longitudes medias identificado con MIX en cada estructura de tallas fue mayor que en los muestreos de las capturas comerciales. Para los machos se identificaron entre 7 y 9 longitudes medias con

valores entre 14,53 y 57,6 cm; y para las hembras se identificaron entre 12 y 13 longitudes medias con valores entre 13,93 y 65,24 cm (Fig. 2.15).

Mediante el ACOH se identificaron para los machos 12 clases de edad y para las hembras 16 clases de edad, lo que muestra que las hembras tienen ejemplares de mayor tamaño y edades respecto a los machos (Tabla 2.1 y Fig. 2.16). En la Tabla 2.2 se presentan los parámetros estimados para cada modelo evaluado. Para las hembras el criterio estadístico indica que los modelos de VBGF y $VBGF_{L0 \text{ fijo}}$ son los más adecuados dado que presentaron el mismo valor de AICc (15,39) y w_i (0,5). En el caso de los machos el modelo de $VBGF_{L0 \text{ fijo}}$ fue el más adecuado por el ajuste estadístico ya que presentó el menor valor de AICc (14,31) y mayor w_i (0,4). Sin embargo, estos modelos a pesar de ser los de mayor sustento estadístico, el L_∞ obtenido fue biológicamente imposible ya que en ambos sexos sobrestimó los valores de LCLS máximos registrados en el GSM. Por lo tanto considerando el criterio biológico el modelo de $GGF_{L0 \text{ fijo}}$ fue seleccionado como el más adecuado para ambos sexos y los parámetros K y L_∞ estimados por este modelo fueron utilizados para calcular la mortalidad. Con este modelo los L_∞ estimados (Tabla 2.2) fueron similares a los valores máximos registrados en el GSM, tanto para machos ($LCLS_{\text{max}} = 62$ cm, Di Giacomo 1992) como para hembras ($LCLS_{\text{max}} = 76$ cm, obtenido en este estudio). En la Fig. 2.17 se observan las curvas de crecimiento ajustadas al conjunto de datos de talla media-clase de edad relativa obtenidos para cada sexo.

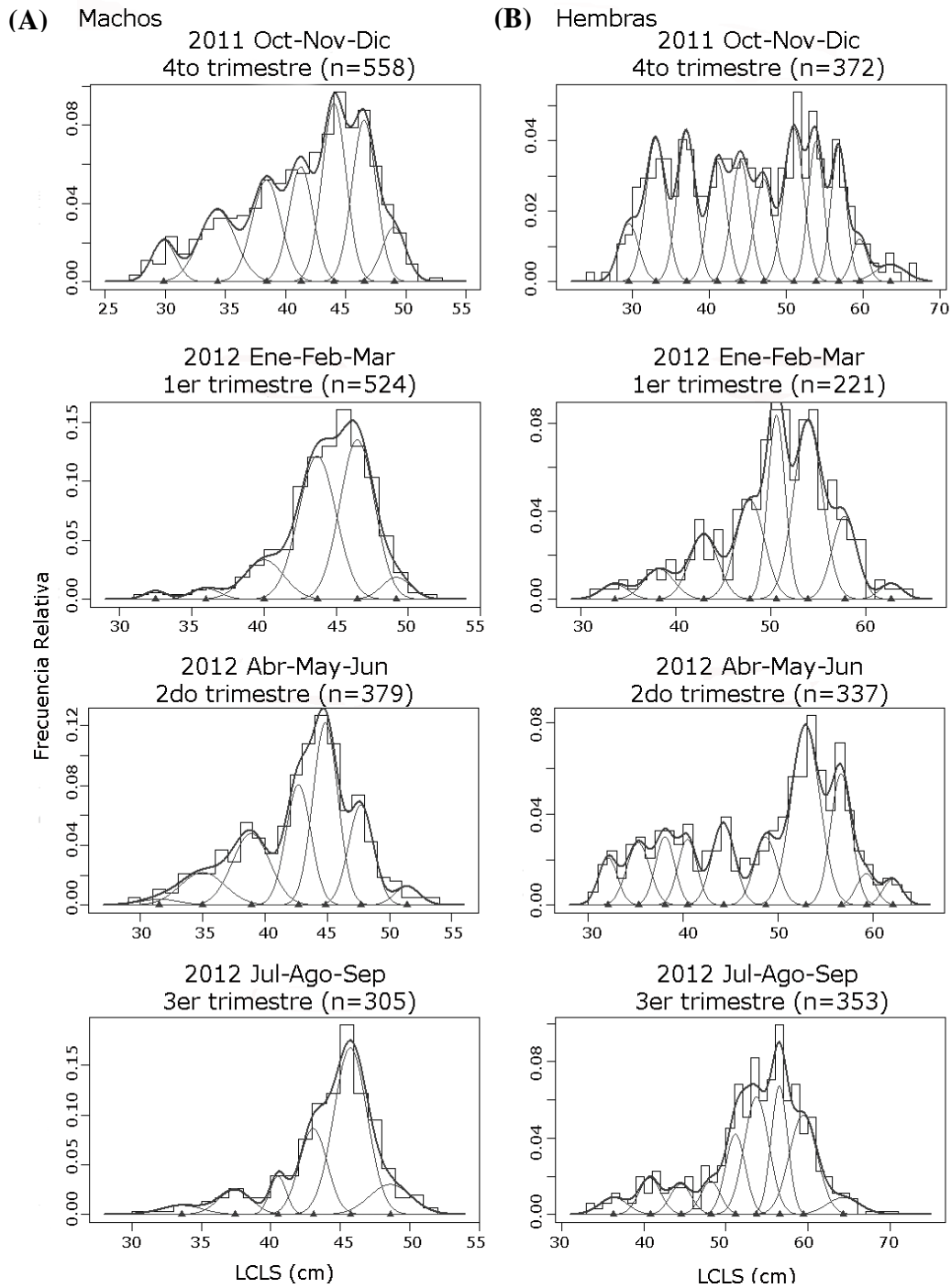


Figura 2.14. *C. callorhynchus*. Datos de frecuencia de tallas trimestrales (histogramas) de las capturas comerciales. Las líneas internas representan la distribución normal de las tallas medias identificadas para cada clase de edad (triángulos), y la línea externa representa la frecuencia de tallas estimada por el programa MIX.

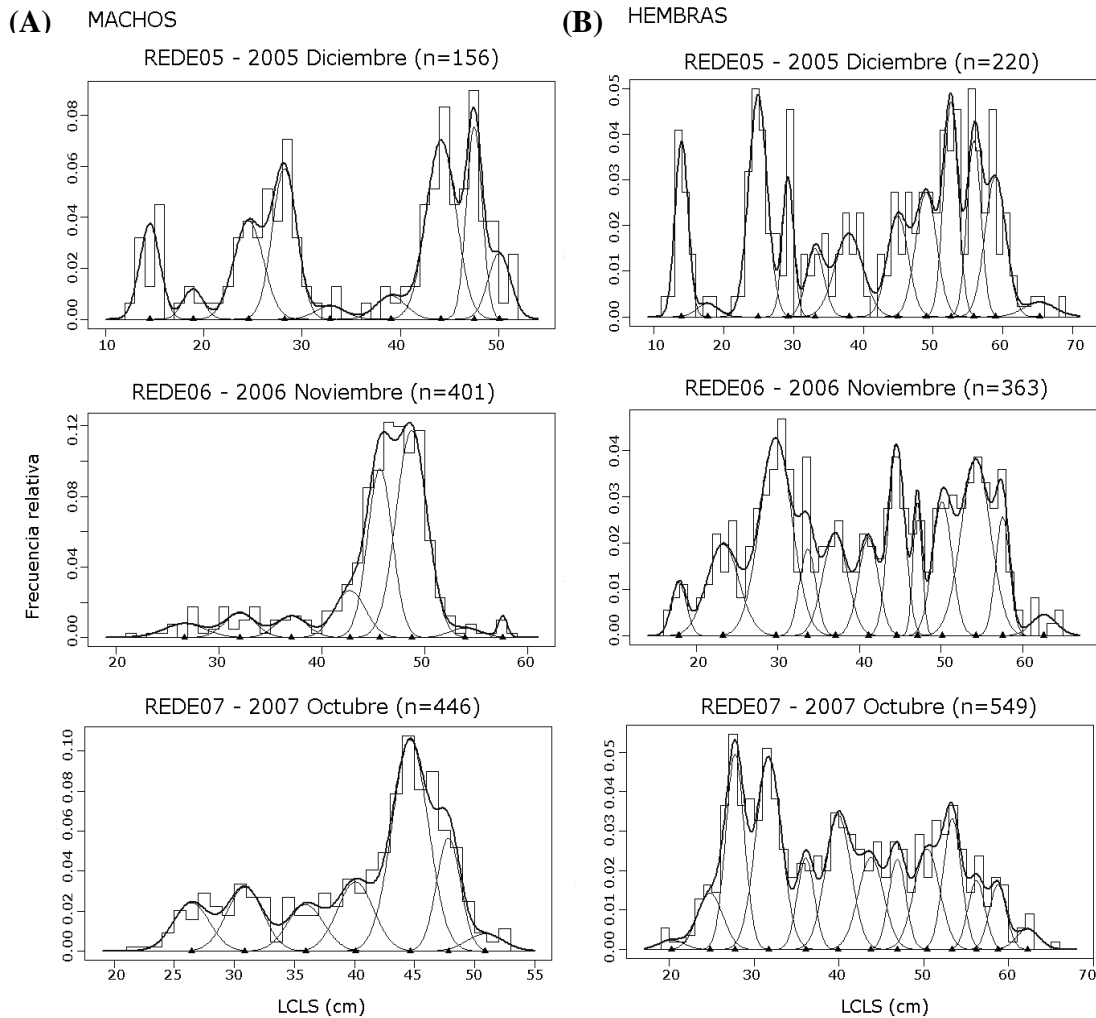
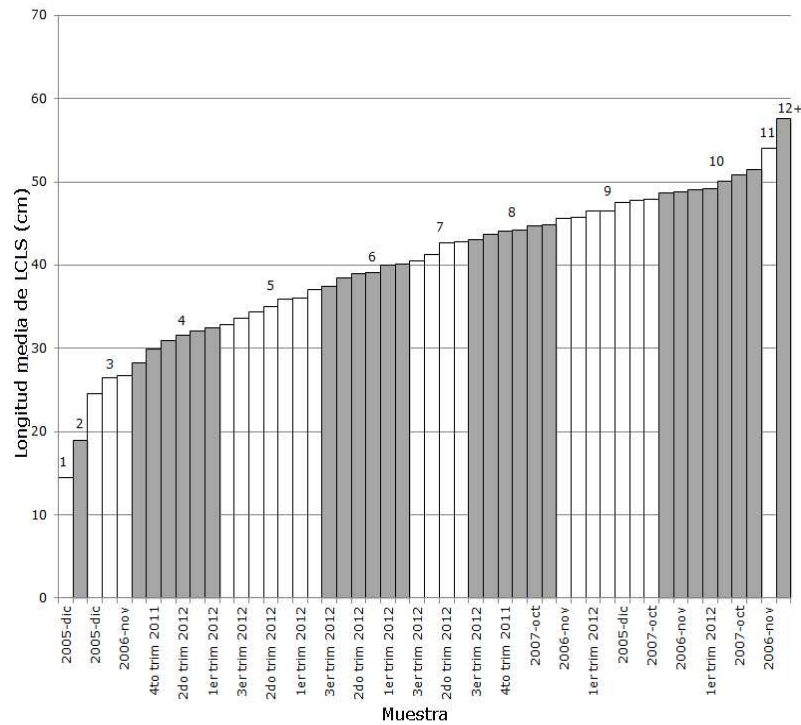


Figura 2.15. *C. callorynchus*. Datos de frecuencia de tallas (histogramas) del pez gallo obtenidas de las campañas de investigación REDE 05-06-07. Las líneas internas representan la distribución normal de las tallas medias identificadas para cada clase de edad (triángulos), y la línea externa representa la frecuencia de tallas estimada por el programa MIX.

(A) MACHOS



(B) HEMBRAS

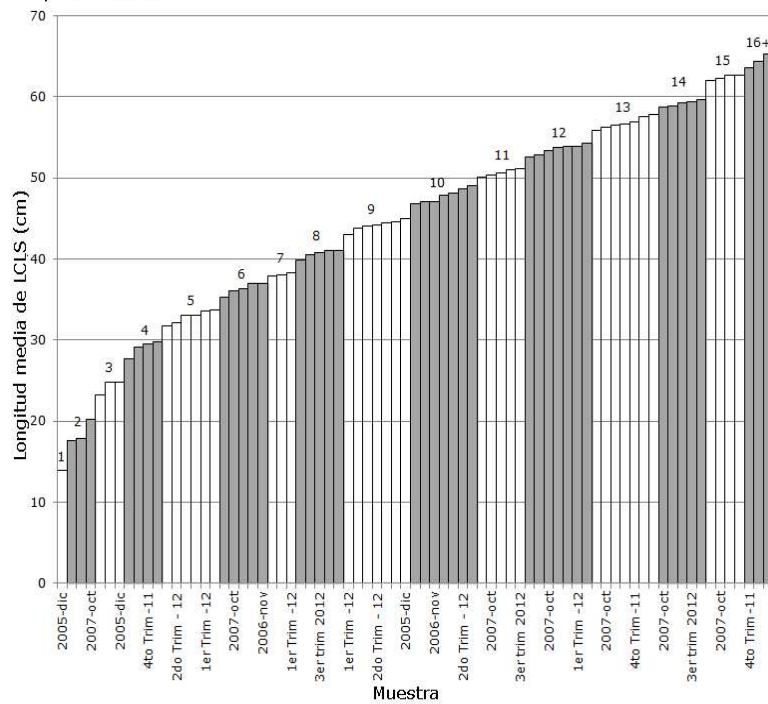


Figura 2.16. *C. callorynchus*. Longitudes medias agrupadas en clases de edad por sexo (método ACOH). El número superior indica cada clase de edad agrupadas por color, mientras las barras son las longitudes medias identificadas en cada muestra trimestral.

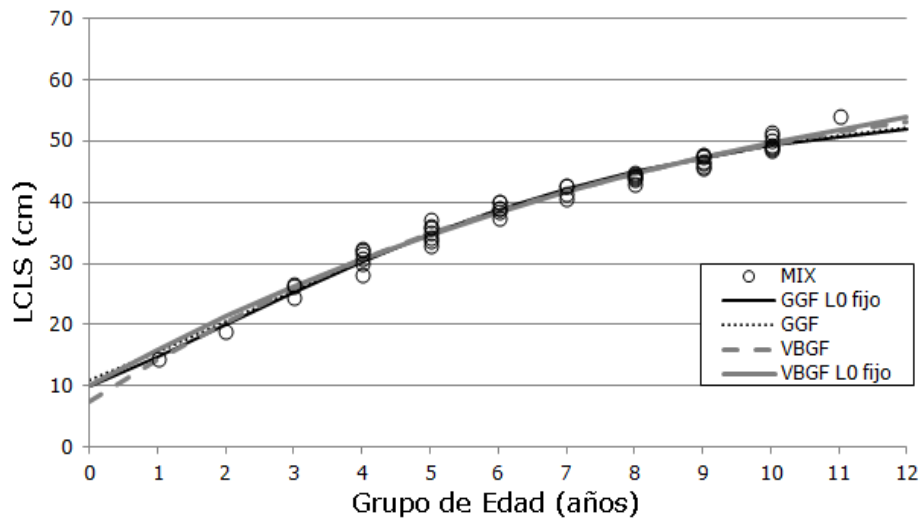
Tabla 2.1. *C. callorynchus*. Clases de edad relativa identificadas mediante ACOH, talla media estimada (LCLS), desvío estándar (DE) y número de muestras donde fue identificada la clase de edad (N). Período septiembre 2011-octubre 2012 y campañas REDE 05-06-07.

Clases de edad relativa	Machos			Hembras		
	LCLS (cm)	DE (cm)	N	LCLS(cm)	DE (cm)	N
1	14,53	-	1	13,93	-	1
2	18,91	-	1	18,60	1,45	3
3	25,90	1,16	3	24,33	0,90	3
4	30,85	1,58	6	29,06	0,91	4
5	34,98	1,48	7	32,87	0,80	6
6	38,99	1,01	6	36,35	0,73	5
7	41,82	1,09	4	38,10	0,18	3
8	44,08	0,65	6	40,67	0,49	5
9	46,79	0,91	7	44,16	0,64	7
10	49,71	1,11	7	47,84	0,83	7
11	53,96	-	1	50,67	0,43	5
12	57,60	-	1	53,53	0,63	7
13				56,78	0,70	7
14				59,20	0,36	5
15				62,42	0,30	4
16+				64,39	0,82	3

Tabla 2.2. *C. callorynchus*. Parámetros de crecimiento para machos y hembras de *C. callorynchus*, estimados con los datos LCLS-edad relativa. VBGF= modelo de von Bertalanffy, GGF= Gompertz, VBGF_{L0 fijo} = von Bertalanffy con 2 parámetros, GGF_{L0 fijo} = Gompertz con 2 parámetros. L_{∞} es la talla asintótica (cm); L_0 es la talla de nacimiento (cm), K es la constante de crecimiento (años⁻¹); AICc= valor del criterio de información de Akaike; Δ_i es la diferencia del valor AIC entre el modelos; w_i es el peso de Akaike y E_{max} es la longevidad teórica máxima (años). Entre paréntesis se informa el error estándar (e.s.) de cada parámetro.

Sexo	Modelo	K	L_{∞}	L_0	AICc	Δ_i	w_i	E_{max}
Machos	VBGF	0,125 (0,015)	66,37 (3,27)	7,37 (1,40)	15,11	0,8	0,27	23,0
	VBGF L_0 fijo	0,100 (0,007)	72,84 (3,01)	10 (-)	14,31	0	0,40	28,5
	GGF	0,238 (0,019)	57,44 (1,68)	10,99 (0,95)	17,86	3,55	0,07	14,6
	GGF L_0 fijo	0,257 (0,007)	56,11 (0,89)	10 (-)	15,1	0,79	0,27	13,7
Hembras	VBGF	0,039 (0,005)	125,04 (11,02)	11,62 (0,69)	15,39	0	0,50	74,3
	VBGF L_0 fijo	0,049 (0,003)	108,55 (4,26)	10 (-)	15,39	0	0,50	59,2
	GGF	0,114 (0,007)	85,01 (3,19)	14,65 (0,56)	24,79	9,4	0,00	31,0
	GGF L_0 fijo	0,17 (0,004)	70,75 (1,25)	10 (-)	45,3	29,91	0,00	21,4

(A) MACHOS



(B) HEMBRAS

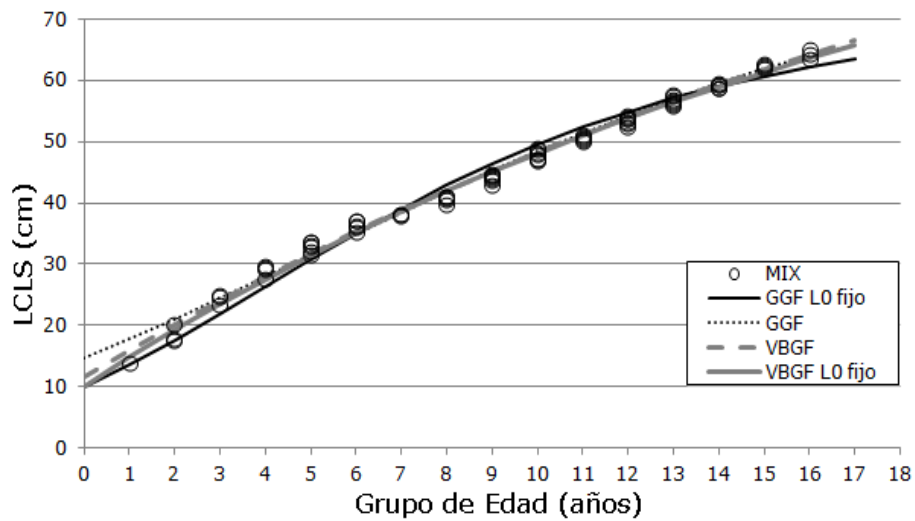


Figura 2.17. *C. callorynchus*. Ajuste de los modelos de crecimiento a los datos de LCLS media-edad relativa de las cohortes identificadas con MIX para cada sexo. VBGF= von Bertalanffy, GGF= Gompertz, VBGF_{L0 fijo} = von Bertalanffy con 2 parámetros, GGF_{L0 fijo} = Gompertz con 2 parámetros.

3.3 Madurez

El LCLS_{50%} estimado para los machos fue de 43,39 cm (IC: 43,05-43,74; n = 600). Los parámetros del MLG fueron a = -31,895 (error estándar = 2,807) y b = 0,735 (error estándar = 0,0635), con un 96% de la deviance explicada por el modelo (Fig. 2.18). El LCLS_{50%} representó un 70% de la talla máxima observada en el GSM (LCLS_{max} = 62 cm).

El LCLS_{50%} estimado para las hembras fue de 47,48 cm (IC: 46,67-48,28; n = 398). Los parámetros del MLG fueron a = -27,826 (error estándar = 3,439) y b = 0,586 (error estándar = 0,0699), con un 97% de la deviance explicada (Fig. 2.18). El LCLS_{50%} representó un 62,5 % de la talla máxima observada en el GSM (LCLS_{max} = 76 cm).

Por último, el LT_{50%} estimado, corresponde a las edades de madurez (E_{50%}) de 5,72 para machos y 9,34 años para hembras, considerando los parámetros del modelo de crecimiento GGF_{L0} fijo.

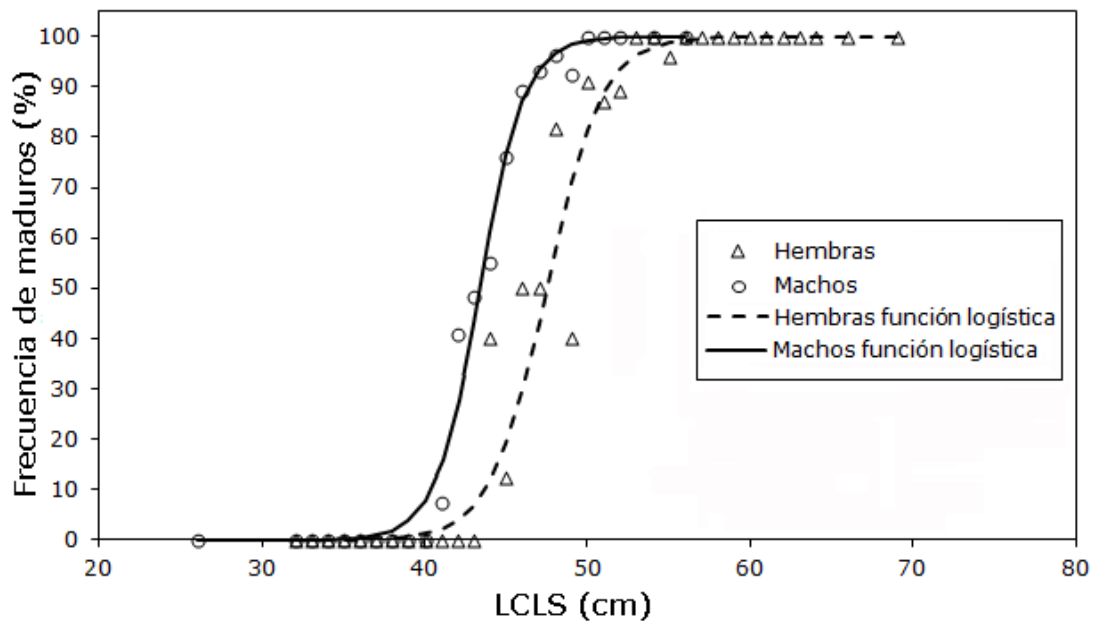


Figura 2.18. *C. callorynchus*. Proporción de hembras y machos maduros en función de la talla (LCLS) ajustados a la función logística: ajuste del modelo (línea continua y punteada); proporciones observadas de hembras (◊) y machos (Δ) maduros.

3.4 Longevidad y Mortalidad Natural

La longevidad teórica (E_{\max}) estimada con los parámetros de cada modelo se muestra en la Tabla 2.2. Según el modelo de GGF L_0 fijo seleccionado como el más adecuado, los machos alcanzarían una E_{\max} de 13,7 años y las hembras de 21,4 años.

Al considerar una temperatura media anual de 10,85°C para el hábitat de *C. callorynchus*, el modelo de Pauly (1980) determinó una tasa de mortalidad natural igual a 0,41 año⁻¹ para machos y 0,30 año⁻¹ para hembras. Para ambos sexos los menores valores de M se obtuvieron con la fórmula de Rickhter y Efanov (1976) siendo 0,28 y 0,15 año⁻¹ para machos y hembras respectivamente. Con la fórmula de Hoenig (1983) se obtuvo un valor intermedio respecto a las otras dos estimaciones, siendo M de 0,32 año⁻¹ para machos y 0,21 año⁻¹ para hembras. Por último con las fórmulas propuestas por Jensen (1996) la M estimada fue de 0,41, 0,38 y 0,29 año⁻¹ para machos, mientras que para hembras fue de 0,27, 0,25 y 0,18 año⁻¹. El promedio de M considerando todas las estimaciones fue 0,35 año⁻¹ para machos y 0,23 año⁻¹ para hembras.

4. Discusión

4.1 Estructura de tallas

La estructura de tallas obtenida muestra que la longitud máxima alcanzada por las hembras es mayor a la de los machos, lo que coincide con lo reportado en otros estudios para la especie (Di Giacomo 1992, Alarcón *et al.* 2011, Chierichetti 2015), siendo un patrón común en otras especies del mismo género como *C. milli* (Sullivan 1977, Francis 1997, Bell 2012) y *C. capensis* (Freer y Griffiths 1993).

La proporción de sexos sesgada hacia machos es frecuente en los muestreos de las capturas comerciales del GSM. En este estudio se obtuvo ese patrón para el total de los muestreos de los desembarques comerciales, coincidiendo con lo reportado por Di Giacomo (1992). Este autor observó una proporción sexual con predominancia de machos en todos los estratos de profundidad del GSM, a excepción de una zona de reclutamiento (profundidad entre 20-35m), abundante en juveniles (LCLS 23-41cm) donde la relación fue 1:1. Para explicar este patrón Di Giacomo (1990) plantea dos hipótesis: migraciones estacionales de las hembras con fines reproductivos o que existe segregación espacial de sexos. En otras especies de holocéfalos han sido descritas migraciones estacionales con fines reproductivos hacia zonas costeras (Freer y Griffiths 1993b, Francis 1997, Bell 2012). En este estudio se observó que la proporción de sexos no difirió significativamente de la relación 1:1 durante el 2do y 3er trimestre del año, lo que podría deberse a agregaciones reproductivas entre machos y hembras y/o a una modificación de la zona de pesca de la flota hacia zonas más costeras donde la relación de machos y hembras descrita es 1:1 (Di Giacomo 1990). En cambio, la proporción mayor de machos observada en el 1er y 4to trimestre se debería alguna de las hipótesis planteadas por Di Giacomo (1990), sin embargo estas no pudieron ser evaluadas con la información disponible en este trabajo. Un estudio realizado en la costa de la Provincia de Buenos Aires, mostró que los muestreos realizados a profundidades menores a 50 m entre junio a noviembre estuvieron altamente sesgados hacia hembras maduras (relación machos : hembras = 0,06:1) (Chierichetti 2015, Chierichetti 2017). Sin embargo el número de ejemplares obtenido ($n = 119$) a lo largo de

cuatro años fue bajo como para compararlo con el patrón trimestral obtenido en el GSM y a su vez podrían pertenecer a otra subpoblación lo que impide asociarlo al GSM. Deberían realizarse futuros estudios poblacionales y de marcado-recaptura para analizar si existen diferentes stocks de la especie y poder analizar el patrón de migraciones. El análisis de la variación genética del pez gallo a lo largo de su área de distribución en el ASO es un tema que hasta la actualidad no se ha abordado. Análisis genéticos preliminares realizados a lo largo de la costa chilena no han demostrado la existencia de diferenciación genética que puedan asociarse a grupos poblacionales particulares (Cubillos *et al.* 2009).

Por otro lado, la diferencias entre las estructuras de tallas obtenidas en los muestreos de las capturas comerciales de los años 2011-2012 y en las campañas de investigación entre 2005-2007 indican que la pesca dirigida a merluza en el GSM estaría impactando principalmente sobre la fracción adulta de la población y confirman lo descrito por Di Giácomo (1992), en cuanto a que las zonas costeras son áreas de cría y reclutamiento de la especie. En este estudio las campañas de investigación incluyeron, además de la zona de pesca comercial, zonas costeras de donde se obtuvieron muestras con clases de edad y tallas de neonatos y juveniles. La existencia de áreas de cría y reproducción costeras son frecuentes en condrictios (Cousseau 2010). Por ejemplo, los otros dos golfos norpatagónicos (San José y Nuevo) también han sido descritos como áreas de cría por detectarse la presencia de juveniles de pez gallo y otros condrictios como el gatopardo (*Notorynchus cepedianus*) (Elías 1998). Otro ejemplo es el área de cría y reproducción del gatuzo (*M. schmitti*) en las zonas costeras al sur de la provincia de Buenos Aires (Bahía Anegada, El Rincón) (Colautti *et al.* 2010) o la zona costera norte, importante tanto para el gatuzo, como el pez ángel (*Squatina guggenheim*) y varias especies de la familia Rajidae (Massa *et al.* 2004, Massa *et al.* 2004b, Colonello *et al.* 2007, Cortés *et al.* 2011, Cortés 2012). En estas dos últimas zonas han sido establecidas áreas de veda temporales y zonas de esfuerzo restringido con el fin de proteger las agregaciones reproductivas de estas especies (Massa *et al.* 2008, Massa *et al.* 2009, Bernasconi *et al.* 2016b). Proteger estas zonas de la pesca comercial mediante vedas es importante para disminuir el impacto sobre los ejemplares juveniles de la población, permitiendo el crecimiento hasta la alcanzar la talla de madurez y el reclutamiento de las nuevas cohortes (Dulvy y Forrest 2010).

4.2 Análisis del crecimiento

4.2.1 Metodología de la espina dorsal

4.2.1.1. Relación entre la talla y largo de la espina

Al igual que lo observado en otros estudios en holocéfalos, la espina del pez gallo se incrementa con la talla de los ejemplares (Freer y Griffiths 1993, Calis *et al.* 2005, Barnett *et al.* 2009, Bell 2012). Esta relación indicaría que la espina es una estructura adecuada para evaluar el crecimiento de la especie, sin embargo se requieren realizar otros análisis como los que se discuten a continuación (validación, evaluar la relación número de bandas-talla, determinar la zona de lectura y claridad de las bandas) para utilizar la técnica.

4.2.1.2. Identificación de la altura de corte: relación entre el ancho de la espina y la distancia de la punta.

Ha sido propuesto calcular un factor de corrección para estimar la edad en espinas gastadas y dañadas utilizando el ancho como medida para determinar la zona de corte (Sullivan 1977). Sin embargo, las espinas utilizadas en pez gallo prácticamente no tuvieron desgaste y a su vez se postuló que las variaciones existentes en la morfometría de las espinas generan que el método no sea preciso (Barnett *et al.* 2009). Los trabajos anteriores a este estudio en otras especies de *Callorhynchus* han determinado diferentes distancias de la punta de la espina relacionadas al ancho de la espina para realizar el corte transversal y observar el mayor número de anillos. Para *C. milli* el ancho de espina para realizar el corte fue de 1,3 mm (Braccini *et al.* 2008, Bell 2012) y de 1,8 mm (Sullivan 1977) que corresponde aproximadamente a 1 cm de distancia de la punta, mientras que para *C. capensis* el ancho determinado fue entre los 1,8 y 2 mm (Freer y Griffiths, 1993). Estos valores son similares a distancias de cortes (DPE) utilizadas en este estudio, que correspondieron a 1,8-3,5 mm de ancho lateral de la espina (ALE). Sin embargo, a diferencia de lo propuesto por esos autores, en el caso *C. callorhynchus* se observó que la relación ALE vs DPE es significativamente diferente entre individuos lo que introduce sesgo e imprecisión en la lectura de edades (Fig. 2.10). Los mismos resultados fueron obtenidos por Barnett *et al.* (2009) para la quimera *H. colliei*. Por lo tanto, se concluye que

la medida externa del ancho de la espina dorsal de *C. callorynchus* no es un buen indicador para realizar los cortes transversales asumiendo que se realizan en la misma posición entre individuos y en la zona que estarían representadas todas las bandas de crecimiento.

4.2.1.3. Identificación de la altura de corte: Diferencias entre secciones transversales a distintas distancias de la punta de la espina

Al analizar las diferentes distancias de corte se observaron diferencias estadísticamente significativas en las lecturas según la DPE, lo cual indica que es necesario determinar la "*altura de corte óptima*" para no tener sesgo en las lecturas. Sin embargo, a pesar de que no se pudo determinar una única "*altura de corte óptima*" donde fuese posible observar la mayor cantidad de anillos, se observó que en los cortes muy cercanos a la punta (DPE= 2,5 mm; 5 mm y 7,5 mm) la cavidad pulpar desaparece y se observa un menor número de anillos (Fig. 2.11). A su vez, en el corte transversal más alejado de la punta (DPE = 20mm) el diámetro de la cavidad pulpar se incrementa y el grosor de la capa de dentina interna se achica en relación al diámetro total de la espina, dificultando la identificación de bandas. Por otro lado, se encontraron diferencias en ese patrón según la talla del ejemplar del que provenía la espina, lo que se relaciona con las variaciones en el tamaño de la espina (Fig. 2.12). Por lo tanto se determinó que entre los 10 mm y menor a 20 mm de distancia de la punta de la espina es la zona más adecuada para realizar las lecturas en *C. callorynchus*, coincidiendo con la región distal de la cavidad pulpar (Fig. 2.11). En consecuencia, en el resto de las muestras analizadas se hicieron cortes seriales a DPE igual a 10 mm, 12,5 mm, 15 mm y 17,5 mm para realizar las lecturas. La determinación de esta zona coincidió con lo observado en otros estudios de lectura de edades en espinas, donde la zona más adecuada coincidió con la parte distal de la cavidad pulpar (Sullivan 1977, Freer y Griffiths 1993, Calis *et al.* 2007, Braccini *et al.* 2007, Bell 2012). Bell (2012) propone que no existe una única distancia de la punta de la espina donde determinar la "*altura de corte óptima*" debido a que en la cavidad pulpar está continuamente depositándose dentina a medida que la espina crece. En consecuencia plantea que existe una relación inversa entre el diámetro de la cavidad pulpar y el largo de la espina, la talla y edad del ejemplar. Por lo tanto realizar los cortes a única distancia de la punta como se realizó en el primer estudio para género *Callorhynchus* (Sullivan 1977), lleva

a perder anillos de crecimiento lo que hace que se subestime la edad de los ejemplares jóvenes y adultos (Barnett *et al.* 2009, Bell 2012). Al igual que en este estudio, los trabajos realizados en *C. milli* por Bell (2012) y en *C. capensis* por Freer y Griffiths (1993) realizaron varias secciones seriales en la parte distal de la cavidad pulpar.

Sin embargo, en el caso *C. callorynchus* al no encontrar una distancia de corte única donde se observen claramente todas las bandas de crecimiento y al existir variaciones entre individuos, se demostró que la técnica tradicional provocaría un alto grado de imprecisión y sesgo en las lecturas de *C. callorynchus*. Por lo tanto, al igual que lo propuesto por Barnett *et al.* (2009) para *H. colliei*, se concluye que la técnica tradicional de lectura de edades en cortes transversales de la espina dorsal no sería adecuada para el estudio de edad y crecimiento en la especie.

4.2.1.4. Lectura de edades y análisis del crecimiento (LCLS vs Edad)

Las edades observadas en este estudio fueron similares a las obtenidas en estudios anteriores para especies del género *Callorhynchus* donde la lectura de anillos se realizó con microscopio estereoscópico a bajo aumento (Tabla 2.3). Sin embargo, no existió una buena relación de crecimiento entre las edades asignadas y las longitudes de los ejemplares, obteniéndose un amplio rango de tallas para una misma edad. Por ejemplo, se observó una edad de 4 años para ejemplares de LCLS de 32 y 59 cm o una edad de 6 años para ejemplares de LCLS entre 34 y 59 cm (Fig. 2.13). Por lo tanto mediante esta técnica no se pudieron estimar los parámetros de crecimiento para la especie.

Bell (2012) utilizó la misma técnica para la lectura de edades en *C. milli*. Este autor obtuvo resultados similares a este estudio cuando utilizó el método de lecturas mediante microscopio estereoscópico a bajo aumento (16X). Sin embargo, cuando utilizó el método de lectura bajo microscopio compuesto con mayor aumento (40X) observó mayor número de bandas de crecimiento, alcanzando una edad máxima de 23 años (Tabla 2.3). Por lo tanto el autor sugirió que debido a que los resultados de este último método fueron consistentes con la información obtenida en estudios de marcado y recaptura para la especie (Francis 1997), la lectura bajo mayor aumento en microscopio compuesto sería el método más adecuado para holocéfalos. A su vez, con las lecturas obtenidas mediante ambos métodos Bell (2012) pudo estimar los parámetros de crecimiento con el ajuste al modelo de von

Bertalanfy. En cambio, en este estudio con los resultados obtenidos en *C. callorhynchus* no se pudieron estimar los parámetros de crecimiento, lo que coincidió con lo observado y propuesto por Barnett *et al.* (2009) en cuanto a que la bandas observadas en la capa interna de dentina de las secciones de la espina dorsal de holocéfalos no son un buen indicador del crecimiento, dado que los datos talla-edad presentan gran variabilidad. Esto podría deberse a que si bien el depósito concéntrico de dentina interna indica un crecimiento, la periodicidad con que se forman las bandas podría no ser constante (Barnett *et al.* 2009).

Tabla 2.3. Género *Callorhynchus*. Edades máximas obtenidas a partir de las lecturas en los cortes transversales de la espina en microscopio estereoscópico (m.e.) y microscopio compuesto (m.c.).

Especie	Edad máxima (años)		Región	Técnica de lectura	Referencia
	Machos	Hembras			
<i>C. milii</i>	4	6	N. Zelanda	m. e.	Sullivan (1977)
<i>C. milii</i>	6	9	Australia	m. e. 25 X	Bell (2012)
<i>C. milii</i>	19+	20+	Australia	m. c. 40X	Bell (2012)
<i>C. capensis</i>	7	10	Sudáfrica	m. e.	Freer y Griffiths (1993)
<i>C. callorhynchus</i>	11	11	Argentina	m. e. 100X	Este estudio

La mayoría de las estimaciones de edad usando la espina dorsal en holocéfalos no han sido validadas. Solamente, Freer y Griffiths (1993), verificaron el depósito anual de las bandas de crecimiento en *C. capensis* mediante el análisis de incremento marginal en los depósitos recientes de dentina interna en la cavidad pulpar. Sin embargo, en este trabajo esas mediciones no pudieron realizarse debido a la falta de una delimitación clara y precisa en los bordes de los anillos. Esto coincide con lo observado por Bell (2012) en *C. milli* y Barnett *et al.* (2009) en *H. colliei*, quienes postulan que el método usado por Freer y Griffiths (1993) es poco confiable cuando hay variaciones en la zona de la espina donde se hace la sección. Las únicas validaciones del depósito anual de marcas de crecimiento en espinas fueron realizadas en el tiburón *Squalus acanthias* usando marcado y recaptura con oxytetraciclina (Beamish y McFarlane 1985) y en el tiburón *Heterodontus portusjacksoni* usando marcado con oxytetraciclina y calceína en cautiverio (Tovar-Avila *et al.* 2009). En holocéfalos, se intentó usar esta técnica para validar el depósito de bandas en la espina de *H. colliei*, sin embargo ninguno de los tres ejemplares inyectados con oxytetraciclina

mostró signos de fluorescencia y absorción del compuesto en la espina (Barnett *et al.* 2009).

Finalmente, otra de las pruebas realizadas en el holocéfalo *H. colliei* propone la ausencia de un gradiente de densidad mineral en los anillos de crecimiento de la espina dorsal. Por lo tanto, las diferencias observadas se deberían a un diferente patrón de orientación de las fibras proteicas de la dentina, en lugar de anillos de diferente grosor y densidad por el depósito mineral periódico (como los depósitos de calcio en los anillos observados en los otolitos y vertebras) (Barnett *et al.* 2009).

Por lo tanto, para poder utilizar la técnica de lectura en la espina deberían realizarse futuros trabajos de validación mediante marcado y recaptura, marcado químico o crecimiento en cautiverio que permitan verificar si existe deposición anual de anillos en la capa interna de dentina para el género *Callorhynchus*. Respecto a los resultados de edad y crecimiento obtenidos por Sullivan (1977) y Freer y Griffiths (1993) mediante esta técnica para las especies *C. milii* y *C. capensis* deberían considerarse con precaución, ya que no fueron validados y subestiman las edades propuestas por Bell (2012) como más adecuadas.

En conclusión, en ausencia de una validación confiable de las bandas de crecimiento en espinas de holocéfalos y debido a que se determinó que el método de lectura en *C. callorhynchus* no mostró un patrón de crecimiento, la técnica utilizada en este estudio no fue adecuada para la especie. Por lo tanto, los parámetros de crecimiento se estimaron utilizando la técnica alternativa de análisis de seguimiento de la estructura de tallas (Gulland y Rosenberg 1992, Francis *et al.* 1997, Alárcon *et al.* 2011).

4.2.2 Metodología de Análisis de estructuras de tallas

Los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio por el método Mix-ACOH para *C. callorhynchus* del GSM, indican que existen diferencias entre sexos en el crecimiento, teniendo las hembras un crecimiento de tipo moderado ($0,1 \text{ años}^{-1} > K < 0,20 \text{ años}^{-1}$) mientras que en los machos es de tipo rápido ($K > 0,2 \text{ años}^{-1}$). La longitud asintótica obtenida con los modelos de $\text{GGF}_{L0 \text{ fijo}}$, de 56,11 cm para los machos y de 70,75 cm para las hembras son razonables considerando que la longitud máxima observada en los datos de frecuencia de tallas fue de 59 y 76 cm para machos y hembras, respectivamente.

Los valores del coeficiente de crecimiento K obtenido en este estudio se encuentran dentro del rango de valores reportados para el género en otros estudios (Tabla 2.4). Las únicas estimaciones del coeficiente K que existen para la especie fueron realizadas por Alarcón *et al.* (2011) en el Pacífico sur en la región de Coquimbo (Chile). Los resultados de ese estudio indican que en esa región la especie tendría un crecimiento más rápido que en el Atlántico sur (GSM, Argentina). Estos autores utilizaron el programa MULTIFAN y obtuvieron un valor de K de 0,473 y 0,193 años⁻¹ para machos y hembras, respectivamente.

Tabla 2.4. Estimaciones del parámetro K para diferentes especies del género *Callorhynchus*. VBGF= modelo de crecimiento de Von Bertalanffy y GGF L₀ fijo = modelo de crecimiento de Gompertz con L₀ fijo.

Especie		K (años ⁻¹)	Modelo	Autor	Región	Método
<i>C. milii</i>	M	0,089-0,473	VBGF	Francis (1997)	N. Zelanda	Multifan
	H	0,06-0,224	VBGF	Francis (1997)	N. Zelanda	Multifan
<i>C. milii</i>	M	0,1-0,37	VBGF	Bell (2012)	Australia	Lecturas
	H	0,09-0,25	VBGF	Bell (2012)	Australia	Lecturas
<i>C. capensis</i>	M	0,171	VBGF	Freer y Griffiths (1993)	Sudáfrica	Lecturas
	H	0,0515	VBGF	Freer y Griffiths (1993)	Sudáfrica	Lecturas
<i>C. callorhynchus</i>	M	0,473	VBGF	Alarcón <i>et al.</i> (2011)	Chile	Multifan
	H	0,193	VBGF	Alarcón <i>et al.</i> (2011)	Chile	Multifan
<i>C. callorhynchus</i>	M	0,257	GGF L ₀ fijo	Este estudio	Argentina	Mix-ACOH
	H	0,17	GGF L ₀ fijo	Este estudio	Argentina	Mix-ACOH

Los estudios de crecimiento a partir de estructuras de tallas con el programa MULTIFAN requieren de los mismos supuestos que el análisis con MIX (una sola época reproductiva anual, identificación clara de las cohortes en el tiempo y muestras con las primeras clases de edad bien representadas). Por lo tanto las diferencias en los parámetros estimados en cada región deben analizarse considerando la calidad de los datos utilizados en cada estudio y por el cumplimiento de los supuestos del método. Tener representado todo el rango de tallas de la especie es importante para los análisis de crecimiento que se basan en la detección de modas. El programa MULTIFAN utilizado por Alarcón *et al.* (2011) es una herramienta robusta donde el proceso de estimación y detección de modas se basa en un estimador de máxima verosimilitud. Estas características hacen que el método sea mucho más objetivo que el software MIX donde la detección del número de clases de edad

fue determinada por inspección visual del histograma de frecuencia. Sin embargo el análisis por MIX-ACOH permitió incluir los histogramas de frecuencias de talla obtenidos en las campañas de investigación donde estaban presentes modas que representan las primeras clases de edad que no fueron observadas en los datos de Alarcón *et al.* (2011). Estos autores detectaron modas para la primer clase de edad a partir de los 32,9 y 32,3 cm a diferencia de este estudio donde la primer clase de edad fue asignada a una longitud media de 14,53 y 13,93 cm para machos y hembras, respectivamente. Estos valores son más razonables ya que se considera que la talla de nacimiento del pez gallo es de aproximadamente 10 cm de LCLS (\approx a 15 cm de largo total, LT), por lo cual las longitudes medias asignadas a la primer clase de edad fueron adecuadas. Francis (1997) también evaluó el crecimiento de *C. milii* en Nueva Zelanda utilizando el método del programa MULTIFAN. Este autor comparó diferentes regiones y décadas (1960 y 1980) y obtuvo variaciones temporales en los parámetros de crecimiento (K y L_{∞}), lo que lo atribuyó a un incremento en la tasa de crecimiento como respuesta a la sobrepesca. Sin embargo, las diferencias reportadas también podrían deberse a la falta de representatividad de la estructura de tallas completa debido al sesgo introducido por los diferentes métodos y profundidades de muestreo en cada período.

Otro de los supuestos del método es que las clases anuales o cohortes pueden ser identificadas en los datos de frecuencia de tallas y que el crecimiento de los individuos de cada cohorte puede ser seguido en el tiempo. Este supuesto fundamental exige que dentro del ciclo anual ocurra una sola época reproductiva y que el éxito reproductivo sea variable interanualmente (por ejemplo, clases anuales reclutadas con abundancias diferentes). En el caso de *C. callorhynchus*, la época de mayor actividad reproductiva tiende a ocurrir de agosto a noviembre, junto con la época que se observa un mayor número de hembras con capsulas. Sin embargo, se cita reproducción durante todo el año (Di Giacomo 1992). Así, el crecimiento derivado en este estudio estará condicionado al supuesto básico de una sola época reproductiva y que los grupos de edad identificados en los datos de frecuencia de tallas son efectivamente clases anuales reclutadas con abundancia diferentes. En este contexto, los parámetros de crecimiento determinados en este estudio deben ser considerados una hipótesis, la que deberá ser evaluada y validada en futuros estudios por otros métodos como una técnica validada de lectura de edades o marcado y recaptura

(Francis 1997, Bell 2012, Goldman *et al.* 2012). Esto se aplica también al resto de los parámetros de la historia de vida, principalmente a la tasa de mortalidad natural y longevidad teórica que están correlacionados con el coeficiente de crecimiento (K) y la talla asintótica (L_{∞}).

4.3 Madurez Sexual

Di Giácomo y Perier (1994) reportaron para el pez gallo del GSM una talla promedio de madurez de 49 cm y 40 cm de LCLS para las hembras y machos respectivamente, que difieren levemente con los valores de $LCLS_{50\%}$ estimados en este estudio (47,48 cm para hembras y 43,39 cm machos). Si bien los criterios de madurez utilizados fueron los mismos, Di Giácomo y Perier (1994) no realizaron un ajuste al modelo logístico de los datos observados lo que podría explicar las diferencias. Otro estudio realizado en la costa sudeste de la Provincia de Buenos Aires estimó para las hembras un $LCLS_{50\%}$ de 48,1 cm que es similar a ambos valores reportados para el GSM, en cambio en el caso de los machos el $LCLS_{50\%}$ no pudo ser estimado debido al bajo número de ejemplares obtenido en los muestreos ($n = 6$) (Chierichetti 2015, Chierichetti *et al.* 2017).

Para el Pacífico, Alarcón *et al.* (2011) reportaron un $LCLS_{50\%}$ de 43,7 cm para los machos, lo que coincide con el valor obtenido en el GSM ya que se encuentra dentro del intervalo de confianza estimado en este estudio (43,05-43,74 cm). En cambio, en el caso de las hembras del Pacífico se obtuvo $LCLS_{50\%}$ de 50,2 cm, que es 2,7 cm mayor al obtenido en este estudio para el GSM. Esta diferencia podría deberse al escaso número de ejemplares ($n = 40$) utilizado por Alarcón *et al.* (2011).

En cuanto a la edad de madurez, Alarcón *et al.* (2011) estimaron para la especie una $E_{50\%}$ de 4-5 años en machos y 6-7 años en hembras. En el caso de los machos el valor fue similar al obtenido en este estudio (5,7 años), mientras que en el de las hembras fue menor (9,3 años). Esto último estaría relacionado con el mayor coeficiente de crecimiento K estimado en Chile. Otro ejemplo es el caso de *C. milli* en Australia, donde la $E_{50\%}$ estimada para ambos sexos fue de 4-5 años o de 10 años según el método de lectura de edades utilizado, por lo que las diferencias se relacionan con el tipo de crecimiento estimado mediante cada método de lectura utilizado por Bell (2012).

A pesar de estas leves diferencias en la talla y edad de madurez reportadas, todos los estudios indican que existen diferencias entre sexos en la madurez del pez gallo, alcanzando las hembras la madurez a mayor talla y edad que los machos. Este patrón es común en otras especies del mismo género (Freer y Griffiths 1993, Bell 2012), otros holocéfalos (Moura *et al.* 2004, Barnett *et al.* 2009) y en diversos elasmobranquios (Cortés 2000).

Por otro lado, es importante destacar que el LCLS_{50%} de las hembras representó un 62% de la talla máxima, mientras que la E_{50%} representó el 44% de su longevidad. En los machos, el LCLS_{50%} representó un 70% de la talla máxima, mientras que la Edad_{50%} representó el 42% de su longevidad. Los valores obtenidos en este estudio en cuanto al porcentaje del LCLS_{50%} respecto a su talla total son menores a los obtenidos tanto para los machos en Chile (84%) como para las hembras en Chile (71%) (Alárcon *et al.* 2011) y Buenos Aires (79%) (Chierichetti 2015). Sin embargo, son similares a los valores obtenidos para las hembras de *C. milli* en Australia (60%) y mayores a los de los machos (60%) (Bell, 2012).

Considerando la longevidad y la E_{50%} estimadas en este estudio, estas características indican que el pez gallo esta aproximadamente la mitad de su vida (56-58%) sexualmente maduro, alcanzando la madurez relativamente rápido en comparación a otros condricios. A su vez, si bien la talla de madurez representa un porcentaje importante de su talla total, está se alcanzaría relativamente rápido considerando su tipo de crecimiento. Para el pez gallo *C. callorhynchus* ha sido estimada una producción anual de huevos por hembra de 86,76 utilizando una aproximación de la tasa de puesta de huevos diaria para holocéfalos (Di Giácomo 1990). En otras especies del género ha sido estimada una fecundidad entre 16-24 huevos por año en *C. milli* (Bell 2012) y un máximo de 22 huevos por año para *C. capensis* (Freer y Griffiths, 1993b). Considerando la fecundidad estimada para el pez gallo y las otras especies del género, junto con una madurez sexual relativamente temprana y durante más de la mitad de su vida, indicaría que las especies del género *Callorhynchus* tienen una mayor productividad en comparación a otras especies de holocéfalos de aguas profundas (Bell 2012), lo cual debería ser confirmado mediante futuras evaluaciones de stock y análisis demográficos.

4.4 Mortalidad y Longevidad

Las estimaciones realizadas en este estudio indican que la especie podría alcanzar una longevidad teórica cercana a los 13 y 21 años de edad en machos y hembras respectivamente. En el caso de los machos estos valores son superiores a los estimados por Alarcon *et al.* (2011) quienes reportaron una longevidad de 9,4 años para el pez gallo del Pacífico. Sin embargo, estos autores para el caso de las hembras obtuvieron una longevidad de 27,9 años mayor a la estimada en este estudio. Aunque en ambos estudios se utilizó el mismo método de estimación (Taylor 1958), las diferencias se deben a que varió el valor del parámetro L_{∞} a partir del cual es estimada la longevidad. Para *C. milli* en Nueva Zelanda estudios de marcado y recaptura indicaron que la longevidad de esta especie probablemente exceda los 20 años de edad (Francis 1997) coincidiendo con los valores estimados en este trabajo. A su vez, también coincide con las máximas edades observadas por Bell (2012) para *C. milli* en Australia mediante la técnica de lectura de bandas en microscopio compuesto a mayor aumento (Tabla 2.3).

Para otras especies de holocefalos pertenecientes a los géneros *Chimaera*, *Hydrolagus* y *Rhinochimaera* se estimó que viven entre 30-50 años y que alcanzan la madurez a los 15-20 años (Bell 2012). Estas especies se caracterizan por vivir a profundidades mayores, son más longevas, maduran a mayor edad y tienen un crecimiento más lento que las especies del género *Callorhinchus*, por lo cual tendrían menor resiliencia a los efectos de la pesca.

La mortalidad natural es generada por cualquier factor diferente a la pesca, como la depredación, las enfermedades, la falta de recursos y la muerte por edad avanzada. En el GSM, los machos presentaron una tasa de mortalidad natural mayor que en las hembras, lo que es esperable debido a la menor cantidad de clases de edad detectadas en los datos de frecuencia de tallas, la mayor tasa de crecimiento y menor longevidad respecto a las hembras. Este patrón también fue reportado para la especie en la región de Coquimbo en Chile (Alárcon *et al.* 2011). El rango de M obtenido en este estudio fue entre 0,28 y 0,41 año^{-1} para los machos y 0,15 y 0,30 año^{-1} para las hembras, dependiendo de la fórmula empírica utilizada. En el caso de las hembras, las estimaciones de M del GSM fueron similares a las obtenidas por Alárcon *et al.* (2011) quienes estimaron una M entre 0,12 y

0,37 año⁻¹. Sin embargo, en los machos estos valores fueron menores a los obtenidos por Alárcon *et al.* (2011) en el Pacífico sudeste donde reportaron una M entre 0,42 y 0,82 año⁻¹. Esto se corresponde con la mayor tasa de crecimiento y menor longevidad estimada para el pez gallo en esa región respecto a la obtenida en el GSM. La mortalidad natural por falta de recursos o depredación está ligada al ecosistema donde habita la población. Una misma especie puede tener distintas tasas de mortalidad natural en diferentes zonas, según la densidad de los depredadores y competidores, que a su vez están afectados por la pesca (Sparre y Venema 1997). Por otro lado, los métodos empíricos utilizados en este estudio asumen que la M es constante para todas las clases de edad. Sin embargo, los métodos que estiman M dependiendo de la edad pueden ser más adecuados para el caso de los condritios, donde la M inicial decrece a medida que los individuos aumentan su tamaño, y únicamente se incrementa cuando llegan a su edad terminal. Estos métodos no pudieron ser utilizados ya que utilizan el parámetro de crecimiento t_0 , que no fue estimado en este estudio debido a que con el modelo de Gompertz seleccionado se estimó el parámetro L_0 . Por lo tanto, en ausencia de mejores estimaciones para la región del Atlántico la mortalidad natural estimada en este estudio puede utilizarse para futuras evaluaciones de stocks y modelos demográficos.

4.5 Conclusiones

En este estudio se demostró que existe diferencias entre sexos en las características de historia de vida del pez gallo en el GSM. La talla máxima, la talla y edad de madurez y la longevidad en el caso de las hembras fueron mayores a la de los machos, mientras que la tasa de crecimiento y mortalidad natural fueron menores. Debido a estas diferencias, las hembras adultas podrían estar más afectadas por la presión pesquera que los machos, generando cambios demográficos en la población y el potencial de renovación del stock.

Por otro lado los resultados obtenidos en este estudio, apoyan la idea de que considerando las características de historia de vida de las tres especies de la familia Callorhinchidae, este grupo sería el de mayor productividad y capacidad de resiliencia a la explotación pesquera entre los holocéfalos. Sin embargo, futuros estudios de análisis demográficos deberían realizarse para evaluar esta hipótesis.

En cuanto a la metodología de lectura de edades en la espina dorsal utilizada en este estudio, se concluye que la técnica no fue eficaz para estudiar la edad y crecimiento, ya que existe incertidumbre y poca precisión en cuanto a que las lecturas observadas representan el número máximo de anillos presentes en la espina. Considerando que la técnica no fue adecuadamente validada hasta la actualidad, los resultados obtenidos en este trabajo para *C. callorynchus* coinciden con lo propuesto por Barnett (2009) en cuanto a que la técnica tradicional de lectura de edades en la espina dorsal no sería adecuada para holocéfalos. Por lo tanto, en ausencia de una validación y mejores estimaciones, el estudio de crecimiento mediante el análisis de estructura de tallas es una alternativa para estimar los parámetros de crecimiento en la especie, siempre y cuando se tengan presentes las limitaciones y supuestos del método.

5. Bibliografía

Alarcón C., Cubillos L., Acuña E. 2011. Length-based growth, maturity and natural mortality of the cockfish *Callorhynchus callorhynchus* (Linnaeus, 1758) off Coquimbo, Chile. *Environmental Biology of Fishes* 92: 65-78.

Barnett L., Earley R., Ebert D., Cailliet G. 2009. Assessment of the dorsal fin spine for chimaeroid (Holocephali: Chimaeriformes) age estimation. *Journal of Fish Biology* 75: 1258-1270.

Bell J. D. 2012. Reproduction and ageing of Australian holocephalans and white-fin swell shark. Tesis doctoral en la Universidad Deakin, Australia. 182 p.

Bernasconi J.F. y Navarro G. 2014. Explotación mundial y estado de conservación de los condriictios. Inf. GP n°11-2014. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI). 12 pp.

Bernasconi J. F., Perier R., Di Giácomo E. E. 2015 Standardized catch rate of cockfish, *Callorhynchus callorhynchus*, in a bottom trawl fishery of Patagonia: Is it possible its use as a predictor of abundance trend?. *Brazilian Journal of Oceanography* 63 (2): 147-160.

Bernasconi J. F., Monsalvo M., Martinez-Puljak G., Prosdocimi L., Navarro G. 2016. Actualización de la normativa y desembarques de condriictios de la República Argentina. Inf. GP n° 06-2016. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agroindustria de Argentina. 24 pp.

Bernasconi, J. F., Monsalvo M., Prosdocimi L., Martinez-Puljak G. y Navarro G. 2016b. Análisis de los desembarques declarados de condriictios a partir de la implementación de la veda en el área del Tratado del Río de la Plata y su Frente Marítimo (2006-2014). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 29: 33-43.

Braccini J., Gillanders B., Walker T. y Tovar-Avila J.. 2007. Comparison of deterministic growth models fitted to length-at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 58: 24-33.

Braccini J., Walker T., Conron S. 2008. Evaluation of effects of targeting breeding elephant fish by recreational fishers in Western Port. Final Report to Fisheries Revenue Allocation Committee, 63 pp.

Burnham K. y Anderson D. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information -Theoretic approach. Ed. Springer, New York. 488 pp.

Cailliet G., Smith W., Mollet H, Goldman K. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77: 211-228.

Calis E., Jackson E. H., Nolan, C. P., Jeal, F. 2005. Preliminary age and growth estimates of the rabbitfish, *Chimaera monstrosa*, with implications for future resource management. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* 35: 15-26.

Chierichetti M. A. 2015. Biología reproductiva y niveles de Contaminantes Orgánicos Persistentes en ejemplares de pez gallo *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), capturados en la región costera del sudeste bonaerense. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 84 p.

Chierichetti M., Scenna L., Di Giacomo E. E., Ondarza P., Figueroa D., Miglioranza K. 2017 Reproductive biology of the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Chondrichthyes: Callorhynchidae), in coastal waters of the northern Argentinean Sea. *Neotropical Ichthyology*, 15 (2): e160137.

Chirichigno N. y Cornejo R. 2001. Catálogo comentado de los peces marinos del Perú. Instituto del Mar del Perú, Callao. 314 pp.

Clarke M. W. y Irvine S. B. 2006. Terminology for the ageing of chondrichthyan fish using dorsal-fin spines. *Environmental Biology of Fishes* 77: 273-277.

Colatutti D., Baigun C., Lopez Cazorla A., Llompарт F., Molina J. M., Suquele P., Calvo S. 2010. Population biology and fishery characteristics of the smooth-hound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fisheries Research* 106: 351-357.

Colonello J. H., Lucifora L. O., Massa A. M. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES Journal of Marine Science* 64: 131-140.

Cousseau M. B. 2010. Los peces cartilaginosos (Clase Chondrichthyes). En: "Ictiología: Aspectos fundamentales. La vida de los peces sudamericanos" Cousseau M. B., Díaz de Astarloa J. M., Ehrlich M. D., Fabré N. N., Figueroa D. E. (Eds). Ed. Eudem: 1ra edición Mar del Plata, 2010. 670 p.: 91-235 pp.

Cousseau M. B. y Perrota R. G. 2013. Peces marinos de Argentina: Biología, distribución y pesca. 4ta edición, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata. 193 pp.

Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science* 8 (4): 288-344.

Cortés F., Jaureguizar A. J., Menni R. C., Guerrero R. A. 2011. Ontogenetic habitat preferences of the narrownose smooth-hound shark, *Mustelus schmitti*, in two Southwestern Atlantic coastal areas. *Hydrobiologia* 661: 445-456.

Cortés F. 2012. Hábitat esenciales de condricthyes (Chondrichthyes) costeros, y su relación con los procesos oceanográficos. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 213 p.

Cubillos L., Aedo G., Araya M., Melendez R., Galleguillos R., Pedraza M. 2009. Estudio Biológico-Pesquero del Recurso Pejegallos Entre la IV y X Regiones. Departamento De Oceanografía Universidad de Concepción - Informe Final FIP 2006-18. 242 pp.

Crawley J. 2007. The R book. Ed. Wiley, West Sussex. 942 pp.

Didier D. A. 2004. Phylogeny and Classification of Extant Holocephali. En: "Biology of sharks and their relatives" Carrier J.C., Musick J. A., Heithaus M. R. (Eds). CRC Press, Boca Ratón. 596 p: 115-131pp.

Di Giácomo E. 1990. Contribución al estudio biológico-pesquero del pez gallo, *Callorhynchus callorhynchus* (Linné, 1758) Berg, 1895, en el Golfo San Matías. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 174 p.

Di Giácomo E. 1992. Distribución de la población del Pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marítimo* 12 (A): 113-118.

Di Giácomo E. y Perier M. R.. 1991. Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo de San Matías, Argentina. *Frente Marítimo* 9: 7-13.

Di Giácomo E. y Perier M. R.. 1994. Reproductive biology of the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), in Patagonian waters (Argentina). *Fishery Bulletin* 92: 531-539.

Di Giácomo E. y Perier M. R. 1996. Feeding Habits of Cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), in Patagonian Waters (Argentina). *Mar: Freshwater Res.* 47: 801-8p.

Di Giácomo E., Parma A., Orensanz J. 1994. Food consumption by the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), from Patagonia (Argentina). *Environmental Biology of Fishes* 40: 199-211.

Dirección de Pesca de Río Negro. 2016. Base de datos digital (actualización 2016) de la estadística pesquera del puerto San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro, Argentina.

Du J. 2002. Combined algorithms for fitting finite mixture distributions. Tesis de Master en Ciencias, McMaster University, Ontario. 124 pp.

Dulvy N. K. y Forrest R. E. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans. En: "Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds). Boca Raton: CRC Press. 635-676 pp.

Elías I. 1998. Alternativas de explotación pesquera en áreas costeras norpatagónicas ecológicamente sensibles. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata. 118 p.

Estalles M., Collier N., Di Giacomo E. y Perier M. R. 2011. Distribution and reproductive biology of the Electric ray *Discopyge tschudii* Heckel, 1846 in San Matías Gulf, Northern Patagonia, Argentina. *Neotropical Ichthyology* 9 (4): 831-838.

Figueredo J. 1977. Manual de peixes marinhos do Sudeste do Brasil. Introdução, raias e quimeras. Museu de Zoologia, University of Sao Paulo, Brasil. 104 pp.

Francis M. 1997. Spatial and temporal variation in the growth rate of elephantfish (*Callorhynchus milii*). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31: 9-23.

Francis M. 2006. Morphometric minefields-towards a measurement standard for chondrichthyan fishes. *Environ. Biol. Fish.* 77: 407-421.

Francis M. P. y Ó Maolagáin, C. 2000. Development of ageing techniques for dark ghost shark (*Hydrolagus novaezelandiae*). Final Research Report for Ministry of Fisheries Research Project MOF2000/03C. 18 p.

Freer D. y Griffiths C. 1993. Estimation of age and growth in the St. Joseph *Callorhynchus capensis* (Dumeril). *South African Journal of Marine Science* 13: 75-82.

Freer D. y Griffiths C. 1993b. The fishery for, and general biology of, the St. Joseph *Callorhynchus capensis* (Dumeril) off the southwestern Cape, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 13: 63-74

Goldman K. J., Cailliet G.M., Andrews A. H., Natanson L. J. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes. En: "Biology of sharks and their relatives" Carrier J., Musick J. A., Heithaus M. R. (Eds), Segunda Edición. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida. Cap 14: 423-451 pp.

Gulland J. A. y Rosenberg A. A. 1992. Examen de los métodos que se basan en la talla para evaluar las poblaciones de peces. FAO Doc. Téc. de Pesca n° 323. Roma, FAO. 112 p.

Halstead B. W. y Bunker N. C. 1952. The venom apparatus of the ratfish, *Hydrolagus collieri*. *Copeia* 3: 128-138.

Hoening J. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 82 (1): 898-902.

Holden M. J. y Meadows P. S. 1962. The structure of the spine of the spur dogfish (*Squalus acanthias*) and its use for age determination. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 42: 179-197.

Jensen A. 1996. Beverton and Holt life history invariants results from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 820-822.

Johnson A. G. y Horton H. F. 1972. Length-weight relationship, food habits, parasites, and sex and age determination of the ratfish, *Hydrolagus colliei* (Lay and Bennett). *Fishery Bulletin* 70 (2): 421-429.

López H., San Román N., Di Giacomo E. 2000. On the South Atlantic distribution of *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae). *Journal of Applied Ichthyology* 16: 39.

MacDonald P. y Green P. 1988. User's guide to program MIX: an interactive program for fitting mixtures of distributions. *Ichthus Data Systems*, Hamilton, Ont. 75p.

MacDonald P. y Pitcher T. 1979. Age groups from size-frequency data: a versatile and efficient method for analyzing distribution mixtures. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 36: 987-1001.

Maisey J. G. 1979. Finspine morphogenesis in squalid and heterodontid sharks. *Zoological Journal of the Linnean Society* 66: 161-183.

Massa A. M., Lucifora L. O, Hozbor N. M. 2004. Condrictios de la región costera bonaerense y uruguaya. En: "El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 4. Biología y evaluación del estado de explotación" Sánchez R. y Bezzi S. (Eds.). *Publicaciones especiales INIDEP*: 85-99 pp.

Massa, A. M., Lasta C. A., Carozza, C. R. 2004b. Estado actual y explotación del gatuzo *Mustelus schmitti*. En: "El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 4. Biología y evaluación del estado de explotación" Sanchez R. y Bezzi S. (Eds.). *Publicaciones especiales INIDEP*: 67-83 pp.

Massa A., Hozbor N., Colonello J. 2008. Análisis de la explotación y recomendaciones de manejo de rayas, pez ángel y gatuzo en la Zona Común de Pesca Argentina-Uruguay. *Inf. Téc. INIDEP* 14-2008. 18 p.

Massa A., Colonello J., Hozbor N. 2009. Propuesta para la protección de peces cartilagosos demersales en el norte de la Región Costera Bonaerense. *Inf. Téc. INIDEP* 47-2009. 7 p.

McFarlane G. A. y Beamish R. J. 1987. Validation of the dorsal spine method of age determination for spiny dogfish. En: "The age and growth of fish" Summerfelt R. C. y Hall G. E. (Eds). The Iowa State University Press, Ames.287-300 pp.

Moura T., Figueiredo I., Bordalo-Machado P. y Gordo L. 2004. Growth pattern and reproductive strategy of the holocephalan *Chimaera monstrosa* along the Portuguese continental slope. Journal of the Mar. Biol. Assoc. of the U. K. 84: 801-804.

Natanson L., Kohler N., Ardizzone D., Cailliet G., Wintner S., Mollet H. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. Env. Biol. of Fish. 77: 367-383.

Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. Journal du Conseil International Pour l'Exploration de la Mer 39 (2): 175-192.

Perier M. R. y Di Giacomo E. 2002. El Savorín *Seriolella porosa* como un recurso estacional en el Golfo San Matías, República Argentina. Rev. de Invest. y Des. Pesq. 15: 15-26.

Perier M. R., Estalles M., Collier M., Suarez M., Mora G., Di Giacomo E. 2011. Chondrichthyans of the San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. Rev. del Museo Argentino de Ciencias Naturales 13: 213-220.

R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org>>.

Ricker W. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 191: 1-382.

Rickhter V. y Efanov V. 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. Report No. 76/VI/8 International Commission of the Northwest Atlantic Fisheries.

Roa R. 1993. Annual growth and maturity function of the squat lobster *Pleuroncodes monodon* in central Chile. Marine Ecology Progress Series 97: 157-166.

Roa R. y Ernst B. 1996. Age structure, annual growth, and variance of size at age of the shrimp *Heterocarpus reedi*. Marine Ecology Progress Series 137: 59-70.

Roa R., Ernst B. y Tapia F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. Fisheries Bulletin 97: 570-580.

Romine J., Grubbs R., Musick J. 2006. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaiian waters through vertebral analysis. *Environmental Biology of Fishes* 77: 229-239.

Sanchez R. P., Navarro G., Calvo E., Del Castillo F. 2011. La Pesca y Comercialización de Condriactios en la Argentina. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional". Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M. B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina). 151-184 pp.

Simpfendorfer C., Bonfil R., Robert J., Latour R. 2005. Mortality Estimation. En: "Management techniques for elasmobranch fisheries" Musick J. y R Bonfil R. (Eds). FAO Fisheries Technical Paper 474: 166-185.

Sparre P. y Venema S. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca 306 (1) rev.2: 1-420.

Sullivan K. 1977. Age and growth of the Elephant fish *Callorhynchus milii* (Elasmobranchii: Callorhynchidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11(4): 745-753.

Swing K. y Béarez P. 2005. First record of an elephant fish (Chondrichthyes, Holocephali) in Ecuadorian waters during an ENSO event. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 41 (1): 107-109.

Tanaka, S. 1990. The structure of the dorsal spine of the deepsea Squaloid shark *Centrophorus acus* and its utility for age determination. *Nippon Suisan Gakkaishi* 56, 903-909.

Taylor C. 1958. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil International Pour l'Exploration de la Mer* 23: 366-370.

Tovar-Ávila J., Izzo C., Walker T. I., Braccini J. M., Day R.W. 2008. Dorsal-fin spine growth of *Heterodontus portusjacksoni*: a general model that applies to dorsal-fin spines of chondrichthyans? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 74-82.

Tovar-Avila J., Izzo C., Walker T. I., Braccini J. M., Day R. W. 2009 Assessing growth band counts from vertebrae and dorsal-fin spines for ageing sharks: comparison of four methods applied to *Heterodontus portusjacksoni*. *Marine and Freshwater Research* 60: 898-903.

Tucker R. 1985. Age validation studies on the spines of the spurdog (*Squalus acanthias*) using tetracycline. *Journal of the Mar. Biol. Assoc. of the U.K.* 35: 641-651

Venables W. y Ripley B. 2002. *Modern applied statistics with S*. Ed. Springer, New York. 498 p.

Von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181-213.

Weigmann S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology* 88: 837-1037.

CAPITULO 3: Características de historia de vida del tiburón gatuzo, *Mustelus schmitti* (Springer, 1939), en el Golfo San Matías: edad, crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad

1. Introducción

El gatuzo *Mustelus schmitti* (Springer, 1939) pertenece al grupo de tiburones de la familia Triakidae (Carcharhiniformes). Es un tiburón endémico del Océano Atlántico sudoccidental (ASO) que se distribuye desde Rio de Janeiro en Brasil (22° 54'S) hasta Puerto Deseado en Argentina (47° 45'S) (Figueiredo 1977, Chiaramonte y Pettovello 2000). Pertenece al grupo de tiburones carchariniformes de talla chica (talla máxima registrada en el GSM de 106 cm), es de hábitos demersales y se lo encuentra en aguas costeras hasta los 120 m de profundidad (Menni 1985, Cosseau y Perrota 2013).

Esta especie es explotada por pesquerías comerciales y artesanales de Brasil (Miranda y Vooren 2003), Uruguay (Paesch y Domingo 2003) y Argentina, en toda su área de distribución incluyendo áreas de cría y reproducción (Massa 1998, Chiaramonte 1998, Massa y Hozbor 2003, Massa *et al.* 2004b, Colautti *et al.* 2010, Cortes *et al.* 2011). En nuestro país es capturado principalmente por buques fresqueros en la pesquería de arrastre demersal multiespecífica que opera en el ecosistema costero bonaerense, donde se encuentran las mayores abundancias de la especie (Massa 1998, Chiaramonte 1998, Massa y Hozbor 2003, Massa *et al.* 2004a, Sánchez *et al.* 2011). A su vez es también capturado en pesquerías artesanales costeras que operan con redes de trasmallo y arrastre a lo largo de toda la costa de la provincia de Buenos Aires (Colautti *et al.* 2010, Jaureguizar *et al.* 2015).

La República Argentina ocupa el primer lugar entre los estados que declaran ante la FAO desembarques de tiburón gatuzo (*Mustelus schmitti*) (Bernasconi y Navarro 2014). Es el tiburón más abundante y el de mayor frecuencia de captura en el país (Massa 1998, Chiaramonte 1998, Sanchez *et al.* 2011). El periodo de mayores desembarques declarados fue entre los años 1992-1998, superando las 10.000 t anuales y presentando los máximos picos de desembarques durante los años 1994 (11.700 t) y 1998 (11.300 t). Luego durante los años 1999 y 2010 hubo menores niveles de desembarques declarados, siempre por encima de las 7.000 t, con un promedio anual de aproximadamente 8.600 t y un pico de

10.360 t en el año 2008. A partir de ese año, la tendencia de desembarques declarados fue decreciente con un promedio anual durante los últimos 5 años de 4.850 t y alcanzando los menores valores del periodo durante el último año evaluado con alrededor de 3.700 t (Fig. 3.1) (Bernasconi *et al.* 2016).

Debido a la situación de explotación comercial y tendencias poblacionales observadas durante el pasado en la región del Atlántico Sudoccidental (ASO), el tiburón gatuzo ha sido incluido en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como especie Amenazada (Massa *et al.* 2006). A nivel nacional, en Brasil ha sido categorizado como “*en peligro crítico*” debido a las reducciones poblacionales inferidas a partir de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) (ICMBio 2014). En Uruguay, el gatuzo ha sido declarado como una especie de prioridad alta para la conservación en la Revisión del Plan de Acción Nacional de Condrictios (Domingo *et al.* 2015) y en Argentina la especie también ha sido clasificada como prioritaria en cuanto a la implementación de medidas de manejo y conservación (PAN-Tiburón 2009, PAN-Tiburón Revisión 2015).

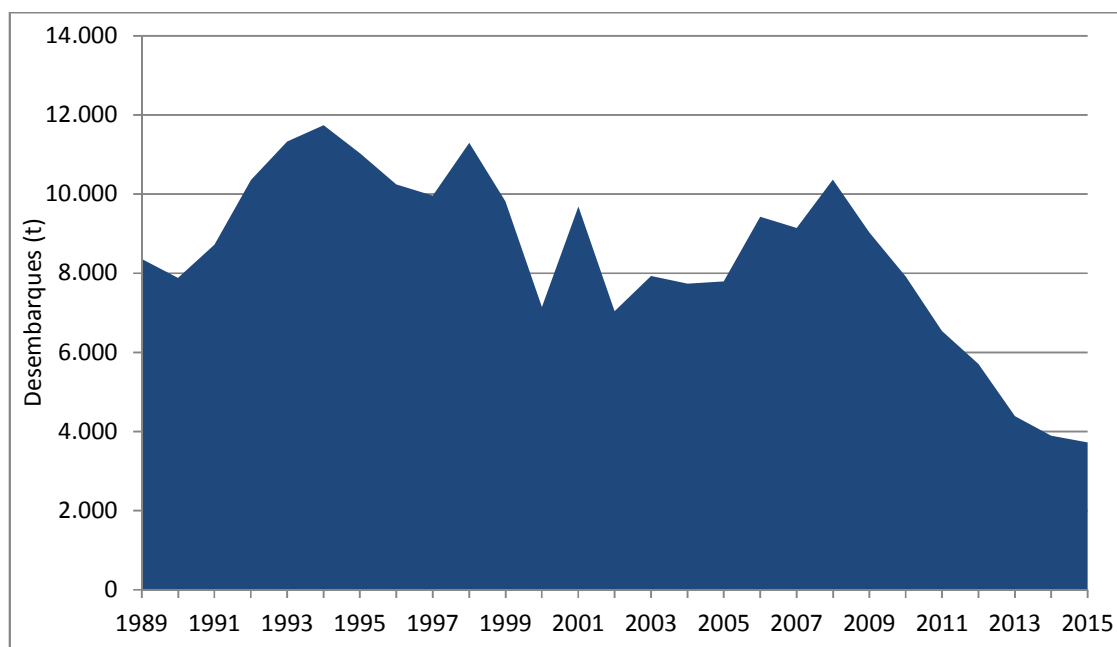


Figura 3.1. *Mustelus schmitti*. Evolución de los desembarques en la República Argentina (1989-2015).

Las características biológicas de *M. schmitti* en cuanto a su reproducción, estructura poblacional (Cousseau 1986, Massa 1998, Chiaramonte y Petovello 2000, Van der Molen y Caille 2001, Oddone *et al.* 2005, Sidders *et al.* 2005, Cortes y Massa 2006, Pereyra *et al.* 2008, Colautti *et al.* 2010, Cortes *et al.* 2011, Cortes 2012, Elisio *et al.* 2016) y alimentación (Molina y Cazorla 2011, Bellegia *et al.* 2012) han sido descriptas para diferentes zonas de su rango de distribución en el ASO.

Mustelus schmitti es considerado un mesopredador generalista con un amplio espectro trófico. Se alimenta principalmente de crustáceos (en su mayoría decápodos), peces y poliquetos, existiendo cambios dietarios con diferencias en la proporción de sus presas en relación con variaciones geográficas, ontogenéticas y de la talla (Molina y Cazorla 2011, Bellegia *et al.* 2012).

En cuanto a la reproducción de *M. schmitti* es del tipo vivípara no-placentaria y con un ciclo reproductivo anual, un período de gestación de 11-12 meses y ovulación inmediata (Menni *et al.* 1986, Chiaramonte y Petovello 2000, Cortes y Massa 2004). Diferentes estudios indican variaciones geográficas en las características de historia de vida de la especie, reportando un aumento en la talla media con la latitud en el área de la provincia de Buenos Aires (Cousseau 1986), como así también se han encontrado diferencias en la talla de madurez entre diferentes regiones del ASO (Chiaramonte y Petovello 2000, Cortes y Massa 2006, Segura y Millesi 2009, Colautti *et al.* 2010). Sin embargo, aún no se ha presentado información que demuestre la existencia de diferentes stocks que podrían explicar diferencias demográficas en las distintas regiones del Mar Argentino. Un estudio de genética realizado con ADN mitocondrial en la región del Río de La Plata y su Frente Marítimo, indicó que existe una sola unidad demográfica en la zona comprendida entre los paralelos 34°-37°S de latitud (Pereyra *et al.* 2010). Por lo tanto es interesante abordar el estudio del tiburón gatuzo en todo el rango de distribución para comprender y analizar su estructura demográfica considerando los parámetros de historia de vida estimados en las diferentes áreas donde se encuentra.

En cuanto a edad y crecimiento existe un estudio realizado a partir de lectura de edades en la región costera de la provincia de Buenos Aires (34°-41°S) (Hozbor *et al.* 2010) y recientemente se ha publicado un estudio para la zona de Bahía Anegada al sur de la provincia de Buenos Aires (Molina *et al.* 2017). A su vez, para otras especies del género

Mustelus se han realizado diversos estudios de edad y crecimiento a partir de la lectura de edades en los centros vertebrales (Tanaka y Mizue 1979, Yudin y Cailliet 1990, Moulton *et al.* 1992, Yamaguchi *et al.* 1996, Goosen y Smale 1997, Conrath *et al.* 2002, Farrel *et al.*, 2010, Rigby *et al.*, 2016).

En la pesquería de arrastre que se desarrolla en Golfo San Matías (GSM) (Río Negro, Argentina), al igual que en todo el Mar Argentino, *M. schmitti* es la especie de tiburón más capturado y desembarcado. Principalmente es capturado como *bycatch* por la flota de arrastre que tiene como especie objetivo la merluza común, *Meluccius hubbsi* (Perier *et al.* 2011).

Dado el amplio rango de distribución de *M. schmitti* es importante conocer la estructura demográfica y las características de historia de vida de la especie en las diferentes regiones del Mar Argentino donde se lo captura. Por lo tanto, debido a la importancia de los estudios de edad y crecimiento para conocer la productividad de la especie y dado que no existen antecedentes sobre estos parámetros en la región patagónica, el objetivo principal de este capítulo fue estudiar las características de historia de vida en cuanto a edad y crecimiento de *Mustelus schmitti* en el GSM. Se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la estructura de tallas de los desembarques de gatuzo en el GSM.
- Analizar el patrón de crecimiento y realizar la lectura de edades en las vértebras.
- Estimar y comparar los parámetros de crecimiento para cada sexo.
- Estimar la talla y edad de primera madurez sexual para cada sexo.
- Estimar la longevidad y la tasa de mortalidad natural (M) para cada sexo.

2. Materiales y métodos

2.1 Obtención de muestras y estructura de tallas

Los ejemplares analizados para el crecimiento se obtuvieron de dos fuentes diferentes: las campañas de investigación pesquera de primavera realizadas sobre una base anual entre los años 2004-2007 y de muestreos de desembarques comerciales en las plantas pesqueras y a bordo de la flota comercial, durante los periodos entre abril del 2005 y mayo del 2009 y entre junio de 2011 y noviembre de 2012 (para mayor detalle ver la sección 2.2 *Obtención de muestras* del Capítulo 1: Introducción).

De cada ejemplar se registró el sexo y el largo total (LT) medido al centímetro inferior desde la punta del hocico hasta la punta de lóbulo superior de la aleta caudal (Fig 3.2). Para estudiar la edad y el crecimiento se extrajo un bloque de aproximadamente 10 vértebras de la región abdominal justo detrás de la primer aleta dorsal. Cada muestra fue rotulada y se conservó congelada para su procesamiento en laboratorio.

Se analizó la estructura de tallas obtenida de los muestreos de los desembarques comerciales entre setiembre de 2011 y noviembre de 2012. Se utilizó un test de χ^2 para evaluar si la proporción de sexos difiere de la relación 1:1, considerando diferencias significativas con un $p < 0,05$. Para analizar si existen diferencias en la talla media entre sexos se realizó el t-test de Welch aplicando el logaritmo al LT y evaluando la hipótesis nula de igualdad entre medias (Crawley 2007).

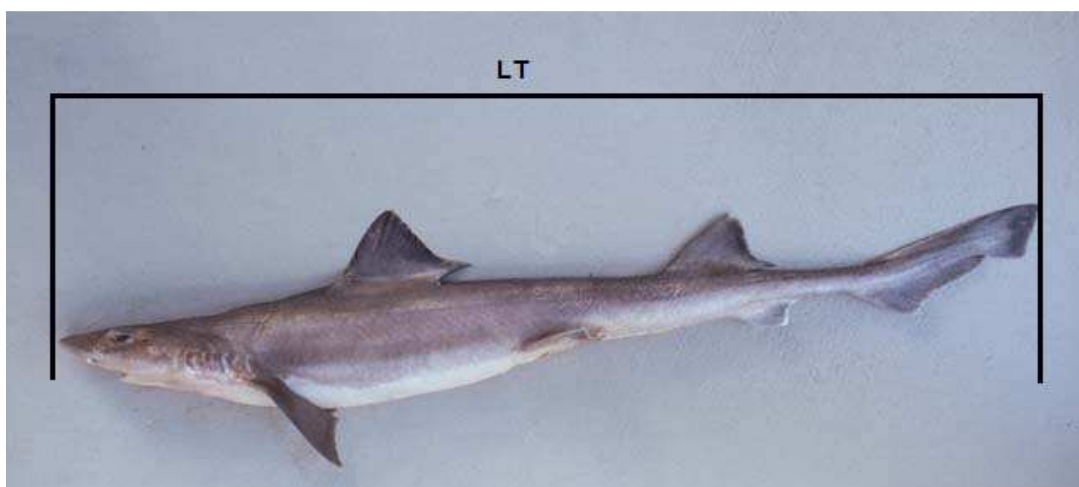


Figura 3.2. *M. schmitti*. Medida morfométrica del largo total (LT).

2.2 Edad y crecimiento: Procesamiento de vertebras, análisis de precisión y sesgo, validación, lecturas, ajuste y selección de modelos

2.2.1 Procesamiento de las vértebras

Cada bloque vertebral se descongeló y los restos de tejido conectivo fueron removidos por inmersión en una solución de hipoclorito de sodio 5% durante 5 a 30 minutos según el tamaño de la vértebra. Con la ayuda de un bisturí se removieron los restos de tejido, incluyendo los arcos neurales y hemales, y del bloque se separaron dos vértebras que se lavaron con agua corriente durante 5 minutos. Posteriormente las vértebras se dejaron secar a temperatura ambiente durante 24hs y cada una fue incluida en resina de poliéster. Finalmente, a cada vértebra incluida en resina se le realizó un corte sagital a través del focus con una máquina de corte Struers minitom 330CA, con disco diamantado (medidas: 127 x 0,4 x 12,7 mm) y cada sección se montó en un portaobjetos para luego pulir hasta obtener el corte sagital de la vértebra entre los 300-500 micrómetros de grosor (Fig. 3.3).

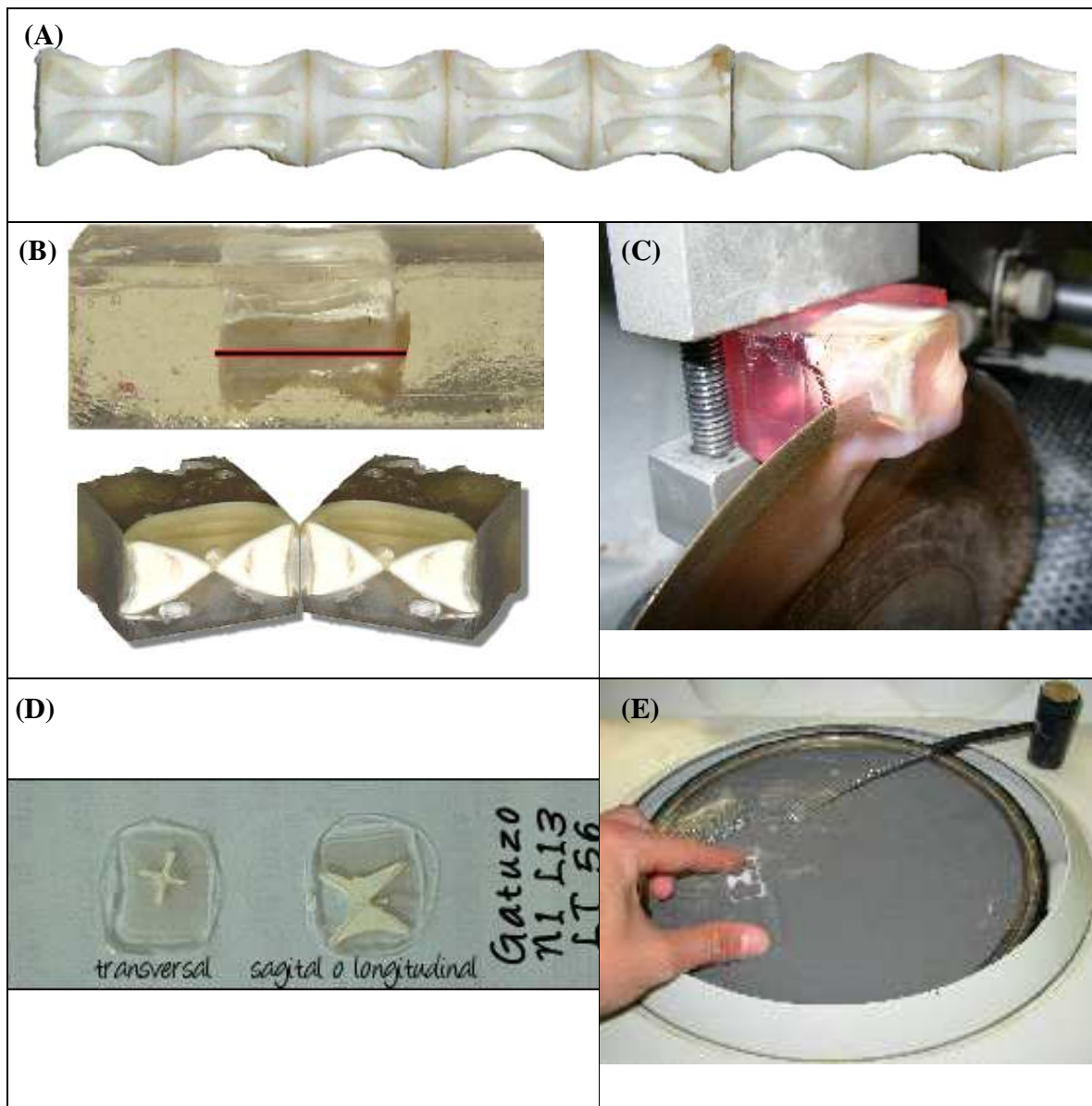


Figura 3.3. (A) Sección de la columna vertebral limpia. (B) Vertebra incluida en taco resina y corte sagital o longitudinal. (C) Máquina de corte con disco diamantado. (D) Cortes montados en portaobjetos. (E) Lijado del corte montado en el portaobjetos (imágenes tomadas de Camarero 2007).

2.2.2 Interpretación del radio vertebral

El radio de cada sección vertebral (RV) se midió al milímetro inferior desde el *focus* hasta el margen distal del *corpus calcareum* (Fig. 3.4) con micrómetro adosado al ocular del microscopio estereoscópico. Se graficó y estimó la función de regresión lineal entre el LT y RV para determinar si existe relación entre el crecimiento de la vértebra y el crecimiento somático. Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar diferencias entre sexos en las relaciones.

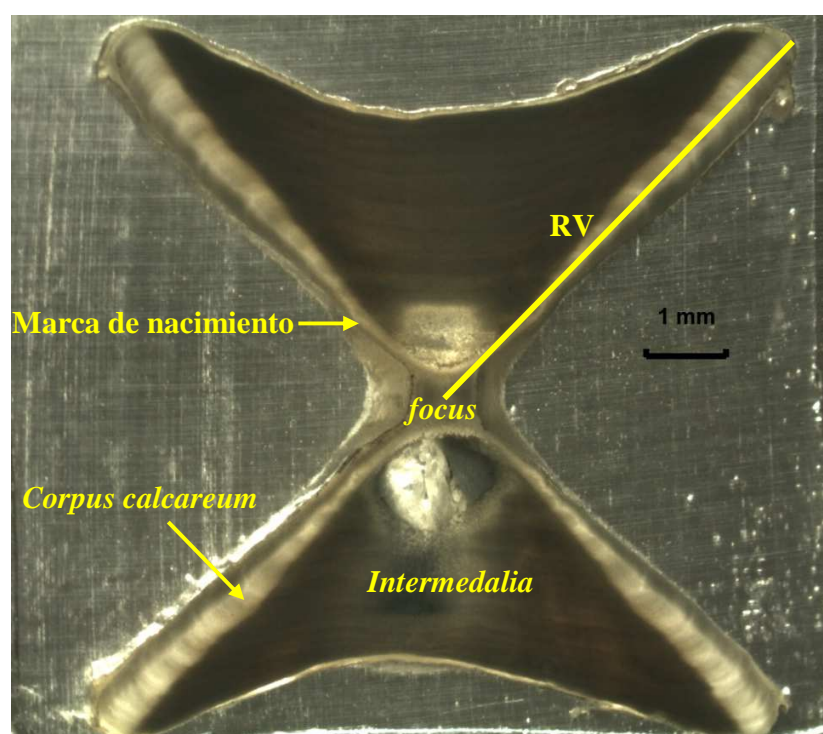


Figura 3.4. Sección transversal de la vértebra con las diferentes partes. RV: radio vertebral. Ejemplar hembra de LT 87 cm. Aumento 10X (escala 1mm).

2.2.3 Análisis de la precisión y sesgo de las lecturas: verificación

La verificación consiste en analizar la repetición de las lecturas para lograr una buena precisión en las edades observadas (Goldman 2004, Cailliet 2015). Por lo tanto, las vértebras fueron examinadas por dos lectores (lector 1= J.F.B y lector 2= N.M.C.) sin tener conocimiento de la talla, el sexo y de las lecturas previas. El lector 1 realizó dos lecturas de

edades no consecutivas del total de las secciones vertebrales ($n = 406$). El lector 2 realizó una lectura de edades de una submuestra de 267 vértebras. Se realizó un gráfico de sesgos por edad para evaluar sesgos entre lectores (Campana 2001). La precisión entre las lecturas fue evaluada por el Índice del Error Porcentual Promedio (IEPP o IAPE, *Index of Average Percentage Error*) (Beamish y Fournier 1981) y el Coeficiente de Variación (CV) (Chang 1982, Campana 2001) de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$IAPE = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left(\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right) \times 100 \quad (1)$$

donde N es el número de ejemplares, R es el número de lecturas por ejemplar, X_{ij} es la edad del animal j th en la lectura i th y X_j es el promedio de edad del animal j th para las i lecturas.

$$CV = 100 \% \times \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2 / (R-1)}}{X_j} \quad (2)$$

donde CV es la precisión de la estimación de la edad para el ejemplar j th, X_{ij} es la edad determinada para el ejemplar j th por la lectura i th, X_j es la edad promedio determinada para el ejemplar j th y R es el número de lecturas.

Para el ajuste a los modelos de crecimiento se utilizaron las edades de la segunda lectura del primer lector (JFB), y cuando existieron diferencias con la primera lectura del mismo lector, se utilizó el valor coincidente con la del segundo lector (NMC). En los casos que no coincidieron ninguna de las tres lecturas se reexaminaron por ambos lectores y en el caso de persistir la diferencia, la vértebra fue descartada siguiendo las recomendaciones de Cailliet y Goldman (2004).

2.2.4 Validación

La periodicidad en la formación de bandas fue analizada mediante los métodos de validación indirectos frecuentemente utilizados para elasmobranquios. Consisten en el análisis del incremento marginal del radio (IMR) y el tipo de borde (TB) del centro vertebral (Cailliet *et al.* 2006, Cailliet 2015). El IMR fue calculado como la razón entre el tamaño de la última banda (UB) en formación en el borde del *corpus calcareum* y la

penúltima banda totalmente formada (PB) (Conrath *et al.* 2002), medidos con el micrómetro incluido en el ocular (Fig. 3.5). El promedio mensual del IMR fue graficado para observar la tendencia anual de la formación de bandas y se usó el test de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias en el incremento marginal entre meses (Sulikowski *et al.* 2003).

Para el análisis del TB, la última banda formada en el *corpus calcareum* del centro vertebral fue clasificada usando el siguiente criterio: banda translúcida fina (tf), banda opaca fina (of) y banda opaca gruesa (og). Los porcentajes de cada TB fueron comparados mensualmente.

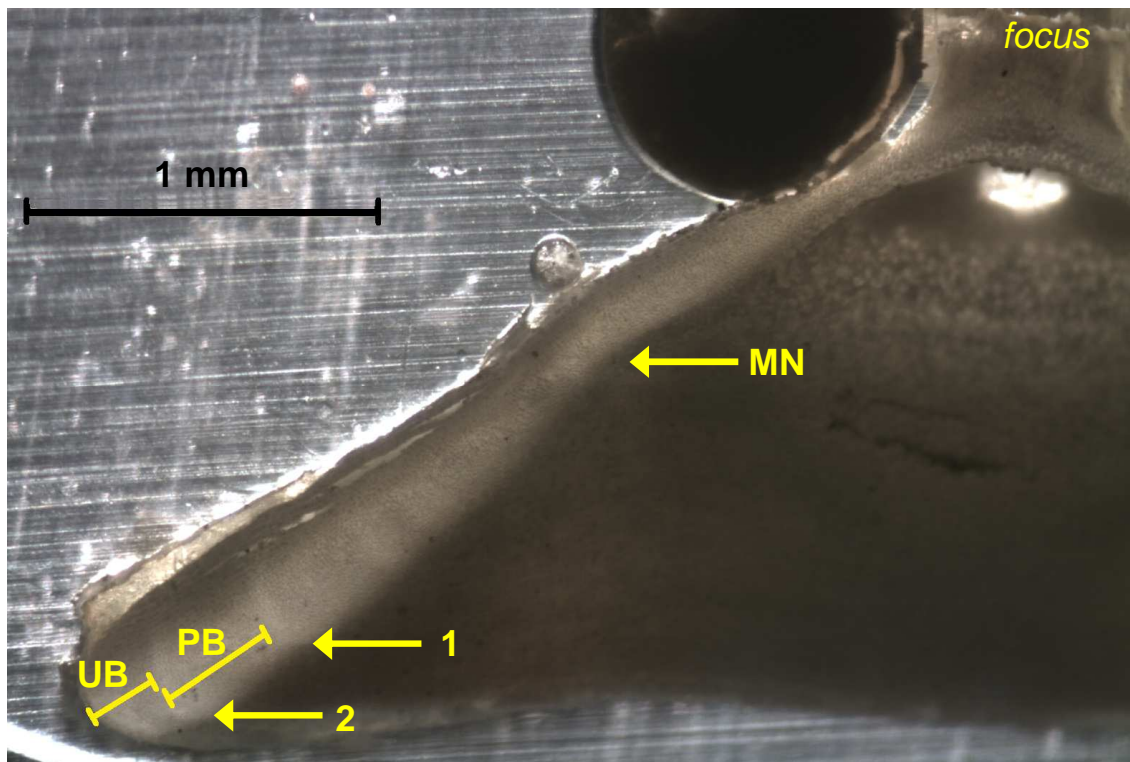


Figura 3.5. Ejemplar de *M. schmitti* hembra de 49 cm con 2 bandas de crecimiento completas (anillo oscuro y fino). UB: última banda incompleta, PB: penúltima banda completa, MN: marca de nacimiento. Escala: 1 mm (aumento 40X).

2.2.5 Lectura de edades y modelos de crecimiento

Los cortes se observaron sin colorear en un microscopio estereoscópico Wild M5A con luz transmitida y aumento de 25X. Un anillo de crecimiento anual consistió en el par de una banda translúcida y una banda opaca que se observaron en el *intermedalia* y el *corpus calcareum* (Cailliet *et al.* 1990, Yudin y Cailliet 1990, Goosen y Smale 1997, Conrath *et al.* 2002, Cailliet y Goldman 2004, Farrell *et al.* 2010, Hozbor *et al.* 2010, Goldman *et al.* 2012). Para la asignación de edades se contaron las bandas translúcidas presentes en el *corpus calcareum* y/o *intermedalia*. Se consideró como marca de nacimiento (edad cero) el cambio de ángulo del *corpus calcareum* observado entre el *focus* y el primer par de bandas (Fig. 3.4 y Fig. 3.5), que ya había sido descrito para otras especies del género *Mustelus* y otros elasmobranchios (Goosen y Smale 1997, Conrath *et al.* 2002, Cailliet y Goldman 2004, Farrell *et al.* 2010, Hozbor *et al.* 2010, Goldman *et al.* 2012).

Los datos de LT-Edad obtenidos fueron ajustados a cinco modelos de crecimiento utilizados frecuentemente en condriictios (Cailliet *et al.* 2006, Braccini *et al.* 2007). El primero fue el modelo original de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1938) modificado con la talla de nacimiento L_0 (3VBGF) en vez de la edad a la talla cero (t_0), siguiendo la recomendación de Cailliet *et al.* (2006):

$$LT(t) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0) e^{-Kt} \quad (1)$$

donde $LT(t)$ es la largo total en función del tiempo t (años), L_{∞} es la talla asintótica teórica (cm), L_0 es la talla al nacimiento (cm) y K es la constante de crecimiento (años^{-1}). El segundo modelo fue una variación del modelo de von Bertalanffy donde solo los parámetros K y L_{∞} son estimados, fijando la talla de nacimiento L_0 en 28 cm que es el máximo valor observado en el GSM para un embrión a término (Perier com. pers.). El tercer modelo fue la función de crecimiento de Gompertz (3GGF) (Ricker 1975), modificada con la talla de nacimiento L_0 (Romine *et al.* 2006):

$$LT(t) = L_0 (e^{G(1 - e^{-Kt})}) \quad (2)$$

donde $G = \ln (L_{\infty} / L_0)$. El cuarto modelo fue el de Gompertz modificado con dos parámetros (2GGF), fijando la talla nacimiento L_0 en 28 cm. Por último, el quinto modelo evaluado fue el de von Bertalanffy con 2 fases de crecimiento (VBGF-2 fases) (Soriano *et al.* 1992, Araya y Cubillos 2006):

$$LT(t) = L_{\infty} (1 - e^{-K A_t (t - t_0)}) \quad (3)$$

donde A_t es el factor que modifica K cuando la edad aumenta y está definido como:

$$A_t = 1 - \frac{h}{(t - t_h)^2 + 1} \quad (4)$$

donde t_h es la edad a la cual ocurre la transición entre las dos fases de crecimiento y h determina la magnitud entre la máxima diferencia en la talla a la edad entre los modelos de VBGF y VBGF-2 fases en el punto t_h . La importancia de usar este modelo es que predice la disminución en la tasa de crecimiento a partir de determinada edad (Araya & Cubillos, 2006). Los parámetros de cada modelo fueron estimados por cuadrados mínimos no lineales (*nls*) con el algoritmo Gauss-Newton del software R v. 2.15.1 (Crawley 2007, R Core Team 2012).

La selección del mejor modelo se evaluó según el ajuste estadístico considerando el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike 1974, Burnham y Anderson 2002) y según el criterio biológico basado en que los parámetros estimados sean biológicamente posibles (Cailliet *et al.* 2006). El valor de Akaike se estimó como $AIC = n \log(\sigma^2) + 2k$, donde $\sigma^2 = SCR/n$, SCR es la suma de cuadrados residual, n el número de observaciones y k es el total de parámetros estimados en el modelo incluyendo σ^2 . El modelo de mejor ajuste fue el que tiene el menor valor de AIC (AIC_{\min}). Las diferencias en el valor de AIC fueron calculadas como $\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min}$, donde AIC_i es el valor de Akaike del modelo i th. Los valores de Δ_i fueron usados para realizar un ranking de cada modelo en relación al modelo de mejor ajuste. Modelos con Δ_i de 0-2 tienen un buen sustento de los datos ajustados, mientras que modelos con Δ_i entre 4-7 tienen considerablemente menor sustento. Modelos con $\Delta_i > 10$ prácticamente no tienen ningún apoyo (Burnham y Anderson 2002). Los pesos

de Akaike (w_i) fueron calculados para ver qué modelo es el de mejor ajuste entre todos los modelos candidatos (Burnham y Anderson 2002).

Las curvas de crecimiento para cada modelo fueron comparadas entre machos y hembras con el test χ^2 de razón de verosimilitudes (Kimura 1980, Cerrato 1990). El mismo permite evaluar estadísticamente la hipótesis de igualdad de los tres parámetros de los modelos de crecimiento (Cerrato 1990).

2.3 Madurez: Talla y Edad de madurez sexual

Se analizaron 202 ejemplares de hembras y 516 ejemplares de machos provenientes de los muestreos de desembarques comerciales durante abril de 2011 y diciembre de 2012. De cada ejemplar se registró el LT, el sexo y el estado de madurez sexual. Para ello se identificaron tres estadios reproductivos: inmaduros, en maduración y maduros, según la escala de maduración macroscópica propuesta por Stehmann (2002). Los machos se clasificaron como “inmaduros” cuando los mixopterigios se encontraban flexibles, no calcificados y su tamaño no superaba el largo de las aletas pélvicas. Se categorizaron “en maduración” cuando los mixopterigios superaban el lóbulo posterior de las aletas pélvicas pero tenían cierto grado de flexibilidad. Por último se clasificaron como “maduros” a los ejemplares que poseían los mixopterigios rígidos y superaban el largo de las aletas pélvicas.

En el caso de las hembras, se clasificaron como “inmaduras” aquellas que tenían las gónadas no desarrolladas, de color blanquecino y sin diferenciación de los oocitos y con las glándulas oviductuales no diferenciadas. Las hembras “en maduración” fueron aquellas que presentaban oocitos diferenciados pero transparentes con escaso o nulo vitelo (previtelogénicos) y con las glándulas oviductuales comenzando a diferenciarse. Por último las hembras clasificadas como “maduras” cuando presentaban ovarios maduros con oocitos vitelados de diferentes tamaños, o con oocitos atrésicos de color anarajado, y las glándulas oviductuales desarrolladas y/o con la presencia de embriones en el útero (“hembra madura con embriones”) (Stehmann 2002, Cortes y Massa 2006).

La talla de madurez ($LT_{50\%}$) se estimó como el largo total al cual un ejemplar seleccionado al azar tiene el 50% de probabilidad de estar maduro. La condición inicial de madurez fue modificada a datos binomiales (inmaduros y en maduración = 0 y maduros =

1) y las ojivas de madurez para cada sexo fueron ajustadas usando el LT en el siguiente modelo logístico: $Y = [1 + \exp\{-(a+bX)\}]^{-1}$, donde Y es el estado de madurez de cada individuo, X es LT (cm) y a b son los parámetros. Se usó un Modelo Lineal Generalizado (MLG) con distribución binomial y función de enlace *logit* para estimar los parámetros y el $LT_{50\%}$, calculado como $-a/b$ (Roa *et al.* 1999). El intervalo de confianza al 95% (IC) para el $LT_{50\%}$ fue estimado con el teorema de Fieller's siguiendo Roa *et al.* (1999). El ajuste estadístico se realizó con el software R (R 2.15.1: R CoreTeam 2012) y el paquete MASS de Venables y Ripley (2002) (Crawley 2007). La edad de madurez sexual ($E_{50\%}$) se calculó transformando la talla de madurez $LT_{50\%}$ estimada para cada sexo con los modelos de crecimiento evaluados.

2.4 Longevidad y Mortalidad natural

Las máximas lecturas de edades proveen una estimación inicial de la longevidad, sin embargo estos valores pueden subestimarla si la población ha estado bajo explotación comercial. Por lo tanto, la longevidad teórica (E_{max}) fue estimada como la edad en el cual los ejemplares alcanzan el 95% de la talla asintótica L_{∞} (Taylor 1958, Natanson *et al.* 2006).

A su vez, la tasa de mortalidad natural (M) fue estimada a partir de 5 modelos empíricos utilizados frecuentemente en condriictios (Simpfendorfer *et al.* 2005, Alarcon *et al.* 2011):

- Pauly (1980)

Pauly (1980) encontró una relación entre la tasa de mortalidad natural, el coeficiente de crecimiento (K) y longitud asintótica (L_{∞}) del modelo de von Bertalanffy, y la temperatura anual promedio del hábitat (T), utilizando datos de 175 stocks de peces. El modelo de regresión es:

$$\log_{10} M = -0,0066 - 0,27 \log_{10} L_{\infty} + 0,6543 \log_{10} K + 0,4634 \log_{10} T \quad (3)$$

Se utilizaron los parámetros L_{∞} y K del modelo GGF_{L0} fijo y la T promedio de $10,85^{\circ}\text{C}$ ya que el rango de temperaturas de fondo registrado en el GSM es entre $10,4^{\circ}\text{C}$ y $11,3^{\circ}\text{C}$ (Perier y Di Giácomo 2002).

- Hoenig (1983)

Hoenig (1983) encuentra una relación empírica entre la tasa de mortalidad total (Z) y la edad máxima observada (t_{max}) de varias especies marinas. Muchos de los datos pertenecen a stocks no explotados o levemente explotados, de tal manera que $Z \approx M$. El modelo de regresión es:

$$\log_e Z = 1,44 - 0,982 \log_e E_{max} \quad (4)$$

donde Z es la tasa de mortalidad natural $Z (\approx M)$, y E_{max} es la máxima edad observada para hembras y machos. Sin embargo, debido a la falta de una estimación directa de la edad en este estudio, fue utilizada como E_{max} la longevidad estimada.

- Rickhter y Efanov (1976)

Estos autores proponen la siguiente relación:

$$M = (1,521 / E_{50\%}^{0,72}) - 0,155 \quad (5)$$

donde $E_{50\%}$ es la edad de madurez, estimada usando el $LT_{50\%}$ y los parámetros del modelo de GGF_{L0} fijo.

- Jensen (1996)

Jensen (1996) reanalizó los datos y la relación de Pauly (1980) y propuso 3 fórmulas más simples entre los parámetros de historia de vida y la mortalidad natural:

$$M = 1,65 / E_{50\%} \quad (6)$$

$$M = 1,5 K \quad (7)$$

$$M = 1,6 K \quad (8)$$

-Chen & Watanabe (1989)

Este método estima M a partir de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy y permite realizar estimaciones de M específicas por edad. Este modelo es frecuentemente utilizado en condrictios, ya que permite estimar la alta tasa de mortalidad natural de los juveniles (Cortés 2007, McAuley *et al.* 2007):

$$t_M = - (1/ K) \ln (1 - e^{-K t_0}) + t_0 \quad (9)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} a_0 = 1 - e^{-K(t_M - t_0)} \quad (10) \\ a_1 = K e^{-K(t_M - t_0)} \quad (11) \\ a_2 = -0,5 K^2 e^{-K(t_M - t_0)} \quad (12) \end{array} \right.$$

$$M_{(t)} = \left\{ \begin{array}{l} K / (1 - e^{-K(t_M - t_0)}), t \leq t_M \\ K / [(a_0 + a_1 (t - t_M) + a_2 (t - t_M)^2)], t \geq t_M \end{array} \right. \quad (13)$$

donde K , L_∞ y t_0 son los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy.

3. Resultados

3.1 Muestras obtenidas y estructura de tallas

En cuanto a la estructura de tallas, el rango obtenido a partir de los muestreos de desembarques comerciales estuvo entre 37 y 89 cm de LT para los machos ($n = 624$) y para las hembras entre 39 y 106 cm de LT ($n = 612$) (Fig. 3.6). La proporción sexual no difirió significativamente de la relación 1:1 esperada ($\chi^2_{(0,05; 1)} = 0,1165$; $p = 0,7329$). Existieron diferencias significativas entre la talla media de machos y hembras ($t_{(0,05; 1220)} = -7,7128$, $p < 0,0001$), siendo la talla promedio de los machos ($LT_{\text{medio}} = 67,89$ cm; desv. est. $\pm 9,2$) inferior a la talla de las hembras ($LT_{\text{medio}} = 72,66$ cm; desv. est. $\pm 10,7$).

En la Fig. 3.7, se observan los periodos en los que fueron obtenidos los ejemplares de gatuzo, tanto para la extracción de vertebras (Fig. 3.7B), como para las estimaciones de talla de madurez y análisis de la estructura de tallas (Fig. 3.7A). Se destaca que principalmente durante los meses de invierno (julio-agosto) se obtuvo el mayor número de ejemplares, con excepción de octubre del 2011 (Fig. 3.7A) y octubre del 2007 (Fig. 3.7B).

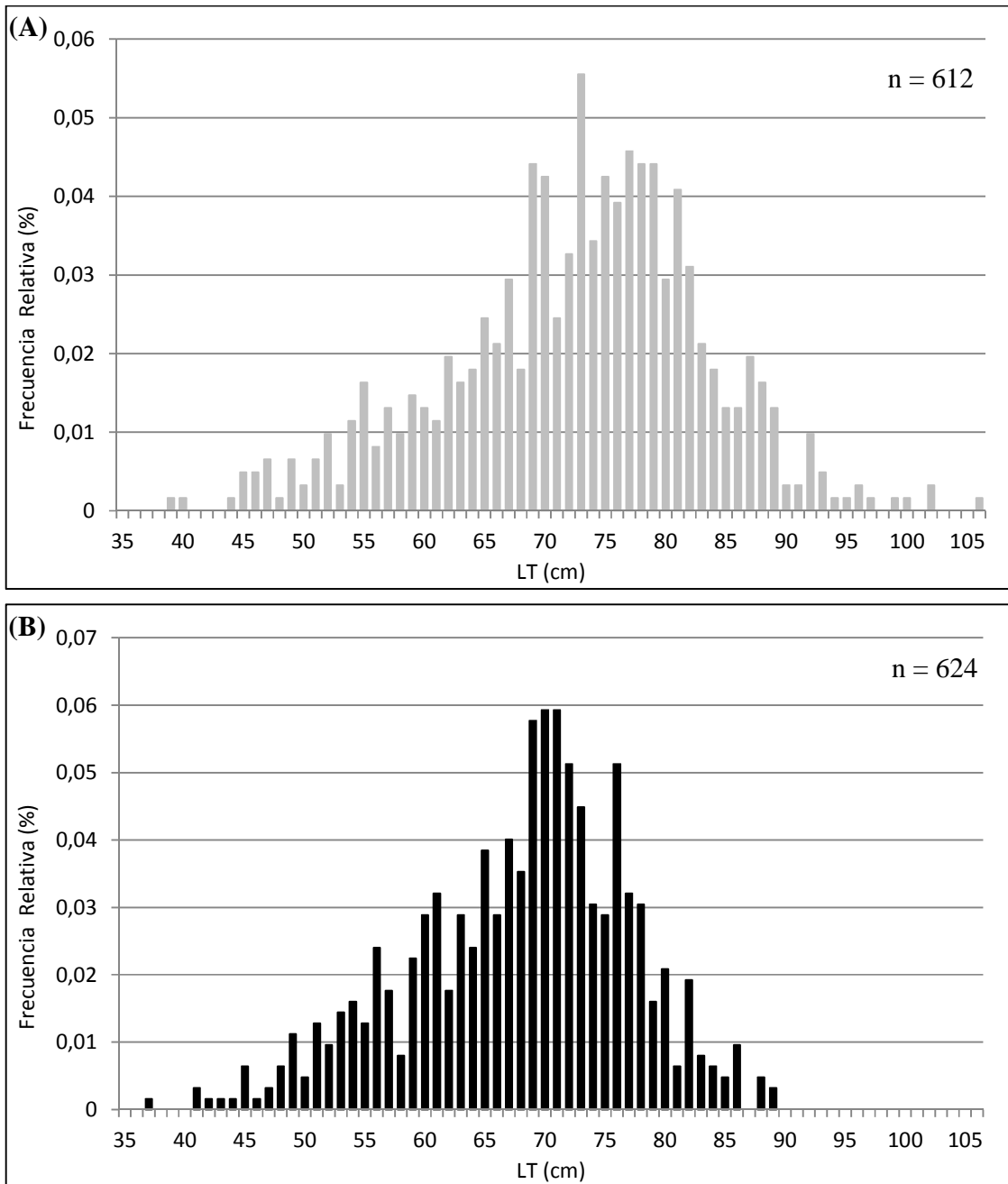


Figura 3.6. Golfo San Matías. Estructura de tallas por sexo del gatuzo, *M. schmitti*. Muestras de los desembarques comerciales entre octubre 2011 y septiembre 2012. (A) Hembras (n = 612); (B) Machos (n = 624).

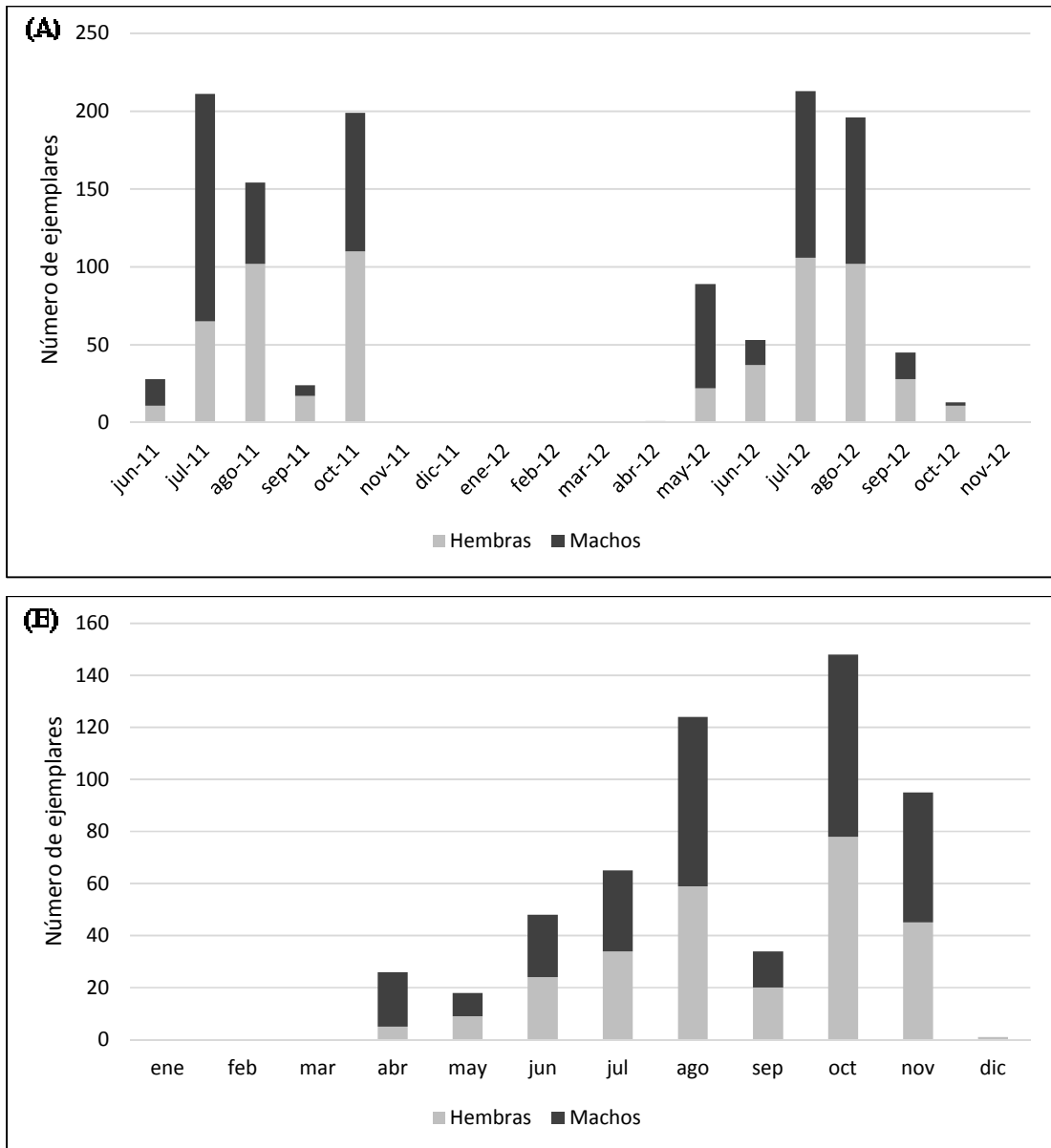


Figura 3.7. Golfo San Matías. Número de ejemplares de *Mustelus schmitti* obtenidos por mes de (A) los muestreos de desembarques 2011-2012 (n = 1236) y (B) muestreos de desembarques, a bordo de buques comerciales (2005-2009) y campañas de investigación de primavera (REDE 2004-2007) unificados (n = 559).

3.2 Edad y crecimiento: Procesamiento de vértebras, análisis de precisión y sesgo, validación, lecturas, ajuste y selección de modelos

3.2.1 Procesamiento de las vértebras

Para las lecturas de edades se obtuvieron muestras de vértebras de 406 ejemplares, con un rango de tallas entre 40 y 98 cm para las hembras (n = 212) y entre 42 y 94 cm para los machos (n = 192). Se procesó el total de la muestra, pero se analizaron 372 vértebras, ya que el resto se descartó por qué no presentaron marcas legibles en la *intermedalia* o el *corpus calcareum* del centro vertebral.

3.2.2 Interpretación del radio vertebral

La relación entre RV-LT fue significativa para el tipo lineal ($p < 0,001$) y difirió entre sexos. La pendiente no difirió significativamente entre sexos (ANCOVA: $F = 3$, g.l. = 1, $p = 0,084$), mientras que en el intercepto existieron diferencias significativas (ANCOVA: $F = 100,54$; g.l. = 1; $p < 0,001$) (Fig. 3.8). La relación lineal fue:

$$RV = 0,0747 LT - 0,7208 \quad (r^2 = 0,9224, n = 398) \text{ para los sexos combinados}$$

$$RV = 0,0779 LT - 0,9022 \quad (r^2 = 0,9316, n = 207) \text{ para las hembras}$$

$$RV = 0,0702 LT - 0,4598 \quad (r^2 = 0,9144, n = 191) \text{ para los machos}$$

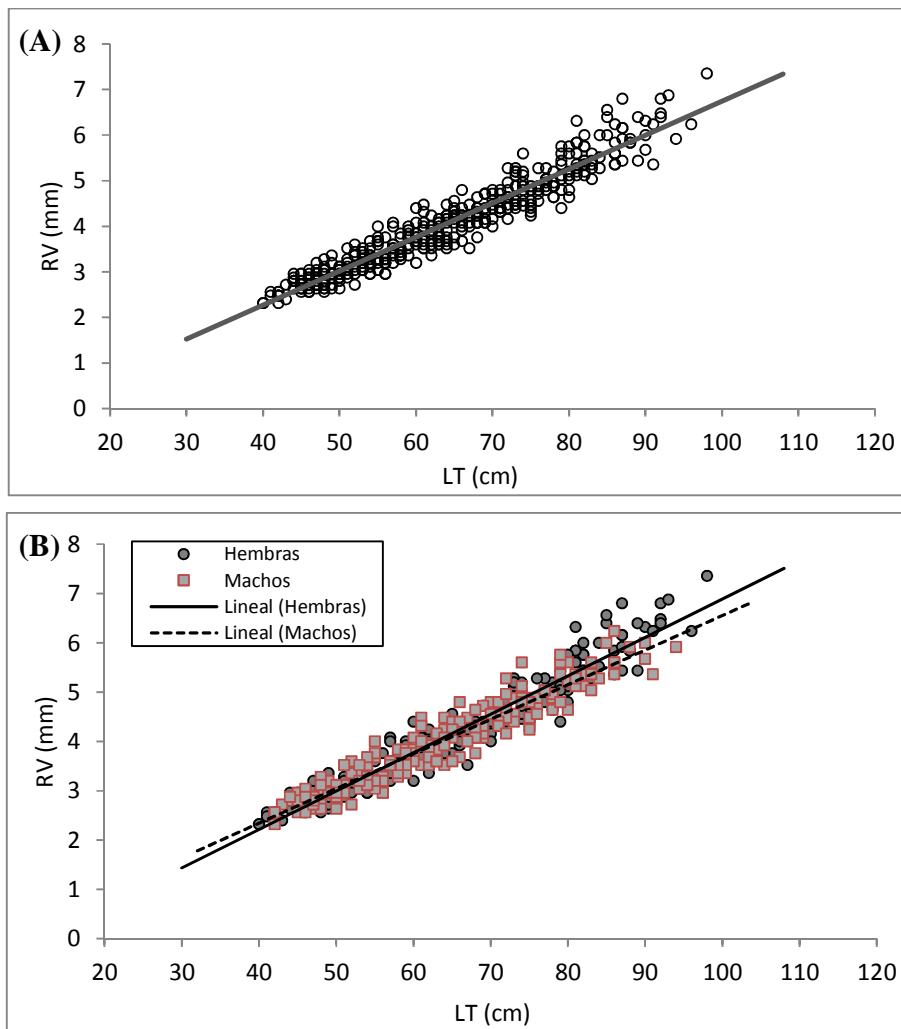


Figura 3.8. *Mustelus schmitti*. Relación entre LT-RV: (A) ambos sexos juntos y (B) para machos y hembras.

3.2.3 Precisión y sesgo de las lecturas: verificación

No se observó un sesgo apreciable cuando se compararon las lecturas obtenidas entre los diferentes lectores (Fig. 3.9). El IAPE y el CV para las dos lecturas de edades del primer lector (J.F.B.) fue 4,5% y 6,46% ($n = 372$) respectivamente; mientras que el IAPE y CV entre lectores evaluando las tres lecturas (dos lecturas del primer lector J.F.B. y una del segundo lector N.M.C.) fue de 8,9% y 11,9% ($n = 267$), respectivamente. En ausencia de un sesgo sistemático, el nivel de precisión entre lecturas fue considerado aceptable.

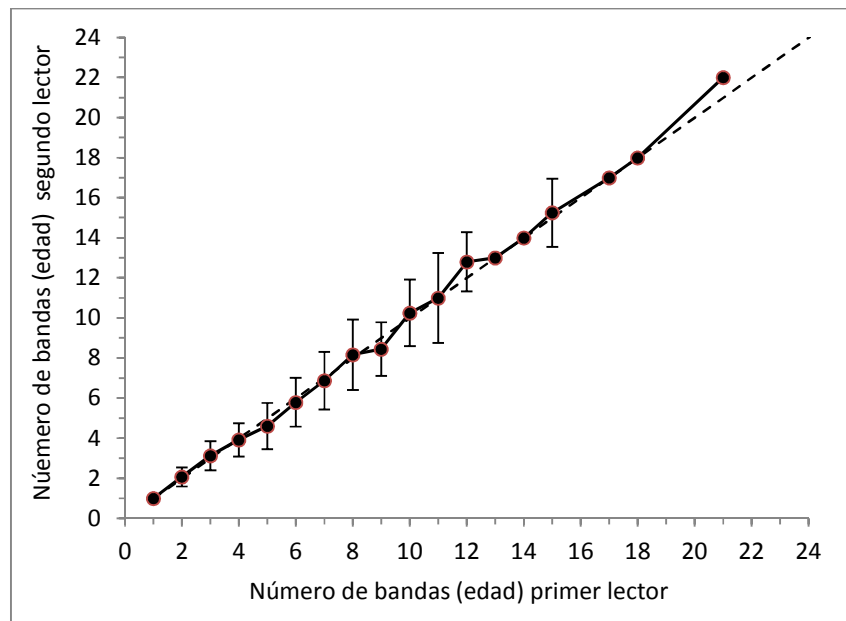


Figura 3.9. Gráfico de sesgos entre la segunda lectura del primer lector (J.F.B.) y la lectura del segundo lector (N.M.C.). Cada barra de error representa \pm el desvío estándar de la media de las edades asignadas por el segundo lector en relación a las edades asignadas por el primer lector. La línea punteada representa la igualdad entre edades asignadas

3.2.4 Validación

Para la validación de la deposición anual se utilizaron 90 vértebras de las 372 vértebras leídas, debido a que tenían el borde bien definido para categorizar y medir. Fue difícil de medir el borde vertebral de los peces más viejos debido a la cercanía entre bandas en el *corpus calcareum* y en los peces más jóvenes debido a que en algunos casos la parte distal estaba dañada o difusa a causa del procesamiento de la vértebra. A su vez, ambos análisis fueron incompletos debido a la ausencia de ejemplares durante los meses de verano (Fig. 3.7).

El análisis tipo de borde (TB) no presentó un patrón definido, predominando los bordes opacos en todos los meses en que se obtuvieron muestras (Fig. 3.10). Por otro lado, el análisis de IMR tampoco mostró un patrón claro a lo largo del año, ya que no se observaron diferencias significativas en el IMR entre meses (Kruskal-wallis test: $\chi^2 = 9,16$, $p = 0,2414$). Sin embargo los menores valores de IMR se observan en los meses de abril

(0,44) y mayo (0,32), indicando que a partir de estos meses o con anterioridad podrían a comenzar a formarse las bandas de crecimiento (Fig. 3.10).

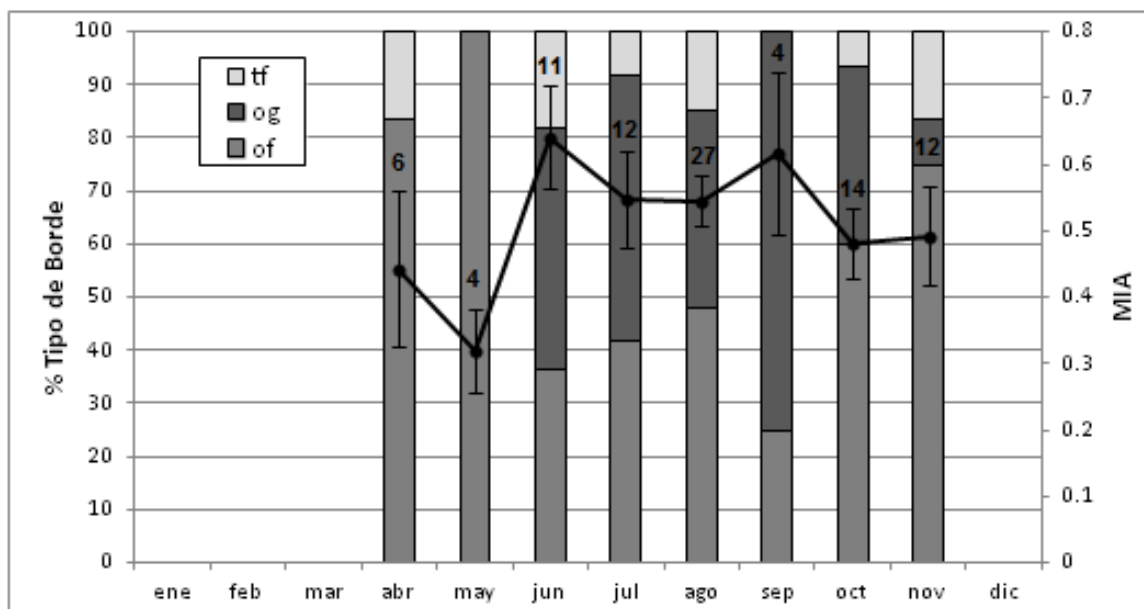


Figura 3.10. Tipos de borde (TB) y análisis del incremento marginal del radio (IMR). Las barras muestran la proporción de TB para cada mes: bordes opacos finos (of, gris claro), opacos gruesos (og, gris oscuro) y traslucidos finos (tf, blanco). La línea y los puntos indican el IMR, con la medida mensual del incremento marginal \pm el error estándar. El número indica la cantidad de muestras.

3.2.5 Lectura de edades y modelos de crecimiento

Las edades observadas en machos variaron entre 1 y 15 años, correspondiendo al ejemplar de menor talla (42 cm) y al más grande (94 cm) respectivamente. El mayor número de muestras correspondió a ejemplares juveniles entre 3 y 5 años (35%) y adultos (considerando la $LT_{50\%}$ y $E_{50\%}$ reportada más adelante) entre 6 y 7 años (28%) (Tabla 3.1).

En el caso de las hembras las edades observadas estuvieron entre 1 y 21 años, correspondiendo también a los ejemplares de la talla más chica (40 cm) y más grande (98 cm) respectivamente (Fig. 3.11 y Fig. 3.12). En cuanto al mayor número de ejemplares estuvo en las franjas etarias de juveniles entre los 3 y 5 años (35%) y adultos (considerando la $LT_{50\%}$ y $E_{50\%}$ reportada más adelante) entre 6 y 9 años (39%).

Tabla 3.1. *M. schmitti*. Talla promedio (LT) y número de ejemplares (n) por cada grupo de edad asignado para machos, hembras y ambos sexos juntos.

Edad (años)	Hembras		Machos		Ambos sexos	
	LT media (cm)	n	LT media (cm)	N	LT media (cm)	N
1	43,6	13	45,1	9	44,2	22
2	48,3	15	46,8	20	47,4	35
3	52,9	26	53,3	20	53,0	46
4	56,4	21	57,7	23	57,1	44
5	62,1	20	62,4	20	62,2	40
6	67,1	22	67,5	25	67,3	47
7	71,9	18	71,6	25	71,7	43
8	76,7	17	77,2	12	76,9	29
9	80,4	18	77,5	8	79,5	26
10	88,9	7	82,6	8	85,5	15
11	84,6	5	87,3	3	85,6	8
12	83,5	2	79,0	2	81,3	4
13	86,3	3	-	-	86,3	3
14	87,0	2	90,0	1	88,0	3
15	86,0	1	87,3	3	87,0	4
17	93,0	1	-	-	93,0	1
18	92,0	1	-	-	92,0	1
21	98,0	1	-	-	98,0	1
Total		193		179		372

En la Tabla 3.2 se observan los parámetros estimados para cada modelo de crecimiento evaluado y en la Fig. 3.13 las curvas de crecimiento obtenidas.

Los valores estimados del parámetro K estuvieron entre 0,1-0,23 años⁻¹ y 0,1-0,26 años⁻¹ para hembras y machos respectivamente. Para cada sexo separado, el modelo 2GGF estimó el mayor valor de K (0,26 años⁻¹ para machos y 0,23 años⁻¹ para hembras), pero presentó el menor soporte estadístico ($\Delta_i > 10$; $w_i = 0,00$). Mientras que el modelo de 3VBGF, estimó el menor valor del parámetro K para machos y hembras, siendo de 0,1 años⁻¹ en cada sexo (Tabla 3.2).

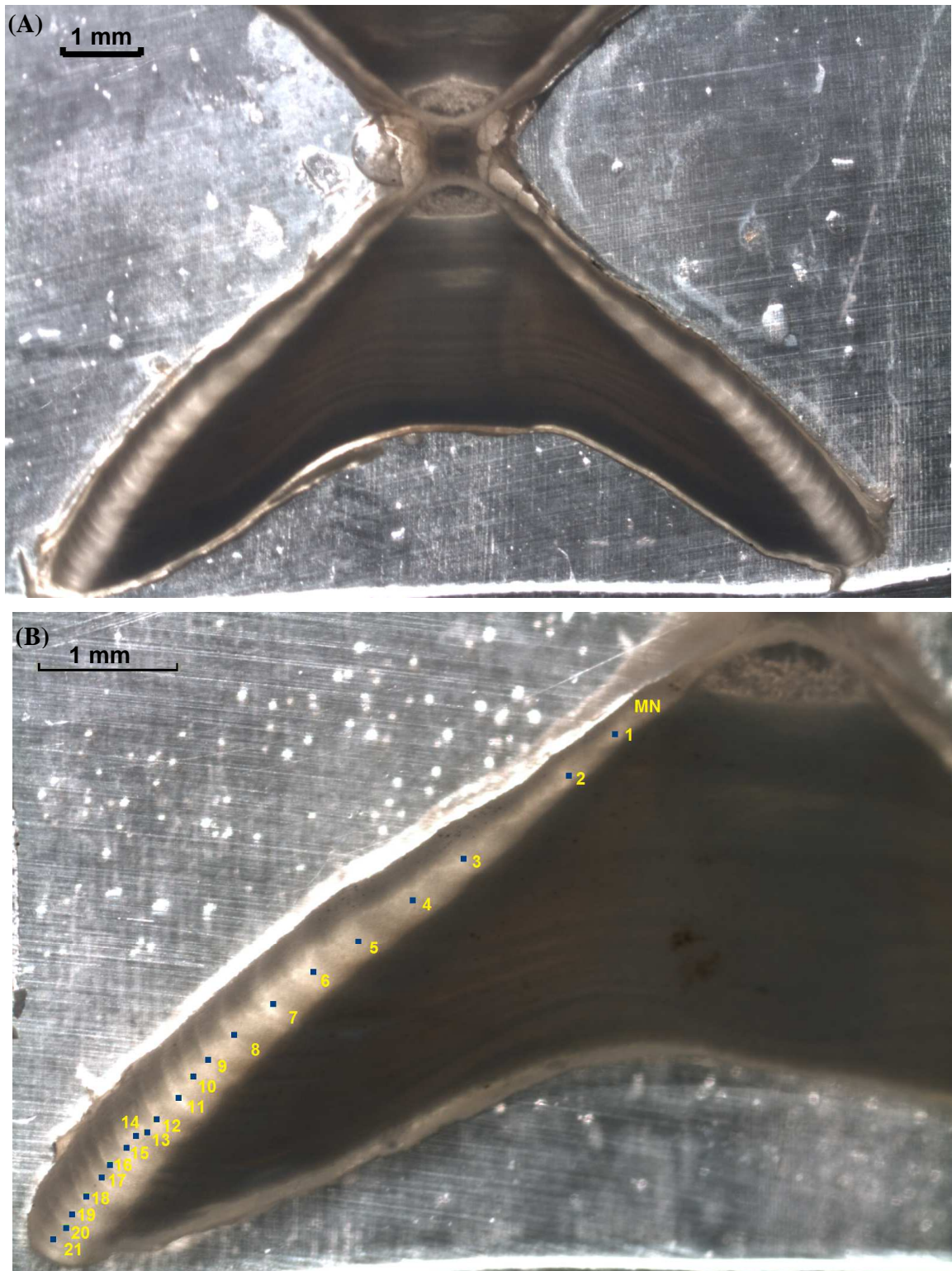


Figura 3.11. *M. schmitti* (A) Corte del centro vertebral del un ejemplar de *M. schmitti* hembra de 98 cm de LT en aumento 10X.(B) Mayor detalle del mismo ejemplar en aumento 20X con las 21 bandas de crecimiento siendo el ejemplar más longevo observado (escala 1 mm).

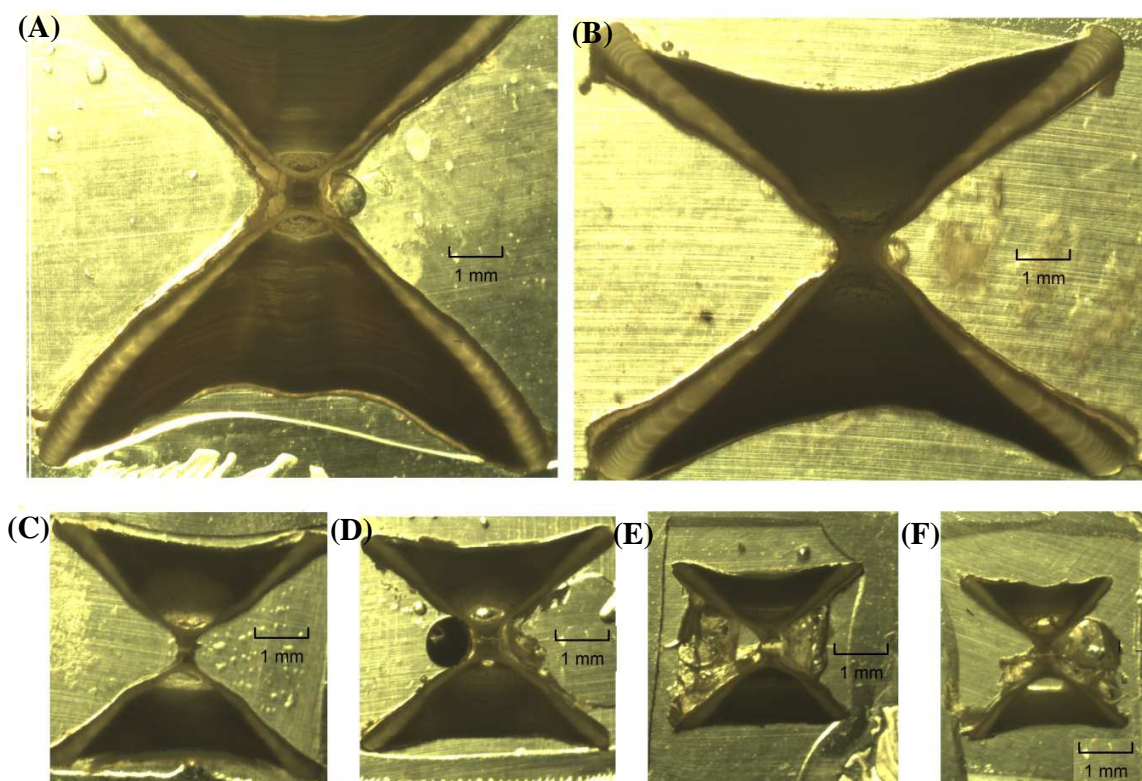


Figura 3.12. *M. schmitti*. Secciones vertebrales transversales de ejemplares de diferentes tamaños observados bajo aumento 10X: (A) LT 98 cm hembra, (B) LT 93 cm hembra, (C) LT 66 cm macho, (D) LT 49 cm hembra, (E) LT 42 cm macho y (F) LT 40 cm hembra. Escala 1 mm.

El modelo de VBGF-2 fases fue el mejor ajuste estadístico para las hembras ($w_i = 0,83$), estimando un valor K de $0,12 \text{ años}^{-1}$ y el L_∞ de 102,88 cm. En cambio, el modelo 3GGF fue el de mejor ajuste estadístico en los machos ($w_i = 0,77$), estimando un valor K de $0,16 \text{ años}^{-1}$ y el L_∞ de 99,24 cm (Tabla 3.2, Fig. 3.13). La talla de nacimiento L_0 estimada por los modelos de 3 parámetros de VBGF y GGF para machos y hembras presento valores entre 34-36 cm.

No existieron diferencias significativas entre sexos en los parámetros evaluados en cada modelo de crecimiento ($p < 0,05$), por lo tanto también se estimaron para los dos sexos agrupados. En este caso el modelo de VBGF-2 fases fue el que presentó mejor ajuste estadístico ($w_i = 0,62$) (Tabla 3.2, Fig. 3.13). Se estimó un parámetro K de $0,12 \text{ años}^{-1}$ y L_∞

de 103,12 cm. El parámetro t_0 de -3,56 años estimado se corresponde con una talla de nacimiento L_0 de 35,7 cm y el parámetro t_h estimado fue 4,4 años indicando la edad en que se produce un cambio en la tasa de crecimiento.

Tabla 3.2. *M. schmitti*. Parámetros de los modelos de crecimiento estimados: L_∞ es la talla asíntotica (cm); L_0 es la talla de nacimiento (cm), K es la constante de crecimiento (años⁻¹); SCR es la suma de cuadrados residual; AIC es el valor de Akaike; Δ_i es la diferencia del valor AIC entre el modelo i y el modelo de AIC_{min}; w_i es el peso de Akaike y E_{max} es la longevidad teórica máxima (años). E.S. es el error estándar de los parámetros estimados. Resaltado en negrita el modelo seleccionado.

Sexo	Modelo	K (e.s.)	L_∞ (e.s.)	L_0 (e.s.)	SCR	AIC	Δ_i	w_i	E_{max}
Hembras (n=193)	3VBGF	0,10 (0,01)	110,86 (5,85)	34,19 (1,49)	4988,4	635,7	10,40	0,01	26,3
	2VBGF	0,14 (9,07)	100,27 (2,75)	28	5431,1	650,1	24,81	0,00	19,1
	3GGF	0,16 (0,01)	102,25 (3,54)	35,85 (1,21)	4805,4	628,5	3,19	0,17	18,9
	2GGF	0,23 (0,01)	92,42 (1,74)	28	5864,3	664,9	39,62	0,00	13,7
	VBGF- 2fases	0,12 (0,02)	102,88 (4,57)	$t_0=-3,48(0,47)$ $t_h=4,36(0,21)$ $h=0,14(0,04)$	4629,7	625,3	0,00	0,83	21,5
Machos (n=179)	3VBGF	0,10 (0,01)	109,07 (8,27)	34,85 (1,72)	4621,8	589,9	3,45	0,14	26,1
	2VBGF	0,15 (0,01)	95,07 (2,97)	28	5011,6	602,5	15,94	0,00	17,6
	3GGF	0,16 (0,02)	99,24 (4,69)	36,23 (1,41)	4533,6	586,5	0,00	0,77	18,6
	2GGF	0,26 (0,01)	87,68 (1,85)	28	5374,9	614,9	28,47	0,00	11,9
	VBGF- 2fases	0,12 (0,02)	102,14 (7,17)	$t_0=-3,59(0,65)$ $t_h=4,44(0,41)$ $h=0,07(0,04)$	4539	590,7	4,21	0,09	21,5
Ambos Sexos (n=372)	3VBGF	0,10 (0,01)	110,64 (4,83)	34,54 (1,11)	9633	1218,5	11,21	0,00	26,2
	2VBGF	0,14 (0,01)	98,32 (2,04)	28	10501	1248,6	41,31	0,00	19,0
	3GGF	0,16 (0,01)	101,43 (2,86)	36,10 (0,91)	9371	1208,3	0,96	0,38	18,8
	2GGF	0,24 (0,01)	90,53 (1,28)	28	11344	1277,3	70,03	0,00	13,0
	VBGF- 2fases	0,12 (0,01)	103,12 (3,96)	$t_0=-3,56(0,38)$ $t_h=4,40(0,20)$ $h=0,11(0,03)$	9247	1207,3	0,00	0,62	21,4

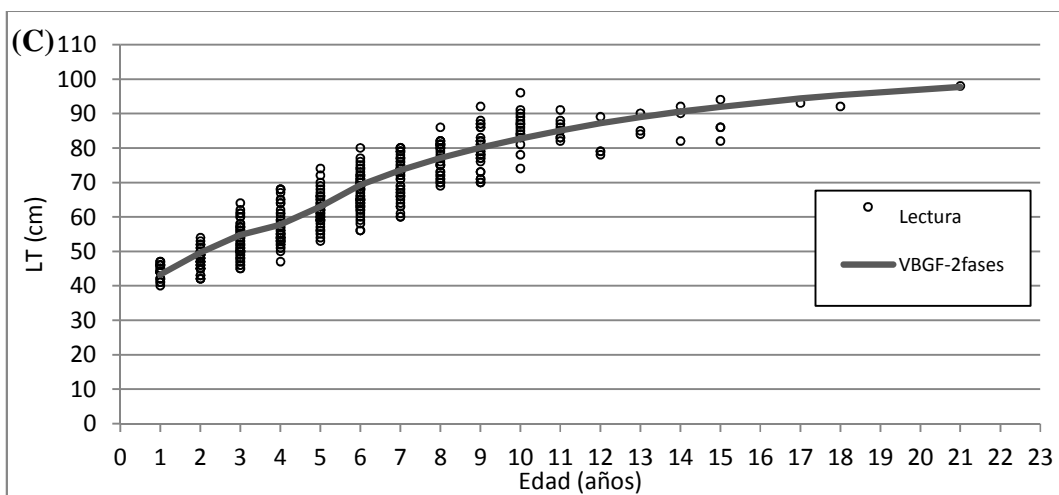
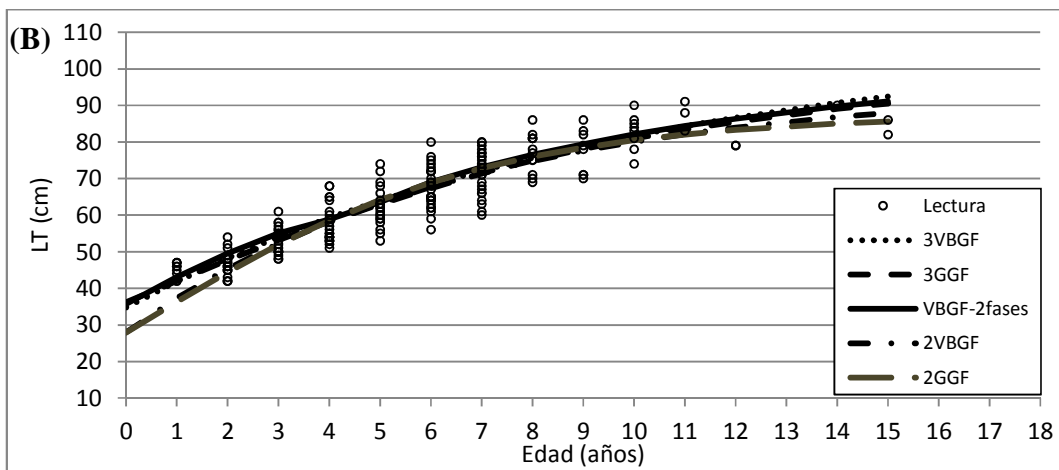
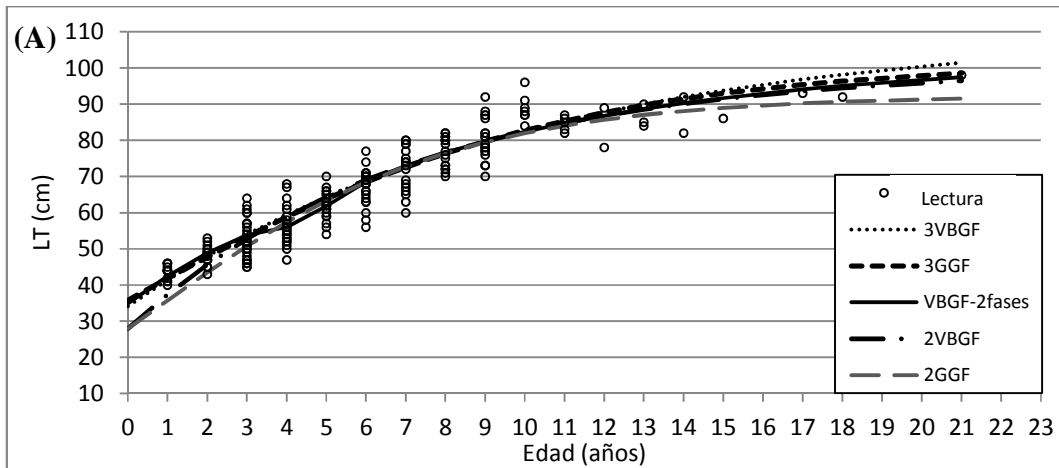


Figura 3.13. *M. schmitti*. Lecturas de edades vs Talla (LT, cm) y ajuste de las curvas de crecimiento. (A) Hembras (B) Machos (C) Ambos sexos juntos con el modelo VBGF-2fases seleccionado el más adecuado.

3.3 Madurez: Talla y Edad de madurez sexual

La talla de madurez sexual calculada como $LT_{50\%}$ para las hembras fue de 66,89 cm (IC: 64,85-68,95) (n = 202) (Fig. 3.14B). Los parámetros del MGL estimados fueron $a = -18,00643$ (error estand.: 3,01) y $b = 0,26917$ (error estand.: 0,04274), con un 82 % de la *deviance* explicada por el modelo. El $LT_{50\%}$ estimado para las hembras represento un 63,1% de la talla máxima observada en el GSM ($LT_{max} = 106$ cm). La talla máxima registrada para una hembra juvenil fue de 79 cm, mientras que la talla mínima de una hembra madura fue de 62 cm.

Para los machos la talla de madurez sexual calculada fue de $LT_{50\%}$ 66,99 cm (IC: 66,07-67,90) (n = 516) (Fig. 3.14A) que representó un 71,3 % de la talla máxima observada en el GSM ($LT_{max} = 94$ cm). Los parámetros del MGL estimados fueron $a = -18,01446$ (error estand.: 1,59462) y $b = 0,26893$ (error estand.: 0,02338), con un 91% de la *deviance* explicada por el modelo. La talla máxima registrada para un macho juvenil fue de 81 cm, mientras que la talla mínima de un macho maduro fue de 53 cm.

Finalmente, la edad de madurez $E_{50\%}$ estimada a partir del $LT_{50\%}$ con el modelo de VBGF-2 fases fue de 5,58 y 5,60 años, para hembras y machos respectivamente.

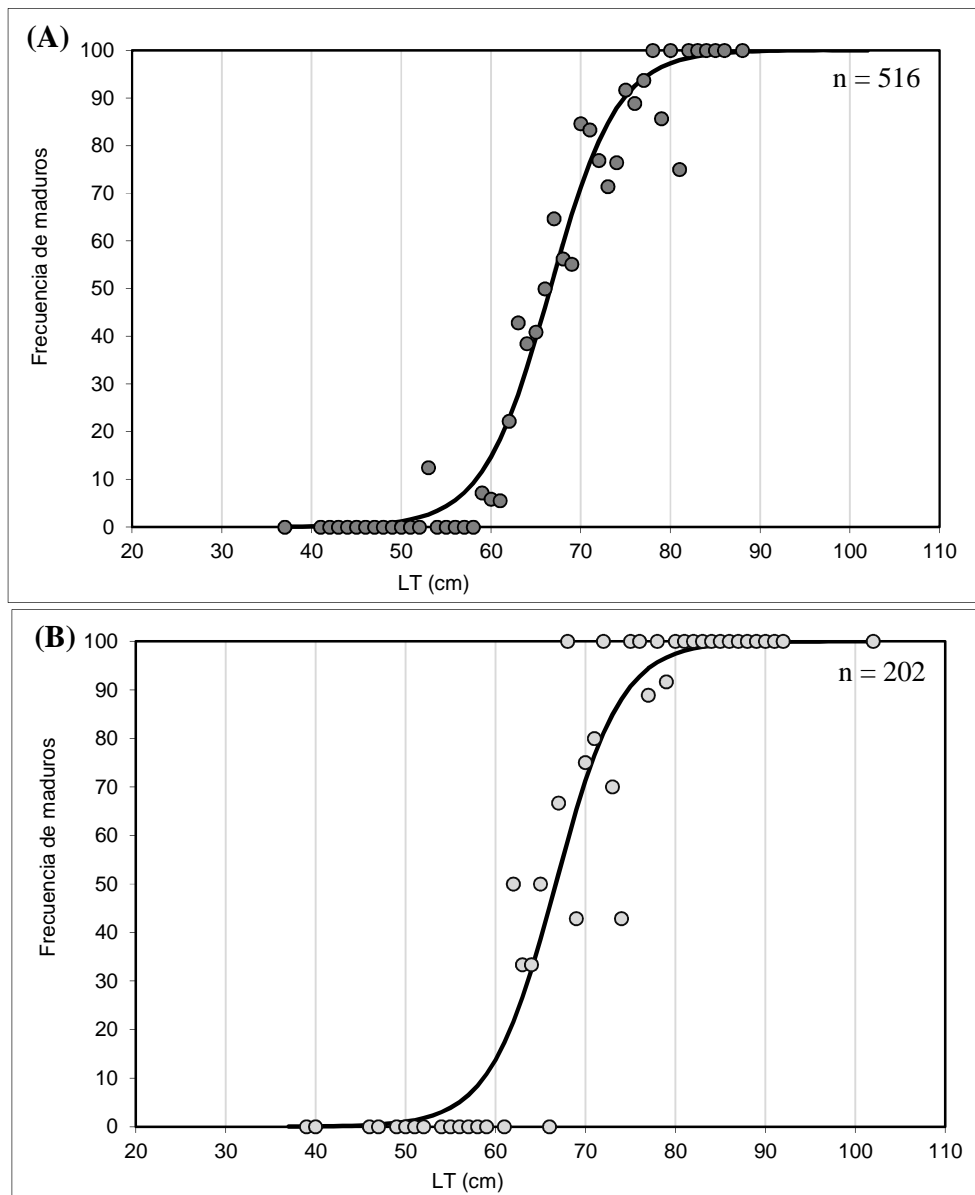


Figura 3.14. *M. schmitti*. Curvas de ajuste logístico para estimar la talla de madurez ($LT_{50\%}$). (A) Machos (B) Hembras. Los puntos indican la proporción de ejemplares maduros para cada talla (LT).

3.4 Longevidad y Mortalidad natural

Los valores de longevidad teórica (E_{\max}) estimados para los sexos agrupados variaron entre 13,04-26,21 años según el modelo y los parámetros utilizados (Tabla 3.2). Siendo de la longevidad teórica (E_{\max}) estimada con el modelo VBGF-2 fases de 21,42

años, similar a la edad máxima observada en la lectura de edades que fue de 21 años para una hembra de 98 cm.

Dado que no se encontraron diferencias significativas entre sexos en los parámetros de crecimiento, se estimó la mortalidad natural para ambos sexos juntos con los parámetros del modelo de crecimiento VBGF-2 fases. Al considerar una temperatura media anual de 10,85°C para el hábitat de *M. schmitti*, el modelo de Pauly (1980) determinó una tasa de mortalidad natural igual a 0,21 año⁻¹. Los menores valores de M se obtuvieron con dos de las fórmulas de Jensen (1996) que utilizan el parámetro K estimando una M de 0,18 y 0,19 año⁻¹, mientras que con la fórmula de Jensen (1966) que utiliza la E_{50%} se estimó el valor más alto de M siendo 0,29 año⁻¹. Por último con la fórmula de Rickhter y Efanov (1976) la M estimada fue de 0,28 año⁻¹ y con la fórmula de Hoenig (1983) se obtuvo un valor de 0,21 año⁻¹. El promedio de M considerando todas las estimaciones fue 0,23 año⁻¹.

El método de Chen y Watanabe (1989) indicó que la M de los neonatos es igual a 0,35 año⁻¹, disminuyendo marcadamente entre los 1 y 5 años (antes de la edad de madurez estimada en el GSM) con una M promedio de 0,24 año⁻¹, y alcanzando una M de 0,17 año⁻¹ a los 6 años. Luego la M estimada tiene una fase estable con un promedio de 0,15 año⁻¹ entre los 7 y 17 años, incrementándose levemente a partir de esa edad hasta 0,17 año⁻¹ a los 21 años (longevidad estimada) (Fig. 3.15).

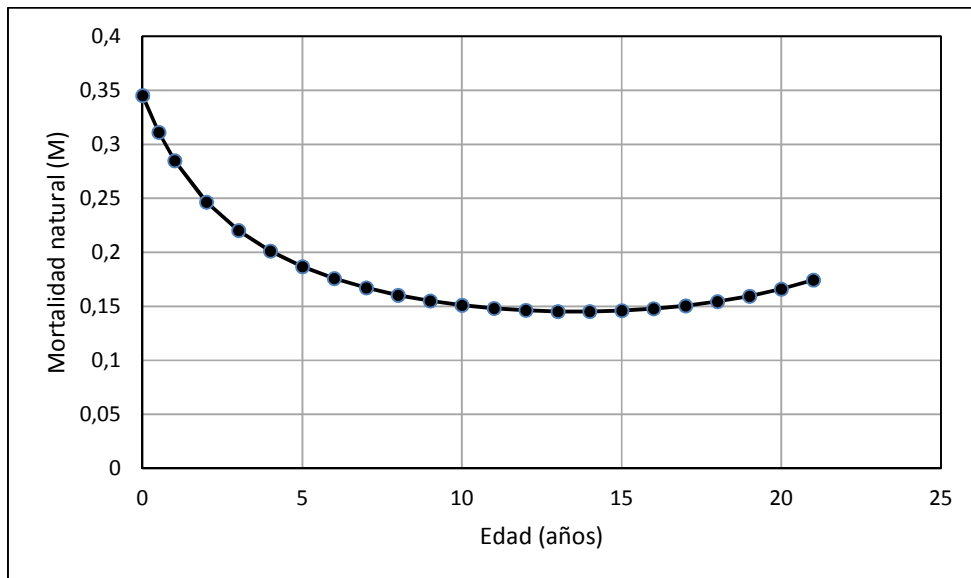


Figura 3.15. *M. schmitti*. Mortalidad natural estimada para cada edad mediante el método de Chen y Watanabe (1989).

4. Discusión

4.1 Muestras obtenidas y estructura de tallas

En los muestreos de desembarques realizados en este trabajo se obtuvo la mayor talla máxima registrada hasta la fecha para *M. schmitti* en el GSM, correspondiendo a una hembra de 106 cm de LT. Para machos la talla máxima registrada fue menor que para las hembras, correspondiendo a un ejemplar de 89 cm de LT. Lo mismo ocurrió con la talla promedio de los machos que fue significativamente menor que la de las hembras. Esto concuerda con lo observado para la especie en otras regiones del ASO (Menni *et al.* 1986, Cousseau *et al.* 1998, Massa 1998, Chiaramonte y Pettovello 2000, Sidders *et al.* 2005, Oddone *et al.* 2007, Pereyra *et al.* 2008, Colautti *et al.* 2010).

Las estructuras de tallas obtenidas en los muestreos de desembarques no mostraron segregación de sexos en las capturas comerciales del GSM, ya que no se encontraron diferencias significativas de la relación machos:hembras 1:1. La mayoría de los trabajos realizados en otras regiones reportaron segregación sexual (Cousseau 1986, Cousseau *et al.* 1998, Massa 1998, Pereyra *et al.*, 2008). La única excepción es el trabajo de Oddone *et al.* (2005) donde no existieron diferencias significativas en la relación de sexos 1:1. Justamente en ese trabajo las muestras obtenidas provenían de los lances de una campaña realizada a profundidades mayores a la isobata de 50 m en la ZCPAU, similares profundidades de procedencia de las muestras de los ejemplares analizados en el GSM.

Por otro lado, en el GSM si se observó un sesgo en cuanto a tallas y estadios de madurez, ya que al ser muestras de los desembarques comerciales la estructura de tallas estuvo sesgada hacia los ejemplares de tallas mayores y principalmente adultos (LT > 66 cm), con un 77% en el caso de las hembras y un 65% de machos, sin obtenerse ejemplares neonatos y baja proporción de juveniles (LT < 66 cm) (con un 23% de hembras y 35% de machos). Esto se debería a la selección que ocurriría a bordo del buque desembarcándose solo las tallas de interés comercial. A su vez la flota dirigida a merluza *hubbsi* en el GSM operó durante el periodo evaluado principalmente a profundidades mayores a los 50 m donde en general no se concentran los juveniles y neonatos, ya que ha sido descrito que los mismos se distribuyen en zonas costeras menores a 25 m de profundidad (Colautti *et al.*

2010, Cortes 2012, Elisio *et al.* 2016). Además, los resultados obtenidos en el GSM coinciden con lo observado en otras regiones. Por ejemplo en la zona de El Rincón los ejemplares de mayor tamaño se presentan próximos a la isobata de 50 m (Cousseau *et al.* 1998), en la ZCPAU no existieron neonatos y la presencia de juveniles fue escasa a profundidades mayores a los 50 m (Oddone *et al.* 2005) y en las costas uruguayas predominaron los ejemplares mayores a 60 cm de LT en la estructura de tallas obtenida a partir de las capturas de la flota de arrastre (Pereyra *et al.* 2008). Por lo tanto estos resultados indican, que tanto en el GSM como en otras regiones, las flotas que operan a profundidades mayores a 50 m impactan principalmente sobre la fracción adulta de la población de *M. schmitti*.

Para *Mustelus schmitti* han sido descritas áreas de cría y reproducción en diferentes regiones del ASO, principalmente en la zona del frente del Río de La Plata / Bahía San Borombon (Bs. As., 34°-38° S) y El Rincón (Bs. As., 38°-42° S) (Cousseau 1986, Oddone *et al.* 2007, Colautti *et al.* 2010, Cortés *et al.* 2011, Elisio *et al.* 2016), aunque también en las costas de Patagonia en la zona de Bahía Engaño (Van der Molen y Caille 2001) (Chubut, 43° 04'-43° 24' S). La ausencia total de ejemplares de *M. schmitti* en los muestreos de este estudio en el GSM durante mediados de la primavera y el verano (Fig. 3.7) es consistente con el patrón migratorio de la especie descrito para El Rincón, justamente una de las áreas de reproducción y cría más cercanas al GSM. En esta zona Colautti *et al.* (2010) encontraron que después del nacimiento los ejemplares neonatos y juveniles permanecen en Bahía Anegada hasta la madurez sexual y en cambio los ejemplares adultos solamente se concentran durante la primavera con fines reproductivos, estando ausentes en la bahía durante otoño e invierno. Esas observaciones de los ejemplares adultos son lo opuesto a lo observado en el GSM. Por lo tanto, el patrón observado en el GSM sugiere la hipótesis de que durante mediados de la primavera y verano la especie abandona las aguas del golfo para ingresar a las áreas de reproducción y parición, para luego retornar al GSM durante los meses de otoño e invierno. Cortes (2012) definió el mismo patrón de migración para la ZCPAU y El Rincón reportando que *M. schmitti* muestra diferencias ontogenéticas en el uso de hábitat y variaciones estacionales en su abundancia. Observó que los juveniles permanecen en aguas de baja profundidad (< 25 m), lo que permite identificar áreas de cría a lo largo de la costa. A diferencia, los adultos

ocupan aguas profundas (> 40 m) durante la época no reproductiva (invierno) y realizan una migración hacia áreas someras (< 25 m) durante la época reproductiva (primavera tardía) (Cortes 2012). Sin embargo, la hipótesis sobre la migración en el GSM no pudo ser totalmente evaluada, ya que en este trabajo los muestreos mensuales durante todo el año entre 2011-2012 provinieron solamente de capturas comerciales. Además las muestras obtenidas de las campañas de investigación REDE 2005-2006-2007 que abarcaron tanto aguas costeras como profundas solo se realizaron durante la primavera (en octubre, noviembre y diciembre), sin obtenerse muestreos de campañas en otras temporadas que permitan detectar si existen áreas de cría y reproducción o la presencia del gatuzo en verano en aguas costeras del GSM. Por lo tanto, dado que el patrón migratorio espacial y estacional completo de la especie todavía es desconocido, sería interesante realizar campañas de investigación durante diferentes temporadas en el GSM, que sumado los programas de marcado permitirán obtener mayor información para conocer la dinámica migratoria de la especie. A su vez, actualmente el Programa de Observadores a Bordo de la provincia de Río Negro, esta relevando la captura incidental de condricitos en la pesquería de langostino que se está desarrollando en la zona norte del GSM, por lo que sería interesante en un futuro analizar la información registrada para ver si se detecta su presencia durante los meses de verano.

4.2 Edad y crecimiento: Procesamiento de vertebras, verificación, validación, lecturas, ajuste y selección de modelos

4.2.1 Procesamiento de muestras

Diversos estudios de edad en elasmobranquios han utilizado tanto los centros vertebrales enteros, como cortes transversales y longitudinales (sagitales) de los mismos. En general la mayoría de los trabajos recomiendan utilizar las secciones longitudinales (sagitales), al menos que pueda ser demostrado que idénticas edades pueden obtenerse repetidamente utilizando el centro vertebral entero (Cailliet y Goldman 2004, Goldman 2004). Una etapa clave en el procesamiento de las muestras es que cada centro vertebral debe ser cortado lo más cercano al centro del *focus*, ya que la precisión en el corte reduce el

error en las mediciones del radio vertebral y la pérdida o rotura de los bordes del centro vertebral (del *corpus calcareum* e *intermedalia*). En este trabajo se realizaron secciones vertebrales sagitales como es recomendado en la mayoría de los trabajos de lecturas en elasmobranquios.

Solamente fueron descartadas 34 vértebras sobre 406 analizadas. Esas vertebras presentaron marcas ilegibles tanto en la *intermedalia* como en el *corpus calcareum* del centro vertebral. Por otro lado, en algunos casos se presentaron dificultades al realizar el corte o pulido de las vértebras más chicas ya que debido al tamaño se produjeron daños de los bordes del *corpus calcareum* o la pérdida de sectores de la *intermedalia*. Por lo tanto para la lectura de las bandas, se utilizaron en forma conjunta ambos sectores del centro vertebral eligiendo la zona donde las marcas estaban más visibles.

Diferentes técnicas han sido utilizadas con el objetivo de resaltar la visibilidad de las bandas de crecimiento en el centro vertebral de elasmobranquios, que incluyen desde simples tinciones hasta el uso de técnicas histológicas y de radiografía (Cailliet *et al.* 1983, Cailliet y Golman 2004, Goldman *et al.* 2012). En muchos casos ha sido recomendado realizar tinciones de los cortes lo que permite resaltar las marcas de crecimiento en diversos elasmobranquios (Cailliet *et al.* 1983, Correia y Figueredo 1997, Duarte *et al.* 2001, Zavatleri 2010, Aversa *et al.* 2011, Goldman *et al.* 2012) y específicamente en algunas especies del género *Mustelus*, como el caso de *M. walkeri* (Rigby *et al.* 2016), *M. henlei* (Mendez Loeza 2008), *M. lenticulatus* (Goosen y Smale 1997) llegando a evaluar el uso de radiografías en *M. californicus* y *M. henlei* (Yudin y Cailliet 1990). Sin embargo, en el caso de *M. schmitti* se observó el patrón de bandas sin la necesidad de utilizar ninguna tinción lo cual es recomendable ya que disminuye los requerimientos tecnológicos, tiempos y costos de procesamiento (Camarero 2007). La misma técnica fue utilizada para *M. schmitti* en la región bonaerense (Hozbor *et al.* 2010, Molina *et al.* 2017) y *M. canis* (Conrath *et al.* 2002) y *M. asterias* (Farrel *et al.* 2010) en otros países.

4.2.2 Interpretación del radio vertebral

La relación lineal entre el radio vertebral (RV) y el LT demostró que el centro vertebral crece proporcionalmente con el largo de cada individuo, indicando que es una estructura adecuada para la interpretación del crecimiento. El mismo patrón se encontró en

los centros vertebrales de *M. schmitti* en la región bonaerense (Hozbor *et al.* 2010) y otras especies del género *Mustelus* con una relación lineal entre el LT y RV en el caso de *M. henlei* (Mendez Loeza 2008) y *M. walkeri* (Rigby *et al.* 2016) y una relación curvilínea en el caso de *M. canis* (Conrath *et al.* 2002) y *M. asterias* (Farrel *et al.* 2010).

4.2.3 Precisión y sesgo de las lecturas: verificación

En los estudios de edad y crecimiento, es altamente recomendable que las lecturas de edades en las estructuras rígidas sean realizadas por dos lectores diferentes, tomando muestras al azar y sin conocer de la talla ni sexo del ejemplar para prevenir la introducción de subjetividad al suponer una determinada edad según esa información. A su vez, evaluar la precisión en la estimación de edades es un componente importante en los estudios de edad y crecimiento, lo que significa que la reproductibilidad de las lecturas en los centros vertebrales pueda ser lograda aunque esas estimaciones de edad no sean exactas (por la falta de validación). Los métodos más frecuentemente usados son el IAPE y el CV, que sirven como indicadores relativos de la precisión tanto de un mismo lector como entre lectores (Cailliet y Goldman 2004, Cailliet *et al.* 2006, Goldman *et al.* 2012). Estos métodos no permiten distinguir las fuentes de variabilidad (por ejemplo diferencias en la precisión con la edad) ni verifican diferencias sistemáticas en las lecturas, por lo tanto, como sugiere Campana (2001), también es importante evaluar el sesgo a través de los gráficos de sesgo-edad comparando las edades obtenidas por los diferentes lectores.

A pesar de que existieron algunas diferencias en la interpretación de las bandas entre diferentes lectores, no se observó un sesgo importante que indique que esas diferencias sean apreciables para la interpretación de edades (Fig. 3.9). A su vez, los valores de los índices de precisión fueron aceptables al comparar con otros estudios de edad en elasmobranchios donde se informan edades a partir de lecturas de vértebras, con valores de IAPE y CV similares o superiores a los de este estudio (Cailliet *et al.* 1990, Officer *et al.* 1996, Goosen y Smale 1997, Francis y Ó Maolagáin 1998, Campana 2001, Mendez Loeza 2008, Hozbor *et al.* 2010). Por lo tanto en este trabajo tanto el nivel de precisión entre lectores (IAPE 8,9 % y CV 11,9 %) como por un mismo lector (IAPE 4,5 % y CV 6,2 %) y

la ausencia de un sesgo sistemático entre lectores indican que la interpretación de bandas es un método preciso para la asignación de edades en *M. schmitti*.

4.2.4 Validación

Las metodologías utilizadas para evaluar la periodicidad de la formación de bandas de crecimiento se conocen como proceso de validación. Diferentes técnicas de validación en elasmobranquios fueron descritas y revisadas en los trabajos clásicos y de referencia de Cailliet *et al.* (1986), Cailliet (1990), Cailliet y Goldman (2004), Cailliet *et al.* (2006), Goldman *et al.* (2012) y Cailliet (2015). Estos autores describen que a pesar de que los últimos años se incrementó el número de metodologías de análisis (como por ejemplo análisis químicos de espectrometría de rayos X, radioisótopos, marcadores de la bomba de radiocarbono ^{14}C , espectroscopia infrarroja, concentraciones de calcio y proteína en los tejidos) muy pocas especies han podido ser estudiadas con diversas técnicas y muchos de los estudios recientes de edad y crecimiento todavía no han podido validar completamente las estimaciones de edades (Cailliet 2015). La definición estricta de "validación completa" que dan Campana (2001) y Goldman (2004) en muy pocos trabajos ha sido evaluada. Estos autores, definen que la validación es completa al "lograr la determinación exacta de la edad absoluta mediante la comparación con métodos directos, y "que requiere que todas las clases de edades disponibles sean validadas" y no solo la simple frecuencia de formación de las bandas de crecimiento en la estructura calcificada.

Existen múltiples técnicas de validación que incluyen análisis directos o indirectos de la periodicidad anual de bandas (Goldman 2004). Los análisis directos se basan en estudiar la periodicidad con la que ocurren los depósitos de las bandas de crecimiento, como el marcado-recaptura, la observación en cautiverio con inyección de oxitetraciclina (OTC) o la datación con radiocarbono. Sin embargo, estos métodos son costosos y requieren amplios periodos de tiempo, estando muchas veces restringidos por el tamaño pequeño de muestras.

En cambio, los métodos de validación indirecta son los más frecuentemente utilizados, dado que son más simples ya que evalúan el borde externo de la estructura calcificada y sus características a través de las temporadas. Para elasmobranquios, estas

metodologías se realizan en el centro vertebral e incluyen el análisis del tipo de borde (TB) y análisis del incremento marginal (MIA) (Goldman 2004, Cailliet *et al* 2006, Cailliet 2015) ambos utilizados en este estudio.

Sin embargo, la formación anual completa de las bandas de crecimiento no pudo ser completamente validada mediante las dos técnicas indirectas utilizadas. Lessa *et al.* (2006) analizaron la dificultad de validar la edad en tiburones tropicales a través del MIA principalmente debido a tres factores de sesgo. El primero es el tamaño pequeño de la muestra, dada la dificultad de obtener muestras durante todo el año en especies que poseen un patrón migratorio amplio. El segundo sesgo es la toma de muestras durante un periodo extenso, ya que individuos de diferentes grupos de edad (cohortes) podrían tener la deposición de bandas en diferentes tiempos. El tercer factor, es el sesgo que ocurre en especies con periodos de nacimiento extensos durante varios meses lo que hace que en la misma cohorte las bandas comiencen a formarse en diferentes meses. En este estudio, se podría descartar el tercer factor de sesgo en el MIA, ya que el periodo de nacimiento del gatuzo se produce hacia fines de noviembre y diciembre (Cosseau *et al.* 1998, Cortes y Massa 2006). Sin embargo, aunque *M. schmitti* no es un tiburón de aguas tropicales, la primera y segunda causa explicarían la falta de validación por el MIA en este trabajo. Respecto al primer factor de sesgo, no se obtuvieron muestras de diciembre a marzo, dado que como se dijo anteriormente, en el GSM durante esa época la especie no es capturada por la flota comercial. Esto se debería, al comportamiento migratorio con fines reproductivos de *M. schmitti*, que se desplaza hacia aguas de menor profundidad y hacia zonas de cría fuera del golfo en otras regiones del ASO (Van der Molen y Caillie 2001, Colautti *et al.* 2010, Cortes *et al.* 2011, Cortes *et al.* 2012, Elisio *et al.* 2016). Adicionalmente, en los meses en que se obtuvieron muestras no se contó con un número suficientemente representativo, dada la dificultad de obtener bordes definidos en el corte vertebral para los análisis de TB y MIA. Esto se debe a que en los ejemplares más longevos las últimas bandas están muy juntas dificultando su medición y en los ejemplares más jóvenes es difícil que no se dañen los bordes de la vértebra al procesarla por su pequeño tamaño (Goldman *et al.* 2012).

En cuanto al segundo factor de sesgo, las muestras utilizadas en este trabajo fueron tomadas entre los años 2004 y 2009, por lo que las marcas anuales en cada grupo de edad

podrían haberse formado en diferentes épocas debido eventos durante el ciclo de vida (cambios de factores ambientales, disponibilidad de alimentos, etc.) que no hayan ocurrido al mismo tiempo en todos los años para cada cohorte.

Sin embargo, a pesar de los sesgos observados, con la información disponible en el MIA se puede ver que durante abril y mayo son los meses donde se obtuvo el menor valor del índice, indicando que durante otoño o verano comenzarían a formarse las bandas, finalizando su formación durante fines de invierno o principios de primavera (Fig. 3.10). Un patrón similar fue observado para la población *M. canis* en el Atlántico noroeste, donde los menores valores de MIA se obtienen durante el periodo estival completándose la formación de la banda durante el invierno (Conrath *et al.* 2002).

Finalmente, varios estudios han validado que la edad en el género *Mustelus* puede ser determinada enumerando los pares de bandas de crecimiento en los centros vertebrales (Tanaka y Mizue 1979, Yudin y Cailliet 1990, Moulton *et al.* 1992, Officer *et al.* 1997, Yamaguchi *et al.* 1996, Goosen y Smale 1997, Francis y Ó Maolagáin 2000, Conrath *et al.* 2002). Basándonos en estos trabajos en este estudio se asumió que cada el conjunto de bandas de crecimiento (compuesta por un anillo opaco/grueso y un anillo traslucido/fino) representa un año de edad.

4.2.5 Lectura de edades y modelos de crecimiento

Como se detalló anteriormente, para la lectura de edades en el centro vertebral se consideró una marca de crecimiento anual al conjunto de bandas formado por una banda traslucida y una banda opaca. Este patrón de bandas es comúnmente observado en los cortes vertebrales de elasmobranchios (Goldman *et al.* 2012). Las bandas están conformadas por material calcificado que se deposita en zonas concéntricas con la edad y pueden tener características que reflejan la temporada del año en que el material fue acumulado. Generalmente, el patrón está formado por una banda amplia seguida de otra diferente de menor tamaño, utilizándose el término opaco y traslucido para describirlas. Sin embargo, el patrón y su coloración (traslucida u opaca) pueden variar entre especies, por la fuente lumínica y por la metodología utilizada en la lectura (Cailliet 1990, Cailliet *et al.* 1986, Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012), mientras que el patrón de bandas amplia/estrecha tiende a ser consistente (Goldman *et al.* 2012). En general, las bandas

traslucidas (observada bajo lupa con luz transmitida) tienden a formarse en invierno y las bandas opacas (observada bajo lupa con luz transmitida) en verano (Cailliet y Goldman 2004, Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012). Sin embargo, esto último debe ser validado para obtener estimaciones precisas de la edad (Cailliet *et al.* 2006, Goldman *et al.* 2012, Cailliet 2015).

Por otro lado, el patrón de bandas que se observa en el centro vertebral estaría relacionado a modificaciones fisiológicas inducidas por cambios en el ambiente como la temperatura y el fotoperiodo (Cailliet *et al.* 1986, Branstetter 1987, Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012). Por lo tanto la intensidad del depósito de fosfato de calcio (en cristales de hidroxiapatita) en las estructuras duras se modificaría según la estación del año y el ambiente lo que se ve reflejado directamente en la apariencia de las bandas de crecimiento que se distinguen al observarse bajo luz por las diferencias ópticas que se generan en el tejido calcificado. De esta forma los dos tipos de bandas, indicarían cambios de crecimiento asociados a las variaciones estacionales (Casselman, 1983, Ferreira y Vooren 1991, Officer *et al.* 1997, Goldman *et al.* 2012). Sin embargo en algunas especies como la raya *Leucoraja erinacea* (Natanson 1993, Sagarese y Frisk 2010), el tiburón pez ángel del Pacífico, *Squatina californica* (Natanson y Cailliet 1990, Cailliet *et al.* 1992), el tiburón *Orectolobus hutchinsi* (Chidlow *et al.* 2007) o el tiburón peregrino *Cetorhinus maximus* (Natanson *et al.* 2008) se ha observado que no reflejan esta relación temporal en su patrón de bandas (Goldman *et al.* 2012, Cailliet 2015).

A su vez el crecimiento vertebral se ha vinculado a los periodos de ingesta de alimento y su ausencia por cortos periodos puede causar que aparezcan bandas sutiles irregulares en el centro vertebral de algunas especies (Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012). Esto genera uno de los problemas frecuentes que ocurren en la determinación de edades ya que se produce una desviación del típico patrón de crecimiento observado en el centro vertebral, generando conteos inexactos. Estos falsos anillos o bandas divididas que ocurren dentro del *corpus calcareum*, la *intermedalia* o en ambas zonas, hacen que algunos centros vertebrales puedan generar un alto nivel de ruido en las lecturas (Officer *et al.* 1997, Goldman *et al.* 2012). Por eso, es importante reconocer estas *bandas falsas o accesorias* como anomalías, por lo que hay que estar familiarizado con el patrón de bandas típico del centro vertebral de la especie estudiada, realizar varias observaciones tanto por el mismo lector como por otro

diferente y corroborar la continuidad de la banda en el *corpus calcareum*, la *intermedalia* y el *corpus calcareum* opuesto de ser posible. En general estos *falsos anillos* son discontinuos y difusos presentando inconsistencia con el patrón de bandas anual (Goldman *et al.* 2012). En este estudio algunos centros vertebrales presentaron bandas difusas y discontinuas que no fueron contabilizadas en el caso de que su tamaño o continuidad en la estructura no fuera familiar o directamente las muestras fueron descartadas.

En conclusión, para el análisis de los centros vertebrales del tiburón *M. schmitti* realizados en este estudio, a pesar de que algunas muestras presentaron marcas irregulares y otras fueron descartadas por presentar marcas ilegibles, en general se pudieron realizar las lecturas de edades observando el patrón de bandas traslucida y opaca típico de elasmobranquios y reportado en otros estudios de especies del género *Mustelus* (Cailliet *et al.* 1990, Yudin y Cailliet 1990, Goosen y Smale 1997, Conrath *et al.* 2002, Cailliet y Goldman 2004, Farrell *et al.* 2010, Hozbor *et al.* 2010, Goldman *et al.* 2012, Rigby *et al.* 2016, Molina *et al.* 2017). A su vez, en general se observó con claridad la marca de nacimiento (edad cero) siendo la zona donde ocurre el cambio de ángulo del *corpus calcareum* que es necesario identificar para comenzar a contar el número de bandas. Esta zona refleja en la vértebra el cambio del crecimiento vertebral del embrión intrauterino al pasar a ser un ejemplar neonato de vida libre (Conrath *et al.* 2002, Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012).

En cuanto al rango de edades obtenido en este estudio se observó que fue mayor al reportado para *M. schmitti* en la región bonaerense, ya que en el GSM las edades máximas fueron de 15 años y 21 años, mientras que la región bonaerense Hozbor *et al.* (2010) obtuvieron edades de 14 y 16 años para machos y hembras respectivamente y Molina *et al.* (2017) registraron edades máximas de 11 años para ambos sexos.

Por otro lado, lo observado en el GSM coincide con ambos estudios donde en las muestras leídas se observó una predominancia de ejemplares juveniles y adultos de edades menores, siendo baja la presencia de muestras de los adultos más longevos y los neonatos.

Las máximas edades observadas para el tiburón gatuzo en el GSM fueron similares a las reportadas para el tiburón cazón (*Galeorhinus galeus*, familia Triakidae, Carcharhiniformes) en Argentina, el cual pertenece a la misma familia. Para esta especie la edad máxima observada fue de 18 años en machos y 21 años en hembras (Lucifora 2003).

En cambio, al comparar al gatuzo con las observaciones de otros tiburones costeros del ASO, en el caso del tiburón escalandrún (*Carcharia Taurus*, familia Odontaspidae, Lamniformes) las edades máximas reportadas en Argentina fueron menores, siendo 13 años lo máximo observado con una longevidad estimada de 18 y 12 años para machos y hembras respectivamente (Lucifora 2003). En el otro extremo, se encuentra el tiburón bacota (*Carcharhinus brachyurus*, familia Carcharhinidae, Carcharhiniformes), donde la edad máxima observada en Argentina fue de 27 años en hembras y 39 años en machos, estimándose una longevidad de aproximadamente 43 años (Lucifora 2003).

Modelos de crecimiento

En el caso de las hembras el modelo de VBGF-2 fases fue seleccionado como el más adecuado según el criterio de ajuste estadístico, con un parámetro K estimado de 0,12 años⁻¹. Sin embargo, considerando el criterio biológico el L_{∞} de 102,88 cm estimado subestimó levemente la talla máxima registrada en el GSM que es de 106 cm. Para los machos el modelo que mejor ajuste estadístico presentó fue el de 3GGF. En este caso se estimó un parámetro K de 0,16 años⁻¹ y un L_{∞} de 99,24 cm que sobreestimó la talla máxima reportada en el GSM para los machos de 94 cm.

En cuanto a talla de nacimiento L_0 , calculada entre 34-36 cm, los modelos de tres parámetros sobrestimaron los valores reportados para la especie. En el GSM los embriones de mayor tamaño registrados son de 28 cm (Perier, com. pers.) y las tallas de neonatos registradas en el Mar Argentino se encuentran entre los 17-32 cm (Chiaramonte y Petovello 2000, Van der Molen y Caillie 2001, Cortes y Massa 2006, Colautti *et al.* 2010). Estas diferencias en las estimaciones del parámetro L_0 son frecuentes en los estudios de edad y crecimiento en condictios por la dificultad de obtener un número representativo de muestras de los ejemplares de menor talla. En este estudio se obtuvieron muy pocos ejemplares de un año de edad que estuvieron por encima de los 40 cm. Para *M. schmitti* ha sido descrito una distribución diferencial de tallas, encontrándose ejemplares juveniles y neonatos en zonas estuariales, bahías y a bajas profundidades (Van der Molen y Caillie 2001, Colautti *et al.* 2010, Cortes *et al.* 2011, Cortes *et al.* 2012). Esto explicaría la falta de ejemplares de tallas chicas en este trabajo dado que como se dijo anteriormente las

muestras obtenidas en el GSM provienen en su mayoría de las capturas de los buques comerciales a profundidades mayores a 50 m.

Diferencias entre sexos en los modelos de crecimiento

Al evaluar los diferentes modelos entre sexos, no se encontraron diferencias estadísticas significativas en las curvas de crecimiento de ningún modelo. Sin embargo no se puede afirmar que no existan diferencias entre sexos en la tasa de crecimiento, dado que cada sexo por separado tuvo mejor ajuste estadístico a diferentes modelos de crecimiento. Hozbor *et al.* (2010) encontraron diferencias entre sexos en el crecimiento para *M. schmitti* en la región bonaerense, alcanzando las hembras mayores tallas medias luego de los 10 años de edad y estimando un valor de coeficiente de crecimiento K menor al de los machos. A su vez, en otras especies del género *Mustelus* ha sido reportado el mismo patrón con diferencias en el crecimiento en los ejemplares adultos y maduros (Francis y Francis 1992, Moulton *et al.* 1992, Goosen y Smale 1997, Conrath *et al.* 2002, Farrell *et al.* 2010). Los únicos estudios para el género *Mustelus* donde no se reportaron diferencias entre sexos en las curvas de crecimiento son el de Francis y Ó Maolagáin (2000) para *M. lenticulatus* en Nueva Zelanda y el publicado recientemente para el *M. schmitti* en Bahía Anegada (Molina *et al.* 2017). Para *M. lenticulatus* los autores adjudicaron los resultados al bajo número de ejemplares adultos a los que se les asignó la edad. En el caso de *M. schmitti* en Bahía Anegada los autores indicaron que si bien no existen diferencias estadísticas significativas, se observó que los machos crecen más rápido en los primeros años (Molina *et al.* 2017). En este trabajo se observó que en el GSM a partir de los 9 años las tallas medias de las hembras son mayores a las de los machos, sin embargo esa diferencia no generó diferencias significativas en la estimación de los parámetros de crecimiento de cada sexo.

Para ambos sexos juntos el modelo de VBGF-2 fases fue el que mejor ajuste estadístico tuvo, con una probabilidad del 62% ($w_i = 0,62$). La selección de este modelo coincide con lo observado por Araya y Cubillos (2006) que reportaron que el modelo de dos fases es el más adecuado para describir el crecimiento en diferentes especies de elasmobranchios dado que la tasa de crecimiento tiende a disminuir cerca de la edad de primera madurez, aproximadamente entre edades de cuatro a siete años. En este estudio el parámetro t_h del modelo VBGF-2 fases estimado fue 4,4 años indicando la edad en que se

produce un cambio en la tasa de crecimiento. Por otro lado, Araya y Cubillos (2006) observaron que el modelo VBGF tiende a estimar mayores valores de L_{∞} que el modelo de VBGF-2 fases, mientras que el parámetro K tiende a subestimarlo, lo que coincide con lo observado en este estudio (Tabla 3.2). En el modelo de VBGF-2 fases para ambos sexos juntos el L_{∞} estimado fue de 103,1 cm subestimando levemente la talla máxima registrada en el GSM (106 cm, publicado en este estudio) y el L_0 (calculado a partir del t_0) fue de 35,7 cm siendo mayor a las tallas de nacimiento reportadas para la especie en Argentina (entre 17-32 cm). A pesar de la diferencia, los valores registrados en el GSM se encuentran dentro del intervalo de confianza calculado para los parámetros estimados $L_{\infty} = 103,1$ cm (IC: 99,7-111,9) y $L_0 = 35,7$ cm (IC: 29,4-41,1) y las diferencias encontradas, de aproximadamente 3 y 6 cm, pueden ignorarse ya que los valores estimados son biológicamente razonables.

Coefficiente de crecimiento o parámetro K

Los coeficientes de crecimiento K son utilizados en los análisis de evaluación poblacional y demográficos y para comparar el tipo de crecimiento entre especies o poblaciones. Dada la variabilidad en el crecimiento que generalmente existe entre o dentro de las poblaciones es importante evaluar diferentes modelos de crecimiento, para ver cuál describe más adecuadamente la realidad en el crecimiento (Cailliet *et al.* 2006, Romine *et al.* 2006). Como se observó en este estudio, diferentes modelos pueden producir estimaciones variables de los parámetros de crecimiento. En este estudio, los valores del parámetro K estimados estuvieron entre 0,1-0,23 años⁻¹ para hembras, entre 0,1-0,26 años⁻¹ para machos y entre 0,1-0,24 años⁻¹ para los dos sexos juntos. Por lo tanto, dada la variabilidad de valores se tiene que considerar tanto los resultados del criterio estadístico como las observaciones biológicas para determinar cuál de los modelos provee el mejor ajuste a los datos (Cailliet *et al.* 2006, Romine *et al.* 2006). A veces los dos criterios no coinciden, sin embargo como se dijo anteriormente en este estudio el modelo de mejor ajuste estadístico para los dos sexos juntos estimó parámetros L_{∞} y L_0 con valores cercanos a las observaciones biológicas en el GSM.

El parámetro K del modelo de VBGF-2 fases para los dos sexos juntos fue de 0,12 años⁻¹, siendo similar a los valores reportados por Hozbor *et al.* (2010) para la especie en la

costa bonaerense. En esa región los autores utilizaron la misma técnica de lectura de edades, pero no evaluaron el modelo de VBGF-2 fases y consideraron como modelo más adecuado el de VBGF de 2 parámetros con un valor del parámetro K de 0,128 años⁻¹ para machos y 0,109 años⁻¹ para hembras (Hozbor *et al.* 2010). En el género *Mustelus* se ha postulado un gran variabilidad en el crecimiento, estimándose en otras especies un amplio rango de valores para el parámetro K que van desde 0,1 a 0,44 años⁻¹ para machos y desde 0,05 a 0,42 años⁻¹ para hembras (Tanaka y Mizue 1979, Yudin y Cailliet 1990, Francis y Francis 1992, Moulton *et al.* 1992, Yamaguchi *et al.* 1996, Goosen y Smale 1997, Francis y Ó Maolagáin 2000, Conrath *et al.* 2002, Mendez Loeza 2008, Farrel *et al.* 2010, Rigby *et al.* 2016) (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Parámetros de crecimiento estimados para las especies del género *Mustelus*.

Especie	Sexo	K (año ⁻¹)	L _∞ (cm)	t ₀	Método	Estudio
<i>M. manazo</i>	H	0,07 / 0,20	176,5 / 999	-3,29 / -2,88	Lectura	Cailliet <i>et al.</i> 1990
	M	0,10 / 0,22	133,4 / 846	-3,42 / 3,69		
<i>M. henlei</i>	M+H	0,244	97,7	-1,296	Lectura	Yudin y Cailliet 1990
<i>M. californicus</i>	M+H	0,168	154,4	-1,271	Lectura	Yudin y Cailliet 1990.
<i>M. lenticulatus</i>	H	0,4 / 0,42	87,0/ 90,7	-0,68 / -0,77	Tallas	Francis y Francis 1992
	M	0,11 / 0,16	161,1 / 118,7	-1,91 / -2,02		
<i>M. antacticus</i>	H	0,094	233,6	-2,05	Lectura	Moulton <i>et al.</i> 1992
	M	0,16	155,9	-1,94		
<i>M. manazo</i>	H	0,11	134,1	-2,55	Lectura	Yamaguchi <i>et al.</i> 1996
	M	0,12	124,1	-2,59		
<i>M. mustelus</i>	H	0,06	204,96	-3,55	Lectura	Goosen y Smale 1997
	M	0,12	145,1	-2,14		
<i>M. lenticulatus</i>	M+H	0,119	147,2	-2.35	Lectura	Francis y O Maolagáin 2000
<i>M. canis</i>	H	0,292	123,57	-1,94	Lectura	Conrath <i>et al.</i> 2002
	M	0,440	105,17	-1,52		
<i>M. henlei</i>	H	0,12	94,7	-3,73	Lectura	Mendez Loeza 2008
	M	0,25	73,8	-1,90		
<i>M. asterias</i>	H	0,146	123,5	34,9 (L ₀)	Lectura	Farrell <i>et al.</i> 2010
	M	0,195	103,7	38,1(L ₀)		
<i>M. walkeri</i>	M+H	0,033	224,5	27,3 (L ₀)	Lectura	Rigby <i>et al.</i> 2016
<i>M. schmitti</i>	M+H	0,262/0,287	87	-1,56 / -1,32	Tallas	Massa 1998
<i>M. schmitti</i>	H	0,109	104,1	-	Lectura	Hozbor <i>et al.</i> 2010
	M	0,128	96,4	-		
<i>M. schmitti</i>	H	0,06	89,4	36,9 (L ₀)	Lectura	Molina <i>et al.</i> 2017
	M	0,15	76,3	33,5 (L ₀)		
<i>M. schmitti</i>	M+H	0,12	103,12	3,56	Lectura	Este estudio

Este trabajo representa el primer estudio donde se ha evaluado el modelo de crecimiento de VBGF-2 fases para el género *Mustelus* y el coeficiente de crecimiento K estimado por este modelo indica que *M. schmitti* se encuentra dentro de las especies de crecimiento más lento del género. Sin embargo, las comparaciones deben considerarse con precaución ya que en cada estudio se han utilizado diferentes métodos de estimación del crecimiento (análisis de estructuras de talla, lectura de vertebras completas, cortes vertebrales con tinciones) y evaluado diferentes modelos lo que puede generar variaciones en las estimaciones del parámetro K.

4.3 Madurez: Talla y Edad de madurez sexual

La talla de madurez sexual estimada en este estudio fue similar entre sexos, con un $LT_{50\%}$ de 66,89 cm y 66,99 cm para hembras y machos, respectivamente. Los valores estimados en este trabajo son mayores a los reportados para la especie en otras regiones de menor latitud del ASO. En la costa uruguaya (34°S) se estimó un $LT_{50\%}$ de 59,7 y 56,6 cm para hembras y machos respectivamente (Segura y Milessi 2009), mientras que en la región bonaerense (38°S) los valores fueron de 59,8 cm para hembras y 56,7 cm para machos (Sidders *et al.* 2005). A su vez otro estudio en la Zona Común de Pesca Argentina-Uruguay y El Rincón (34°-41° 30' S) reportó un $LT_{50\%}$ de 59,9 cm para hembras y de 57,6 cm para machos (Cousseau *et al.* 1998); mientras que en la región de Bahía Anegada (39,96°-40,60°S) al sur del Rincón, el $LT_{50\%}$ estimado fue de 56,3 cm para hembras y 54,6 cm para machos (Colautti *et al.* 2010). Sin embargo a latitudes mayores que el GSM, la talla de madurez reportada por Chiaramonte y Petovello (2000) para la especie en la zona de Puerto Deseado (47° 45' S) fue mayor a la estimada en este estudio. Estos autores observaron un LT de madurez mínima de 79,5 cm y 70,9 cm para hembras y machos respectivamente. Por lo tanto, podría existir un patrón latitudinal donde la talla de madurez aumente hacia el sur. Un patrón similar ha sido reportado en el océano Pacífico noroeste para *Mustelus manazo* en la región de Japón y Taiwán, donde la edad y talla de madurez es mayor en las poblaciones que se encuentran a latitudes mayores hacia el norte (Yamaguchi *et al.* 2000). En el caso del *M. schmitti*, al considerar estas variaciones geográficas en los parámetros reproductivos también debe tenerse en cuenta que podrían deberse a sesgos en

los muestreos dado que en cada estudio las muestras provinieron de capturas con diferentes artes de pesca, diferentes profundidades y en diferentes periodos y años (Tabla 3.4). Como ejemplo, en Australia fue descripto para *M. antarcticus* un aparente cambio en la talla de madurez entre diferentes periodos lo que se explicaría por modificaciones en la selectividad del arte de pesca (Walker *et al.* 2007).

Tabla 3.4. *Mustelus schmitti*. Estimaciones de la talla de madurez del gatuzo en diferentes regiones y periodos. CC: capturas comerciales; CI: campañas de investigación. (*) Estos autores reportaron la talla mínima de madurez (Chiaramonte y Petovello 2000)

Región	Año	LT _{50%} (cm)		Muestras		Estudio
		H	M	Procedencia	Prof (m)	
Punta del Diablo (Uruguay) (34° 30')	2005-2006	59,7	56,6	CC, red de enmalle	< 30	Segura y Milessi 2009.
ZCPAU (34°-39°)	1994-1995	72,0	59,0	CI, red de arrastre	>50	Oddone <i>et al.</i> 2005.
ZCPAU y El Rincón (31° -41° 30')	1994	59,9	57,6	CI	-	Cousseau <i>et al.</i> 1998.
Mar del Plata (38° 00')	1978	62,63	60,01	CC	-	Menni <i>et al.</i> 1986.
Mar del Plata (38° 00')	2004	58,84	58,16	CC	-	Cortes y Massa 2006.
Necochea (38° 37')	2003-2004	59,8	56,7	CC, red de arrastre y espinel	-	Sidders <i>et al.</i> 2005.
El Rincón (B. Anegada) (39,96°-40,60°S)	2007-2009	56,3	54,6	CI, red de enmalle	3 - 12	Colautti <i>et al.</i> 2010.
GSM (40°-41°)	2011-2012	66,89	66,99	CC, red de arrastre	50 - 150	Este estudio
Puerto Deseado (47° 45')	1994-1998	79,5*	70,8*	CI, líneas y red playera	Ría Deseado	Chiaramonte y Petovello 2000.

Para varias especies de condrictios han sido descriptas diferencias regionales con la latitud en la talla de madurez (Templeman 1987, Yamaguchi *et al.* 2000, Frisk *et al.* 2001, Lombardi-Carlson *et al.* 2003, Cope 2006, Colonello *et al.* 2007, Barnett *et al.* 2009), identificándose en muchos casos un gradiente como el descripto para *M. schmitti*. Es importante considerar esta variabilidad para el manejo efectivo y la evaluación de las poblaciones de especies con amplia distribución. En la región del ASO un patrón similar fue reportado para el pez ángel, *Squatina guggenheim*, incrementándose latitudinalmente el LT_{50%} entre la región del Río de la Plata y El Rincón (Colonello *et al.*, 2007). Para explicar diferencias en la talla de madurez se postula que es un parámetro que varía entre diferentes

poblaciones (Templeman 1987) o debido a las diferencias geográficas en las condiciones ambientales, lo que ha sido propuesto para otras especies en el ASO (Lucifora *et al.* 1999, Mabragaña y Cousseau 2004, Colonello *et al.* 2007).

Por otro lado, es interesante destacar que para el género *Mustelus* en la mayoría de los trabajos existieron diferencias en la talla de madurez entre sexos, siendo las hembras las que maduran a mayor talla. Sin embargo, en este estudio no se encontraron diferencias significativas en la talla de madurez, lo que coincide con lo reportado por Cortes y Massa (2006) (Tabla 3.4). A su vez, estos autores observaron grandes tallas de juveniles (talla máxima de un macho juvenil fue de 76 cm y de una hembra juvenil fue 80 cm) en las muestras que provinieron de la cuadrícula de pesca 4160, justamente a la misma latitud que el GSM, por lo que proponen que se debe a diferencias latitudinales en los parámetros reproductivos. Esa hipótesis coincide con lo observado en el GSM donde, como se dijo anteriormente, el $LT_{50\%}$ estimado fue mayor que a latitudes menores y las tallas máximas registradas de juveniles fueron de 81 cm y 79 cm para machos y hembras respectivamente.

La edad de madurez $E_{50\%}$ estimada en este trabajo fue de 5,58 y 5,60 años para hembras y machos respectivamente, siendo superior a los valores reportados para la especie en la costa bonaerense, donde la edad de madurez se estimó en aproximadamente 4 años (Hozbor *et al.*, 2010). Esta diferencia se relaciona con el patrón latitudinal observado en el $LT_{50\%}$, ya que los parámetros de crecimiento estimados fueron similares entre regiones. Considerando una longevidad de 21 años para ambos sexos, la edad de madurez estimada representa el 27 % de toda su vida, lo que indica que aproximadamente 3/4 de su vida la especie se encuentra reproductivamente activa. Finalmente, considerando las diferencias entre la proporción de la $E_{50\%}:E_{\text{máx}}$ (27%) y del $LT_{50\%}:LT_{\text{máx}}$ (63% y 71% para machos y hembras respectivamente) sería interesante evaluar cual de los dos parámetros reproductivos es el mejor indicador al analizar la vulnerabilidad de la especie a la pesca.

4.4 Longevidad y Mortalidad natural

La longevidad teórica estimada ($E_{\text{máx}}$) para los sexos agrupados varió entre 13,04-26,21 años. Los modelos 2GGF y 3GGF estimaron los menores valores de longevidad con 13 y 18,8 años respectivamente, mientras que el modelo 3VBGF estimó el mayor valor de longevidad siendo de 26,21 años. El modelo de mejor ajuste estadístico VBGF-2 fases

estimó un valor de 21,42 años que fue similar a la máxima lectura de edad en una hembra de 98 cm. Por lo tanto, dado que la máxima talla reportada para la especie es de 106 cm la longevidad real sería similar o levemente superior a la estimada por este modelo.

Para el género *Mustelus* la máxima edad observada a través de lectura de vertebras fue en *M. mustelus* de Sudáfrica, siendo de 24 años para una hembra de 164 cm (Goosen y Smale 1997). En otras especies han sido reportadas edades máximas de 20 años para *M. lenticulatus* (Francis y Ó Maolagáin 2000), 18 años para *M. asterias* (Farrel *et al.* 2012), 16 años para *M. antarcticus* (Moulton *et al.* 1992), *M. canis* (Conrath *et al.*, 2002) y *M. walkeri* (Rigby *et al.*, 2016), 13 años para *M. henlei* (Yudin y Cailliet 1990) y 9 años para *M. californicus* (Yudin y Cailliet 1990) y *M. manazo* (Tanaka y Mizue 1979, Cailliet *et al.* 1990). Por lo tanto *M. schmitti* estaría entre las especies más longevas del género. Al comparar con otras especies de tiburones costeros de Argentina, se observa que el gatuzo posee longevidad similar a la estimada para el escalandrún (*C. taurus*) (18 años) (Lucifora 2003), pero mucho menor a la de la bacota (*C. brachyurus*) para la cual se han registrado edades de 39 años y estimado una longevidad de 43 años (Lucifora 2003).

En cuanto a la mortalidad natural, las tasas estimadas en el GSM por el método de Pauly (1980) ($M=0,21$) y las fórmulas de Jensen (1966) que utilizan el parámetro K ($M=0,19$) fueron similares a los valores reportados por Cortes (2007b) para el gatuzo en la región bonaerense ($M_{\text{Pauly}} = 0,231$; $M_{\text{Jensen (K1)}} = 0,165$; $M_{\text{Jensen (K2)}} = 0,176$). Mientras que con la fórmula de Jensen (1966) que utiliza la $E_{50\%}$, Cortes (2007b) estimó un valor de mortalidad natural mayor ($M=0,405$). Esto se debería a una diferencia en la edad de madurez utilizada la cual sería inferior en la región bonaerense, dado que Hozbor *et al.* (2010) la estimaron en 4 años mientras que en este estudio se estimó que es de 5,6 años en el GSM.

Los métodos empíricos descriptos anteriormente asumen que la M es constante para todas las clases de edad. Sin embargo, los métodos que estiman M dependiendo de la edad pueden ser más adecuados para el caso de los condritctios. Esto se explica porque estiman una alta tasa de mortalidad natural en los estadios juveniles, que decrece a medida que los individuos aumentan su tamaño dado que mejoran su capacidad de capturar presas y escapar de los predadores, y únicamente se incrementa cuando llegan a su edad terminal (Cortés 2007, McAuley *et al.* 2007). Este es el caso del método de Chen y Watanabe (1989)

que indicó una M de 0,35 para los neonatos, M promedio de 0,24 para los juveniles y M entre 0,14 y 0,17 para los adultos. Estos valores fueron similares a los estimados para el gatuzo en la región bonaerense donde la M promedio por estadios fue de 0,405 en neonatos, 0,271 en hembras juveniles, 0,184 y 0,139 en hembras adultas chicas y grandes (Cortes 2007b).

4.5 Conclusiones

Las estimaciones de las características de historia de vida obtenidas en este estudio en el GSM indican que el tiburón gatuzo *M. schmitti* tiene un crecimiento moderado (rango K entre 0,1-0,2 año⁻¹), es una de las especies más longevas dentro del género (21 años) y tiene una edad de madurez de 5,6 años que representa aproximadamente un cuarto de su longevidad estimada. Las edades máximas observadas en este estudio fueron las mayores para la especie hasta la actualidad. Por otro lado las estimaciones de la talla de madurez en el GSM se corresponden un patrón de incremento latitudinal en el LT_{50%} del gatuzo, el cual sería importante evaluar considerando el arte de pesca, las profundidades y las áreas de donde provienen las muestras.

En cuanto a su reproducción otros trabajos han determinado que tiene un ciclo anual y produce entre 1-15 embriones por camada (Cosseau *et al.*, 1998; Cousseau y Perrotta, 2004; Cortes y Massa, 2006), que sumado a las características de historia de vida descriptas anteriormente indicarían que *M. schmitti* es una de las especies de tiburones costeros del ASO con mayor capacidad de resiliencia a la explotación pesquera. A modo de ejemplo, en Australia el tiburón *M. antarcticus* tiene una longevidad de 16 años, se reproduce cada 1-2 años, tiene en promedio 14 crías por parto, comienza a reproducirse entre los 4-5 años (Walker, 1998) y se ha estimado coeficiente de crecimiento K entre 0,05 y 0,31 años⁻¹ (Moulton *et al.*, 1992). Para esta especie se ha determinado que puede ser explotada sustentablemente con niveles estables de presión pesquera (Walker 1998, AFMA 2017) acompañados de medidas efectivas de monitoreo, manejo y fiscalización. A su vez, considerando los resultados de análisis demográficos realizados para *M. schmitti* en la región bonaerense indicarían que se encuentra dentro del grupo de tiburones que tendría un crecimiento relativamente rápido, maduración temprana, vida corta y pequeño tamaño con respecto a otras especies (Cortés 2007). Estos resultados muestran que si bien *Mustelus*

schmitti tiene limitadas posibilidades de explotación, podría soportar niveles de extracción superiores a los de otros tiburones del ecosistema costero bonaerense (Cortés 2007).

Finalmente dado que la especie tiene una amplia distribución en el ASO sería interesante realizar una evaluación integral comparando la distribución de tallas, la proporción de estadios de madurez y las estimaciones de los parámetros de historia de vida reportados en diferentes regiones para analizar la dinámica espacio-temporal de la especie.

5. Bibliografía

AFMA 2017. Australian Fisheries Management Authority: Southern and Eastern Scalefish and Shark Fishery 2017-18 total allowable catch recommendations. 29 p. (<http://www.afma.gov.au/>).

Alarcón C., Cubillos L., Acuña E. 2011. Length-based growth, maturity and natural mortality of the cockfish *Callorhynchus callorhynchus* (Linnaeus, 1758) off Coquimbo, Chile. *Environ Biol Fish* 92: 65-78.

Akaike H. 1974. New look at statistical-model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716-723.

Araya M. y Cubillos L. A. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environ Biol Fish* 77: 293-300.

Aversa M. L., Dans S. L., García N., Crespo E.A. 2011 Growth models fitted to *Dipturus chilensis*, length-at-age data support a two-phase growth. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 33-49.

Barnett L. A. K., Earley R. L., Ebert D. A., Cailliet G. M. 2009. Maturity, fecundity, and reproductive cycle of the spotted ratfish, *Hydrolagus colliei*. *Marine Biology* 156: 301-316.

Beamish R. J. y Fournier D. A. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 982-983.

Bellegia M., Figueroa D. E., Sánchez F., Bremec C. 2012. The feeding ecology of *Mustelus schmitti* in the southwestern Atlantic: geographic variations and dietary shifts. *Environ Biol Fish* 95: 99-114.

Bernasconi J.F. y Navarro G. 2014. Explotación mundial y estado de conservación de los condriictios. Inf. GP n°11-2014. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI). 12 pp.

Bernasconi J. F. Monsalvo M., Martinez-Puljak G., Prosdocimi L., Navarro G. 2016. Actualización de la normativa y desembarques de condriictios de la República Argentina. Inf. GP n° 06-2016. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agroindustria de Argentina. 24 pp.

Braccini J. M., Gillanders B. M., Walker T. I., Tovar-Avila J. 2007. Comparison of deterministic growth models fitted to length-at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 58: 24-33.

Branstetter S. 1987. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia* 1987: 29-300.

Burnham K. P. y Anderson D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer, New York.

Cailliet G. M. , Martin L. K., Kusher D. Wolf P., Welden B. A. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. Proceedings International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, Sharks, NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 157-165.

Cailliet G. M., Radtke R. L., Welden B. A. 1986. Elasmobranch age determination and verification: a review. En: "Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes" Uyeno T., Arai R., Taniuchi, T., Matsuura K. (Eds.),. Ichthyological Society of Japan, Tokyo. 345–359 pp.

Cailliet G. M., Yudin K., Tanaka S., Taniuchi T. 1990. Growth Characteristics of Two Populations of *Mustelus manazo* from Japan Based upon Cross-Readings of Vertebral Bands. En: "Elasmobranchs as living resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries" Pratt H. L., Gruber S. H., Taniuchi T. (Eds). NOAA Technical Report NMFS 90: 167-176 pp.

Cailliet G. M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. En: Pratt, H.L., Gruber, S.H., Taniuchi, T. (Eds.) "Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries". NOAA Technical Report NMFS, 90: 157–165.

Cailliet G. M., Mollet H. F., Pittenger G. G., Bedford D., y Natanson L. J. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based on tag returns off California. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 1313-1330.

Cailliet G. M., y Goldman K. J. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: "The Biology of Sharks and their Relatives" Carrier J. F., Musick J.A. y Heithaus M. R. CRC Press: Boca Raton, FL. 399-447 pp.

Cailliet G. M., Smith W. D., Mollet H. F., Goldman, K. J. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ Biol Fish* 77: 211-228.

Cailliet G. M. 2015. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management. *Journal of Fish Biology*, 87 (6): 1271-1292.

Camarero M. 2007. Técnicas de preparación de estructuras esqueléticas (vértebras y espinas) de peces cartilaginosos, para la observación de patrones de crecimiento. Informe

de Trabajo Final de la Tecnicatura en Producción Pesquera y Maricultura. Univ. Nac. del Comahue. Instituto de Biología Marina y Pesquera “Alte. Storni”, Rio Negro, Argentina. 27 p.

Campana S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.

Casselman J. M. 1993. Age and growth assessments of fish from their calcified structures techniques and tools. En: “Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks” Prince, E. D. y Pulos, L. M. (Eds.). NOAA Technical Report NMFS 8: 1-17 pp.

Cerrato R. M. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1416-1426.

Chang W. Y. B. 1982. A statistical-method for evaluating the reproducibility of age-determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208-1210.

Chen S. y Watanabe S. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fishn populations dynamics. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55: 205-208.

Chiaramonte G. E. 1998. Shark fisheries in Argentina. *Mar. Freshwater Res.* 49: 601-609.

Chiaramonte G. E. y Pettovello A. D. 2000. The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia Argentina. *J. Fish Biol.* 57: 930-942.

Chidlow J. A., Simpfendorfer C. A., Russ G. R. 2007. Variable growth band deposition leads to age and growth uncertainty in the western wobbegong shark, *Orectolobus hutchinsi*. *Marine and Freshwater Research* 58: 856-865.

Colautti D., Baigun C., López Cazorla A., Llompert F., Molina J. M., Suquele P., Calvo S. 2010. Population biology and fishery characteristics of the smooth-hound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fisheries Research* 106: 351-357.

Colonello J. H., Lucifora L. O., Massa A. M. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES Journal of Marine Science* 64: 131-140.

Conrath C. L., Gelsleichter J., Musick J. A. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the Northwest Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin US* 100: 674-682.

Cope J. M. 2006. Exploring intraspecific life history patterns in sharks. *Fishery Bulletin* 104: 311-320.

Correia J. P. y Figueredo I. M. 1997. A modified decalcification technique for enhancing growth bands in deep-coned vertebrae of elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 50: 225-230.

Cortés E. 2000. Life-history patterns and correlations in sharks. *Rev. Fish.* 8: 299-344.

Cortés E. 2007. Chondrichthyan demographic modelling: an essay on its use, abuse and future. *Marine and Freshwater Research* 58: 4-6.

Cortés F. y Massa A. A. 2006. Aspectos reproductivos del gatuzo (*Mustelus schmitti*). Informe Técnico Interno INIDEP N° 81-06. 10 p.

Cortés F., Jaureguizar A. J., Menni R. C., Guerrero R. A. 2011. Ontogenetic habitat preferences of the narrownose smooth-hound shark, *Mustelus schmitti*, in two Southwestern Atlantic coastal areas. *Hydrobiologia* 661: 445-456.

Cortés F. 2012. Hábitats esenciales de condricthios (Chondrichthyes) costeros, y su relación con los procesos oceanográficos. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 203 p.

Cortés F. 2007b. Sustentabilidad de la explotación de gatuzo, *Mustelus schmitti*, en el ecosistema costero bonaerense. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 37 p.

Cousseau M. B. 1986. Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. V. El gatuzo (*Mustelus schmitti*). Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1: 60-66.

Cousseau M. B., Carozza C. R., Macchi G. J. 1998. Abundancia, reproducción y distribución de tallas del gatuzo (*Mustelus schmitti*) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay y en el Rincón. Noviembre, 1994. En: "Resultados de una campaña de evaluación de recursos demersales costeros de la provincia de Buenos Aires y del litoral uruguayo. Noviembre, 1994" Lasta C. A. (Ed.). Mar del Plata, Argentina. Inf. Téc. INIDEP 21-1998: 103-115 pp.

Cousseau M. B. y Perrotta R. G. 2013. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. 4ta. edición. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata. 193 pp.

Crawley M.J. 2007. The R book. Wiley, West Sussex, England. 942pp.

Di Giacomo E. E. y Perier M. R. 1992. Retracción de la pesquería demersal del golfo San Matías: ¿escasez de recursos o disminución de la eficiencia?. *Rev. Frente Marítimo* 11, Sec. A: 7-13.

Domingo A., Forselledo R. y Jiménez S. 2015. Revisión de Planes de Acción Nacional para la Conservación de Aves Marinas y Condriactios en las pesquerías Uruguayas. Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), Montevideo, Uruguay. 196 pp.

Duarte P. N., Silva A. A., Menezes G. M., Pinho M. R. 2001. Staining techniques for ageing tope shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758), from the Azores: a comparison based on precision analysis. *Arquipélago. Life and Marine Sciences* 18A: 65-74.

Dulvy N. K. y Forrest R. E. 2010. Life histories, population dynamics and extinction risks in chondrichthyans. En: "The Biology of Sharks and their Relatives" Carrier J. F., Musick J. A., Heithaus M.R. CRCPress, Boca Raton, FL: 399–447 pp.

Elisio M. E., Colonello J. H., Cortés F., Jaureguizar A., Somoza G. M., Macchi G. J. 2016. Aggregations and reproductive events of the narrownose smooth-hound shark (*Mustelus schmitti*) in relation to temperature and depth in coastal waters of the south-western Atlantic Ocean (38-42°S). *Marine and Freshwater Research*. dx.doi.org/10.1071/MF15253

Farrell E. D., Mariani S., Clarke M. W. 2010. Age and growth estimates for the starry smoothhound (*Mustelus asterias*) in the Northeast Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science* 67: 000-000.

Ferreira B. P. y Vooren C. M. 1991. Age, Growth, and Structure of Vertebra in the School Shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) from Southern Brazil. *Fishery Bulletin U.S.* 89: 19-31.

Figueiredo J. L. 1977. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. I. Introdução, Cações, raias e quimeras. Edições Museu de Zoologia, Universidad do Sao Paulo. 1-104 pp.

Francis M. P. y Francis R. I. C. C. 1992. Growth rate estimates for New Zealand rig (*Mustelus lenticulatus*). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 1157-1176.

Francis M. P. y Ó Maolagáin C. 2000. Age, growth and maturity of a New Zealand endemic shark (*Mustelus lenticulatus*) estimated from vertebral bands. *Mar. and Fresh. Res.* 51: 35-42.

Frisk M. G., Miller T. J., Fogarty M. J. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 969-981.

Goldman K. J. 2004. Age and growth of elasmobranch fishes. En: "Management techniques for elasmobranch fisheries" Musick J.A. y Bonfil R. (eds). FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome, FAO. Cap 6: 92-137.

Goldman K. J., Cailliet G. M., Andrews A. H., Natanson L. J. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes (capítulo 14). En: "Biology of sharks and their relatives" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M. R. (eds). Second Edition. CRC Press. 423–451 pp..

Goosen A. J. J. y Smale M. J. 1997. A preliminary study of age and growth of the smooth-hound shark *Mustelus mustelus* (Triakidae). South African Journal of Marine Science 18: 85-91.

Hilborn R. y Walters C. J. 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty. Chapman and Hall, New York. 570 p.

Hoenig J. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. Fishery Bulletin 82(1): 898-902.

Hoening J. M. y Gruber S. H. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En: "Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries" Pratt H. L., Gruber S. H., Taniuchi T. (eds.). U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 90. 1-16 pp.

Holden M.J. 1973. Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible?. Rapports et Procès- Verbaux des Réunions du conseil International pour l'Éxploration de la Mer. 164: 360-370.

Hozbor N., Saez M. y Massa A.M. 2010. Edad y crecimiento de *Mustelus schmitti* (gatuzo), en la región costera bonaerense y uruguaya. Inf. de Investigación INIDEP n° 49-15. 15p.

ICMBio 2014. Lista de Espécies ameaçadas de ICMBio avaliação nacional do risco de extinção da fauna brasileira. Ministério do Meio Ambiente (MMA). Documento/Portaria MMA n° 445 (17 de dezembro de 2014).

Jaureguizar A. J., Cortes F., Milessi A. C., Cozzolino E., Allega L. 2015. A trans-ecosystem fishery: Environmental effects on the small-scale gillnet fishery along the Río de la Plata boundary. Estuarine, Coastal and Shelf Science 166(A): 92-104.

Jensen A. 1996. Beverton and Holt life history invariants results from optimal trade-off of reproduction and survival. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 820-822.

Kimura D. K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. Fishery Bulletin 77: 765-776.

Lessa R., Santana F.M., Duarte-Neto P. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. Environ. Biol. Fish. 77: 309-315.

Lucifora L. O., Valero J. L. y García V. B. 1999. Length at maturity of the greeneye spurdog shark, *Squalus mitsukurii* (Elasmobranchii: Squalidae), from the SW Atlantic, with comparisons with other regions. *Mar. Fresh. Res.* 50: 629-632.

Lucifora L. O. 2003. Ecología y Conservación de los Grandes Tiburones Costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. 406 pp.

Lucifora L. O., Menni R. C., Escalante H. E. 2004. Reproductive biology of the school shark, *Galeorhinus galeus*, off Argentina: support for a single southwestern Atlantic population with synchronized migratory movements. *Environ Biol Fish* 71: 199-209.

Lucifora L. O., Menni R. C., Escalante H. E. 2005. Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *Carcharhinus brachyurus*, from north Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science* 62: 107-115.

Lombardi-Carlson L. A., Cortés E., Parsons G. R., Manire C. A. 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research* 54: 875-883.

Mabragaña E. y Cousseau M. B. 2004. Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. *J. Fish Biol.* 65: 559-573.

Massa A. M. 1998. Estructura poblacional del gatuzo (*Mustelus schmitti*) en la costa bonaerense y uruguaya asociado a condiciones ambientales. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 58p.

Massa A. M. y Hozbor N. M. 2003. Peces cartilaginosos de la plataforma argentina, explotación, situación y necesidades para un manejo adecuado. *Rev. Frente Marítimo*. 19 sec B: 199-206.

Massa A. M., Lucifora L. O., Hozbor N. M. 2004. Condrictios de la región costera bonaerense y uruguaya. En: "El Mar Argentino y sus recursos pesqueros Tomo 4: Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación." Sanchez, R. y Bezzi, S. (eds.). 1ra edición, Mar del Plata, INIDEP. 85-99 pp.

Massa A. M., Lasta C. A., Carozza C. R. 2004. Estado actual y explotación del gatuzo *Mustelus schmitti*. En: "El Mar Argentino y sus recursos pesqueros." Tomo 4: Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación". Sanchez, R. y Bezzi, S. (eds.). 1ra ed., Mar del Plata, INIDEP. 67-83 pp.

Massa A., Hozbor N., Chiaramonte G. E., Balestra A. D., Vooren C.M. 2006 *Mustelus schmitti*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species.

- McAuley R. B., Simpfendorfer C. A., Hall N. G. 2007. A method for evaluating the impacts of fishing mortality and stochastic influences on the demography of two longlived shark stocks. *ICES J Mar Sci* 64: 1710-1722.
- Mendez Loeza I. 2008. Edad y crecimiento del cazón pardo, *Mustelus henlei* (Gill, 1863) en la región norte del Golfo de California. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur. 56 p.
- 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. Sección Zoología* XIII 138: 151-182.
- Menni R. C., Cousseau M. B., Gosztonyi A. R. 1986. Sobre la biología de los tiburones costeros de la Provincia de Buenos Aires. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* CCXIII: 3-27.
- Miranda L. W. y Vooren C. M. 2003. Captura e esforço da pesca de elasmobrânquios demersais no sul do Brasil nos anos de 1975 a 1997. *Rev. Frente Marítimo*. 19: 217-232
- Molina J. M. y Cazorla A. L. 2011. Trophic ecology of *Mustelus schmitti* (Springer, 1939) in a nursery area of northern Patagonia. *Journal of Sea Research* 65: 381-389.
- Molina J. M., Blasina G. E., Lopez Cazorla A. C. 2017. Age and growth of the highly exploited narrownose smooth-hound (*Mustelus schmitti*) (Pisces: Elasmobranchii). *Fishery Bulletin* 115: 365-379.
- Moulton P. L., Walker T. I., Saddler S. R. 1992. Age and Growth Studies of Gummy Shark, *Mustelus antarcticus* Giinther, and School Shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus), from Southern Australian Waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43: 1241-67.
- Natanson L. J. y Cailliet G. M. 1990. Vertebral growth zone deposition in Pacific angel sharks. *Copeia* 1990: 1133-1145.
- Natanson L.J. 1993. Effect of temperature on band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia* 1993: 199-206.
- Natanson L. J., Kohler N. E., Ardizzone D., Cailliet G. M., Wintner S. P., Mollet H. F. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 77: 367-383.
- Natanson L. J., Wintner S. P., Johansson F., Piercy A., Campbell P. *et al.* 2008. Ontogenetic vertebral growth patterns in the basking shark *Cetorhinus maximus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361: 267-278.

Oddone M. C., Paesch L., Norbis W. 2005. Reproductive biology and seasonal distribution of *Mustelus schmitti* (Elasmobranchii: Triakidae) in the Rio de la Plata oceanic front, southwestern Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 85: 1193-1198.

Oddone M. C., Paesch L., Norbis W., Velasco G. 2007. Population structure, distribution and abundance patterns of the patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Triakidae) in the Rio de la Plata and inner continental shelf, SW Atlantic ocean (34°30'-39°30'S). *Brazilian Journal of Oceanography* 55 (3): 167-177.

Officer R. A., Gason A. S., Walker T. I., Clement J. G. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1765-1777.

Officer R. A., Day R. W., Clement J. G., Brown L. P. 1997. Captive gummy sharks, *Mustelus antarcticus*, form hypermineralised bands in their vertebrae during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2677-2683.

PAN- Tiburón 2009. Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (Tiburones, Ryas y Quimeras) en la República Argentina. Consejo Federal Pesquero, Bs. As., 2009. 64 pp.

PAN-Tiburón. 2015. Revisión del Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (Tiburones, Rayas y Quimeras) en la República Argentina. Consejo Federal Pesquero. Edición digital: http://www.cfp.gob.ar/prensa/Apendice_PAN-TIBURONES-Revision_2015.pdf

Paesch L. y Domingo A. 2003. La pesca de condrictios en el Uruguay. *Rev. Frente Marítimo* 19: 207-216.

Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International Pour l'Exploration de la Mer* 39 (2): 175-192.

Perier M. R. y Di Giacomo E. E. 2002. El Savorín *Seriolella porosa* como un recurso estacional en el Golfo San Matías, República Argentina. *Rev. de Investigación y Desarrollo Pesquero* 15: 15-26.

Perier M. R., Estalles M., Coller N. M., Suarez M. N., Mora G. J., Di Giacomo E. E. 2011. Chondrichthyans of the San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.* 13(2): 213-220.

Pereyra I., Orlando L., Norbis W., Paesch L. 2008. Variación espacial y temporal de la composición por tallas y sexos del gatuzo *Mustelus schmitti* (Springer, 1939) capturado por

la pesca de arrastre en la costa oceánica uruguaya durante 2004. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(1): 159-166.

Pereyra S., García G., Miller P., Oviedo S., Domingo A. 2010. Low genetic diversity and population structure of the narrownose shark (*Mustelus schmitti*). *Fisheries Research* 106: 468-473.

Pribac F., Punt A. E., Taylor B. L., Walker T. I. 2005. Using Length, Age and Tagging Data in a Stock Assessment of a Length Selective Fishery for Gummy Shark (*Mustelus antarcticus*). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 267-290.

R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, url <http://www.R-project.org/>.

Ricker W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191: 1-382.

Rickhter V. y Efanov V. 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. Report No. 76/VI/8 International Commission of the Northwest Atlantic Fisheries.

Rigby C. L., White W. T., Smart J. J., Simpfendorfer C. A. 2016. Life histories of two deep-water Australian endemic elasmobranchs: Argus skate *Dipturus polyommata* and eastern spotted gummy shark *Mustelus walker*. *Journal of Fish Biology* 8: 1149-1174.

Roa R., Ernst B., Tapia F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish. Bull.* 97: 570-580.

Romine J. G., Grubbs R. D., Musick J. A. 2006. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaiian waters through vertebral analysis. *Environ Biol Fish* 77: 229-239.

Sagarese S. R. y Frisk M. G. 2010. An investigation on the effect of photoperiod and temperature on vertebral band deposition in little skate *Leucoraja erinacea*. *Journal of Fish Biology* 77 (4): 935-946.

Sanchez R. P., Navarro G., Calvo E., Del Castillo F. 2011. La Pesca y Comercialización de Condriactos en la Argentina. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional" Wöhler O. C., Cedrola, P., Cosseau M.B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina): 151-184.

Sanchez R. P., Navarro G., Rozycki V. 2012. Estadísticas de la Pesca Marina en la Argentina. Evolución de los desembarques 1898-2010. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación. Buenos Aires. 528 pp.

- Segura A. M. y Milessi A. C. 2009. Biological and reproductive characteristics of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae) as documented from an artisanal fishery in Uruguay. *J. Appl. Ichthyol.* 25 (1): 78-82
- Sidders M. A., Tamini L. L., Pérez, J. E., Chiamonte G. E. 2005. Biología reproductiva del gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes Triakidae) en el área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires. *Rev. Museo Arg. Cs. Nat.* 7: 89-101.
- Simpfendorfer C., Bonfil R., Robert J., Latour R. 2005. Mortality Estimation. En: "Management techniques for elasmobranch fisheries" Musick J. y Bonfil R. (Eds.). FAO Fisheries Technical Paper 474: 166-185.
- Soriano M., Moreau J., Hoenig J. M., Pauly, D. 1992. New functions for the analysis of two-phase growth of juvenile and adult fishes, with application to Nile perch. *Transactions of the American Fisheries Society* 121: 486-493.
- Stehmann M. F. 2002. Proposal of a maturity stages scale of oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Archive of Fishery Marine Research* 50 (1): 23-48.
- Sulikowski J. A., Morin M. D., Suk S. H., Howell W. H. 2003. Age and growth of the winter skate, *Leucoraja ocellata*, in the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin* 101: 405-413.
- Tanaka S. y Mizue K. 1979. Age and growth of Japanese dogfish *Mustelus manazo* Bleeker in the East China Sea. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 45(1): 43-50.
- Taylor C. C. 1958. Cod growth and temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 23: 366-370.
- Templeman W. 1987. Differences in sexual maturity and related characteristics between populations of thorny skate (*Raja radiata*) in the Northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 7: 155-167.
- Van der Molen S. y Caille G. 2001. Bahía Engaño: a North Patagonian nursery area for the smoothhound *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes Triakidae). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81: 851-855.
- Venables W. N. y Ripley B. D. 2002. *Modern applied statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum Biol* 10: 181-213.
- Walker T. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Mar. Freshwater Res.* 49: 553-572.

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.

Yamaguchi A., Taniuchi T., Shimizu M. 1996. Age and growth of the starspotted dogfish, *Mustelus manazo*, from Tokyo Bay, Japan. *Fish. Sci.* 62: 919-922.

Yamaguchi A., Taniuchi T., Shimizu M. 2000. Geographic variations in reproductive parameters of the starspotted dogfish, *Mustelus manazo*, from five localities in Japan and in Taiwan. *Environ Biol of Fish* 57: 221-233.

Yudin K. G. y Cailliet G. M. 1990. Age and Growth of the Gray Smoothhound, *Mustelus californicus*, and the Brown Smoothhound, *M. henlei*, Sharks from Central California. *Copeia* 1990 (1): 191-204.

Zavatteri A. 2010. Estudio de edad y crecimiento de la Raya hocicuda *Dipturus chilesis* (Guichenot, 1848) en el Atlántico Sudoccidental (34°-55° LS y 52°-69°LW). Tesis de grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNdMP. 62p.

CAPITULO 4: Características de historia de vida de la raya ojona, *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903), en el Golfo San Matías: edad, crecimiento, madurez, longevidad y mortalidad.

1. Introducción

A nivel mundial los desembarques de batoideos (subclase Elasmobranchii: subdivisión Batoidea) incrementaron sus volúmenes durante las últimas décadas principalmente debido al aumento del interés comercial como un producto alternativo (Field *et al.* 2009, Stevens 2000, Dulvy *et al.* 2014, Dent y Clarke 2015). Evaluaciones recientes sobre este grupo sugieren que muchas de estas especies son altamente vulnerables a la presión pesquera, reportándose casos de desaparición o disminución de sus poblaciones y cambios en la estructura de sus comunidades debido a la mortalidad por pesca (Brander 1981, Walker y Hislop 1998, Agnew *et al.* 2000, Dulvy *et al.* 2000, Dulvy y Reynolds 2002, Figueiredo *et al.* 2007, Frisk *et al.* 2008, McPhie y Campana 2009, Frisk 2010, Swain *et al.* 2013, Dulvy *et al.* 2014).

La República Argentina es uno de los principales países con desembarques declarados de batoideos, ocupando el tercer lugar a nivel mundial durante el periodo 2000-2012 (Tabla 4.1). Desde el año 1994, los desembarques de rayas comienzan una tendencia creciente hasta el año 2007, cuando se observó el pico máximo para estas especies (28.000 t). Posteriormente, los desembarques declarados alcanzaron un promedio anual de alrededor 18.000 t durante los últimos años (Fig. 4.1).

Tabla 4.1. Ranking de países que declaran desembarques de batoideos ante la FAO. Período 2000-2012 (fuente: FishStatJ FAO, 2014. Tomado de Bernasconi y Navarro 2014)

Ranking País	Batoideos* (toneladas totales 2000-2012)	Promedio anual del período 2000-2012 (t)
1 Indonesia	689.774	53.059,5
2 Estados Unidos	315.410	24.262,3
3 Argentina	264.698	20.361,4
4 Malasia	203.026	15.617,4
5 España	164.878	12.682,9
6 Pakistán	159.122	12.240,2
7 Tailandia	134.601	10.353,9
8 República de Corea	124.368	9.566,8
9 Francia	111.722	8.594,0
10 México	96.950	7.457,7
11 Brasil	89.170	6.859,2
12 Nigeria	86.565	6.658,8
13 Reino Unido	55.844	4.295,7
14 Rusia	47.638	3.664,5
15 Irán	44.269	3.405,3
16 Canadá	39.398	3.030,6
17 Chile	36.254	2.788,8
18 Portugal	34.847	2.680,5
19 Japón	34.205	2.631,2
20 Filipinas	33.784	2.598,8

*Superorden/subdivisión que incluye las rayas, chuchos y mantas. En FAO este grupo está descrito como orden Rajiformes.

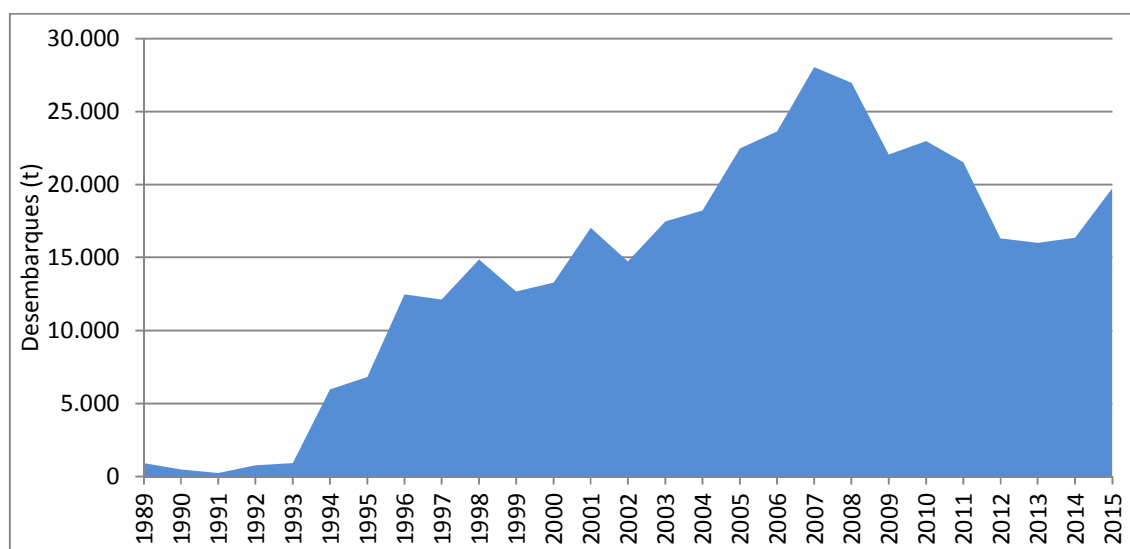


Figura 4.1. Evolución de los desembarques anuales de batoideos de la República Argentina (1989-2015).

Las rayas (Rajidae) son principalmente capturadas como *by-catch* por buques de arrastre de fondo, aunque durante las últimas décadas se observó una participación creciente de las rayas dentro del total de desembarcado, registrándose viajes de pesca en las que este grupo constituyó más del 50% de lo desembarcado en la marea (Sanchez *et al.* 2011, Monsalvo *et al.* 2016). Adicionalmente, en los últimos años se describió que en determinadas épocas del año la flota incrementa los desembarques de estas especies observándose una cierta orientación hacia la captura de dicho conjunto (Bernasconi y Monsalvo 2015, Monsalvo *et al.* 2016). Esta situación se debería a un aumento de la demanda de mercado asiático para estas especies, principalmente desde la República de Corea (Dent y Clarke 2015, Monsalvo *et al.* 2016). El grupo de rayas costeras, donde está incluida la especie *Atlantoraja cyclophora*, constituye un recurso importante en la pesquería multiespecífica del “variado costero”. En el último periodo, el grupo de rayas ocupó el tercer lugar en cuanto a volúmenes desembarcados anualmente en la pesquería del “variado costero”¹, representado un 8%, 10% y 11%, del total anual en los años 2014, 2015 y 2016 respectivamente (Prosdocimi *et al.* 2015, Prosdocimi *et al.* 2016, Prosdocimi *et al.* 2017).

Dentro del grupo de las rayas (Rajidae), las especies del género *Atlantoraja* se encuentran entre las de mayor valor comercial y más frecuentemente capturadas y desembarcadas en todo el Mar Argentino (Massa y Hozbor 2011, Perez Comesaña *et al.* 2011), y en particular en el Golfo San Matías (GSM) (Estalles *et al.* 2011). El género *Atlantoraja* (orden Rajiformes: familia Rajidae, subfamilia Arhynchobatinae) es endémico del océano Atlántico Sudoccidental (ASO) e incluye tres especies de rayas: *A. cyclophora* (Regan, 1903), *A. platana* (Gunther, 1880) y *A. castelnaui* (Ribeiro, 1907).

La raya ojona o de círculos, *Atlantoraja cyclophora*, es la de menor tamaño dentro del género con una talla máxima observada de 69,5 cm (Cousseau *et al.* 2007). Se distingue por la presencia de dos círculos concéntricos sobre las aletas pectorales que constituyen un carácter diagnóstico exclusivo de esta raya (Cousseau *et al.* 2007). *A. cyclophora* se distribuye desde Cabo Frio, Rio de Janeiro, Brasil (22°S) hasta el Golfo San Jorge Argentina (47°S) (Gongora *et al.* 2009, Cousseau y Perrotta 2013). En Argentina se la

¹ Pesquería multiespecífica desarrollada en la región costera bonaerense, definida a los fines de manejo por un conjunto de especies y áreas en la Resol. n° 27/2009 del Consejo Federal Pesquerp (CFP).

encuentra más frecuentemente en aguas costeras, mientras que en la plataforma uruguaya se la encuentra comúnmente hasta la isobata de 200 m (Cousseau y Perrotta 2013). En Brasil es capturada comúnmente en el rango de profundidades de los 10 a los 130 m (Oddone y Amorin 2007). La raya ojona es explotada en toda su área de distribución, donde es capturada como *by-catch* en pesquerías de arrastre de fondo monoespecíficas y multiespecíficas (Tamini *et al.* 2006, Oddone y Amorin 2007, Gongora *et al.* 2009, Massa y Hozbor *et al.* 2011, Estalles *et al.* 2011, Orlando *et al.* 2011, Perez Comesaña *et al.* 2011, Bovcon *et al.* 2013, Ruibal Nuñez *et al.* 2016). La especie ha sido incluida en la Lista Roja de UICN como especie "vulnerable" considerando a la situación de explotación comercial y las tendencias observadas con la información disponible (Massa *et al.* 2006). Las estimaciones de biomasa para la especie la región costera de Uruguay y Argentina (34° a 41° S) indican una tendencia a la disminución entre 1994 a 2005 (Massa y Hozbor 2011).

En la pesquería del regional del Golfo San Matías (GSM; 41-42°S, 64-65°O) 9 especies de batoideos son habitualmente capturadas como *by-catch* y desembarcadas comercialmente (Estalles *et al.* 2011, Perier *et al.* 2011). La raya ojona, *A. cyclophora*, es una de las especies de mayor ocurrencia en las capturadas comerciales de esta pesquería y a partir del 2010 ha comenzado a registrarse en los partes de pesca de la estadística pesquera provincial (Estalles *et al.*, 2011).

Las características biológicas de la especie en cuanto a su reproducción, dieta, morfometría y distribución han sido descriptas en sus diferentes áreas donde se encuentra. *A. cyclophora* presenta hábitos alimentarios demersal-bentónicos, cambia su dieta con el incremento del tamaño corporal y en respuesta a cambios estacionales y regionales en la disponibilidad y distribución de las presas (Barbini y Lucifora 2016). La dieta está compuesta principalmente por crustáceos decápodos y peces teleósteos en segundo lugar (Fonseca Viana y Vianna 2014, Barbini y Lucifora 2016). En cuanto al tipo de reproducción, es una especie ovípara con la presencia de hembras con capsulas durante todo el año (Oddone y Vooren 2005). En Brasil, ha sido descripto que tanto machos como hembras presentan un ciclo reproductivo anual, con al menos un pico de actividad reproductiva durante primavera y/u otoño (Oddone *et al.* 2008). Luego de la puesta las hembras adultas presentan un periodo de reposo ovárico a nivel individual que no está sincronizado a nivel poblacional (Oddone y Vooren 2005).

Sin embargo, la información disponible en el Mar Argentino sobre sus características de historia de vida aún es insuficiente ya que no existen antecedentes sobre sus parámetros de crecimiento. Como se mencionó en otros capítulos, la información que se genera a partir de los estudios de edad y crecimiento es utilizada para estimar la mortalidad, longevidad y productividad, siendo unos de los parámetros de mayor importancia en los modelos de evaluación de stock pesqueros y demográficos (Ricker 1975, Hilborn y Walters 1992, Goldman *et al.* 2012, Cailliet *et al.* 2015).

Por lo tanto, el objetivo principal de este capítulo fue estudiar las características de historia de vida en cuanto a edad y crecimiento de *A. cyclophora* en el Golfo San Matías, Patagonia norte, Argentina. Con este fin se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la estructura de tallas de los desembarques de la raya ojona en el GSM.
- Analizar el patrón de crecimiento y realizar la lectura de edades en las vértebras.
- Estimar y comparar los parámetros de crecimiento para cada sexo.
- Estimar la talla y edad de primera madurez sexual para cada sexo.
- Estimar la longevidad y la tasa de mortalidad natural (M) para cada sexo.

2. Materiales y métodos

2.1 Obtención de muestras y estructura de tallas

Los ejemplares analizados para el crecimiento se obtuvieron de dos fuentes diferentes: las campañas de investigación pesquera anuales realizadas entre los años 2004-2007 y de muestreos de desembarques comerciales en las plantas pesqueras y a bordo de la flota comercial, durante los periodos entre abril del 2005 y mayo del 2009 y entre junio de 2011 y noviembre de 2012 (para mayor detalle ver la sección 2.2 *Obtención de muestras* del Capítulo 1: Introducción).

De cada ejemplar se registró el sexo y el largo total (LT) medido al centímetro inferior desde la punta del hocico hasta el final de la aleta caudal (Fig. 4.2). Para estudiar la edad y el crecimiento se extrajo un bloque de aproximadamente 10 vértebras de la región abdominal. Cada muestra fue rotulada y se conservó congelada para su procesamiento en laboratorio.

Se analizó la estructura de tallas obtenida de los muestreos de los desembarques comerciales entre setiembre de 2011 y noviembre de 2012. Se utilizó un test de χ^2 para evaluar si la proporción de sexos difiere de la relación 1:1, considerando diferencias significativas con un $p < 0,05$. Para analizar si existen diferencias en la talla media entre sexos se realizó el t-test de Welch aplicando el logaritmo al LT y evaluando la hipótesis nula de igualdad entre medias (Crawley 2007).

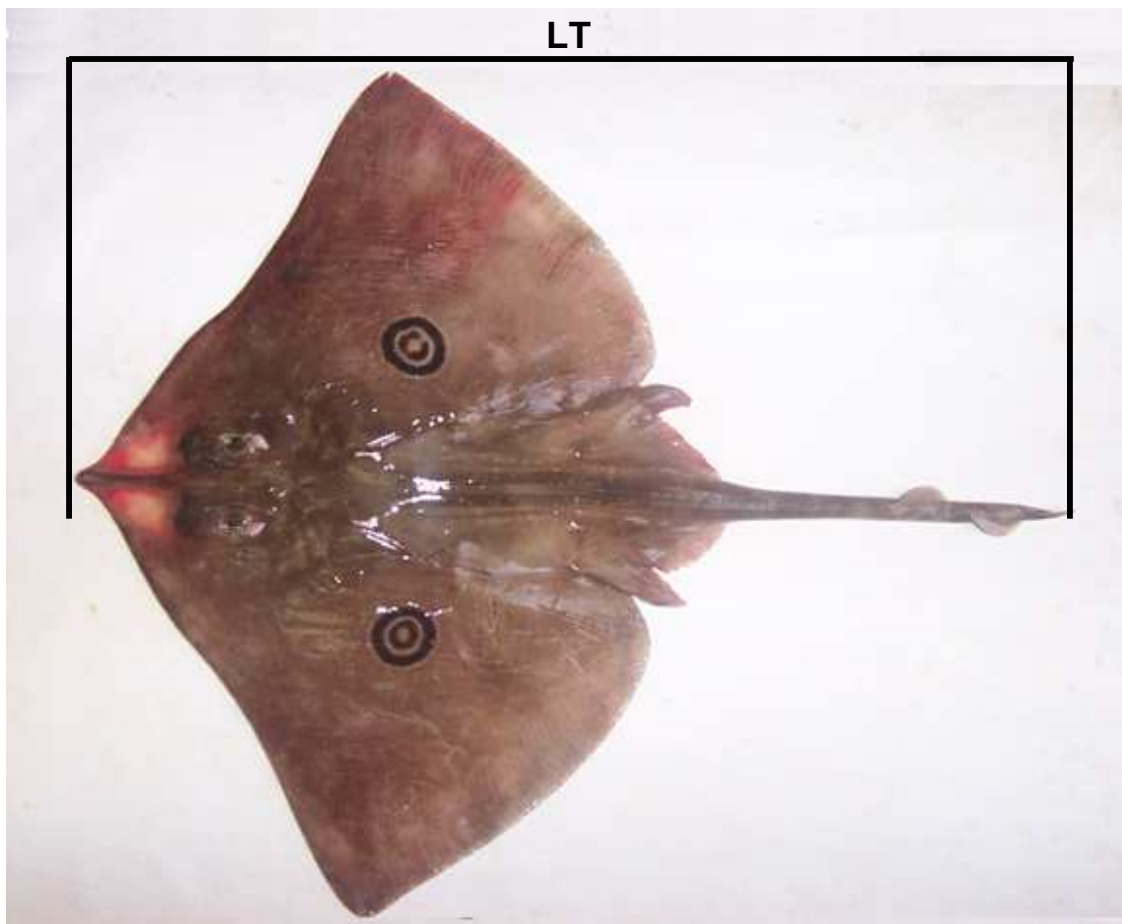


Figura 4.2. *Atlantoraja cyclophora*. Medición morfométrica del largo total (LT).

2.2 *Edad y crecimiento: Procesamiento de vertebras, análisis de precisión y sesgo, validación, lecturas, ajuste y selección de modelos*

2.2.1 *Procesamiento de las vértebras*

Para las vértebras de *A. cyclophora* se realizó el mismo procesamiento que en el caso del tiburón gatuzo. Para mayor detalle ver la sección 2.2.1 *Procesamiento de las vértebras* del Capítulo 3 sobre *M. schmiti*.

2.2.2 *Interpretación del radio vertebral*

El radio de cada sección vertebral (RV) se midió al milímetro inferior desde el *focus* hasta el margen distal del *corpus calcareum* (Fig. 4.3) con un micrómetro adosado al ocular del microscopio estereoscópico. Se graficó y estimó la función de regresión lineal entre el LT y RV para determinar si existe relación entre el crecimiento de la vértebra y el crecimiento somático. Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar diferencias entre sexos en la relación RV-LT.

2.2.3 Análisis la precisión y sesgo de las lecturas: verificación

La verificación consiste en analizar la reproductibilidad de las lecturas para lograr una buena precisión en las edades observadas (Goldman *et al.* 2012, Cailliet 2015). Por lo tanto, las vértebras fueron examinadas por dos lectores (lector 1 = J.F.B. y lector 2 = N.M.C.) sin tener conocimiento de la talla, el sexo y de las lecturas previas. El lector 1 realizó dos lecturas de edades no consecutivas del total de las secciones vertebrales (n = 294). El lector 2 realizó una lectura de edades de una submuestra de 190 vértebras.

Se realizó el mismo análisis que en el caso del tiburón gatuzo, utilizando el Índice del Error Porcentual Promedio (IEEP o IAPE), coeficiente de variación (CV) y gráfico de sesgos por edad. Para mayor detalle ver la sección 2.2.3 *Análisis de la precisión y sesgo de las lecturas: verificación* del Capítulo 3 sobre *Mustelus schmitti*.

2.2.4 Validación

Se utilizaron los mismos métodos indirectos de validación (análisis del incremento marginal del radio IMR y el tipo de borde TB) descriptos en la sección 2.2.4 *Validación* del Capítulo 3 sobre *M. schmitti*. El promedio mensual del IMR ($IMR = UB/PB$, Fig. 4.3) fue graficado para observar la tendencia anual de la formación de bandas y para ver si existieron diferencias significativas en el IMR entre meses se realizó un ANOVA, ya que el IMR presentó distribución normal (test de normalidad de Shapiro-Wilk: $W = 0,97357$; $p = 0,063$).

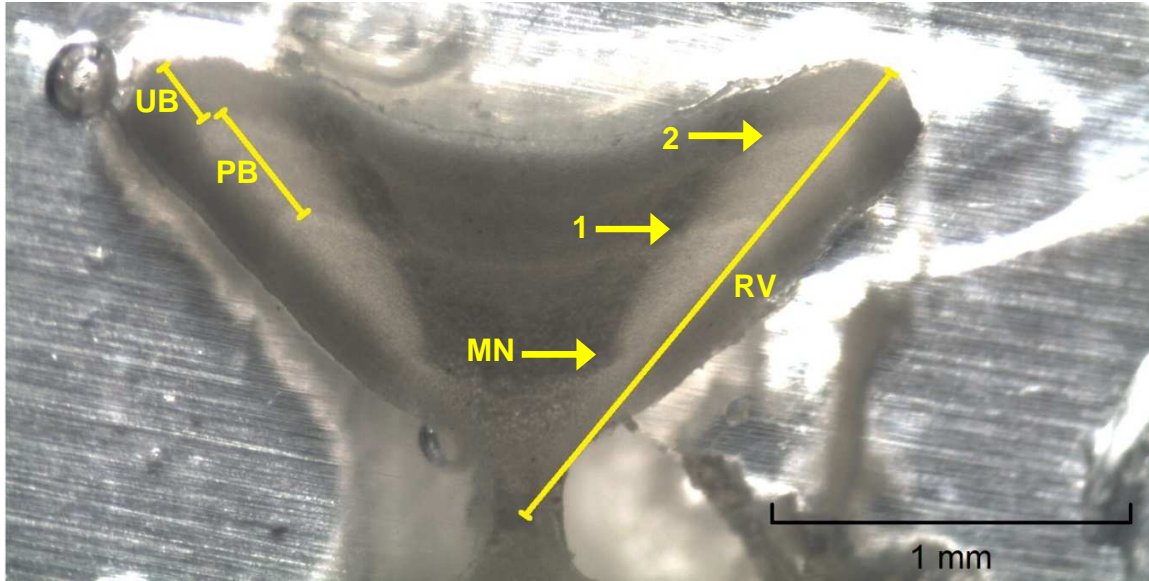


Figura 4.3. *A. cyclophora*. Corte vertebral de un ejemplar macho de 40 cm con 2 bandas de crecimiento completas (anillo oscuro + claro fino). RV: radio vertebral, UB: última banda incompleta, PB: penúltima banda completa, MN: marca de nacimiento. Escala: 1 mm (aumento 40X).

2.2.5 Lectura de edades y modelos de crecimiento

Los cortes se observaron sin colorear en un microscopio estereoscópico Wild M5A con luz transmitida y aumento de 25X. Un anillo de crecimiento anual consistió en el par de una banda translúcida (fina) y una banda opaca (gruesa) que se observaron en el *intermedalia* y el *corpus calcareum*. Este patrón de deposición anual fue validado en algunas especies de batoideos (Cailliet 2015) y se asumió en la mayoría de los estudios de edad y crecimiento realizados en estas especies (Natanson 1993, Sulikowski *et al.* 2003, Sulikowski *et al.* 2005, Matta y Gunderson 2007, Natanson *et al.* 2007, Sagarese y Frisk 2010, Coller 2012, Ruocco 2012, James *et al.* 2013, Hozbor y Massa 2013, Bellodi *et al.* 2017). Para la asignación de edades se contaron las bandas translúcidas presentes en el *corpus calcareum* y/o *intermedalia*. Se consideró como marca de nacimiento (edad cero) el cambio de ángulo del *corpus calcareum* observado entre el focus y el primer par de bandas (Fig. 4.3), que ya había sido descrito para elasmobranquios (Cailliet y Goldman 2004, Goldman *et al.* 2012).

Se evaluaron los cinco modelos de crecimiento utilizados frecuentemente en conductivos (Cailliet *et al.* 2006, Braccini *et al.* 2007) ya descritos en la sección 2.2.5 *Lectura de edades y modelos de crecimiento* del Capítulo 3.

La selección del mejor modelo se realizó mediante el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974; Burnham y Anderson, 2002) (descrito anteriormente en el Capítulo 3, sección *Lectura de edades y modelos de crecimiento*) y según el criterio biológico basado en que los parámetros estimados sean biológicamente posibles (Cailliet *et al.* 2006).

Finalmente las curvas de crecimiento para cada modelo fueron comparadas entre machos y hembras con el test χ^2 de razón de verosimilitudes (Kimura 1980; Cerrato 1990). El mismo permite evaluar estadísticamente la hipótesis de igualdad de los tres parámetros de los modelos de crecimiento (Cerrato 1990).

2.3 Madurez: Talla y Edad de madurez sexual

Se analizaron 266 ejemplares de hembras y 282 ejemplares de machos provenientes de los muestreos de desembarques comerciales durante abril de 2011 y noviembre de 2012. De cada ejemplar se registró el LT, el sexo y el estado de madurez sexual. Para ello se identificaron tres estadios reproductivos: inmaduros, en maduración y maduros, según la escala de maduración macroscópica propuesta por Stehmann (2002). Los machos se clasificaron como “inmaduros” cuando los mixopterigios se encontraban flexibles, no calcificados y su tamaño no superaba el largo de las aletas pélvicas. Se categorizaron “en maduración” cuando los mixopterigios superaban el lóbulo posterior de las aletas pélvicas pero tenían cierto grado de flexibilidad. Por último se clasificaron como “maduros” a los ejemplares que poseían los mixopterigios rígidos (considerados completamente calcificados) y que superaban el largo de las aletas pélvicas.

En el caso de las hembras, se clasificaron como “inmaduras” aquellas que tenían las gónadas no desarrolladas, de color blanquecino y sin diferenciación de los oocitos y con las glándulas oviductuales no diferenciadas. Las hembras “en maduración” fueron aquellas que presentaban oocitos diferenciados pero transparentes con escaso o nulo vitelo (previtelogénicos) y con las glándulas oviductuales comenzando a diferenciarse. Por último

las hembras clasificadas como “maduras” cuando presentaban ovarios maduros con oocitos vitelados de diferentes tamaños, o con oocitos atrésicos de color anarajado, y las glandulas oviductuales desarrolladas y/o con la presencia de capsulas parcial o totalmente formadas en el utero (“hembra madura con capsulas”) (Stehmann 2002, Colonello *et al.* 2007).

La talla de madurez ($LT_{50\%}$) se estimó como el largo total al cual un ejemplar seleccionado al azar tiene el 50% de probabilidad de estar maduro. La condición inicial de madurez fue modificada a datos binomiales (inmaduros y en maduración = 0 y maduros = 1) y las ojivas de madurez para cada sexo fueron ajustadas usando el LT en el siguiente modelo logístico: $Y = [1 + \exp\{-(a+bX)\}]^{-1}$, donde Y es el estado de madurez de cada individuo, X es LT (cm) y ab son los parámetros. Se usó un Modelo Lineal Generalizado (MLG) con distribución binomial y función de enlace *logit* para estimar los parámetros y el $LT_{50\%}$, calculado como $-a/b$ (Roa *et al.*, 1999). El intervalo de confianza al 95% (IC) para el $LT_{50\%}$ fue estimado con el teorema de Fieller's siguiendo Roa *et al.* (1999). El ajuste estadístico se realizó con el software R (R 2.15.1: R CoreTeam 2012) y el paquete MASS de Venables and Ripley (2002) (Crawley, 2007). La edad de madurez sexual ($E_{50\%}$) se calculó transformando la talla de madurez $LT_{50\%}$ estimada para cada sexo con los modelos de crecimiento evaluados.

2.4 Longevidad y Mortalidad natural

Las máximas lecturas de edades proveen una estimación inicial de la longevidad, sin embargo estos valores pueden subestimarla si la población ha estado bajo explotación comercial. Por lo tanto, la longevidad teórica (E_{max}) fue estimada como la edad en el cual los ejemplares alcanzan el 95% de la talla asintótica L_{∞} (Taylor, 1958; Natanson *et al.*, 2006).

A su vez, la tasa de mortalidad natural (M) fue estimada a partir de 4 formulas empíricas utilizadas frecuentemente en condriictios (Simpfendorfer *et al.* 2005, Alarcón *et al.* 2011). Se utilizaron los métodos de Pauly (1980), Hoenig (1983), Rickhter y Efanov (1976) y Jensen (1996) ya descriptos en la sección 2.4 *Longevidad y Mortalidad natural* del Capítulo 3 para el tiburón gatuzo.

3. Resultados

3.1 Muestras obtenidas y estructura de tallas

En cuanto a la estructura de tallas, el rango obtenido a partir de los muestreos de desembarques comerciales estuvo entre 32 y 68 cm de LT para los machos ($n = 283$) y para las hembras entre 32 y 66 cm de LT ($n = 268$) (Fig. 4.4). La proporción sexual no difirió significativamente de la relación 1:1 esperada ($\chi^2_{(0.05, 1)} = 0,40835$; $p = 0,5228$). No existieron diferencias significativas entre la talla media de machos y hembras ($t_{(0.05, 540)} = 0,020641$; $p = 0,9835$), siendo la talla promedio de los machos (LT_{medio}) de 51,26 cm (desv. est. $\pm 6,13$) y de las hembras de 51,31 cm (desv. est. $\pm 6,62$).

En la Fig. 4.5, se observan los periodos en los que fueron obtenidos los ejemplares de la raya ojona, para las estimaciones de talla de madurez, edad, crecimiento y análisis de la estructura de tallas. Se destaca que principalmente durante los meses de abril y mayo del 2011 se obtuvo el mayor número de ejemplares, sin embargo no se observa un patrón anual (Fig. 4.5).

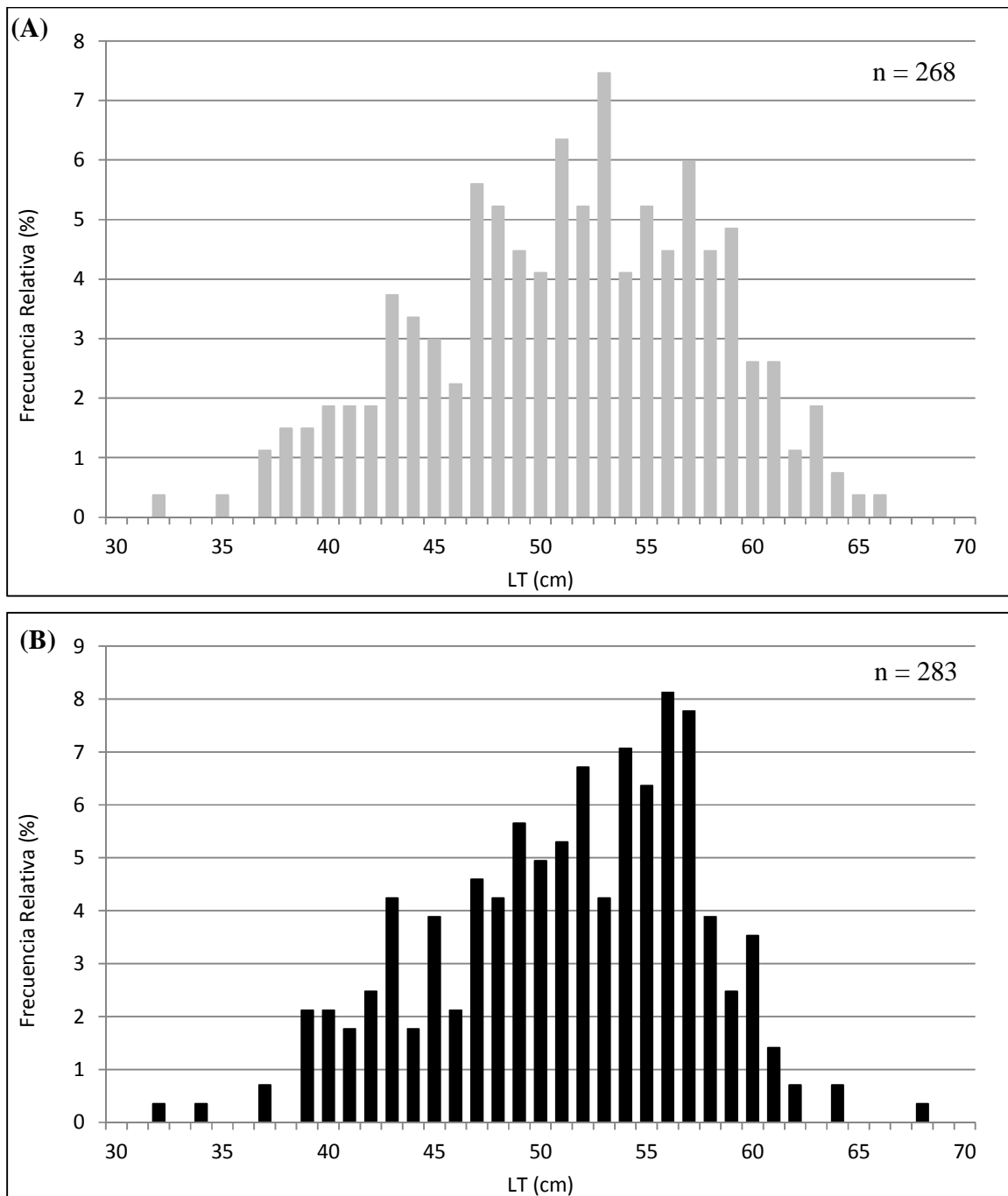


Figura 4.4. *A. cyclophora*. Estructura de tallas de la raya ojona en el Golfo San Matías. Muestras de los desembarques comerciales entre octubre 2011 y noviembre 2012. (A) Hembras (n = 268); (B) Machos (n = 283).

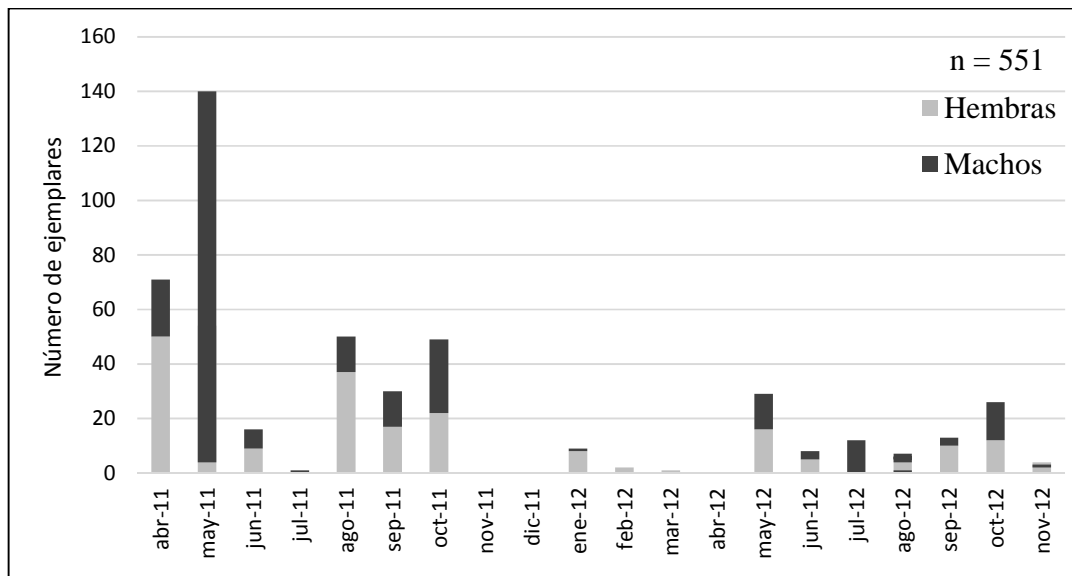


Figura 4.5. *A. cyclophora*. Número de ejemplares mensuales obtenidos de los muestreos de desembarques comerciales 2011-2012 (n = 551).

3.2 Edad y crecimiento: Procesamiento de vértebras, análisis de precisión y sesgo, validación, lecturas, ajuste y selección de modelos

3.2.1 Procesamiento de las vértebras

Se obtuvieron muestras de vértebras de 306 ejemplares, con un rango de tallas entre 26 y 66 cm para las hembras (n = 174) y entre 20 y 64 cm para los machos (n = 132). Se procesó el total de la muestra, pero se analizaron 291 vértebras, ya que el resto se descartó por qué no presentaron marcas legibles en la *intermedalia* o el *corpus calcareum* del centro vertebral.

3.2.2 Interpretación del radio vertebral

La relación entre RV-LT fue significativa para el tipo lineal ($p < 0,001$) y difirió entre sexos (ANCOVA: $F = 12,071$; g.l.= 1; $p < 0,0059$), lo que indica que el tamaño vertebral se incrementa con la longitud del ejemplar (Fig. 4.6 y Fig. 4.7). La pendiente difirió significativamente entre sexos (ANCOVA: $F = 4782,41$; g.l.= 1; $p < 0,0001$), al

igual que en el intercepto (ANCOVA: $F = 29,007$; $g.l.= 1$; $p < 0,0001$) (Fig. 4.7). Por lo tanto la relación lineal estimada en cada caso fue:

$$RV = 0,046 LT - 0,1878 \quad (r^2 = 0,933; n = 293) \text{ para los sexos combinados}$$

$$RV = 0,04062 LT + 0,0423 \quad (r^2 = 0,9193; n = 123) \text{ para los machos}$$

$$RV = 0,0495 LT - 0,3376 \quad (r^2 = 0,9553; n = 170) \text{ para las hembras}$$

A partir del RV promedio (0,3812 mm, $n = 221$) hasta la marca de nacimiento, se estimó la talla de nacimiento con la ecuación de la relación lineal para los dos sexos juntos. El valor de la talla de nacimiento calculada fue de 12,37 cm.

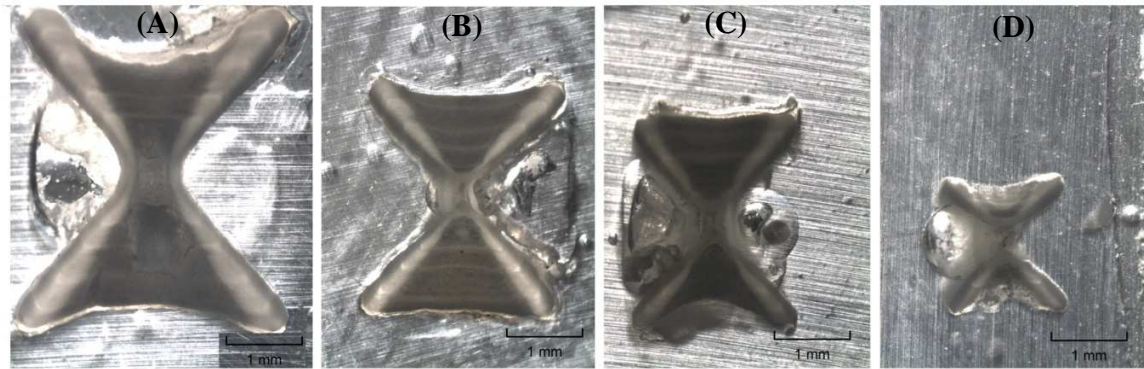


Figura 4.6. *A. cyclophora*. Secciones vertebrales de ejemplares de diferentes tamaños para observar el incremento del tamaño vertebral con la longitud: (A) LT 62 cm hembra, (B) LT 47 cm macho, (C) LT 41 cm macho, (D) LT 20 cm macho. Aumento 10 X. Escala 1 mm.

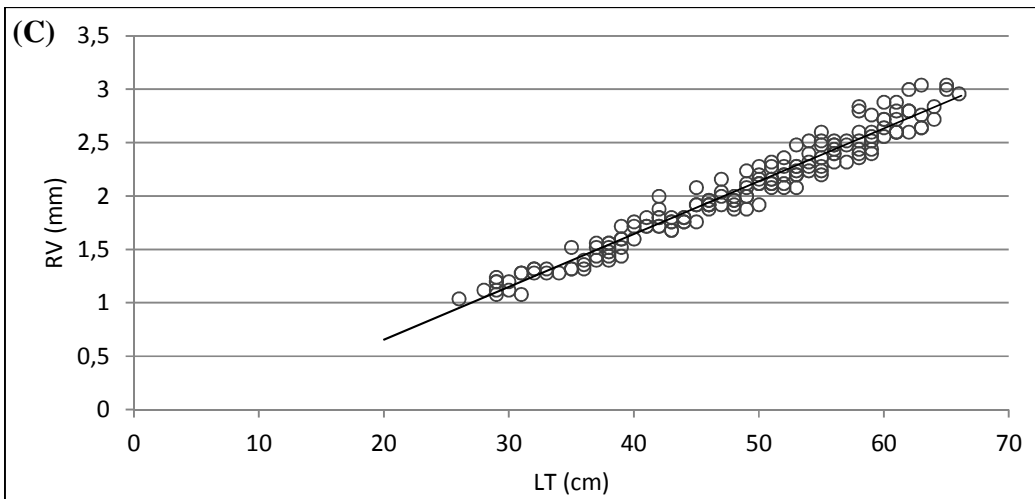
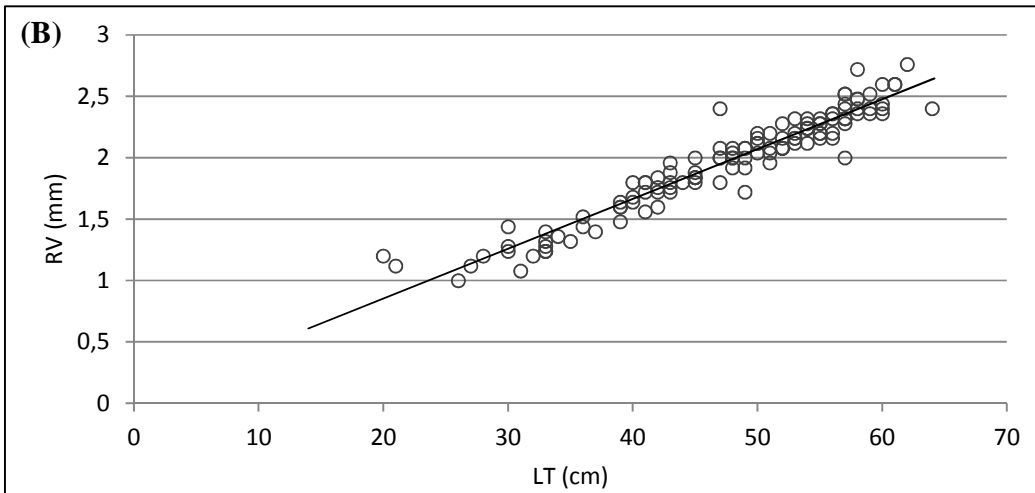
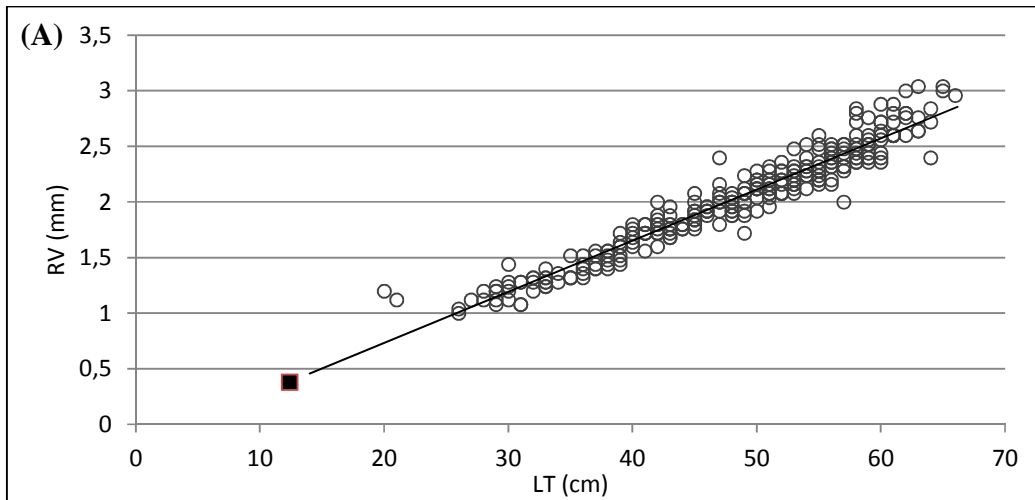


Figura 4.7. *A. cyclophora*. Relación del RV vs LT para: (A) Los dos sexos juntos. El cuadrado negro indica la estimación de la talla de nacimiento a partir del promedio del RV hasta la marca de nacimiento (B) Machos (C) Hembras.

3.2.3 Precisión y sesgo de las lecturas: verificación

No se observó un sesgo apreciable cuando se compararon las lecturas obtenidas entre los diferentes lectores (Fig. 4.8), a excepción de las lecturas para las edades mayores (8 y 10 años). El IAPE y el CV entre lectores evaluando una lectura del primer lector (J.F.B.) y una del segundo lector (N.M.C.), fue de 5,8% y 8,2% (n = 190), respectivamente. En ausencia de un sesgo sistemático, el nivel de precisión entre lecturas fue considerado aceptable.

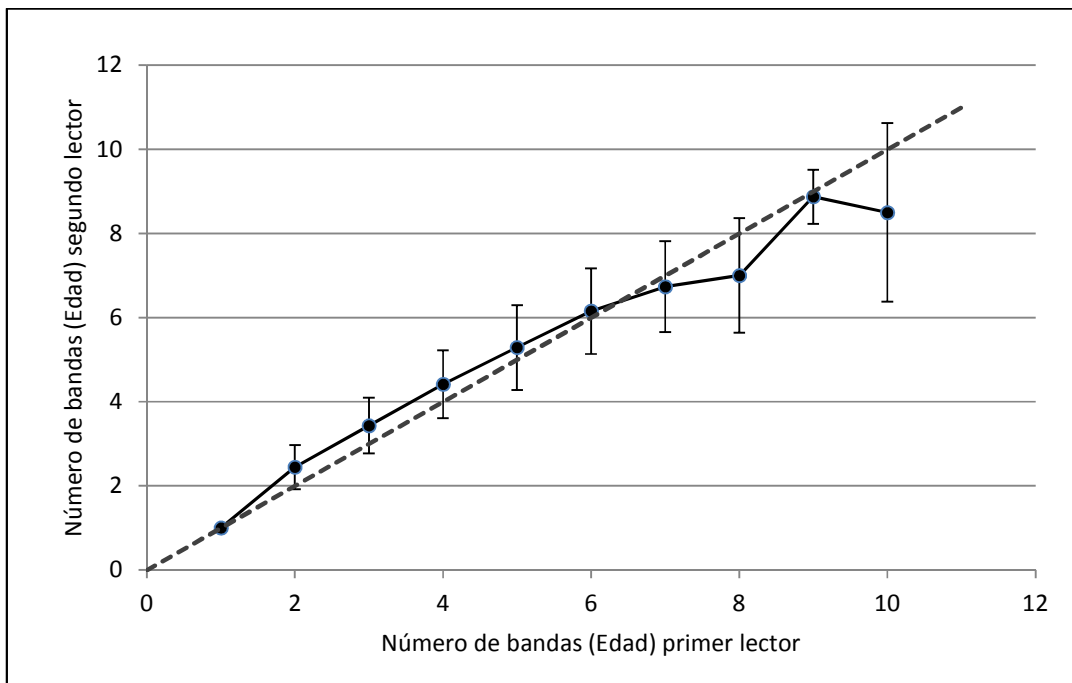


Figura 4.8. *A. cyclophora*. Gráfico de sesgos entre la segunda lectura del primer lector (J.F.B.) y la primera lectura del segundo lector (N.M.C.). Cada barra de error representa \pm el desvío estándar de la media de las edades asignadas por el segundo lector en relación a las edad asignadas por el primer lector. La línea punteada representa la igualdad entre edades asignadas.

3.2.4 Validación

Para la validación de la deposición anual se utilizaron 90 vértebras para el análisis de IMR y 81 para el TB de las 291 vértebras leídas. Al igual que en el caso del gatujo el número de muestras utilizado fue bajo, ya que fue difícil de medir el borde vertebral de los peces de mayor edad debido a la cercanía entre bandas en el *corpus calcareum* y en los peces más jóvenes debido a que en algunos casos la parte distal estaba dañada o difusa a causa del procesamiento de la vértebra. Por lo tanto solamente se utilizaron las vértebras que tenían el borde bien definido para categorizar y medir. A su vez, ambos análisis fueron incompletos debido a la ausencia de ejemplares durante los meses de diciembre, febrero y marzo (Fig. 4.9).

El análisis tipo de borde (TB) no presentó un patrón definido, predominando los bordes opacos en todos los meses en que se obtuvieron muestras, con excepción de julio (Fig. 4.9).

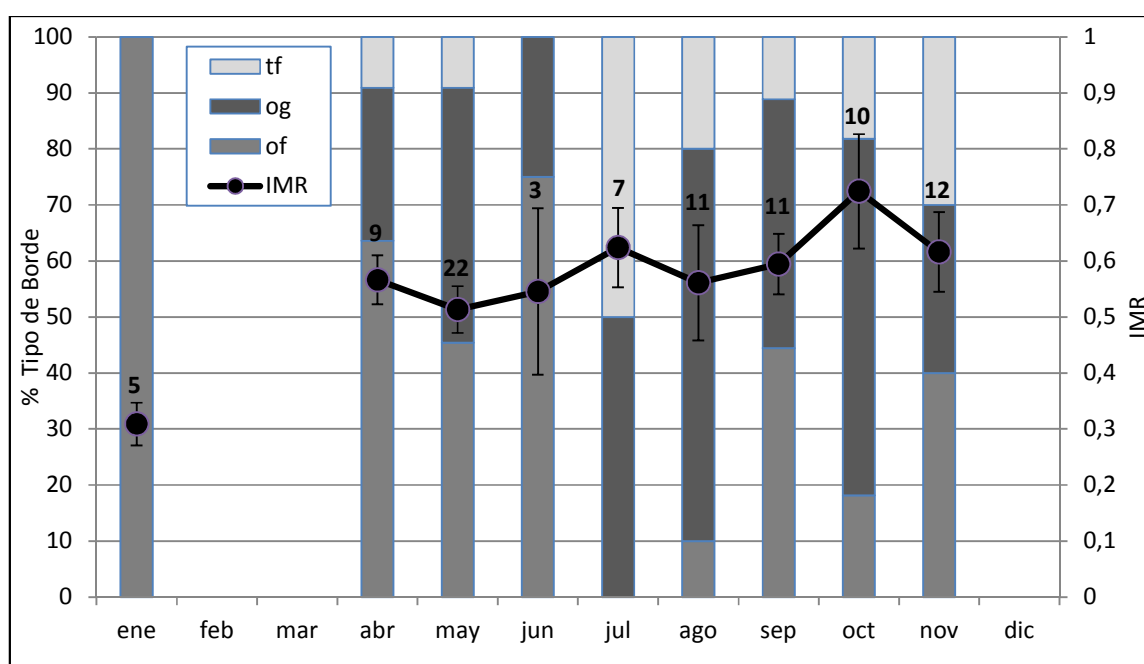


Figura 9. *A. cyclophora*. Tipos de borde (TB) y análisis del incremento marginal del radio (IMR). Las barras muestran la proporción de TB para cada mes: bordes opacos finos (of, gris claro), opacos gruesos (og, gris oscuro) y translucidos finos (tf, blanco). La línea y los puntos indican el IMR, con la medida mensual del incremento marginal \pm el error estándar. El número indica la cantidad de muestras.

Por otro lado, el análisis de IMR tampoco mostró un patrón claro a lo largo del año, ya que no se observaron diferencias significativas en el IMR entre meses (ANOVA: $F = 1,6162$; $p = 0,133$). Sin embargo los menores valores de IMR se observaron durante enero (0,31), indicando que las bandas podrían comenzar a formarse durante el verano completando la formación de los anillos hacía la primavera (octubre) (Fig. 4.9).

3.2.5 Lectura de edades y modelos de crecimiento

De las 306 vértebras procesadas, se realizó la lectura de 291 vértebras, descartándose el resto por presentar marcas ilegibles o el *corpus calcareum* y/o la *intermedalia* dañados. Las edades observadas en las secciones vertebrales de los machos variaron entre 0+ y 8 años ($n = 124$), correspondiendo la menor edad a un ejemplar de talla de 21 cm y la mayor edad a ejemplares de tallas entre 52-64 cm. El mayor número de muestras correspondió a ejemplares juveniles de 5 años (18%) y adultos (considerando la $LT_{50\%}$ y $E_{50\%}$ reportada más adelante) entre 6 y 7 años (32%) (Tabla 4.2).

En el caso de las hembras las edades observadas en las secciones vertebrales estuvieron entre 1 y 10 años ($n = 167$) (Tabla 4.2), encontrándose la menor edad en individuos de tallas entre 26-33 cm y la mayor edad en individuos entre 62-65 cm de largo total. En cuanto al mayor número de ejemplares estuvo en las franjas etarias de juveniles entre los 3 y 6 años (56%) y adultos (considerando la $LT_{50\%}$ y $E_{50\%}$ reportada más adelante) de 7 años (14%) (Tabla 4.2).

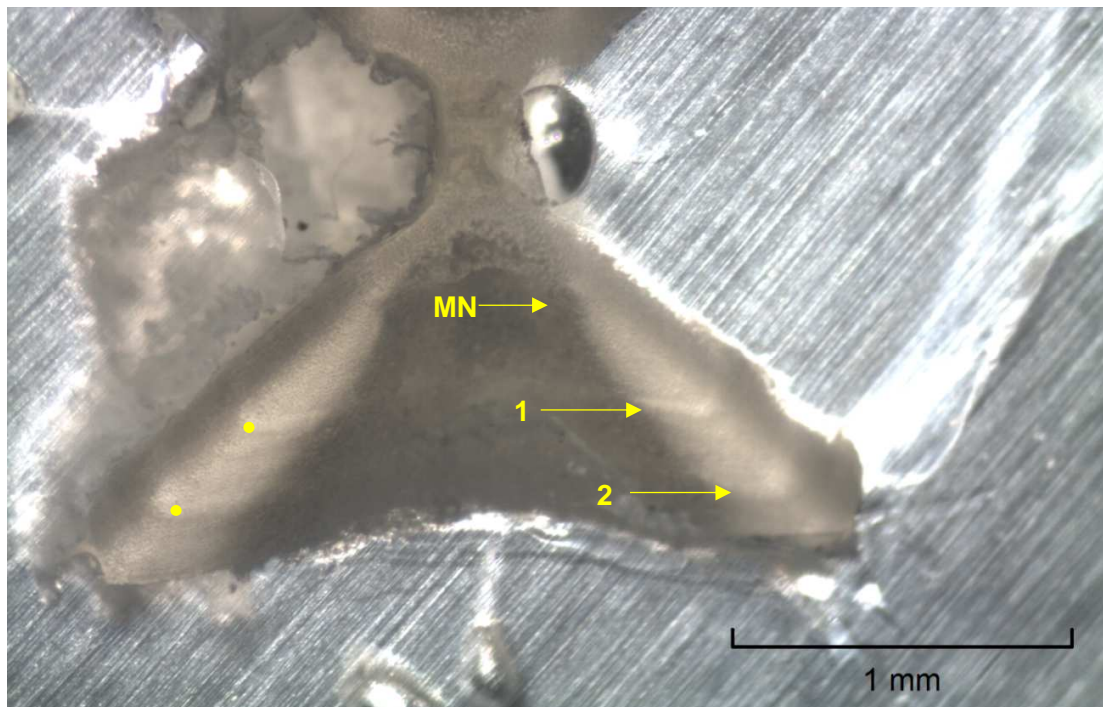
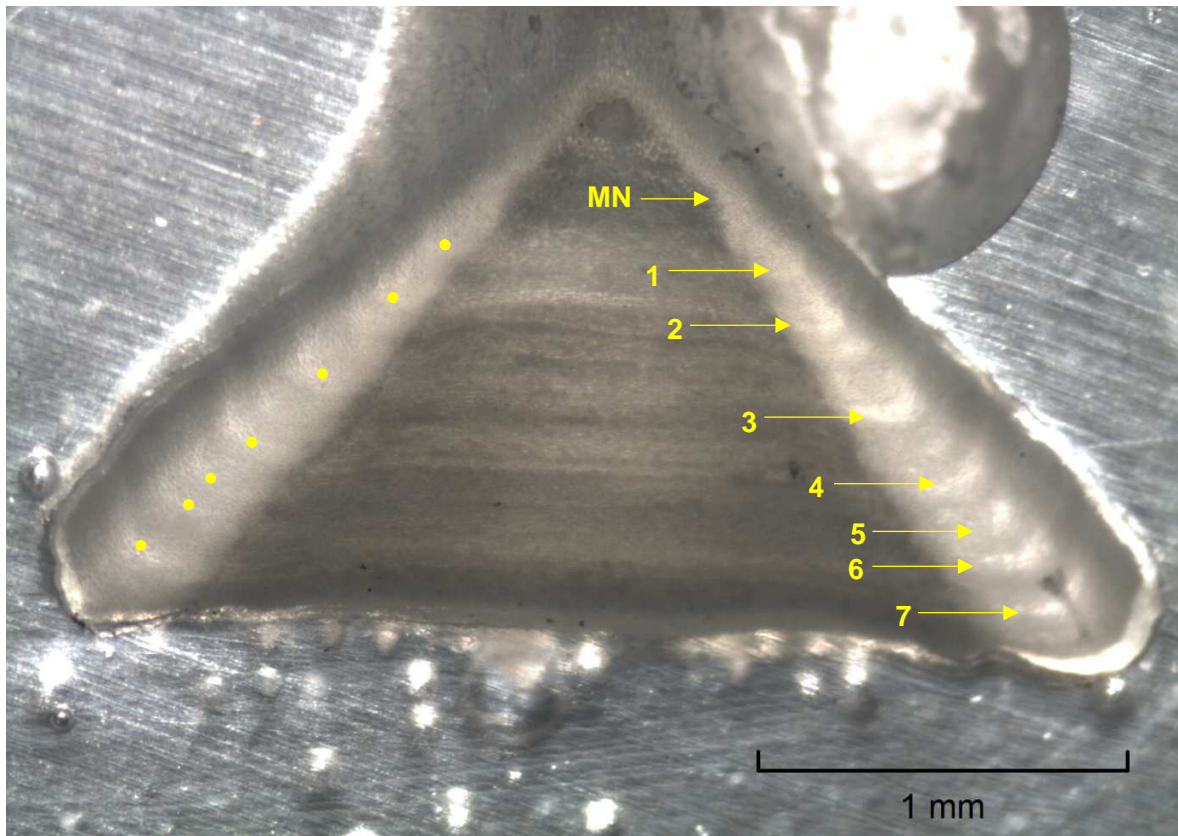


Figura 4.10. *A. cyclophora*. (A) Sección vertebral con 7 bandas de crecimiento en una hembra de 55 cm de LT (B) Sección vertebral con 2 bandas de crecimiento en un macho de 40 cm de LT. Aumento 40X. Escala 1 mm.

Tabla 4.2. *A. cyclophora*. Talla promedio (LT) y número de ejemplares (n) por cada grupo de edad asignado para macho y hembras.

Edad (años)	Hembras		Machos	
	LT media (cm)	n	LT media (cm)	N
0,5	-	-	21	1
1	29,7	13	29	10
2	36,1	17	37,1	16
3	40,7	20	42,9	12
4	45,3	19	47,5	15
5	49,8	21	51,4	22
6	53,6	33	54,2	22
7	57,0	23	56,0	18
8	56,5	8	59,4	8
9	60,1	9		
10	63,5	4		
Total		167		124

En cuanto los modelos de crecimiento, los valores estimados del parámetro K estuvieron entre 0,25-0,62 años⁻¹ para machos y 0,15-0,51 años⁻¹ para hembras. El modelo de Gompertz de 2 parámetros (2GGF) estimó el mayor valor de K para cada uno de los sexos (0,62 años⁻¹ para machos y 0,51 años⁻¹ para hembras), pero presentó el menor soporte estadístico ($\Delta_i > 10$; $w_i = 0,00$). Mientras que el modelo de Von Bertalanfy de 3 parámetros (3VBGF), estimó el menor valor del parámetro K para machos y hembras, siendo de 0,15 años⁻¹ y 0,25 años⁻¹ respectivamente (Tabla 4.3).

En el caso de los machos, el modelo 3VBGF fue el de mejor ajuste estadístico ($w_i = 0,564$; % $w_i = 56,38$), estimando un valor K de 0,25 años⁻¹, un L_∞ de 64,3 cm y un L_0 de 18,7 cm (Tabla 4.3, Fig. 4.11A). En cambio, para las hembras el modelo de Gompertz de 3 parámetros (3GGF) fue el de mejor ajuste estadístico ($w_i = 0,51$; % $w_i = 51$), estimando un valor K de 0,24 años⁻¹, un L_∞ de 68,36 cm y L_0 de 23,74 cm (Tabla 4.3, Fig. 4.11B). Estos modelos, por presentar el mejor ajuste y significación biológica en cuanto a los valores de L_∞ y L_0 estimados, fueron seleccionados como los más adecuados para expresar el crecimiento en cada sexo.

Se observaron diferencias significativas al comparar cada uno de los modelos evaluados entre sexos. El modelo 3VBGF presentó diferencias significativas entre machos y hembras al comparar cada uno de los parámetros individualmente y al comparar el

modelo completo ($\chi = 22,58$; g.l. = 3; $p < 0,05$). En el caso del modelo 2VBGF presentó diferencias significativas en el parámetro L_{∞} ($\chi = 15,42$; g.l. = 1; $p < 0,05$) y K ($\chi = 13,6$; g.l. = 1; $p < 0,05$), sin presentar diferencias al comparar el modelo completo ($\chi = 4,99$; g.l. = 2; $p = 0,08$). En el modelo 3GGF existieron diferencias significativas en los tres parámetros y al comparar el modelo completo ($\chi = 26,22$; g.l. = 3; $p < 0,05$). En cambio el modelo 2GGF presento diferencias en los parámetros L_{∞} ($\chi = 6,86$; g.l. = 1; $p < 0,05$) y K ($\chi = 4,44$; g.l. = 1; $p < 0,05$), pero no al comparar el modelo completo entre sexos ($\chi = 4,04$; g.l. = 2; $p = 0,013$).

Tabla 4.3. *A. cyclophora*. Parámetros estimados con los modelos de crecimiento evaluados: L_{∞} es la talla asintótica (cm); L_0 es la talla de nacimiento (cm), K es la constante de crecimiento (años⁻¹); SCR es la suma de cuadrados residual; AIC es el valor de Akaike; Δ_i es la diferencia del valor AIC entre el modelo i y el modelo de AIC_{min}; w_i es el peso de Akaike; y E_{max} es la longevidad teórica máxima (años). E.S. es el error estándar de los parámetros estimados. 3VBGF: von Bertalanfy de 3 parámetros; 2VBGF: von Bertalanfy de 2 parámetros; 3GGF: Gompertz de 3 parámetros; 2GGF: Gompertz de 2 parámetros; y VBGF-2 fases: von Bertalanfy de 2 fases de crecimiento. Resaltado en negrita el modelo seleccionado.

Sexo	Modelo	K (e.s.)	L_{∞} (e.s.)	L_0 (e.s.)	SCR	AIC	AICc	Δ_i	w_i	% w_i	E_{max}
Machos (n=124)	3VBGF	0,25 (0,05)	64,30 (3,06)	18,71 (2,31)	1930	350,4	350,7	0,00	0,564	56,4	10
	2VBGF	0,36 (0,02)	59,81 (1,22)	12	2040	355,2	355,4	4,68	0,054	5,4	7,7
	3GGF	0,36 (0,05)	61,59 (2,14)	21,12(1,73)	1949	351,6	351,9	1,15	0,317	31,7	8,4
	2GGF	0,62 (0,02)	56,38 (0,78)	12	2358	373,2	373,4	22,69	0,000	0,0	5,5
	VBGF- 2fases	0,26 (0,07)	63,62 (3,81)	t0=-1,27(0,5) th=4,27(2,55) h=0,02(0,09)	1930	354,4	355,1	4,32	0,065	6,4	10,3
Hembras (n=167)	3VBGF	0,15 (0,03)	73,99 (5,37)	22,20 (1,77)	2921	487,9	488,1	0,48	0,402	40,2	17,6
	2VBGF	0,29 (0,02)	62,51 (1,35)	12	3383	510,4	510,6	22,92	0,000	0,0	9,6
	3GGF	0,24 (0,03)	68,36 (3,21)	23,74 (1,40)	2913	487,4	487,7	0,00	0,510	50,9	12,6
	2GGF	0,51 (0,02)	58,29 (0,86)	12	4070	541,3	541,43	53,76	0,000	0,0	6,7
	VBGF- 2fases	0,18 (0,04)	69,60 (5,14)	t0=-2,05(0,53) th=3,55(0,56) h=0,07(0,06)	2899	490,7	491,2	3,51	0,088	8,8	14,6

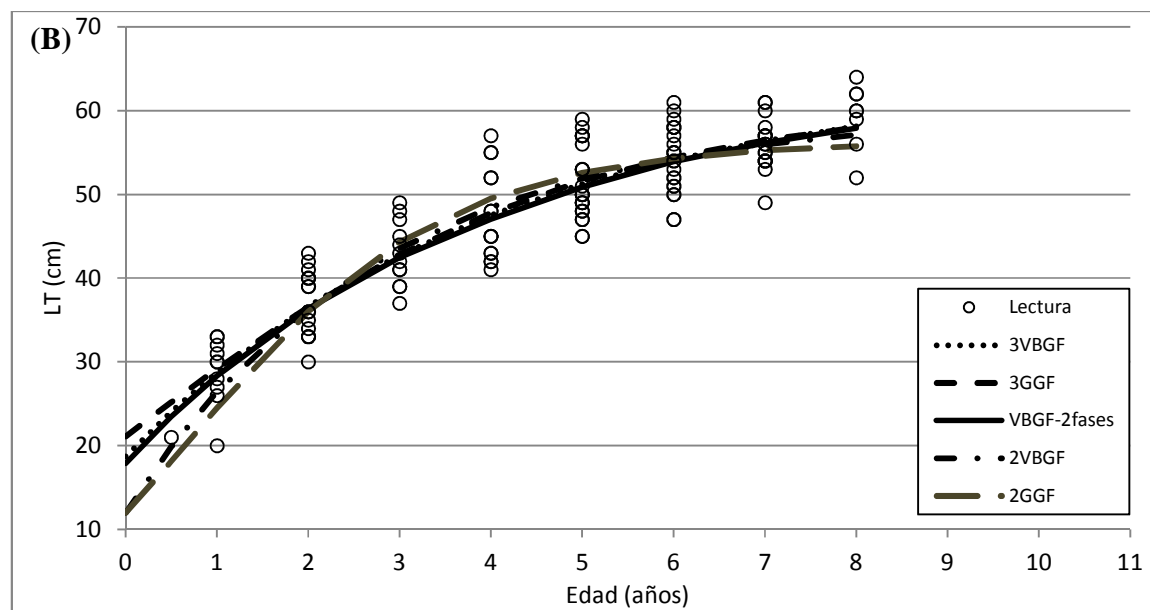
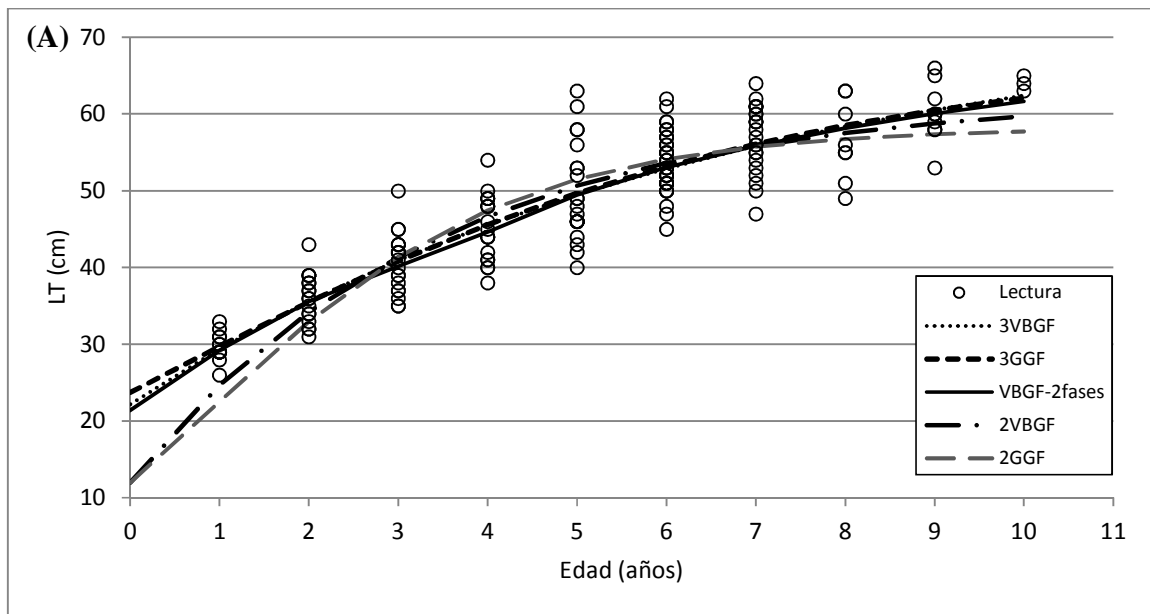


Figura 4.11. *A. cyclophora*. Lecturas de edades vs talla (LT, cm) con el ajuste de las curvas de crecimiento evaluadas. (A) Hembras (B) Machos.

3.3 Madurez: Talla y Edad de madurez sexual

La talla de madurez sexual calculada como $LT_{50\%}$ para las hembras fue de 56,72 cm (IC: 55,69-57,75) ($n = 266$) (Fig. 4.12). Los parámetros del MGL estimados fueron: $a = -0,79942$ (error estand.: 2,7238) y $b = 0,36671$ (error estand.: 0,04911), con un 84 % de la *deviance* explicada por el modelo. El $LT_{50\%}$ estimado para las hembras representó un 82,2% de la talla máxima observada en el GSM ($LT_{\max} = 69$ cm). La talla máxima registrada para una hembra juvenil fue de 63 cm, mientras que la talla mínima de una hembra madura fue de 43 cm.

Para los machos la talla de madurez sexual $LT_{50\%}$ calculada fue de 54,13 cm (IC: 53,44-54,82) ($n = 282$) (Fig. 4.12) que representó un 83,3 % de la talla máxima observada en el GSM ($LT_{\max} = 65$ cm). Los parámetros del MGL estimados fueron: $a = 27,50757$ (error estand.: 3,38798) y $b = 0,50820$ (error estand.: 0,06266), con un 90% de la *deviance* explicada por el modelo. La talla máxima registrada para un macho juvenil fue de 59 cm, mientras que la talla mínima de un macho maduro fue de 39 cm.

Finalmente, la edad de madurez $E_{50\%}$ estimada a partir del $LT_{50\%}$ considerando el modelo de 3VBGF para los machos fue de 6 años y considerando el modelo de 3GGF para hembras fue de 7,2 años.

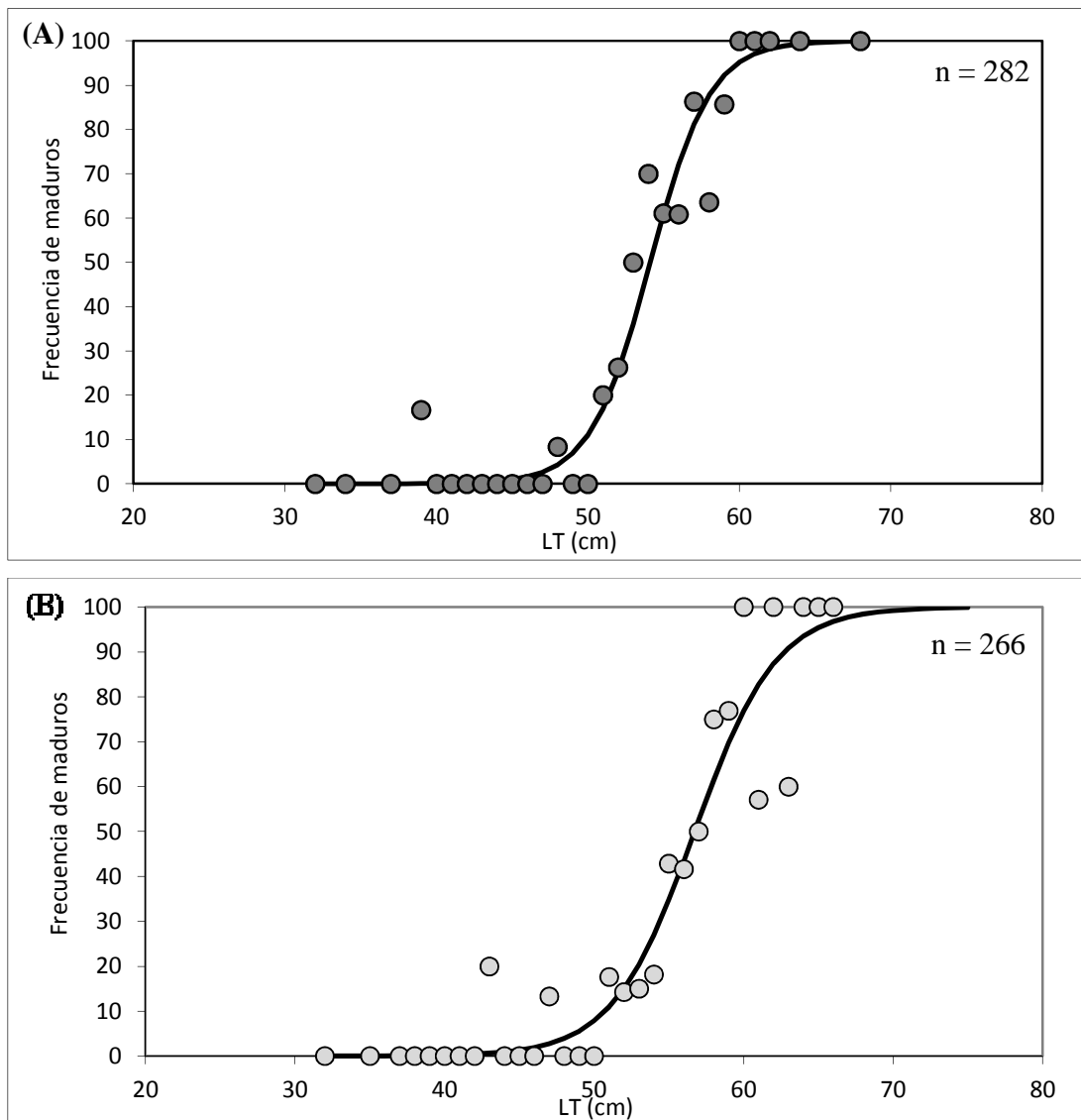


Figura 4.12. *A. cyclophora*. Curvas de ajuste logístico para estimar la talla de madurez ($LT_{50\%}$). (A) Machos (B) Hembras. Los puntos indican la proporción de ejemplares maduros para cada talla (LT).

3.4 Longevidad y Mortalidad natural

La longevidad teórica (E_{\max}) fue calculada como la edad en el cual los ejemplares alcanzan el 95% de la talla asintótica L_{∞} estimada por cada modelo. Los valores de E_{\max} estimados variaron entre 5,5-10,3 años para machos y entre 6,7-17,6 años para hembras, según el L_{∞} estimado por cada modelo de crecimiento (Tabla 4.3). Con el modelo

seleccionado como el más adecuado, la E_{max} estimada en el caso de los machos fue de 10 años con los parámetros del modelo de 3VBGF y en el caso de las hembras fue de 12,6 años con el modelo de 3GGF. Por lo tanto, longevidad estimada fue mayor a las edades máximas observadas en las lecturas para cada sexo.

En cuanto a las estimaciones de mortalidad natural se utilizaron los parámetros de los modelos de crecimiento seleccionados como más adecuados para cada sexo. En el caso de los machos utilizando los parámetros estimados por el modelo de 3VBGFy al considerar una temperatura media anual de 10,85°C para el hábitat de *A. cyclophora*, el modelo de Pauly (1980) determinó una tasa de mortalidad natural igual a 0,39 año⁻¹. Los menores valores de mortalidad natural se obtuvieron con la fórmula de Rickhter y Efanov (1976) siendo la M estimada de 0,26 año⁻¹ y los mayores se obtuvieron con la fórmula de Hoenig (1983) con un valor de 0,44 año⁻¹. Las fórmulas de Jensen (1996) estimaron los valores intermedios, siendo M de 0,40 año⁻¹ y 0,37año⁻¹ con las fórmulas que utilizan el parámetro K y siendo M de 0,27 año⁻¹ con la fórmula que utiliza la $E_{50\%}$. El promedio de M considerando todas las estimaciones fue 0,36 año⁻¹.

En el caso de las hembras, se utilizaron los parámetros estimados con el modelo de 3GGF. El mayor valor de M se estimó con las formula de Jensen (1996) que utiliza el parámetro K por el factor de 1,6, siendo de 0,38 año⁻¹, mientras que la otra fórmula que usa el parámetro K por el factor 1,5 estimo un valor de 0,36 año⁻¹ y la que utiliza la $E_{50\%}$ estimó un valor de 0,23 año⁻¹. El menor valor de mortalidad natural para las hembras también se obtuvo con la fórmula de Rickhter y Efanov (1976) siendo de 0,21 año⁻¹. Finalmente la formula de Pauly (1980) estimó una M de 0,37 año⁻¹ y la fórmula de Hoenig (1983) una M de 0,35 año⁻¹. El promedio de mortalidad natural con todas las estimaciones fue para las hembras fue 0,32 año⁻¹.

4. Discusión

4.1 Muestras obtenidas y estructura de tallas

La talla máxima registrada para machos en este estudio (LT = 68 cm) fue mayor a la previamente reportada en el GSM (LT = 62 cm) (Estalles *et al.* 2011). En cambio en el caso de las hembras (LT = 66 cm) fue menor, ya que la talla máxima reportada por Estalles *et al.* (2011) para un ejemplar hembra fue de 69 cm.

En este estudio no se encontraron diferencias significativas entre sexos en la talla media. A su vez, en los muestreos realizados la talla máxima registrada en machos fue mayor que en el caso de las hembras. Estos resultados difieren de otros trabajos realizados en el ASO y GSM, ya que si bien el rango de tallas para cada sexo fue similar, en todos los casos la talla máxima de las hembras fue mayor y se encontraron diferencias significativas en la talla media entre sexos (Oddone y Vooren 2004, Oddone y Amorin 2007, Oddone *et al.* 2008, Orlando *et al.* 2011, Estalles *et al.* 2011, Wehitt *et al.* 2015).

En cuanto a la proporción sexual, a diferencia de este estudio donde fue 1:1, Estalles *et al.* (2011) encontró predominancia de hembras en las muestras obtenidas en el GSM a partir de desembarques comerciales. En otras regiones del ASO también se observaron resultados disímiles reportándose que no existen variaciones en la composición de sexos en las muestras obtenidas en la plataforma continental uruguaya (Orlando *et al.* 2011) y en el sur de Brasil (Oddone y Vooren 2004), a diferencia de otro estudio en el sur de Brasil donde sí encontraron variaciones en la proporción a favor de las hembras (Oddone y Amorim 2007). Las diferencias encontradas en los distintos estudios podrían estar relacionadas por el área de procedencia de las muestras, sin embargo dado que los ejemplares fueron obtenidos de muestreos de desembarques, donde en muchos casos se desconoce el área y profundidad de procedencia, esta hipótesis no se pudo evaluar. Un análisis espacial permitiría evaluar en mayor detalle el patrón observado y si existe algún tipo de segregación espacial de sexos dada por comportamientos reproductivos o de carácter trófico, patrón común en varias especies de condriictios.

4.2 Edad y crecimiento: Procesamiento de vértebras, análisis de precisión y sesgo, validación, lecturas, ajuste y selección de modelos

4.2.1 Procesamiento de las vértebras

Al igual que en el caso del tiburón gatuzo, en las vértebras de *A. cyclophora* se realizaron secciones sagitales como es recomendado en la mayoría de los trabajos de lecturas en elasmobranquios. A su vez, el patrón de bandas en las vértebras de *A. cyclophora* se observó sin la necesidad de utilizar ninguna tinción disminuyendo los requerimientos tecnológicos, tiempos y costos de procesamiento (Camarero, 2007). La misma técnica fue utilizada para las otras especies del mismo género como *A. platana* (Coller *et al.* 2012) y *A. castelnaui* (Hozbor y Massa 2013).

Por lo tanto el método de procesamiento ha sido aplicado con éxito en esta especie, dado que del total de la muestra solamente fueron descartadas 15 vértebras que presentaron marcas ilegibles en la *intermedalia* y/o el *corpus calcareum* del centro vertebral o se dañaron al realizar el corte o pulido.

4.2.2 Interpretación del radio vertebral

La relación lineal entre el radio vertebral (RV) y el LT demostró que el centro vertebral crece proporcionalmente con el largo de cada individuo, indicando que es una estructura adecuada para la interpretación del crecimiento. La misma relación con similares coeficientes de determinación (r^2) fue reportada por Cassarini (2006) para *A. cyclophora* en el sur de Brasil, sin embargo este autor utilizó el ancho de disco en vez del LT. Por otro lado, la misma relación lineal fue observada para *A. castelnaui* (Hozbor y Massa 2013) y *A. platana* (Coller 2012).

En cuanto a la talla de nacimiento estimada con la relación lineal RV-LT para los sexos combinados y con la medición del RV promedio hasta la marca de nacimiento, se observa que el valor calculado de 12,37 cm es cercano a las tallas mínimas observadas en el sur de Brasil de 13,3 cm y 11,5 cm para machos y hembras respectivamente (Oddone *et al.* 2008). A su vez, en base al tamaño observado de las capsulas, el valor de LT esperado para

neonatos estaría alrededor de 10 cm (Oddone y Vooren 2004) cercano a la talla de nacimiento estimada en este estudio.

4.2.3 Análisis de la precisión y sesgo de las lecturas: verificación

En los gráficos de sesgo no se observaron diferencias apreciables cuando se compararon las lecturas obtenidas entre los diferentes lectores, a excepción de las lecturas para las edades mayores (8 y 10 años). Cabe destacar que en los ejemplares más longevos las últimas bandas de crecimiento se encuentran a menor distancia debido a que con la edad disminuye la tasa de crecimiento, dificultando la interpretación y lecturas lo que explicaría las diferencias observadas por los distintos lectores en los ejemplares de mayor edad.

El nivel de precisión entre lectores observado para *A. cyclophora* (IAPE = 5,8 % y CV = 8,2%) se aproximó a lo recomendado por Campana (2001) quien sugiere valores de IAPE de 5,5% y CV de 7,6 % como aceptables. A su vez el grado de precisión, fue similar a otros estudios del genero *Atlantoraja*, donde se reportaron valores de CV = 11,35% y IAPE = 8,03% para *A. castelnaui* (Hozbor y Massa 2013) y un IAPE = 10% para *A. platana* (Coller 2012). En conclusión el nivel de precisión y la ausencia de un sesgo sistemático entre lectores indican que la interpretación de bandas de este estudio es un método preciso para la asignación de edades en *A. cyclophora*.

4.2.4 Validación

La formación anual completa de las bandas de crecimiento no pudo ser validada para *A. cyclophora* mediante las dos técnicas indirectas utilizadas. Uno de los inconvenientes fue que no se obtuvieron muestras durante los meses de diciembre, febrero y marzo. Esto podría deberse a que la flota que pesca en el GSM durante esos meses opero principalmente en un área donde la especie no es capturada o simplemente a la ausencia de ejemplares en los muestreos al azar de los desembarques de la flota comercial durante el periodo abril 2011-octubre 2012 (Fig. 4.5 y Fig. 4.9).

Cailliet (2015) reporta que varios estudios de edad y crecimiento en batoideos han validado las estimaciones, utilizando la combinación de técnicas como MIA, TB, marcado-

recaptura y utilizando marcado con oxitetraciclina (Gallagher y Nolan 1999, Matta y Gunderson 2007, Smith *et al.* 2007). A su vez, diversos estudios en rayas han demostrado el depósito anual del par de bandas usando análisis en cautiverio y MIA, lo que apoya la idea de asumir el depósito anual del par de bandas (Natanson 1993, Sulikowski *et al.* 2003, Sulikowski *et al.* 2005, Matta y Gunderson 2007, Natanson *et al.* 2007, Sagarese y Frisk 2010, James *et al.* 2013, Bellodi *et al.* 2017). En el ASO los estudios de edad y crecimiento realizados en batoideos también asumieron este supuesto para el caso de *A. platana* (Cassarini 2006, Coller 2012), *A. castelnaui* (Cassarini 2006, Hozbor y Massa 2013), *Zearaja chilensis* (Aversa *et al.* 2011, Zavatteri 2010), *Sympeterygia bonapartii* (Hozbor y Massa 2015), *Mylobatis goodei* (Ruocco 2012), *Dasyatis hipostigma* (Ruocco 2012), el género *Bathyraja* (Buecker 2006) y *A. cyclophora* en Brasil (Cassarini 2006). Por lo tanto, para las estimaciones de edades de *A. cyclophora* en el GSM se asumió que cada par de bandas de crecimiento (compuesta por un anillo opaco y un anillo traslucido) representa un año de edad.

4.2.5 Lectura de edades y modelos de crecimiento

Las edades obtenidas en este estudio representan las primeras observaciones reportadas para *A. cyclophora* en el Mar Argentino. Al comparar con otras especies del mismo género estudiadas en el Mar Argentino y que alcanzan tallas mayores, las edades máximas observadas en *A. cyclophora* fueron menores. En el caso de *A. platana* en el GSM se observaron edades entre 1 a 13 para machos (rango LT: 19 a 79 cm) y 1 a 15 años para hembras (rango LT: 19 a 89 cm) (Coller 2012) y en el caso de *A. castelnaui* edades entre 0 a 15 en machos (rango LT: 18, 5 a 123,4 cm) y 0 a 16 años en hembras (rango LT: 24,3 a 126 cm) (Hozbor y Massa 2013).

En Brasil, Cassarini (2006) reportó para *A. cyclophora* edades entre 0 a 21 años para machos y entre 0 a 24 años en hembras, siendo bastante mayores a las observadas en el GSM. También ocurrió lo mismo para el caso de *A. platana* (22 y 23 años) y *A. castelnaui* (29 y 31 años) donde las edades reportadas por Cassarini (2006) fueron mayores a las observadas en el Mar Argentino. La amplia diferencia en las estimaciones entre países se debería a la diferente metodología utilizada y/o interpretación de las marcas de crecimiento.

Cassarini (2006) utilizó el ancho de disco como medida y realizó de retrocálculo de tallas para el ajuste de las curvas de crecimiento. Sin embargo, también podrían existir diferencias regionales en los parámetros de historia de vida, pero esto debería evaluarse con mayor información y realizando comparaciones entre las muestras y lectores para descartar las causas antes mencionadas.

Modelos de crecimiento

La selección del modelo de crecimiento, además del sustento estadístico, estuvo basada en el criterio biológico. Los modelos que tuvieron mayor sustento estadístico fueron el de 3 parámetros de VBGF para machos y el de 3 parámetros de GGF para hembras estimando valores de L_{∞} y L_0 razonables. En el caso de los machos el mejor ajuste estadístico fue del modelo 3VBGF, estimando un L_{∞} de 64,3 cm siendo el más cercano a la talla máxima de *A. cyclophora* observada en el GSM de 68 cm (registrada en este estudio), y estimando un L_0 de 18,71 cm que sobreestima la talla de nacimiento considerada en 12 cm. Esto último es frecuente, ya que en general en los estudios de crecimiento de condrictios los ejemplares neonatos y de tallas chicas están poco representados por lo que el modelo ajusta libremente. En el caso de las hembras, el modelo 3GGF fue el que tuvo mayor sustento estadístico con valores de L_{∞} y L_0 cercanos a los observados en el GSM. Al igual que en machos, el L_{∞} estimado en 68,36 cm fue cercano a la talla máxima observada de 69 cm (Estalles *et al.* 2011) y el L_0 estimado en 23,74 cm sobrestimó la talla de nacimiento considerada. La selección del modelo GGF como el más adecuado coincide con otros estudios de batoideos (Mollet *et al.* 2002, Neer y Thompson 2005, Cailliet *et al.* 2006, Matta y Gunderson 2007, Zavatteri 2010, Ainsley *et al.* 2011, Hozbor y Massa 2013, Bellodi *et al.* 2017). Esta función de crecimiento ha sido frecuentemente usada en especies de los órdenes rajiformes y myliobatiformes, y algunos autores proponen que podría ser más adecuada para elasmobranquios ovíparos (Goldman *et al.* 2012). El modelo de GGF es similar a la función logística, posee un punto de inflexión y describe mejor el crecimiento en especies que continúan incrementando en peso y volumen una vez alcanzada la longitud máxima como ocurriría en algunas especies de batoideos (Goldman *et al.* 2012).

Diferencias entre sexos en los modelos de crecimiento

La comparación de modelos entre sexos mostró diferencias significativas, lo que fue reportado en varias especies de batoideos (Lincadeo *et al.* 2006, Frisk y Miller 2006, Sulikowskiet *al.* 2007, Natanson *et al.* 2007, Smith *et al.* 2007, Gburskiet *al.* 2007, Zavatleri 2010) y específicamente para *Atlantaroja castelnaui* en la región bonaerense (Hozbor y Massa 2013). Para *A. cyclophora* en este estudio se observó que para cada uno de los modelos evaluados las hembras tuvieron un coeficiente de crecimiento K menor y alcanzaron un L_{∞} mayor que los machos. Sin embargo, como se dijo anteriormente los modelos seleccionados para cada sexo por el criterio biológico y por el ajuste de los datos talla-edad fueron diferentes.

Coefficiente de crecimiento o parámetro K

En los estudios de edad y crecimiento es importante evaluar varios modelos, con los cuales se obtienen diferentes estimaciones del coeficiente de crecimiento K (Cailliet *et al.* 2006, Romine *et al.* 2006). Sin embargo para seleccionar el modelo adecuado, como se describió anteriormente, hay que considerar el criterio estadístico y biológico. En el caso de *A. cyclophora* para machos el modelo 3VBGF, considerado el más adecuado, estimó un parámetro K de $0,25 \text{ años}^{-1}$. En cambio para las hembras, tanto el modelo de 3VBGF y 3GGF tuvieron similar ajuste estadístico y estimaron L_{∞} y L_0 biológicamente razonables. Con el modelo de 3VBGF de hembras se estimó un K de $0,15 \text{ años}^{-1}$ menor que en machos, en cambio con el 3GGF el parámetro K fue de $0,24 \text{ años}^{-1}$ similar al estimado en machos con el modelo 3VBGF. Dado que el modelo 3GGF para hembras tuvo un mayor ajuste estadístico y estimó un L_{∞} más cercano a la talla máxima observada en el GSM fue seleccionado como el más adecuado.

En Brasil las estimaciones del parámetro K reportadas para *A. cyclophora* fueron de $0,068 \text{ año}^{-1}$ para los dos sexos juntos, siendo menores a las obtenidas en este estudio (Cassarini 2006). Lo mismo ocurrió para las otras dos especies del género *Atlantoroja*, ya que Cassarini (2006) reportó menores valores del parámetro K que los registrados en Argentina (Tabla 4.4). Esto se debería a los motivos explicados anteriormente, ya que la metodología utilizada en cada uno de los países fue diferente. Como se dijo, Cassarini (2006) utilizó el ancho de disco como medida y realizó retrocálculo para el ajuste de las

curvas de crecimiento, obteniendo edades máximas mayores lo que generaría menores valores en la estimación del parámetro K.

El coeficiente de crecimiento K estimado en este estudio para *A. cyclophora* se encuentra dentro del rango de valores reportados para la familia Rajidae, que van desde un crecimiento muy lento en *Leucoraja naevus* con un $K = 0,019 \text{ año}^{-1}$ hasta un crecimiento relativamente rápido para *Raja miraletus* con un $K = 0,5 \text{ año}^{-1}$ (Frisk 2010). El promedio de la tasa de crecimiento en la familia Rajidae es un $K = 0,14 \text{ año}^{-1}$ para machos y $0,12 \text{ año}^{-1}$ para hembras (Frisk 2010). Por lo tanto los valores del coeficiente K obtenidos en este estudio indican que *A. cyclophora* poseería un tipo de crecimiento rápido ($K > 0,2 \text{ año}^{-1}$) por encima de la media en la familia Rajidae y sería la especie de crecimiento más rápido en el género *Atlantoraja* (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Parámetros de crecimiento estimados para las especies del género *Atlantoraja*.

Especie	Sexo	K (año^{-1})	L_{∞} (cm)	L_0 (cm) / t_0	Modelo	Región	Estudio
<i>A. castelnaui</i>	H	0,168	146,3	27,3	3GGF	Bs.As., Argentina	Hozbor y Massa 2013
	M	0,158	151,4	28,3	3GGF		
<i>A. castelnaui</i>	H	0,055	$AD_{\infty}=89,5$	$t_0= -2,119$	3VBGF	Brasil	Cassarini 2006
	M						
<i>A. platana</i>	H	0,08	105,5	$t_0= -3,57$	3VBGF	GSM, Argentina	Coller 2012
	M	0,09	103,7	$t_0= -3,16$	3VBGF		
<i>A. platana</i>	H	0,053	$AD_{\infty}=78,8$	$t_0= -1,249$	3VBGF	Brasil	Cassarini 2006
	M						
<i>A. cyclophora</i>	H	0,068	$AD_{\infty}=52,3$	$t_0= -4,641$	3VBGF	Brasil	Cassarini 2006
	M						
<i>A. cyclophora</i>	H	0,24	68,3	23,74	3VBGF	GSM, Argentina	Este estudio
	M	0,25	64,3	18,71	3GGF		

4.3 Madurez: Talla y Edad de madurez sexual

Las tallas de madurez estimadas en este estudio fueron similares a las reportadas previamente en Mar Argentino. En el GSM Estalles *et al.* (2011) estimo un $LT_{50\%}$ de 53cm ($n = 183$; rango 36-62 cm) para machos y de 59 cm ($n = 299$; rango 34-69 cm) para hembras, evaluando un rango de longitudes similar al de este estudio dado que las muestras provenían de la fracción de tallas comerciales. En la región costera bonaerense (34-42°S), también fueron reportadas tallas de madurez similares a las estimadas en este trabajo, siendo $LT_{50\%}$ de machos de 53,7 cm y el de hembras de 56,8 cm (Wheitt *et al.*, 2015). En

cambio, en el sur de Brasil las tallas de madurez reportadas fueron menores, estimándose en la región de Guarujá (estado de San Paulo) en 46,3 cm para machos y 53,2 cm para hembras (Oddone *et al.* 2008), mientras que en las costas de Rio Grande do Sul fueron de 48,5 cm y 52,8 cm para machos y hembras respectivamente (Oddone y Vooren 2005). Al comparar las estimaciones realizadas en el sur de Brasil con las reportadas en el Mar Argentino y las estimadas en este estudio, se puede observar que existiría un patrón de incremento de la talla de madurez con la latitud.

Diferencias regionales en la talla de madurez fueron observadas en varias especies de condrictios (Templeman 1987, Yamaguchi *et al.* 2000, Lombardi-Carlson *et al.* 2003, Cope 2006, Frisk 2010), por lo cual es importante analizar y considerar su variabilidad cuando se realizan evaluaciones y manejo de especies ampliamente distribuidas. Específicamente en el caso de las rayas, variaciones geográficas en la talla de madurez fueron descritas en diferentes regiones. Por ejemplo, Templeman (1987) reportó que la madurez sexual de *Raja radiata* en el norte de Islandia y oeste de Groenlandia es diferente a la observada en los Grandes Bancos al este de Canadá. En el ASO este patrón también ya había sido reportado para otras especies de la familia Rajidae. Por ejemplo, para la raya endémica *Rioraja agassizi* se estimó un talla de madurez de 47 cm para machos y 52 cm para hembras entre el norte de Argentina y sur de Brasil (Colonello *et al.* 2007b), mientras que tallas de madurez de 32 cm en machos y 40 cm en hembras fueron reportadas a latitudes menores en el sudeste de Brasil (Oddone *et al.*, 2007). Otro ejemplo es el de las rayas *Psammobatis rudis* y *Psammobatis normani* para las cuales se reportaron variaciones latitudinales en la frecuencia de tallas, el largo total y la talla de madurez, siendo menores en las muestras provenientes del área del norte del ASO (Mabragaña y Cousseau 2004). Estos autores postulan que dichas variaciones podrían ser consecuencia de diferentes condiciones oceanográficas y el efecto de la presión pesquera.

A su vez en este estudio se observó diferencias entre sexos en la talla de madurez, siendo mayor en las hembras que en los machos. Lo mismo fue reportado para la especie en otras regiones (Oddone y Vooren 2005, Oddone *et al.* 2008, Wheitt *et al.* 2015) y sería un patrón común en el género *Atlantoraja* (Oddone y Amarin 2008, Collonello *et al.* 2012, Coller 2012). Sin embargo en elasmobranquios ovíparos estas diferencias entre sexos en la talla de madurez no son un patrón generalizado, existiendo casos donde ambos sexos

maduran a tallas similares, hembras que maduran a tallas mayores que los machos y viceversa (Ebert *et al.* 2008, Colonello *et al.* 2012).

Las tallas de madurez estimadas en este estudio representaron un 82-83% de la talla máxima de *A. cyclophora*. En el sur de Brasil fueron observados valores similares para la especie, representando la talla de madurez entre un 76-78% y 82-84% para machos y hembras respectivamente (Oddone y Vooren 2005, Oddone *et al.* 2008). A su vez, Frisk (2010) reportó que la talla de madurez en rayas se encuentra entre un 60% y 90% de la talla máxima, por lo tanto los valores estimados de este estudio están entre los porcentajes más altos. Ese porcentaje de la talla de madurez respecto a la talla máxima alcanzada sería un patrón común para el género *Atlantoraja* en el Mar Argentino, dado que para las otras especies han sido observados valores cercanos a los observados para *A. cyclophora* en este estudio. Colonello *et al.* (2012) estimaron que la talla de madurez de *A. castelnaui* representa el 78,4% de la talla máxima observada en machos y un 80 % en hembras, y Coller (2012) para *A. planana* estimó un 77,2 % en machos y un 76,4% en hembras.

Por último, la edad de madurez estimada en este estudio representó un 60% de la longevidad estimada en machos y un 57% de la longevidad de las hembras, siendo un porcentaje similar al promedio en rayas reportado en la revisión realizada por Frisk (2010) que fue de 64% en hembras y 60% en machos. Valores similares fueron reportados para *A. castelnaui* donde la edad de madurez representó un 64 % de la edad máxima en hembras y un 57% en los machos (Hozbor y Massa 2013).

Finalmente, considerando las diferencias entre la proporción de la $E_{50\%}:E_{máx}$ (57-60%) y del $LT_{50\%}:LT_{máx}$ (80-82%) sería interesante evaluar cual de los dos parámetros reproductivos es el mejor indicador al analizar la vulnerabilidad de la especie a la presión pesquera.

4.4 Longevidad y Mortalidad natural

La longevidad teórica estimada (E_{max}) en *A. cyclophora* varió entre 5,5-10,3 años para los machos y entre 6,7-17,6 años para las hembras. Las estimaciones menores de E_{max} que se obtuvieron con los parámetros del modelo 2GGF son imposibles, ya que en la lectura de vertebras se observaron mayores edades. En cambio las estimaciones obtenidas

con los modelos seleccionados como más adecuados serían más reales ya que fueron cercanas a las edades máximas observadas. En el caso de los machos la edad máxima observada fue de 8 años en un ejemplar de 64 cm y la longevidad teórica estimada con el $L_{\infty} = 64,3$ cm del modelo 3VBGF fue de 10 años. De igual forma, la edad máxima observada en hembras fue de 10 años en un ejemplar de 65 cm y la E_{\max} estimada con el $L_{\infty} = 68,36$ cm del modelo 3GGF fue de 12,6 años.

En Brasil Cassarini (2006) estimó mayores valores para *A. cyclophora*. Este autor reportó edades máximas observadas de 21 años para machos y 24 años para hembras y valores de longevidad de 34,4 años y 36,6 años para machos y hembras respectivamente. Estas diferencias entre estudios se deberían a las mismas causas explicadas anteriormente para los parámetros de crecimiento.

La máxima edad validada para cualquier especie de batoideos fue de 28 años para *Amblyraja radiata* en la costa este de Canadá, donde utilizando ^{14}C demostraron la formación anual de bandas de crecimiento en cuatro especies de rayas (McPhie y Campana 2009b, Cailliet *et al.* 2015). Por otro lado, Frisk (2010) reportan que en la familia Rajidae los machos viven en promedio 17,3 años (desv. est. = 4,94) y las hembras 17,5 años (desv. est. = 5,7), con edades máximas que van desde los 8 años para machos de la especie *Raja texana* (Sulikowski *et al.* 2007) hasta 50 años en *Dipturus batis*. Sin embargo hay que considerar que esta última estimación se basó en una extrapolación con los parámetros de VBGF del ejemplar de mayor edad observada de 23 años (Frisk 2010).

Dentro del género *Atlantoraja*, en el Mar Argentino Hozbor y Massa (2013) estimaron para *A. castelnaui* una longevidad teórica de 22,1 años para machos y 20,8 años para hembras, mientras que Coller (2012) estimó para *A. platana* longevidades de 29 y 31 años para machos y hembras respectivamente. Por lo tanto, considerando el rango de valores registrados para diferentes especies de rayas, *A. cyclophora* se encuentra entre las de menor longevidad dentro de la familia Rajidae y del género *Atlantoraja*.

En cuanto a la mortalidad natural las estimaciones obtenidas para *A. cyclophora* en el GSM estuvieron dentro del rango de valores reportados para la familia Rajidae. Frisk *et al.* (2005) reportaron valores de mortalidad natural en la familia Rajidae que variaron entre $M = 0,09 \text{ año}^{-1}$ para *Dipturus batis* y $M = 0,55 \text{ año}^{-1}$ para *Leucoraja erinacea*. Entre las especies de rayas que estos autores analizaron, las de tallas menores similares a *A.*

cyclophora, presentaron valores de M de 0,39 año⁻¹ para *Leucoraja naevus* y 0,45-0,55 año⁻¹ para *L.erinacea* (Frisk *et al.* 2002, Frisk *et al.* 2005). Estos últimos valores coinciden con las estimaciones obtenidas en este estudio para *A. cyclophora*, ya que la M promedio estimada fue de 0,32 y 0,36 año⁻¹ para hembras y machos respectivamente, con un rango de estimaciones entre 0,26-0,44 año⁻¹ en machos y entre 0,21-0,38 año⁻¹ en hembras.

En Brasil Cassarini (2006) estimó para *A. cyclophora* tasas de mortalidad natural en entre 0,08-0,21 año⁻¹ y 0,9-0,23 año⁻¹ para hembras y machos respectivamente. Estos valores fueron menores a los reportados en este estudio para el GSM, lo que es de esperar ya que las estimaciones de mortalidad natural derivan de los parámetros de crecimiento los cuales fueron diferentes entre regiones. Cassarini (2006) estimó una tasa de crecimiento menor, mayor longevidad y mayor edad de madurez, lo que se relaciona directamente con la menor M estimada.

4.5 Conclusiones

Los resultados de este estudio indican que para *A. cyclophora* existen diferencias entre sexos en la talla/edad de madurez y longevidad, siendo las hembras las que maduran a edad y tallas mayores y son más longevas. Sin embargo el coeficiente de crecimiento K estimado en este estudio indica que tienen un tipo de crecimiento similar ($K_{\text{machos}} = 0,25$ años⁻¹ y $K_{\text{hembras}} = 0,24$ años⁻¹). Si bien estas diferencias pueden no ser biológicamente significativas, los diferentes parámetros estimados para cada sexo podrían ser incorporados en los modelos de análisis demográficos.

A su vez, las estimaciones obtenidas en este estudio en el GSM indican que el la raya ojona *A. cyclophora* tiene un crecimiento relativamente rápido ($K > 0,2$ año⁻¹), es la especie de menor longevidad dentro del género *Atlantoraja* y tiene una edad de madurez tardía ($E_{50\%} = 6-7$ años, 57-60 % de la longevidad estimada).

Frisk (2010) describe que en general los batoideos son un grupo de especies de alta longevidad y crecimiento lento pero con un diverso rango de características de historia de vida, que hace que existan especies con un continuo de estrategias de vida que van desde “lentas” hacia “rápidas” haciendo que sea diferente su respuesta a la explotación pesquera. Si bien algunas de las características de historia de vida estimadas en este estudio para *A.*

cyclophora (crecimiento relativamente rápido y baja longevidad entre el grupo de las rayas) la ubicarían dentro de las especies de rayas de menor talla que poseen estrategias de vida consideradas “rápidas”, sin embargo hay otras características que indicarían una mayor vulnerabilidad a la explotación pesquera (edad y talla de madurez elevada). Por lo tanto, hay que considerar que en comparación con los peces óseos, tanto *A. cyclophora* como el resto de los batoideos alcanzan su madurez a edades elevadas y tienen longevidades altas que los hace particularmente vulnerables a la explotación pesquera (Stevens *et al.* 2000, Dulvy and Reynolds 2002, Field *et al.* 2009, Frisk 2010).

A nivel mundial se han registrado casos donde altos niveles de mortalidad por pesca han generado cambios en la abundancia, distribución y composición de tallas de varias especies de rayas (Brander 1981, Walker and Hislop 1998; Agnew *et al.* 2000, Dulvy *et al.* 2000, Dulvy y Reynolds 2002, Figueiredo *et al.* 2007, Frisk *et al.* 2008, McPhie y Campana 2009, Frisk 2010). Si bien en el GSM, la raya *A. cyclophora* no es una especie objetivo y no se encuentra dentro de las de mayor volumen desembarcado (Estalles *et al.* 2011), es captura frecuentemente como *by-catch* y comercializada dentro del conjunto de rayas. Con el incremento de la presión pesquera y los cambios de la composición de especies que podrían darse debido a la disminución de las poblaciones de especies de mayor talla en la región, es probable que puede convertirse en una especie de mayor importancia comercial. Por lo antedicho y considerando las características de historia de vida específicas de *A. cyclophora* y del resto del conjunto de rayas, es importante incrementar el monitoreo y las evaluaciones para conocer su estado poblacional y el grado de susceptibilidad tanto en el GSM, como a nivel regional en toda su área de distribución.

Por último, en lo referente al estudio de edad y crecimiento en *A. cyclophora*, como propone Cailliet *et al.* (2015) es importante avanzar hacia la validación de las estimaciones de edad realizadas en este estudio, dado que la calidad de las evaluaciones poblacionales están directamente relacionadas con la calidad y precisión de los parámetros que las producen (crecimiento, edad de madurez, mortalidad y longevidad). Por lo tanto, a fin de reducir el nivel de incertidumbre que normalmente acompaña a las evaluaciones de peces, es importante contar con parámetros demográficos con la mayor exactitud posible (Cailliet 2015).

5. Bibliografía

Agnew D. J., Nolan C. P., Beddington J. R., Baranowski R. 2000. Approaches to the assessment and management of multispecies skate and ray fisheries using the Falkland Islands fishery as an example. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 429-440.

Ainsley S. M., Ebert D. A., Cailliet G. M. 2011. Age, growth, and maturity of the whitebrow skate, *Bathyraja minispinosa*, from the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science* 68: 1426-1434.

Akaike H. 1974. New look at statistical-model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716-723.

Alarcón C., Cubillos L., Acuña E. 2011. Length-based growth, maturity and natural mortality of the cockfish *Callorhynchus callorhynchus* (Linnaeus, 1758) off Coquimbo, Chile. *Environ Biol Fish* 92: 65-78.

Aversa M. L., Dans S. L., García N., Crespo E.A. 2011 Growth models fitted to *Dipturus chilensis*, length-at-age data support a two-phase growth. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 33-49.

Bellodi A., Porcu C., Cannas R., Al Cau, Marongiu M. F., Mulas A., Vittori S., Follesa M. C. 2017. Life-history traits of the long-nosed skate *Dipturus oxyrinchus*. *Journal of Fish Biology* 90 (3): 867-888.

Bernasconi J. F. y Navarro G. 2014. Explotación mundial y estado de conservación de los condriictios. Inf. GP n°11-2014. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI). 12 pp.

Bernasconi J.F. y Monsalvo M. 2015. Informe de capturas de Rayas Período Enero-Abril 2013-2015. Informe GP n° 07-2015. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI). 9 pp.

Bovcon N. D., Góngora M. E., Marinao C. y González-Zevallos D. 2013. Composición de las capturas y descartes generados en la pesca de merluza común *Merluccius hubbsi* y langostino patagónico *Pleoticus muelleri*: un caso de estudio en la flota fresquera de altura del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48 (2): 303-319.

- Brander K. 1981. Disappearance of common skate *Raia batis* from the Irish Sea. *Nature* 290: 48-49.
- Braccini J. M., Gillanders B. M., Walker T. I., Tovar-Avila J. 2007. Comparison of deterministic growth models fitted to length-at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 58: 24-33.
- Bücker A. 2006. Age and growth of skates of the genus *Bathyraja* in Argentina. Tesis de Maestría, Universidad de Bremen, Facultad de Biología y Química, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. 56 p.
- Burnham K. P. y Anderson D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd ed. Springer, New York.
- Cailliet G. M., Smith W. D., Mollet H.F., Goldman, K.J. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77: 211-228.
- Cailliet G. M. 2015. Perspectives on elasmobranch life-history studies: a focus on age validation and relevance to fishery management. *Journal of Fish Biology* 87 (6): 1271-1292.
- Campana S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.
- Cassarini L. M. 2006. Dinâmica populacional de raias demersais dos gêneros *Atlantoraja* e *Rioraja* (Elasmobranchii, Rajidae) da costa sudeste e sul de Brasil. Tesis Doctoral en Ciencias, Instituto Oceanográfico de la Universidad de São Paulo, área de Oceanografía Biológica. 206 p.
- Cerrato R. M. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1416-1426.
- Colonello J., Christiansen H. E., Macchi G. J. 2007. Escala de madurez sexual para peces cartilaginosos de la Plataforma Continental Argentina. *Inf. Técnico INIDEP N° 74-07*. 15p.
- Colonello J. H., Garcia M. L, Lasta C. A. 2007b. Reproductive biology of *Rioraja agassizi* from the coastal southwestern Atlantic ecosystem between northern Uruguay (34°S) and northern Argentina (42°S). *Environ. Biol. Fish.*, 80 (2-3): 277-284.

Cousseau M.B., Figueroa D.E., Díaz de Astarloa J.M., Mabragaña E., Lucifora L.O., 2007. Rayas, chuchos y otros batoideos del Atlántico Sudoccidental. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP, Mar del Plata.

Crawley M.J. 2007. The R book. Wiley, West Sussex, England.

Dent F. y Clarke S. 2015. State of the global market for shark products. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 590: 155-160.

Dulvy N. K., Metcalfe J. D., Glanville J., Pawson M. G., Reynolds J. D. 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conserv Biol* 14: 283-293.

Dulvy N. K. y Reynolds J. D. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conserv Biol* 16: 440-450.

Dulvy N. K. y Forrest R. E.. 2010. Life histories, population dynamics and extinction risks in chondrichthyans. En: "Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds). Boca Raton: CRC Press. 639-679 pp.

Dulvy N. K, Flower S. L., Musick J. A., Cavanagh R. D., Kyne P. M., Harrison L. R., Carlson J. K., Davidson L. N. K. Fordham S. V., Francis M. P. *et al.*, 2014. Extinction Risk and Conservation of the World's Sharks and Rays. *eLife* 2014. 3:e00590 <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.00590>.

Ebert D. A., Compagno L. J. V., Cowley P. D. 2008. Aspects of the reproductive biology of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from southern Africa. *ICES Journal of Marine Science* 65: 81-102.

Estalles M., Coller N. M., Perier M. R., Di Giácomo E. E. 2011. Skates in the demersal trawl fishery of San Matías Gulf, Patagonia: species composition, relative abundance and maturity stages. *Aquat. Living Resour* 24: 193-199.

FAO. 2014. FishStatJ global landings database. Capture Production 1950-2012 (Fecha de descarga: Marzo 2014). <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>

Figueiredo I., Moura T., Bordalo- Machado P., Neves A., Rosa C., Serrano Gordo L., 2007, Evidence for temporal changes in ray and skates populations in the Portuguese coast (1998–2003), its implications in the ecosystem. *Aquat. Living Resour.* 20: 85-93.

Field I.C., Meekan M.G., Buckworth R.C., Bradshaw C.J.A. 2009. Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Adv. Mar. Biol.* 56: 275-363.

Fonseca Viana A. y Vianna M. 2014. The feeding habits of the eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Elasmobranchii: Rajiformes) in southeastern Brazil. *Zoologia* 31 (2): 119-125.

Frisk M. G., Miller T. J., y Fogarty M. J. 2002. The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. *ICES Journal of Marine Science* 59: 576-586.

Frisk M. G., Miller T. J., Dulvy N. K. 2005. Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Elasmobranchs: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 27-45.

Frisk M. G. y Miller T. J. 2006. Age, growth, and latitudinal patterns of two Rajidae species in the northwestern Atlantic: little skate (*Leucoraja erinacea*) and winter skate (*Leucoraja ocellata*) *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63 (5): 1078-1091.

Frisk M.G., Miller T.J., Martell S.J.D., Sosebee K. 2008. New hypothesis helps explain elasmobranch "outburst" on Georges Bank in the 1980s. *Ecol Appl* 18: 234-245.

Frisk, M. G. 2010. Life history strategies of batoids. En: "Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds). Boca Raton: CRC Press. 283-316 pp.

Gallagher M. J. y Nolan C. P. 1999. A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1590-1599.

Gburski C. M., Gaichas S. K., Kimura D. K. 2007. Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*R. rhina*) in the Gulf of Alaska. *Environ Biol Fish* 80: 337-349.

Goldman K. J., Cailliet G. M., Andrews A. H., Natanson L. J. 2012. Assessing the Age and Growth of Chondrichthyan Fishes (capítulo 14). En: "Biology of Sharks and Their Relatives", 2da edición. Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M. R. (Eds). CRC Press. 423-451 pp.

Góngora M. E., Bovcon N. D., Cochia P. D. 2009. Ictiofauna capturada incidentalmente en la pesquería de langostinopatagónico *Pleoticus muelleri* Bate, 1888. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44 (3): 583-593.

Hilborn R. y Walters C. J. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York. 570 p.

Hoenig J. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 82(1): 898-902.

Holden M. J. y Vince M. R. 1973. Age validation studies on the centra of *Raja clavata* using tetracycline. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 35: 13-17.

Hozbor N.M., Colonello J. H., Massa A. M. 2011. Composición específica y distribución de los peces cartilaginosos en el sector del Atlántico Sudoccidental comprendido entre 34°-55° S. Período 2003-2005. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional" Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M. B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina): 89-100.

Hozbor N. M. y Massa A. M. 2013. Estimación de los parámetros de crecimiento de *Atlantoraja castelnaui* (familia Rajidae). *Inf. de Invest. INIDEP* 21-2013. 16 pp.

Hozbor N. y Massa A. 2015. Estimación de los parámetros de crecimiento de *Sympterygia bonapartii* (Rajidae). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 27: 71-82.

James K. C., Ebert D. A., Natanson L. J., Cailliet G. M. 2013. Age and growth characteristics of the Starry Skate, *Raja stellulata*, with a description of life history and habitat trends of the central California, U.S.A., skate assemblage. *Environmental Biology of Fishes* 97 (4): 435-448.

Jensen A. 1996. Beverton and Holt life history invariants results from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 820-822.

Kimura D. K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin* 77: 765-776.

Licandeo R. R., Lamilla J. G., Rubilar P. G. y Vega R. M. 2006. Age, growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. *Journal of Fish Biology* 68: 488-506.

- Mabragaña E. y Cousseau M. B. 2004. Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. J. Fish Biol. 65: 559-573.
- Massa, A., Hozbor, N., Vooren, C.M. 2006. *Atlantoraja cyclophora*. En: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1.
- Massa A. M. y Hozbor N. M. 2011. Evolución de la estimaciones de abundancia de los peces cartilaginosos demersales de mayor valor comercial del Atlántico Sudoccidental capturados entre 34° y 41° S. En: “Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional” Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M.B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero, Argentina: 193-205.
- Matta M. E. y Gunderson D. R. 2007. Age, growth, maturity and mortality of the Alaska skate, *Bathyraja parmifera*, in the eastern Bering Sea. Environ Biol Fish 80: 309-323.
- McPhie R. P. y Campana S. E. 2009. Reproductive characteristics and population decline of four species of skate (Rajidae) off the eastern coast of Canada. J Fish Biol 75: 223-246.
- McPhie R. P. y Campana S. E. 2009b. Bomb dating and age determination of skates (family Rajidae) off the eastern coast of Canada. ICES J Mar Sci 66: 546-560.
- Menni R. C. y Stehmann M. F. W. 2000. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 2(1): 69-109.
- Monsalvo M., Bernasconi J. F., Martinez-Puljak G., Navarro G. 2016. Análisis del impacto de la implementación de medidas de manejo específicas para condriictios en la operatoria de la flota argentina. Rev. Frente Marítimo 24: 109-123.
- Mollet H. F., Ezcurra J. M., O'Sullivan J. B. 2002. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832). Marine and Freshwater Research 53(2): 531-541.
- Natanson L. J. 1993. Effect of temperature on band deposition in the Little Skate, *Raja erinacea*. Copeia 1: 199-206.
- Natanson L. J., Kohler N. E., Ardizzone D., Cailliet G. M., Wintner S. P., Mollet H. F. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. Environmental Biology of Fishes 77: 367-383.

Natanson L. J., Sulikowski J. A., Kneebone J. R., Tsang P. C. 2007. Age and growth estimates for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. *Environ Biol Fish* 80(2-3): 293-308.

Neer J. A. y Thompson B. A. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environ Biol Fish* 73: 321-331

Oddone M. C. y Amorim A. F. 2007. Length-weight relationships, condition and population structure of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae, Arhynchobatidae) in South-eastern Brazilian waters, SW Atlantic Ocean. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, 38: 43-52.

Oddone M. C. y Vooren C. M. 2004. Distribution, abundance and morphometry of *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) in southern Brazil, Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology* 2 (3): 137-144.

Oddone M. C. y Vooren C. M. 2005. Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1095-1103.

Oddone M. C. y Amorim A. F. 2007. Length-weight Relationships, Condition and Population Structure of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae, Arhynchobatidae) in Southeastern Brazilian Waters, SW Atlantic Ocean. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 38: 43-52.

Oddone M. C., Amorim A. F., Mancini P. L., Norbis W., Velasco G. 2007. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Muller and Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae), in southeast Brazil, SW Atlantic Ocean. *Scientia Marina* 71(3): 593-604.

Oddone M. C., Norbis W., Mancini P. L., Amorim A. F. 2008. Sexual development and reproductive cycle of the Eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatidae), in southeastern Brazil. *Acta Adriat* 49 (1): 73-87.

Orlando L., Pereyra I., Paesch L. y Norbis W. 2011. Size and sex composition of two species of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae) caught by the bottom trawl fisheries operating on the Uruguayan continental shelf (southwestern Atlantic Ocean). *Brazilian Journal of Oceanography* 59 (4): 357-364.

Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International Pour l'Exploration de la Mer* 39(2): 175-192.

Perez Comesaña J. E., Tamini L. L., Chiaramonte E. G. 2011. El desembarque de batoideos de interés comercial en Puerto Quequen, Provincia de Buenos Aires. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional" Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M. B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina): 207-2015.

Perier M. R., Estalles M., Coller N. M., Suarez M. N., Mora G. J., Di Giácomo E. E. 2011. Chondrichthyan fauna of San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13 (2): 213-220.

Prosdocimi L., Monsalvo M., Martinez-Puljak G. 2015. Informe Anual Variado Costero, 2014. Inf. GP n° 03-2015. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI).

Prosdocimi L., Bernasconi J.F., Monsalvo M., Martinez-Puljak G. 2016. Informe Anual Variado Costero, 2015. Inf. GP n° 02-2016. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI).

Prosdocimi L., Monsalvo M., Martinez-Puljak G. 2017. Informe Variado Costero, 2016. Inf. GP n° 01-2017. Gestión de Pesquerías (GP), Dirección Nacional de Planificación Pesquera (DNPP), Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA), Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina (MINAGRI).

R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Ricker W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191: 1-382.

Rickhter V. y Efanov V. 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. Report No. 76/VI/8 International Commission of the Northwest Atlantic Fisheries.

Roa R., Ernst B., Tapia F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fish. Bull.* 97: 570-580.

Romine J. G., Grubbs R. D., Musick J. A. 2006. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaiian waters through vertebral analysis. *Environmental Biology of Fishes* 77: 229-239.

Ruibal Nuñez J., Bovcon N. D., Cochia P. D., Góngora M. E. 2016. Bycatch of chondrichthyans in a coastal trawl fishery on Chubut province coast and adjacent waters, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 1-12 p.

Ruocco N. L. 2016. Ecología y conservación de los chuchos (Chondrichthyes, Myliobatiformes) del ecosistema costero Bonaerense y uruguayo. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Mar del Plata. 271 pp.

Sagarese S. R. y Frisk M. G. 2010. An investigation of the effect of photoperiod and temperature on vertebral band deposition in little skate *Leucoraja erinacea*. *J Fish Biol* 77: 935-946.

Sanchez R. P., Navarro G., Calvo E., Castillo F. 2011. La pesca y comercialización de condriictios en la Argentina. En: "Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional" Wöhler O. C., Cedrola P., Cosseau M. B. (Eds.). Consejo Federal Pesquero (Argentina): 207-215.

Sanchez, R. P., Navarro G., Rozycki V. 2012. Estadísticas de la Pesca Marina en la Argentina. Evolución de los desembarques 1898-2010. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación. Buenos Aires. 528 p.

Simpfendorfer C., Bonfil R., Robert J., Latour R. 2005. Mortality Estimation. En: "Management techniques for elasmobranch fisheries" Musick J. y Bonfil R. (Eds.) ". FAO Fisheries Technical Paper 474: 166-185.

Smith W. D., Cailliet G. M., Melendez E. M. 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis diptera*. *Marine and Freshwater Research* 58(1): 54-66.

Stevens J. D., Bonfil R., Dulvy N. K., Walker P. A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J Mar Sci* 57: 476-494.

Stehmann M. F. 2002. Proposal of a maturity stages scale of oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Fishery Marine Research* 50 (1): 23- 48.

- Sulikowski J. A., Morin M. D., Suk S. H., Howell W. H. 2003. Age and growth estimates of the winter skate (*Leucoraja ocellata*) in the western Gulf of Maine. Fish Bull 101: 405-413.
- Sulikowski J. A., Kneebone J., Elzey S., Jurey J., Danley P. D., Howell W. H., Tsang P. C. W. 2005. Age and growth estimates of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. Fish Bull 103:161-168.
- Sulikowski J. A., Irvine S. B., DeValerio K. C., Carlson J. K. 2007. Age, growth and maturity of the roundel skate, *Raja texana*, from the Gulf of Mexico, USA. Marine and Freshwater Research 58: 41-53.
- Swain D. P., Jonsen I. D., Simon J. E., Davies T. D. 2013. Contrasting decadal trends in mortality between large and small individuals in skate populations in Atlantic Canada. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 70 (1): 74-89.
- Tamini L. L., Chiaramonte G. E., Perez J. E., Cappozzo H. L. 2006. Batoids in a costal trawl fishery of Argentina. Fish. Res. 77: 326-332.
- Taylor C. C. 1958. Cod growth and temperature. ICES Journal of Marine Science 23: 366-370.
- Templeman, W. 1987. Differences in sexual maturity and related characteristics between populations of thorny skate (*Raja radiata*) in the northwest Atlantic. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 7: 155-167.
- Venables W. N. y Ripley B. D. 2002. Modern applied statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.
- Walker P. A. y Hislop J. R. G. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in rayspecies composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. ICES 55: 392-402.
- Wehitt A., Colonello J. H., Galíndez E. J., Macchi G. J. 2015. Madurez de la raya *Atlantoraja Cyclophora* en el Atlántico Sudoccidental, entre 34 y 42°S. Libro de Resúmenes del III Simpósio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (SIBERCORP) en Porto de Galinhas (Pernambuco, Brasil): 187-188.
- Yamaguchi A., Taniuchi T., Shimizu M. 2000. Geographic variations in reproductive parameters of the star-spotted dogfish, *Mustelus manazo*, from five localities in Japan and in Taiwan. Environmental Biology of Fishes 57: 221-233.




Zavatteri A. 2010. Estudio de edad y crecimiento de la Raya hocicuda *Dipturus chilesis* (Guichenot, 1848) en el Atlántico Sudoccidental (34°-55° LS y 52°-69°LW). Tesis de grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNdMP. 62p.

CAPITULO 5: Conclusiones y discusión final

1. Conclusiones

A modo de resumen, a continuación se detallan los principales resultados obtenidos para cada una de las especies estudiadas considerando los objetivos generales y específicos planteados en cada capítulo (Tabla 5.1):

Tabla 5.1. Resumen de los parámetros estimados y comparación entre las tres especies estudiadas en el GSM: ↑ indica el mayor valor; ↓ indica el menor valor y = indica un valor intermedio o similares entre las especies estudiadas.

	 <i>Callorhynchus callorynchus</i> PEZ GALLO Holocephali (Callorhinchidae)		 <i>Mustelus schmitti</i> TIBURÓN GATUZO Selachii (Triakidae)		 <i>Atlantoraja cyclophora</i> RAYA OJONA Batoidea (Rajidae)	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LT_{max} (cm)	62 (LCLS)	= 76 (LCLS)	94	↑ 106	65	↓ 69
Rango de tallas (cm)	8-59	14-76	37-89	39-106	32-68	32-66
Edades observadas (años)	1-12	= 1-16	1-15	↑ 1-21	1-8	↓ 1-10
LT medio (cm)	43,7	49,6	67,9	72,7	51,3	51,3
Modelo de crecimiento K estimado	GGF L_{∞} μ_{sp} 0,257	↑ GGF L_{∞} μ_{sp} 0,17	VBGF 2-fases 0,12		↓ 3VBGF 0,25	↑ 3GGF 0,24
Longevidad (E_{max})	13,7	↑ 21,4	21,4		↑ 10	↓ 12,6
$LT_{50\%}$ (cm)	43,4	↓ 47,5	66,9	↑ 67,0	54,13	= 56,72
% $LT_{50\%} : LT_{max}$	70%	= 63%	63%	= 71%	83%	↑ 82%
$E_{50\%}$ (cm)	5,7	↑ 9,3	5,6	↓ 5,6	6	= 7,2
% $E_{50\%} : E_{max}$	42%	= 44%	27%	↓ 27%	60%	↑ 57%
M (año ⁻¹) ($M_{promedio}$)	0,28-0,41 (0,35)	0,15-0,30 (0,23)	0,19 - 0,29 (0,23)		0,26-0,44 (0,36)	0,21-0,38 (0,32)

1) Pez gallo, *Callorhynchus callorynchus* (Holocephali: Callorhinchidae):

- Existe diferencias entre sexos en las características de historia de vida del pez gallo en el GSM. La talla máxima, la talla y edad de madurez y la longevidad en el caso de las hembras fueron mayores a la de los machos, mientras que la tasa de crecimiento y mortalidad natural fueron menores.

- Se concluye que la técnica de lectura de edades en la espina dorsal utilizada en este estudio no fue eficaz para estudiar la edad y crecimiento. Existió incertidumbre y poca precisión en cuanto a que las lecturas observadas representan el número máximo de anillos presentes en la espina. A su vez, el método no fue adecuadamente validado para el caso del pez gallo como para otros holocéfalos. Para utilizar la técnica de lectura en la espina deberían realizarse futuros trabajos de validación mediante marcado y recaptura, marcado químico o crecimiento en cautiverio que permitan verificar si existe deposición anual de anillos en la capa interna de dentina para el género *Callorhinchus*.
- Los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio por el análisis de estructura de tallas (método Mix-ACOH) indican que las hembras tienen un crecimiento de tipo moderado ($K = 0,17 \text{ años}^{-1}$; $L_{\infty} = 70,75 \text{ cm}$; $L_0 = 10 \text{ cm}$) mientras que en los machos es de tipo rápido ($K = 0,257 \text{ años}^{-1}$; $L_{\infty} = 53,11 \text{ cm}$; $L_0 = 10 \text{ cm}$). Es importante considerar que el uso de estos parámetros de crecimiento debe ser considerado con precaución, hasta contar con mayor información de validación con otras metodologías que sustenten la determinación de edades obtenida en este trabajo. Realizar un programa de marcado y recaptura en el GSM, permitiría evaluar a largo plazo las estimaciones de crecimiento y obtener información sobre la conectividad poblacional de la especie con otras regiones (como la región bonaerense y las costas de la provincia de Chubut).
- La especie alcanzaría una longevidad teórica cercana a los 13 y 21 años de edad en machos y hembras respectivamente. Estos resultados podrían ser confirmados a través de un estudio de marcado y recaptura del pez gallo en el GSM.
- Existen diferencias entre sexos en la madurez del pez gallo: Hembras $LCLS_{50\%} = 47,48 \text{ cm}$ y $E_{50\%} = 9,34 \text{ años}$. Machos $LCLS_{50\%} = 43,39 \text{ cm}$ y $E_{50\%} = 5,7 \text{ años}$.
- El $LCLS_{50\%}$ de las hembras representó un 62% de la talla máxima, mientras que la $E_{50\%}$ representa el 44% de su longevidad. En los machos, el $LCLS_{50\%}$ representó un 70% de la talla máxima, mientras que la $E_{50\%}$ representó el 42% de su longevidad.

- El rango de mortalidad natural (M) obtenido en este estudio fue entre 0,28 y 0,41 año⁻¹ para los machos y 0,15 y 0,30 año⁻¹ para las hembras, siendo la M_{promedio} de 0,35 año⁻¹ y 0,23 año⁻¹ para machos y hembras respectivamente.

2) Tiburón gatuzo, *Mustelus schmitti* (Elasmobranchii, Selachii: Carchariniformes, Triakidae):

- La estructura de tallas estuvo sesgada hacia los ejemplares de tallas mayores y principalmente adultos (LT > 66 cm) representando un 77% del total de ejemplares muestreados en el caso de las hembras y un 65% en los machos. No se obtuvieron ejemplares neonatos y hubo una baja proporción de juveniles (LT < 66 cm). Esto se debe a que principalmente los ejemplares provienen de muestreos de desembarques donde solo estuvieron representadas las tallas de interés comercial y a que la flota dirigida a merluza *hubbsi* operó en el GSM mayoritariamente a profundidades mayores a los 50 m impactando principalmente sobre la fracción adulta de la población de *M. schmitti*.
- La ausencia total de ejemplares de *M. schmitti* durante los muestreos de mediados de primavera y verano es consistente con el patrón migratorio de la especie descrito para El Rincón. Por lo tanto se plantea la hipótesis de que durante mediados de la primavera y verano la especie se aleja de las aguas del GSM para ingresar a las áreas de reproducción y parición, para luego retornar al golfo durante los meses de otoño e invierno. Una hipótesis alternativa sería que durante el verano el tiburón gatuzo se encuentre en aguas costeras del GSM, zonas que no fueron abarcadas durante ese periodo en los muestreos de este estudio. Por lo tanto sería interesante ampliar los muestreos de la especie para evaluar la presencia del tiburón gatuzo durante verano en aguas costeras y analizar en conjunto con la información que actualmente se está registrando por el Programa de Observadores a Bordo de la provincia de Rio Negro.
- Existieron diferencias entre sexos en las características de historia de vida del gatuzo en el GSM. La talla promedio y máxima, la edad máxima observada, y la longevidad

teórica fueron mayores para las hembras, mientras que la mortalidad natural fue menor a la de los machos.

- No se encontraron diferencias significativas en la talla de madurez. Se estimó un $LT_{50\%} = 66,9$ cm que corresponde a una $E_{50\%} = 5,6$ años para ambos sexos. El $LT_{50\%}$ de las hembras representó un 71% de la talla máxima, mientras que la $Edad_{50\%}$ representó el 27% de su longevidad. En los machos, el $LT_{50\%}$ representó un 63% de la talla máxima, mientras que la $Edad_{50\%}$ representó también el 27% de su longevidad.
- No se encontraron diferencias significativas en las curvas de crecimiento de los modelos evaluados. El modelo de VBGF-2 fases fue seleccionado como el más adecuado por el ajuste estadístico y el criterio biológico. El parámetro K del modelo de VBGF-2 fases para los dos sexos juntos fue de $0,12 \text{ años}^{-1}$, indicando que en el GSM el gatuzo tiene un crecimiento moderado (rango K entre $0,1-0,2 \text{ año}^{-1}$), siendo similar a los valores reportados para la especie en la costa bonaerense.
- Las edades máximas observadas en el GSM fueron de 15 años y 21 años, mientras que la longevidad teórica estimada fue de 21,42 años similar a la máxima lectura de edad en una hembra de 98 cm. Por lo tanto *M. schmitti* es una de las especies más longevas dentro del género *Mustelus* y tiene una edad de madurez relativamente temprana (5,6 años que representa aproximadamente un cuarto de su longevidad estimada).
- La formación anual de las bandas de crecimiento no pudo ser completamente validada mediante las dos técnicas indirectas utilizadas. Sin embargo, basándonos en otros trabajos de *Mustelus*, en este estudio se asumió que el conjunto de bandas de crecimiento (compuesta por un anillo opaco/grueso y un anillo traslucido/fino) representa un año de edad. Para validar el crecimiento en la especie, sería interesante comparar los resultados obtenidos en este estudio con la información de crecimiento que pueda surgir de los programas de marcado y recaptura de tiburón gatuzo.

- No se observó un sesgo apreciable mediante IAPE y el CV por lo tanto el nivel de precisión de la técnica de lecturas utilizada fue considerado aceptable.
- El rango de mortalidad natural obtenido en este estudio fue entre 0,19 y 0,29 año⁻¹, siendo la $M_{\text{promedio}} = 0,23 \text{ año}^{-1}$. El método de Chen y Watanabe (1989) indicó que la M de los neonatos es igual a 0,35 año⁻¹, disminuyendo marcadamente entre los 1 y 6 años alcanzando una M de 0,17 año⁻¹. Luego la M estimada tiene una fase estable con un promedio de 0,15 año⁻¹ entre los 7 y 17 años, incrementándose hasta 0,17 año⁻¹ a los 21 años.

3) Raya ojona, *Atlantoraja cyclphora* (Elasmobranchii, Batoidea: Rajiformes, Rajidae):

- Existieron diferencias entre sexos en las características de historia de vida de la raya ojona en el GSM, siendo las hembras las que maduran a edad y tallas mayores y son más longevas. Sin embargo el coeficiente de crecimiento K estimado en este estudio indica que tienen un tipo de crecimiento similar ($K_{\text{machos}} = 0,25 \text{ años}^{-1}$ y $K_{\text{hembras}} = 0,24 \text{ años}^{-1}$).
- Las edades obtenidas en este estudio representan las primeras observaciones reportadas para *A. cyclophora* en el Mar Argentino. Al comparar con otras especies del mismo género, las edades máximas observadas en *A. cyclophora* fueron las menores siendo de 8 años en machos y 10 años en hembras.
- En cuanto a los modelos de crecimiento, en el caso de los machos el modelo 3VBGF fue seleccionado por el ajuste estadístico y el criterio biológico, estimando un $K = 0,25 \text{ año}^{-1}$, L_{∞} de 64,3 cm y un L_0 de 18,71 cm. Para las hembras considerando los mismos criterios fue seleccionado el modelo 3GGF, estimando un $K = 0,24 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 68,36 \text{ cm}$ y $L_0 = 23,74 \text{ cm}$.
- El coeficiente de crecimiento K estimado en este estudio indica que la raya ojona tiene un crecimiento relativamente rápido ($K > 0,2 \text{ año}^{-1}$), por encima de la media de las

estimaciones en la familia Rajidae y sería la especie de crecimiento más rápido en el género *Atlantoraja*.

- *A. cyclophora* se encuentra entre las rayas de menor longevidad dentro de la familia Rajidae y del género *Atlantoraja*. La longevidad teórica estimada fue de 10 años en los machos y de 12,6 años en las hembras.
- La talla de madurez fue estimada para machos en 54,13 cm (IC: 53,44 - 54,82) y para las hembras en 56,72 cm (IC: 55,69-57,75). El $LT_{50\%}$ representó un 83-82% de la talla máxima y la $E_{50\%}$ estimada en 6-7 años indica que tiene una edad de madurez tardía respecto a su longevidad, siendo el 57-60 % de la longevidad estimada.
- La formación anual completa de las bandas de crecimiento no pudo ser validada para *A. cyclophora* mediante las dos técnicas indirectas utilizadas. Sin embargo, basándonos en otros trabajos de especies de la familia Rajidae, se asumió que el conjunto de bandas de crecimiento, compuesta por un anillo opaco y un anillo traslucido, representa un año de edad.
- El nivel de precisión y la ausencia de un sesgo sistemático entre lectores indican que la interpretación de bandas de este estudio es un método preciso para la asignación de edades en *A. cyclophora*.
- Las estimaciones de mortalidad natural obtenidas para *A. cyclophora* en el GSM estuvieron dentro del rango de valores reportados para la familia Rajidae y fueron similares a las obtenidas para otras especies de rayas de tallas chicas. La M promedio estimada fue de 0,32 y 0,36 año⁻¹ para hembras y machos respectivamente, con un rango de estimaciones entre 0,26-0,44 año⁻¹ en machos y entre 0,21-0,38 año⁻¹ en hembras.

2. Discusión final

Las características de historia de vida de los peces son medidas que pueden brindar información sobre la respuesta de sus poblaciones a la explotación. Algunos de los parámetros de historia de vida claves son el coeficiente de crecimiento (K), la edad de madurez ($E_{50\%}$), la esperanza de vida o longevidad (E_{\max}) y la mortalidad natural (M) o tasa de supervivencia (e^{-M}) (Dulvy y Forrest 2010), estimados para las tres especies en este trabajo. A su vez como se describió en el Capítulo 1, diversos trabajos analizan las relaciones empíricas entre estos parámetros de historia de vida y específicamente para elasmobranquios Frisk *et al.* (2001) propusieron las siguientes “reglas de la vida”:

La longitud en la madurez es típicamente el 70% del tamaño máximo: $LT_{50\%} \sim 0,70 LT_{\max}$

La edad de madurez se produce alrededor del 38% de la edad máxima: $E_{50\%} \sim 0,38 E_{\max}$

La tasa de mortalidad natural M es del 42% de la tasa de crecimiento: $\ln(M) \sim \ln(K) 0,42$

Considerando estas relaciones, se evaluó la hipótesis inicial planteada en cuanto a que las relaciones de los parámetros estimados en este trabajo para cada una de las especies se ajustan a las relaciones empíricas o “reglas de vida” descriptas para condriictios. Al analizar los resultados obtenidos para las especies estudiadas en el GSM se observan tanto coincidencias como diferencias a las relaciones propuestas por Frisk *et al.* (2001). En el caso de la relación $LT_{50\%}:LT_{\max}$ para el pez gallo (*C. callorynchus*) y el tiburón gatuzo (*M. schmitti*) se obtuvieron valores similares o levemente menores ya que representaron entre un 63-71% del LT_{\max} (Tabla 5.1). Lo mismo se observó para la relación entre la $E_{50\%}$ con la E_{\max} , donde las proporciones obtenidas para el pez gallo fueron entre un 42-44% y para el gatuzo de un 27%, cercanas al 38% descripto por Frisk *et al.* (2001) (Tabla 5.1). En cambio en el caso de la raya ojona, *A. cyclophora*, los valores de las relaciones fueron mayores representando el $LT_{50\%}$ un 82-83% del LT_{\max} y la $E_{50\%}$ un 57-60% de la E_{\max} (Tabla 5.1). Estas estimaciones fueron cercanas a las descriptas posteriormente en el trabajo de Frisk (2010) específicamente para batoideos, donde se reportó que la talla de madurez en rayas se encuentra entre un 60% y 90% de la talla máxima, mientras que la edad de madurez promedio es un 64% y 60% de la longevidad para hembras y machos respectivamente.

Por último, en cuanto a la relación M / K en ninguna de las tres especies estudiadas obtuvo un valor similar al descrito por Frisk *et al.* (2001), siendo las relaciones M / K (calculadas como $\ln M_{\text{promedio}} / \ln K$ para machos-hembras) de 77-88% para el caso del pez gallo, 73-79% para el caso de la raya ojona y 69% para el caso del tiburón gatuzo.

En conclusión, las diferencias observadas en las especies estudiadas en el GSM demuestran que si bien puede existir un patrón o relación común en las características de historia de vida entre los condrictios cuando se comparan con otros grupos taxonómicos mayores (por ej. a nivel de clase), al analizar los parámetros a nivel de especie, familia e incluso orden o subclases, existe una amplia gama de estrategias de historia de vida y diferentes relaciones. Por lo tanto es importante estudiar los parámetros de historia de vida a nivel específico e incluso regionalmente cuando se realizan evaluaciones poblacionales de las especies de condrictios y se analiza su vulnerabilidad a la explotación. Cortés (2004) sugiere que usar correlaciones de historia de vida y ecuaciones predictivas para estimar los parámetros y recomendar medidas de manejo y gestión es un atajo útil, pero que debe ser usado con precaución, especialmente cuando se basa en datos limitados.

Por otro lado al comparar en conjunto las tres especies estudiadas en este trabajo se observa que siguen algunos patrones generalizados descriptos para condrictios. Por ejemplo, ha sido reportado que en general existe una relación negativa entre el coeficiente de crecimiento K y la talla máxima alcanzada (Cortés 2000, Frisk *et al.* 2001). En las especies analizadas se observa que el tiburón gatuzo es la especie que alcanza la mayor talla y para la cual se estimó el menor coeficiente de crecimiento K , en cambio tanto el pez gallo y la raya ojona alcanzan tallas menores siendo los coeficientes K estimados mayores (Tabla 5.1). Por otro lado también ha sido reportado en elasmobranchios que las especies más longevas tienden a tener un coeficiente de crecimiento menor que las especies de baja longevidad (Cortés 2000, Frisk *et al.* 2001). Al analizar las estimaciones obtenidas para las tres especies estudiadas en el GSM, se observa que cumplen este patrón ya que el tiburón gatuzo y las hembras de pez gallo obtuvieron los menores valores de K con la mayor E_{max} estimada. En cambio la raya ojona fue la especie que presentó la menor longevidad y el mayor valor de coeficiente K estimado (Tabla 5.1).

Sin embargo, el análisis de los resultados obtenidos para las tres especies del GSM también muestra diferencias a los patrones generalizados descriptos para condrictios. Frisk

et al. (2001) al describir las relaciones invariables de historia de vida postulan que el $LT_{50\%}$ se incrementa con la talla máxima alcanzada. Si consideramos las tres especies estudiadas este patrón no se cumpliría ya que en el caso de las raya *A. cyclophora* el $LT_{50\%}$ es mayor que en el pez gallo, sin embargo la talla máxima alcanzada es menor (Tabla 5.1). Otro de los patrones descritos por Frisk *et al.* (2001) establece que la edad de madurez se relaciona positivamente con la longevidad alcanzada, pero este patrón tampoco se cumpliría en las especies analizadas. En el caso del tiburón *M. schmitti* la $E_{50\%}$ estimada fue la menor, sin embargo fue una de las especies que alcanzó mayor longevidad. A diferencia la raya *A. cyclophora* fue la especie con menor longevidad y con estimaciones de edades de madurez mayores al caso del tiburón gatuzo (Tabla 5.1). Por lo tanto, como sugiere Cortés (2004) patrones generalizados en las relaciones de las características de historia de vida son útiles para comparar entre especies o taxones y pueden ser utilizados como una aproximación, pero no pueden ser utilizadas como un único indicador para estimar el resto de los parámetros y evaluar la vulnerabilidad de las especies ya que como se observó en este trabajo las evidencias demuestran diferentes combinaciones.

A su vez, las diferencias observadas en los patrones de historia de vida de las 3 especies estudiadas se deben a la separación filogenética que existe entre cada una, ya que pertenecen a diferentes grupos taxonómicos tanto a nivel de subclase (Holocephali y Elasmobranchii) como de subdivisiones (Batoidea y Selachii). Frisk *et al.* (2005) estudiaron la relación entre las características de historia de vida y la filogenia de diferentes órdenes y familias de elasmobranquios y sugieren que la familia Rajidae tiene una clara separación del resto de los elasmobranquios vivíparos, como es el caso del tiburón gatuzo.

Diferentes combinaciones en las características de historia de vida de las especies se ven reflejadas en las diferentes tasas intrínsecas de crecimiento poblacional (r), que es un parámetro clave para determinar la vulnerabilidad de las especies (Frisk *et al.* 2005). Este parámetro puede ser estimado mediante modelos demográficos, que analizan la supervivencia y reproducción de cada clase de edad o estadio en una población. Por lo tanto los modelos demográficos conectan los patrones de historia de vida con la dinámica poblacional y permiten evaluar como es afectada la tasa de incremento poblacional con cambios en las tasas vitales (supervivencia y fecundidad) provocados por la explotación pesquera (análisis de elasticidad y sensibilidad). Estos análisis a su vez permiten inferir la

productividad y resiliencia de las especies e identificar qué estadios y/o parámetros de la historia de vida influyen más en tasa intrínseca de crecimiento poblacional dando una idea de donde está enfocada la selección natural y donde podrían tener mayor éxito las medidas de manejo (Frisk *et al.* 2005, Dulvy y Forrest 2010). Sin embargo, las generalizaciones surgidas para condictios al relacionar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r con algunas de las características de historia de vida también son ambiguas. Por ejemplo, estudios realizados en diferentes especies de rayas describieron una tendencia de disminución de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r con el incremento de la talla máxima alcanzada (Walker y Hislop 1998, Frisk *et al.* 2002). Por otro lado, Frisk *et al.* (2001) analizaron la misma relación en 36 especies de elasmobranquios y si bien encontraron una correlación negativa, la relación fue débil indicando resultados ambiguos en cuanto a productividad. A diferencia de estos trabajos, Cortés (2002) analizando 38 especies de tiburones y Barnett *et al.* (2013) analizando 9 especies de rayas no encontraron correlación entre la tasa de crecimiento poblacional y la talla máxima alcanzada. A diferencia, ambos autores si encontraron una correlación negativa entre la edad de madurez y la tasa de crecimiento poblacional para rayas y tiburones. Estos resultados coinciden con lo descrito por McPhie y Campana (2009) quienes estudiaron la disminución de cuatro especies de rayas de la costa este de Canadá. Estos autores reportaron que la proporción $E_{50\%} : E_{\max}$ fue mejor predictor que la talla máxima para la tasa de incremento poblacional, siendo las especies que tienen la mayor proporción $E_{50\%} : E_{\max}$ las que tienen la menor tasa de incremento poblacional estimada. En este estudio la raya *A. cyclophora* presentó la mayor $E_{50\%}$ respecto a la longevidad ($E_{50\%} : E_{\max} = 57-60\%$), lo que indicaría que considerando los patrones descriptos anteriormente, sería la especie de menor tasa intrínseca de crecimiento poblacional entre las tres analizadas en este estudio. A diferencia, el tiburón gatuzo se ubicó en el otro extremo con la menor proporción siendo $E_{50\%} : E_{\max}$ de un 27%, seguido por el pez gallo en una posición intermedia con un proporción entre 42-44%. Finalmente, se observó que existieron mayores diferencias entre las tres especies estudiadas en la relación $E_{50\%} : E_{\max}$ (rango entre 27-60%) que entre $LT_{50\%} : LT_{\max}$ (rango 63-82%), lo que indicaría que la $E_{50\%}$ es más importante al evaluar y comparar la productividad poblacional entre las diferentes especies.

En conclusión, para los elasmobranquios se ha descrito un espectro continuo de características de historia de vida entre “rápidas-lentas”, con especies “lentas” definidas como aquellas que tienen una edad de madurez tardía, mayores tiempos generacionales y grupos chicos de crías que se ven reflejadas en menores valores de tasa intrínseca de crecimiento poblacional que las especies “rápidas” (Cortés 2002, Frisk *et al.* 2005). Por lo tanto, dada la ambigüedad de resultados y variedad de patrones, a partir de las estimaciones obtenidas en este estudio sería importante avanzar en análisis demográficos específicos para las especies estudiadas en el GSM con el objetivo de estimar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r y conocer en mayor detalle su dinámica poblacional y vulnerabilidad a la explotación pesquera. En Argentina para el tiburón gatuzo, *M. schmitti*, ya han sido evaluados modelos demográficos con las características de historia de vida estimadas en la región bonaerense. Los resultados de este estudio indicaron que las hembras juveniles y adultas de *Mustelus schmitti* fueron las que más influyeron en el crecimiento poblacional (Cortés, 2007). Por otro lado, a partir de los análisis demográficos realizados para varias especies de tiburones, se describió que los juveniles y adultos son los estadios que más afectan el crecimiento poblacional en las especies que se encuentran en el extremo más productivo (Cortés, 2002). Por lo tanto, considerando ambos análisis demográficos, los resultados obtenidos para *M. schmitti* en la región bonaerense indicarían que el gatuzo tendría un crecimiento relativamente rápido, maduración temprana, vida corta y pequeño tamaño con respecto a otras especies de tiburones (Cortés 2007). Finalmente los resultados obtenidos por Cortés (2007) muestran, que si bien *Mustelus schmitti* tiene limitadas posibilidades de explotación, podría soportar niveles de extracción superiores a los de otros tiburones del ecosistema costero bonaerense.

Por último, además de los modelos demográficos, existen otros dos tipos de evaluaciones utilizadas para poblaciones de condriictios, las cuales sería interesante analizar en el GSM. Estos son los análisis de "productividad-susceptibilidad" (PSA) o "riesgo ecológico" (ERA, *ecological risk assesment*) y las evaluaciones de stock cuantitativas, que se diferencian según la necesidad de información requerida y los resultados que generan para el manejo (Cortés *et al.* 2015). Los tres tipos de análisis tienen en común que evalúan las características de historia de vida de las poblaciones con el objetivo de estimar su estado actual y proyectar las futuras tendencias poblacionales (Cortés *et al.* 2015). Considerando

los aportes de este trabajo en cuanto a las características de historia de vida de las tres especies estudiadas sería interesante avanzar en un futuro en la aplicación y análisis de esas metodologías para la pesquería del GSM.

3. Bibliografía

Barnett L. A. K., Winton M. V., Ainsley S. M., Cailliet G. M., Ebert D.A. 2013. Comparative Demography of Skates: Life-History Correlates of Productivity and Implications for Management. PLoS ONE 8 (5):e65000. doi:10.1371/journal.pone.0065000

Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. Rev. Fish. Sci. 8: 299-344.

Cortés E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. Conserv. Biol. 16: 1048-1062.

Cortés E., Arocha F., Beerkircher L., Carvalho F., Domingo A., Heupel M., Holtzhausen H., Santos M. N., Ribera M. y Simpfendorfer C. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. Aquat. Living Resour. 23: 25-34.

Cortés E., N. Brooks E. N., Shertzer K. W. 2015. Risk assessment of cartilaginous fish populations. ICES Journal of Marine Science, 72 (3): 1057–1068.

Cortés F. 2007. Sustentabilidad de la explotación de gatucho, *Mustelus schmitti*, en el ecosistema costero bonaerense. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 37 p.

Dulvy N. K. y Forrest R. E. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans. En: “Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation”. Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M. R. (Eds.). Boca Raton: CRC Press. 639-679 p.

Frisk M. G., Miller T. J., Fogarty M. J. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 969-981.

Frisk M. G., Miller T. J., Fogarty M. J. 2002. The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. ICES J. Mar. Sci. 59: 576-586.

Frisk M. G., Miller T. J., Dulvy N. K. 2005. Life Histories and Vulnerability to Exploitation of Elasmobranchs: Inferences from Elasticity, Perturbation and Phylogenetic Analyses. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 35: 27-45.

Frisk, M. G. 2010. Life history strategies of batoids. En: "Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive, physiology, and conservation" Carrier J. C., Musick J. A., Heithaus M.R. (Eds). Boca Raton: CRC Press. 283-316 pp.

Gallagher A. J., Kyne P. M., Hammerschlag N. 2012. Ecological risk assessment and its application to elasmobranch conservation and management. *Journal of Fish Biology* 80 (5): 1727-1748.

McCully Phillips S. R., Scott F., Ellis J. R. 2015. Having confidence in productivity susceptibility analyses: A method for underpinning scientific advice on skate stocks? *Fisheries Research* 171: 87-100.

McPhie R. P. y Campana S. E. 2009. Reproductive characteristics and population decline of four species of skate (Rajidae) off the eastern coast of Canada. *Journal of Fish Biology* 75: 223-246.

Walker P. A. y Hislop, J. R. G. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and northwestern North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science* 55: 392-402.