

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

TESIS DOCTORAL

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ALIMENTACIÓN DEL
ESCRÓFALO,
Sebastes oculatus Valenciennes 1833 (PISCES,
SEBASTIDAE) EN EL ÁREA CENTRAL DEL GOLFO SAN
JORGE (ARGENTINA)**

TESISTA

Mauro Sebastián Marcinkevicius

DIRECTOR

Dr. Atila Esteban Gosztonyi

Co-DIRECTORA

Dra. María de las Mercedes Azpelicueta

2019

AGRADECIMIENTOS

Antes que nada quisiera agradecer a mi papá y a mi mamá por todo el aguante que me hicieron desde siempre. Tanto durante ésta etapa doctoral como en todas las locuras que tuvieron que soportar en cada momento y que con la mejor cara de padres comprensivos supieron darme el apoyo para que siguiera adelante.

A mi abuela que siempre me espero con un plato caliente, me preparaba las masitas para los mates infaltables y me permitió hacer y deshacer su casa para mi experiencia e investigación.

A mi director Atila que me aguantó y guió en todos los aspectos posibles para desarrollar esta tesis, incluso después de haberse retirado de la vida profesional activa. A mi co-directora Mercedes por hacerme el aguante desde tan lejos y apoyarme en toda situación que fuera necesaria.

A mis amigos y compañeros de trabajo en general, por estar siempre presentes en los momentos en los que necesité algún apoyo. A Rina, Belén, Julia y Vicky por ayudarme en el procesamiento de las muestras. A Facundo, Luis y Mauro por estar con viento, frío y tremendas olas metidos en el agua durante los muestreos.

A Héctor y Julio que siempre estuvieron para asesorarme y darme apoyo en temas de muestreo y procesamiento estadístico. Y a todos aquellos que de una u otra forma supieron estar presente apoyando, ayudando, aconsejando e incluso presionándome para que este trabajo se llegue a culminar.

¡¡GRACIAS A TODOS!! DE TODO CORAZÓN

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	i
RESUMEN.....	iv
SUMMARY.....	vi
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPÍTULO 1: DIMORFISMO SEXUAL.....	6
INTRODUCCIÓN.....	6
OBJETIVOS.....	9
Objetivo General.....	9
Objetivos Particulares.....	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
RESULTADOS.....	14
Estructura anatómica.....	14
Morfometría Clásica.....	15
Morfometría Geométrica.....	19
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	19
CAPÍTULO 2: CICLO REPRODUCTIVO.....	23
INTRODUCCIÓN.....	23
OBJETIVOS.....	26
Objetivo general:.....	26
Objetivos particulares:.....	27
MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
RESULTADOS.....	31
Morfología de las gónadas.....	31
Variación temporal de los índices gonadosomático y hepatosomático.....	34
Variación temporal de la maduración gonadal.....	36
Estadios de maduración gonadal para Hembras.....	36
Estadios de maduración gonadal para Machos.....	37
Variación temporal de la maduración de las gametas.....	40
Estadios ovocitarios.....	40
Estadios testiculares.....	45

Fecundidad.....	49
Talla de primera madurez y reclutamiento de juveniles.....	50
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	51
CAPÍTULO 3: HÁBITOS ALIMENTICIOS.....	64
INTRODUCCIÓN.....	64
OBJETIVOS.....	66
Objetivo general:.....	66
Objetivos particulares:.....	66
MATERIALES Y MÉTODOS.....	66
RESULTADOS.....	74
Composición dietaria.....	74
Importancia relativa de las presas.....	76
Estrategia alimenticia.....	77
Influencia de factores biológicos y ambientales en la selección de las presas.....	79
Análisis de estómagos vacíos.....	83
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	85
CONCLUSIONES FINALES.....	93
Dimorfismo sexual.....	93
Ciclo reproductivo.....	94
Hábitos alimenticios.....	95
BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA.....	97

RESUMEN

El escrófalo, *Sebastes oculatus*, es el representante de la familia Sebastidae en el Atlántico Suroccidental. Está presente desde el intermareal rocoso hasta los 280 metros de profundidad aproximadamente. En el golfo San Jorge (GSJ) es una de las especies de peces más abundantes en los arrecifes rocosos costeros. Suele estar asociada a cuevas que se forman entre las rocas, refugiándose dentro de ellas o rondando en las cercanías de la entrada. A pesar de no ser una especie de interés comercial, en la región es muy apreciada por pescadores deportivos por su abundancia a la hora de ser pescados y por lo sabroso de su carne.

En la presente tesis se trabajó con ejemplares de escrófalo provenientes de arrecifes rocosos del centro del GSJ que se hallan entre 5 y 18 metros de profundidad. Se estudiaron aspectos reproductivos describiendo la anatomía de los órganos asociados a la reproducción, la maduración gonadal a nivel macro y microscópico, el ciclo reproductivo, el potencial reproductivo mediante el análisis de la fecundidad y se hace una breve mención a la talla de primera madurez así como también al reclutamiento de los juveniles. Por otra parte se estudiaron los hábitos alimenticios a partir del análisis de los contenidos estomacales, presentando una lista de especies presas y se describe la importancia de éstas considerando el sexo, la talla y el estadio gonadal de los peces así como también la variación temporal. También se describe la estrategia alimenticia y la amplitud del nicho trófico. Se finaliza con comentarios respecto al alto porcentaje de estómagos vacíos observados.

El escrófalo es un pez vivíparo, de fecundación interna y para mejorar la eficiencia del pasaje espermático los machos y hembras desarrollan una papila genital que se diferencia entre sexos y que son anatómicamente complementarias. Este es el único dimorfismo sexual externo encontrado. Se pudo determinar que el ciclo reproductivo es anual sincrónico entre machos y hembras. En los machos la madurez funcional y en las hembras el estadio de migración del núcleo tienen su pico de mayor abundancia a principios de la primavera, la cópula y la fecundación se producirían aproximadamente al mismo tiempo. La gestación dura alrededor de un mes y la parición se produce hacia

finales de la primavera. La fecundidad relativa media se estimó en 134,14 ovocitos.gr⁻¹ y la talla de primera madurez oscila entre los 16 y 24 cm de longitud total.

Del estudio de la alimentación surgió que el escrófalo es un pez principalmente carcinófago que se alimenta de presas bentónicas o demersal-bentónicas pero con un importante aporte de especies demersales, como son algunos peces. La presa más importante resultó ser la langostilla *Munida gregaria* seguida de algunos poliquetos y peces, aunque resulta ser un pez oportunista al momento de seleccionar las presas. La estrategia alimenticia es intermedia, con una cierta especialización hacia *M. gregaria* y *Odontesthes sp.* utilizando una pequeña porción del nicho trófico. Por último se concluye que *S. oculatus* es un predador al acecho que no busca activamente las presas, sino que espera en las inmediaciones de su refugio a que aquéllas se acerquen.

**REPRODUCTIVE BIOLOGY AND FEEDING OF THE ESCROFALO,
Sebastes oculatus Valenciennes 1833 (PISCES,
SEBASTIDAE) IN THE CENTRAL AREA OF SAN JORGE GULF
(ARGENTINA)**

SUMMARY

The so called “escrofalo”, that can be called “Patagonian Rockfish” *Sebastes oculatus*, is a representative of the Sebastidae family in the South West Atlantic. It is present from the rocky intertidal down to approximately 280 meters depth. In San Jorge Gulf (GSJ) it is one of the most abundant fish species in the coastal rocky reefs. The specimens are usually associated with caves formed between the rocks. Staying inside these cave or hanging around near their entrance. Though not having a commercial value in the region this fish is highly prized by fishermen due to its abundance and its tasty meat.

In the present thesis we worked with specimens from rocky reefs in the central part San Jorge Gulf (GSJ) in depths between 5 and 18 meters. Reproductive aspects were studied describing the anatomy of the structures associated with reproduction, gonadal maturation at both macroscopic and microscopic levels, the reproductive cycle, the reproductive potential through fertility analysis completed with a brief mention of the first maturity size as well as the recruitment of juveniles.

On the other hand, food habits were studied through stomach content analysis, providing a list of prey species and their importance according to sex, size and gonadal stage of the fish as well as their temporal variation. The feeding strategy and the amplitude of the trophic niche are also described. At the end some comments were made regarding the high percentage of empty stomachs observed.

The species is viviparous with internal fecundation. Males and females develop a anatomically complementary genital papillae to improve the efficiency of the spermatic passage. The different morphology of the papillae is the only external sexual dimorphism

found. The reproductive cycle is annual with a synchronous cycle for males and females. In males the functional maturity and in females the stage of migration of the nucleus has its peak of greatest abundance in early spring, copulation and fertilization would occur approximately at the same time. The gestation lasts about one month and the parturition occurs towards the end of spring. The average relative fecundity was estimated at 134.14 oocytes.gr⁻¹ and the size at first maturity between 16 and 24 cm in total length.

From the study of feeding, it can be concluded that the “escrofalo” is mainly a carnivorous fish that feeds on benthic or demersal-benthic prey, although with an important contribution of some demersal fish species. The most important prey turned out to be squat lobster, *Munida gregaria* followed by some polychaetes and fish, though this fish seems to be opportunistic at the time of selecting the prey. The feeding strategy is intermediate, with a certain specialization on *M. gregaria* and *Odontesthes sp.* using a small portion of the trophic niche. Finally, it is concluded that *S. oculatus* is an ambush predator that does not actively search for its prey, but waits in the vicinity of its refuge for approaching prey.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El orden Scorpaeniformes es, dentro de los peces, uno de los más numerosos en cantidad de especies y con una gran diversidad morfológica. Comprende 41 familias con alrededor de 2092 especies (Nelson, 2016). Si bien la mayoría de sus representantes son marinos, alrededor de 60 especies del suborden Cottoidei lograron colonizar el medio dulceacuícola en el Hemisferio Norte y en Australia (Lopes y da Silva, 2002; Smith y Wheeler, 2004; Nelson, 2016). Las especies del orden se encuentran en todos los mares del mundo desde zonas de muy baja profundidad hasta aguas oceánicas de más de 7000 m de profundidad.

En la Argentina se conocen 15 especies de Scorpaeniformes, pertenecientes a las familias Scorpaenidae, Sebastidae, Triglidae, Congiopodidae, Cottidae, Cottunculidae, Psychrolutidae, Agonidae y Cyclopteridae (Menni *et al.*, 1984; Kendall, 2000; Imamura, 2004; Smith y Wheeler, 2004).

El género *Sebastes* Cuvier 1829, agrupa aproximadamente 109 especies. Éstas están distribuidas en todos los océanos del mundo pero la mayoría de ellas se concentra en el Pacífico Norte, donde hay aproximadamente 103 especies (70 en el Pacífico Noreste y alrededor de 33 en el Pacífico Noroeste) mientras que aproximadamente 4 se hallan en el Atlántico Norte y otras 2 en el Hemisferio Sur, *S. oculatus* y *S. capensis* (Rocha-Olivares *et al.*, 1999a y b; Kai *et al.*, 2003; Smith y Wheeler, 2004; Hyde y Vetter, 2007; Mangel *et al.*, 2007; Nuñez *et al.*, 2010; Venerus *et al.*, 2013). Se cree que su origen data de mediados del Mioceno en el Océano Pacífico Norte, con una primera etapa de diversificación hace aproximadamente 9-8 millones de años en el Pacífico Noroeste, y una segunda etapa hace aproximadamente 8-6 millones de años originada también en el Océano Pacífico hacia el este y hacia el sur y que posteriormente alcanza el Hemisferio Sur (Hyde y Vetter, 2007).

De las dos especies reconocidas para el Hemisferio Sur, históricamente se ha mencionado la presencia de *Sebastes oculatus* en aguas argentinas del Atlántico

Suroccidental (Menni y López, 1984; Sánchez y Acha, 1988; López *et al.*, 1996; Sánchez y Prenske, 1996; Bovcón y Cocha, 2007; Galván *et al.*, 2009; Venerus *et al.*, 2013) aunque en algunas ocasiones se la ha denominado *S. capensis* (Barrientos *et al.*, 2006). Aunque todavía hay cierta controversia al respecto, trabajos recientes en los que se utilizó ADN nuclear y mitocondrial, demuestran que en las costas de Perú, Chile, Argentina e Islas Malvinas la especie reconocida es *S. oculatus*, mientras que *S. capensis* se encuentra en Tristán da Cunha y Sudáfrica (Rocha-Olivares *et al.*, 1999a; Nuñez *et al.*, 2010). Por su parte, Venerus *et al.* (2013), complementan los estudios moleculares anteriores analizando dos morfotipos cromáticos y diferencias en el hábitat, y concluyeron que en las costas argentinas se encuentran dos morfotipos de *S. oculatus*, uno a baja profundidad y otro a mayor profundidad. Los autores, además afirman que en los peces capturados a gran profundidad hay haplotipos de *S. capensis* y sugieren que se necesitan más estudios para poder dilucidar las relaciones entre las especies en aguas Argentinas. Considerando esto, y a la espera de más evidencias que clarifiquen la situación taxonómica, en la presente tesis se opta por considerar que todas las muestras con las que se trabajaron pertenecen a *S. oculatus*.

Las especies de *Sebastes* ocupan ambientes muy diversos desde canales y pozas intermareales hasta profundidades de aproximadamente 600 m o más. Las especies *S. mystinus*, *S. serranoides*, *S. melanops*, *S. atrovirens*, *S. chrysomelas* y *S. carnatus* viven en aguas costeras y forman ensambles en los bosques de *Macrocystis pyrifera* en las costas de California (Hallecher y Roberts, 1985). *Sebastes minor* y *S. tackzanowskii* habitan profundidades entre 7 y 75 m en las costas del norte de Pimorye, Rusia (Kolpakov, 2006). El escrófalo suele encontrarse en pozas de marea o canales en los intermareales rocosos de la Patagonia argentina (obs. personal). En la ensenada del sur de California diversas especies de *Sebastes* están presentes a diferentes profundidades y asociadas a distintos hábitats. *Sebastes dalli* se halla entre los 61-89 m, *S. hopkinsi* entre los 30-119 m y asociado a relieves altos, *S. constellatus* entre los 60-269 m sobre fondos duros, *S. semicinctus* forma agregaciones a media agua sobre fondos blandos y duros entre 90-239 m, *S. chlorostictus* entre 30-209 m sobre relieves altos, *S. rosenblatti* es bentónico y se asocia a fondos duros o elevaciones a profundidades mayores a los 239 m, *S. rufus* y *S. saxicola* se agregan a media agua sobre elevaciones

del fondo a profundidades mayores a los 180 m y 120 m respectivamente y *S melanostomus* que se halla entre los 200-520 m en hábitats rocosos (Milton *et al.*, 1990). *Sebastes alutus* habita bosques de gorgonias, (*Halipterus willemoesi*) a 300 m de profundidad en el mar de Bering (Broudeur, 2001) y tanto *S. fasciatus* como *S. mentella* forman agregaciones entre los 200-600 m en el Golfo de San Lorenzo, Canadá (Campana *et al.*, 2007).

Algunas de las especies de *Sebastes* han sido ampliamente estudiadas a lo largo del tiempo. Entre los temas abordados se encuentran la sistemática (Kendall, 1991; Kendall, 2000; Kai *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2006), anatomía y morfología (Jenyns, 1842; Wyllie Echeverria, 1986; Kai y Nakabo, 2002; Valentin *et al.*, 2002; Yagishita *et al.*, 2007), hábitos alimenticios (Broudeur y Pearcy, 1984; Pedersen y Riget, 1993; Honda y Kan-no, 1997; González *et al.*, 2000; Sang-Min *et al.*, 2000; Barrientos *et al.*, 2006; Kolpakov, 2006) reproducción (Boehlert y Yaklavich, 1984; Dygert y Gunderson, 1991; Eldridge *et al.*, 1991; Wourms, 1991; Pastén *et al.*, 2003; Bruin *et al.*, 2004; Kolpakov, 2006), edad y crecimiento (Plaza *et al.*, 2001; Stransky, 2004; Stransky *et al.*, 2005a y b; Tsang *et al.*, 2007), desarrollo larval (Sánchez y Acha, 1988; Kendall, 1991; Wourms, 1991; Nagasawa y Domon, 1997; Nagasawa *et al.*, 2000; Sang-Min *et al.*, 2000; Landaeta y Castro, 2006; Tsang *et al.*, 2007), distribución de larvas (Sánchez y Acha, 1988; Drinkwater *et al.*, 2000; Nelson, 2001; Bjorkstedt *et al.*, 2002; Guido *et al.*, 2004; Landaeta y Castro, 2006) y cultivo (Kusakari, 1991; Nakagawa y Hirose, 2004; Tsang *et al.*, 2007).

En general las especies de *Sebastes* son longevas y de crecimiento lento, pudiendo alcanzar entre los 30 y 100 años de vida (Eldridge *et al.*, 1991; Stransky *et al.*, 2005a y b). Son vivíparos y poseen una alta fecundidad, con valores que varían entre 1.700 y 412.000 larvas por hembra madura, y alcanzan la madurez entre los 3-5 años (Kusakari, 1991; Wourms, 1991; Kolpakov, 2006). La mayoría de las especies posee un ciclo reproductivo anual, con una o varias pariciones y un tiempo de gestación de aproximadamente 2 meses (Wourms, 1991). Las larvas y los juveniles son pelágicos y al madurar pasan a un hábito demersal-bentónico. La flexión de la notocorda se produce entre los 5,4 a 8 mm de longitud estándar, mientras que la metamorfosis ocurre entre los 14 y 20 mm de longitud estándar. Larvas en estadio de preflexión suelen tener

pigmentado el tubo digestivo y la caja craneana así como una o varias hileras de melanóforos en la piel en la porción media dorsal y ventral de la cola. Durante la flexión de la notocorda y en estadios de postflexión los melanóforos se multiplican y aparecen en otras regiones corporales. Por lo general este patrón de pigmentación varía levemente entre las especies, facilitando su identificación taxonómica (Wourms, 1991; Nagasawa y Domon, 1997; Nagasawa *et al.*, 2000; Bjorkstedt *et al.*, 2002; Pastén *et al.*, 2003; Landaeta y Castro, 2006).

En la Argentina, *Sebastes oculatus*, no es objetivo principal de las pesquerías y sólo aparece con baja frecuencia como fauna acompañante de las pesquerías de arrastre, por ejemplo de la merluza y del langostino, aunque forma parte de la pesca deportiva en las costas patagónicas. Se distribuye en aguas templado-frías del Atlántico sur en la Patagonia Argentina, Islas Malvinas y, por el Pacífico sur, desde el sur de Chile hasta Perú (Menni y Gosztonyi, 1982; Menni y López, 1984; López *et al.*, 1996; Núñez *et al.*, 2010; Venerus *et al.*, 2013). Habita el intermareal rocoso y aguas costeras poco profundas (Obs. personal) hasta profundidades de 281 m (Gosztonyi, 1981; López *et al.*, 1996; Gorini y Jaureguizar, 2008).

Si bien hay un conocimiento amplio sobre la biología de numerosas especies del género *Sebastes*, poco es lo que se sabe sobre la especie que habita aguas argentinas. Sánchez y Acha (1988) describen el desarrollo pre- y postnatal de la especie. Según estos autores los embriones nacen con 4,43 mm de longitud estándar (LS), poseen un alto grado de desarrollo y al momento del nacimiento consumieron la mayor parte de su reserva vitelina. En el momento de la eclosión ya poseen las aletas, los ojos y las mandíbulas son funcionales, al igual que el tracto alimenticio completo y el uréter formado. La transformación de la larva comienza a los 12 mm LS, y a los 18 mm LS alcanza los valores correspondiente al adulto en los conteos de los caracteres merísticos. Sobre la base de análisis de isótopos estables (Galván, 2008), el escrófalo se alimentaría principalmente de peces pequeños y crustáceos de los arrecifes donde habita, en los golfos norpatagónicos. Barrientos *et al.* (2006) describen la dieta del escrófalo en aguas del Golfo Nuevo, y mencionan que está constituida principalmente de crustáceos como *Munida sp.* y *Halicarcinus planatus* y de peces no identificados (los autores consideran a

los ejemplares capturados en el Golfo Nuevo como *Sebastes capensis*).

En el área central del Golfo San Jorge es muy habitual encontrar a *S. oculatus* en aguas someras de la zona intermareal y submareal con fondos rocosos, en los que encuentra refugio en cuevas o espacios. Es principal objetivo de los pescadores deportivos submarinos debido a su abundancia en los arrecifes rocosos de la zona. Actualmente la actividad submarina está creciendo considerablemente en el área del Golfo San Jorge. Las ciudades de Comodoro Rivadavia y Rada Tilly organizan a lo largo del año torneos de pesca submarina que forman parte del torneo nacional de pesca submarina organizado por la Federación Argentina de Actividades Subacuáticas (FAAS) en el cual participan deportistas de todo el país. Además, la pesca deportiva desde embarcaciones también está creciendo, y el escrófalo se pesca con caña y anzuelo desde la costa e incluso con ganchos de acero en la zona intermareal.

La mayoría de las especies conocidas del género *Sebastes* habitan en el océano Pacífico norte. Se ha postulado que es allí donde se originó el género y comenzó la diversificación de las especies. La expansión del género se extendió hasta el hemisferio sur, donde está representado por dos especies que son consideradas las más jóvenes. El mayor conocimiento sobre la biología de las especies que componen el género está basado en estudios realizados en el hemisferio norte. En base a ello se plantea la hipótesis de que a pesar de ser *Sebastes oculatus* una de las especies más jóvenes del género y la única que habita el océano Atlántico suroccidental, la misma comparte los aspectos reproductivos y hábitos alimenticios de sus congéneres.

Teniendo en cuenta también la escasa información disponible sobre la biología de *S. oculatus* y que es una especie de gran aceptación en la región por la calidad y la palatabilidad de su carne, se propuso el objetivo general de estudiar el ciclo reproductivo y la alimentación del escrófalo en aguas costeras de la Patagonia Argentina.

CAPÍTULO 1: DIMORFISMO SEXUAL

INTRODUCCIÓN

Los caracteres sexuales son rasgos relacionados con la reproducción que aparecen en un solo sexo. Diversas especies de peces presentan rasgos diferenciales entre sexos que suelen estar asociados al proceso reproductivo. Cuando dichos caracteres intervienen directamente en la cópula o en el cuidado parental se habla de caracteres sexuales primarios y comprenden los órganos sexuales y estructuras tales como ovoposidores, órganos copulatorios, etc. Los caracteres sexuales secundarios, en cambio, son aquellos rasgos que intervienen en el cortejo y le servirán a los individuos para seleccionar su pareja reproductiva.

Por lo general son los machos los que desarrollan rasgos diferenciales y las hembras las que harán la selección de su pareja. Otras veces se trata de características que permitirán la competencia entre machos por el territorio o por la hembra durante la época reproductiva. Algunos de estos caracteres además de intervenir en el comportamiento sexual, pueden contribuir en la supervivencia de sus portadores. Por ejemplo un mayor tamaño corporal le permitirá al individuo defenderse mejor ante predadores o en caso de existir cuidado parental, cuidar mejor a la prole (Helfman *et al.*, 2009).

Los rasgos ligados al sexo pueden tener relación con la reproducción, pero también pueden existir otros que no estén relacionados de manera directa con los hechos reproductivos (Cousseau *et al.* 2010). Dentro de los rasgos del primer grupo, los autores mencionan que es común observar en aquellas especies sin cuidado parental, que las hembras sean más grandes y robustas que los machos, y cuando son los machos los responsables del cuidado parental son ellos los de mayor tamaño. Otro caso similar es cuando los machos poseen alguna estructura especializada para proteger huevos y

larvas, como es el caso de los caballitos de mar de la familia Syngnathidae, que poseen receptáculos especializados en su cuerpo para guardar huevos y larvas. También la coloración puede variar entre sexos, siendo más coloridos los machos que se encargan del cuidado parental. En muchas familias de peces óseos, en los machos se desarrollan protuberancias córneas en las aletas y cuerpo que ayudan a mantener el contacto y estimular a la hembra durante el desove, por ejemplo los bacalaos de la familia Gadidae poseen escamas tuberculadas esparcidas por el cuerpo (Vladykov *et al.*, 1985). Muchas especies de la familia Characidae poseen los radios de las aletas especializados en órganos de contacto o como ganchos; en la familia Cyprinidae diversa variedad de tubérculos aparecen en la cabeza, aletas o cuerpo y en la familia Cottidae tubérculos a modo de dientes se desarrollan en la cara interna de las aletas pectorales y pélvicas (Wiley y Collette, 1970). Otras diferencias están relacionadas con el mayor tamaño de algunos radios de las aletas en los machos de algunas especies de las familias Characidae y Cichlidae, que utilizan para exhibirse durante el cortejo. En aquellas especies con fecundación interna el dimorfismo sexual está representado por la presencia de órganos intromitentes en los machos, como sucede en algunas especies de las familias Aphyonidae y Bythitidae o los mixopterigios en los elasmobranquios. También se observa en algunos ciprínidos que las hembras poseen un órgano ovopositor para depositar los huevos en moluscos o cangrejos para su desarrollo (Cousseau *et al.* 2010).

En el género *Sebastes* varias especies muestran algún tipo de dimorfismo sexual externo. *Sebastes owstoni* presenta diferencias en la coloración corporal de los adultos, siendo los machos amarillentos y las hembras rojizas. La longitud de la cabeza, el diámetro de la órbita, la longitud de la mandíbula inferior y la distancia pre-dorsal son mayores en los machos, mientras que la longitud estándar y la distancia entre las aletas pélvica y anal es mayor en las hembras (Yagishita *et al.*, 2007). Wyllie Etcheverria (1986) y Lenarz y Wyllie Etcheverria (1991) analizando 34 especies de *Sebastes* encontraron que, en algunas de ellas, los machos pueden poseer una mayor distancia interorbital, la longitud de la mandíbula superior, el radio más largo de la aleta pectoral y la espina más larga de la aleta dorsal; además que la longitud estándar es menor. La población de *Sebastes fasciatus* del Gran Banco y la población de *S. marinus* de Saint Pierre (ambos en el Atlántico Noroeste), presentan diferencias en el diámetro del ojo y la longitud de la

aleta pectoral (Saborido Rey, 1994). Además de los caracteres sexuales secundarios mencionados, en este género fue documentada la presencia de una papila urogenital que podría funcionar como órgano intromitente para favorecer la fecundación interna (Moser, 1967).

En los últimos años el estudio de las diferencias morfológicas se ha realizado utilizando los métodos de Morfometría Clásica o Tradicional desarrollados por Pearson y Fisher. Estos métodos están basados en la aplicación de técnicas estadísticas univariadas (ANOVA, ANCOVA, Regresión y otras) y multivariadas (PCA, DCA, Análisis Discriminante entre otras) sobre variables de tipo continuo como la longitud del cuerpo, la longitud de la cabeza y las aletas, el ancho del ojo y del cuerpo, la distancia interorbital y sobre variables de tipo discretas (conteos merísticos) como el número de radios de las aletas, los conteos de escamas (Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004; Toro *et al.*, 2010). Con estos análisis se busca encontrar diferencias entre estructuras o porciones corporales que permitan discriminar entre poblaciones de una especie, entre especies o incluso intraespecíficamente, entre sexos (Wyllie Etcheverría, 1986; Lenarz y Wyllie Etcheverría, 1991; Yagishita *et al.*, 2007; Saborido Rey, 1994).

Sin embargo éstas técnicas de Morfometría Clásica, al trabajar con medidas lineales como son las longitudes, los espesores y las alturas, brindan una pobre descripción de la forma geométrica que posee un organismo o una estructura (Zelditch *et al.*, 2004). Para estudiar la forma geométrica de un organismo se ha desarrollado la Morfometría Geométrica, que comprende un grupo de técnicas basadas en el análisis de las coordenadas de puntos discretos (“landmarks”) que permiten detectar con mayor precisión variaciones en la forma de los objetos de estudio. Los “landmarks” se definen como puntos anatómicos discretos y homólogos que no alteran su posición topológica relativa respecto a otros “landmarks”, proveen una cobertura morfológica adecuada, se pueden encontrar repetidamente y en forma confiable y se disponen en el mismo plano (Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004; Toro *et al.*, 2010).

Estas técnicas se basan en la definición de forma propuesta por Kendall (1977): “Forma es toda la información geométrica que resulta de retirar los efectos de la posición,

escala y rotación de un objeto”. Esta definición permite analizar la forma independientemente de los componentes que no definen la forma clásica de los objetos. Y para lograr sus objetivos, la Morfometría Geométrica, adopta el criterio de homología biológica entre estructuras, considerando que las estructuras son homologas como tal, cuando son discretas (diferentes a cualquier otra estructura) y se pueden reconocer en todos los especímenes (Zelditch *et al.*, 2004).

El escrófalo es un pez de arrecife, que vive asociado a refugios rocosos, dependiendo de ellos para su protección y alimentación. Estos espacios los comparte con gran variedad de peces que también dependen del arrecife (Galván, 2008; Galván *et al.*, 2009). Además posee como estrategia reproductiva el viviparismo (Sanchez y Acha, 1988). Por estos motivos se plantea la hipótesis de que en *Sebastes oculatus* se esperaría algún dimorfismo sexual que permita, por ejemplo, a los machos proteger el refugio o generar alguna atracción para la hembra y a éstas ser más eficientes en la competencia por refugio o alimento durante la gestación. Además el viviparismo necesita que la fecundación sea interna, por lo que también se esperaría que haya alguna estructura morfológica que haga este proceso más eficiente.

OBJETIVOS

Objetivo General

- Determinar la presencia de dimorfismo sexual en *Sebastes oculatus*.

Objetivos Particulares

- Determinar si existe alguna diferencia entre sexos en alguna región corporal.
- Establecer si hay diferencias entre sexos en la forma del cuerpo.
- Buscar algún rasgo anatómico que facilite la fecundación interna.

MATERIALES Y MÉTODOS

La determinación de dimorfismo sexual en *Sebastes oculatus* fue abordada considerando tres aspectos fundamentales: a) presencia de estructuras anatómicas que diferencian a ambos sexos, b) morfometría clásica y c) morfometría geométrica.

Para detectar estructuras anatómicas se observaron minuciosamente los peces en busca de alguna estructura externa que permitiera diferenciar a los machos de las hembras. Esto se realizó sistemáticamente en 409 peces capturados durante los años 2008 y 2010 en el arrecife rocosos de la playa “Asinas Norte” (46°02'42,27" S; 67°36'16,68" O, Fig. 1.1) durante las campañas para el estudio de la reproducción (ver detalle en el capítulo 2). Durante este periodo se observó que la papila urogenital presentaba diferencias entre machos y hembras y por lo tanto se realizó la descripción de la anatomía externa de la estructura mencionada mediante la observación bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZ61.

Con el objetivo de comprobar si la diferencia entre las papilas urogenitales de machos y hembras permitían un fácil reconocimiento del sexo del pez, se asignó el sexo en 563 individuos capturados en el arrecife rocoso de “Punta del Marqués” (45°57' 31,99" S; 67°31'32,22" O, Fig. 1.1) durante la campaña para el análisis de la dieta (ver detalle en el capítulo 3), en base a la observación de dicha estructura y posteriormente mediante disección abdominal y observación directa de las gónadas se corroboró el mismo. Para verificar si la proporción relativa de sexos que se determinó a partir de la papila genital es independiente de la proporción relativa de sexos confirmada por observación gonadal se realizó un análisis de frecuencias. El análisis elegido fue el “G-test” de independencias (Sokal y Rolph, 1995; McDonald, 2008) con la corrección de Williams. De esta manera se buscó confirmar que la diferencia anatómica de la papila genital en machos y hembras está asociada al sexo y además permite tener una mejor precisión en determinación sexual por observación de la papila, lo que resulta muy útil al manipular peces vivos.

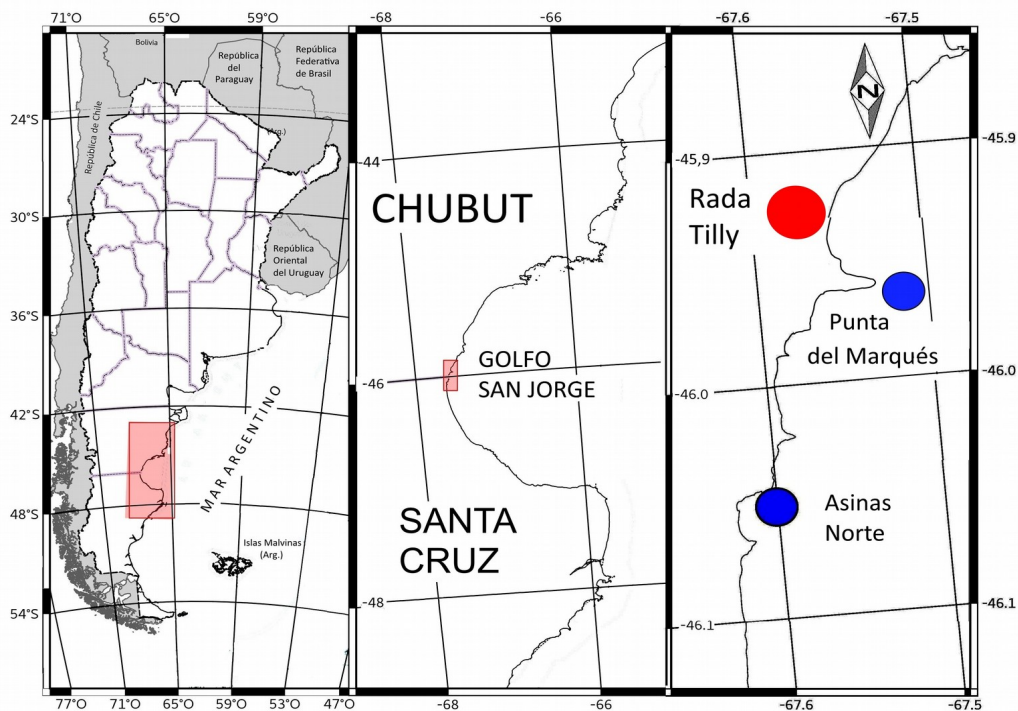


Fig. 1.1: Sitios de muestreo en el límite de las provincias de Chubut y Santa Cruz.

El estudio de morfometría clásica se llevó a cabo sobre 32 machos y 19 hembras capturados en los meses de enero de 2015 y enero de 2017. Los peces se capturaron mediante líneas de 1 o 2 anzuelos Nro. 2-4, colocadas a profundidades que variaron entre los 5 y los 15 m y usando como cebo trozos de calamar. El muestreo de los ejemplares se realizó en el arrecife rocoso de “Punta del Marqués” al sur de la ciudad de Rada Tilly.

En la búsqueda de diferencias en las principales porciones corporales se seleccionó cuidadosamente una serie de medidas en cada estructura considerada de interés y además se realizaron conteos merísticos. Las medidas fueron tomadas con una precisión de 0,01 milímetro con un calibre digital.

Las diferencias entre machos y hembras se analizaron mediante un Análisis de Covarianza (ANCOVA) que permite detectar diferencias en una variable entre dos o más grupos, eliminando el efecto de una segunda variable. En este caso se intenta detectar diferencias en las porciones corporales (variable dependiente) entre sexos (factor)

eliminando el tamaño de los peces (longitud total como co-variable) como posible fuente de variación. Antes de llevar adelante el ANCOVA se verificó que se cumpliera el supuesto de homogeneidad de pendientes entre los niveles del factor, esto se hizo considerando que si las pendientes no son las mismas existe interacción entre la variable dependiente y el factor, y por el contrario si no hay interacción entonces las pendiente serán iguales. Para comparar la talla corporal se utilizó como medida de referencia la longitud total de 209 machos y 181 hembras y se realizó un Análisis de la Varianza (ANOVA) en busca de diferencias significativas (Sokal y Rohlf, 1995).

Muchas veces, analizar cada variable por separado resulta en la ausencia de diferencias pero al considerarlas juntas, dos o más de ellas pueden interaccionar entre sí generando alguna diferencia significativa, por este motivo se llevó adelante un Análisis Discriminante, LDA (de su denominación en inglés, “Linear Discriminant Analysis”, Fisher, 1936). El LDA es un método de modelado lineal, como el análisis de la varianza o la regresión múltiple, que parte de conocer de antemano la pertenencia de los objetos en estudio a un grupo dado, en nuestro caso si los individuos son machos o hembras, considerar estos grupo como variable respuesta de tipo cualitativa, y trata de explicar este agrupamiento en función de un conjunto de variables cuantitativas, que en nuestro caso son las mediciones morfométricas. Dicho análisis requiere que se cumpla con el supuesto de homogeneidad múltiple de varianzas para el que se calculó la matriz de distancias de Mahalanobis (Escobedo y Salas, 2008 ; Legendre y Legendre, 2012).

Para analizar si existía alguna diferencia en la geometría del cuerpo entre machos y hembras se realizó un análisis de Morfometría Geométrica. La Morfometría Geométrica estudia el cambio en la forma a partir de analizar el corrimiento en el espacio (2D o 3D) de puntos o coordenadas morfométricas denominados “landmarks”, conservando en el proceso la relación espacial entre éstos (Bookstein, 1982; Zelditch *et al.*, 2004). Se utilizaron 46 ejemplares machos y 22 hembras capturados en el arrecife rocoso de “Asinas Norte” con espineles de 20 anzuelos Nro 2-4 separados un metro uno de otro y usando como cebo trozos de calamar. Los espineles fueron colocados por un periodo de 2 horas aproximadamente a profundidades entre 5 y 15 m en el marco del estudio del ciclo reproductivo (ver detalle en capítulo 2).

En los peces capturados fue fotografiado su lado izquierdo. Para esto cada individuo fue estirado sobre su eje longitudinal y las aletas fueron desplegadas y sujetas por sus radios con alfileres para asegurar una buena observación de los “landmarks”. Las fotografías fueron tomadas sobre un fondo blanco con una cámara Sony Cyber-shot Dsc H2, colocada sobre un pie fijo con el objeto de homogeneizar la distancia focal y minimizar la variabilidad en los landmarks debida a la metodología de fotografiado. Sobre las imágenes se digitalizaron 16 puntos anatómicos homólogos como se muestran en la Fig. 1.2.

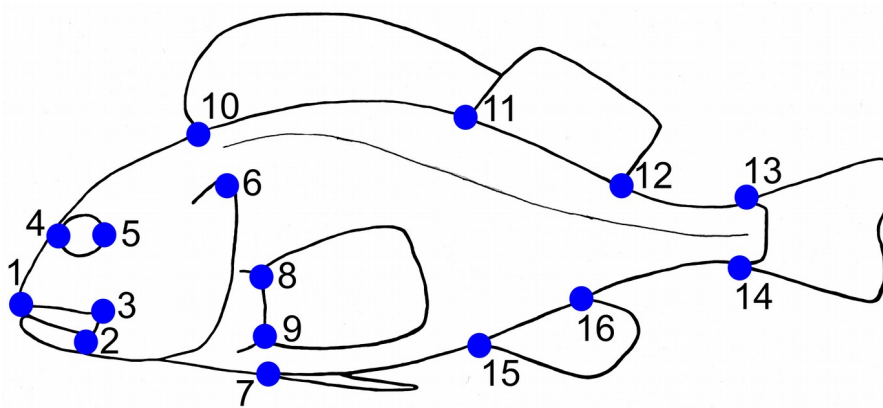


Fig. 1.2: “Landmarks” utilizados para el análisis de morfometría geométrica. 1) Extremo anterior del maxilar; 2 y 3) Extremo posterior inferior y superior del premaxilar respectivamente; 4 y 5) Borde anterior y posterior del ojo respectivamente; 6) Extremo superior del opérculo; 7) Inserción de la aleta pélvica; 8 y 9) Inserción dorsal y ventral de la aleta pectoral respectivamente; 10) Inserción de la primera espina de la aleta dorsal; 11) Inserción de la espina XIII de la aleta dorsal; 12) Inserción del último radio de la aleta dorsal; 13 y 14) Inserción dorsal y ventral de la aleta caudal respectivamente; 15 y 16) Inserción anterior y posterior de la aleta anal respectivamente.

Las coordenadas obtenidas de la digitalización de los “landmarks” fueron utilizadas para realizar una superposición de “landmarks” por medio del método de distancia “full de Procrustes”. Posteriormente para ver las diferencias entre sexos se llevó a cabo un Análisis Discriminante y para verificar estadísticamente las diferencias encontradas se

realizó un test paramétrico “T-square test” a partir de las distancias Procrustes y de las distancias de Mahalanobis, así como también un test de permutación para las distancias Procrustes. Para verificar la precisión del Análisis Discriminante se realizó una tabla de clasificación cruzada de los datos a partir de los valores discriminantes obtenidos en el análisis.

El análisis G-test se realizó con la función “G.test()” del paquete estadístico “DescTools”. El ANCOVA y el ANOVA se llevaron a cabo con la función “aov()” de R-base. El test de homogeneidad múltiple de varianzas se realizó con la función “betadisper()” del paquete “vegan 2,5-1” y el análisis discriminante mediante la función “lda()” del paquete “MASS 7,3-45”. Todos estos paquetes se usaron en el entorno de programación R 3.4.4 (R Core Team, 2018). Para la digitalización de los “landmarks” se utilizó el programa TpsDig v2,04 (Rolph, 2005) y el posterior análisis morfométrico se realizó con el programa MorphoJ v1,06d (Klingenberg, 2011).

RESULTADOS

Estructura anatómica

En *Sebastes oculatus* las papilas genitales de machos y hembras son notoriamente diferentes lo que permite hacer una precisa determinación del sexo de los peces sin necesidad de recurrir a la observación directa de las gónadas.

La papila genital de la hembra es pequeña y cónica, con una base relativamente ancha que se afina en forma abrupta, no sobresale notoriamente de la pared abdominal y nunca se superpone con el ano. La papila genital del macho, en cambio, es un estructura alargada, cilíndrico-cónica y medianamente ancha, que sobresale de manera evidente de la pared abdominal, y en época reproductiva se la puede observar considerablemente más agrandada lo que hace que se superponga levemente con el ano. (Fig. 1.3).

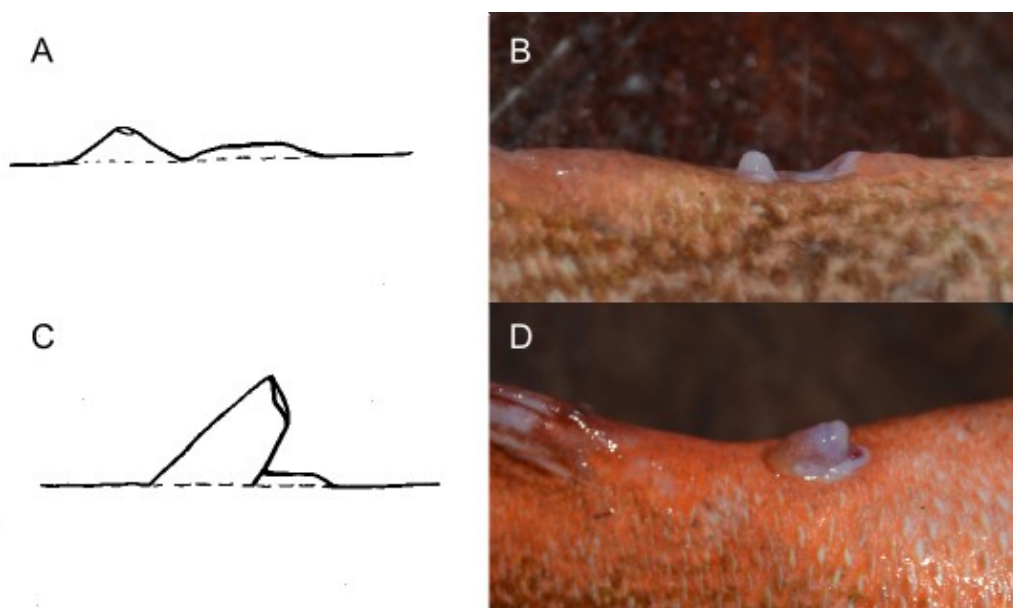


Fig. 1.3: Papilas genitales de *S. oculatus*. A y B: papila genital de hembras. B y C: papila genital de machos.

Se construyó una tabla de contingencia de 2x2 (Tabla 1.1) para realizar el “G-test” de independencia con los datos del sexo determinado a partir de la papila genital y de la observación gonadal en cada individuo. El análisis permitió observar que el sexo real y la determinación a partir de la papila genital no son independientes ($G = 478,13$, $gl = 1$, $p < 2,2 \times 10^{-16}$, $\alpha = 0,001$), lo que permite inferir que existe una relación entre el sexo y la morfología de la papila genital.

Tabla 1.1: Tabla de contingencia para la diferenciación sexual a partir de la observación gonadal y de la papila genital.

Sexo a partir de la observación gonadal	Sexo a partir de la papila genital	
	Hembra	Macho
Hembra	212	17
Macho	11	265

Morfometría Clásica

Los resultados de los conteos de los radios y escamas de los 5 caracteres merísticos y la medición de las 25 variables morfométricas realizados en ejemplares machos y hembras se presentan en la tabla 1.2.

Tabla 1.2: Valores merísticos y morfométricos en *Sebastes oculatus*. Se presentan los mínimos y máximos para los conteos y la media aritmética \pm desvío estándar para las medidas morfométricas. Todas las medidas están presentadas en mm.

	Machos (n = 32)	Hembras (n = 19)
Conteos		
Radios aleta Dorsal	XIII, 13-14	XIII, 13-14
Radios aleta Anal	III, 6-7	III, 6-7
Radios aleta Pectoral	17-19	17-18
Radios aleta Pélvica	I, 5	I, 5
Poros línea lateral	36-44	38-42
Medidas morfométricas		
Longitud total	267,25 \pm 29,98	246 \pm 26,31
Longitud cabeza	85,57 \pm 9,43	78,97 \pm 8,49
Ancho ojo	19,76 \pm 1,89	18,54 \pm 2,44
Ancho interorbital	13,27 \pm 1,92	11,91 \pm 1,78
Ancho del cuerpo	40,70 \pm 5,91	36,91 \pm 4,1
Altura cuerpo	76,82 \pm 9,05	71,42 \pm 8,57
Altura del pedúnculo caudal	21,44 \pm 2,40	19,83 \pm 3,43
Longitud mandíbula superior	42,33 \pm 5,74	38,74 \pm 3,82
Longitud mandíbula inferior	49,11 \pm 5,64	45,25 \pm 5,37
Longitud predorsal	77,65 \pm 9,32	72,50 \pm 7,47
Longitud preanal	138,51 \pm 14,81	126,81 \pm 14,26
Longitud aleta pectoral	64,14 \pm 7,28	59,58 \pm 6,28
Longitud aleta pélvica	51,44 \pm 5,72	46,44 \pm 4,77*
Longitud aleta anal	31,66 \pm 3,45	28,92 \pm 4,28
Longitud 2 espina aleta anal	32,53 \pm 3,48	31,56 \pm 2,47
Longitud 1 radio aleta anal	40,65 \pm 3,86	38,32 \pm 3,54
Longitud último radio aleta anal	25,90 \pm 2,91	23,45 \pm 2,92
Longitud aleta dorsal	132,16 \pm 14,91	122,87 \pm 12,25
Longitud 1 espina aleta dorsal	14,02 \pm 2,07	12,89 \pm 1,7)
Longitud 5 espina aleta dorsal	27,92 \pm 3,43	25,31 \pm 2,82
Longitud 1 radio aleta dorsal	30,53 \pm 3,58	28,46 \pm 4,45
Longitud último radio aleta dorsal	18,60 \pm 3,06	17,85 \pm 4,25
Longitud dorsal-caudal	30,96 \pm 5,57	28,34 \pm 4,91
Longitud anal-caudal	39,94 \pm 6,41	38,18 \pm 4,81
Longitud anal-pélvica	69,97 \pm 11,30	65,43 \pm 11,26

* En este caso se utilizaron 18 hembras..

EL ANOVA realizado entre sexos para la longitud total indicó que no se encuentran diferencias significativas entre machos y hembras ($F = 2,669$, $p = 0,103$, $\alpha = 0,05$, $N=390$). El ANCOVA demostró sólo diferencias significativas en la longitud de la aleta pélvica. En este caso se observa que los machos tienen aletas con un largo medio de 51,44 mm mientras que las hembras de 46,44 mm (Tabla 1.2 y 1.3).

Tabla 1.3: Resultados del Análisis de la Covarianza (ANCOVA). Se presentan para cada medida morfométrica el valor de la prueba de F y la probabilidad asociada. * Nivel de significación = 0,05.

	Estadístico F	P
Longitud cabeza	0,02	0,865
Ancho ojo	0,005	0,946
Ancho interorbital	0,163	0,688
Ancho del cuerpo	0,319	0,575
Altura cuerpo	1,059	0,309
Alto del pedúnculo caudal	0,001	0,979
Longitud mandíbula superior	0,064	0,801
Longitud mandíbula inferior	0,034	0,856
Longitud predorsal	1,044	0,312
Longitud preanal	1,17	0,285
Longitud aleta pectoral	0,048	0,827
Longitud aleta pélvica	5,798	0,02*
Longitud aleta anal	0,555	0,46
Longitud 2 espina aleta anal	0,083	0,775
Longitud 1 radio aleta anal	0,025	0,875
Longitud último radio aleta anal	2,092	0,155
Longitud 1 dorsal	0,152	0,699
Longitud 1 espina aleta dorsal	0,039	0,844
Longitud 5 espina aleta dorsal	1,673	0,202
Longitud 1 radio aleta dorsal	0,119	0,731
Longitud último radio aleta dorsal	0,204	0,653
Longitud dorsal-caudal	0,445	0,508
Longitud anal-caudal	1,653	0,205
Longitud anal-pélvica	1,61	0,21

Para el Análisis Discriminante primeramente se verificó el supuesto de homogeneidad de varianzas ($F = 1,03$, $p = 0,31$, permutaciones = 999, $\alpha = 0,05$). Se calculó el modelo discriminante y para verificar su capacidad de describir morfométricamente machos y hembras se construyó una tabla de clasificación de grupos (Tabla 1.4). En ésta se puede observar que una alta proporción de los individuos está bien clasificada en machos y hembras según las variables morfométricas consideradas.

Tabla 1.4: Tabla de contingencia para clasificación de grupos según el modelo LDA basado en medidas morfométricas.

Sexo real	Asignación		Proporción correctamente asignada
	Hembra	Macho	
Hembra	16	3	84,2%
Macho	3	29	90,6%

Habiendo obtenido como resultado una buena clasificación de sexos a partir de las variables seleccionadas se prosiguió construyendo una tabla de validación cruzada. Esta se hizo quitando un ejemplar, corriendo el LDA, y con el modelo obtenido se le asignó el sexo al ejemplar extraído. Esto mismo se repite para cada ejemplar y nos da como resultado una asignación más realista de los individuos en machos o hembras (Borcard *et al*, 2011). No hay una clara diferenciación sexual a partir de variables morfométricas, siendo el 36,8% de las hembras y el 65,6% de los machos correctamente asignados (Tabla 1.5).

Tabla 1.5: Tabla de validación cruzada para el modelo LDA basado en medidas morfométricas.

Sexo real	Asignación		Proporción correctamente asignada
	Hembra	Macho	
Hembra	7	12	36,8%
Macho	11	21	65,6%

Morfometría Geométrica

Del Análisis Discriminante realizado a partir de las distancias “full de Procrustes” se puede observar que no hay un desplazamiento importante de ninguno de los “landmarks” de la configuración promedio de los machos respecto de la configuración promedio de las hembras (Fig. 1.4). El test de permutaciones no arroja diferencias significativas entre las configuraciones de hembras y machos (T-square: 60,31, p (paramétrico): 0,239, p (permutaciones): 0,233; permutaciones: 1000, α : 0,05).

Tabla 1.6: Validación cruzada entre machos y hembras a partir del modelo LDA basado en coordenadas de “Landmarks”.

Perteneencia Grupo	Asignación		Proporción correctamente asignada
	Hembras	Machos	
Hembras	12	10	54,5%
Machos	19	27	58,6%

La validación cruzada a partir de las funciones discriminantes muestra la dificultad encontrada para diferenciar los morfotipos de machos y hembras (Tabla 1.6), realizando una correcta clasificación de los individuos del 54,5% de las hembras y del 58,6% de los machos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Diversas estructuras anatómicas han sido registradas como responsables de la diferenciación sexual en los peces. En *S. oculatus* se observó que la papila genital presenta diferente desarrollo entre machos y hembras posibilitando su utilización como carácter externo para la identificación sexual. La posibilidad de contar con una estructura como ésta para reconocer machos y hembras es muy útil durante los trabajos de campo, especialmente en aquellos casos en los que es necesario evitar realizar una disección para observar la gónada.

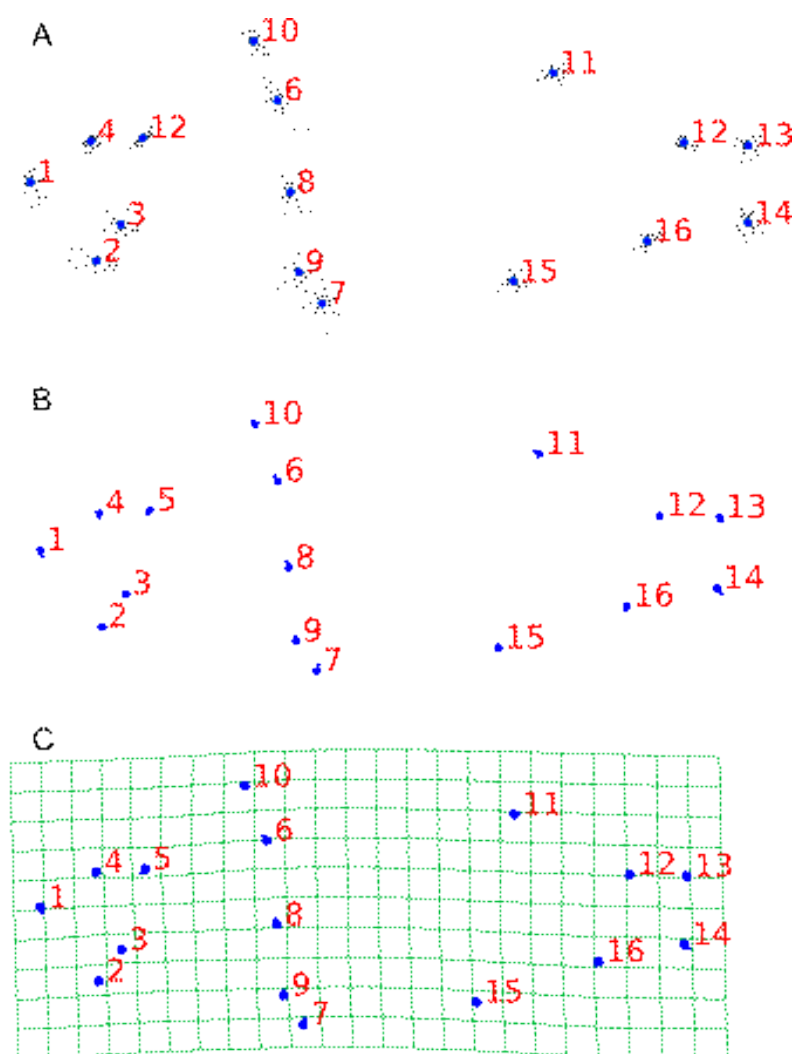


Fig. 1.4: A: Configuración consenso de “landmarks” en *S. oculatus*. B: Desplazamiento de los “landmarks” en machos respecto de aquellos en hembras. C: Grilla de deformación de la configuración de “landmarks” de machos respecto de la de hembras.

Desde una perspectiva más biológica era de esperar que existiera alguna estructura que facilite el pasaje del esperma hacia la hembra para realizar de la manera más eficiente posible la fecundación, que en el género *Sebastes* es interna (Wourms, 1991). En el caso de *S. oculatus* se pudo observar que los machos poseen una papila alargada, cilíndrico-cónica y medianamente ancha que en época reproductiva alcanza su máximo desarrollo, mientras que en las hembras la papila es pequeña, cónica y termina en punta. En *Sebastes paucispinis* (sub = *Sebastodes*), Moser (1967) describe la papila

genital de machos como una estructura cilíndrica y elongada que podría servir como órgano intromitente, mientras que en las hembras se observa una abertura ubicada entre el poro urinario y el ano, pero no describe ninguna estructura como la que se observa en *S. oculatus*. Las estructuras anatómicas de las papilas que presenta *S. oculatus* en machos y hembras es complementaria pudiendo facilitar el acoplamiento de manera que minimice la pérdida del fluido espermático.

Algunas especies como *S. melanops*, *S. flavidus*, *S. mystinus*, *S. serranoides* y otras tantas presentan diferencias en la talla, siendo los machos más pequeños que las hembras. Esto se podría explicar en términos de diferencias en la inversión parental, siendo las hembras quienes llevan adelante el proceso de gestación de los embriones por lo que tener mayor tamaño corporal ayudaría a optimizar la mayor inversión energética y los machos serían más pequeños por el hecho de aportar sólo el esperma (Wyllie Etcheverría, 1986; Lenarz y Wyllie Etcheverría, 1991). En *S. oculatus*, al igual que en muchas de las especies estudiadas por los autores mencionados, no se encontraron diferencias entre las tallas de machos y hembras.

En varias especies de *Sebastes* se encuentran diferencias en distintas regiones corporales entre machos y hembras. En *S. owstoni* la longitud de la cabeza, el diámetro del ojo, la longitud de la mandíbula inferior y la longitud predorsal son mayores en machos, mientras que la longitud entre la aleta pélvica y la anal es mayor en hembras (Yagishita *et. al.*, 2007). Lenarz y Wyllie Etcheverría (1991) estudiaron 34 especies del género y Wyllie Etcheverría (1986) en otras 4, encontraron que los machos de una gran cantidad de ellas presentan la longitud de la aleta pectoral, el diámetro del ojo, la longitud de la mandíbula superior, el largo de la cabeza y la distancia interorbital mayores que las hembras. Esto podría estar relacionado con la capacidad de capturar el alimento. Los autores sugieren que la posesión de estas estructuras más grandes en los machos más pequeños los ayudaría a una mejor detección de las presas, mayor maniobrabilidad para perseguir o capturar las presas o tener la posibilidad de capturar presas más grandes al ser capaces de producir mayor apertura de la boca. Saborido Rey (1994) también observó diferencias en el diámetro del ojo y la longitud de la aleta pectoral entre sexos de *S. fasciatus* y *S. marinus*. En *S. oculatus* se encontró que la aleta pélvica es levemente más

larga en machos que en hembras. Sin embargo, un número mayor de ejemplares analizados podría corroborar más fuertemente esta particularidad. No se encontró otra característica morfológica externa que diferencie a machos de hembras. Esto mismo se ha observado en *S. aurora*, *S. chlorostictus*, *S. hopkinsi*, *S. levis*, *S. nebulosus*, *S. rosaceus*, *S. roseblatti* y *S. rufus* (Lenarz y Wyllie Etcheverria, 1991), que al igual que la especie en estudio en esta tesis son peces demersales, mientras que una gran cantidad de las diferencias descritas anteriormente se hallan principalmente en especies del género con comportamiento de tipo más pelágico. Es posible que los peces demersales, en los que la búsqueda de alimento estaría asociada a los fondos marinos, dispongan de una mayor oferta alimentaria que haría innecesaria la competencia intraespecífica entre machos y hembras y de esta manera no sería necesaria la especialización de estructuras por parte de uno de los sexos, pero todavía hacen falta más estudios para poder corroborar esta interpretación.

Geométricamente no se encontró diferencia en la forma corporal de los machos y las hembras de *S. oculatus*. Resultados similares observaron Valentin *et al.* (2002) cuando estudiaron la morfometría de *S. fasciatus* y *S. mentella* del Golfo San Lorenzo (Canadá). En su estudio los autores encontraron un pequeño desplazamiento de la aleta pélvica de las hembras respecto a la de los machos pero lo asocian a que una gran cantidad de hembras estaban grávidas en el momento de la toma de los datos. En la especie de este estudio se observó que en los momentos de gestación (entre agosto y diciembre aproximadamente) las hembras poseen la zona abdominal dilatada y hay una notoria diferencia entre machos y hembras.

CAPÍTULO 2: CICLO REPRODUCTIVO

INTRODUCCIÓN

Los peces han tenido un gran éxito evolutivo para adaptarse a una gran diversidad de ambientes acuáticos. Parte de este éxito se debe al desarrollo de diferentes estrategias reproductivas que permiten a las distintas especies perpetuarse a lo largo del tiempo. Con estas estrategias los peces lograron explotar al máximo sus capacidades biológicas; por ejemplo, adquirir diferencias en tiempo y espacio de las puestas de huevos (época reproductiva, huevos planctónicos o bentónicos, etc) otorgándole a las crías las mejores oportunidades de supervivencia al conjugar la estrategia reproductiva con condiciones ambientales favorables, disponibilidad de alimento, disponibilidad de refugio, etc.

Hay dos grandes modalidades reproductivas que se pueden observar en los peces, la oviparidad y viviparidad. Los peces se consideran ovíparos cuando la hembra deposita ovocitos o huevos con envolturas de protección. Los ovocitos pueden ser fecundados antes de la ovoposición y el embrión tener diferente grado de desarrollo o pueden ser fecundados luego de la ovoposición. En cualquiera de los casos el embrión sigue su desarrollo protegido por las envolturas hasta el momento de la eclosión, la que siempre se produce con posterioridad a la ovoposición. En cambio se consideran vivíparos cuando el ovocito es fecundado internamente y el embrión se desarrolla en el tracto reproductivo materno. Puede haber una envoltura protectora en cuyo caso la eclosión se produce previamente o durante la parición, o puede faltar dicha envoltura y el embrión nace directamente durante la parición. En cualquier caso el resultado de la parición es el nacimiento de pequeños peces autosuficientes (Wourms, 1991).

Dentro del grupo de peces ovíparos pueden diferenciarse tres subgrupos según Wourms (1991). Los ovulíparos, en los que se produce la ovoposición de los ovocitos y la fecundación se produce externamente como ocurre en los pejerreyes como *Odonthestes*

smitti (Cornejo, 2000) y en la sardina fueguina *Sprattus fuegensis* (Leal *et al.*, 2011). Por otro lado se encuentran los peces cigóparos en los que se produce la puesta de huevos fecundados internamente. El cigoparismo se observa típicamente en las rayas y algunos tiburones (Helfman *et al.*, 2009), también en algunos peces óseos como el zoárcido *Zoarces americanus* (Yao y Crim, 1995). Por último se encuentran los peces embrióparos, en los que la fecundación es interna y el embrión se desarrolla por un periodo prolongado en el conducto reproductivo materno pero la eclosión es externa y posterior a la ovoposición como ocurre en *Helicolenus dactilopterus* (Pavlov y Emel'yanova, 2013) y en aguas argentinas en el "rubio" *H. dactilopterus lahillei* (Sánchez y Acha, 1988).

Los peces vivíparos se pueden subdividir en función del patrón de nutrición embrional (Wourms, 1991). Se llaman embriones lecitotróficos a aquéllos que se nutren exclusivamente del vitelo del huevo como sucede en *Helicolenus percoides* y *Sebastes schlegeli* (Pavlov y Emel'yanova, 2013). Por otra parte se habla de embriones matrotroóficos cuando hay un suministro continuo de nutrientes de la madre al embrión, como ocurre en *Zoarces viviparus* (Skov *et al.*, 2010) y muchas especies del género *Sebastes* (Wourms, 1991; Pavlov y Emel'yanova, 2013).

Con referencia a la frecuencia de los eventos reproductivos, la mayoría de las especies son iteróparas, aunque se reconocen algunas especies semélparas (Cousseau *et al.*, 2010). Las primeras presentan más de un evento reproductivo a lo largo de su vida, como es el caso del mero *Acanthistius brasiliensis* (= *A. patachonicus*) (Dell' Arciprete *et al.*, 1987) y la anchoita argentina *Engraulis anchoita* (Brodsky y Cousseau, 1979). En las especies semélparas hay un único evento reproductivo en toda la vida del animal, como en el congrio del Mar Argentino *Conger orbignyanus* (Figueroa *et al.*, 2010), muchas especies de salmones del género *Oncorhynchus* (Helfman *et al.*, 2009) y en la lamprea austral *Geotria australis* (Renaud, 2011).

De acuerdo con Cousseau *et al.* (2010), dentro de las especies iteróparas se pueden diferenciar dos subtipos. Por un lado están aquellas en las que las gónadas sufren un proceso de maduración gradual y continuo, pudiendo observarse agrupamientos de gametas en distintos estados de madurez. Esto determina que a lo largo de un periodo

reproductivo se produzcan varias puestas parciales, y las especies involucradas se denominan desovantes parciales. Esto ocurre en el pejerrey de cola amarilla *Odontesthes smitti* (Macchi, 1993) y en el “turco” de aguas suratlánticas *Pinguipes brasilianus* (Villanueva Gomila *et al.*, 2015). Otra posibilidad es que las gametas maduren sincrónicamente y que en el periodo reproductivo haya una única puesta, en cuyo caso se habla de peces desovantes totales, como es el caso de la “polaca” patagónica *Micromesistius australis* con un periodo de puesta anual (Sánchez *et al.*, 1986).

En general, los representantes del género *Sebastes* son vivíparos pero con un tipo de viviparismo primitivo. Sus embriones se desarrollan dentro de una envoltura la mayor parte del tiempo y eclosionan unos días antes de la parición, aparentemente con desarrollo de tipo matrotrofico (Boehlert *et al.*, 1986; Wourms, 1991). En el tracto reproductivo materno no se encuentra ninguna estructura especializada para la contención de los embriones, por lo que éstos se desarrollan libres en la cavidad ovárica. Demoran aproximadamente dos meses en completar su desarrollo, aunque esto puede variar. Por ejemplo en *S. paucispinis* se encontró que el desarrollo dura 1 mes y en *S. melanops* 37 días (Moser, 1967; Boehlert y Yoklavich, 1984).

Las especies del género *Sebastes* se caracterizan por ser iteróparas, ya sea desovantes totales como *S. flavidus*, o desovantes parciales como *S. paucispinis*. Las especies que habitan aguas templado-frías, en general tienen una puesta al año, mientras que las que habitan aguas templado-cálidas suelen tener más de una puesta al año (Wourms, 1991; Eldridge *et al.*, 1991).

Shinomiya y Ezaki (1991) estudiaron los hábitos de apareamiento en *Sebastes inermis* y encontraron que el cortejo y la cópula se producen principalmente al atardecer. Los machos pasan a tener un comportamiento territorial durante la época de apareamiento y las hembras copulan con más de un macho. La paternidad múltiple también fue observada en *S. atrovirens* (Sogar *et al.*, 2008).

Son escasos los conocimientos sobre la biología reproductiva del escrófalo *Sebastes oculatus*. Al respecto, Sánchez y Acha (1988) estudiaron el desarrollo larval y la

ocurrencia de las larvas en el plancton sobre la base de muestreos en buques de investigación pesquera (presuntamente al norte de Argentina) y llegaron a la conclusión de que la temporada de desove se extiende desde octubre hasta enero. En el análisis de los ovarios de una hembra de 28 cm de longitud estándar encontraron evidencias de desarrollo sincrónico de una sola camada de embriones. También pudieron determinar que dicha hembra llevaba en el ovario 180.000 embriones, y que las larvas eclosionan de sus envolturas antes de la parición, lo que llevaría a pensar que es una especie vivípara.

La escasa información sobre la biología reproductiva de esta especie, la importancia que tiene el género a nivel mundial por la gran cantidad de especies que lo representan, el hecho de pertenecer a una familia exclusiva de teleósteos que adoptaron estilos reproductivos que van desde el embrioparismo hasta el viviparismo matrotrofico, y la importancia económica que tienen en diferentes países muchas de sus especies, tanto desde el punto de vista pesquero como de su cultivo, se consideró que el estudio de la reproducción de *S. oculatus* generaría aportes importantes al conocimiento de la especie y sus relaciones con las otras especies del género y la familia.

De ésta manera se plantea la hipótesis de que en las aguas templado-frías del Golfo San Jorge *S. oculatus* tendría un ciclo reproductivo anual durante la primavera. Las hembras desarrollarían una única camada ovocitaria, siendo de esta manera desovantes totales. Además sería una especie vivípara con un tiempo prolongado de gestación de los embriones.

OBJETIVOS

Objetivo general:

- Conocer la biología reproductiva de *Sebastes oculatus* en el área central del Golfo San Jorge.

Objetivos particulares:

- Conocer la anatomía e histología gonadal.
- Determinar el ciclo sexual a lo largo de un periodo anual.
- Determinar el potencial reproductivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar el ciclo reproductivo se realizó el seguimiento mensual de los peces en el arrecife rocoso de la playa "Asinas Norte" (46°02'42,27" S; 67°36'16,68" O, Fig. 2,1) en la provincia de Santa Cruz entre febrero de 2008 y noviembre de 2010 (Tabla 2.1). Los muestreos se realizaron a profundidades que variaron entre 5 y 15 metros. Para la captura de los peces se utilizaron espineles de 20 anzuelos número 2 ó 4, dispuestos a un metro de distancia el uno del otro y encarnadas con trozos de calamar como cebo. Los espineles se calaron en marea baja, y se los dejó durante aproximadamente 2 horas. Pasado este periodo fueron retirados del agua y los peces capturados fueron llevados al laboratorio para su procesamiento.

Tabla 2.1: Número de ejemplares de *S. oculatus* muestreados según mes y sexo.

	Juveniles	Machos	Hembras
Enero	4	21	8
Febrero	---	21	23
Marzo	10	38	30
Abril	3	19	14
Mayo	1	17	22
Junio	---	21	22
Julio	---	6	7
Agosto	---	3	4
Septiembre	---	26	18
Octubre	---	16	12
Noviembre	---	7	10
Diciembre	---	14	11

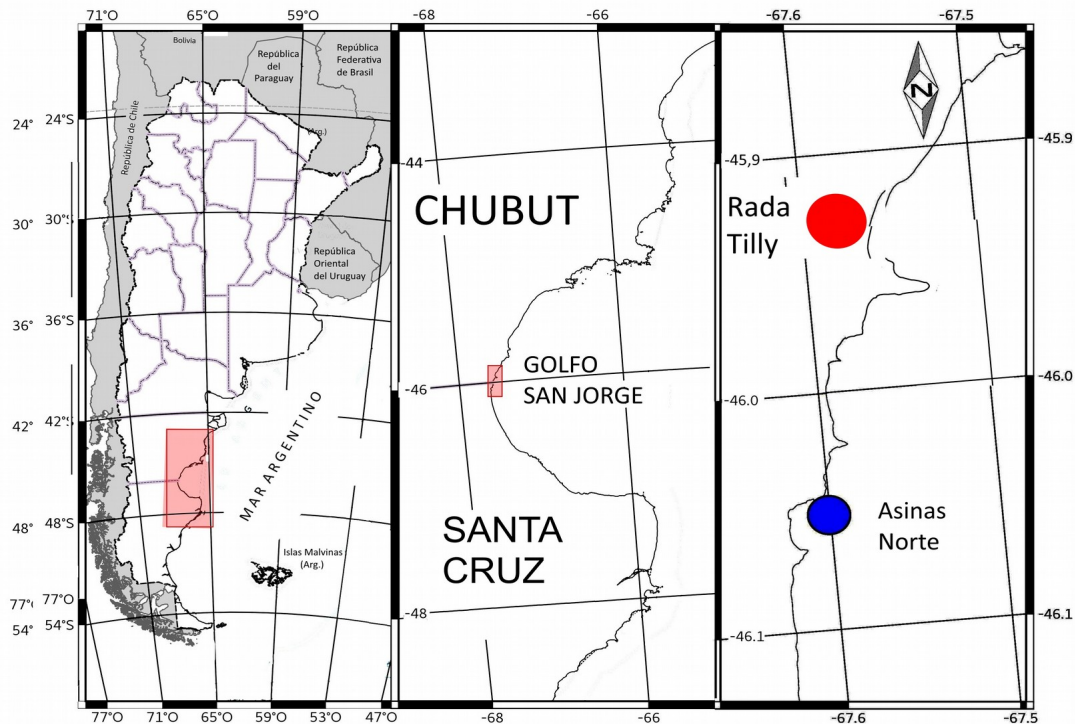


Fig 2.1: Playa Asinas norte. Sitio de muestreo cerca del límite entre las provincias de Chubut y Santa Cruz.

En el laboratorio se midieron los parámetros morfométricos y gravimétricos de cada ejemplar de manera tradicional. Con un ictiómetro se midió la longitud total (Lt) y la longitud estándar (Ls) al milímetro más cercano. Luego se registró el peso húmedo total (Pt), se realizó una disección abdominal, extrayéndose el estómago, el hígado y las gónadas para registrar el peso húmedo eviscerado (Pe). También se registraron los pesos húmedos de las gónadas (Pg) y del hígado (Ph) con una precisión de 0,01g. Para la descripción morfológica de los ovarios se siguió a McMillan (2007) y de los testículos a Vizziano *et al.* (2008) y Uribe *et al.* (2014).

De los testículos se extrajo una sección de no más de 1 cm de largo y de los ovarios una porción de aproximadamente 1 cm de lado, los que fueron fijados en solución de Bouin durante 12 hs y posteriormente transferidos a etanol 70% para su conservación. El tejido conservado fue deshidratado e incluido en parafina sometiéndolo a tres baños sucesivos de dos horas cada uno en etanol 96°, tres baños de dos horas cada uno en butanol, dos baños de dos horas cada uno en parafina a 50 °C y finalmente incluido en

parafina (Gabe, 1968). Fueron cortados con micrótopo a espesores entre 5 y 7 μm , teñidos con tricrómico de un tiempo (Gabe, 1968) y montados en portaobjetos para su posterior análisis microscópico.

El proceso de maduración y desarrollo gonadal se estudió con diferentes enfoques. Por un lado y en una primera instancia se realizó el seguimiento del desarrollo gonadal a lo largo del tiempo a través de la variación de los índices gonadosomático (IG) y hepatosomático (IH) calculados para todos los meses del año de la siguiente manera:

$$IG = \frac{Pg}{Pe} 100 \qquad IH = \frac{Ph}{Pe} 100$$

Donde Pg es el peso de la gónada, Pe es el peso eviscerado y Ph es el peso del hígado.

Por otro lado se observaron los cambios macroscópicos en testículos y ovarios a lo largo de los meses y se les asignó un estadio de maduración siguiendo a Gunderson *et al.* (1980) para cuatro especies de *Sebastes* de California. La identificación de los estadios se realizó sobre los peces en el momento de la disección o sobre fotografías de las gónadas.

Finalmente se analizaron más detalladamente los cambios a nivel histológico en los ovarios y testículos. Para esto se determinaron los estadios ovocitarios siguiendo el criterio desarrollado por Takemura *et al.* (1987) y los estadios espermáticos según el criterio desarrollado por Takahashi *et al.* (1991) para *Sebastes taczanowskii*.

Los preparados histológicos de testículos y ovarios fueron observados en detalle en un microscopio binocular Olympus CX31 y las observaciones fueron documentadas mediante una cámara fotográfica digital Olympus SP-350 acoplada al microscopio para su posterior análisis. Fueron fotografiados entre 1 y 6 campos oculares en los preparados de ovarios, según se consideró necesario, para que la cantidad de ovocitos contenidos fuera representativa. Para evitar contar por duplicado un mismo ovocito y lograr la mejor identificación posible del estadio se consideraron en cada fotografía aquellos ovocitos en

los que se podía identificar claramente el núcleo y se contó la cantidad de ovocitos en cada estadio. Las imágenes fueron analizadas en el programa ImageJ 1,51i (Rasband, 2016). La determinación de los estadios testiculares se realizó durante la observación directa en microscopio y se contaron los testículos en los que se observaron los estadios espermáticos reconocidos.

Las muestras para el análisis de la fecundidad fueron tomadas en los meses de junio y julio de 2018 siguiendo el protocolo ya mencionado. La fecundidad se calculó mediante un método gravimétrico para el cual se tomó una submuestra de la parte central del ovario derecho, se la pesó y se contaron los ovocitos bajo microscopio estereoscópico. Previo al conteo, se realizó un tratamiento de separación y selección de ovocitos siguiendo la técnica de Lowerre-Barbieri y Barbieri (1993). Para ello se colocó la submuestra en una batería de tamices de mallas entre 77 y 150 μm y se sometió a una corriente de agua producida con una piseta. El objetivo fue separar los ovocitos del tejido conectivo para facilitar el conteo y seleccionar los ovocitos vitelogénicos (Whittames *et. al.*, 2009; Saborido-Rey *et. al.*, 2015). El tamaño de malla de los tamices se eligió después de analizar los cortes histológicos y determinar el tamaño de los ovocitos en estado de vitelogénesis primaria.

A continuación se calcularon la fecundidad potencial (FP) como la razón entre el peso de los ovarios (PO) y el peso de la submuestra (PSm) multiplicado por el número de ovocitos en la submuestra (NO) y la fecundidad relativa (FR) como la razón entre la fecundidad potencial y el peso húmedo eviscerado (Pe).

$$FP = \frac{PO}{PSm} NO \qquad FR = \frac{FP}{Pe}$$

Se analizó la relación de la fecundidad con la longitud total (LT), el peso eviscerado (Pevisc) y el índice gonadosomático (IG).

RESULTADOS

Morfología de las gónadas

Los ovarios son estructuras pares que se encuentran alojados en la parte posterior de la cavidad peritoneal. Son dos sacos formados por una pared delgada y rellenos de un tejido esponjoso. Se encuentran sostenidos desde su cara dorsal por un mesenterio, el mesoovario, que los conecta a la pared dorsal de la cavidad abdominal y los mantiene en estrecha asociación con la vejiga natatoria. Ambos ovarios se unen posteriormente formando un único oviducto que desemboca en el poro genital alojado en la papila urogenital (Fig. 2.2).

La coloración y el tamaño de los ovarios son muy variables y dependen del estadio de madurez en que se encuentre la gónada (Fig. 2.6). Pueden ser de color rosado pálido y pequeños, apenas ocupando una pequeña porción de la cavidad abdominal cuando están inmaduros o en inactividad sexual, amarillo intenso y opacos cuando se está formando activamente el vitelo y en estos estados el tamaño es muy variable pareciéndose mucho al estado anterior o llegando a ocupar casi por completo la cavidad abdominal. Finalmente, una vez producida la fecundación toman un color amarillento translúcidos y posteriormente un gris oscuro debido a la presencia de pigmentos (especialmente de los ojos) de los embriones en desarrollo. Histológicamente corresponden al tipo cistovario, típico de la mayoría de los teleósteos. En estos ovarios una parte del celoma es aislada para formar el lúmen, donde la ovulación va a ocurrir directamente. La cavidad del ovario conecta con los oviductos manteniendo el sistema reproductor aislado de la cavidad celomática.

Los testículos son estructuras pares que se encuentran alojados en la parte posterior de la cavidad peritoneal. En general, son acintados ensanchándose en dirección antero-posterior y suelen tener una leve muesca cerca de la mitad de la longitud que hace que la porción anterior se tuerza levemente. Esto último es más notorio en testículos que se encuentran en periodo de maduración. Si bien son triangulares en sección transversal cuando son inmaduros o están cargados de esperma pueden encontrarse con sección

semicircular. Son de color blanco lechoso pero pueden encontrarse con una coloración marrón clara cuando se encuentran en post-desove (Fig. 2.3 y 2.7).

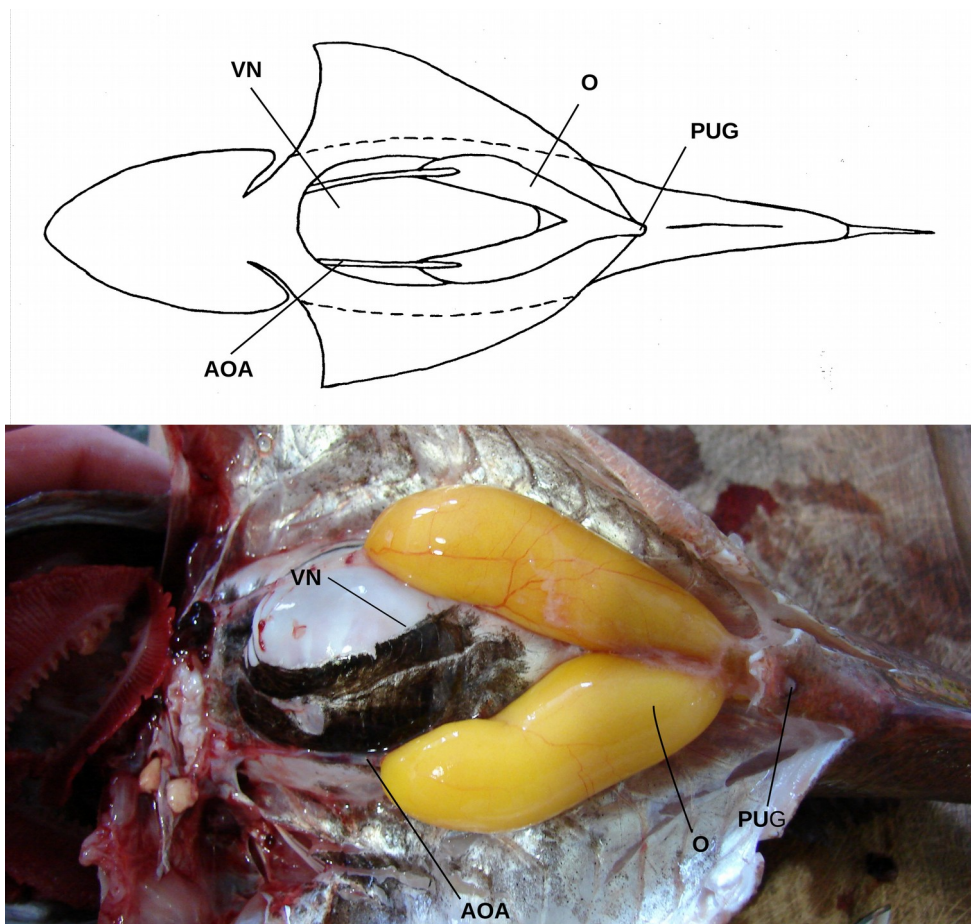


Fig. 2.2: Vista ventral de los ovarios en la cavidad abdominal. AOA: arteria ovárica anterior, O: ovario, PUG: papila urogenital, VN: vejiga natatoria.

Dorsalmente, y alojado en un pequeño canal, se halla el conducto espermático que se extiende a lo largo de todo el testículo. Los conductos espermáticos de ambos testículos se unen en el extremo posterior formando un único conducto que termina en el poro genital y desemboca en la papila urogenital. Ambos testículos están sostenidos dorsalmente por un mesenterio, el mesorquio, que se une medialmente a la porción dorsal de la cavidad abdominal y están en contacto con la vejiga natatoria. Histológicamente los testículos son del tipo lobular irrestricto y se observa que el compartimento general está organizado en lóbulos que terminan ciegos en la periferia del testículo. A lo largo del

lóbulo se observan cistos con células germinales en distintos grados de desarrollo y al madurar los espermatozoides son liberados al lumen o cavidad testicular. El lumen de los lóbulos conecta directamente con el conducto eferente (Figs. 2.11 y 2.12).

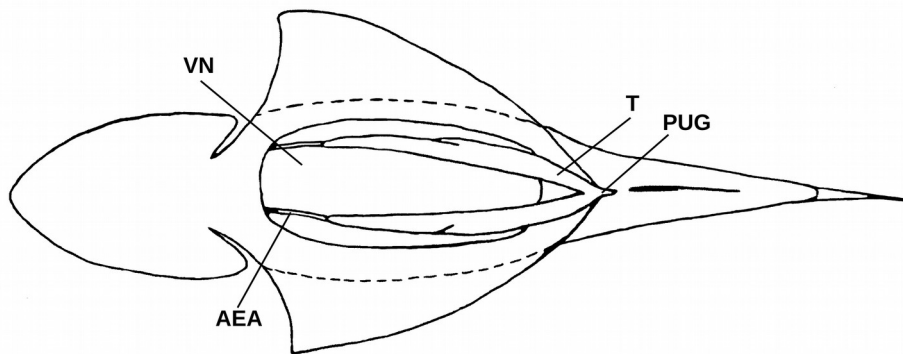


Fig. 2.3: Vista ventral de los testículos en la cavidad abdominal. AEA: arteria espermática anterior, T: testículo, PUG: papila urogenital, VN: vejiga natatoria.

Tanto ovarios como testículos se hallan completamente separados del sistema urinario. Los oviductos de los ovarios izquierdo y derecho se unen en el tramo final para abrir al exterior en el poro genital y lo mismo sucede con los testículos que unen sus conductos espermáticos para abrir al exterior en un poro genital común. En la cavidad peritoneal se encuentra dorsalmente la vejiga urinaria, por debajo están las gónadas y en una posición más ventral el intestino. Este orden se ve reflejado en la papila urogenital, donde abre posteriormente el poro urinario y anteriormente el poro genital, y a su vez anterior a la papila se dispone el ano.

Variación temporal de los índices gonadosomático y hepatosomático

El cálculo del índice gonadosomático (IG) en las hembras se realizó en 181 ejemplares. Dicho índice se mantuvo bajo entre diciembre y junio, variando entre $0,38 \% \pm 0,13$ y $1,22 \% \pm 0,74$. En julio comenzó a aumentar aceleradamente hasta llegar a un máximo de $18,45 \% \pm 12,21$ en septiembre y $17,64 \% \pm 9,35$ en octubre, mes a partir del cual se produjo nuevamente el descenso (Fig. 2.4).

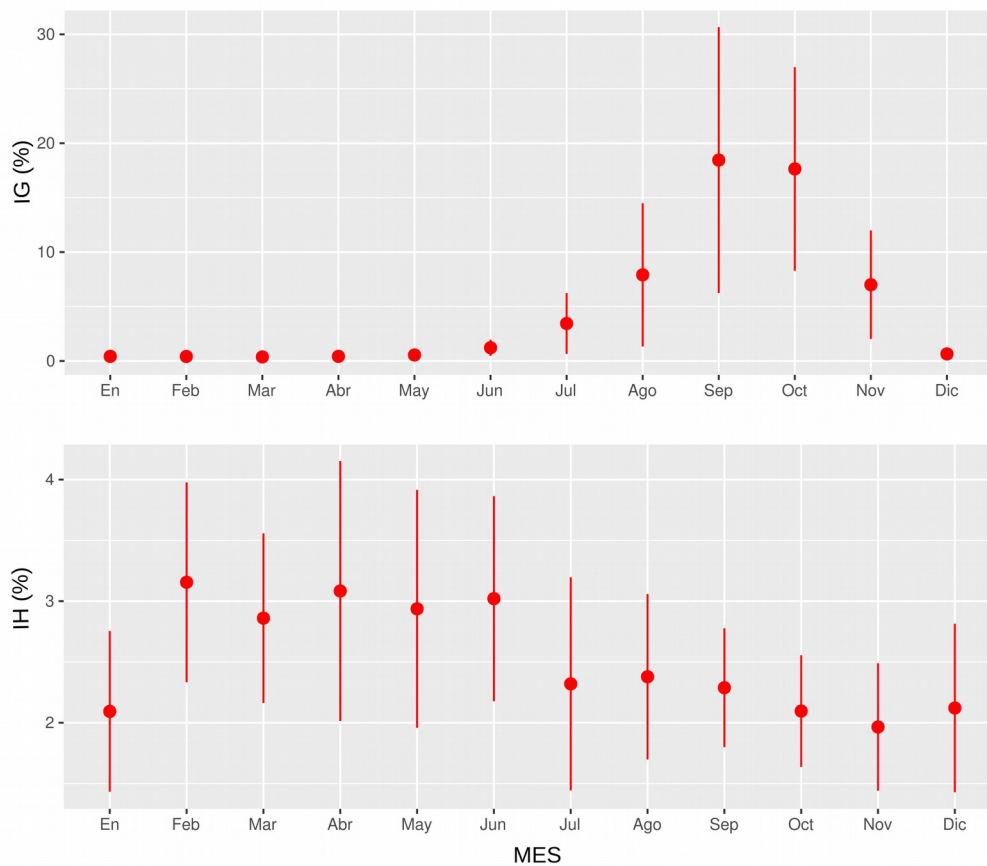


Fig. 2.4: Variación temporal de los índices gonadosomático (IG) y hepatosomático (IH) en hembras de *S. oculatus*.

Por su parte, el índice hepatosomático (IH) presentó valores bajos entre julio y enero, con valores que fueron de $1,96 \% \pm 0,52$ a $2,38 \% \pm 0,68$. A partir de febrero se produjo un aumento abrupto del mismo y se mantuvo relativamente constante hasta junio en valores que variaron entre $2,86 \% \pm 0,69$ y $3,15 \% \pm 0,82$ (Fig. 2.4).

El IG en machos se calculó sobre 204 ejemplares. El mismo se mantuvo bajo entre diciembre y marzo, con valores que variaron entre $0,051 \% \pm 0,039$ y $0,1 \% \pm 0,058$. Entre abril y junio se registraron los valores más altos con un máximo de $0,82\% \pm 0,34$ en mayo y en julio, con un valor de $0,29 \% \pm 0,11$ comenzó a descender gradualmente hasta los valores mínimos observados en diciembre (Fig. 2.5).

El IH presentó los valores más altos entre febrero y julio con valores que variaron entre $3,09 \% \pm 0,88$ y $2,31 \% \pm 0,38$. En agosto hubo un descenso y se mantuvo relativamente bajo hasta enero, con valores que variaron entre $1,58 \% \pm 0,28$ y $2,14 \% \pm 0,62$ (Fig. 2.5).

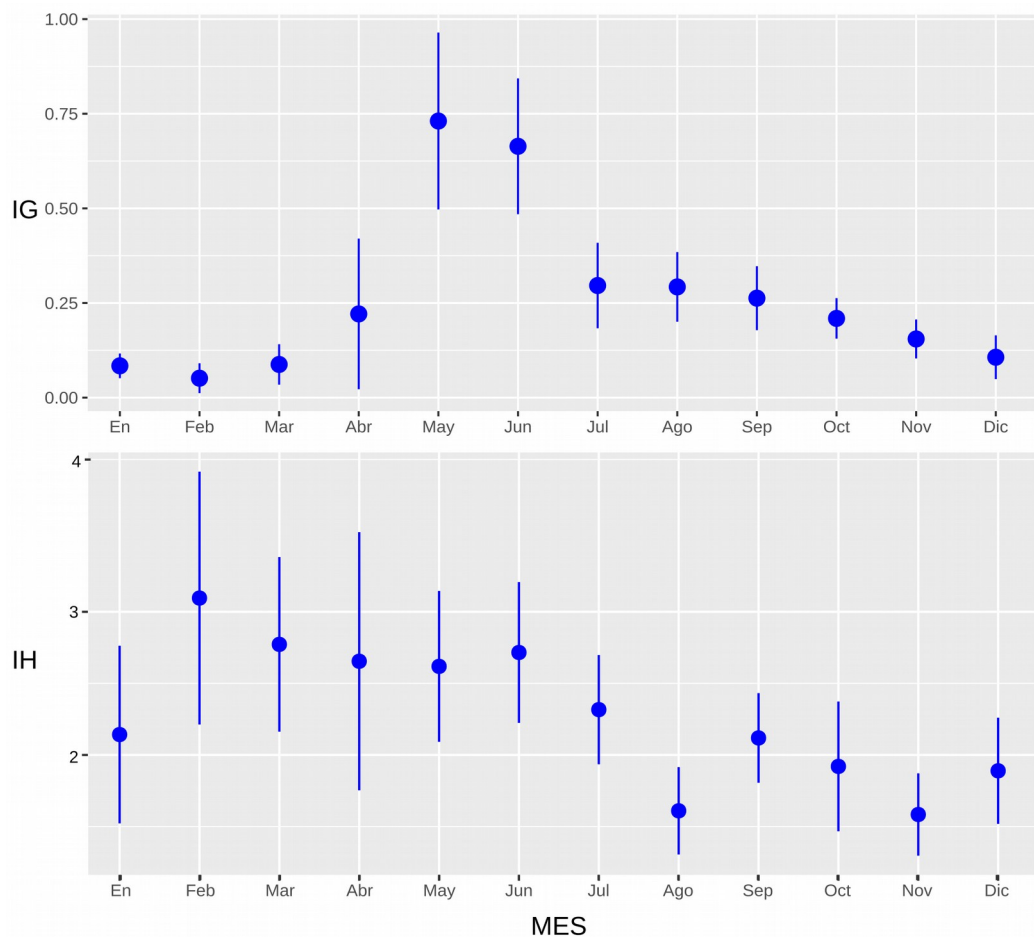


Fig. 2.5: Variación temporal de los índices gonadosomático (IG) y hepatosomático (IH) en machos de *S. oculatus*.

Variación temporal de la maduración gonadal

La variación morfológica de las gónadas en lo que respecta a la forma, textura, color o tamaño permitió realizar una rápida interpretación macroscópica de la condición reproductiva. Ésto, extendido a lo largo del año permitió obtener una escala de madurez gonadal en *S. oculatus*. Se utilizaron 181 hembras, 209 machos y 18 juveniles. Se siguió el criterio de maduración descrito por Gunderson *et al.* (1980) considerando solamente el color y forma para la descripción de los testículos. Los estadios quedaron como se detalla a continuación:

Estadios de maduración gonadal para Hembras

Inmaduro (Fig. 2.6 A): Ovarios pequeños y translúcidos o pequeños y amarillos. IG 0,18%.

Maduración (Fig. 2.6 B): Ovarios firmes, huevos amarillentos y opacos. IG medio $2,72\% \pm 2,54$ (Min = 0,454%, Max = 8,36%)

Vitelo aclarado (Fig. 2.6 C): Ovarios no firmes. Huevos amarillentos y translúcidos. IG medio $13,6\% \pm 6,34$ (Min = 4,38%, Max = 26,3%)

Embriones visibles (Fig. 2.6 D): Ovarios no firmes, huevos translúcidos con puntos negros o larva visible. IG medio $24,1\% \pm 7,43$ (Min = 13,6%, Max = 36,5%)

Liberado (Fig. 2.6 E): Ovarios largos y flácidos de color violeta rojizo o gris oscuro. IG medio $0,49\% \pm 0,16$ (Min = 0,16%, Max = 0,92%)

Inactivos sexualmente (Fig. 2.6 F): Ovarios firmes. Grises o rosados. Algunos con manchas negras. IG medio $0,4\% \pm 0,16$ (Min = 0,1%, Max = 0,95%)

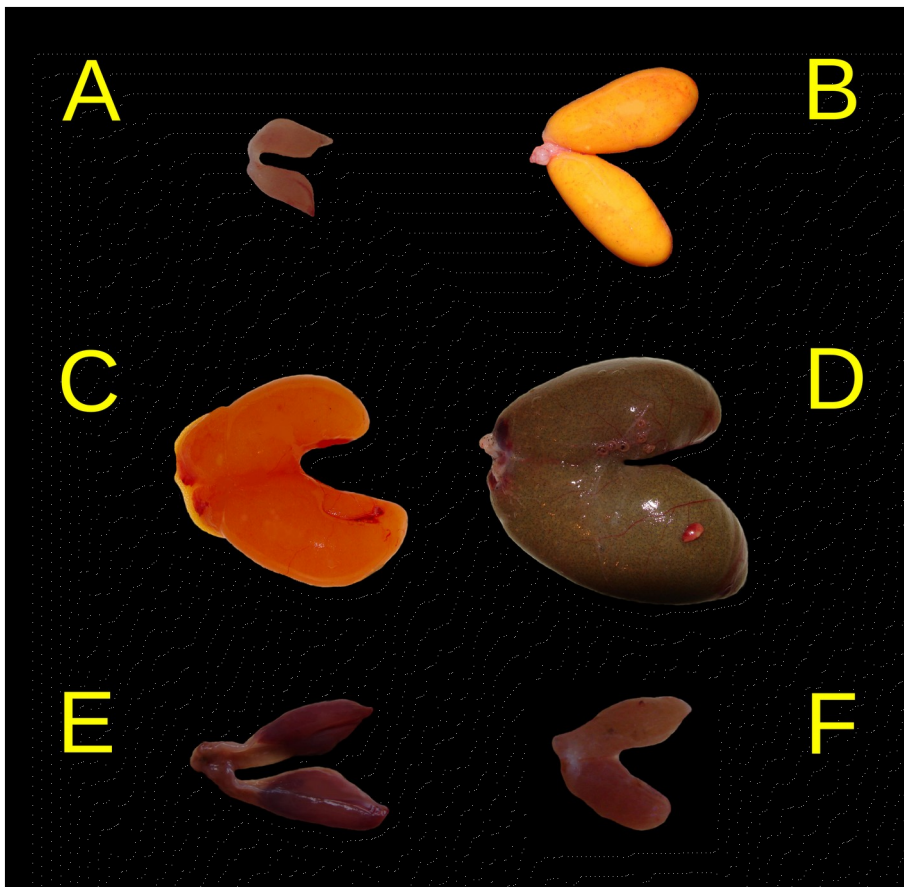


Fig. 2.6: Estadios de maduración gonadal en hembras de *S. oculatus*. A: ovarios inmaduros, B: ovarios en maduración, C: ovarios en vitelo aclarado, D: ovarios con embriones visibles, E: ovarios liberados, F: ovarios inactivos sexualmente.

Estadios de maduración gonadal para Machos

Inmaduros (Fig. 2.7 A): Testículos con forma de hilo, translúcidos o blanco translúcidos.

Maduración (Fig. 2.7 B y C): Testículos hinchados y largos. Medianamente redondos en sección transversal. Blancos.

Cópula (Fig. 2.7 D): Testículos divididos en una parte interna de color claro con esperma en ampollas y una parte externa más transparente con ampollas vacías.

Inactividad sexual (Fig. 2.7 E): Testículos en forma de cinta. Triangular en sección transversal y de color marrón.

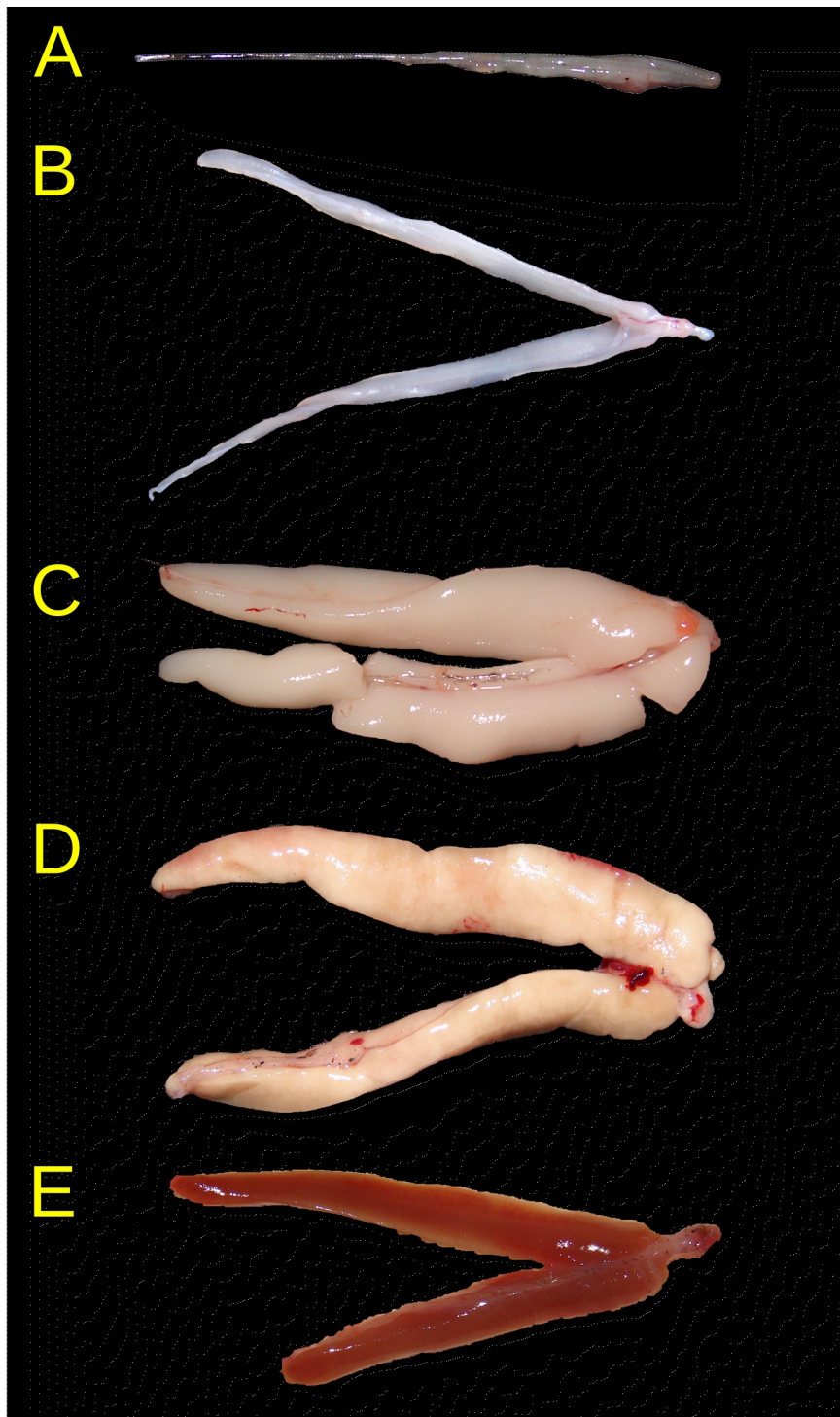


Fig. 2.7: Estadios de maduración gonadal en machos de *S. oculatus*. A: testículos inmaduros, B y C: testículos en maduración, D: testículos en estado de cópula, E: testículos en inactividad sexual.

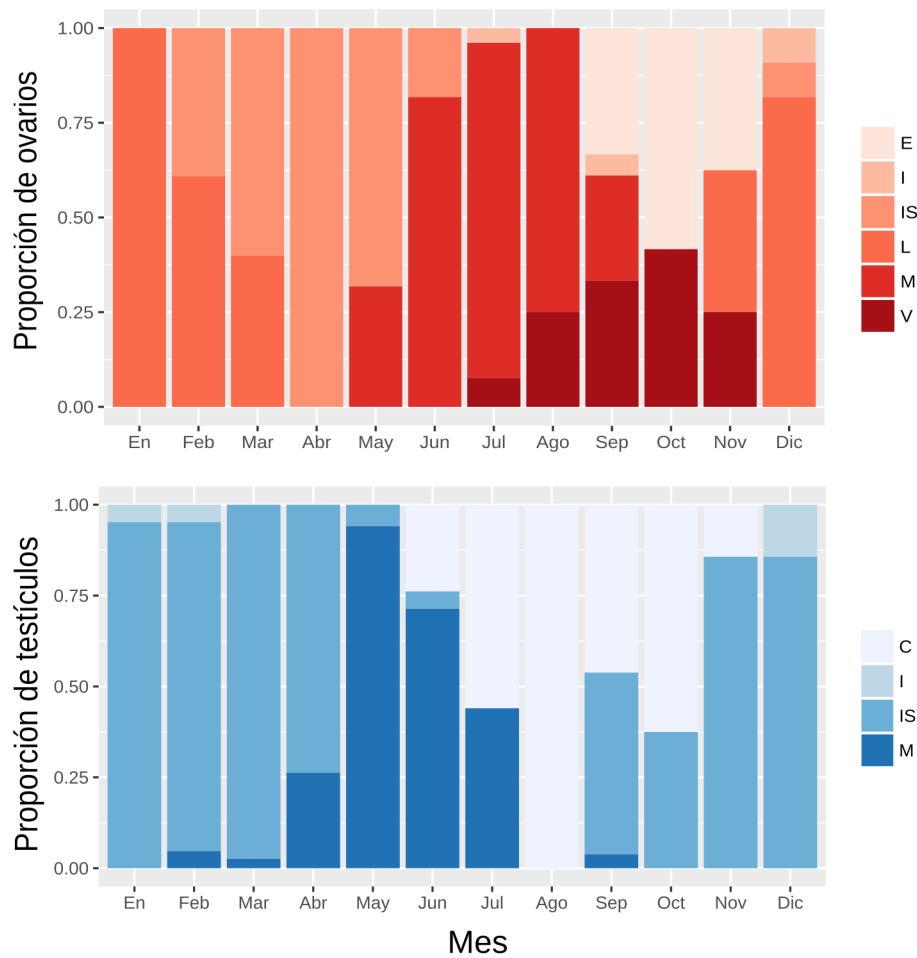


Fig. 2.8: Variación temporal en la maduración gonadal en *S. oculatus*. En tonos rojos se muestra la maduración en hembras y en tono azules la maduración en machos. Para las hembras E: embrión visible, I: inmaduro, IS: inactividad sexual, L: liberado, M: maduración y V: vitelo aclarado. Para los machos C: cópula, I: inmaduro, IS: inactivo sexualmente y M: maduración.

En las hembras se pudo observar que en diciembre unos pocos ovarios estaban inactivos sexualmente, y progresivamente comenzó a aumentar su número hasta alcanzar la máxima proporción en abril (Fig. 2.8). Ovarios inactivos sexualmente se observaron hasta el mes junio. En febrero se comenzaron a observar los primeros ovarios en estadio de madurez, alcanzando en junio y julio las mayores proporciones. Los ovarios en estadio de vitelo aclarado aparecen por primera vez en el mes de julio y se los encuentra hasta noviembre. Los primeros ejemplares con embriones en desarrollo comienzan a aparecer

en septiembre y pudieron observarse hasta noviembre. A partir de noviembre y hasta marzo se observaron ovarios liberados. Individuos inmaduros se fueron observando en pequeño número entre los meses de julio y diciembre.

Por su parte en los machos, los testículos inactivos sexualmente se observaron entre septiembre y abril, siendo este estadio el más abundante entre noviembre y marzo (Fig. 2.8). A partir de febrero se observaron algunos testículos en maduración, alcanzando su mayor abundancia en mayo y junio y fueron visualizados hasta agosto. En junio comienzan a estar preparados para la cópula, siendo agosto el mes donde se produjo la máxima abundancia de individuos en estado de cópula, aunque hasta noviembre se siguieron observando en pequeñas cantidades. Los individuos inmaduros se observaron entre diciembre y febrero.

Variación temporal de la maduración de las gametas

La maduración ovocitaria se estudió siguiendo el trabajo realizado por Takemura *et al.* (1987) sobre *Sebastes taczanowskii*. Los autores describen siete estadios ovocitarios (desde cromatina-nucleolo hasta migración de núcleo) y mencionan la posterior aparición de embriones en distintos estados de desarrollo y de ovocitos atrésicos. En esta tesis se mantienen los siete estadios propuestos y se agregan los estadios ocho y nueve para describir el desarrollo de embriones y el estadio diez para los ovocitos atrésicos siguiendo a Santos *et al.* (2005). El análisis se realizó sobre 167 hembras.

Estadios ovocitarios

(Modificados de Takemura *et al.*, 1987)

1) Cromatina-nucléolo (Fig. 2.9A): Ovocitos pequeños, entre 14 y 45 μm de diámetro, ubicados debajo de la superficie de la lamela ovígera durante todo el año. Tienen un citoplasma delgado y un amplio núcleo ocupando gran parte del ovocito. Se observa en el núcleo un retículo de cromatina acompañado con nucléolos de cromatina.

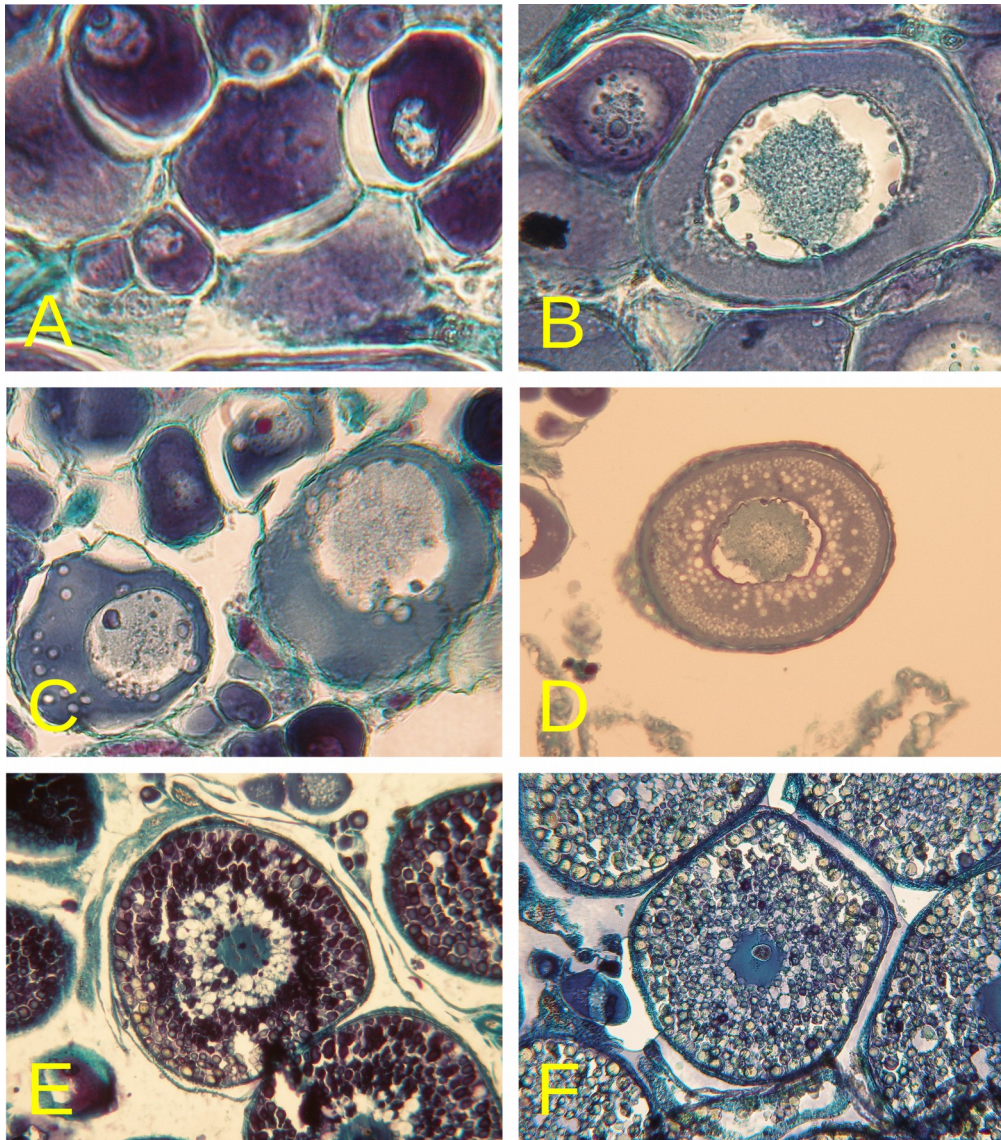


Fig. 2.9: Estadios de maduración ovocitario en *S. oculatus*. A: cromatina-nucleolo, B: peri-nucléolo, C: gota de aceite, D: vitelo primario, E: vitelo secundario y F: vitelo terciario.

2) Peri-nucléolo (Fig. 2.9B): Ovocitos entre 26 y 80 μm de diámetro. Los más pequeños poseen un núcleo relativamente grande y esférico con muchos hilos de cromatina y pocos nucléolos de distintos tamaños. Los nucléolos se disponen en el margen interno de la membrana nuclear. Se observa la capa del folículo rodeando al ovocito.

3) Gota de aceite (Fig. 2.9C): Ovocitos entre 40 y 136 μm de diámetro. Aparecen gotas de aceite en la zona peri-nuclear del citoplasma y se incrementan rápidamente en número y tamaño. La membrana del folículo es más delgada que en el estadio previo.

4) Vitelogénesis primaria (Fig. 2.9D): Ovocito entre 127 y 215 μm de diámetro. Cuando las gotas de aceite, de tamaño variable, forman una zona circular alrededor del núcleo, los glóbulos de vitelo aparecen como diminutos gránulos en la zona periférica del citoplasma.

5) Vitelogénesis secundaria (Fig. 2.9E): Ovocitos entre 156 y 340 μm de diámetro. El citoplasma se llena con muchos pequeños glóbulos de vitelo. Una zona circular formada por gotas de aceite de varios tamaños está localizada en el medio del citoplasma.

6) Vitelogénesis terciaria (Fig. 2.9F): Ovocitos entre 304 y 680 μm de diámetro. Citoplasma lleno de gran cantidad de glóbulos de vitelo de mayor tamaño que en el estadio anterior. El núcleo es esférico y central, y los nucléolos están distribuidos libremente en el nucleoplasma.

7) Migración del núcleo (Fig. 2.10A): Ovocitos entre 865 y 1134 μm de diámetro. Se observa un aspecto similar al estadio anterior pero con el núcleo en migración hacia el polo animal. Se puede observar un pequeño micropilo en la delgada membrana envoltoria del polo animal.

8) Embrión temprano (Fig. 2.10B): Se observa el vitelo con apariencia hialina, mientras que en el polo animal comenzó el proceso de proliferación celular. No se observa la formación de órganos.

9) Embrión tardío (Fig. 2.10C): El proceso de embriogénesis se encuentra más avanzado que en el estadio anterior. Se diferencian diversas estructuras del organismo en desarrollo.

10) Ovocitos atrésicos (Fig. 2.10D): Los ovocitos pierden su típica forma esférica tomando una forma irregular. El folículo se ve deformado, la zona radiata puede aparecer rota por partes y hay una evidente licuefacción del vitelo y el citoplasma. Se observan típicamente en ovarios en maduración avanzada.

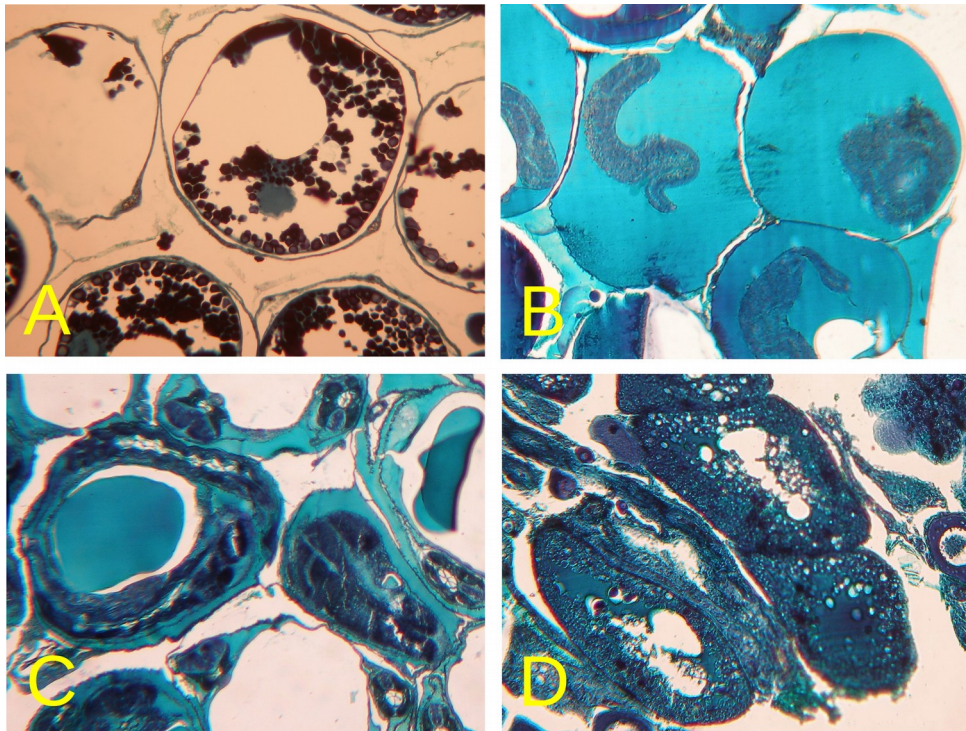


Fig. 2.10: Estadios de maduración ovocitaria en *S. oculatus*. A: migración de núcleo, B: embrión temprano, C: embrión tardío, D: ovocito atrésico.

La distribución de ovocitos en *S. oculatus* presentó un ciclo anual. En éste se observó una gran cantidad de ovocitos en los estadios de cromatina-nucléolo y perinucléolo durante todos los meses, pero la mayor ocurrencia fue entre enero y junio. Estos fueron los estadios más abundantes en todo momento (Fig. 2.11 y 2.12). Seguidamente, pero con proporciones considerablemente menores se encontraron ovocitos en estadio de gota de aceite durante todo el ciclo, con un marcado aumento en la abundancia entre marzo y junio. Recién en mayo se observaron por primera vez ovocitos en estadio de vitelogénesis primaria y secundaria y fueron encontrados hasta el mes de octubre con el pico de mayor abundancia en junio. Entre junio y noviembre se observaron ovocitos en estadios de vitelogénesis terciaria con el pico de mayor abundancia en agosto, mientras que el estadio breve de migración de núcleo se observó entre agosto y noviembre. Coincidiendo con los estadios avanzados de vitelogénesis se observó que en agosto algunas hembras ya tenían embriones en estadio temprano de desarrollo y en septiembre embriones en estadio avanzado de desarrollo. Las hembras con embriones se observaron hasta noviembre y en noviembre y diciembre se pudieron observar ovarios con ovocitos atrésicos (Fig. 2.12 y 2.13).

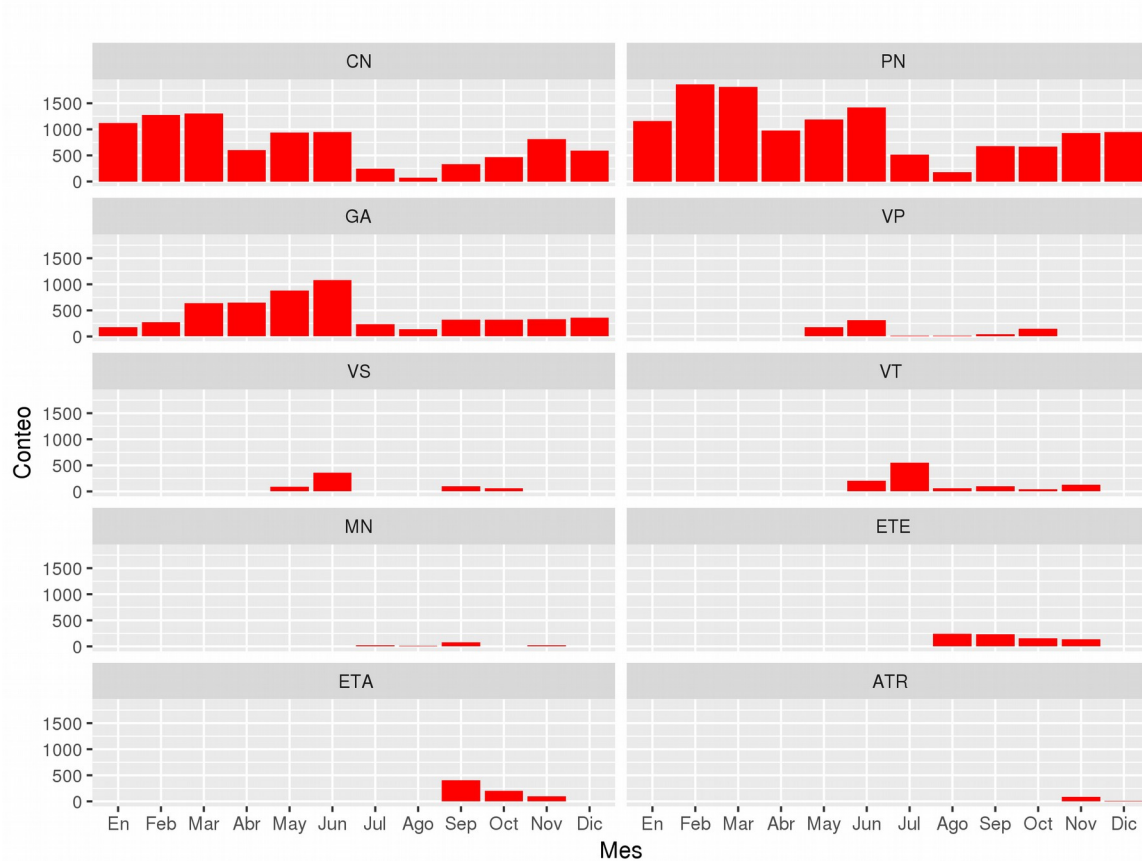


Fig. 2.11: Distribución temporal de ovocitos para cada estadio de maduración. ATR: atrésicos, CN: cromatina-nucléolo, ETA: embrión tardío, ETE: embrión temprano, GA: gota de aceite, MN: migración de núcleo, PN: peri-nucléolo, VP: vitelo primario, VS: vitelo secundario, VT: vitelo terciario.

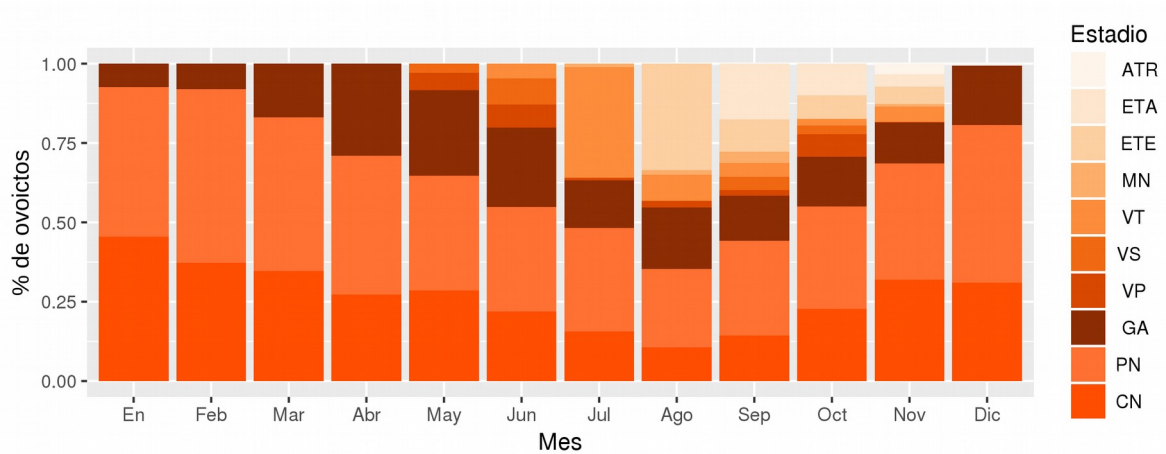


Fig. 2.12: Proporción de ovocitos en cada estadio por mes. Para referencias ver fig. 2.11.

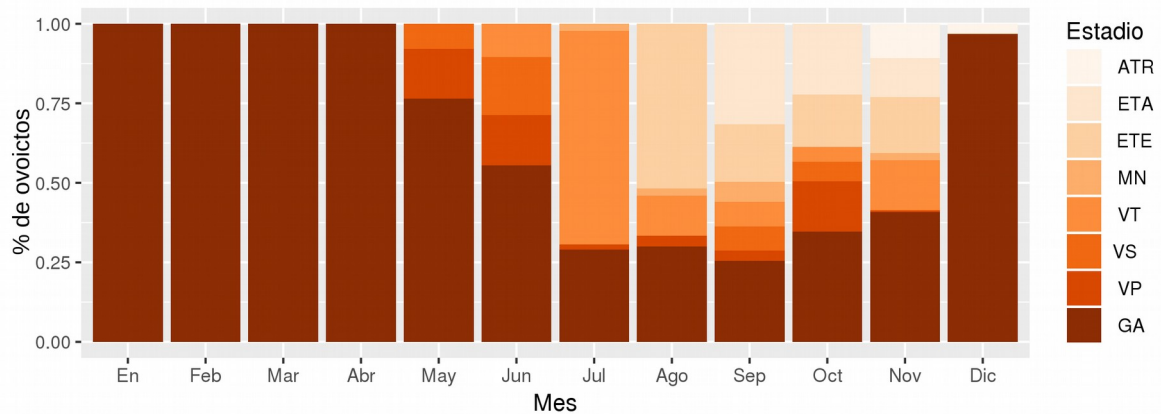


Fig. 2.13: Proporción de ovocitos en cada estadio por mes. No se consideran los estadios peri-nucléolo y cromatina-nucléolo. Para referencias ver fig. 2.11.

La maduración de los testículos se estudió siguiendo el trabajo realizado por Takahashi *et al.* (1991) en *Sebastes taczanowskii*. Los autores proponen cinco estadios de maduración de los testículos basados en la espermatogénesis. Describen la aparición y distribución de los distintos estadios espermáticos en el tiempo. En esta tesis se mantienen los cinco estadios propuestos adaptando levemente la descripción a lo observado en *S. oculatus*. El análisis se realizó sobre 168 machos.

Estadios testiculares

(Adaptado de Takahashi *et al.*, 1991)

1) Reposo (Fig. 2.14A-B): Los lóbulos seminales están vacíos en su gran mayoría pero se pueden encontrar restos de espermatozoides en el espermiducto, en las cercanías del lóbulo seminal y en ocasiones en el lóbulo seminal en la periferia del testículo. Las espermatogonias se hallan dispersas a lo largo de la pared del lóbulo, donde las células de Sertoli despliegan una apariencia hipertrófica. Las espermatogonias son abundantes en la periferia del testículo formando asociaciones en el extremo ciego del lóbulo seminal. El Índice gonadosomático medio fue de $0,14\% \pm 0,07$ (Min = 0,049%, Max = 0,27%).

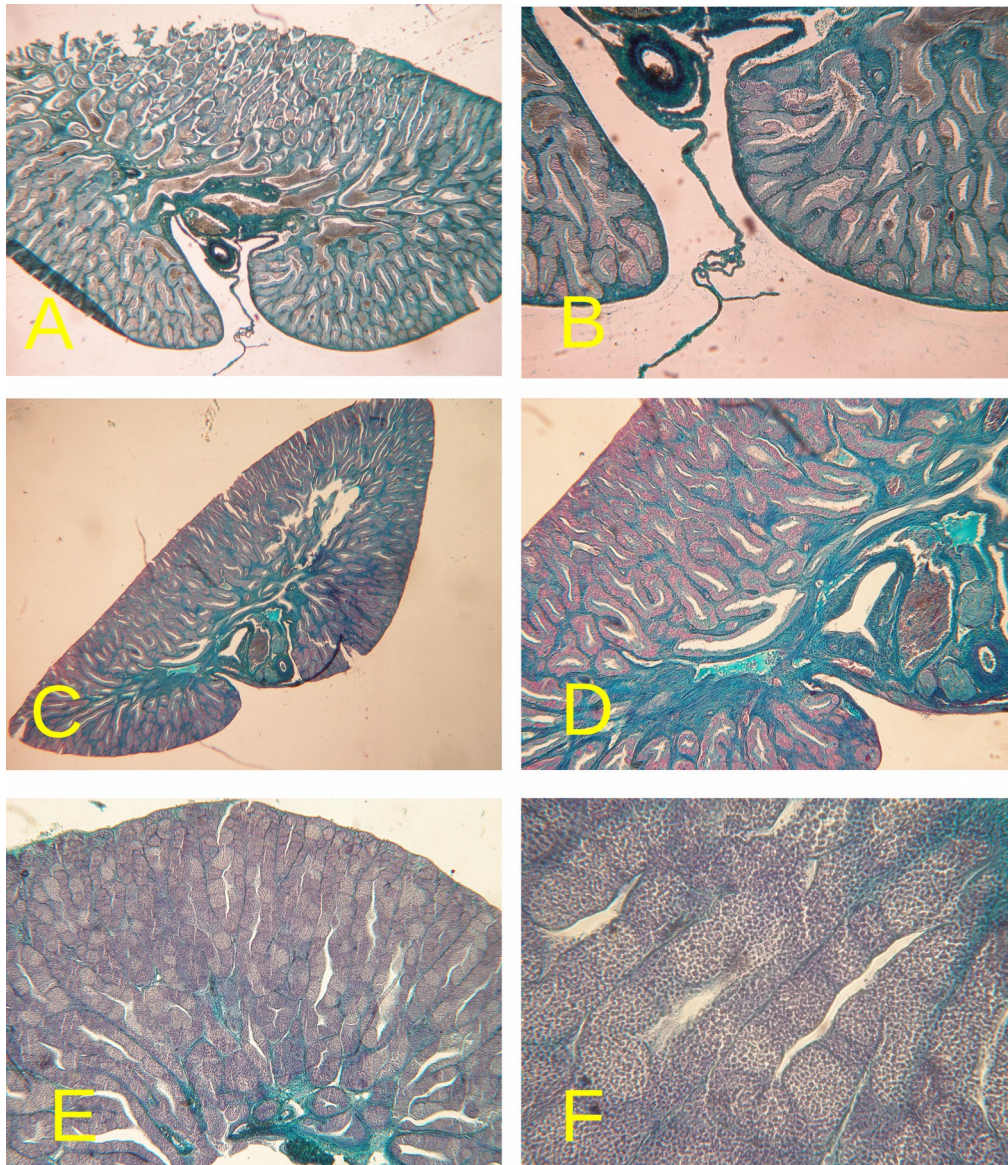


Fig. 2.14: Estadios de maduración testicular en *S. oculatus*. A y B: reposo, B y C: maduración temprana, D y E: maduración media.

2) Maduración temprana (Fig. 2.14C-D): Se puede encontrar un pequeño número de espermatozoides remanentes en el espermiducto y regiones adyacentes. Las espermatogonias se hallan formando cistos en el lóbulo seminal, y comienzan a aparecer cistos de espermatoцитos en la región apical del lóbulo seminal. Posteriormente los cistos de espermatoцитos proliferan y se distribuyen a lo largo de la pared de los lóbulos seminales. Los lóbulos permanecen delgados con la típica disposición radial. Índice gonadosomático medio $0,095\% \pm 0,04$ (Max =

0,03%, Min = 0,19%).

3) Maduración media (Fig. 2.14E-F): Al comienzo de esta fase los cistos de espermatocitos predominan ampliamente en el testículo y aparece una pequeña cantidad de cistos de espermatidas. Más tarde aumenta el número de cistos de espermatidas y aparecen algunos cistos con espermatozoides. Índice gonadosomático medio $0,37\% \pm 0,33$ (Min = 0,017%, Max = 1,05%).

4) Maduración tardía (Fig. 2.15A-B): En este periodo los testículos se caracterizan por una disminución de los cistos de espermatocitos y un relativo aumento de los cistos de espermatidas. Pueden observarse espermatozoides libres en el lumen de los lóbulos seminales, y algunos alojados en el espermiducto. Aumentan gradualmente la cantidad de espermatozoides en el espermiducto durante este periodo. Índice gonadosomático medio $0,55\% \pm 0,28$ (Min = 0,13%, Max = 1,03%).

5) Maduración funcional (Fig. 2.15C-D): El lumen de los lóbulos seminales se observa más amplio que en el estadio anterior y se encuentra lleno de espermatozoides maduros hasta su extremo ciego. Los espermatozoides también se observan almacenados en el espermiducto principal en la porción caudal del testículo. Índice gonadosomático medio $0,28\% \pm 0,12$ (Min = 0,14%, Max = 0,72%).

Los machos de *S. oculatus*, al igual que las hembras, presentaron un ciclo anual. Se observaron individuos con los testículos en estadio de reposo entre septiembre y enero (Fig. 2.16 Y 2.17). A partir de diciembre se observaron los primeros testículos en madurez temprana y este periodo se extendió hasta abril, con el máximo de abundancia en febrero y marzo. En abril se observó una gran proporción de testículos en estadios de madurez media. Esta proporción fue disminuyendo hasta junio. Entre mayo y diciembre se encontraron testículos en madurez tardía siendo los meses de mayo, junio y julio cuando estuvieron en mayor proporción. A partir de mayo se observaron estadios de madurez funcional, siendo los meses de mayor proporción de este estadio entre julio y noviembre.

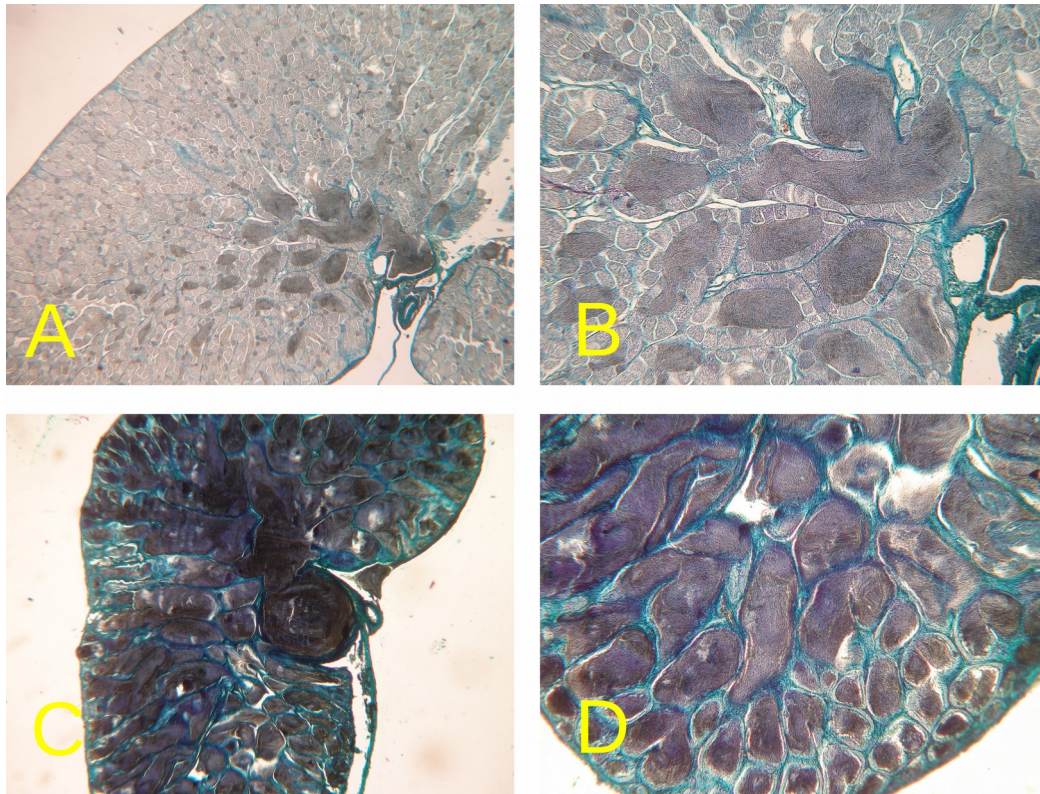


Fig. 2.15: Estadios de maduración testicular en *S. oculatus*. A y B: Maduración tardía, B y C: maduración funcional.

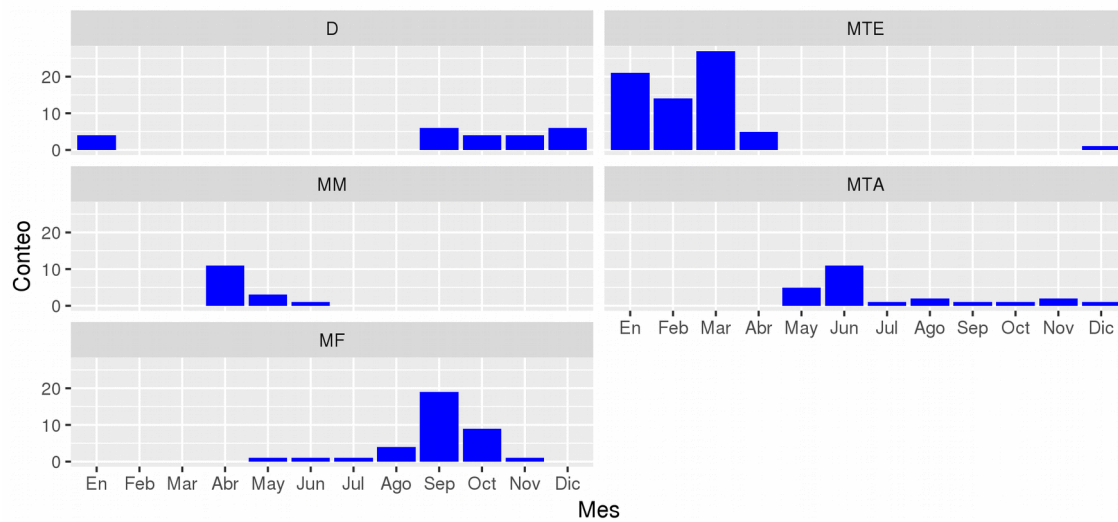


Fig. 2.16: Distribución temporal de testículos para cada estadio de maduración. D: descanso, MF: maduración funcional, MM: maduración media, MTA: maduración tardía, MTE: maduración temprana.

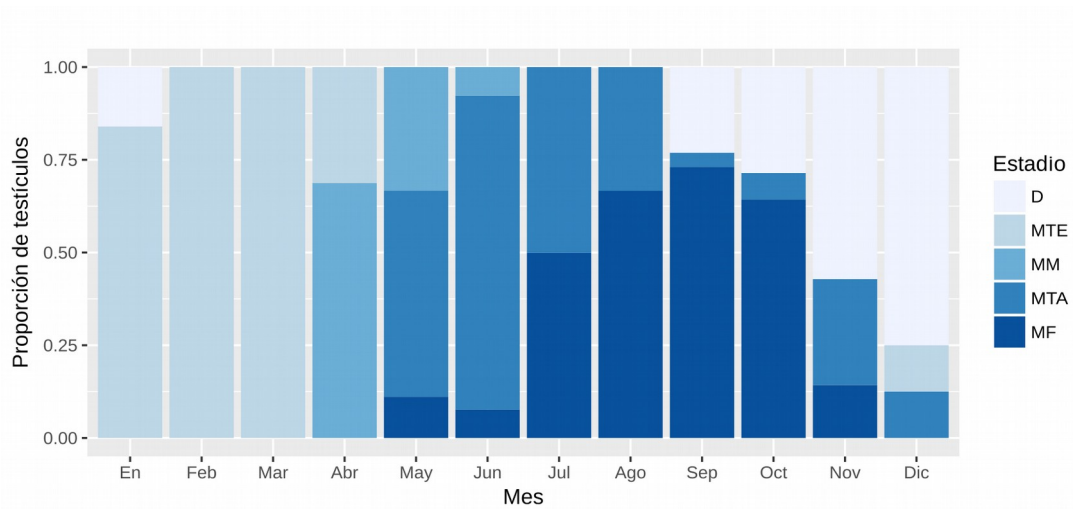


Fig. 2.17: Proporción de testículos en cada estadio de maduración por mes. Para referencias ver fig. 2.16.

Fecundidad

Para calcular la fecundidad se utilizaron 24 hembras con una longitud total entre 22,1 cm y 30,2 cm. Se estimó la fecundidad potencial media en 4.9067,9 ovocitos por hembra, con una fecundidad potencial mínima de 6.845,77 ovocitos y una máxima de 121.176,74 ovocitos. La fecundidad relativa media se estimó en 134,14 ovocitos.gr⁻¹ de peso eviscerado con una fecundidad relativa mínima de 35,9 ovocitos.gr⁻¹ y una máxima de 277,6 ovocitos.gr⁻¹.

Se analizaron la fecundidad potencial en función del índice gonadosomático, la longitud total y el peso eviscerado y también la fecundidad relativa en función de la longitud total (Fig. 2.18). En todos los casos se puede observar un aumento en la fecundidad asociada al aumento en el largo, el peso y el índice gonadosomático.

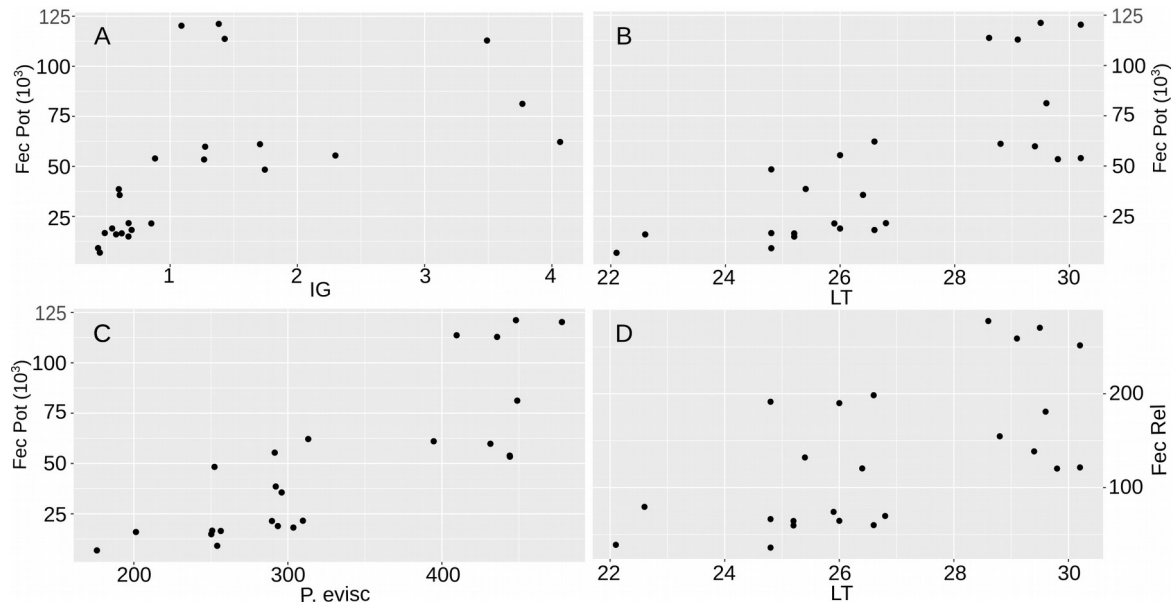


Fig. 2.18. Fecundidad en *S. ocellatus*. A) Fecundidad potencial vs índice gonadosomático (IG), B) Fecundidad potencial vs longitud total (LT), C) Fecundidad potencial vs peso eviscerado (P.evisc) y D) Fecundidad relativa vs LT.

Talla de primera madurez y reclutamiento de juveniles

Durante el periodo de muestreo se capturaron 24 individuos que fueron identificados como juveniles o individuos inmaduros (Tabla 2.2) y cuando fue posible se les asignó el sexo correspondiente. Las tallas de estos peces variaron entre 2,6 y 24 cm de longitud total (LT) y fueron capturados en distintos meses del año.

Se observa que de los 24 juveniles capturados, 6 son de tallas mayores a 16 cm, mientras que los individuos maduros capturados registraron tallas mayores de 16 cm. Estos peces relativamente grandes superponen sus tallas con los peces maduros más pequeños observados en este trabajo lo cual permitiría aproximar que la talla de primera madurez podría estar entre los 16 y 24 cm de LT.

A finales de la primavera y durante el verano fueron capturados los individuos más pequeños, con tallas entre 2,6 y 6,8 cm de LT. Este dato también permitiría aproximar que esta es la época en la que los reclutas se suman a la población del arrecife.

Tabla 2.2: Captura de juveniles de *Sebastes oculatus* durante los años 2008 a 2010. H: Hembra, IG: Índice gonadosomático, LT: longitud total, M: Macho, N: Cantidad de individuos, NI: No identificado.

FECHA	N	SEXO	LT (cm)	IG (%)
28/01/09	3	NI	3,4 - 3,8	-
15/02/09	1	M	23,4	0,024
22/03/09	9	NI	4,6 - 5,6	-
29/04/09	3	NI	2,6 - 6,8	-
15/05/09	1	NI	6,1	-
31/07/09	1	H	16	0,176
30/12/09	2	M	22,5 - 24	0,064-0,063
30/12/09	1	H	18,4	0,187
27/01/10	1	M	16,5	0,1
27/01/10	1	NI	8,4	-
28/03/10	1	NI	9,8	-

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Morfológicamente los ovarios de *Sebastes oculatus* son como los de la mayoría de los Teleósteos. Corresponden al tipo cistovario, por lo que se mantiene la cavidad interna aislada de su entorno generando un espacio donde se produce la ovulación, la fecundación de los ovocitos y la gestación de los embriones (McMillan, 2007). Según Moser (1967) y McGregor (1970) *Sebastes paucispinis* (= *Sebastes paucispinis*) y otras 30 especies del género tienen el mismo tipo morfológico de ovarios, con excepción de *S. diploproa* que tiene uno de los ovarios más pequeño que el otro y ambos contenidos en el mismo saco ovárico (Moser, 1967). Eldridge *et al.* (1991) también observaron este tipo de ovarios en *S. flavidus*.

Dependiendo del estado de desarrollo gonadal, los ovarios pueden tomar aspectos muy variados modificando su tamaño, forma y coloración. Cuando el individuo es

inmaduro son pequeños sacos translúcidos con una coloración levemente amarillenta. Al comenzar la maduración los órganos crecen, se hacen más firmes y se tornan amarillentos y opacos. Estos cambios se corresponden con los ovocitos en proceso de vitelogénesis (estadios de vitelogénesis y migración de núcleo). Al producirse la fecundación pierden la firmeza y comienza el desarrollo embrionario (estadios de embrión temprano) cambia su aspecto pasando a una coloración amarilla translúcida (vitelo aclarado). A medida que el desarrollo avanza crecen en tamaño y de a poco se pueden observar los embriones en estado más avanzado de desarrollo (estado de embrión tardío). En este momento los ovarios se observan muy agrandados, ocupando casi toda la cavidad peritoneal y son de color gris oscuro debido a la aparición de los ojos pigmentados en los embriones. Pasado el periodo de gestación se produce la parición de las larvas y pasan a estar liberados. Los ovarios se observan como largos sacos flácidos de color rojizo o gris. Este es un momento de recuperación gonadal en el que se encuentran ovocitos en reabsorción y pre-vitelogénicos (estado de ovocitos atrésicos, cromatina-nucleolo, perinucleolo y gota de aceite). A continuación, comienza el periodo de inactividad sexual, cuando los ovarios se van a recomponer y comenzar el nuevo ciclo reproductivo. En este periodo se los observa pequeños y firmes, de color gris claro o rosado, con ovocitos en estado previtelogénico (estado de cromatina-nucleolo, perinucleolo y gota de aceite) y en algunas ocasiones se pueden observar manchas negras. Esta descripción de los ovarios se observó en otras especies del género como *S. falvidus* (Eldridge *et al.*, 1991) y *S. taczanowskii* (Takemura *et al.*, 1991). MacGregor (1970) encuentra en *S. paucispinis*, *S. ovalis* y *S. constellatus* que luego de la parición las larvas que no fueron liberadas se reabsorben y en los momentos de inactividad sexual se pueden observar manchas negras en la pared del ovario correspondientes a los pigmentos de los ojos. Creemos que lo mismo sucede en *S. oculatus*.

En este estudio se encontró que luego de la parición comienza la recuperación y la reestructuración del tejido en noviembre y diciembre. En este proceso los ovocitos que no fueron fecundados entran en estado de atresia y los índices gonadosomáticos disminuyen notoriamente. De ahí en más, durante el periodo de inactividad sexual los IG se mantienen bajos, los ovocitos en estado de cromatina-nucleolo y peri-nucleolo son los más abundantes y de a poco comienzan a aumentar los ovocitos en estado de gota de

aceite.

El periodo de recuperación e inactividad sexual de *S. oculatus* es prolongado, y se extiende durante siete meses (desde noviembre hasta mayo). En otras especies como *S. paucispinis* de las costas de California y *S. taczanowskii* del norte de Japón el periodo de post-desove es considerablemente más corto, y se extiende cuatro meses para el primero (Moser, 1967) y tres para el segundo (Takemura *et al.*, 1987). Pero en *S. schlegeli* de las costas de Japón, el periodo de descanso se prolonga durante cinco meses (Mori *et al.*, 2003). Por otro lado en *S. flavidus* y *S. alutus* los ovarios no tienen periodo de descanso entre ciclos reproductivos (Eldridge *et al.*, 1991).

La vitelogénesis se observó desde mayo hasta noviembre, pero las máximas abundancias de ovocitos fueron observadas entre junio y julio. Aparentemente el proceso de vitelogénesis es corto e intenso, y no dura más de un mes, como se puede observar en la Fig. 2.11. En otras especies como *S. inermis* la duración de la vitelogénesis también es de 1 mes (Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003); en *S. paucistinis*, en cambio, este proceso dura aproximadamente tres meses (Moser, 1967), mientras que en *S. schlegeli* se extiende por 5 meses (Mori *et al.*, 2003) y en *S. taczanowskii* es aún más prolongado, durando cerca de 6 meses (Takemura *et al.*, 1987). Esta diferencia tan amplia en la duración de la vitelogénesis entre distintos representantes del género podría estar dada por la temperatura. Los peces que viven en zonas de temperaturas más bajas necesitarían más tiempo para alcanzar la producción de vitelo necesaria para el normal desarrollo de los embriones (Saborido Rey, 1994).

Los embriones en estadio temprano de desarrollo aparecieron por primera vez en agosto y al mes siguiente se los observó en estadio avanzado de desarrollo. En simultáneo hubo un aumento del número de ovarios con ovocitos pre-vitelogénicos (peri-nucléolo y cromatina-nucléolo) indicando que algunas hembras ya parieron y sus ovarios entraron en recuperación. Esta secuencia de eventos evidencia que la gestación de los embriones tiene una duración relativamente corta, de aproximadamente un mes. En *S. paucispinis* la gestación dura el mismo tiempo (Moser, 1967) sin embargo en *S. schlegeli* y *S. taczanowskii* demora dos meses (Takemura *et al.*, 1987; Mori, 2003).

La presencia de embriones en estado avanzado de desarrollo se observó entre septiembre y noviembre con un máximo en septiembre y una disminución gradual en los meses siguientes, y si bien no se observaron embriones en estadio avanzado de desarrollo en los ovarios durante diciembre, en el marco de otras campañas sí se registraron. También se observó que el índice gonadosomático disminuye gradualmente hasta llegar en diciembre al mínimo. Estas observaciones determinarían el momento de la parición durante la primavera. Esto coincide con lo observado por Sánchez y Acha (1988) para esta especie en el Mar Argentino. Según esos autores la parición tendría lugar entre octubre y finales de enero y esta diferencia podría deberse a que esos autores obtuvieron este resultado a partir de la presencia de larvas en el ictioplancton y no del estudio histológico de las gónadas. Saborido Rey (1994) estudiando el ciclo reproductivo por medio de cortes histológicos de *S. mentella*, *S. fasciatus* y *S. marinus* también encontró diferencias en el periodo de parición con otros estudios realizados a partir del ictioplancton. Personalmente coincido con este autor en que la determinación de los estadios embrionarios a partir de cortes histológicos es un método más preciso para determinar el momento de la parición.

En cuanto a la cronología estacional de las pariciones según Mori (2003) *S. schlegeli* tendría una única parición en el verano, concentrada durante un mes (junio en las costas de Japón) mientras que en *S. emphaeus* se produciría por un periodo muy corto de tiempo, nueve días durante el verano en el Pacífico Noreste (Beckmann *et al.*, 1998). *Sebastes mentella* pariría durante el invierno, *S. fasciatus* principalmente en la primavera y *S. marinus* entre las dos anteriores en el Atlántico norte (Saborido Rey, 1994). Moser (1967) encontró que *S. paucispinis* realizaría dos pariciones en la temporada, a finales del otoño y durante el invierno en la costa de California. MacGregor (1970) confirmó este hecho estudiando el ictioplancton, en el que encontró larvas de *Sebastes* (no identificadas a nivel de especies) principalmente en invierno, también en California.

La presencia de ovocitos en los estadios pre-vitelogénicos durante todo el ciclo reproductivo indicaría que *S. oculatus* mantiene una reserva constante de ovocitos para temporadas reproductivas posteriores lo que es clara evidencia de que la especie es

iterópara. A lo largo del ciclo anual se observó un único grupo de ovocitos que entran en vitelogénesis y continúan con el desarrollo confirmando el hecho de que el escrófalo es un desovante total. Sánchez y Acha (1988) llegaron a la misma conclusión analizando el ovario de una hembra en gestación en la cual notaron un grupo de ovocitos pre-vitelogénicos y un grupo de embriones en desarrollo. En *S. taczanowskii*, *S. schlegeli*, *S. marinus*, *S. mentella* y *S. fasciatus* (Takahashi *et al.*, 1991; Saborido Rey, 1994 y Mori *et al.*, 2003) también observaron dos grupos de ovocitos en distintos estados de maduración que determinarían su condición de desovantes totales, pero los ovocitos pre-vitelogénicos encontrados estaban en estado de peri-nucleolo o menos avanzado, mientras que en *S. oculatus* este grupo ovocitario estaba en estado de gota de aceite o menos avanzado. En *S. costellatus*, *S. ovalis* y *S. paucispinis* (Moser, 1967; MacGregor, 1970) se encontró la aparición de embriones en simultáneo con ovocitos vitelogénicos y también se encontraron larvas en alto grado de desarrollo, remanentes de la camada anterior, en simultáneo con embriones en desarrollo y los investigadores consideraron a este evento como evidencia para definir a un desovante parcial. Por su parte Beckmann *et al.* (1998) reportaron que *S. emphaeus* es desovante total por observar que no encontraron ovarios con embriones en desarrollo y ovocitos en clivaje (posiblemente lo que se define en esta tesis como estadio de embrión temprano) al mismo tiempo que Saborido Rey (1994) postula que para producir más de una camada es necesaria una reserva permanente de ovocitos en estadio gota de aceite (el autor los define como “estado III”). Sin embargo en *S. oculatus* se encuentra este estadio en todo el año pero no se encuentran otras evidencias de una segunda parición como se acaba de describir. Esto permitiría concluir que no es evidencia suficiente la presencia permanente de ovocitos en estadio gota de aceite para asegurar más de una camada por temporada.

Otras especies del género se pueden clasificar como desovantes totales o desovantes parciales: *Sebastes taczanowskii*, *S. inermis*, *S. pachycephalus* y *S. schlegeli* de las costas de Japón (Takemura *et al.*, 1987; Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003) y *S. serriceps*, *S. rosaceus*, *S. carnatus*, *S. ruberrimus*, *S. serranoides*, *S. flavidus* y *S. atrovirens* de las costas de California (Moser, 1967; MacGregor, 1970; Eldridge *et al.*, 1991) son desovantes totales mientras que *S. ovalis*, *S. constelatus* y *S. paucispinis* también de las costas de California son desovantes parciales (MacGregor, 1970, Moser,

1967).

Por su parte los testículos de *S. oculatus* mantienen las características típicas de la mayoría de los teleósteos. Son órganos pares, alargados, que descansan en la parte posterior de la cavidad peritoneal y se encuentran sujetos por el mesorquio a la pared dorsal de la misma. Tienen forma de cinta con sección generalmente triangular, aunque esta característica al igual que el color y el tamaño dependerán del momento del ciclo sexual en que se encuentre. El conducto espermático corre dorsalmente a lo largo de cada testículo y en la porción posterior confluyen el izquierdo y el derecho en un solo conducto que abre en el poro genital, alojado en la papila urogenital. En una mirada más en detalle son del tipo lobular irrestricto (Vizziano *et al.*, 2008). Los lóbulos son ciegos en el extremo que dan a la pared exterior del testículo y a lo largo de toda su extensión se distribuyen los cistos con las células germinales en desarrollo. En el final de la espermatogénesis, los espermatozoides son liberados al lumen del lóbulo y van llenándolo gradualmente, al igual que los conductos eferentes y la primera porción del conducto espermático. Esta misma configuración se ve también en otras especies de *Sebastes* (Moser, 1967; MacGregor, 1970; Eldridge *et al.*, 1991).

El tamaño, color y forma varían según el estado de desarrollo. Así es como los testículos de peces inmaduros son delgados, alargados, de color blanco translúcido. Cuando empiezan a madurar, gradualmente se van hinchando, pierden la forma triangular de su sección, especialmente en los más grandes y maduros, y se tornan de color blanco lechoso. Finalizada la maduración los peces están preparados para la cópula. En esta condición los testículos se observan con su parte interna de color marrón claro y una parte externa más transparente. Finalmente, una vez que se produce la cópula, se vacían del esperma y comienzan el periodo de inactividad sexual, y se caracterizan porque poseen forma de cinta con sección triangular y son de color marrón. Gunderson *et al.* (1980) describieron la anatomía de los testículos en diferente estado de desarrollo y fueron capaces de diferenciar los cuatro estados como se describió previamente. Ellos utilizaron, además, como indicador de madurez la presencia de esperma en el conducto espermático cuando se corta el testículo fresco y la expulsión de esperma por la papila urogenital cuando se aprieta el abdomen del animal. En este trabajo la descripción de los

testículos permite tener una idea del grado de desarrollo reproductivo pero no se pudo diferenciar claramente entre estadios. Esto fue debido a que el cambio en tamaño y color se produce en forma gradual y hay estados intermedios en los que decidir entre uno u otro estadio se hace difícil. Tal vez si se hubiera utilizado la presencia de esperma como hicieron los autores recién mencionados, la determinación hubiera sido posible. Eldridge *et al.* (1991) describieron la anatomía de los testículos de *S. flavidus* de manera muy similar a la realizada en esta tesis. Pero además encontraron que cuando los testículos están en estado de cópula, la vejiga urinaria era grande y estaba llena de orina.

El uso de caracteres histológicos fue un mejor indicador del estado de madurez de los individuos a lo largo del ciclo sexual. De ésta manera se diferenciaron 5 estadios de madurez. En el comienzo de la maduración (maduración temprana) se observan unos pocos espermatozoides en el espermiducto, producto del periodo reproductivo anterior. Los lóbulos seminales se observan delgados, cubiertos de cistos de espermatogonias. A medida que avanza el estadio comienzan a aparecer cistos de espermatocitos y se hacen cada vez más abundantes. Con la aparición de los primeros cistos de espermátidas comienza la fase de maduración media. El número de espermátidas aumenta hasta que comienzan a aparecer algunos cistos de espermatozoides. La siguiente fase, maduración tardía, se caracteriza porque de a poco aumentan los cistos de espermatozoides y hacia el final de la fase se puede observar una gran cantidad de espermatozoides libres en el lumen de los lóbulos y en el espermiducto. Cuando los espermatozoides libres cubren casi por completo los lóbulos seminales y el espermiducto los peces están en maduración funcional. En este momento están en condiciones de reproducirse y una vez descargan el esperma en las hembras comienza la fase de descanso, en el que los lóbulos seminales están vacíos, pero pueden quedar restos de espermatozoides en el espermiducto. Se puede observar gran cantidad de espermatogonias, algunas de las cuales comienzan a formar asociaciones con las células de Sertoli. Estos cambios histológicos durante la maduración de los testículos fueron descritos para *S. taczanowskii* (Takahashi *et al.*, 1991) y en *S. oculatus* se pudieron observar claramente. En *S. schlegeli* y *S. flavidus* también se observó la maduración testicular de esta manera (Eldridge *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003).

El ciclo reproductivo en machos de *Sebastes oculatus* se caracteriza por un largo periodo de descanso entre septiembre y enero seguido por un periodo de proliferación de espermatogonias desde diciembre hasta abril (maduración temprana). Después continúa un corto pero intenso periodo de espermatogénesis entre abril y julio (maduración media y tardía) y finalmente entre agosto y octubre los peces están preparados para la cópula (maduración funcional). Si bien la espermatogénesis y el periodo de cópula se concentran en un periodo relativamente corto, se extienden por siete meses, desde mayo a noviembre, en donde las frecuencias de peces en estado de madurez son más bajas. Durante el ciclo completo se observan ocho meses de descanso y proliferación seguidos por los cuatro meses de espermatogénesis y tres meses más de cópula. Estos tres periodos se superponen entre sí, lo que estaría indicando que todos los individuos no comienzan la maduración en el mismo momento, sino que hay grupos que van madurando progresivamente. Este supuesto se confirma por que el índice gonadosomático aumenta abruptamente en abril, se mantiene alto entre mayo y junio, toma valores intermedios entre julio y noviembre, pero no desciende totalmente y baja nuevamente entre diciembre y marzo. Esta estrategia permitiría extender la época reproductiva y dar mayor éxito reproductivo a la población. En *S. inermis* se observa un ciclo parecido al visto en *S. oculatus*, con un largo periodo de descanso y la espermatogénesis concentrada en un par de meses. En cambio, en *S. taczanowskii*, *S. schlegeli* y *S. thompsoni* hay un corto periodo de descanso y la espermatogénesis se extiende por siete meses para los dos primeros y nueve para el tercero (Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003).

Entre febrero y junio se observan los índices hepatosomáticos de las hembras relativamente altos, coincidiendo con las mayores frecuencias de estadios gota de aceite y el comienzo de la vitelogénesis. Mientras que con la aparición de los primeros embriones a partir de junio los IH disminuyen. Esto es evidencia de que la vitelogenina se produce en el hígado durante este periodo y que durante la gestación se interrumpe. Esto podría deberse al aporte de nutrientes por parte de la madre hacia el embrión (Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003). En los machos el IH se mantiene alto entre febrero y junio coincidiendo con el comienzo de la maduración testicular. Los machos aprovecharían este momento para acumular nutrientes y estar preparados para el periodo reproductivo

(Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003).

La fecundación de los ovocitos ocurriría entre agosto y septiembre cuando se observaron ovocitos en estado de migración de núcleo, pero la presencia de embriones en los primeros estadios de desarrollo y de machos en estado de maduración funcional hasta noviembre sugieren que ésta se puede extender. Esta observación y el hecho de que no se detectaron espermatozoides en los ovarios en los meses previos podría indicar que la cópula se produce poco antes de la fecundación. Esto difiere notoriamente de otras especies en las que la cópula se produciría varios meses antes de la fecundación. Wylie Echeverría (1987) detectó una diferencia de hasta 4 meses entre los machos en estado de cópula y la fecundación en varias especies de *Sebastes*. En este tiempo los espermatozoides serían mantenidos en la cavidad intraovárica (Takemura *et al.*, 1987; Wylie Echeverría, 1987; Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003). Otra evidencia de este hecho se observó en *S. rastrelliger* (Tsang *et al.*, 2007) a partir de hembras capturadas en estado avanzado de vitelogénesis y que fueron colocadas en condiciones de cultivos, la fecundación se produjo entre 14 y 55 días después de la captura, en ausencia de machos.

Hay una gran variación en la duración de cada etapa del ciclo reproductivo en las distintas especies de *Sebastes*. En general esta variación es atribuida a factores ambientales, entre los cuales la temperatura es una de las principales causas de la misma. En la costa de Japón, en las especies que viven más al norte (aguas más frías), la gametogénesis tiene duración más larga que las del sur y como consecuencia la parición se produce en invierno al sur y en verano al norte. Incluso *S. thompsoni*, de amplia distribución, pero de aguas frías también presenta este patrón (Takemura *et al.*, 1987; Takahashi *et al.*, 1991; Mori *et al.*, 2003). Lo mismo sucede en el Pacífico norteamericano donde las especies del Golfo de Alaska paren en primavera-verano, en Washington lo hacen entre primavera y principios del verano y en California entre el otoño y el invierno (Wyllie Echeverría, 1987). Sin embargo la competencia interespecífica puede hacer que varias especies que conviven en un mismo sitio separen temporalmente su época de puesta, como sucede con tres especies de *Sebastes* que cohabitan en el banco Flemish Cap, en el Atlántico norte. Aquí *S. mentella* pare en invierno, *S. marinus* en primavera y *S. fasciatus* a principios del verano (Saborido Rey, 1994). En *S. oculatus* la parición se

produce en primavera y la vitelogénesis dura aproximadamente un mes, mientras que la espermatogénesis cuatro meses.

La zona de estudio es el área central del Golfo San Jorge, aproximadamente a los 46° en el Atlántico sur, una latitud similar a la del banco Flemish Cap (entre los 46° y 48° N) en el Atlántico norte, la costa de Washington (entre los 46° y 48° N) y el norte de Japón (43°N) en el Pacífico norte. En estas latitudes se esperarían temperaturas similares y por lo tanto periodos de parición y gametogénesis similares en las especies que allí habitan. La evidencia mencionada recientemente deja claro que la latitud y la temperatura son factores que producen variación en los ciclos de los peces pero no son determinantes. *S. oculatus* pare en la primavera, como lo hace *S. marinus* y *S. tackzanowski* del norte de Japón, pero *S. goodei* y *S. paucispinis* de las costas de Washington y *S. mentella* de Flemish Cap lo hacen en invierno, y *S. diploproa* y *S. ruberrimus* de Washington y *S. fasciatus* de Flemish Cap lo hacen en verano. Todo esto indica que habrá que seguir investigando para saber cuáles son los factores que intervienen en el desarrollo de las gametas, de los embriones y la época de parición. Estudiar el ciclo de *S. oculatus* a lo largo de toda su distribución puede ayudar a clarificar estos interrogantes.

El potencial reproductivo se estimó a través de la fecundidad. En este trabajo la fecundidad potencial mínima fue de 6.845,78 ovocitos para una hembra de 22,1 cm LT y la máxima de 121.176,76 ovocitos para una hembra de 29,5 cm LT. Estos valores obtenidos difieren levemente con el resultado de Sánchez y Acha (1988) que determinaron el número de embriones en una hembra de *S. oculatus* de 28 cm de longitud estándar (aprox. 32 cm LT) en 180.000. Es muy probable que esta diferencia este dada porque dichos autores utilizaron el método estereométrico para medir el número de larvas en el ovario a partir de cortes histológicos y no el método gravimétrico utilizado en este estudio, es decir a partir del conteo de ovocitos en estado vitelogénico. También hay que tener en cuenta que la talla del pez utilizado por los autores es mayor a las de los ejemplares de este estudio, lo que pudo haber resultado en una mayor fecundidad estimada. En otras especies del género, se encontraron rangos de valores similares a los de este trabajo acordes al rango de talla estudiadas. MacGregor (1970) determinó la fecundidad potencial de *S. ovalis* entre 114.151 y 132.077 ovocitos por hembra (34,5 a

40,5 cm LT) y, Saborido-Rey *et al.* (2015) para *S. norvegicus* entre 34.500 y 212.000 ovocitos por hembra (33 a 52 cm LT) y para *S. mentella* entre 9.000 y 115.500 ovocitos por hembra (32 a 48 cm LT) y Beckman *et al.* (1998) entre 3.300 y 57.800 para hembras de entre 11,2 y 15,6 cm.

De acuerdo con lo esperado la fecundidad de *S. oculatus* aumentó con la longitud total, el peso eviscerado y el índice gonadosomático. Estas relaciones fueron ampliamente estudiadas en muchos peces y es bien sabido que la fecundidad es directamente proporcional al tamaño de las hembras (Gunderson *et al.*, 1980; Eldridge *et al.*, 1991; Kusakari, 1991; Beckmann *et al.*, 1998; Saborido-Rey *et al.*, 2015). Aunque los resultados aquí presentados muestran claramente al aumento de la fecundidad en relación a las variables ya mencionadas, no se creyó conveniente calcular el modelo específico para estas relaciones por el bajo número de individuos analizados y la gran dispersión observada en los gráficos. Queda pendiente a este respecto aumentar el número de hembras a estudiar y mejorar la técnica de separación de los ovocitos, que en los casos en los que los ovocitos eran más pequeños resultó más costoso separarlos del tejido ovárico hecho que podría haber generado un mayor error en la estimación.

Otro factor a tener en cuenta en el estudio de la fecundidad es la regulación decreciente de la misma durante la maduración ovocitaria. El número de ovocitos pre-vitelogénicos que comienzan con la vitelogénesis suele ser más alto que aquellos que llegan a madurar totalmente para ser fecundados e incluso que las larvas que se desarrollan. La regulación decreciente de la fecundidad ha sido ampliamente estudiada en especies de *Sebastes* y otros grupos de peces (Kusakari, 1991; Whittames *et al.*, 2009; Armstrong y Whittames, 2012; Saborido-Rey *et al.* 2015) y podría estar influenciada por varios factores tales como el estado nutricional y la talla de la hembra, y factores ambientales como la luz y temperatura. En este trabajo la fecundidad potencial obtenida es menor que la fecundidad obtenida por Sánchez y Acha (1988) a partir de larvas, lo cual no podría explicarse por regulación decreciente. Sin embargo las muestras obtenidas por esos autores provienen de campañas en buques de investigación pesquera en los mares de Argentina (Presuntamente norte de Argentina), Uruguay y el sur de Brasil, mientras que las muestras utilizadas en este trabajo son de arrecifes costeros en la Patagonia Central

Argentina. La correspondiente variación latitudinal podría estar afectando los números estimados debido a las diferencias en las condiciones marinas, principalmente la temperatura y el fotoperiodo. Esto se observa en las especies de *Sebastes* del Pacífico Norte, donde las especies que habitan aguas templadas poseen mayor fecundidad que aquellas que habitan aguas frías (MacGregor, 1970, Gunderson *et al.*, 1980).

Los peces inmaduros fueron encontrados de manera variable a lo largo de todo el año. A pesar de no haber sido capturados en los muestreos con los espineles si fueron observados ejemplares de pequeña talla mediante buceo autónomo o en apnea durante todo el año en el área del estudio y zonas adyacentes (observaciones personales del autor). Esto hace pensar que el tamaño de los anzuelos utilizados (Nro. 2 y 4) en los espineles realizan una selección de presas que tiende hacia individuos de mayores tallas. Para realizar un análisis adecuado de la estructura poblacional en los arrecifes estudiados habría que buscar técnicas de muestreos menos selectivas. Este es un tema que queda pendiente para trabajos en el futuro.

La talla de primera madurez estaría entre los 16 y 24 cm de LT. Estos valores están basados en la captura de peces durante todo el año y la determinación del estadio de madurez se realizó a partir de la morfología gonadal y no de la histología lo cual representa un problema ya que la diferenciación de peces inmaduros e inactivos sexualmente no siempre es sencilla. Sería conveniente ampliar el número de peces inmaduros para poder determinar de forma precisa la talla de primera madurez y además que los ejemplares sean capturados durante el periodo de maduración gonadal para asegurar la correcta identificación de peces inmaduros a través de análisis histológico (Wyllie Echeverría, 1987).

Eldridge *et al.* (1991) determinaron la talla de primera madurez en 29 cm LS para las hembras y 32 cm LS para los machos de *S. flavidus* (Talla máxima utilizada en el estudio, TME = 45 cm). Gunderson *et al.* (1980) hicieron lo propio para *S. spiniger* (TME = 64 cm) y obtuvieron como resultado 39,5 cm FL ("Fork length") en machos y 49,2 cm FL en hembras, para *S. flavidus* (TME = 57 cm) encontró 40,7 cm FL en machos y 45 cm FL en hembras, para *S. goodei* (TME = 53 cm) 26,1 cm en machos y 37 cm en hembras y

S. paucispinis (TME = 68 cm) 44,8 cm FL en machos y 48,2 cm FL hembras. Beckmann *et al.* (1998), determinaron que la talla de primera madurez para *S. emphaeus* es de 12,17 cm FL (TME = 18 cm) y Saborido Rey (1994) indicó la talla de primera madurez de *S. marinus* como 33,77 cm LT (TME = 52 cm), *S. mentella* 30,14 cm (TME = 46 cm) y *S. fasciatus* 26,53 cm (TME = 38 cm) en el Atlántico norte. La talla de primera madurez observada para *S. oculatus* (TME = 35 cm LT) en este trabajo coincide con lo observado para las especies recién mencionadas considerando el rango de talla máximo.

Comparando la talla de primera madurez de las tres especies recién mencionadas a lo largo de un gradiente latitudinal, Saborido Rey (1994) encontró diferencias importantes. Este autor cree que la talla de primera madurez depende de las condiciones medioambientales, temperatura y salinidad principalmente. Wyllie Echeverria (1987) también encuentra diferencias comparando las tallas de primera madurez de varias especies de *Sebastes* del Pacífico Norte pero no las asigna a una variación latitudinal si no a diferencias en la toma de las medidas de la longitud o a un sesgo en la época o el estadio de madurez utilizado por los diferentes autores. Sin embargo la misma autora menciona diferencias según el año de estudio lo que apoyaría la hipótesis de que la talla de primera madurez depende de los factores medioambientales.

En *S. oculatus* queda mucho por hacer en este aspecto. Es muy importante lograr la captura de un número representativo de peces que abarque un rango de tallas amplio pero a su vez permita asegurar que dichos individuos son inmaduros o maduros. También *S. oculatus* tiene una distribución muy amplia que va desde el sur de Brasil hasta el sur de la Argentina por el Atlántico y desde Perú hasta el sur de Chile por el Pacífico, lo que hace a la especie un ejemplo muy interesante para el estudio de las variaciones geográficas.

CAPÍTULO 3: HÁBITOS ALIMENTICIOS

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los hábitos alimenticios es de suma importancia a la hora de comprender y aprender sobre los aspectos biológicos de una especie. El tipo, la cantidad y la calidad del alimento ingerido tienen implicancias directas en todas las etapas de la vida del pez. En los estadios tempranos interviene en el crecimiento, más adelante será importante en la madurez sexual y la fecundidad. Incluso a nivel poblacional influirá en la abundancia y los patrones de migración (Sánchez y Prenske, 1996; González *et al.*, 2000).

La composición de la dieta de una especie en un momento determinado dependerá de la disponibilidad de las especies que sirven de alimento a la misma y principalmente de la abundancia de estos organismos en su hábitat. Esta abundancia por su parte dependerá de una gran cantidad de factores, algunos propios de la biología de cada especie y otros medioambientales (Lagler *et al.*, 1984). Aspectos como la competencia con otros peces y la temperatura del agua colaboran con la definición de los hábitos alimenticios de los peces. Es así que se puede encontrar peces generalistas que aprovechan el recurso más abundante en el momento o peces especialistas que se concentran en una o un pequeño grupo de presas para lo cual están especialmente adaptados (Broudeur y Pearcy, 1984; Gonzalez *et al.*, 2000; Perez-Rodríguez *et al.*, 2011).

Sean generalistas o especialistas, los peces desarrollaron diferentes adaptaciones que conllevan a distintos tipos de alimentación. De esta manera se pueden encontrar predadores, ramoneadores, coladores, succionadores y parásitos. Muchos predadores son cazadores activos, que se desplazan sondeando el medioambiente en busca de las presas para lo cual utilizan una gran variedad de sentidos como la vista, el olfato u otros sentidos, altamente especializados. Otros se mantienen al acecho esperando a que la presa se acerque a ellos, y su principal herramienta para el éxito es el camuflaje. Se mimetizan con su entorno imitando colores o texturas y capturan a sus presas mediante

movimientos explosivos o potentes inhalaciones que arrastran al organismo junto con el agua circundante, y para ser exitosos dependen de una excelente visión (Lagler *et al.*, 1984; Helfman *et al.*, 2009).

Las más de 100 especies del género *Sebastes* que se conocen en todo el mundo ocupan gran variedad de ambientes marinos. Algunas viven en aguas someras buscando refugio entre algas o rocas. Otras se encuentran en zonas más profundas asociadas a fondos arenosos u ocupando un espacio en la columna de agua. Sin importar cuál sea la especie en cuestión, la alimentación siempre se basa en crustáceos o peces con un aporte menor de otros organismos. Las especies de hábitos demersal-pelágicos seleccionan crustáceos planctónicos como eufáusidos o copépodos y peces mesopelágicos como anchoas o arenques. Como es el caso de *S. flavidus*, *S. pinniger* y *S. mentella* (Broudeur y Percy, 1984; González *et al.*, 2000). Las de hábitos demersal-bentónicos seleccionan crustáceos tales como anfípodos, copépodos o decápodos y peces como lenguados y cótidos, como por ejemplo *S. maliger*, *S. caurinus*, *S. minor* y *S. taczanowskii* (Murie, 1995; Kolpakov, 2006).

El escrófalo del Mar Argentino, *Sebastes oculatus* es un pez demersal-bentónico que en las costas del Golfo San Jorge se encuentra asociado a arrecifes rocosos. Por lo general se encuentra en cuevas o aberturas que se forman en las rocas, entre dos o más rocas superpuestas, o en aleros de roca sobresaliente prefiriendo lugares relativamente espaciosos. Cuando la cueva no es muy abierta, lo común es verlo entrando y saliendo de la misma. En cambio, si la cueva es abierta o es un alero, se lo observa nadando libremente dentro de ella. En cualquiera de los casos suele hacer pequeños viajes fuera de los refugios alejándose unos metros por el fondo o a media agua, pero ante un posible peligro reaccionan inmediatamente volviendo al refugio.

En el GSJ este comportamiento es el más habitual en condiciones de visibilidad no mayor de 3 metros, las que son predominantes en estas aguas. Cuando la visibilidad aumenta, con menor cantidad de partículas en suspensión y mayor entrada de luz, las aguas son más claras y los peces suelen verse más activos fuera de los refugios e incluso alejándose a mayor distancia de éstos. En los arrecifes del Golfo Nuevo, donde las

condiciones predominantes son más parecidas a la última descrita, también se puede observar que *S. oculatus* nada fuera de los refugios. Sin embargo, se observó que al disminuir la visibilidad a un metro o menos, por ejemplo durante un temporal de viento o mar de fondo, los peces se protegen dentro de los refugios, son muy difíciles de ver y no se los encuentra fuera de los mismos.

Estas observaciones llevaron a plantear la hipótesis de que *S. oculatus*, en su hábito demersal-bentónico aprovecharía ambos ambientes, tanto la columna de agua como los fondos areno-fangosos y rocosos, para capturar su alimento. De esta manera se esperaría que la dieta estuviera compuesta por especies pelágicas, demersal-bentónicas o bentónicas.

OBJETIVOS

Objetivo general:

- Conocer los hábitos alimenticios de *Sebastes oculatus* en el área central del Golfo San Jorge.

Objetivos particulares:

- Conocer las presas que componen la alimentación del escrófalo a partir del análisis del contenido estomacal.
- Conocer los hábitos alimenticios en los arrecifes rocosos del Golfo San Jorge.
- Estudiar factores que puedan generar variación en la alimentación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis de los hábitos alimenticios se realizó el seguimiento mensual de los peces en el arrecife rocoso de "Punta del Marqués" (45°57' 31,99" S; 67°31'32,22" O, Fig. 3.1) en la provincia de Chubut, entre marzo de 2014 y febrero de 2016 (Tabla 3.1). Los

muestreos se realizaron a profundidades que variaron entre 10 y 18 metros y los peces fueron capturados con caña y anzuelo desde una embarcación semirrígida. Los anzuelos utilizados fueron número 2 ó 4 y en ellos se utilizó calamar trozado como cebo. Los peces capturados fueron llevados al laboratorio para su procesamiento.

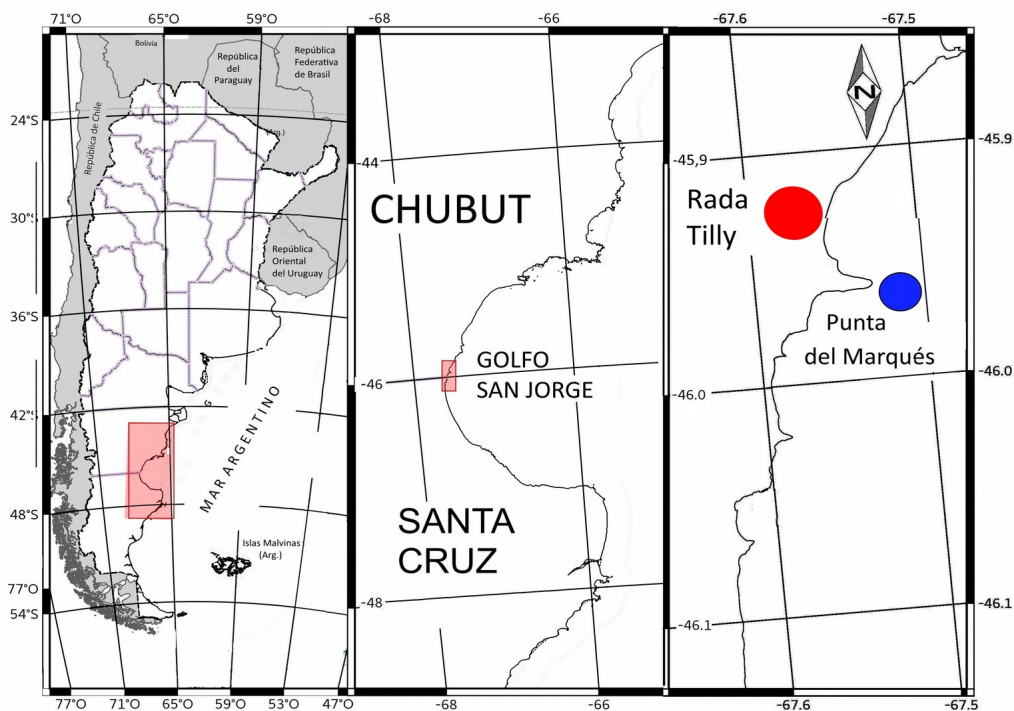


Fig. 3.1: Punta del Marqués. Sitio de muestreo en el límite sur de la ciudad de Rada Tilly.

En el laboratorio, mediante disección abdominal se extrajeron los estómagos, se colocaron en formol al 10% para la fijación del contenido estomacal y se guardaron en etanol 70% hasta el momento del análisis. También se registraron la longitud total (Lt) del pez al cm más cercano, el sexo y el estadio de madurez gonadal por observación directa de las gónadas. El estadio de madurez gonadal se determinó según la escala utilizada por Gunderson *et al.* (1980) y teniendo en cuenta las consideraciones mencionadas en el Capítulo 2. Los estómagos fueron abiertos con un corte longitudinal para extraer el contenido el que se analizó bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZ61 y los ítems presa encontrados fueron identificados al nivel taxonómico más cercano posible.

Luego fueron contados y se tomó el peso húmedo con una precisión de 0,01g. Previo al pesaje se extrajo el exceso de líquido dejando el material unos minutos sobre papel absorbente.

Tabla 3.1: Número de ejemplares de *S. oculatus* muestreados según mes y sexo.

	NI	Machos	Hembras
Enero	1	25	27
Febrero	---	33	29
Marzo	---	22	19
Abril	3	34	28
Mayo	1	26	26
Junio	---	19	42
Julio	---	19	17
Agosto	---	9	2
Septiembre	---	9	7
Octubre	---	35	24
Noviembre	---	47	21
Diciembre	---	21	17

El estudio de los ítems en los contenidos estomacales se realizó mediante métodos de ocurrencia, métodos numéricos y métodos gravimétricos (Hyslop, 1980; Hansson, 1998) de la siguiente manera:

$$\text{Frecuencias de ocurrencia,} \quad \%O_i = \left(\frac{O_i}{O} \right) * 100$$

$$\text{Porcentaje en número,} \quad \%N_i = \left(\frac{N_i}{N} \right) * 100$$

$$\text{Porcentaje en peso,} \quad \%P_i = \left(\frac{P_i}{P} \right) * 100$$

Donde O_i = número de peces en los que el ítem presa i se encontró, O = número total de peces analizados; N_i = la cantidad de individuos del ítem presa i en cada

estómago; N = la cantidad de presas encontradas en cada estómago; P_i = el peso del ítem presa i en cada estómago; P = es el peso de todo el contenido estomacal en cada pez.

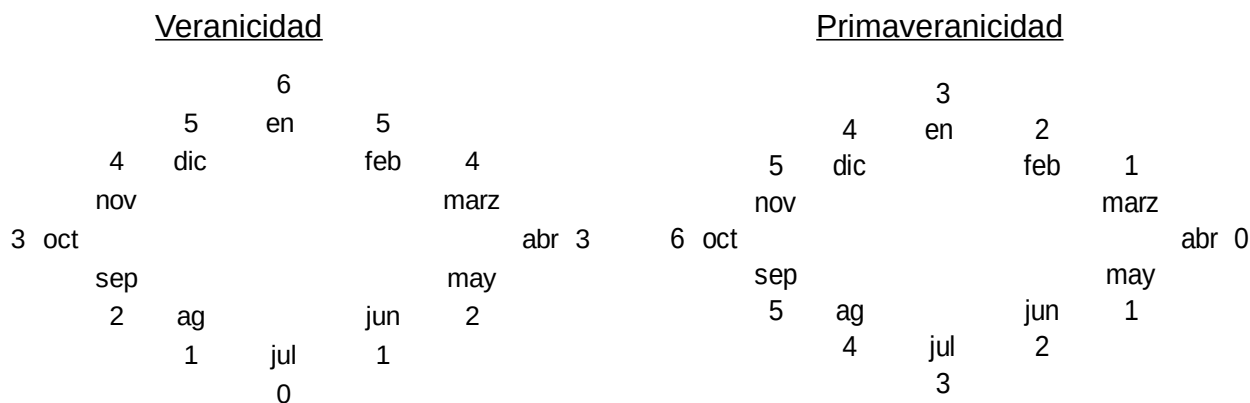
Con estos datos se calculó el Índice de Importancia Relativa (IRI) para cada ítem presa (Hyslop, 1980; Cortés, 1997; Hansson, 1998; González *et al*, 2000; Barrientos *et al*, 2006), de la siguiente manera:

$$IRI = \%O_i (\%P_i + \%N_i) \quad y \quad \%IRI = \frac{100 \times IRI_i}{\sum_{j=1}^n IRI_j}$$

Se buscó determinar si la selección de presas se vio influenciada por factores biológicos como la talla, el sexo y el estadio gonadal de los peces y por factores ambientales como el ciclo anual y los meses del año mediante métodos de ordenación multivariado (Borcard, *et. al.*, 2011; Legendre y Legendre, 2012). Se consideraron dos ciclos anuales, el ciclo 1 (C1) desde marzo de 2014 hasta febrero de 2015 y el ciclo 2 (C2) desde marzo de 2015 hasta febrero de 2016. Los meses del año representan la combinación de varias variables ambientales a lo largo del ciclo anual. Variables como la temperatura y el fotoperiodo, por ejemplo, pueden influir en el comportamiento de los peces así como también en el comportamiento de las especies de las cuales estos peces se alimentan. Además, durante el año éstas variables tienen un carácter cíclico, por ejemplo la temperatura es baja en los meses de invierno, aumenta gradualmente hasta los meses de verano y luego disminuye nuevamente hasta el siguiente invierno. Por este motivo se consideró que la mejor manera de representar los meses del año es por medio de dos variables circulares que serán denominadas en adelante como "Veranicidad" y "Primaveranicidad".

Las variables mencionadas fueron creadas asignando valores de cero a seis, cero para el mínimo de Veranicidad en julio y Primaveranicidad en abril y seis para el máximo de Veranicidad en enero y Primaveranicidad en octubre. Quedaron de la siguiente manera:

Mes	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Veranicidad	6	5	4	3	2	1	0	1	2	3	4	5
Primaveranicidad	3	2	1	0	1	2	3	4	5	6	5	4



Para llevar adelante el análisis multivariado se consideró una matriz de especies, que contiene el peso de los ítems presas encontrados en cada estómago y una matriz de variables descriptivas con el sexo y la talla (Lt) del pez, el ciclo anual y las variables Primaveranicidad y Veranicidad. Con estas dos matrices se corrió un Análisis de Correspondencias sin Tendencia (DCA, en inglés "Detrended Correspondance Analysis") que permitió verificar el largo del gradiente, y como éste fue mayor a 4 se decidió realizar un Análisis Canónico de Correspondencia (CCA, en inglés "Canonical Correspondence Analysis"). Para verificar si el modelo multivariado fue significativo se realizó un test de permutación implementado en un análisis de la varianza, y cuando éste resultó significativo se realizó una selección "forward" para seleccionar las variables con el objetivo de obtener un modelo reducido. Mediante la selección "forward" se realiza la selección de las variables que mayor aporte dan al modelo mediante algún criterio de selección. El análisis elegido testea mediante un test de permutación, la significancia del estadístico F con todas las variables explicativas, y elige la más significativa, luego corre el modelo con la variable seleccionada y una más (esto lo hace con todas las variables) y selecciona aquella que mayor aporte hace al modelo. Este proceso se repite hasta que no haya variable que genere algún aporte significativo (Borcard *et al.*, 2011; Legendre y

Legendre, 2012).

La ordenación de los ítems presa en función de los factores se realizó: a) para todos los peces juntos y considerando como variables explicativas la Lt, el sexo, el ciclo anual, la Veranicidad y la Primaverañicidad y b) para machos y hembras por separado considerando como variables explicativas la Lt, el estadio gonadal, el ciclo anual, la Veranicidad y la Primaverañicidad.

Para analizar la estrategia alimenticia se utilizó el método propuesto por Amundsen *et. al.* (1996). Este consiste en realizar un análisis gráfico de la abundancia específica del ítem presa en función de la frecuencia de ocurrencia %O_i. La abundancia presa-específica se define como la proporción de un ítem presa dado considerada solamente en aquellos predadores que consumieron dicho ítem presa y se representa:

$$P_i = \left(\frac{\sum S_i}{\sum St_i} \right) \times 100$$

Donde S_i es el peso del ítem presa i en los contenidos estomacales y St_i es el peso total del contenido estomacal en aquellos predadores donde el ítem presa i está presente. El gráfico resultante aporta información sobre la importancia de la presa y la estrategia alimenticia del predador mediante el análisis de la distribución de puntos a lo largo de sus ejes y diagonales (Fig. 3.2).

El eje vertical representa la estrategia alimenticia, grupos de presas con una alta abundancia presa-específica indicaría que los peces se especializan en alimentarse de esa presa, mientras que baja abundancia presa-específica indicaría que se alimentan un poco de cada presa que encuentran, son generalistas. El aumento de la abundancia presa-específica desde la esquina izquierda abajo hasta la esquina derecha arriba indicaría que los peces se alimentan más frecuentemente de una presa y consumen más de ella, este eje representa la importancia de la presa en la alimentación de la especie. Por otro lado presas que tienen una alta abundancia presa-específica pero baja frecuencia (esquina izquierda arriba) indica que pocos peces se alimentaron de ella y

presas con baja abundancia presa-específica pero alta frecuencia (esquina derecha abajo) indica que la mayoría de los peces se alimentaron de ella ocasionalmente, esto indica diferente estrategia de alimentación. Esta diferencia representa la contribución entre fenotipos (CEF) o dentro de los fenotipos (CDF). La primera indica que diferentes individuos se especializaron en diferente presas, mientras que la segunda indica que la mayoría de los individuos se alimentan de varias presas simultáneamente (Amundsen *et al.*, 1996).

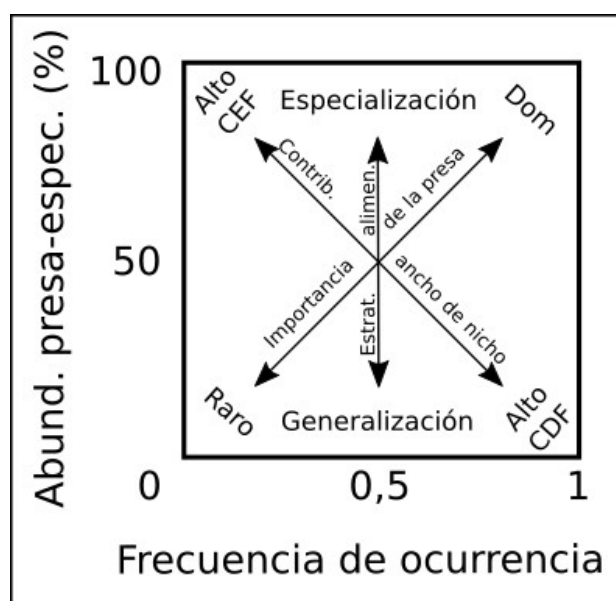


Fig. 3.2: Diagrama explicativo para la interpretación de las estrategias de alimentación. Tomado de Amundsen *et al.* (1996).

También se calculó el índice estandarizado de Levins (Hurlbert, 1978; Novakowski *et al.*, 2008; Battaglia *et al.*, 2018) para medir la amplitud del nicho trófico de la siguiente manera:

$$B_i = \frac{1}{(n-1)} \left(\frac{1}{\left(\sum_j p_{ji}^2 \right)} - 1 \right)$$

Donde B_j es el índice estandarizado de Levins para el predador j , n es el número de ítems presa en la dieta del predador j y p_{ji} es el peso del ítem presa i entre el peso

total de los ítems presas aprovechados por el predador j . Este índice varía entre 0 y 1; los valores cercanos a cero indican que el predador se alimenta de una o pocas presas, es decir es especialista, mientras que los valores cercanos a uno indican que el predador se alimenta en igual medida de todas las posibles presas, es decir es generalista. Para este trabajo se adoptaron valores arbitrarios para un nicho amplio: B mayor a 0,6, nicho intermedio: B entre 0,6 y 0,4 y nicho estrecho: B menor a 0,4 como sugieren Novakowski *et al.* (2008) y Battaglia *et al.* (2018).

Para evaluar el significado de la alta proporción de estómagos vacíos encontrados se realizó un análisis de frecuencias. El análisis elegido fue el “G-test” de independencias (Sokal y Rolph, 1995; McDonald, 2008) con la corrección de Williams. Con el test de independencia se buscó probar si la proporción de estómagos vacíos es independiente del sexo, del ciclo anual o de la estación del año. Además considerando a los machos y las hembras por separado se buscó probar si la proporción de estómagos vacíos en hembras o machos es independiente del ciclo anual, de la estación del año o de los estadios de madurez gonadal.

Cuando el “G-test” dio significativo para un nivel de significación $\alpha = 0,05$ se procedió a realizar un análisis a posteriori para buscar las diferencias que generaron la significancia del test global. Para esto se realizó un test de a pares con la corrección de Bonferroni. El test de a pares implica realizar tantos “G-test” como sean necesarios en donde se comparan de a dos niveles de la variable de interés. Por ejemplo si se quiere analizar estómagos vacíos respecto a las estaciones del año, donde las estaciones son 4 (invierno, primavera, verano y otoño), en un test de a pares se van a realizar varios “G-test” comparando invierno y verano en uno, invierno y primavera en otro y así con todas las comparaciones posibles. En estos casos, por el hecho de realizarse comparaciones múltiples, se utiliza la corrección de Bonferroni para el nivel de significación utilizado. Esta corrección implica calcular un nuevo nivel de significación dividiendo el $\alpha = 0,05 / n$, donde n es el número de comparaciones realizadas, así para el ejemplo anterior $n = 6$ y $\alpha = 0,05 / 6 = 0,008$ (Sokal y Rolph, 1995; McDonald, 2008).

El análisis G-test se realizó con la función “G.test()” del paquete estadístico “DescTools”. El DCA se realizó con la función *decorana()* y CCA con la función *cca()* y la

selección “forward” se realizó con la función `ordistep()`, estas tres funciones del paquete estadístico “vegan 2,5-1”. Todos estos paquetes se usaron en el entorno de programación R 3.4.4 (2018).

RESULTADOS

Composición dietaria

Entre marzo de 2014 y febrero de 2016 se obtuvieron en total 559 estómagos de los cuales 300 tenían contenido estomacal y los restantes estaban vacíos. En los estómagos analizados se pudieron identificar 40 ítems presas con distintos grados de precisión (Tabla 3.2).

Entre las presas de *S. oculatus* para se encontraron ejemplares de “algas”, de las que se pudieron identificar representando al Reino Plantae, *Pyropia columbina* y al Reino Chromista, *Undaria pinnatifida*. Ambas algas son comunes y abundantes en la zona, siendo la primera típica del lugar mientras que la segunda es invasora. Estas se observaron de manera eventual y siempre acompañando otros ítems presa.

Dentro del Reino Animalia se reconocieron representantes de cuatro Phyla: Polychaeta, Mollusca, Arthropoda y Chordata. Los poliquetos constituyen un grupo abundante en la zona pero por su naturaleza, una vez en el estómago, se digieren rápidamente y su identificación se hace difícil. En general se pudo realizar una aproximación a partir de las mandíbulas halladas pero para los análisis siguientes el ítem presa se consideró como “Poliqueto”. Los moluscos, por su parte, tuvieron mayor representación. Entre ellos, los bivalvos aparecieron ocasionalmente, los gasterópodos y los cefalópodos tuvieron una presencia ligeramente mayor, pero en ambos casos fueron poco importantes. Los cefalópodos fueron los más fáciles de identificar por aparecer en muy buenas condiciones.

Tabla 3.2: Ítems presas encontrados en los estómagos de *S. oculatus*. Entre paréntesis se muestran las siglas utilizadas en análisis posteriores.

ÍTEM PRESA	ÍTEM PRESA
<p>Phylum Rhodophyta Clase Bangiophyceae <i>Pyropia columbina</i> (Pcol)</p> <p>Phylum Ochrophyta Clase Phaeophyceae <i>Undiaria pinnatifida</i> (Upin)</p> <p>Otras algas Alga roja (Aroj) Alga verde (Aver)</p> <p>Phylum Molusca Clase Gastropoda <i>Tegula sp.</i> (Teg) <i>Pareuthria. janseni</i> (Pjan) Gasterópodo NI (Gast) Clase Cephalopoda <i>Enteroctopus megalocyathus</i> (Emeg) Calamar (Cala) Clase Bivalvia <i>Aulacomya atra</i> (Aatra)</p> <p>Phylum Chordata Clase Holocephali <i>Callorhynchus callorynchus</i> (Ccal) Clase Actinopterygii <i>Odontesthes sp.</i> (Odon) <i>Odontesthes smitti</i> (Osmi) <i>Helcogrammoides cunninghami</i> (Hcun) <i>Sebastes oculatus</i> (Socu) Huevo pez (Hpez) Peces</p>	<p>Phylum Arthropoda Subphylum Crustacea Crustáceo NI (Crus) Clase Malacostraca Orden Decapoda <i>Munida gregaria</i> (Mgreg) <i>Megalopa M. gregaria</i> (Mmgre) <i>Peltarion spinulosum</i> (Pspi) <i>Megalopa P. spinulosum</i> (Mpspi) <i>Lithodes santolla</i> (Lsant) <i>Halicarcinus planatus</i> (Hpla) <i>Nauticaris magellanica</i> (Nmag) <i>Pleoticus muelleri</i> (Pmuel) <i>Eurypodius latreillii</i> (Elatr) Decapodo NI (Decap) Orden Isopoda <i>Exosphaeroma sp.</i> (Exos) <i>Serolis sp</i> (Sero) <i>Cassidinopsis emarginata</i> (Cemar) Isopodo NI (Isop) Orden Anfipoda <i>Jassa alonsoae</i> (Jalo) Anfipodo NI (Anfi) Clase Hexanauplia Orden Sessilia <i>Balanus laevis</i> (Blaev) Cirripedio NI (Cirr)</p> <p>Phylum Annelida Clase Ploychaeta <i>Platynereis sp.</i> (Plati) Poliqueto NI (Poli)</p> <p>Otros Huevos Materia orgánica digerida (MOD)</p>

Los artrópodos, fueron sin duda, el grupo con mayor representación. Dos clases del Subphylum Crustacea, en el que los decápodos con 9 especies identificadas son el grupo mejor representado en todo el conjunto de estómagos analizados. La presencia del exoesqueleto quitinoso, que no es fácilmente digerible, colaboró en la conservación de los

ejemplares para su identificación. Los isópodos, anfípodos y cirripedios tuvieron varios representantes pero sin mayor importancia cuantitativa.

Los cordados estuvieron representados por los peces. Entre ellos, un ejemplar de holocéfalos y varios representantes de actinopterigios. La aparición -casi íntegros- dentro de los estómagos, su gran tamaño y la captura de los ejemplares poco tiempo después de la ingesta permitió la identificación a nivel específico de una gran cantidad de individuos. En otras oportunidades se determinó que eran peces por la mera presencia de restos óseos.

Otros ítems encontrados como pequeños huevos o materia orgánica parcialmente digerida fueron elementos del contenido estomacal que se consideraron y se listan en la tabla 3.2.

Importancia relativa de las presas

Para facilitar el análisis de la importancia de las presas se agruparon en categorías mayores aquellos ítems presa con baja presencia en los estómagos. En la tabla 3.3 se presentan los valores obtenidos para cada categoría.

La langostilla, *Munida gregaria*, fue la presa con mayor importancia relativa con un %IRI = 75,32%, mucho más alto que el de todos los demás ítems presas. Este porcentaje en el índice de importancia relativa se atribuye a que también es el que tiene una mayor importancia en peso y en ocurrencia (tabla 3.3). En orden de importancia le siguieron las larvas megalopa del cangrejo *Peltarion spinulosum*, con un %IRI = 17,87%, muy por debajo de la langostilla, pero un %N = 83,05%. Esta gran cantidad de megalopas encontradas en los estómagos fue la responsable de ser la segunda presa con mayor importancia. En tercer lugar de importancia se encontraron los poliquetos con un %IRI = 2,28%. Muy por debajo de los dos anteriores, pero por ser una presa muy frecuente en los contenidos estomacales la importancia atribuida fue elevada.

Tabla 3.3: Importancia relativa de las presas encontradas en estómagos de *S. oculatus*. En color rojo, azul y verde se muestran, en orden descendente, los valores más altos para cada categoría.

ITEM PRESA	%IRI	% N	%P	%O
<i>Munida gregaria</i>	75,32	9,10	58,49	32,21
Megalopa <i>P. spinulosum</i>	17,87	83,05	1,74	6,26
Poliqueto	2,28	0,72	5,09	12,08
<i>Odonthestes sp</i>	1,74	1,18	16,87	3,13
Peces	1,54	0,93	6,24	2,46
<i>Lithodes santolla</i>	0,55	0,50	2,44	5,37
<i>Peltarion spinulosum</i>	0,36	0,56	1,89	4,25
Megalopa <i>M. gregaria</i>	0,09	0,91	0,01	2,91
Decápodo	0,08	0,60	1,62	4,70
Gasterópodo	0,07	0,29	0,81	2,91
Crustáceo	0,05	0,45	0,13	2,68
Cefalópodo	-	0,04	1,08	0,67
<i>Pyropia columbina</i>	-	0,00	2,29	4,70
Algas	-	-	0,01	0,89
MOD	-	-	0,74	3,13

Entre los tres primeros ítems presas sumaron un %IRI = 95,47%, sin embargo se observó que los pejerreyes, *Odonthestes spp.*, y el resto de los peces tuvieron un aporte importante en lo que a peso respecta. Además los pejerreyes fueron terceros en importancia numérica, aunque muy por debajo de la megalopa de *P. spinulosum*. El resto de las presas encontradas fueron ocasionales, pequeñas o poco abundantes.

Estrategia alimenticia

Para el análisis de la estrategia alimenticia, tanto mediante el método de Amundsen como para el cálculo del índice de Levins se utilizaron los ítems presa agrupados como se muestra en la tabla 3.2.

En la figura 3.3 se observa que la mayoría de las presas tienen una abundancia presa-específica (APE) cercana al 50%, con excepción de *M. gregaria*, *Odonthestes sp.* y Peces que están por encima del 65%. Esto indicaría una contribución intermedia entre fenotipos (CEF) y dentro de fenotipos (CDF) a la amplitud del nicho. Se puede ver que

hay una especialización por parte de *S. oculatus* para alimentarse de estas tres presas más abundantes pero sin embargo la ocurrencia de éstas en la población no supera el 25%.

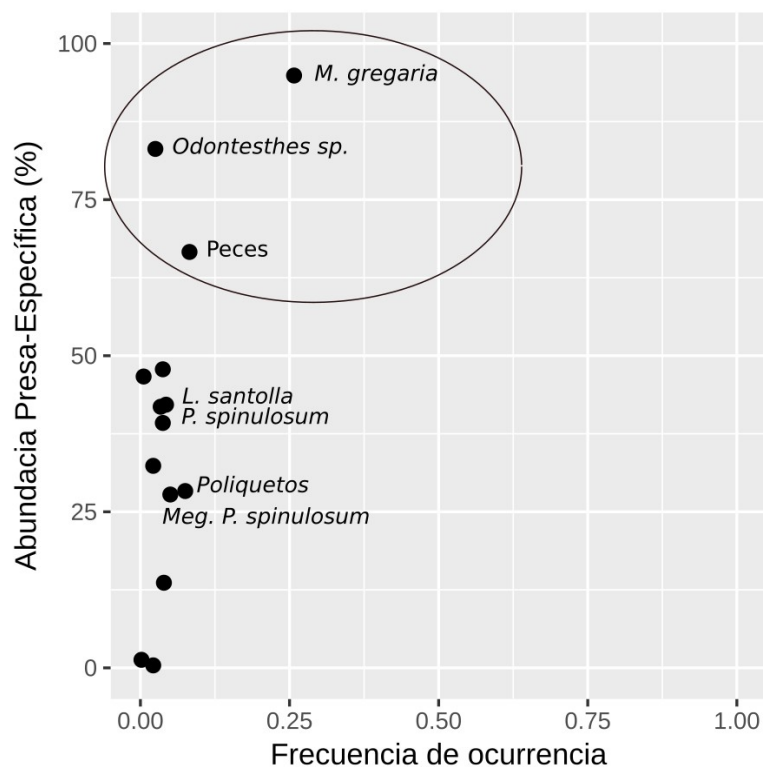


Fig. 3.3. Hábitos alimenticios en *S. oculatus*. En la parte superior se observa la tendencia a especializarse en *M. gregaria*, *Odontesthes sp.* y otros peces.

En general se observa que la mayoría de las presas tiene una ocurrencia baja en la población de peces muestreadas con APE de valor muy variable, lo que indicaría que *S. oculatus* aprovecha una pequeña parte del nicho trófico disponible. Por su parte el índice de Levins dio un valor de 0,12, un número bajo que representa un estrecho nicho trófico y confirma la observación anterior.

Influencia de factores biológicos y ambientales en la selección de las presas

En el análisis de la influencia de los factores biológicos y ambientales que pueden afectar a la selección de las presas primero se trabajó con 549 peces de ambos sexos. Se utilizó el Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) con todas las variables en conjunto y el test de permutación concluyó que el modelo es altamente significativo, por lo que a posteriori se realizó la selección “forward” y se obtuvo el modelo reducido con las variables que fueron seleccionadas. Éste también fue significativo. En la tabla 3.4 se muestran los resultados de los test de permutación.

Por medio de la selección “forward” se determinó que las variables que dan un aporte significativo al modelo de ordenación son la Primaverañidad, la Verañidad y el Ciclo anual, mientras que la Lt y el Sexo no fueron significativos. En la Fig. 3.4 se observa que entre marzo de 2014 y febrero de 2015 (C1) las presas principales fueron *M. gregaria*, *P. spinulosum* y los estadios megalopa de ambos, y además los decápodos y gasterópodos. Entre marzo de 2015 y febrero de 2016 (C2) las presas principales fueron los peces del género *Odontesthes*, otros peces, los poliquetos, los cefalópodos, los crustáceos, *L. santolla* y *P. columbina*.

Tabla 3.4: Test de permutación para el modelo de CCA completo y para el modelo de CCA reducido sin separar por sexos. Lt: longitud total, Primaverañ: Primaverañidad, Verañ: Verañidad.

	GL	F	Prob (>F)
Modelo completo: Presa = Lt + Sexo + Ciclo anual + Verañ + Primaverañ			
Modelo	5	6,707	0,001***
Modelo reducido: Presa = Primaverañ + Verañ + Ciclo anual			
Primaverañidad	1	10,8366	0,001***
Verañidad	1	10,3762	0,001***
Ciclo anual	1	9,7429	0,001***

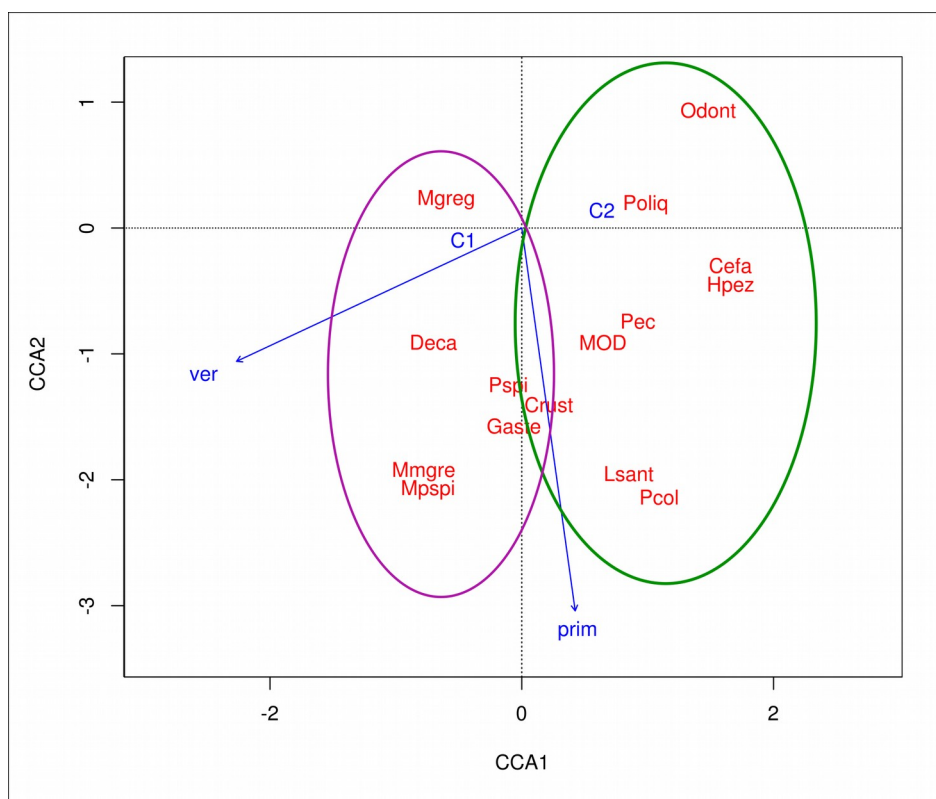


Fig. 3.4: Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) mostrando la relación entre las presas y los factores biológicos y ambientales para ambos sexos juntos en *S. oculatus*.

También se observó que los estadios megalopa estuvieron asociados a valores relativamente altos de Primaverañidad tendiendo hacia el verano. De la misma manera pero en menor intensidad lo estuvieron los decápodos, crustáceos, gasterópodos y *P. spinulosum*. La centolla *L. santolla* y el alga “porfira” *P. columbina* estuvieron asociadas a valores altos de Primaverañidad tendiendo hacia el invierno, y de la misma manera pero con menor intensidad lo estuvieron los peces y los cefalópodos. Por su parte los poliquetos y los peces del género *Odontesthes* estuvieron asociados a valores bajos de Verañidad.

A continuación se trabajó con hembras y machos por separado para verificar si existe alguna influencia de estadio gonadal en la selección de las presas. Se analizaron

252 hembras y 297 machos. El CCA con todas las variables para las hembras dio significativo por lo que se procedió a realizar la selección “forward” de las mismas. Las variables seleccionadas fueron Primaverañidad, Estadios gonadales, Verañidad y Ciclo anual (Tabla 3.5).

Tabla 3.5: Test de permutación para el modelo de CCA completo y para el modelo de CCA reducido en individuos hembras. Estgon: estadios gonadales, Lt: longitud total, Primaverañ: Primaverañidad, Verañ: Verañidad.

	GL	F	Prob (>F)
Modelo completo: Presa = Lt + Estgon + Ciclo anual + Verañ + Primaverañ			
Modelo	9	2,1925	0,001***
Modelo reducido: Presa = Primaverañ + Estgon			
Primaverañidad	1	4,5514	0,001***
Verañ	1	2,4148	0,003***
Estgon	5	2,0168	0,014*
Ciclo Anual	1	2,1007	0,021*

En la Fig. 3.5 se presenta la ordenación para las hembras. Se puede observar que la gran mayoría de las presas se distribuyen a lo largo de la variable Primaverañidad, siendo *P. columbina* y *L. santolla* más importantes hacia valores altos de Primaverañidad y el resto a valores relativamente bajos. Al estadio gonadal vitelo aclarado (VA) se asociaron los cefalópodos y huevos de pez mientras que al resto de estadios estuvieron asociados el resto de las presas. Respecto a ciclo anual C1 se asocia *M. gregraria* y el resto de presas están más fuertemente asociados al ciclo anual C2.

El CCA con todas las variables para los machos dio significativo, por lo que se procedió a realizar la selección “forward” de las mismas. Las variables seleccionadas fueron Primaverañidad y Estadios gonadales (Tabla 3.6).

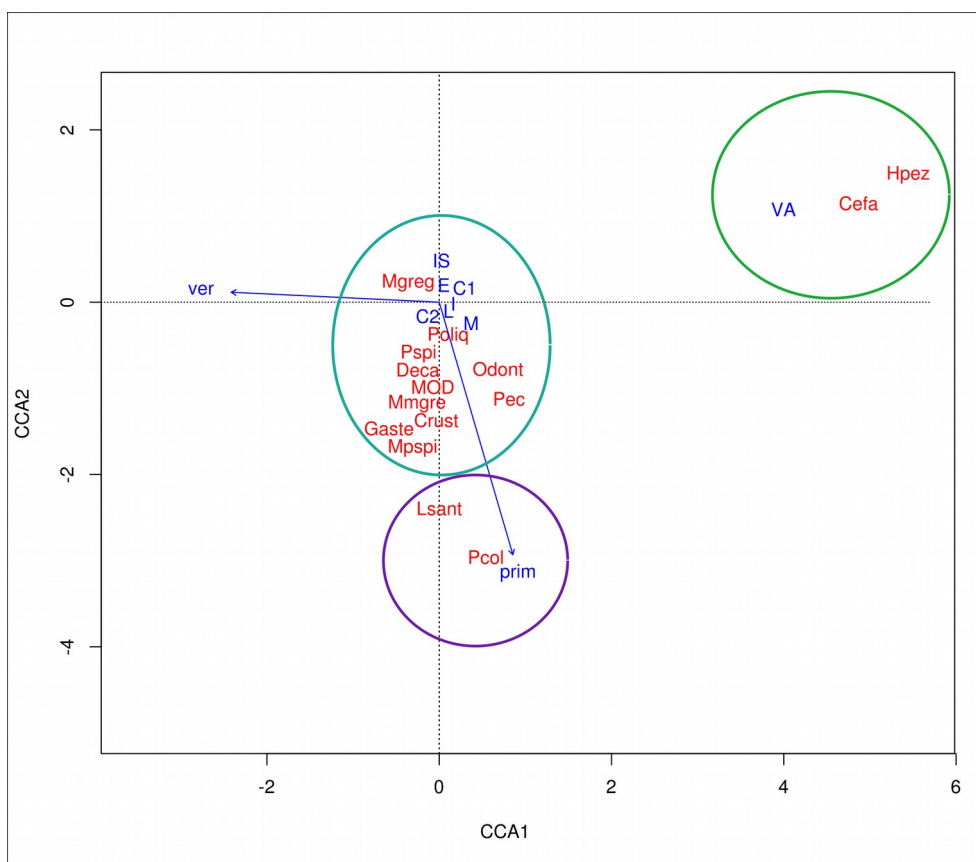


Fig. 3.5: Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) mostrando la relación entre las presas y los factores biológicos y ambientales para hembras de *S. oculatus*.

En la Fig. 3.6 se representa la ordenación para los machos. En ésta se puede observar un grupo de presas formado por MOD, Poliquetos, *P. spinulosum*, *L. santolla* y *P. columbina*, que se asocian a valores relativamente altos de Primaverañidad y a su vez están asociados al estadio gonadal cópula (C). Otro grupo de presas formado por las megalopas de *P. spinulosum* y *M. gregaria* y otros crustáceos que se asocian más a valores intermedios de Primaverañidad y a los estadios gonadales de madurez (M) y liberado (L). Y finalmente otro grupo formado por *M. gregaria*, decápodos, peces, gasterópodos y cefalópodos; están asociados también a valores intermedios de Verañidad y a los estadios de inmadurez (I) e inactivad sexual (IS)

Tabla 3.6: Test de permutación para el modelo de CCA completo y para el modelo de CCA reducido en individuos machos. Estgon: estadios gonadales, Lt: longitud total, Primavera: Primavera, Veran: Veranidad.

	GL	F	Prob (>F)
Modelo completo: Presa = Lt + Estgon + Ciclo anual + Veran +Primavera			
Modelo	8	2,3431	0,002**
Modelo reducido: Presa = Primavera + Estgon			
Primavera	1	5,2520	0,001***
Estgon	4	2,5925	0,002**

Análisis de estómagos vacíos

De los 559 estómagos analizados, el 46,3% no tenían contenido. En muchas ocasiones, la rápida recuperación de la línea de pesca hizo que se produjera un cambio brusco de presión dando como consecuencia que los peces regurgitaran el contenido estomacal. La mayoría de las veces que se observó este hecho fue durante la pesca y se veía como los peces regurgitaban el alimento al ser subidos a la embarcación. En unas pocas ocasiones se notó en los estómagos extraídos el efecto de la diferencia de presión, pero fue difícil diferenciar si se habían evaginado y luego vuelto a su posición normal o si no tenían contenido desde el momento de la captura. Por este motivo se consideró a todos los estómagos sin contenidos como vacíos para los análisis subsiguientes.

En la tabla 3.7 se muestran los resultados de los test “G” de independencia realizados para ambos sexos y luego ambos sexos por separado. En las hembras no se encontró ninguna relación entre los estómagos vacíos y los estadios gonadales, el ciclo anual o la estación del año. Cuando se analizaron ambos sexos juntos se encontró relación entre los estómagos vacíos y las estaciones del año y en los machos se encontró relación entre los estómagos vacíos y las estaciones del año así como también los estadios gonadales.

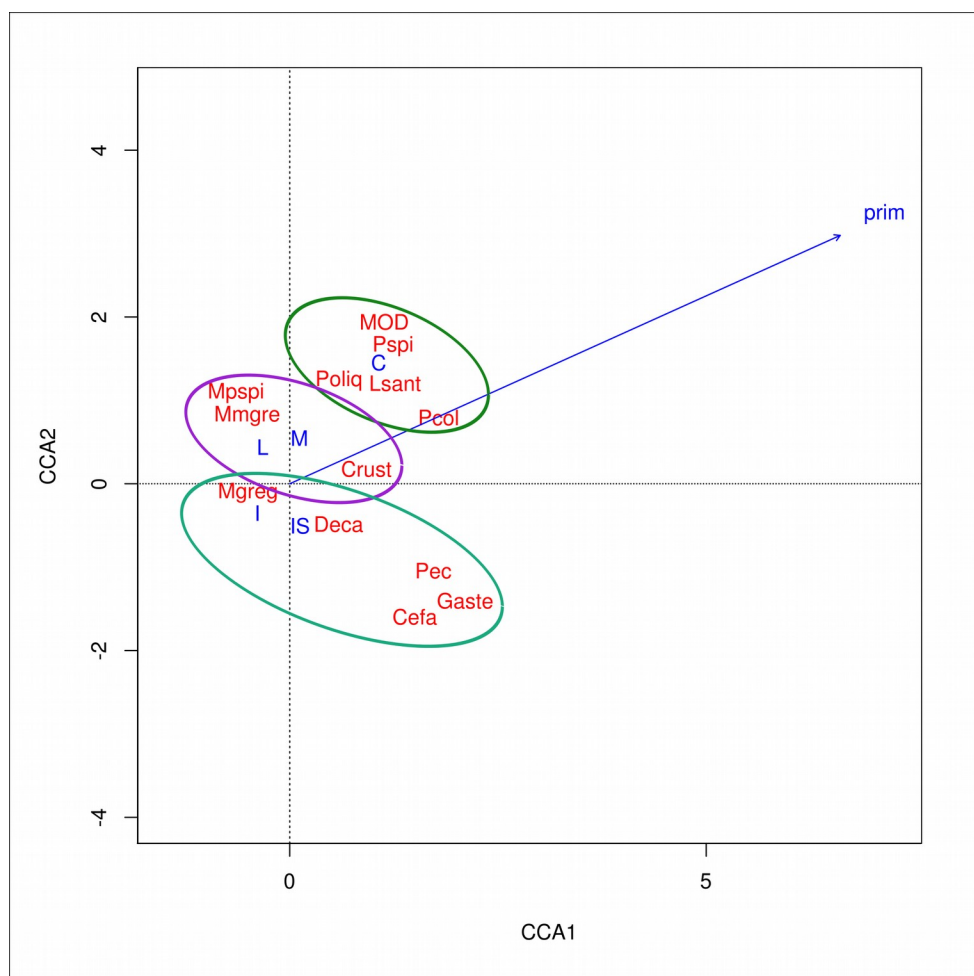


Fig. 3.6: Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) mostrando la relación entre las presas y los factores biológicos y ambientales para machos de *S. oculatus*.

En el análisis a posteriori que se realizó entre los estómagos vacíos y las estaciones del año se encontró relación significativa entre el invierno y el resto de las estaciones (vs otoño $p = 1,64e^{-4}$, vs primavera $p = 9,3e^{-7}$, vs verano $p = 4,48e^{-3}$, $\alpha = 0,008$). Esta diferencia se debió a que el 73% de los estómagos analizados en invierno estaban vacíos. También hubo diferencia entre primavera y verano ($p = 4,48e^{-3}$, $\alpha = 0,008$) debido a que en primavera el 34% de los estómagos estaba vacío mientras que en verano lo estaba el 55%.

Tabla 3.7: Test “G” de independencia para el análisis de estómagos vacíos en *S. oculatus*.
 G = estadístico G, GL = grados de libertad, N = número de individuos, p = probabilidad.
 En rojo se marcan los análisis significativos para un $\alpha = 0,01$.

	Contraste	N	G	GL	p
Machos+Hembras	Vacíos vs Sexo	549	1,46	1	0,23
	Vacíos vs Ciclo	559	2,11	1	0,15
	Vacíos vs Estación	559	29,54	3	1,7e ⁻⁶
Machos	Vacíos vs Est.gon	288	26,6	4	2,32e ⁻⁵
	Vacíos vs Ciclo	297	1,27	1	0,26
	Vacíos vs Estación	297	30,28	3	1,2e ⁻⁶
Hembras	Vacíos vs Est.gon	245	8,06	5	0,15
	Vacíos vs Ciclo	252	0,85	1	0,35
	Vacíos vs Estación	252	6,12	3	0,11

En el análisis a posteriori de los estómagos vacíos y estaciones del año para machos también se encontró una relación significativa entre invierno y el resto de las estaciones (vs otoño $p = 1,42e^{-3}$, vs primavera $p = 3,4e^{-7}$ y vs verano $p = 9,87e^{-4}$, $\alpha = 0,008$). Esta diferencia se debió a que en invierno el 81% de los estómagos estaban vacíos. Y en el caso de los estómagos vacíos y los estadios gonadales se encontró relación significativa entre el estadio liberado y el resto de los estadios (vs cópula $p = 2,35e^{-4}$, vs inactividad sexual $p = 1,31e^{-3}$ y vs maduración $p = 2,35e^{-4}$, $\alpha=0,005$) debido a que el 16% de los estómagos estaban vacíos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Durante varios años se realizaron salidas de buceo autónomo en los arrecifes rocosos del Golfo San Jorge (GSJ), como parte de campañas científicas y por recreación. En estos casos se observó el comportamiento de *Sebastes oculatus* en su hábitat habitual y se pudo constatar que la especie es de hábitos demersal-bentónicos, que cuando las

condiciones de visibilidad son buenas hacen excursiones fuera de sus refugios tanto por el fondo como en la columna de agua. De estas excursiones podrían aprovechar los recursos alimenticios tanto de los fondos areno-fangosos y rocoso del lugar donde viven como de la columna de agua sobre dichos fondos.

Del análisis del contenido estomacal llevado a cabo se pudo determinar que los crustáceos son las presas principales con catorce especies identificadas. Los cuatro órdenes de crustáceos encontrados en los estómagos son de hábitos típicamente bentónicos, con excepción del camarón *Nauticaris magellanica* que es demersal-bentónico y el estadio megalopa de *Munida gregaria* que en su morfotipo subrugosa es demersal. Los peces siguen en orden de importancia con cuatro especies identificadas; posiblemente cinco ya que del género *Odontesthes* hay dos especies presentes en la zona, *O. smitti* que se pudo identificar en el contenido y *O. nigricans* que no se pudo identificar, y que suelen verse juntas formando cardúmenes. Estas dos especies son representantes bien claros de peces pelágicos, mientras que *Callorhynchus callorynchus* y *Helcogrammoides cunninghami* son especies bentónicas y *S. oculatus* es demersal-bentónico. Otro pez bentónico que se encontró en otras oportunidades fue *Bovichthys argentinus*, aunque no fue observado en los estómagos analizados en este estudio.

De los moluscos, los gasterópodos y el pulpo *Enteroctopus megalocyathus* son de hábitos bentónicos pero el calamar es un nadador muy activo con hábitos nectónicos. Los anélidos por su parte también pertenecen al bentos, tanto los del género *Platynereis* encontrados en este estudio como otros poliquetos típicos de la zona. Mientras que de las algas encontradas en los estómagos se cree que son principalmente trozos sueltos en los fondos pero no son objetivo principal del escrófalo, sino que son ingeridos junto a cangrejos, poliquetos u otros peces que se ocultan entre ellas. La “porfira” *Pyropia columbina* y *Undaria pinnatifida* son dos de las algas más abundantes en los arrecifes estudiados.

La composición dietaria da clara evidencia que *S. oculatus* es un pez con hábitos principalmente carcinófagos alimentándose de presas bentónicas o demersal-bentónicas pero con un importante aporte de especies demersales, como son algunos peces. La

especie aprovecha una gran cantidad de crustáceos presentes en los arrecifes como fuente de alimento. De éstos la presa con mayor importancia fue la langostilla *M. gregaria* (%IRI = 75%) seguida por otros crustáceos, poliquetos y los peces. Estos resultados concuerdan con lo encontrado en aguas más profundas del GSJ, donde las principales presas fueron los estomatópodos y las munidas pero no se pudieron identificar otro tipo de presa, tal vez por el alto porcentaje de estómagos evaginados en la muestra (Sánchez y Prensky, 1996). En el Golfo Nuevo, las presas principales fueron *M. gregaria*, *H. planatus* y Peces, y también se identificaron algunos moluscos y poliquetos mientras que en las costas chilenas la dieta está basada en crustáceos decápodos variando la composición específica según la latitud (Ojeda y Fariña, 1996; Barrientos *et al.*, 2006) .

En los golfos nor-patagónicos, Galván (2008) encontró un mayor aporte de peces que de crustáceos en la dieta del escrófalo y propone que esta diferencia se debería a que trabajó con mediciones de isótopos estables en lugar del análisis de contenido estomacal. Los isótopos miden el aporte de las distintas presas a la nutrición del organismo mientras que en el contenido estomacal las presas con estructuras duras como los crustáceos pueden ser sobrestimadas por su capacidad para conservarse mejor ante la digestión estomacal. En el GSJ se encontró que los poliquetos tienen una importancia medianamente alta por detrás de la de los crustáceos y es posible que debido a su mayor digestibilidad los mismos estén subestimados. La relativamente alta ocurrencia de MOD (Materia Orgánica Digerida) encontrada indica que la misma podría estar formada por poliquetos digeridos. Sin embargo la segunda presa con importancia son los peces y si bien su musculatura es fácilmente digerible no se encontraron estructuras duras como huesos u otolitos en los contenidos estomacales que permita pensar que los peces fueron subestimados.

En los arrecifes rocosos de la Columbia Británica en Canadá, conviven *Sebastes caurinus* y *S. maliger*. Ambos se alimentan de peces y crustáceos pelágicos o demersales pero el primero se alimenta en mayor medida de peces y el segundo de crustáceos (Murie, 1995). En los bosques de macroalgas de California conviven 6 especies de *Sebastes* que difieren en su alimentación por el espacio que ocupan. Por ejemplo, los que están en la columna de agua se alimentan de pequeños crustáceos y tunicados

planctónicos; *S. chrysomelas* y *S. carnatus* que son demersales, se alimentan principalmente de peces juveniles y crustáceos bentónicos. Pero la elección de la presa depende de la disponibilidad de ésta, cuando la abundancia de peces juveniles disminuye *S. chrysomelas* cambia su alimentación a una principalmente carcinófaga mientras *S. carnatus* sigue alimentándose de peces (Hallacher y Roberts, 1985). En los arrecifes rocosos de la Bahía “Pedro el Grande” en Rusia, conviven *S. taczanwskii* y *S. minor*. El primero se alimenta de crustáceos bentónicos (como anfípodos y decápodos) y peces juveniles, mientras que el segundo lo hace de copépodos, eufáusidos y anfípodos (Kolpakov, 2006).

Si bien el escrófalo es el único sebástido en el Atlántico Suroccidental, en los arrecifes de los golfos nor-patagónicos convive junto al mero *Acanthistius patachonicus*, al turco *Pinguipes brasilianus* y al salmón de mar *Pseudopercis semifaciata*. De estas tres especies, el primero se alimenta principalmente de crustáceos, el segundo de erizos y lapas y el último aprovecha la presencia de peces ambulantes como la anchoíta y la merluza. De esta manera el escrófalo opta por una alimentación con mayor aporte de peces de arrecife (Galván, 2008). En el GSJ, *S. oculatus* convive principalmente con dos especies bentónicas, el sapo *Nothotenia angustata* y la vieja *Bovichthus argentinus*. El primero es un pez que vive muy escondido, en el fondo de las cuevas, y se alimenta principalmente de pulpos, ascidias, algas y algunos cangrejos (observación personal del autor) y el segundo se alimenta principalmente de gasterópodos, algunos cangrejos e isópodos (Marcinkevicius *et al.*, 2012). En cambio, el escrófalo se alimenta principalmente de la langostilla, otros crustáceos y algunos peces.

Las evidencias indican que *S. oculatus* prefiere alimentarse de crustáceos bentónicos-demersales y de peces, tanto los bentónicos residentes en los arrecifes como otros demersales que están de paso por las cercanías. Pero la elección primaria estaría basada en la disponibilidad de las presas en cada momento y la necesidad de diferenciar el nicho trófico de las otras especies de peces con las que conviven en los mismos arrecifes. Y este comportamiento parece ser compartido por las especies del género.

Munida gregaria es sin dudas su presa predilecta. Se observó en el 32% de los

estómagos analizados y su importancia en peso fue casi del 60%, sin embargo los conteos no fueron tan altos. En el gráfico de Amundsen fue la especie con mayor APE ubicándose en la esquina superior izquierda, lo que indica que *S. oculatus* se especializa en la captura de esta especie. La langostilla es uno de los crustáceos más abundantes en las costas del GSJ, por lo que la elección como alimento por parte del pez era de esperarse. Por su parte la megalopa de *P. spinulosum* tuvo un %IRI alto, pero éste se basó en el alto número en que se la encontró en unos pocos estómagos. El valor de APE fue relativamente bajo lo que indica que la importancia de la presa es medianamente baja para *S. oculatus*, pero la gran abundancia que presenta en determinados momentos lo hace un recurso que vale la pena aprovechar.

Los poliquetos siguieron en importancia relativa, ya que fueron encontrados en el 12% de los estómagos. La importancia de esta presa es muy parecida a la de la megalopa recién mencionada con valor de APE relativamente bajo, pero al ser presas abundantes y relativamente fáciles de capturar era de esperar que formaran parte del alimento del escrófalo. Por su parte los peces, si bien son abundantes en los arrecifes, son más difíciles de capturar y eso se traduce en la baja ocurrencia e importancia en número, pero para el escrófalo sin duda vale la pena intentar su captura ya que el aporte en peso de éstos es importante. Esta preferencia quedó demostrada en los altos valores de APE, que muestran a los peces como las presas más importantes junto con *M. gregaria*.

De esto se puede deducir que *S. oculatus* tiene una estrategia alimenticia intermedia. Se observa que hay una cierta especialización por parte de algunos individuos para alimentarse principalmente de *M. gregaria*, *Odontesthes sp.* y otros peces pero la mayoría de las presas tienen un APE menor al 50% y son elegidos por pocos peces de la población. Esto confirma que estaría utilizando una pequeña porción del nicho trófico disponible como indica el índice de Levins ($B = 0,12$). En las costas de Chile y en el Golfo Nuevo se observó la misma especialización hacia crustáceos decápodos principalmente (Ojeda y Fariña, 1996; Barrientos *et al.*, 2006). Sin embargo, éste es un pez oportunista que aprovecha los recursos disponibles en cada momento o lugar. Evidencia de esto son las altas frecuencias de los estadios megalopa de algunos crustáceos o la captura de

presas que requieren poco esfuerzo, como son los poliquetos. También, presas como *H. planatus* que en el GSJ aparecieron como poco importantes, en el Golfo Nuevo fueron encontradas muy importantes; o la captura de estomatópodos en aguas profundas del GSJ mientras que en los arrecifes costeros no fueron encontrados (Sánchez y Prensky, 1996; Barrientos *et al.*, 2006). En *S. caurinus* y *S. maliger* se observó el mismo patrón oportunista que en *S. oculatus*. En la Columbia Británica conviven en los mismos arrecifes y diferencian su alimentación en la preferencia por crustáceos o peces; ambas especies tienen un amplio rango de distribución y en cada sitio estudiado se mantiene la misma preferencia alimenticia variando las especies elegidas según el sitio (Murie, 1995).

La importante especialización hacia unas pocas presas y la gran capacidad de aprovechamiento del recurso disponible en el momento o en las distintas regiones son evidencias que permiten reforzar la teoría postulada por Barrientos *et al.* (2006). Estos autores indican que *S. oculatus* sería un predador al acecho que no busca activamente sus presas, sino que espera en las inmediaciones del refugio a que las presas móviles se acerquen. Y así, la probabilidad de encuentro predador-presa dependerá de la abundancia de la presa, su distribución y comportamiento.

Los modelos multivariados demostraron que no hay variación en la alimentación entre los sexos o la talla de los peces analizados. Sin embargo, hay diferencias entre años y temporadas. Entre 2014 y 2015 los escrófalos se alimentaron principalmente de crustáceos, mientras que entre 2015 y 2016 lo hicieron de peces, poliquetos y cefalópodos. En cuanto a las temporadas, el patrón de alimentación que se observa es similar a los ciclos anuales. Las presas aparecen con mayor frecuencia en una temporada que en la otra. Así es que entre primavera y verano, *S. oculatus* se alimentó de estadios megalopa, en el invierno aparecieron los *Odontesthes* en los estómagos y en el otoño fue más común *M.gregaria*. Esta diferencia podría deberse a que las condiciones ambientales del momento favorecieron a una mayor abundancia de un grupo de presas o del otro. Esto también fue observado por Hallacher y Roberts (1985) quienes encontraron diferencias estacionales en la composición dietaria del complejo de *Sebastes* que vive en bosques de macroalgas en California. Entre primavera y verano se produce una explosión en la abundancia de juveniles de *Sebastes* y la gran mayoría de los adultos se alimentan de

ellos, mientras que en otoño e invierno, cuando la abundancia de juveniles disminuye por su transformación en adultos más inaccesibles, las presas cambian.

También se encontró que hay asociación entre la dieta y los estadios gonadales tanto en machos como en hembras. Como se vio en el capítulo anterior, el ciclo reproductivo es anual, la maduración de las gónadas se produce cíclicamente y cada estadio está estrechamente relacionado con las estaciones del año. Se ve en el CCA realizado que las presas asociadas a los estadios también se relacionan con la correspondiente estación del año. De esta manera se cree que la variabilidad en la alimentación durante los diferentes estadios se debe a que las presas en cada temporada del año varían, como se discutió en los párrafos anteriores. Murie (1995) propone que los peces poseen una densidad calórica mayor que los crustáceos y esto podría explicar la elección de éstos en el invierno por parte de *S. caurinus* y *S. maliger*. En *S. oculatus* se observó que la presa más importante en invierno son los peces del género *Odonthestes* indicando que los peces podrían estar necesitando un mayor aporte de energía para sobrellevar el invierno y tal vez en el caso de las hembras para su preparación para la gestación.

Se observó que cerca de la mitad de los estómagos de *S. oculatus* obtenidos se encontraban vacíos durante el momento del análisis. Esto mismo fue observado por Sánchez y Prenskey (1996) quienes encontraron el 90% de los escrófalos con estómagos evaginados y por Barrientos *et al.* (2006) quienes encontraron el 31% de los estómagos vacíos y el 21% evaginados. Por su parte, Galván (2008) encontró en los golfos norpatagónicos todos los estómagos de la especie evertidos y responsabilizó de esto a los efectos del cambio de la presión de la vejiga natatoria al extraer rápidamente los peces.

Es posible que la alta frecuencia de estómagos vacíos y regurgitados se deba principalmente a la profundidad y al arte de captura utilizado. La rápida depresión sobre la vejiga natatoria al sacar abruptamente al pez produce su dilatación empujando el alimento al exterior e incluso provocando la eversión estomacal. La pesca con línea y anzuelo provocaría un tironeo en la porción anterior del aparato bucal el que estaría generando el

reflejo de regurgitación. También la captura con redes agalleras a profundidades de hasta 18 metros resultó con el 36% de estómagos vacíos (Ojeda y Fariña, 1996). Este es un valor considerablemente menor a lo observado con las otras artes, lo que reforzaría la teoría planteada. Sin embargo, Murie (1995) obtiene alrededor del 50% de estómagos vacíos en *S. caurinus* y *S. maliger* capturados entre 15 y 40 metros de profundidad mediante arponeo en la cabeza. Este hecho permite suponer que hay varios factores que podrían estar afectando el proceso de regurgitación.

Hallacher y Roberts (1985) estudiaron las diferencias en la alimentación entre la temporada de surgimiento (primavera – verano) cuando los aportes de nutrientes producen una explosión en el número y la abundancia de las especies, y la de no-surgimiento (otoño – invierno) cuando la abundancia disminuye notablemente. En ese estudio sugieren que la mayor proporción de estómagos vacíos encontrados en otoño - invierno está relacionada con una limitante en la disponibilidad del alimento. A su vez, Murie (1995) no encontró diferencias entre temporadas y sugiere que esto se debe a la necesidad de mantener los niveles energéticos para la temporada reproductiva. En el escrófalo se observó que los machos tuvieron mayor proporción de estómagos vacíos en invierno lo que podría estar asociado a una menor disponibilidad de alimentos en esa temporada. Pero por otra parte, es sólo en los machos en los que aumenta significativamente la proporción de estómagos vacíos y no en las hembras. Esto tal vez esto esté relacionado con la mayor necesidad de aporte energético por parte de las hembras durante la última etapa de la vitelogénesis y durante la gestación.

CONCLUSIONES FINALES

De lo expuesto en los capítulos desarrollados se llega a las siguientes conclusiones finales:

Dimorfismo sexual

- Existe un desarrollo diferencial en las papilas genitales de machos y hembras que permite un fácil reconocimiento del sexo sin necesidad de sacrificar al pez.
- En los machos la papila genital es alargada, de forma cilíndrico-cónica y medianamente ancha con un máximo desarrollo en la época reproductiva.
- En las hembras la papila genital es pequeña, de forma cónica y termina en punta.
- Las papilas genitales de machos y hembras son complementarias, lo que facilitaría el acoplamiento sexual y haría más eficiente el pasaje espermático. A este respecto sería interesante estudiar en un futuro el mecanismo del acoplamiento y analizar la función específica de las papilas genitales en este proceso.
- No se encontraron diferencias entre machos y hembras en el tamaño corporal como tampoco en el tamaño de las estructuras y regiones corporales analizadas. Sólo se encontró que la aleta pélvica es levemente más larga en los machos. Es posible que ésta diferencia se deba a un tamaño muestral reducido por lo que sería recomendable aumentar el número de ejemplares analizados.
- No se encontraron diferencias en la morfometría corporal de machos y hembras.

Ciclo reproductivo

- Las gónadas son pares y mantienen las características típicas de la mayoría de los teleósteos. Los ovarios son del tipo cistovario y los testículos del tipo lobular irrestricto.
- Las hembras tienen un ciclo gonadal con un periodo de recuperación e inactividad sexual de larga duración (siete meses), un corto e intenso periodo de vitelogénesis (de aproximadamente un mes) y un corto periodo de gestación (de aproximadamente un mes). La parición está concentrada durante en la primavera.
- La especie es iterópara y desovante total.
- Se presenta evidencia de que la presencia permanente del estadio gota de aceite en los ovarios no es suficiente para asegurar más de una camada o parición por temporada.
- Los machos tienen un ciclo gonadal caracterizado por un largo periodo de descanso (cinco meses), un periodo igual de proliferación de espermatogonias y un corto periodo de espermatogénesis (cuatro meses) seguido por la cópula.
- Si bien a nivel individual, en la ovogénesis y la espermatogénesis, hay estadios de corta duración; a nivel poblacional, estos estadios poseen picos de máxima abundancia y se extienden por más tiempo, lo que proporcionaría una mayor flexibilidad reproductiva a la población.
- No se encontró evidencia de reserva de espermatozoides en los ovarios en momentos previos a la fecundación por lo que se considera que la cópula se produciría poco antes de la misma.
- La fecundación tiene lugar principalmente entre finales de invierno y principios de primavera aunque puede extenderse unos meses más.
- La fecundidad varía entre 6.845 y 121.176 ovocitos para hembras de talla entre 22,1 cm

y 29.5 cm de LT. Quedaría por estudiar el efecto de la regulación decreciente en la fecundidad y sería importante aumentar el número de muestras para poder ajustar estadísticamente la relación entre fecundidad y factores como talla y peso.

- La talla de primera madurez estaría entre los 16 y 24 cm de LT. Este es otro aspecto en el que sería importante aumentar el número de peces inmaduros para realizar una determinación precisa de la talla de primera madurez.

- Comparando el ciclo reproductivo de *S. oculatus* con otras especies del género *Sebastes* del Atlántico y Pacífico norte se observa que factores como la latitud y la temperatura afectan a los ciclos de los peces pero que no serían determinantes. Sería importante estudiar en mayor profundidad estos aspectos en la especie aprovechando su amplia distribución geográfica.

Hábitos alimenticios

- La especie es de hábitos principalmente carcinófagos, y se alimenta de presas bentónicas o demersal-bentónicas con un importante aporte de especies demersales.

- Se alimenta principalmente de crustáceos y la presa más importante es la langostilla *Munida gregaria* y lo siguen en importancia los poliquetos y los peces.

- Si bien prefiere alimentarse de crustáceos bentónico-demersales y de peces, la elección primaria estaría basada en la disponibilidad de las presas y la necesidad de diferenciar el nicho trófico de otras especies con las que cohabita.

- Hay una cierta especialización para alimentarse de *M. gregaria* y peces pero aprovecha en menor medida otros recursos presentes.

- En general utiliza una pequeña porción del nicho trófico disponible ($B = 0,12$) pero es un pez oportunista que aprovecha la aparición de distintas presas en distintos momentos o lugares.

- Es un predador al acecho que no busca activamente sus presas, sino que espera en las inmediaciones del refugio a que las presas se acerquen al mismo.
- No se observó variación en la dieta entre sexos o tallas pero si temporalmente. Esto fortalece los postulados anteriores de que es un pez oportunista.
- La presa más importante en el invierno son los peces del género *Odonthetes*, lo que podría deberse a que los peces generan un mayor aporte energético y podría estar relacionado con la preparación por parte de las hembras para la gestación.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

- Adams D. C., Rohlf F. J. y Slice D. E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology*. 71:5-16.
- Armstrong M. J. y Witthames P. R. 2012. Development in understanding of fecundity of fish stocks in relation to egg production methods for estimating spawning stock biomass. *Fisheries Research*. 117/118: 35-47.
- Amundsen P. A., Gabler H. M. y Stanldvik F. J. 1996. A new approach to graphical analysis strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. *Journal of fish biology*. 48: 607-614.
- Barrienteos C. A., González M. T. y Moreno C. A. 2006. Geographical differences in the feeding patterns of red rockfish (*Sebastes capensis*) along South American coasts. *Fisheries Bulletin*. 104: 489-497.
- Battaglia P., Ammendolia G., Esposito V., Romeo T. y Andaloro F. 2018. Few but relatively large prey: Trophic ecology of *Chauliodus sloani* (Pisces: Stomiidae) in deep waters of the Central Mediterranean Sea. *Journal of Ichthyology*. 58(1): 8-16.
- Beckmann A. T., Gunderson D. R., Miller B. S., Buckley R. M. y Goetz B. 1998. Reproductive biology, growth, and natural mortality of Puget Sound rockfish, *Sebastes emphaeus* (Starks, 1911). *Fishery Bulletin*. 96: 352-356.
- Bjorkstedt E. P., Rosenfeld L. K., Grantham B. A., Shkedy Y. y Roughgarden J. 2002. Distributions of larval rockfishes *Sebastes* spp. across nearshore fronts in a coastal upwelling region. *Marine Ecology Progress Series*. 242: 215-228.
- Boehlert G. W. y Yaklavich M. M. 1984. Reproduction, embryonic energetics, and the maternal fetal relationship in the viviparous genus *Sebastes* (Pisces: Scorpaenidae). *Biological Bulletin*. 167(2): 354-370.
- Bohelert G. W., Kusakari M, Shimizu M. y Yamada J. 1986. Energetics during embrionic development in kurosoi, *Sebastes schlegeli*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 101: 239-256.
- Bookstein F. L. 1982. Foundation of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 451-470.
- Borcard D., Gillet F. y Legendre P. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer

Science+Business Media. New York. 306 p.

- Bovcon N. D. y Cochia P. D. 2007. Guía para el reconocimiento de peces capturados por buques pesqueros monitoreados con observadores a bordo. Special Publication, Chubut Fishery Administration. <http://www.chubut.gov.ar/pesca/imagenes/reconocimiento.pdf>.
- Brodsky S. R. y Cousseau M. B. 1979. El ciclo reproductivo de la anchoíta de la plataforma bonaerense (Pisces, Fam. Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Acta Zoologica Lilloana. 35 (2): 517-546.
- Broudeur R. D. 2001. Habitat-specific distribution of Pacific ocean perch (*Sebastes alutus*) in Pribilof Canyon, Bering Sea. Continental Shelf Research. 21: 207-224.
- Broudeur R. D. y Pearcy W. G. 1984. Food habits and dietary overlap of some shelf rockfishes (Genus *Sebastes*) from the northeastern Pacific Ocean. Fishery Bulletin. 82(2): 269-293.
- Bruin J. P. d., Gosden R. G., Finch C. E. y Leaman B. M. 2004. Ovarian aging in two species of long-lived rockfish, *Sebastes aleutianus* and *S. alutus*. Biology of Reproduction. 71: 1036-1042.
- Campana S. E., Valentin A. , Sévigny J. M. y Power D. 2007. Tracking seasonal migrations of redfish (*Sebastes* spp.) in and around the Gulf St. Lawrence using otolith elemental fingerprints. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 64: 6-18.
- Cornejo A. 2000. Análisis histológico en gónadas de *Odontesthes smitti* (Pisces: Atherinidae) en la Ria de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). Boletín del Laboratorio de Hidrobiología. 13: 33-41.
- Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. 54: 726–738 .
- Cousseau M. B., Díaz de Astarloa J. M., Ehrlich M. D., Fabré N. N. y Figueroa D. E. 2010. Ictiología: aspectos fundamentales; la vida de los peces sudamericanos. 1a ed. EUDEM. Mar del Plata. 670 p.
- Dell` Arciprete P, Christansen H. E y Diaz de Astarloa J. M. 1987. Observaciones sobre el ciclo reproductivo del Mero, *Acanthistius brasiliensis* (Serranide, Pisces). Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero. 7: 67 – 84.

- Drinkwater, K., Lochman, S., Taggart, C., Thompson, K. y Frank, K. 2000. Entrainment of redfish (*Sebastes* spp.) larvae off the Scotian Shelf. ICES Journal of Marine Science. 57: 372-382.
- Dygert, P. H. y Gunderson, D. R. 1991. Energy utilization by embryos during gestation in viviparous copper rockfish, *Sebastes caurinus*. Environmental Biology of Fishes. 30: 165-171.
- Eldridge M. B., Whipple J. A., Bowers M. J., Jarvis B. M. y Gold J. 1991. Reproductive performance of yellowtail rockfish, *Sebastes flavidus*. Environmental Biology of Fishes. 30: 91-102.
- Escobedo Portillo M. T. y Salas Plata Mendoza J.A. 2008. P. CH. Mahalanobis y las aplicaciones de sus distancia estadística. CULCyT / Estadística. Año 5. 27: 13-20.
- Figueroa D. E., Macchi G. y Haimovici M. 2010. News about the reproductive ecology of the southern conger eel *Conger orbignianus*. Journal of the Marine Biological Association of th United Kingdom. 90 (3): 461-465.
- Gabe M. 1968. Techniques histologiques. Masson et Cie, Éditeurs. 1113 pp.
- Galván D. E. 2008. Ensamblajes de peces en los arrecifes norpatagónicos: diversidad, abundancia y relaciones tróficas y con el hábitat. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 147pp.
- Galván D. E., Venerus L. A. y Irigoyen A. J. 2009. The reef-fish fauna of the Northern Patagonian gulfs of Argentina, Southwestern Atlantic. The Open Fish Science Journal. 2: 90–98.
- González C., Bruno I. y Paz X. 2000. Food and feeding of deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the north Atlantic. NAFO Scientific Council Studies. 33: 89-101.
- Gorini F. y Jaureguizar A. 2008. Asociaciones ícticas en la plataforma austral argentina y su relación con los factores ambientales. INIDEP. Informe Técnico N.º 12. 21pp.
- Gosztanyi A. E. 1981. Resultados de las investigaciones ictiológicas de la campaña I de B/ I "Shinkai Maru" en el mar Argentino (10.04-09.05.1978). Contribución Instituto Nacional de Investestigación y Desarrollo Pesquero. 383: 254-266.
- Guido P., Omori M., Katayama S. y Kimura K. 2004. Classification of juvenile rockfish, *Sebastes inermis*, to *Zostera* and *Sargassum* beds, using the macrostructure

- and chemistry of otoliths. *Marine Biology*. 145: 1243-1255.
- Gunderson D. R, Callahan P. y Goiney B. 1980. Maturation and fecundity of four species of *Sebastes*. *Marine Fisheries Review*. 42 (3-4): 74-79.
- Hallacher L. E. y Roberts D. A. 1985. Differential utilization of space and food by the inshore rockfishes (Scorpaenidae: *Sebastes*) of Carmel Bay, California. *Environmental Biology of Fishes*. 12(2): 91-110.
- Hansson S. 1998. Methods of studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 55: 2706–2707.
- Helfman G. F., Collette B. B., Facey D. E. y Bowen B. W. 2009. *The diversity of fishes: biology, evolution and ecology*. 2d ed. Wiley-Blackwell. 736 pp.
- Honda H. y Kan-no M. 1997. Size selective feeding and its limitations for the black rockfish, *Sebastes inermis*, in a demersal fish assemblage of Onagawa Bay, northeastern Japan. *Environmental Biology of Fishes*. 50: 183-193.
- Hurlbert S. H. 1978. The measurements of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 59 (1): 67-77.
- Hyde J. R. y Vetter R. D. 2007. The origin, evolution and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 44: 790-811.
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application . *Journal of fish biology*. 17: 411-429.
- Imamura H. 2004. Phylogenetic relationships and new classification of the superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes). *Species Diversity*. 9: 1-36.
- Jenyns, L. 1842. Fish. In *The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R.N., during the years 1832-1836*. (Darwin, C., ed.), pp. 1-32 (Jan. 1840); 1833-1864 (Jun. 1840); 1865-1896 (Apr. 1841); 1897-1172 (Apr. 1842). Smith, Elder y Co., London.
- Kai Y. y Nakabo T. 2002. Morphological differences among three color morphotypes of *Sebastes inermis* (Scorpaenidae). *Ichthyological Research*. 49: 260-266.
- Kai Y., Nakayama K. y Nakabo T. 2003. Molecular phylogenetic perspective on speciation in the genus *Sebastes* (Scorpaenidae) from the Northwest Pacific and the position of *Sebastes* within the subfamily Sebastinae. *Ichthyological Research*. 50: 239-244.
- Kendall D. G. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*. 9: 428-30.

- Kendall A. W. J. 1991. Systematics and identification of larvae and juveniles of the genus *Sebastes*. *Environmental Biology of Fishes*. 30: 173-190.
- Kendall A. W. J. 2000. An historical review of *Sebastes* taxonomy and systematics. *Marine Fisheries Review*. 62: 1-22.
- Klingenberg C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11: 353-357.
- Kolpakov N. V. 2006. On the biology of rockfishes *Sebastes minor* and *S. taczanowskii* (Sebastidae) from the Coastal Waters of Northern Primorye. *Journal of Ichthyology*. 46: 311-321.
- Kusakari M. 1991. Mariculture of kurosoi, *Sebastes schlegeli*. *Environmental Biology of Fishes*. 30: 245-251.
- Lagler K. F., Bardach J. E., Miller R. R. y Passino D. R. M. 1984. *Ictiología*. A.G.T. Editors, S. A. México, D. F. 490 pp.
- Landaeta M. F. y Castro L. R. 2006. Larval distribution and growth of the rockfish, *Sebastes capensis* (Sebastidae, Pisces), in the fjords of southern Chile. *ICES Journal of Marine Science*. 63: 714-724.
- Leal E., Canales T. M., Aranís A. y González M. 2011. Actividad reproductiva y longitud de madurez de la sardina austral *Sprattus fuegensis* en el mar interior de Chiloé, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 46 (1): 43-51.
- Legendre P. y Legendre L. 2012. *Numerical Ecology*. 3th ed. *Developments in Environmental Modeling*. 24. Elsevier. 990 pp.
- Lenarz W. H. y Wyllie Echeverría T. 1991. Sexual dimorphism in *Sebastes*. *Environmental Biology of Fishes*. 30: 71-80.
- Li Z., Gray A. K., Love M. S., Asahida T. y Gharrett A. J. 2006. Phylogeny of members of rockfish (*Sebastes*) subgenus *Pteropodus* and their relatives. *Canadian Journal of Zoology*. 84: 527-536.
- Lopes P. R. y da Silva G. R. 2002. Nota prévia sobre a ordem Scorpaeniformes (Actinopterygii: Teleostei) na coleção do Laboratório de Ictiologia (Departamento de Ciências Biológicas) da Universidade Estadual de Feira de Santana (Bahia). *Sitientibus série Ciências Biológicas*. 2 (1-2): 107-110.
- López H. L., García M. L. y San Román N. A. 1996. Lista comentada de la íctiofauna del Canal de Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. Ushuaia: Centro Austral de

Investigaciones Científicas. 81 pp.

- Lowerre-Barbieri S. K. y Barbieri L. R. 1993. A new method of oocyte separation and preservation for fish reproduction studies. *Fishery Bulletin*. 91 (1): 165-170.
- Macchi G. J. 1993. Estimación de la fecundidad parcial del corno (*Odentesthes smitti*) mediante los métodos gravimétrico y estereométrico. *Revista de Biología Marina*. 28 (2): 349-357.
- MacGregor J. S. 1970. Fecundity, multiple spawning, and description of the gonads in *Sebastes*. *Special Scientific Report-Fisheries*. 596: 1-12.
- McDonald J. H. 2008. *Handbook of biological statistics*. Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland. 287pp.
- McMillan D. B. 2007. *Fish Histology: Female reproductive systems*. Springer ed. 598 pp.
- Mangel M., H. K. Kindsvater y M. B. Bonsall. 2007. Evolutionary analysis of life span, competition, and adaptive radiation motivated by pacific rockfishes (*Sebastes*). *Evolution*. 61(5): 1208-1224.
- Marcinkevicius M., Parra G. y Fiedorowicz Kowal M. 2012. Dieta de *Bovichthus argentinus* (Perciformes, Bovichtidae) en el área central del Golfo San Jorge. VIII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Comodoro Rivadavia, Resúmenes Pág. 77.
- Menni R. C. y Gosztanyi A. E. 1982. Benthic and Semidemersal Fish Associations in the Argentine Sea. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 17: 1-29.
- Menni R. C. y López H. L. 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis*, Sección A. 42: 71-85.
- Menni R. C., Ringuelet R. A. y Aramburu R. H. 1984. *Peces Marinos de la Argentina y Uruguay*. Editorial Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires. 359pp.
- Milton S. L., Morris P., McCrae M. y Collins R. 1990. Life history aspects of 19 rockfish species (Scorpaenidae: *Sebastes*) from the Southern California Bight. NOAA Technical Report NMFS 87. 38pp.
- Mori H., Nakagawa M., Soyano K. y Koya Y. 2003. Annual reproductive cycle of black rockfish *Sebastes schlegeli* in captivity. *Fisheries Science*. 69: 910-923.
- Moser G. H. 1967. Reproduction and development of *Sebastes paucispinis* and comparison with other rockfishes off southern California. *Copeia*. 4: 773-797.
- Murie D. J. 1995. Comparative feeding ecology of two sympatric rockfish congeners, *Sebastes caurinus* (cooper rockfish) and *S. maliger* (quillback rockfish). *Marine*

- Biology. 124: 341-353.
- Nagasawa T. y Domon K. 1997. The early life history of kurosoi, *Sebastes schlegeli* (Scorpaenidae), in the Sea of Japan. Ichthyological Research. 44: 237-248.
- Nagasawa T., Yamashita Y. y Yamada H. 2000. Early life history of merabu, *Sebastes inermis* (Scorpaenidae), in Sendei Bay, Japan. Ichthyological Research. 47: 231-241.
- Nakagawa M. y Hirose K. 2004. Individually specific seasonal cycles of embryonic development in cultured broodstock females of the black rockfish, *Sebastes schlegeli*. Aquaculture. 233: 549-559.
- Nelson J. S., Grande C. T. y Wilson M. V. H. 2016. Fishes of the World. 5th ed. Hoboken, New Jersey, USA: John Wiley y Sons. 707 pp.
- Nelson P. A. 2001. Behavioral ecology of young-of-the-year kelp rockfish, *Sebastes atrovirens* Jordan and Gilbert (Pisces: Scorpaenidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 256: 33-50.
- Novakowski G. C., Hahn N. S. y Fugii R. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. Neotropical Ichthyology. 6(4): 567-576.
- Nuñez J. J., González M. T. y Pérez-Losada M. 2010. Testing species boundaries between Atlantic and Pacific lineages of the Patagonian rockfish *Sebastes oculatus* (Teleostei: Scorpaenidae) through mitochondrial DNA sequences. Revista de Biología Marina y Oceanografía. 45 (51): 565-573.
- Ojeda F. P. y Fariña J.M. 1996. Temporal variation in the abundance, activity, and trophic patterns of the rockfish, *Sebastes capensis*, off central Chilean coast. *Revista Chilena de Historia Natural*. 69: 205-211.
- Pastén G. P., Katayama S. y Omori M. 2003. Timing of parturition, planktonic duration, and settlement patterns of the black rockfish, *Sebastes inermis*. Environmental Biology of Fishes. 68: 229-239.
- Pavlov D. A. y Emel'yanova N. G. 2013. Transition to viviparity in the order Scorpaeniformes: Brief review. Journal of Ichthyology. 53 (1): 52-69.
- Pedersen S. A. y Riget F. 1993. Feeding habits of redfish (*Sebastes* spp.) and Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in West Greenland waters. ICES Journal of Marine Science. 50: 445-459.
- Pérez-Rodríguez A., Koen-Alonso M, González-Iglesias C. y Saborido-Rey F. 2011.

- Analysis of common trends in the feeding habits of main demersal fish species on the Flemish Cap. NAFO SCR Doc 11/77. Serial No N6009. 30pp.
- Plaza G., Katayama S. y Omori M. 2001. Otolith microstructure of the black rockfish, *Sebastes inermis*. Marine Biology. 139: 797-805.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rasband W.S. 2016. ImageJ 1.5i. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. <https://imagej.nih.gov/ij/>.
- Renaud C. B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 5. Rome, FAO. 109 pp.
- Rocha-Olivares A., Rosenblatt R. H. y Vetter R. D. 1999a. Cryptic species of rockfishes (*Sebastes*: Scorpaenidae) in the Southern Hemisphere inferred from mitochondrial lineages. The American Genetic Association. 90: 404-411.
- Rocha-Olivares A., Rosenblatt R. H. y Vetter R. D. 1999b. Molecular evolution, systematics, and zoogeography of the rockfish subgenus *Sebastomus* (*Sebastes*, Scorpaenidae) based on Mitochondrial cytochrome b and control region sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution. 11 (3): 441-458.
- Rohlf F. J. y Marcus L. F. 1993. A revolution in morphometrics. Trends in Ecology and Evolution 8(4):129-32.
- Rohlf F. J. 2005. tpsDig, version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Saborido Rey J. F. 1994. El género *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) en el Atlántico norte: Identificación de especies y poblaciones mediante métodos morfométricos; crecimiento y reproducción de las poblaciones en Flemish Cap. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Biología. Madrid. 277 pp.
- Saborido-Rey J. F., Dominguez-Petit R., Garabana D. y Sigurosson P. 2015. Fecundity of *Sebastes mentella* and *Sebastes norvegicus* in the Irminger Sea and Icelandic waters. Ciencias Marinas. 4(12): 107-124.
- Sánchez R. P. y Acha E. M. 1988. Development and occurrence of embryos, larvae and

- juveniles of *Sebastes oculatus* with reference to two Southwest Atlantic Scorpaenids: *Helicolenus dactylopterus lahillei* and *Pontinus rathbuni*. *Meeresforsch.* 32: 107-133.
- Sánchez R. P., Ciechowski de J. D. y Acha E. M. 1986, Estudios sobre la reproducción y fecundidad de la Pololac (*Micromesistius australis* Norman, 1937) en el mar Aregnitno. *Revista de Invesatigacion y Desarrollo Pesquero.* 6: 21-43.
- Sánchez F. y Prenski L. B. 1996. Ecología trófica de peces demersales en el Golfo San Jorge. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10:57-71.
- Sang-Min L., Un-Gi H. y Sung H. C. 2000. Effects of feeding frequency and dietary moisture content on growth, body composition and gastric evacuation of juvenile Korean rockfish. *Aquaculture.* 187: 399-409.
- Santos R. N., Andrade C. C., Santos A. F. G. N., Santos L. N. y Araújo F. G. 2005. Hystological analysis of ovarian development of hte characiform *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) in brazilian reservoir. *Brazilian Journal of Biology.* 65(1): 169-177.
- Shinomiya A. y Ezaki O. 1991. Mating habits of the rockfish *Sebastes inermis*. *Environmental biology of fishes.* 30: 15-22,
- Skov P. V., Steffensen J. F., Sørensen T. F. y Qvortrup K. 2010. Embryonic sckling and maternal specializations in the live-bearing teleost *Zoarcetes viviparus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 395: 120-127.
- Smith W. L. y Wheeler W. C. 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 32: 627-646.
- Sogar S. M., Horvath E. G., Anderson E. C., Fisher R., Berkeley S. A. y Garza J. C. 2008. Multiple paternity in viviparous kelp rockfish, *Sebastes atrovirens*. *Environmental Biology of Fishes.* 81: 7-13.
- Sokal R. y Rohlf J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.* 3ra ed. W. H. Freeman and Company. 887pp.
- Stransky C. 2004. Stock separation and growth of redfish (genus *Sebastes*) in the North Atlántic by means of shape and elemental analysis of otoliths. In *Fachbereiches Biologie.* Hamburgo: Universität Hamburg. 132 pp.
- Stransky C., Gudmundsdóttir S., Sigurdsson T., Lemvig S., Nedreaas K. y Saborido-Rey F.

- 2005a. Age determination and growth of Atlantic redfish (*Sebastes marinus* and *S. mentella*): bias and precision of age readers and otolith preparation methods. ICES Journal of Marine Science. 62: 655-670.
- Stransky C., Kanisch G., Krüger A. y Purkl S. 2005b. Radiometric age validation of golden redfish (*Sebastes marinus*) and deep-sea redfish (*S. mentella*) in the Northeast Atlantic. Fisheries Research. 74: 186-197.
- Takahashi H, Takano K y Takemura A. 1991. Reproductive cycles of *Sebastes taczanowskii*, compared with those of other rockfishes of the genus *Sebastes*. Environmental Biology of Fishes. 30: 23-29.
- Takemura A, Takano K. y Takahashi H. 1987. Reproductive cycle of a viviparous fish, the White-edged Rockfish, *Sebastes tackzanowskii*. Bulletin of the Faculty of Fisheries. 38(2): 111-125.
- Toro I. M. V., Manriquez S. G. y Suazo G. I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. International Journal of Morphology. 28(4):977-990.
- Tsang W. N, Chaillé P. M y Collins P. M. 2007. Growth and reproductive performance in cultured nearshore rockfish (*Sebastes* spp.). Aquaculture. 266: 236-2345.
- Uribe M. C., Grier H. J. y Mejía-Roa V. 2014. Comparative testicular structure and spermatogenesis in bony fishes. Spermatogenesis. 4:3.
- Valentin A., Sévigny J.-M. y Chanut J.-P. 2002. Geometric morphometrics reveals body differences between sympatric redfish *Sebastes mentella*, *Sebastes fasciatus* and their hybrids in the Gulf of St Lawrence. Journal of fish biology. 60: 857-875.
- Venerus L. A., Ciancio J. E., Riva-Rossi C., Gilbert-Horvath E. A., Gosztonyi A. E. y Garza J. C. 2013. Genetic structure and different color morphotypes suggest the occurrence and bathymetric segregation of two incipient species of *Sebastes* off Argentina. Naturwissenschaften. 100 (7): 645-658.
- Villanueva Gomila G. L., Macchi G. J., Ehrlich M. D., Irigoyen A. L. y Venerus L. A. 2015. The reproductive biology of *Pinguipes brasilianus* Cuvier, 1829 (Osteichthyes: Pinguipidae) in temperate rocky reef of Argentina. Neotropical Ichthyology. 13(4): 733-744.
- Vizziano D. Fostier A, Loir M y Le Gac F. 2008. Testis development, its hormonal

- regulation and spermiation induction in teleost fish. In: Fish spermatology. Hadi Alavi S. M. eds. Alpha Science International Ltd. 465 pp.
- Vladykov V. D., Renaud C. B. y Laframboise S. 1985. Breeding tubercles in three species of *Gadus* (Cods). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 42: 608-615.
- Wiley M. L. y Collette B. B. 1970. Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence, structure, and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 143(3): 145-216.
- Wyllie Echeverria T. 1986. Sexual dimorphism in four species of rockfish genus *Sebastes* (Scorpaenidae). *Environmental Biology of Fishes*. 15 (3): 181-190.
- Wyllie Echeverria T. 1987. Thirty-four species of California rockfishes: Maturity and seasonality of reproduction. *Fishery Bulletin*. 85 (2): 229-250.
- Witthames P. R., Thorsen A., Murua H., Saborido-Rey F., Greenwood L. N., Dominguez R., Korta M. y Kjesbu O. S. 2009. Advance in methods for determining fecundity: application of the new methods to some marine fishes. *Fishery Bulletin*. 107: 148-164.
- Wourms J. P. 1991. Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity. *Environmental Biology of Fishes*. 30: 111-126.
- Yagishita N, Kai Y., Yamasaki A. y Nakabo T. 2007. Sexual dimorphism in *Sebastes owstoni* (Scorpaenidae) from the Sea of Japan. *Ichthyological Research*. 54: 198-206.
- Yao Z. y Crim L. W. 1995. Spawning of ocean pout (*Macrozoarces americanus* L.): evidence in favour of internal fertilization of eggs. *Aquaculture*. 130: 361-372.
- Zelditch M. L., Swiderski D. L, Sheets H. D. y Fink W. L. 2004. Geometric mophometric for biologist: a primer. Elsevier Academic Press, USA. 443 pp.