



Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata

**Ecología reproductiva de tres batoideos (Chondrichthyes):  
*Atlantoraja castelnaui* (Rajidae), *Rioraja agassizi* (Rajidae) y  
*Zapteryx brevirostris* (Rhinobatidae). Implicancias de distintas  
estrategias adaptativas en un escenario de explotación  
comercial intensiva.**

**Lic. Jorge Colonello**

**Director: Dra. Mirta L. García**

**Co-Director: Dr. Carlos A. Lasta**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Ciencias Naturales.

**2009**



## ***AGRADECIMIENTOS***

Difícilmente podría decir algo de la ecología reproductiva de condrictios sin la ayuda, apoyo, formación, compañerismo y consejos recibidos a lo largo de estos años de una gran cantidad de colegas y amigos.

En primer lugar, quiero expresar mi profundo agradecimiento a mis directores Mirta García y Carlos Lasta por la paciencia, confianza, dedicación y formación durante estos años. Ellos supieron conjugar sus conocimientos para brindarme una visión completa y multidisciplinaria.

Agradezco al Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituciones sin las cuales este trabajo no podría haberse realizado.

A Ernesto Christiansen, por ayudarme en la interpretación del material histológico y en muchos otros aspectos referentes a mi formación profesional. Sus inagotables conocimientos y fascinación por la naturaleza, enriquecen día a día mi formación y me acompañan en la carrera de aprendiz de científico.

Roberto Menni aportó consejos e ideas en los inicios de este camino. Su participación en la orientación y elaboración de mi trabajo fue muy importante.

Berta Cousseau y Daniel Figueroa han contribuido notablemente a mi formación, desde la cursada de Ictiología hasta las charlas y correcciones de manuscritos.

A Claudia Carozza por darme la oportunidad de ingresar al INIDEP y llevar a cabo mi trabajo en el marco del Programa Costero. A Gustavo Macchi y a la gente de Histología por permitirme entrar al Laboratorio, procesar y analizar todas mis muestras.

A Ana Massa por apoyarme y darme la confianza para trabajar en este y muchos otros temas; el análisis de las distintas problemáticas asociadas a los condrictios propició y acrecentó mi formación. Natalia Hozbor fue participe directo de este trabajo, con ella compartimos muchísimas horas de trabajo, campañas, y millones de litros de mates.

A los integrantes de la “Mesa de los galanes” Mariano, Gustavo, Juan, Andres J. y Andrés M., por aguantarme a diario, brindarme su amistad y acompañarme en momentos buenos y malos. A mis amigos y colegas, Federico y Santiago, quienes contribuyeron a este trabajo con discusiones, charlas y muestreos.

A los compañeros del INIDEP, especialmente al Programa Costero y Condrictios, con quienes comparto muchas horas de trabajo y alegría, gracias a todos. A los investigadores, técnicos y administrativos del INIDEP, quienes directa o indirectamente participaron aportando muestras, comentarios, ideas o agilizando alguno de mis trámites. Un agradecimiento especial a las “Bibliotecarias Inidepianas”. Ellas consiguieron todos mis pedidos y siempre respondieron con una sonrisa, aún cuando los pedidos excedían sus limitaciones técnicas.

A mis padres, por darme la posibilidad de estudiar y enseñarme del esfuerzo y sacrificio por los valores e ideales. A mis hermanos Fabi y Chachi. A las familias Wilches y Perez por darme apoyo y cariño.

A mi mujer, compañera y amiga, quien me acompañó y aconsejó a lo largo de toda mi carrera, siempre con alegría y aportando una palabra de aliento, aún en sus momentos más difíciles. Su contribución no se traduce en una cita, un gráfico o una idea, pero definitivamente esta tesis no se podría haber realizado sin su ayuda. Muchas gracias Cabeza!!

## **RESUMEN**

En este trabajo se analiza la ecología reproductiva de los condriictios *Atlantoraja castelnaui* (raya a lunares), *Rioraja agassizi* (raya lisa) y *Zapteryx brevirostris* (guitarra chica) en el Distrito Biogeográfico Bonaerense. Las dos primeras son especies ovíparas que alcanzan 1368 mm y 768 mm de longitud total máxima (LTM), respectivamente, mientras que la tercera es una especie vivípara lecitotrófica de 720 de LTM.

El material examinado provino de la compra de ejemplares en el desembarque del Puerto de Mar del Plata y de campañas de investigación realizadas por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Se desarrollaron dos líneas de trabajo para analizar la ecología reproductiva y validar los estadios reproductivos de estas especies, una basada en análisis macroscópico de órganos reproductivos y otra basada en el estudio histológico de los órganos reproductivos. Se elaboró una escala de madurez sexual, confeccionada a partir de caracteres macroscópicos de fácil y rápida identificación, los cuales están validados a partir de técnicas histológicas. La escala considera 5 estadios en hembras vivíparas, 4 estadios en ovíparas y 3 estadios en machos independientemente del modo reproductivo.

El carácter dimórfico de las relaciones Largo Total - Peso Total y Peso Total – Peso de Hígado en *A. castelnaui* y *R. agassizi* es consistente con los mayores costos energéticos que implica la reproducción en las hembras. En *A. castelnaui* se estimó que la longitud a la cual el 50% de los individuos alcanzan la madurez sexual es 980 mm LT en machos y 1089 mm en hembras; la LT50 estimada para *A. castelnaui* en conjunto es 1038 mm LT (78,4% de la LTM). En *R. agassizi* la LT50 de los machos es 479 mm LT y la de hembras es 547 mm; la LT50 de *R. agassizi* en conjunto es 496 mm LT (74% de la LTM). El dimorfismo sexual observado en la LTM y LT50 es variable entre las especies ovíparas, observándose que las hembras maduran a una LT mayor, menor o igual que los machos. El desarrollo secuencial de folículos ováricos en estas especies determina que el tamaño corporal no es un factor limitante de la fecundidad en las especies ovíparas. La LT media de madurez sexual en *Z. brevirostris* es 499 mm en machos y 505 mm en hembras; la LT50 para la especie es 502 mm (74% de la LTM). La falta de correlación entre la LT con el número y tamaño de los embriones, podría ser una explicación de la ausencia de dimorfismo sexual en la LT máxima y LT50. La mayor LTM y LT50 estimadas para *R. agassizi* y *Z. brevirostris* respecto del Distrito

Sudbrasileño, apoyan la hipótesis del incremento en los parámetros de historia de vida con la latitud. En hembras las diferencias pueden ser resultado de ventajas selectivas de otros rasgos con valor adaptativo, como por ejemplo el incremento en el tamaño de las cápsulas coriáceas ó embriones; este sería el caso de *R. agassizi* y *Z. brevirostris*, donde las diferencias en LTM y LT50 se correlacionaron con el aumento en el tamaño de las cápsulas y de los embriones, respectivamente. Las variaciones en los parámetros de historia de vida no siempre están asociadas únicamente con la latitud. La combinación de factores físicos y ambientales locales, también puede tener un fuerte efecto sobre los parámetros biológicos y la estrategia reproductiva.

Las especies ovíparas exhiben, dentro de una misma estrategia reproductiva, un amplio rango de adaptaciones morfológicas y fisiológicas asociadas con los ciclos reproductivos. Las rayas *A. castelnaui* y *R. agassizi* presentan un ciclo reproductivo anual, con picos de actividad reproductiva como parte integral de un ciclo continuo. Esta conclusión se sustenta en la variación estacional de los ovarios, de las glándulas oviducuales y la presencia de hembras con cápsulas en úteros a lo largo del año. Las hembras de *A. castelnaui* y *R. agassizi* almacenan esperma en las glándulas oviducuales, pero a diferencia de lo observado en otras rayas, en la región anterior del lóbulo seroso. Por otro lado, las características observadas en el epitelio uterino de hembras gestantes y no gestantes de *A. castelnaui* y *R. agassizi* sugieren que el útero está morfológicamente especializado para diversas funciones relacionadas con la homeostasis, el transporte y ulterior liberación de los cápsulas coriáceas. Los machos de *A. castelnaui* y *R. agassizi* también tienen la capacidad de reproducirse a lo largo del año. Esta conclusión se basa en el análisis de la variación estacional del peso de los testículos, la proporción de cistos maduros y la presencia de esperma en los ductos deferentes.

En hembras adultas de *Z. brevirostris* se distinguen 4 estadios reproductivos: a) no gestantes con folículos ováricos pequeños, b) no gestantes con folículos grandes, c) gestantes pero sin distinguirse embriones a simple vista (etapa de letargo) y d) gestantes con embriones visibles a simple vista. El ciclo reproductivo de las hembras es de tres años, con dos años de desarrollo ovárico (estadios a y b) y uno de gestación (estadios c y d). La ovulación, el nacimiento de los embriones y el apareamiento tienen lugar en los meses invernales. En machos se distinguen tres patrones asociados a la actividad reproductiva: en primavera los testículos se conforman en su mayoría por cistos inmaduros y en el complejo ductal no contiene esperma; en verano y otoño se

incrementa considerablemente la proporción de cistos maduros y se observa escasa cantidad de espermatozoides en el complejo ductal; en los meses invernales los cistos son todos inmaduros, pero el lumen de los túbulos colectores y del complejo ductal se presenta lleno de esperma en diferentes estados de agregación. La condición de invierno demuestra la capacidad de almacenamiento de esperma en machos. Los mayores valores del peso de hígado en los meses de verano e invierno sugieren que los picos de almacenamiento de energía tienen lugar previo a la producción de gametas y de la temporada de apareamiento.

De acuerdo con la hipótesis de la LTM y la proporción  $LT50 / LTM$  como indicadores de vulnerabilidad frente a la explotación, *A. castelnaui* sería la especie analizada más vulnerable, le seguiría en importancia *R. agassizi* y por último *Z. brevirostris*; sin embargo, los costos energéticos asociados a cada modo reproductivo determinan el patrón inverso. Por otra parte las tres especies son impactadas por la presión pesquera, pero solo las rayas son desembarcadas. Esto sugiere que deben considerarse todos los aspectos biológicos y pesqueros para analizar el grado de vulnerabilidad de los condrictios. La vulnerabilidad de las especies analizadas y las tendencias decrecientes de las abundancias y rendimientos de los últimos años, denotan la necesidad de intensificar los estudios biológicos pesqueros que permitan evaluar la dinámica poblacional y elaborar medidas tendientes a la conservación de estas especies.

## ***ABSTRACT***

The reproductive ecology of the Chondrichthyans *Atlantoraja castelnaui* (spotback skate), *Rioraja agassizi* (rio skate) and *Zapteryx brevirostris* (lesser guitarfish) is analyzed in this study. The two first are oviparous species that attain 168 mm and 768 mm of maximum total length (MTL), respectively. The third is a viviparous lecithotrophic ray that grows to a MTL of 720 mm.

The examined material came from the purchase of samples in the Mar del Plata Port and from research cruises carried out by the National Institute of Fisheries Research and Development (INIDEP). Two work lines were developed to analyze the reproductive ecology and to validate the reproductive stages of these species, one based on macroscopic analysis of reproductive organs and another based on histological study of the reproductive organs. A maturity scale was developed, using macroscopic characters of fast and easy identification. The characters were validated with histological techniques. The scale considers 5 stages for viviparous females, 4 stages for oviparous females and 3 for males independently of reproductive mode.

The dimorphic character of the Total Length – Total Weight and Total Weight – Liver weight relationships, observed in *A. castelnaui* and *R. agassizi*, is consistent with the energetic costs of reproduction for females. In *A. castelnaui*, the length at which the 50% of the individuals attain the sexual maturity (TL50) was estimated at 980 mm TL for males and at 1089 mm TL for females; the TL50 for *A. castelnaui* was estimated at 1038 mm TL (78,4% of MTL). In *R. agassizi*, the TL50 was estimated at 479 mm TL for males and at 547 for females; the TL50 for this species was estimated at 496 mm TL (74% of the MTL). Sexual dimorphism in maximum size and size at maturity was observed, with females larger and maturing at a larger size than males. This dimorphism, common in viviparous Chondrichthyans, is quite variable in oviparous. Some females matured at a larger size, smaller size or at the same size males. The sequential development of ovarian follicles in these species determines that the corporal size is not a limiting factor of the fecundity in the oviparous species. The TL50 in *Z. brevirostris* was estimated at 499 mm TL for males and at 505 mm TL for females; the TL50 for this species was 502 mm TL (74% of the MTL). The lack of correlation between TL and the number and size of embryos, could be explains the absence of



sexual dimorphism in MTL and TL50. The MTL and TL50 estimated for *R. agassizi* and *Z. brevirostris* in the study area were higher than the estimations made in the Brazilian waters. These differences support the hypothesis of the increment in life history parameters related to latitude. In females, the differences could be results of selective advantages of others parameters with adaptative value, as the size of embryos or capsules. This is the case of *R. agassizi* and *Z. brevirostris* were the differences of MTL and TL50 are related with the increment in capsules and embryos size. A strong effect on the biological parameters and the reproductive strategy could be result by the combination of physical factors and local environmental.

The oviparous species shows, within a same reproductive strategy, a range of morphologic and physiological adaptations associated with the reproductive cycles. The skates *R. agassizi* and *A. castelnaui* shows an annual reproductive cycle, with a peak in reproductive activity. This conclusion is based on the seasonal variation of the ovaries, oviducal glands and the presence of egg-laying females throughout the year. Sperm storage was observed in oviducal glands of *A. castelnaui* and *R. agassizi*, but unlike other skates, it was observed in the serous lobule. The characteristics of the uterine epithelium of *R. agassizi* and *A. castelnaui*, suggest that the uterus is specialized to functions related with homeostasis, the transport and latter capsules liberation. *Atlantoraja castelnaui* and *R. agassizi* males are capable of reproduction throughout the year. This conclusion is based on the analysis of testicles, mature cyst proportion and the presence of sperm in deferent ducts.

Four stages are observed in mature females of *Z. brevirostris*: a) non pregnant with small ovarian follicles, b) non pregnant with big ovarian follicles, c) pregnant but no embryos distinguished and d) pregnant with embryos differentiated. The reproductive cycle of females takes three years, with two years of ovarian development (stages a and b) and one year of gestation (stages c and d). Ovulation, birth and mating take place during winter months. In males three patterns of reproductive activity are observed: in spring the testicles are conformed by immature cysts and the ducts are empty; in summer and fall, mature cysts are increased and the ducts contains are small quantities of sperm; in winter months, the cysts are mature and the ducts are full of sperm in different aggregations stages. The winter condition confirms the capacity of sperm storage in males. The highest values of liver weight observed during summer and winter months suggest that the peaks in energy storage take place before the mating season.

In agreement of the hypothesis of MTL and the proportion of TL50 / MTL as vulnerability against exploitation, *A. castelnaui* would be the analyzed specie most vulnerable, *R. agassizi* would follow in importance and finally *Z. brevirostris*; however, the energetic costs associated with the reproductive modes determines the inverse trend. On the other hand, the analyzed species are taken by the fishery, but only the skates are disembarked. These observations suggest that biological and fishery aspects must be consider to analyzing the vulnerability of Chondrichthyans. The vulnerability of analyzed species and the abundances trends, denote the necessity to intensify the studies that allow evaluate population dynamics for the conservation of these species.

# *Índice*

<b>Capítulo I.</b> Introducción	<b>1</b>
<b>Capítulo II.</b> Material y métodos	<b>19</b>
<b>Capítulo III.</b> Resultados. Escala de madurez sexual.	<b>30</b>
<b>Capítulo IV.</b> Resultados. Análisis histológico de órganos reproductivos.	<b>41</b>
<b>Capítulo V.</b> Resultados. Ecología reproductiva de <i>Atlantoraja castelnaui</i> .	<b>66</b>
<b>Capítulo VI.</b> Resultados. Ecología reproductiva de <i>Rioraja agassizi</i> .	<b>84</b>
<b>Capítulo VII.</b> Resultados. Ecología reproductiva de <i>Zapteryx brevirostris</i> .	<b>101</b>
<b>Capítulo VIII.</b> Discusión y conclusiones.	<b>123</b>
<b>Capítulo IX.</b> Referencias bibliográficas.	<b>151</b>

# **CAPITULO I.**

## **Introducción**

## **INTRODUCCIÓN**

Los condriictios (Clase: Chondrichthyes) son el grupo más antiguo de gnatostomados y probablemente el más exitoso en términos de histórica evolutiva (Compagno 1990). Se trata de un grupo monofilético originado entre el Silúrico tardío y el Devónico temprano, hace más de 400 millones de años (Compagno 1990, Grogan & Lund 2004). Los condriictios están integrados por los holocéfalos y los elasmobranquios, separados tempranamente en el Devónico-Carbonífero (Compagno 1990, Grogan & Lund 2004, Naylor *et al.* 2005).

Los holocéfalos incluyen a las quimeras, mientras que los elasmobranquios reúnen a los tiburones y a los batoideos (Compagno 1990). En este último grupo se encuentran las rayas (Anacanthobatidae, Arhynchobatidae y Rajidae), el grupo más diverso y representativo condriictios; el resto de los batoideos (*rays*) incluyen a los peces guitarra, chuchos, mariposas y torpedos (Ebert & Compagno 2007).

El número de especies de condriictios es pequeño en relación con los peces óseos, pero la radiación secuencial a lo largo de su historia evolutiva ha derivado en una mayor variedad de modos reproductivos (Wourms 1981, Compagno 1990). El éxito de los condriictios puede ser atribuido en parte, a las complejas adaptaciones reproductivas desarrolladas a lo largo de los 400 millones de años de evolución, que en muchos casos resultan más avanzadas que la de algunos tetrápodos superiores (Carrier *et al.* 2004, Luer *et al.* 2007). La fecundación interna es una característica de todos los condriictios, pero existen numerosas variantes en el modo de nutrición y desarrollo de los embriones (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Wourms & Lombardi 1992, Carrier *et al.* 2004, Musick & Ellis 2005, Hamlett *et al.* 2005b,c).

La reproducción de los condriictios es clasificada de acuerdo con: el tipo de parición y el modo en que la madre aporta nutrientes a los embriones (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Hamlett *et al.* 2005b). De acuerdo con el tipo de parición, los condriictios se clasifican en ovíparos y vivíparos.

En las especies ovíparas los ovocitos son fecundados, envueltos en cápsulas coriáceas y posteriormente liberados al fondo marino, donde transcurre el desarrollo embrionario. En las especies vivíparas los embriones son retenidos en los úteros durante todo el desarrollo hasta el nacimiento (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Carrier *et al.* 2004, Musick & Ellis 2005, Hamlett *et al.* 2005b).

Desde el punto de vista sistemático, morfológico y filogenético, el oviparismo era considerado la condición primitiva o ancestral de los condrictios (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Dulvy & Reynolds 1997, Reynolds *et al.* 2002), pero en una reciente revisión (Musick & Ellis 2005) se determinó que el viviparismo es el modo plesiomórfico. La transición entre el oviparismo y el viviparismo parecería ser unidireccional, dado que se han documentado pocas reversiones (Dulvy & Reynolds 1997, Reynolds *et al.* 2002).

Entre los elasmobranquios, el oviparismo está representado solo en cuatro Familias (Heterodontidae, Scyliorhinidae, Hemiscylliidae y Rajidae) (Compagno 1990, Musick & Ellis 2005, Luer *et al.* 2007). Este modo reproductivo puede ser dividido en externo y retenido. En el externo o simple los huevos liberados al medio, completan el desarrollo embrionario en el interior de las cápsulas a partir de las reservas vitelinas almacenadas en el ovocito. En el oviparismo retenido los huevos permanecen en los úteros hasta el momento de la liberación, cuando los embriones están casi completamente desarrollados (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993). La oviparidad múltiple es una variación de este modo reproductivo, caracterizada por la acumulación de varias cápsulas en cada útero (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Musick & Ellis 2005). Es probable que estas cápsulas derivaran en una única y simplificada membrana que recubre a todos los embriones, dando lugar a las formas primitivas del viviparismo (Compagno 1990, Wourms 1981, Wourms & Demski 1993, Musick & Ellis 2005).

Las especies vivíparas se clasifican en dos categorías, de acuerdo al grado y tipo de aportes nutricionales efectuados por la madre, las especies lecitotróficas y las matrotroficas (Compagno 1990, Hamlett *et al.* 2005b). En las primeras, el vitelo almacenado en los ovocitos aporta la totalidad de los requerimientos nutricionales del embrión (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Musick & Ellis 2005, Hamlett *et al.* 2005); es probable que en estas especies exista una pequeña incorporación de sustancias orgánicas del cuerpo materno para compensar la pérdida por combustión (Balinsky 1965). En las matrotroficas, parte del desarrollo embrionario es suplementado por aportes nutricionales a través de secreciones uterinas (histotroficas), ovocitos sin desarrollar (ootróficas), embriones con desarrollo detenido (adelfotróficas) o a través de la formación de una pseudo-placenta (placentotroficas) (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Demski 1993, Musick & Ellis 2005, Hamlett *et al.* 2005b,c). En las especies histotróficas, modificaciones de las células

epiteliales del útero materno producen una sustancia rica en proteínas denominadas histotrofo; este modo reproductivo es característico de Myliobatidae (Hamlett *et al.* 1985a, 1996). En la oofagia, después de alimentarse de las reservas del saco vitelino, los embriones ingieren ovocitos sin desarrollar, probablemente no fecundados; un embrión puede ingerir aproximadamente 17.000 ovocitos de 10 mm durante la gestación (Gilmore *et al.* 1983). Este modo reproductivo es característico de la familia Lamnidae y Pseudotriakidae (Yano 1993, Gordon 1993, Gilmore *et al.* 1993, 2005, Joung & Hsu 2005). La adelfofagia es una modificación de la oofagia, donde los embriones más desarrollados se alimentan de huevos no desarrollados y de embriones más pequeños. Esta modalidad se ha registrado en *Carcharias taurus* (Gilmore *et al.* 1993, 2005) y ocasionalmente en *Isurus oxyrinchus* (Joung & Hsu 2005). Por último, cinco familias de tiburones Carcharhiniformes (Compagno 1990), desarrollan una pseudoplacenta a partir de la unión entre el saco vitelino, ya vacío y sin reservas con las paredes uterinas, formando una clase de placenta; durante el período de pre-implantación los embriones se alimentan de vitelo y sustancias secretadas por la madre (histotrofia) (Hamlett *et al.* 1985a, 2002, 2005b). La magnitud del incremento de materia orgánica por parte de los embriones es dependiente de cada modo reproductivo (Babel 1967; Hamlett *et al.* 1985a, 2005b, Capapé 1993).

Es probable que las presiones de selección que actúan sobre la ecología reproductiva de estas especies sean muy distintas y determinen características de historia de vida radicalmente diferentes.

### **Historia de vida**

Entre las características que definen la historia de vida de las especies se incluyen, el tamaño al nacer, el patrón de crecimiento, la edad y tamaño de madurez, el número, tamaño y proporción sexual de la progenie, la inversión reproductiva, el crecimiento, mortalidad y duración del ciclo vital entre otros (Stearns 1992). Estas características son afectadas por variables ambientales como el riesgo de predación, la disponibilidad de alimento, la competencia y las condiciones del hábitat (Charnov 2001, García *et al.* 2008). La interacción de todas estas variables modelan la estructura de la población y determinan una serie de compensaciones (*trade-off*) entre reproducción actual y supervivencia, reproducción actual y futura, número y tamaño de los embriones (Stearns 1992, Harshman & Zera 2006).

Uno de los temas más discutidos sobre la evolución del viviparismo, es la relación entre los beneficios de la progenie y el incremento de los costos que esta modalidad representa para las madres (Crespi & Semeniuk 2004). Los beneficios más importantes de este modo reproductivo son la protección de los embriones frente a condiciones ambientales extremas y la disminución del riesgo de predación (Balon 1977, Wourms 1981, Wourms & Lombardi 1992, Kormanik 1993, Cox & Koob 1993). Estos beneficios requieren de un elevado costo de las hembras gestantes, entre los que podemos mencionar la restricción de calor y oxígeno por parte de los embriones (Crespi & Semeniuk 2004), el incremento del riesgo por prelación, debido a la menor capacidad de movilidad de la madre (Compagno 1990, Wourms & Lombardi 1992, Goodwing *et al.* 2002, Crespi & Semeniuk 2004), el incremento del período de tiempo entre nacimientos (Goodwing *et al.* 2002) y el desarrollo de complejas estructuras que proveen aportes nutricionales a la progenie durante la gestación (Wourms 1981, Compagno 1990, Wourms & Lombardi 1992, Hamlett *et al.* 1985a, 2005b,c). Estas condiciones podrían ser una limitante para el viviparismo (Wourms 1981, Wourms & Lombardi 1992, Goodwin *et al.* 2002, Crespi & Semeniuk 2004).

En los condrictios el desarrollo no involucra estadios larvales y las crías son completamente independientes al momento de nacer (Compagno 1990). Este tipo de crías implica una gran inversión parental, ya que una gran cantidad de energía debe ser destinada a la formación y mantenimiento de los embriones durante la gestación (Lombardi 1998). En las especies vivíparas los embriones tienen un bajo riesgo de predación durante su desarrollo y alcanzan un mayor grado de desarrollo e independencia de la madre al nacer. Estas características pueden representar ventajas competitivas respecto de otros organismos de la cadena trófica (Goodwing *et al.* 2002). En las especies ovíparas, el prolongado período de tiempo que deben permanecer los embriones en las cápsulas sin la protección de la hembra determina un alto riesgo de predación (~40%) (Cox & Koob 1993, Smith & Griffiths 1997, Cox *et al.* 1999, Lucifora & García 2004, Hoff 2009, Powter & Gladstone 2008). Sin embargo el oviparismo tiene otras ventajas que superan al viviparismo, como la mayor fecundidad con menor demanda energética (Klimley 1987, Lucifora & García 2004), que se maximizarían en ambientes de aguas profundas (García *et al.* 2008).

Entre los condrictios vivíparos es común que las hembras maduren a una longitud mayor que los machos (Cortés 2000), mientras que en ovíparos no se observa un patrón definido (Ebert 2005, Ebert *et al.* 2006, 2008b). En algunas especies de rayas ovíparas



las hembras pueden madurar a una longitud mayor que los machos (Quiroz *et al.* 2007, Oddone & Vooren 2005, Oddone *et al.* 2005, Coelho & Erzini 2006, Ebert *et al.* 2008b, 2008, Mabragaña 2007), igual que los machos (Walmsley-Hart *et al.* 1999, Mabragaña *et al.* 2002, Ruocco *et al.* 2006, Ebert 2005, Ebert *et al.* 2008b) e incluso menor que los machos (Braccini & Chiaramonte 2002, Mabragaña & Cousseau 2004, San Martín *et al.* 2005). Este tipo de dimorfismo sexual secundario está balanceado por los costos de retrasar la reproducción y los beneficios de incrementar la fecundidad (Stearns 1992). Los individuos más grandes generalmente producen progenies más grandes y de mejor calidad, disminuyendo los riesgos de predación (Stearns 1992). Esto sugiere que, si la fecundidad está correlacionada positivamente con el tamaño corporal, las hembras madurarán sexualmente a mayor tamaño que los machos. La selección de fecundidad es uno de los forzantes evolutivos más importantes actuando para incrementar el tamaño corporal de los organismos (Blanckenhorn 2000).

Además de las diferencias interespecíficas, en los condrictios de amplia distribución geográfica es factible encontrar diferencias intraespecíficas en los parámetros de historia de vida (e.g. talla de nacimiento, talla máxima, edad de madurez sexual, longevidad, fecundidad, talla de primera madurez sexual), asociadas a las condiciones ambientales presentes a diferentes latitudes (Menni 1985, Taniuchi *et al.* 1993, Carlson & Parsons 1997, Lucifora *et al.* 1998, Yamaguchi *et al.* 1998, 2000, Yamaguchi & Taniuchi, 2000, Lombardi-Carlson *et al.* 2003, Neer *et al.* 2005, Licandeo & Cerna 2007, Colonello *et al.* 2007, Flammang *et al.* 2008). Ejemplo de esto es el incremento de la talla máxima con el aumento de la latitud, denominado por James (1970) como Regla de Bergmann. Dicha regla es generalmente aplicada a animales homeotermos, pero recientemente también se ha aplicado a animales marinos poiquilotermos (Blackburn *et al.* 1999, Lombardi-Carlson *et al.* 2003). Entre las posibles causas que explicarían el mayor tamaño corporal en altas latitudes se consideran: la colonización ancestral y subsiguiente diversificación en diferentes poblaciones; el resultado de ventajas selectivas de otros rasgos con valor adaptativo a esas latitudes que están positivamente correlacionados con el tamaño corporal, ventajas selectivas que maximizarían la posibilidad de escapar de climas extremos presentes en altas latitudes, la baja competencia intraespecífica como resultado de las menores densidades presentes a altas latitudes, almacenamiento de mayor cantidad de energía, necesaria para las épocas de baja disponibilidad de recursos en altas latitudes (Blackburn *et al.* 1999).

El hábitat y el modo reproductivo son características de historia de vida vinculadas directamente con el riesgo de extinción. En las especies de aguas profundas los riesgos de extinción son más elevados que en las costeras, al igual que en las especies vivíparas matrotroficas respecto de las especies ovíparas (García *et al.* 2008).

El viviparismo es una modalidad ventajosa en sitios con elevada diversidad de especies y alta densidad de individuos, donde la reproducción está confinada a una época acotada (Wourms & Lombardi 1992). Entre los batoideos, el viviparismo es más común en zonas tropicales o subtropicales, donde las reservas de vitelo almacenadas en los ovocitos son energéticamente insuficientes (Dulvy & Reynolds 1997). La evolución del viviparismo ha facilitado la explotación de nichos pelágicos y los condriictios son un ejemplo de este cambio, desde especies bentónicas ovíparas a especies pelágicas vivíparas (Wourms & Lombardi 1992). El oviparismo tiene otras ventajas que probablemente expliquen porque las rayas, el grupo más diverso de peces cartilagosos, retienen este modo reproductivo (Klimley 1987, Lucifora & García 2004).

Un importante componente de la historia de vida de los condriictios son los sistemas de cópula, porque proveen un espacio importante para que actúen presiones de selección sexual. En varias especies de tiburones (Carrier *et al.* 1994, Pratt & Carrier 2001, Whitney *et al.* 2004) y batoideos (Chapman *et al.* 2003) se ha observado el acceso de varios machos a una misma hembra de manera simultánea (poliandria). Estas interacciones sugieren la existencia de competencia para la cópula (Carrier *et al.* 1994, Gordon 1993, Yano *et al.* 1999, Chapman *et al.* 2003, Pratt & Carrier 2001) y una activa competencia espermática posterior al apareamiento; las hembras pueden almacenar esperma en la glándula oviducal, por un prolongado período de tiempo entre la cópula y la fecundación (Prat 1979, 1993, Hamlett *et al.* 2002). El almacenamiento de esperma se ha comprobado en varias especies, pero la paternidad múltiple sólo ha sido demostrada en pocas especies de tiburones (Saville *et al.* 2002, Feldheim *et al.* 2001, 2002, Chapman *et al.* 2004, Daly-Engel 2006, 2007, Lage *et al.* 2008) y sólo en una especie de raya (Chevolot *et al.* 2007).

Es probable que el acceso de varios machos a una misma hembra, incremente la competencia y la inversión espermática (Parker 1990). La espermatogénesis es un proceso energéticamente costoso y puede limitar el éxito reproductivo de machos dada la imposibilidad de producir cantidades ilimitadas de esperma (Dewbury 1982, Wedell *et al.* 2002). El almacenamiento de esperma en hembras resulta una ventaja evolutiva en

especies nómades o con segregación sexual ya que estos comportamientos dificultan el encuentro entre los sexos (Pratt 1993).

La segregación por sexo y estadio de madurez es una característica general de de condrictios. Entre sus posibles causas se mencionan la preferencia (Springer 1967) y disponibilidad de alimento (Klimley 1987, Castro 1993), la reducción del riesgo por predación intraespecífica (Heupel & Simpfendorfer 2002, Heupel *et al.* 2007), la reducción del costo energético por apareamientos fuera de la época reproductiva (Sims *et al.* 2001, Klimley & Nelson 1984). Se ha propuesto que la utilización diferencial del hábitat, puede llevar a las hembras a crecer más rápidamente y maximizar su capacidad reproductiva (Klimley 1987). Los patrones de segregación sexual también tienen influencia en la evolución y funcionamiento de los sistemas de cría. En numerosas especies de condrictios costeros, el nacimiento de los embriones tiene lugar áreas poco profundas; esta modalidad es una adaptación que probablemente ha evolucionado en especies con elevada inversión parental (Simpfendorfer & Milward 1993). La identificación espacio temporal de los patrones de segregación tiene implicancias directas en los planes de manejo basados en la conservación de áreas sensibles (Rowe & Hutchings 2003).

### **Escenario de explotación comercial mundial**

La pesca ha impactado los ecosistemas marinos, incluyendo lugares remotos y prístinos, afectando tanto las especies con explotación dirigida como las que componen el *by catch* (Myers & Word 2005). A nivel mundial se estima que en el año 2000 la captura de condrictios alcanzó 870.000 tn aproximadamente (Clarke *et al.* 2006). Dentro de este conjunto la captura de batoideos se han duplicado desde 1970, alcanzando >200.000 t en el año 2006 (FAO 2008). Los condrictios representan una alternativa económica sólo cuando se extraen grandes cantidades, en comparación con los desembarques de peces óseos necesarios para obtener una ganancia similar. Se ha observado que en los casos donde la pesquería está dirigida a condrictios de valor económico alto, los *stocks* han sido colapsados antes que el manejo sea introducido. Comúnmente, estas especies son capturadas incidentalmente en pesquerías dirigidas a especies de mayor valor comercial (Di Giacomo & Perier 1991, Villavicencio Garayzar 1996, Castillo-Géniz *et al.* 1998, Francis 1998, Kroese & Sauer 1998, Van der Molen *et al.* 1998, Lessa *et al.* 1999, Graham *et al.* 2001, Stobutzki *et al.* 2002, Miranda &

Vooren 2003, Paesch & Domingo 2003, Massa *et al.* 2004, Cedrola *et al.* 2005, Tamini *et al.* 2006, Myers & Worm 2005, Costa & Cunha Chaves 2006). Esta situación es particularmente preocupante, porque el efecto de las capturas incidentales sostenidas en el tiempo puede ser muy nocivo. Generalmente las medidas de manejo están orientadas hacia las especies blanco, por lo tanto la disminución y/o desaparición de especies que componen el *by-catch* puede ser subestimada e incluso desestimada (Brander 1981, Casey & Myers 1998, Dulvy *et al.* 2000, Baum & Myers 2004). Cuando el decrecimiento se prolonga y no se controla, la extinción de poblaciones y especies es altamente probable. Por ejemplo, cuatro especies de rayas mayores de 150 cm de longitud total, fueron llevadas casi a la extinción debido a las capturas incidentales en pesquerías multiespecíficas (Dulvy *et al.* 2000, Dulvy & Reynolds 2002).

Los efectos de la pesca sobre las poblaciones pueden ser directos a través de su remoción o indirectos por la modificación del hábitat y estructura trófica del ecosistema (Jennings & Kraiser 1998). Los efectos directos pueden ocasionar cambios en la estructura de talla de las poblaciones (artes de pesca selectivos), en los parámetros poblacionales (factores denso-dependientes) y en la composición de las comunidades (cascadas tróficas) (Myers *et al.* 2007, Heithaus *et al.* 2008, Frid *et al.* 2008). Numerosos autores señalan la declinación de poblaciones de condriictios como resultado de la explotación comercial intensiva (Cortés *et al.* 2002, Baum *et al.* 2003, Myers & Worm 2005, Clarke *et al.* 2006, Myers *et al.* 2007) y otros demuestran que algunas especies han sido localmente reducidas o casi extinguidas (Brander 1981, Casey & Myers 1998, Dulvy *et al.* 2000). A nivel global se estima que los grandes tiburones, han sido reducidos al menos en un orden de magnitud (Myers & Worm 2005). Las declinaciones de las poblaciones de estas especies provocan consecuencias directas sobre los condriictios mesopredadores que, aun en estadios juveniles, son relativamente grandes y solo pueden ser consumidos por grandes tiburones (Myers *et al.* 2007, Heithaus *et al.* 2008). En la costa este del Atlántico Norte se determinó que conjuntamente con la disminución de grandes tiburones, la abundancia de varias especies de batoideos y pequeños tiburones se ha incrementado notablemente (Myers *et al.* 2007). Este escenario podría ser aplicado al Atlántico sudoccidental, dada la intensa presión pesquera a la cual están sometidas las especies de grandes tiburones (Chiaramonte 1998a, Lessa *et al.* 1999, Paesch & Domingo 2003, Miranda & Vooren 2003, Lucifora 2003, Massa *et al.* 2004, Vooren & Klippel 2005).

Debido a la creciente preocupación acerca de la expansión de las pesquerías de los condriictios y los posibles efectos negativos en sus poblaciones, la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) solicitó a la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) que recopilara la información necesaria sobre “Tiburones” (Tiburones hace referencia a todos los condriictios) con el propósito de elaborar y proponer acciones que dieran lugar a un plan de acción para la conservación y ordenación de estas especies. A partir de la convocatoria, la FAO desarrolló un Plan de Acción Internacional Tiburones (PAI-Tiburones) para la conservación y el manejo de los “Tiburones”, en el marco del Código de Conducta para la Pesca Responsable. El objetivo general del PAI-Tiburones es garantizar la conservación y ordenación de los tiburones y su aprovechamiento sostenible a largo plazo. En Argentina, en base a recomendaciones realizadas por diferentes grupos de investigación, se elaboró un Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de condriictios (tiburones, rayas y quimeras). Este PAN fue aprobado por el Consejo Federal Pesquero (Resolución N°6/2009).

### **Zoogeografía del área de estudio**

Desde el punto de vista zoogeográfico, el Atlántico sudoccidental incluye una región subantártica y otra cálida. En el dominio litoral al sur de los 23°S, aparecen factores que permiten dividir a estas regiones en provincias conformadas por fauna netamente diferentes (Balech 1954, Lopez 1963). Una Provincia sur denominada Magallánica y otra norte denominada Provincia Argentina (Balech 1954, Lopez 1963). Balech (1954) propone un esquema donde la Provincia Argentina se extendería hasta 34°S e incluiría los Distritos Rionegrense y Uruguayo y hacia el norte, entre los 34° y 23°S se extendería la Provincia Sudbrasileña. Posteriormente, Menni & Gosztonyi 1982, Menni & Lopez 1984 y Menni & Stheman 2000, apoyan el criterio sostenido por Lopez (1964), ya que los análisis revelan la consistencia de los elencos de fauna magallánica y argentina. Por otra parte, se han determinado asociaciones dentro de cada uno de los Distritos (Prenski & Sanchez 1988, Lasta *et al.* 1998, Diaz de Astarloa *et al.* 1999a, Jaureguizar 2004, Jaureguizar *et al.* 2003,2006).

En el litoral del Atlántico sudoccidental al sur de los 34°S han sido citadas 105 especies de condriictios, de los cuales 2 son quimeras, 55 son tiburones y 48 son batoideos (Menni & Lucifora 2007, Díaz de Astarloa *et al.* 2008, Menni *et al.* 2008). Es

probable que muchas de estas especies sean comunes estacionalmente y otras sean de presencia ocasional. Ejemplo de esto son los registros ocasionales de *Cetorhinus* spp. (Siccardi 1960), *Carcharodon carcharias*, *Isurus oxyrinchus* (Siccardi *et al.* 1981), *Carcharhinus plumbeus* y *Carcharhinus leucas* (Chiaramonte 1998b).

Los batoideos de la Provincia Magallánica corresponden principalmente a la Familia Rajidae, representada por cuatro géneros: *Dipturus* (6 especies), *Bathyraja* (11 especies), *Psammobatis* (2 especies) y *Amblyraja* (2 especies) (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007). En la Provincia Argentina los batoideos están representados por 8 Familias: Dasyatidae, Myliobatidae, Gymnuridae, Mobulidae, Torpedinidae, Pristidae, Narcinidae, Rhinobatidae y Rajidae (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007). La Familia Rajidae incluye principalmente a los géneros *Atlantoraja* (3 especies), *Sympterygia* (2 especies), *Psammobatis* (3 especies) y *Rioraja* (1 especie) (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007). La distribución de *Psammobatis lentiginosa* estaría acotada a la región de ecotono entre las dos Provincias antes mencionadas (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007).

### **Explotación comercial en el Atlántico sudoccidental**

Numerosas especies de condriictios son explotados activamente en todo el litoral del Atlántico sudoccidental (Chiaramonte 1998a, Lessa *et al.* 1999, Agnew *et al.* 2000, Paesch & Domingo 2003, Miranda & Vooren 2003, Lucifora 2003, Massa *et al.* 2004, Vooren & Klippel 2005). Las diferentes metodologías de extracción y de mercado entre Brasil, Uruguay y Argentina determinan la existencia de diversas pesquerías y grados de presión pesquera a lo largo de la Provincia Argentina. Numerosas especies comercializadas en Brasil y Uruguay, no son explotadas activamente en Argentina por falta de mercados. Un claro ejemplo son las especies de los géneros *Rhinobatos* y *Zapteryx*, conocidos como peces guitarra, que son comercializadas en Brasil (Lessa *et al.* 1999, Miranda & Vooren 2003, Costa & Chaves 2006) y descartadas en Argentina por falta de mercados (Massa *et al.* 2004).

En el sur de Brasil los condriictios son capturados por la pesca artesanal y por la pesca industrial costera y de altura (Lessa *et al.* 1999, Miranda & Vooren 2003, Vooren & Klippel 2005, Costa & Chaves 2006). En Uruguay son explotados como fauna acompañante por la flota artesanal e industrial (Paesch & Meneses 2003) y como especies blanco por buques palangreros o con redes de baja abertura vertical (Meneses

& Paesch 1999). En la pesca de arrastre costera se capturan muchos batoideos como parte de pesquerías multiespecíficas o como *by-catch* (Paesch & Meneses 2003).

En Argentina, los condriktios han sido explotados en menor intensidad que los osteiktios y sólo tres especies de tiburones fueron objeto de pesca dirigida: *Mutelus schmitti*, *Galeorhinus galeus* y *Carcharhinus brachyurus* (Chiaramonte 1998a). Históricamente, la flota comercial argentina desembarcó principalmente tiburones, como resultado de pesquerías dirigidas o *by-catch* (Di Giácomo & Perder 1991, Chiaramonte 1998, Van Der Molen 1998, Massa *et al.* 2004). A partir del año 1994, la caída de *stocks* de peces óseos de interés comercial (Lasta *et al.* 1999, 2001), propició el aumento de los desembarques de rayas (Massa *et al.* 2004). Los desembarques aumentaron desde 1000 tn en el año 1994 hasta 15000 tn en el año 2001 (Massa *et al.* 2004).

La mayoría de los batoideos se capturan como fauna acompañante de las pesquerías industriales de merluza (*Merluccius hubbsi*), corvina (*Micropogonias furnieri*) y langostino (*Pleoticus muelleri*) (Cañete *et al.* 1999, Massa *et al.* 2004, Cedrola *et al.* 2005, Tamini *et al.* 2006). Por otra parte, desde 1999 se desarrolla una pesquería dirigida a la raya roja (nombre comercial), *Dipturus chilensis*, por un buque palangrero que desembarca aproximadamente 2000 tn anuales de rayas (Colonello *et al.* 2002). Si bien los condriktios se capturan en toda la Plataforma Argentina, la mayor proporción corresponde al Distrito Bonaerense (Massa & Hozbor 2003a, Massa *et al.* 2004), donde forman parte del conjunto íctico capturado por la pesquería multiespecífica, denominado “variado costero” (Lasta *et al.* 1999, 2001) o Asociación Íctica Demersal Costera Bonaerense (Carozza *et al.* 2001). Dentro de este conjunto, las rayas representan aproximadamente el 40% de los desembarques en el Puerto de Mar del Plata, el principal puerto de desembarque de rayas del país (79%) (Massa & Hozbor 2003a, Massa *et al.* 2004, Hozbor & Massa 2005). En la pesquería de arrastre multiespecífica que se desarrolla en cercanías de Puerto Quequén (Argentina), los batoideos representan entre el 44-67% de las capturas y muchas especies de rayas son procesadas o descartadas dependiendo del tamaño (Tamini *et al.* 2006). Es probable que el impacto de las pesquerías artesanales y recreativas sea mayor en especies que utilizan aguas someras como áreas esenciales para el apareamiento, nacimiento y crecimiento hasta la madurez sexual (*nursery*).

Un análisis de las estimaciones indica que entre 1994 y 1999, numerosos condriktios han sido impactados negativamente (Massa *et al.* 2004). El “variado

costero” ha sufrido importantes disminuciones en las abundancias, tanto de las especies blanco como de las capturadas incidentales, asociadas al incremento del esfuerzo pesquero (Carozza *et al.* 2001, Jaureguizar 2004, Massa *et al.* 2004). Paralelamente, se ha observado un efecto diferencial en las variaciones de las abundancias de las especies que componen este conjunto, dependiendo de la historia de vida (Jaureguizar 2004, Massa *et al.* 2004, Hozbor & Massa 2005). Las abundancias del pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*, el pez guitarra chica *Zapteryx brevirostris*, el pez guitarra grande *Rhinobatos horkelii*, el torpedo *Discoyce tschudii*, el tiburón espinoso *Squalus acanthias* y las rayas *Atlantoraja castelnaui*, *Atlantoraja cyclophora* y *Psammobatis* spp. disminuyeron en más del 50% (Massa *et al.* 2004).

Los indicadores de sobreexplotación son más importantes en la región bonaerense norte, probablemente asociado a la actividad conjunta de las flotas de Argentina y Uruguay que se dirigen hacia esa zona en busca de corvina rubia y pescadilla común (Massa *et al.* 2004). La falta de estadística pesquera a nivel específico también tiene implicancias directas en la evaluación de estos recursos. En Argentina la captura de las especies de rayas y tiburones se informan bajo las categorías “raya” y “tiburón”, sin discriminar a nivel específico; probablemente, en “raya” también se incluya al resto de los batoideos. Esta problemática mundial tiene consecuencias directas en pesquerías multiespecíficas, enmascarando los efectos a nivel específico y de la comunidad (Bonfil 1994, Dulvy *et al.* 2000).

El planeamiento de la conservación multiespecífica de condriictios, a través de cuotas de captura o reducciones de esfuerzo pesquero en determinadas áreas, requiere de la concepción que no todas las especies son igualmente importantes. Para establecer los niveles de prioridad de conservación, se necesita contar con la mayor cantidad de información biológica pesquera de las especies que componen el ecosistema.

### **Estudios de condriictios en Argentina**

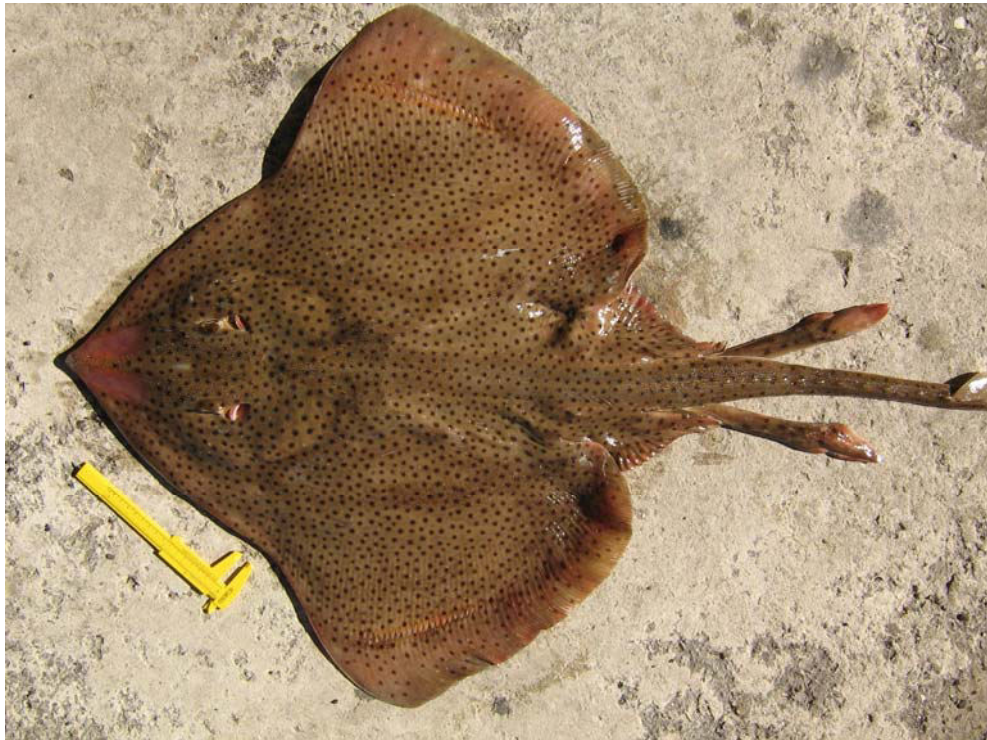
En Argentina, los únicos trabajos de condriictios realizados antes del año 2000 corresponden a registros de capturas ocasionales (Siccardi 1960, Siccardi *et al.* 1981, Cousseau & Menni 1983, Menni & García 1985, Menni *et al.* 1993, Chiaramonte 1998b, Lucifora & Menni 1998, Diaz de Astarloa *et al.* 1999b), biología de especies provenientes del desembarque comercial (Menni 1973, Cousseau 1973, Menni & Gosztonyi 1977, García 1984, Menni *et al.* 1986) o de cruceros de investigación (Menni



*et al.* 1979, Menni 1985, Di Giacomo & Perrier 1994, 1996, Di Giacomo *et al.* 1994, Cousseau 1986, Cousseau *et al.* 1998, Massa 1998, Menni & Stehmann 2000). A partir del año 2000, con el aumento en el interés biológico-pesquero, se intensificaron los análisis del grupo y se abordaron aspectos reproductivos (Chiaramonte & Pettovello 2000, Mabragaña *et al.* 2002, Mabragaña & Cousseau 2004, Braccini & Chiaramonte 2002, Lucifora *et al.* 2002, 2004, 2005a,b, San Martín *et al.* 2005, Roucco *et al.* 2006, Colonello *et al.* 2007, Mabragaña 2007, Estalles *et al.* 2008, Awruch *et al.* 2008), hábitos alimentarios (Barbini 2006, Colonello 2005, Lucifora *et al.* 2002, 2006, 2009, Mabragaña *et al.* 2005, Scenna *et al.* 2006, Mabragaña & Giberto 2007, San Martín *et al.* 2007, Belleggia *et al.* 2008) e incluso se han llevado a cabo los primeros estudios sobre sustentabilidad de algunas poblaciones de tiburones (Lucifora 2003, Cortés 2007). No obstante, la información es fragmentaria y se desconocen parámetros biológicos básicos de muchas especies que están sometidas a explotación pesquera intensiva. Tal es el caso de la guitarra chica *Zapteryx brevirostris*, la raya a lunares *Atlantoraja castelnaui* y la raya lisa *Rioraja agassizi*, tres especies de batoideos sometidos a una fuerte presión pesquera y de las que se desconocen numerosos parámetros de historia de vida.

### **Antecedentes de las especies en estudio**

*Atlantoraja castelnaui* Miranda & Rivero 1907 (Figura 2), se distribuye en la Provincia Argentina, desde Rio de Janeiro (23°S, Brasil) (Figuereido 1977, Ponz Louro 1995, Lessa *et al.* 1999) hasta Chubut (42°S, Argentina) (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007). En el Distrito Bonaerense esta especie se distribuye a menos de 70 m de profundidad (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2000) y alcanza una longitud total máxima de 140 cm (Cousseau *et al.* 2007). En el Distrito Sudbrasileño se ha registrado la ocurrencia de esta especie hasta los 200 m de profundidad (Casarini 2006, Vooren *et al.* 2005), con una la longitud máxima en 116 cm (Oddone *et al.* 2008). La longitud de madurez sexual varía entre 91,5 cm (Oddone *et al.* 2008) y 100 cm (Ponz Louro 1995) para los machos y entre 105,5 cm (Oddone *et al.* 2008) y 110 cm (Ponz Louro 1995) para las hembras.



**Figura 1.** *Atlantoraja castelnaui*. Fotografía de un macho adulto capturado en el Distrito Biogeográfico Bonaerense.

*Rioraja agassizi* Müller & Henle 1841 (Figura 3), se distribuye desde los 23°S hasta los 42°S y hasta 70 m de profundidad (Figuerido 1977, Lessa *et al.* 1999, Menni & Stehmann 2000, Ponz Louro 1995, Cousseau *et al.* 2007, Oddone *et al.* 2007). En el Distrito Sudbrasileño la longitud máxima observada es 47 cm en machos y 55 cm en hembras (Ponz Louro 1995). Las estimaciones de madurez sexual varían entre 32,2 cm (Oddone *et al.* 2007) y 41 cm (Ponz Louro 1995) en machos y entre 40,1 cm (Oddone *et al.* 2007) y 43 cm (Ponz Louro 1995) en hembras. En Distrito Bonaerense la longitud máxima observada es 62 cm en machos y 71 cm en hembras (Cousseau *et al.* 2007) y el rango de madurez sexual se estima entre 42-52 cm en machos y 52-54 cm en hembras (Massa *et al.* 2001). A partir de ejemplares provenientes del desembarque en el Puerto de Quequén, se estimó la longitud media de madurez sexual en 50 cm para machos y 57 cm para hembras (Estalles *et al.* 2008). En esta región los machos no presentan variación estacional en la actividad reproductiva, mientras que en hembras el pico en la reproducción tendría lugar en los meses de invierno y primavera (Estalles *et al.* 2008).



**Figura 2.** *Rioraja agassizi*. Fotografía de un macho adulto capturado en el Distrito Biogeográfico Bonaerense.

*Atlantoraja castelnaui* y *R. agassizi* se capturan como parte de pesquerías artesanales, industriales y recreativas en toda la Provincia Argentina. En Brasil estas especies se pescan con redes de arrastre camaroneras, arrastre a la pareja, línea y espinel de fondo (Lessa *et al.* 1999). En el Estado de Santa Catarina las rayas son capturadas en conjunto por pesquerías de arrastre con tangones, alcanzando volúmenes de desembarque cercanos a 1458 tn en el año 2003 (Oddone 2003). En este Estado, *A. castelnaui* representa los mayores volúmenes del desembarque de ejemplares mayores a 50 cm y *R. agassizi* en los menores a 50 cm (Casarini 2006). En el Distrito Bonaerense forman parte del “variado costero” (Lasta *et al.* 1999, Paesch & Meneses 2003, Massa *et al.* 2004) y se capturan por la flota artesanal y comercial con redes de arrastre de fondo (Meneses & Paesch 1999, Paesch & Meneses 2003, Massa *et al.* 2004) y palangre de fondo (Paesch & Meneses 2003). Si bien la captura de estas especies es informada bajo la denominación de “raya”, los análisis de los desembarques (Massa & Hozbor

2003) y las estimaciones de abundancia en cruceros de investigación (Hozbor & Massa 2008) permiten afirmar que estas dos especies, junto a *S. bonapartii*, son las especies más importantes. El mismo patrón fue observado en la pesquería multiespecífica que se realiza a menor escala con base en el Puerto de Quequén (Tamini *et al.* 2006).

*Zapteryx brevirostris* Müller & Henle 1841 (Figura 1), es una especie vivípara lecitotrófica de amplia distribución costera (menos de 50 m) desde 22°S (Itaipú, Brasil) (Figueriedo 1977, Ponz Louro 1995, Lessa *et al.* 1999) hasta 41°S (Claromecó, Argentina) (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007). La información biológica de la especie en el Distrito Bonaerense es escasa (Castello 1971, Menni & Stehmann 2000, Barbini 2006, Cousseau *et al.* 2007); alcanza una longitud máxima de 65 cm (Cousseau *et al.* 2007) y se alimenta principalmente de crustáceos de pequeño tamaño, los individuos pequeños consumen mayor cantidad de cumáceos y los más grandes predan en mayor proporción sobre anfioxos (Barbini 2006). En el Distrito Sudbrasileño la longitud total máxima observada es 50 cm, el número de embriones en el útero varía entre uno y seis (Batista 1991, Ponz Luoro 1995) y las hembras alcanzan mayor tamaño corporal y se segregan de los machos con fines reproductivos (Santos *et al.* 2006).



**Figura 3.** *Zapteryx brevirostris*. Fotografía de un macho adulto capturado en el Distrito Biogeográfico Bonaerense.

## **Capítulo I. Introducción.**

---

En la región de Paranaguá y Sur de Brasil, *Z. brevirostris* es capturada por la flota artesanal (Lessa *et al.* 1999) y comercial con red arrastre camaronera (Santos *et al.* 2006), arrastre a la pareja (Vooren & Klippel 2005) y línea de fondo (Lessa *et al.* 1999). En Argentina es capturada como parte del “variado costero”, pero es enteramente descartada a bordo (Massa *et al.* 2004).

El objetivo de este trabajo es analizar la ecología reproductiva de *Atlantoraja castelnaui*, *Rioraja agassizi* y *Zapteryx brevirostris* en el Distrito Bonaerense. Para la descripción de los ciclos reproductivos de las especies estudiadas, se considerarán características macro y microscópicas. Se elaborará una escala de madurez sexual para condrictios en general, que se realizará en base a caracteres macroscópicos de fácil identificación. Se describirán los cambios en la morfología de las gónadas y en las proporciones morfométricas de los ejemplares y la ocurrencia de estos cambios a lo largo del ciclo reproductivo. Por otra parte se analizará el escenario de la explotación regional de las especies analizadas, con el fin de que los resultados puedan ser aplicados en futuros planes de conservación y manejo.

**CAPITULO II.**  
**Material y métodos**

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

Para realizar este trabajo se muestrearon 3136 ejemplares de *Atlantoraja castelnaui*, *Rioraja agassizi* y *Zapteryx brevirostris*, capturados en campañas de investigación y obtenidos en muestreos de la pesca comercial del Puerto de Mar del Plata (Tablas 1-3). Se han desarrollado dos líneas de trabajo en el análisis de los órganos reproductivos de las tres especies mencionadas, una referida al análisis macroscópico y otra basada en el estudio histológico.

### ***Estudios macroscópicos***

Se analizaron 236 ejemplares de *A. castelnaui* (114 machos y 122 hembras) (Tabla 1), 456 ejemplares de *R. agassizi* (222 machos y 234 hembras) (Tabla 2) y 656 de *Z. brevirostris* (320 machos y 336 hembras) (Tabla 3), provenientes de campañas de investigación realizadas por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) en el Distrito Biogeográfico Bonaerense entre 34° y 42°S (Figura 4) entre 2003 y 2006. Asimismo se analizaron 512 ejemplares de *A. castelnaui* (272 machos y 240 hembras) (Tabla 1) y 1147 ejemplares de *R. agassizi* (572 machos y 575 hembras) (Tabla 2) provenientes de la compra mensual de ejemplares del desembarque en el Puerto de Mar del Plata. Estas compras fueron realizadas por el INIDEP en el año 2006 y 2007 a partir del desembarque de Buques Pesqueros costeros de 20 m de eslora con operatoria en el área de estudio, determinada a través de los reportes del posicionamiento satelital. Para el análisis de la variación estacional de los parámetros reproductivos de *Z. brevirostris*, se incorporaron 19 ejemplares colectados a bordo de un buque pesquero de 20 m de eslora que operó en el área de estudio (Tabla 3).

Los ejemplares colectados en campañas de investigación fueron analizados preliminarmente a bordo de los B/I y posteriormente congelados para su procesamiento en el laboratorio. En los ejemplares provenientes de los muestreos de desembarque se mantuvo la cadena de frío, con la utilización de hielo en escamas por un período máximo de 24 hs, hasta el análisis en laboratorio.

En todos ejemplares se registró la longitud total (LT), ancho de disco (AD), sexo, peso total (PT), peso de hígado (PH). En machos se registró el peso de los testículos y se midió la longitud interna de los claspers desde la cloaca (LCint) (*clasper inner*

*length, sensu* Compagno 2001) y la externa desde la punta de las aletas pélvicas (LCext). En hembras se midió el ancho de los úteros (AU) y de las glándulas oviducuales (AGO), se determinó el número y diámetro de los folículos ováricos (DFO) y el peso de los ovarios. En hembras vivíparas gestantes se registró el número, sexo, LT y PT de los embriones. En hembras ovíparas se midió el ancho y largo (excluyendo cuernos) de las cápsulas completamente formadas en los úteros siguiendo la metodología tradicional (Hubbs & Ishiyama 1968). Todas las mediciones fueron realizadas al milímetro inferior y los pesos fueron registrados con precisión de 1 gramo.

Se analizaron las distribuciones de frecuencias de tallas estimadas para cada sexo y comparadas con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984), se calculó la proporción de sexos y se comparó con la ausencia de segregación sexual (proporción 1:1) por medio de la prueba chi cuadrado (Zar 1984).

Se estimaron las relaciones morfométricas LT-AD, LT-PT y PT-PH para cada sexo por separado. Dichas relaciones fueron logaritmizadas a fin de determinar las posibles diferencias, poniendo a prueba la hipótesis nula de igualdad de pendientes entre sexos y áreas mediante ANCOVA (Zar 1984).

Para determinar el estado de madurez sexual se elaboró una escala de madurez, siguiendo los criterios propuestos para especies vivíparas (i.e. Menni 1985, Lessa *et al.* 1986, Corath & Musick 2002, Stehmann 2002) y ovíparas (Stehmann 2002, Ebert 2005). En hembras se consideró el desarrollo de los ovarios, glándulas oviducuales y úteros; en machos los criterios se establecieron en base al análisis de los testículos, epidídimos y ductos deferentes y los claspers. Dada la complejidad anatómica y funcional de los órganos analizados, se utilizaron técnicas histológicas de rutina para validar las observaciones macroscópicas, aunque los resultados no se presentan en la escala.

Se determinó la longitud media de madurez sexual (LT50), longitud total a la cual el 50% de la población alcanza la madurez sexual, a partir del crecimiento alométrico de caracteres macroscópicos respecto de la LT. En hembras se analizaron los úteros, glándulas oviducuales y ovarios. En machos los caracteres utilizados fueron los claspers, las filas de espinas alares y los testículos. La LT50 se estimó para cada sexo ajustando una curva logística a las proporciones de individuos sexualmente maduros por intervalos de LT. Las curvas fueron ajustadas minimizando los errores mínimos cuadrados mediante técnicas de máxima verosimilitud (Roa *et al.* 1999). Se utilizó una



prueba de *t-student* para determinar posibles diferencias en la LT50 entre sexos (Aubone & Wöhler 2000).

Se evaluaron las etapas del ciclo reproductivo a partir de las variaciones mensuales en órganos reproductivos. En hembras se analizaron los cambios en el índice gonadosomático (IGS) ( $IGS = \text{peso de ovarios} / PT \times 100$ ), diámetro máximo de los folículos ováricos (DMFO) y ancho de las glándulas oviducuales (AGO). En machos se analizaron las variaciones en el IGS ( $IGS = \text{peso de testículos} / PT \times 100$ ) y en el desarrollo de la espermatogénesis. La significancia de las diferencias fue testeada a través del análisis de varianza (ANOVA,  $H_0$ : no diferencias estacionales) y se realizó la prueba de Tukey para identificar los grupos significativamente diferentes (Zar 1984). En las especies ovíparas se analizó la variación mensual en la proporción de hembras con cápsulas en los úteros. Se establecieron las relaciones entre el desarrollo ovárico (IGS, DMFO) y testicular (IGS) con el tamaño del hígado (IHS) y se contrastó la hipótesis nula de no correlación.

A fin de estimar el período de gestación en *Z. brevirostris* se analizó la variación mensual en la LT de los embriones y el diámetro de la vesícula vitelina. Con el objetivo de validar las variaciones mensuales en los órganos reproductivos en hembras de *Z. brevirostris* se realizó un análisis a escala multidimensional (*Multidimensional Scaling*, MDS), utilizando un software específico (PRIMER 6.0). Este análisis permite identificar y agrupar hembras con similar condición reproductiva, considerando el estado reproductivo en conjunto. Las variables analizadas fueron IGS, IHS, DMFO y las fechas de capturas. El balance neto de la gestación se determinó a través del peso de los ovocitos recientemente fertilizados y el peso de los embriones a término. El número de ovocitos encontrados en los ovarios fue considerado como la fecundidad, y el número de embriones viables como la fertilidad. Ambos parámetros fueron correlacionados con la LT.

Con el propósito de estudiar los patrones de distribución y las posibles áreas de concentración, se procesó la información obtenida de campañas de investigación realizadas en el área de estudio en primavera de 1993 y 2005 y en invierno de 1994 y 2004. En cada campaña se efectuaron lances de pesca estandarizados, con una red de arrastre de fondo tipo ENGEL de 120 mm de malla a velocidad constante de 4 nudos durante 15 minutos. A partir de la captura a nivel específico y del área barrida durante el lance, se estimaron las abundancias relativas en peso (toneladas por milla náutica cuadrada) y número (miles de individuos por milla náutica cuadrada). Las abundancias

relativas en peso se graficaron para cada campaña utilizando un software específico (SURFER 8.0).

Los patrones de agregación por sexo y estadio de madurez sexual se analizaron basados en las campañas de invierno (2004) y primavera (2005). En el análisis de *Z. brevirostris* también se consideró la información de una campaña realizada en enero (2006); si bien el diseño de muestreo no es comparable con las otras dos campañas, los resultados aportan información sobre la distribución de los estadios reproductivos en aguas poco profundas en verano. En cada lance de pesca de estas campañas se determinó la proporción de individuos por sexo y estadio de madurez sexual. Con esta información se realizó un análisis de correspondencia canónica para determinar la existencia de segregación por sexo y/o estadio de madurez utilizando un software específico (CANOCO 5.0). Las proporciones de individuos por sexo y estadio fueron graficadas para detectar áreas con agregaciones reproductivas.

### ***Estudios histológicos***

El análisis histológico tuvo como principal objetivo la validación de las observaciones macroscópicas de los órganos reproductivos que fueron incluidos en la escala de madurez sexual. Para este análisis se procesaron y analizaron 400 muestras de órganos reproductivos de ejemplares colectados en las campañas de investigación. Los órganos fueron fijados y preservados en formol (10%) hasta el procesamiento histológico. Las muestras del material se deshidrataron utilizando una serie graduada de etanol en distintas concentraciones, se aclararon en xilol y se realizó la inclusión en parafina. Se efectuaron cortes al micrótopo con un espesor no mayor de 3µm y la coloración se llevó a cabo con la técnica de hematoxilina-eosina. Los preparados histológicos se analizaron con un microscopio óptico Leitz y se tomaron fotografías bajo microscopio y lupa utilizando el software Otoli32 versión 3.10 (Ratoc System Engineering Co. Ltd., Japón).

En las hembras se analizaron las características microscópicas de los ovarios, glándulas oviducuales y úteros en los distintos estadios reproductivos. En machos se realizó la descripción de los testículos y las regiones del complejo ductal y se elaboró una escala de la espermatocitogénesis y espermiogénesis tomando como referencia los criterios propuestos por Maruska *et al.* (1996).

Se analizó la variación estacional de los espermatocitos en cada estadio de la espermatocitogénesis, utilizando muestras de ejemplares colectados en campañas de investigación y provenientes del desembarque. Si bien las muestras del desembarque no son óptimas para realizar descripciones histológicas precisas, dadas las condiciones de preservación y fijación, pueden ser utilizadas para el análisis cuantitativo de los espermatocitos. Este análisis provee información valiosa para validar las observaciones macroscópicas referentes a la estacionalidad reproductiva de machos. La escala de la espermatocitogénesis comprende varias etapas, desde espermatocitos insipientes hasta los espermatozoides maduros. No obstante, para el análisis de la estacionalidad reproductiva solo se consideraron tres etapas: espermatocitos, espermátidas y espermatozoides. Los preparados de testículo fueron analizados bajo ocular integrador, con una grilla cuadrada Zeiss/Oberkochen de 25 puntos, utilizando diferentes aumentos en función del testículo a analizar.

### ***Área de estudio***

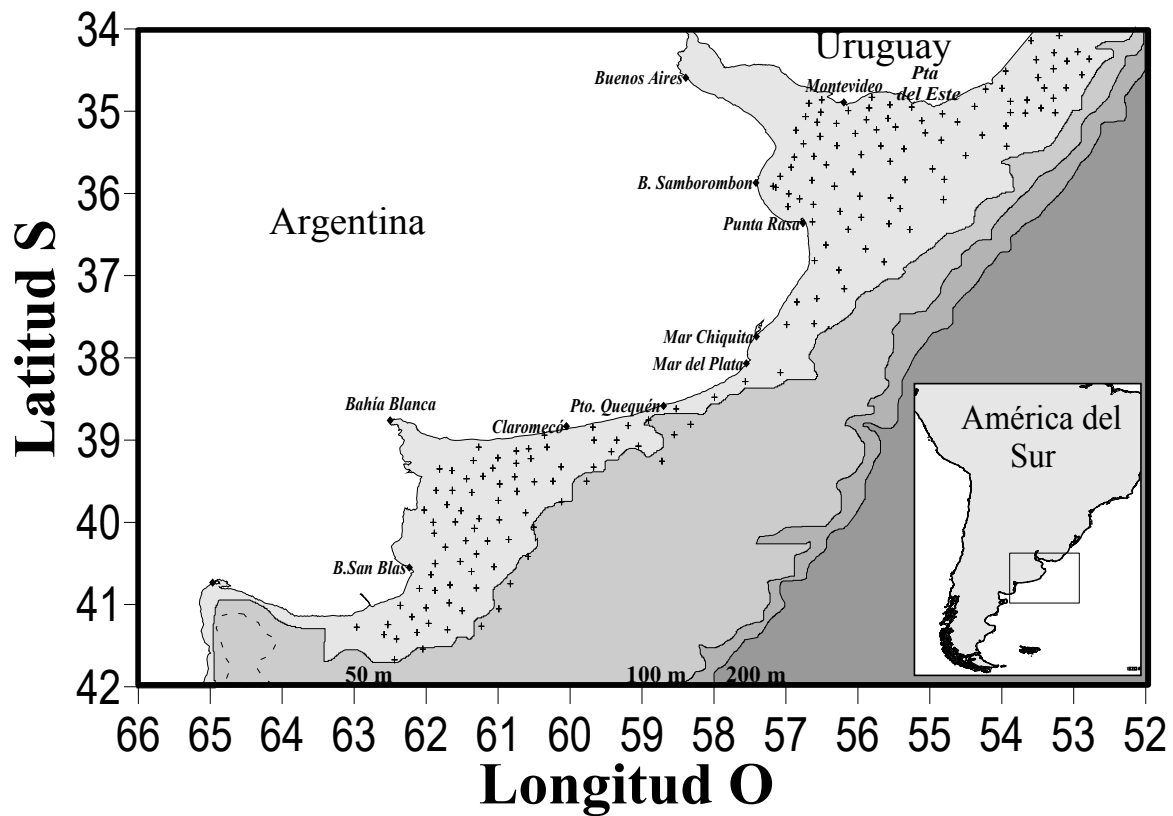
Desde el punto de vista zoogeográfico, este trabajo fue realizado en Distrito Bonaerense, de la Provincia Argentina. En este Distrito se distinguen tres sistemas oceanográficos: un sistema estratificado al norte de 37°S y profundidades menores a 50 m conformando el estuario del Río de la Plata y aguas adyacentes (ERLP); un sistema homogéneo al sur de los 37°S y a profundidades menores a 50 m formada por el sistema costero de El Rincón (ER); un sistema estratificado estacionalmente a profundidades mayores de 50 m a lo largo de la plataforma continental norte (Guerrero & Piola 1997).

Sobre la base de la morfología y dinámica del río, la zona del ERLP se puede dividir en una región interior y otra exterior (Framiñan *et al.* 1999). La intensa descarga del Río de la Plata ( $23000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) genera un frente salino de grandes dimensiones al cual se asocia el frente de turbidez del Río de La Plata; las aguas de este sistema se encuentran horizontalmente homogéneas y verticalmente estratificadas (Guerrero & Piola 1997, Mianzán *et al.* 2001). Uno de los principales factores que gobierna a esta región es el viento (Piola *et al.* 2005, 2008). En los meses de verano prevalecen los vientos *onshore* que fuerzan a las aguas con baja salinidad hacia el sureste de la costa hasta los 37°S; en otoño invierno el balance entre los vientos de *on* y *offshore* fuerzan

las aguas estuariales hacia el noreste a lo largo de la costa uruguaya (Guerrero *et al.* 1997, Lucas *et al.* 2005, Jaureguizar *et al.* 2007). La temperatura del agua alcanza 21°-22°C en verano y 10°-12°C en invierno (Guerrero *et al.* 1997a, b, Guerrero & Piola 1997).

El sistema estuarial de ER es generado por la descarga combinada de los ríos Colorado y Negro (aproximadamente  $1000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) (Guerrero & Piola 1997, Guerrero 1998), en contraste con las aguas costeras de mayor salinidad (Guerrero 1998). Asimismo, se encuentra caracterizado por el arribo de aguas de alta salinidad y temperatura como consecuencia del exceso de evaporación local sumado al efecto de una circulación más restringida en el área y la descarga sobre la plataforma de agua salobre proveniente del golfo San Matías (Guerrero & Piola 1997). Durante los meses de invierno ER es dominado por aguas del Golfo San Matías; en primavera-verano disminuye el aporte de aguas del Golfo y se incrementa el aporte de aguas diluidas, las cuales actúan como forzantes (Lucas *et al.* 2005). La mezcla de aguas continentales y oceánicas es un proceso pasivo dado por advección de masas de agua (Lucas *et al.* 2005). La distribución de la temperatura media de fondo durante el período Noviembre-Marzo muestra un frente térmico a lo largo de la costa, con valores de temperatura entre 10° y 11° C al sur de los 38°S, entre 11° y 13° C desde 38° S hasta 37° S y con un rango de 15° y 16° C al norte de los 35° S (Lucas *et al.* 2005).

Las aguas de plataforma continental norte fluyen desde el sur en dirección nortee-noreste. Al norte, las capas superficiales se mezclan con aguas del estuario del Río de la Plata, mientras que las aguas profundas se extienden hasta la intersección con las aguas subtropicales de plataforma (Guerrero & Piola 1997). Estas aguas presentan salinidades entre 33,5 y 33,7 y estratificación estacional y se ocupan la porción central de la plataforma (Lucas *et al.* 2005).



**Figura 4.** Posición de lances de pesca (+) realizados en cruceros de investigación en el Distrito Bonaerense, a partir de los cuales se colectaron ejemplares para el análisis de la ecología reproductiva de *Atlantoraja castelnaui*, *Rioraja agassizi* y *Zapteryx brevirostris*.

Tabla 1. Número de ejemplares de *Atlantoraja castelnaui* analizados provenientes de campañas de investigación y muestreos comerciales realizados en el Puerto de Mar del Plata.

Año	Mes	Investigación		Comercial		Total
		machos	hembras	machos	hembras	
2003	4		2			2
	5	8	5			13
	7	1	1			2
	12	27	24			51
2004	7	21	25			46
2005	8	1	1			2
	9			3	11	14
	10			5	20	25
	11	31	37			68
2006	2	7	13	7		31
	3			3		6
	5			15		35
	6	18	14			32
	8			2	7	9
	9			37	37	74
	11			7	6	13
12			8	9	17	
2007	1			17	21	38
	2			15	17	32
	3			13	9	22
	4			19	13	32
	5			20	19	39
	6			10	8	18
	7			12	14	26
	8			6	7	13
	10			31	9	40
	11			26	21	47
12			16	12	28	
<b>Total</b>		<b>114</b>	<b>122</b>	<b>272</b>	<b>240</b>	<b>748</b>

Tabla 2. Número de ejemplares de *Rioraja agassizi* analizados provenientes de campañas de investigación y muestreos comerciales realizados en el Puerto de Mar del Plata.

<b>Año</b>	<b>Mes</b>	<b>Investigación</b>		<b>Comercial</b>		<b>Total</b>
		<b>machos</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>	<b>hembras</b>	
<b>2003</b>	5	28	38			<b>66</b>
	12	3	1			<b>4</b>
<b>2004</b>	2	1	1			<b>2</b>
	7	18	11			<b>29</b>
<b>2005</b>	11	50	43			<b>93</b>
<b>2006</b>	2	70	64	2	6	<b>142</b>
	3			2	7	<b>9</b>
	5			4	9	<b>13</b>
	6	52	76			<b>128</b>
	8			55	57	<b>112</b>
	9			51	41	<b>92</b>
	10			131	90	<b>221</b>
	11			36	56	<b>92</b>
	12			13	19	<b>32</b>
<b>2007</b>	1			15	35	<b>50</b>
	2			94	62	<b>156</b>
	3			24	27	<b>51</b>
	4			1	13	<b>14</b>
	5			67	60	<b>127</b>
	7			7	2	<b>9</b>
	8			12	8	<b>20</b>
	10			9	15	<b>24</b>
	11			27	29	<b>56</b>
	12			22	39	<b>61</b>
<b>Total</b>		<b>222</b>	<b>234</b>	<b>572</b>	<b>575</b>	<b>1603</b>

Tabla 3. Número de ejemplares de *Zapteryx brevirostris* analizados provenientes de campañas de investigación y muestreos comerciales realizados en el Puerto de Mar del Plata.

<b>Año</b>	<b>Mes</b>	<b>Investigación</b>		<b>Comercial</b>	
		<b>machos</b>	<b>hembras</b>	<b>machos</b>	<b>Total</b>
<b>2003</b>	5	24	26		<b>50</b>
	12	1	1		<b>2</b>
<b>2004</b>	7	38	41		<b>79</b>
<b>2005</b>	11	65	73		<b>138</b>
<b>2006</b>	2	116	110		<b>226</b>
	6	76	85		<b>161</b>
<b>2008</b>	3			2	<b>2</b>
	5			8	<b>8</b>
	6			9	<b>9</b>
<b>Total</b>		<b>320</b>	<b>336</b>	<b>19</b>	<b>675</b>



**CAPITULO III.**  
**RESULTADOS.**

**Escala de madurez sexual**

## **ESCALA DE MADUREZ SEXUAL**

Para analizar la ecología de las especies en estudio se consideraron una serie de caracteres macroscópicos, propuestos para analizar el estado de madurez sexual en especies vivíparas (Menni 1985, Lessa *et al.* 1986, Corath & Musick 2002, Stehamn 2002) y ovíparas (Stehmann 2002, Ebert 2005). Estos criterios fueron unificados y utilizados en el muestreo de las especies en estudio a fin de evaluar la factibilidad de su aplicación. Como resultado se elaboró una escala de madurez sexual, confeccionada a partir de caracteres macroscópicos de fácil y rápida identificación, los cuales fueron validados a partir de técnicas histológicas. Esta escala es aplicable a las especies en estudio y aporta criterios de madurez estándar para los muestreos realizados en conductivos que ocurren en la Plataforma Continental Argentina.

La escala de madurez sexual en hembras se confeccionó en función del desarrollo de los úteros, las glándulas oviducales, los ovarios y la presencia de cápsulas y embriones en los úteros. Debido a las diferencias anatómicas y fisiológicas de los órganos reproductivos, los criterios para los estadios adultos se formularon considerando hembras ovíparas y vivíparas por separado; la escala tiene 4 estadios en hembras ovíparas (2 juveniles y 2 adultos) y 5 estadios en vivíparas (2 juveniles y 3 adultos) (Tabla 4). La escala de madurez en machos se estableció en base al desarrollo de los testículos, complejos ductales y claspers, sin considerar los modos reproductivos por separado (Tabla 5).

### ***Criterios y estadios de madurez en hembras***

Los estadios 1 y 2 (juveniles) son similares en ambos modos reproductivos y se caracterizan por la ausencia de ovocitos vitelados en los ovarios, distinguibles por el color amarillo (Figura 5A). En el estadio 1 los ovocitos son menores de 2 mm y están rodeados por abundante órgano epigonal, las glándulas oviducales están indiferenciadas y los úteros son delgados y están adheridos a la pared dorsal de la cavidad abdominal (Figura 5A). En el estadio 2 se diferencian ovocitos mayores de 2 mm transparentes comenzando a acumular vitelo (pre-vitelogénicos), las glándulas oviducales comienzan

a distinguen de los úteros pero no se diferencian las distintas regiones que las conforman (Figura 5B).

En el estadio 3 (adultas) los ovarios contienen ovocitos vitelados de color amarillo, las glándulas oviducuales tienen las regiones diferenciadas a simple vista y los úteros son de paredes gruesas. En las especies ovíparas el tamaño de los ovocitos es diverso (desde pre-vitelogénicos hasta pre-ovulatorios) (Figura 6A), mientras que en las especies vivíparas es factible diferenciar una camada de mayor tamaño correspondiente a los ovocitos que serán ovulados (Figura 6A). En especies ovíparas las glándulas oviducuales son de gran tamaño, especialmente durante la temporada reproductiva, como consecuencia de la formación de las cápsulas coriáceas (Figura 6A). En las especies vivíparas las glándulas son pequeñas y generalmente tienen los extremos laterales opuestos (Figura 7A).

El estadio 4 corresponde a la ovulación. En hembras ovíparas este estadio se reconoce por la presencia de las cápsulas coriáceas alojadas en los úteros, las cuales presentan un ovocito fertilizado en el interior (Figura 6B); en ocasiones es factible la ausencia de ovocitos en el interior de la cápsula, principalmente hacia el final de la temporada reproductiva, o encontrar dos ovocitos por cada cápsula. El estadio 4 se considera desde el inicio de la formación de las cápsulas, distinguible por la visualización de los cuernos posteriores, hasta su liberación. Durante la formación de las cápsulas, las glándulas oviducuales alcanzan su tamaño máximo y los úteros tienen paredes delgadas, flácidas y con abundante irrigación (Figura 6B). Los ovarios contienen ovocitos pre-vitelogénicos y vitelados de diversos tamaños (Figura 6B), los cuales serán ovulados de manera secuencial *a posteriori* de la liberación de las cápsulas. En las especies vivíparas la camada de ovocitos ovulados es encapsulada por una delgada membrana translúcida y retenida en los úteros (Figura 7B). Después de la ovulación, los ovarios presentan signos de atresia como consecuencia de la reabsorción de los folículos que no fueron ovulados (Figura 7B).

El estadio 5 corresponde a la gestación, desde la diferenciación a simple vista de los embriones hasta el momento previo de su nacimiento (Figura 7C). Este estadio es propio de las especies vivíparas ya que en las ovíparas (oviparismo externo), al momento de la liberación de los huevos, no se diferencian embriones en el interior.

La diferenciación entre estadio 4 y 5 es de carácter metodológico, ya que el período de gestación se define como el tiempo entre la presencia de ovocitos fertilizados en el útero hasta el nacimiento de los embriones (Lyle 1987). La delimitación espacio

temporal del estadio 4 aporta información sobre la ovulación, la existencia de un período de letargo previo al desarrollo embrionario y puede ser un indicador de la época de apareamiento en aquellas especies donde la ovulación ocurre inmediatamente después de la cópula.

### ***Criterios y estadios de madurez en machos***

En el estadio 1 (juveniles) los testículos son comprimidos dorso-ventralmente, las vesículas espermáticas no se diferencian y se observa abundante órgano epigonal rodeando al testículo; el complejo ductal (epidídimos y ductos deferentes) no se visualizan a simple vista. Los claspers no sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas (Figura 8A).

En el estadio 2 (juveniles) se diferencian las vesículas espermáticas rodeadas por abundante órgano epigonal, los epidídimos y ductos eferentes están diferenciados y comienzan a enrollarse y los claspers sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas pero no están calcificados (Figura 8B).

En el estadio 3 (adulto) las vesículas espermáticas están desarrolladas y con escaso órgano epigonal alrededor, los epidídimos y ductos eferentes tienen las paredes desarrolladas y están contorneados y los claspers sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas y están calcificados (Figura 8C).

La presencia de esperma en los epidídimos y/ó ductos deferentes es propio de individuos adultos, sin embargo la ausencia esperma no se corresponde necesariamente con un estadio juvenil, ya que puede ser consecuencia de la estacionalidad reproductiva. Por otra parte, el grado de calcificación es propio de cada especie y generalmente las rayas presentan mayor calcificación respecto de las especies vivíparas.

**Tabla 4.** Criterios macroscópicos para determinar el estadio de madurez sexual en hembras ovíparas y vivíparas de condrictios de la Plataforma Continental Argentina.

Estadio		Características macroscópicas	
		Especies ovíparas	Especies vivíparas
Juveniles	1	Ovarios sin ovocitos visibles a simple vista, no se diferencian las glándulas oviducales y los úteros son delgados y completamente adheridos a la pared dorsal de la cavidad abdominal.	
	2	Ovarios con ovocitos pre-vitelogénicos transparentes y de mayor tamaño, las glándulas oviducales se diferencian pero no están completamente formadas, los úteros son de mayor tamaño en la porción anterior próximo a las glándulas oviducales.	
Adultas	3	Ovarios con ovocitos vitelados de diferente tamaño pero sin distinguir una camada en particular, las glándulas oviducales están completamente formadas y los úteros están ensanchados pero de paredes delgadas.	Ovarios con ovocitos vitelados con una camada en desarrollo de mayor tamaño, las glándulas oviducales con los cuernos sin sobresalir, los úteros son angostos y de paredes gruesas.
	4	Ovarios con ovocitos vitelados de diferentes tamaños sin distinguirse una camada de mayor tamaño, glándulas oviducales irrigadas y de gran tamaño, úteros dilatados y con huevos coriáceos parcial o totalmente formados en el interior.	Ovarios con ovocitos vascularizados, glándulas oviducales desarrolladas, úteros irrigados y ensanchados con ovocitos fecundados envueltos por una membrana transparente sin diferenciarse embriones.
	5	-	Ovarios con ovocitos vitelados de pequeño tamaño, glándulas oviducales desarrolladas pero de pequeño tamaño, úteros dilatados e irrigados y con embriones diferenciados en el interior.

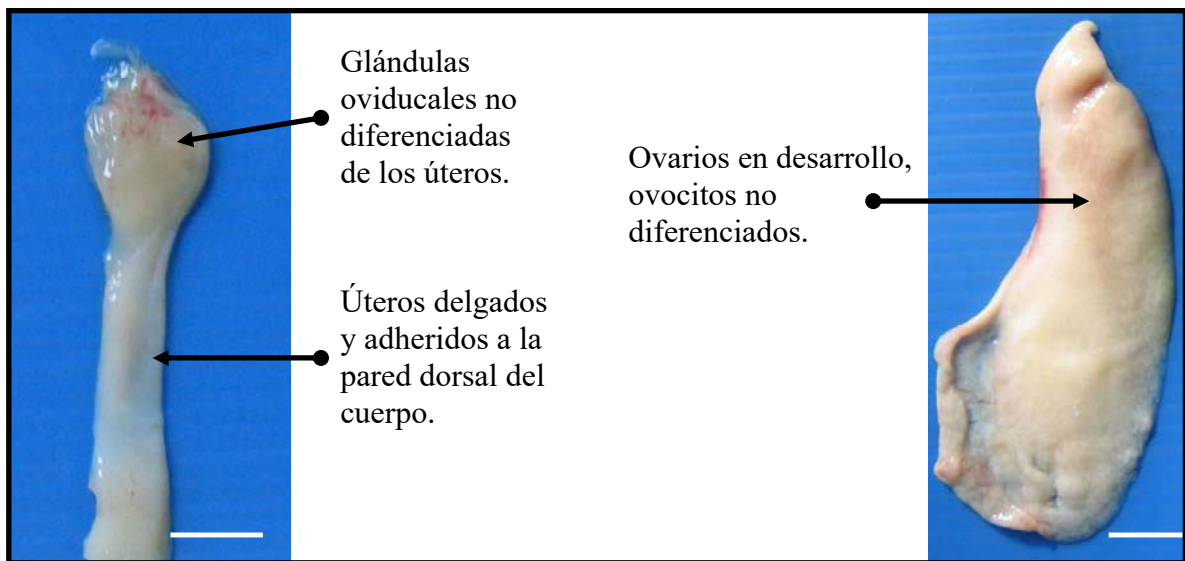
**Tabla 5.** Criterios morfológicos utilizados para determinar el estadio de madurez sexual en machos de condriictios de la Plataforma Continental Argentina.

<b>Estadio</b>		<b>Características macroscópicas</b>
<b>Juveniles</b>	<b>1</b>	Testículos poco desarrollados con vesículas espermáticas apenas distinguibles y abundante órgano epigonal, epidídimos y ductos deferentes delgados y adheridos a la pared dorsal de la cavidad abdominal, los claspers no sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas y no están calcificados.
	<b>2</b>	Testículos en maduración con vesículas espermáticas desarrolladas pero con abundante órgano epigonal entre estas, epidídimos y ductos deferentes poco enrollados y con escaso desarrollo de glándulas anexas, los claspers sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas pero no están calcificados.
<b>Adultos</b>	<b>3</b>	Testículos con vesículas vitelinas y escaso órgano epigonal entre estas, deprimidos dorso-ventralmente (rayas), con lóbulos separados por tejido conjuntivo (tiburones) o en forma esférica (pez gallo y torpedo). Epidídimos y ductos deferentes contorneados y con glándulas accesorias, los claspers sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas y están calcificados.

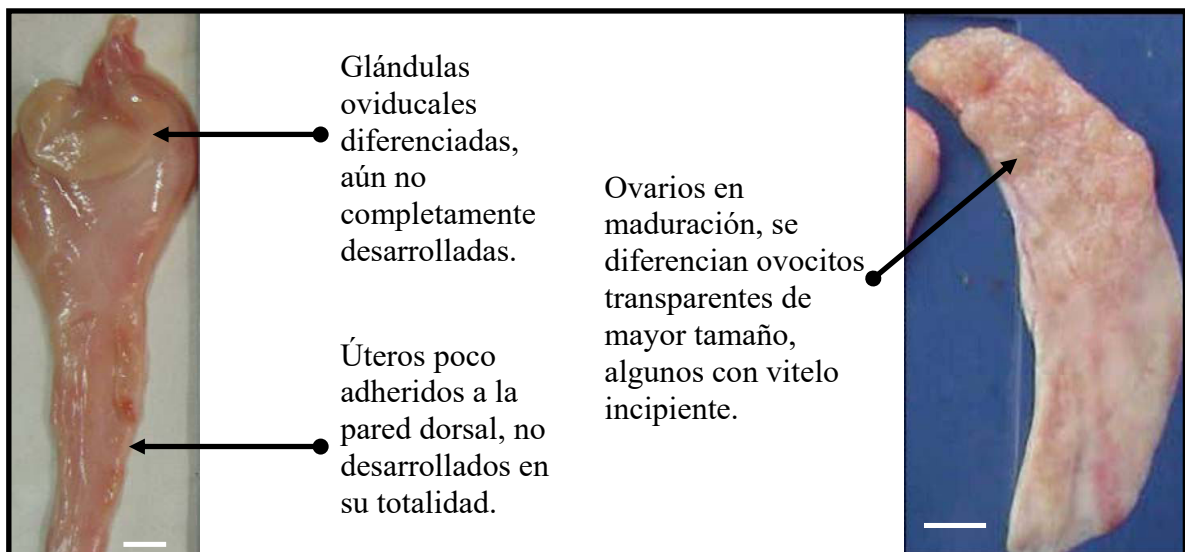
**Tabla 6.** Caracteres distintivos de los estadios de madurez sexual propuestos para el estudio biológico pesquero de condrictios de la Plataforma Continental Argentina.

		<b>Hembras</b>	<b>Machos</b>
<b>Juveniles</b>	<b>1</b>	Ovocitos y glándulas oviducuales no distinguibles a simple vista	Claspers no sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas
	<b>2</b>	Ovarios con ovocitos transparentes	Claspers sobrepasan el extremo de las aletas pélvicas, pero sin calcificar
<b>Adultos</b>	<b>3</b>	Ovarios con ovocitos vitelados (amarillos) y úteros vacíos.	Claspers sobrepasan el extremo de aletas pélvicas y están calcificados
	<b>4</b>	Úteros con huevos coriáceos (ovíparas) u ovocitos fecundados envueltos por membrana proteica (vivíparas)	-
	<b>5</b>	Con embriones en úteros (vivíparas)	-

**A) Hembras juveniles: ESTADIO 1**



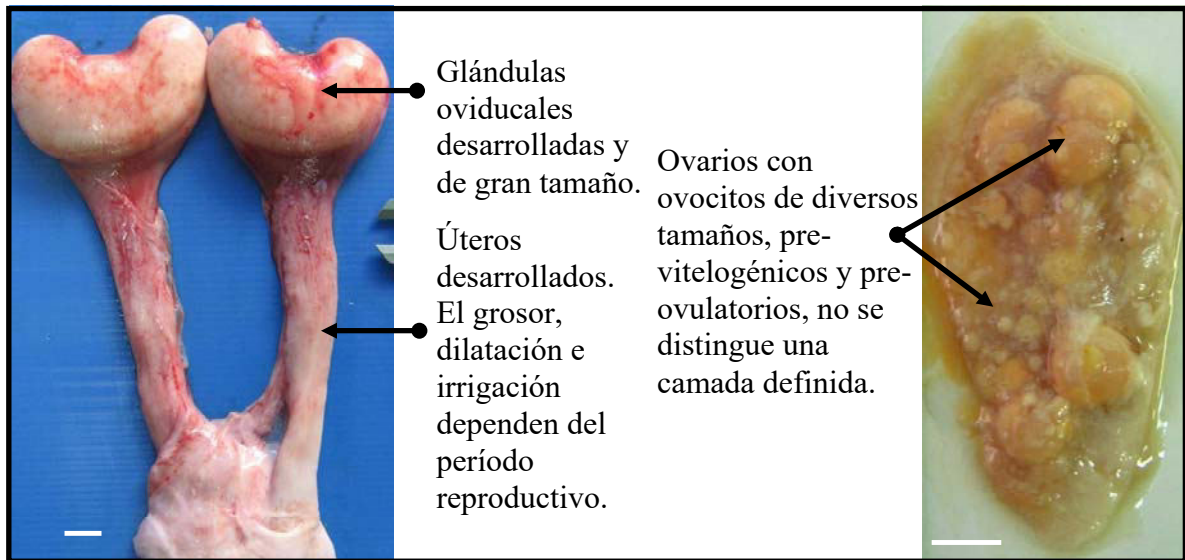
**B) Hembras juveniles: ESTADIO 2**



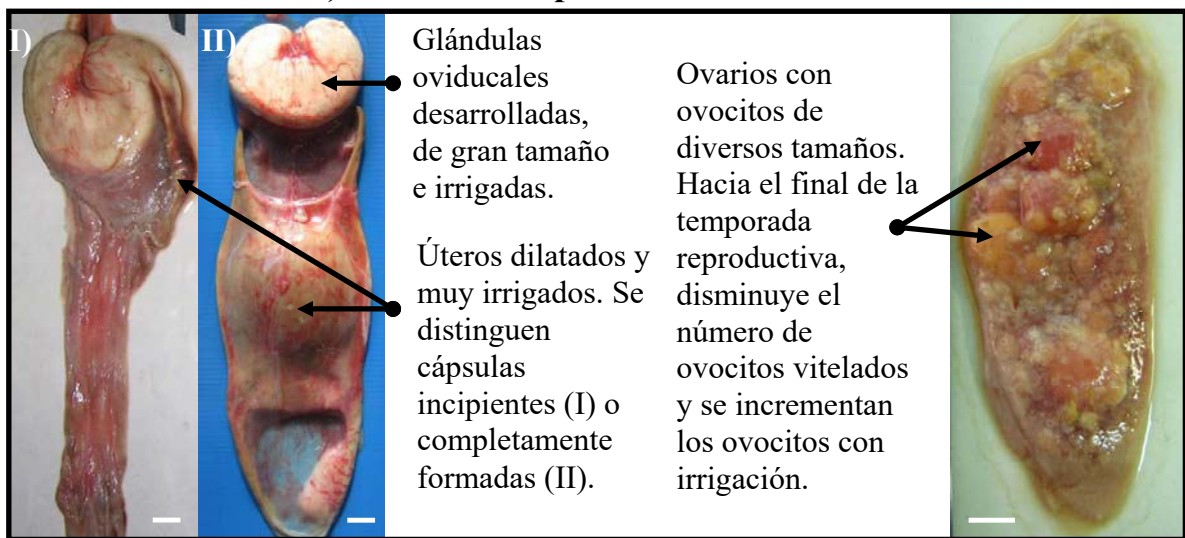
**Figura 5.** Estadios y criterios de madurez sexual en hembras juveniles de condricthios. Las barras blancas indican 1 cm.



**A) Hembras ovíparas adultas: ESTADIO 3**

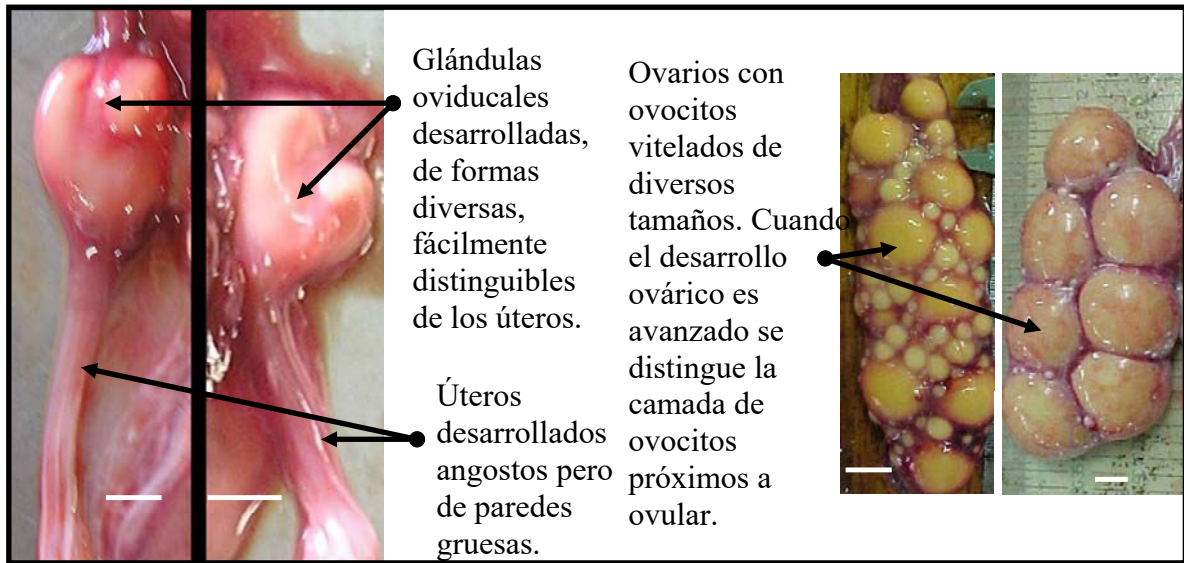


**B) Hembras ovíparas adultas: ESTADIO 4**

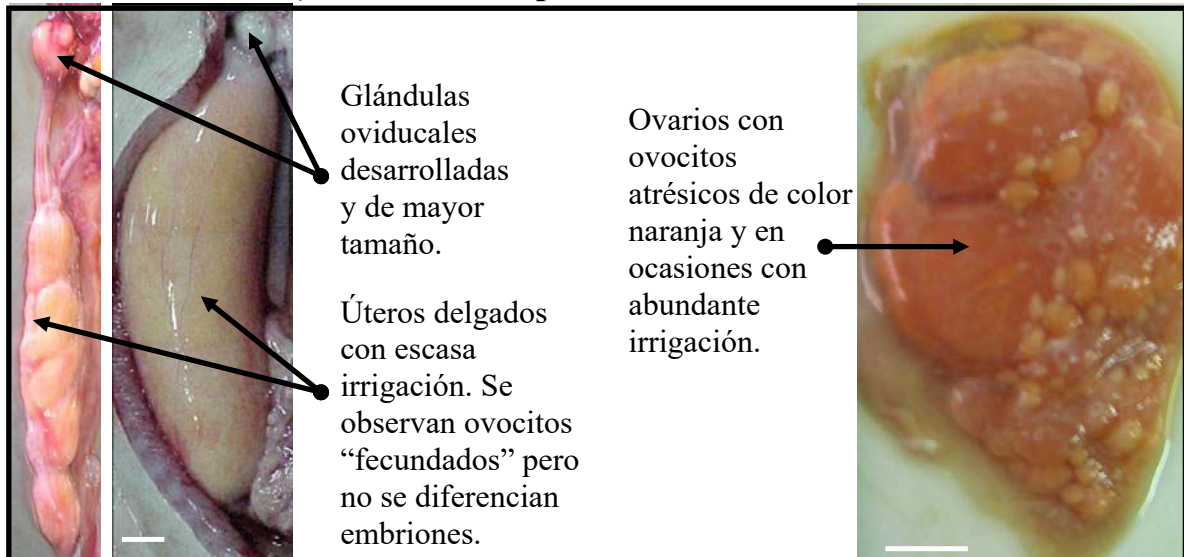


**Figura 6.** Estadios y criterios de madurez sexual en hembras ovíparas adultas de condriktios. Las barras blancas indican 1 cm.

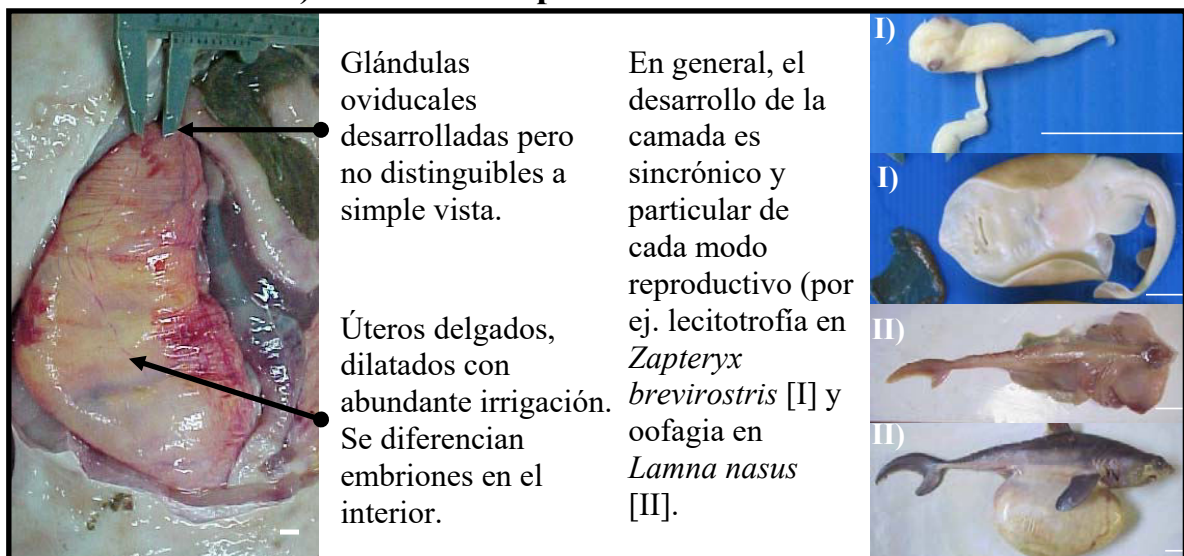
**A) Hembras vivíparas adultas: ESTADIO 3**



**B) Hembras vivíparas adultas: ESTADIO 4**



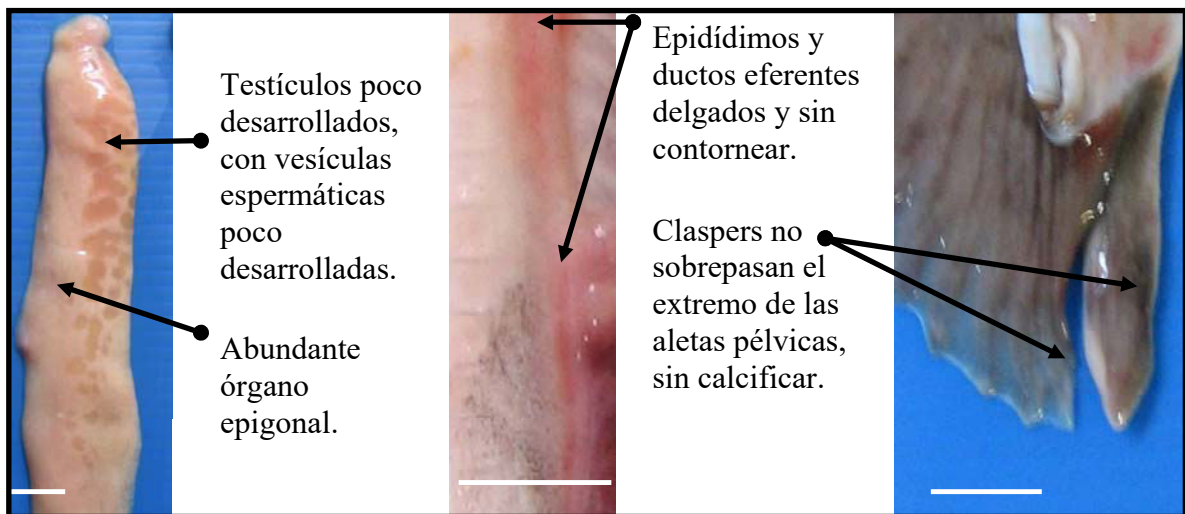
**C) Hembras vivíparas adultas: ESTADIO 5**



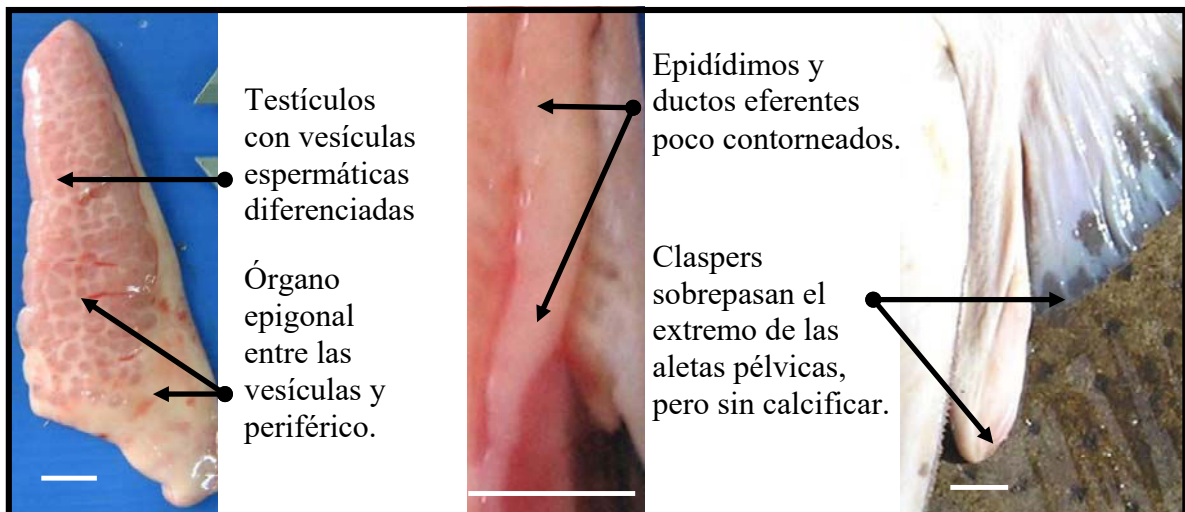
**Figura 7.** Estadios y criterios de madurez sexual en hembras vivíparas adultas de condriactios. Las barras blancas indican 1 cm.



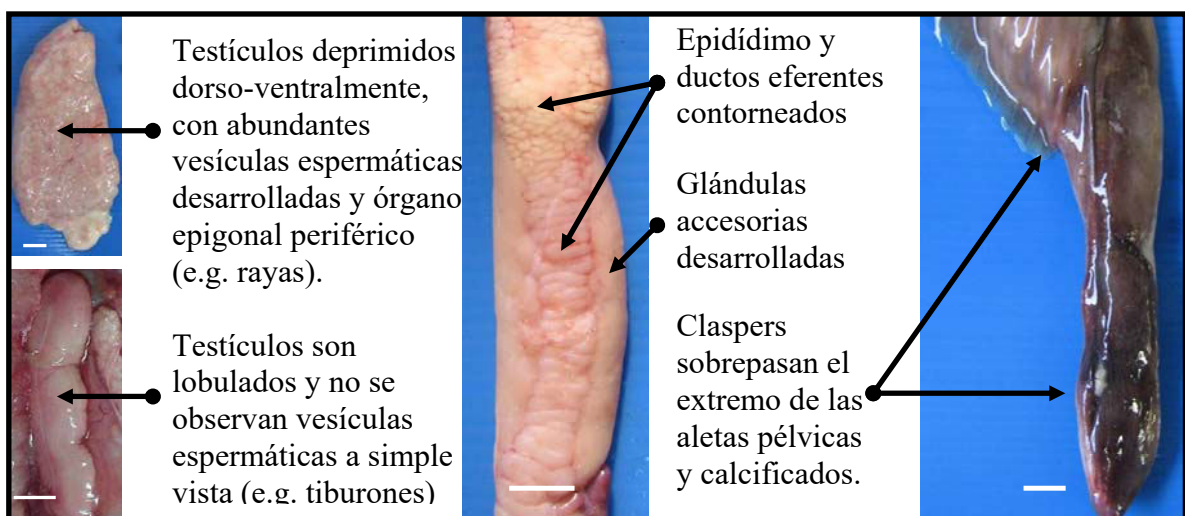
**A) Machos juveniles: ESTADIO 1**



**B) Machos juveniles: ESTADIO 2**



**C) Machos adultos: ESTADIO 3**



**Figura 8.** Estadios y criterios macroscópicos de madurez sexual en machos de condriktios. Las barras blancas indican 1 cm.

**CAPITULO IV.**  
**RESULTADOS.**

**Análisis histológico de órganos reproductivos**

## **ANÁLISIS HISTOLÓGICO DE ÓRGANOS REPRODUCTIVOS**

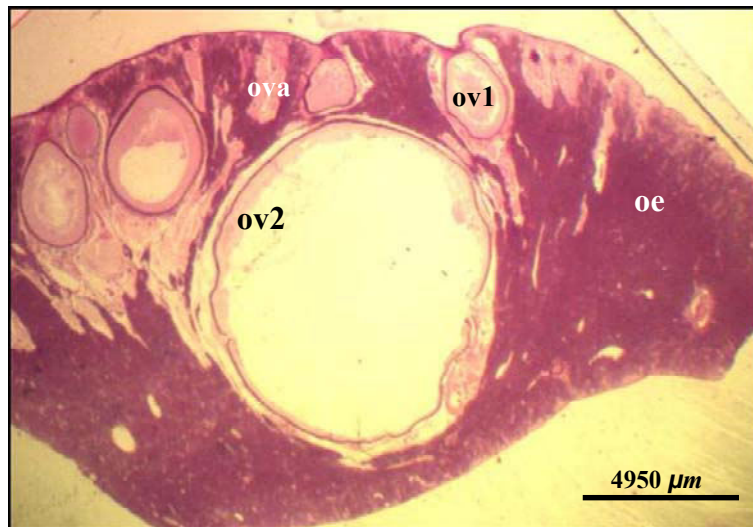
### ***Sistema reproductor en hembras***

El sistema reproductor en hembras está estructurado por un par de ovarios y dos formaciones ductales (oviductos) situados a cada lado de la columna vertebral. En su conformación, los oviductos constituyen un conjunto de significativa dinámica sero-muco-secretante. De acuerdo a sus características anatómicas y funcionales es posible diferenciar tres grandes regiones, en dirección cefálico caudal: el oviducto anterior, el oviducto medio y glándulas anexas (i.e. glándula oviducal, Hamlett *et al.* 1998) y el oviducto posterior denominado comúnmente útero. Las características anatómicas de los órganos reproductivos en *A. castelnaui* y *R. agassizi* son muy similares, por tal motivo la descripción histológica se realizó considerando a ambas especies como una “raya tipo”.

### ***Ovarios***

A partir del análisis anatómico-histológico de los ovarios en las especies estudiadas, no se observaron mayores diferencias en cuanto a la morfología. No obstante, la dinámica del crecimiento y maduración de los folículos fue muy diferente. Para la descripción histológica de los ovarios solo se tuvo en cuenta el estado de madurez dado que, como se mencionó anteriormente, no se encontraron diferencias a nivel específico.

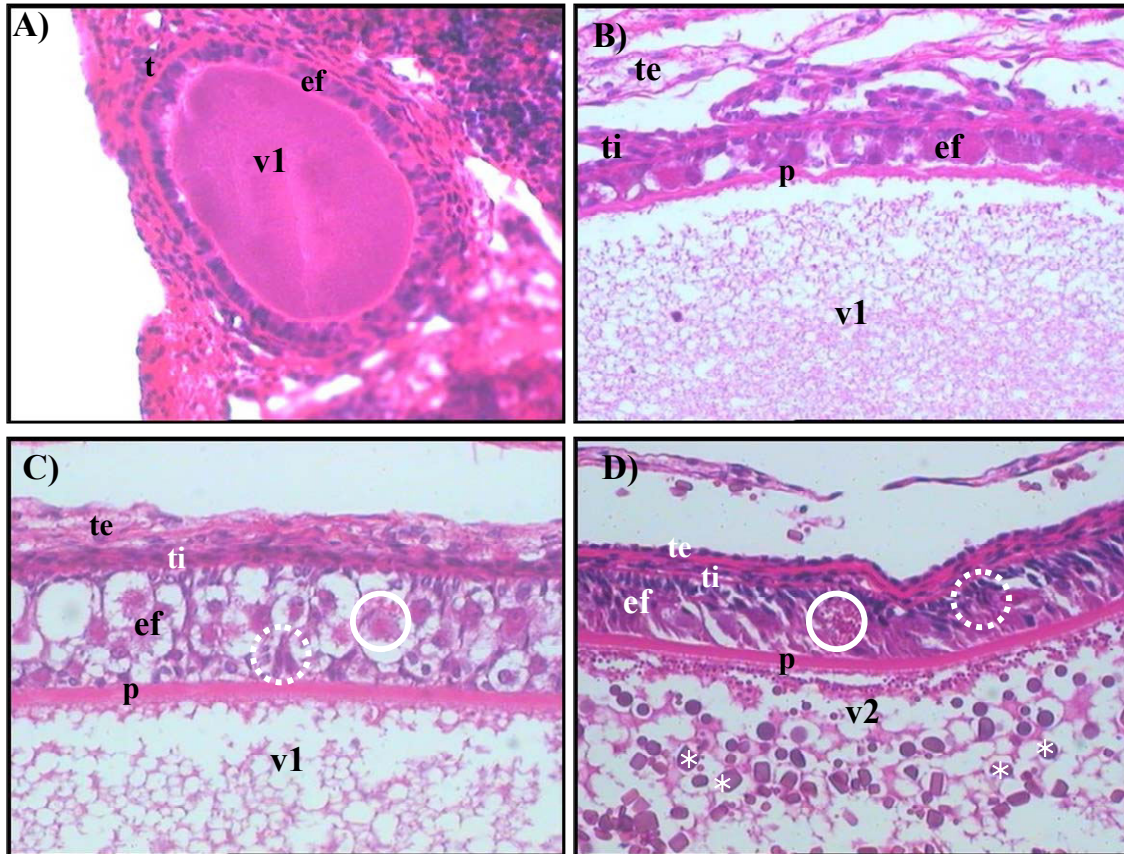
El ovario es una formación mixta germinativo hemocitopoiética envuelta por el mesovario y estructurada en base al tejido germinal, tejido propio del ovario y al órgano epigonal (Figura 9). El desarrollo de la trama germinal, su proliferación, crecimiento y proceso madurativo, dan lugar a la formación de una zona cortical y una zona medular; en esta última se aprecian ovocitos en distintas fases del crecimiento, aislados por infiltraciones de la formación epigonal (Figura 9).



**Figura 9.** Microfotografía del ovario de un ejemplar adolescente de *Atlantoraja castelnaui* donde se diferencia el órgano epigonal (oe), ovocitos atrésicos (ova) y ovocitos en crecimiento con vitelogénesis primaria (ov1) y secundaria (ov2).

Correlativo al desarrollo ovocitario, se observó una marcada diversidad estructural en las membranas secundarias, las cuales se encuentran vinculadas con la sucesión dada desde: a) el estado de crecimiento incipiente, b) estado de vitelogénesis primaria, c) estado de vitelogénesis secundaria y d) las secuencias de la maduración final relacionadas a las últimas divisiones meióticas. Esta última etapa no fue corroborada histológicamente porque se produce previo a la ovulación, cuando los folículos alcanzan un diámetro que excede las posibilidades del procesamiento histológico. El estado de crecimiento incipiente se caracteriza por una envoltura externa, constituida por una teca simple de tejido conjuntivo laminoso, sobre la que asienta el epitelio folicular conformado por un estrato de células isodiamétricas y una formación epitelial simple de apariencia pseudo-estratificada (Figura 10A). En el estado de vitelogénesis primaria la formación de la membrana pellucida es incipiente y el epitelio folicular se presenta con una neta dualidad celular entre componentes de mayor biosíntesis secretante y elementos de sostén. Los ovocitos están revestidos por teca conjuntiva, que propende a diferenciarse en teca externa y teca interna (Figura 10B y C). En la vitelogénesis secundaria es notoria la estratificación de la membrana tecal y la diversidad celular del

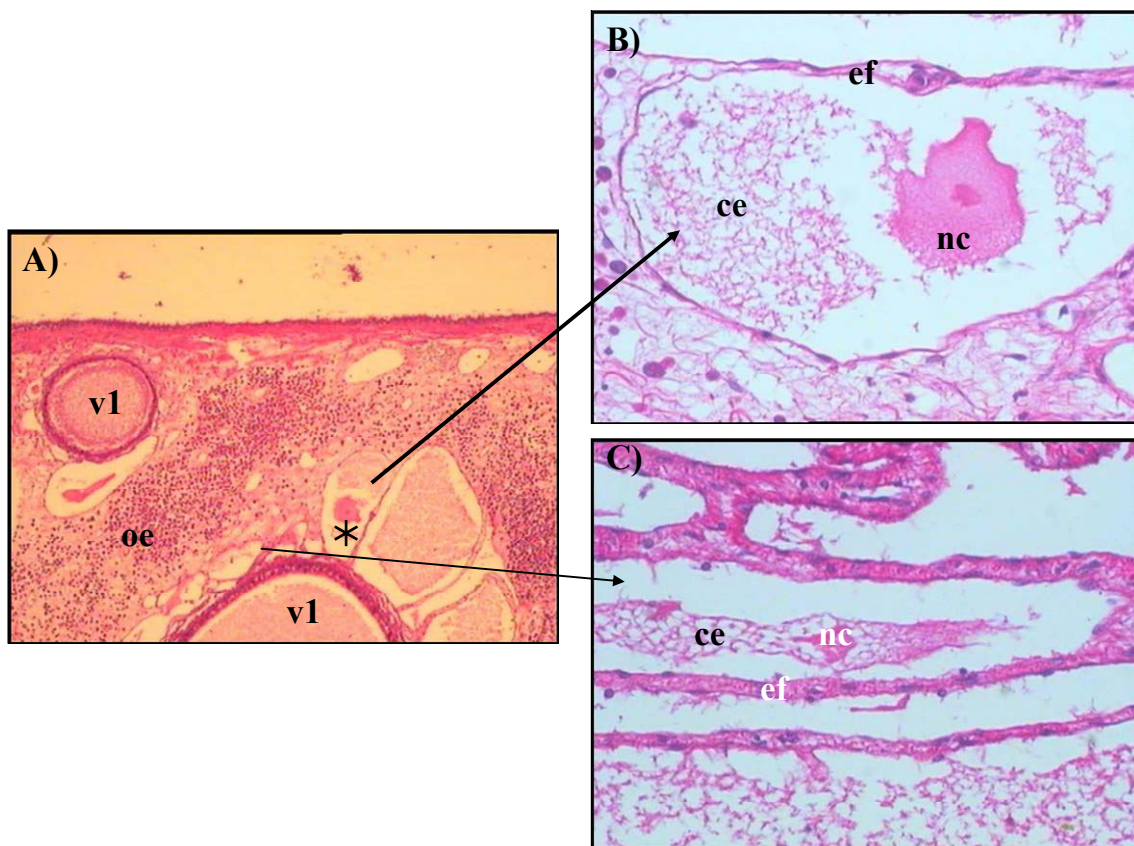
epitelio folicular. La teca externa se observa como una formación membraniforme como revistiendo a la teca interna, mientras que el estrato de células foliculares presenta neta dualidad entre células secretantes activas y elementos de sostén. La membrana pellucida presenta significativo incremento de tamaño, conjuntamente con la formación microvillosa como diferenciación de la membrana plasmática ovocitaria (Figura 10 D).



**Figura 10.** Fases del crecimiento ovocitario acompañado del desarrollo folicular en *Atlantoraja castelnaui*, desde vitelogénesis primaria (v1) con la diferenciación del estrato folicular (ef), estrato tecal simple (t) (A), la teca externa (te) y teca interna (ti) (B), las células de biosíntesis y secretantes (círculos continuos) y células de sostén (círculo punteado) (C), hasta vitelogénesis secundaria (v2) con gránulos de vitelo (asteriscos) (D). Aumento, A-D: 20X.



En los ovarios inmaduros, la zona medular se caracterizó por la presencia de ovocitos en estado de regresión necrobiótica (Figura 11), tipificables por la diversidad de tamaños, el carácter espumoso de los citoplasmas dado por la hidratación y la carencia de las diferenciaciones foliculares y tecaes (Figura 11B). Los estados hipertróficos son marcadamente elipsoidales y todos ellos presentan núcleos en cariólisis y desintegración (Figura 11B). Posiblemente, el destino final de estas células ha de ser el de una reabsorción total y la ulterior regeneración conjuntiva. Por regiones se observaron membranas de carácter residual correspondientes a los estadios ulteriores de las atresias ovocitarias (Figura 11C).



**Figura 11.** Corte de ovario juvenil de *Atlantoraja castelnaui* con abundante órgano epigonal (oe), ovocitos en vitelogénesis primaria (v1) y ovocitos en avanzado estado de atresia (asterisco) (A), con núcleos en cariólisis (nc), citoplasma espumoso (ce) y estrato folicular en retracción (ef) (B), con ulterior formación de estructura residual (C). Aumento, A: 4X, B: 20X y C: 20X.



Los ovarios maduros presentaron ovocitos en diferentes estadios del ciclo madurativo, pero la mayoría se encontraba en estado de vitelogénesis secundaria y sin presencia de oogonias. En individuos maduros también se observó la presencia de ovocitos atrésicos, aunque en menor proporción respecto de los estadios juveniles. Por regiones se observaron membranas residuales de folículos post-ovulatorios, las cuales se diferencian del residuo de ovocitos atrésicos porque presentan vestigios de la estructura folicular más compleja.

#### ***Oviducto anterior – glándula oviducal – útero***

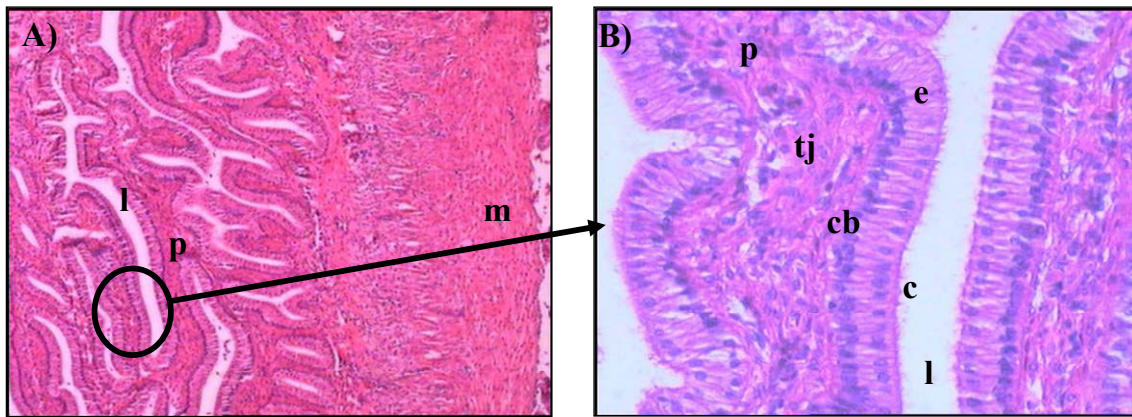
Los oviductos se estructuran sobre la base de una mucosa, escasa o nula submucosa, muscular y serosa. Cada uno de estos estratos presenta significativas particularidades según se trate de estadio juvenil o adulto, o de la fase del ciclo reproductivo.

#### ***Oviducto anterior:***

##### ***Especies ovíparas***

En individuos maduros es una formación tubular caracterizada por la presencia de pliegues longitudinales (Figura 12A) como prominencias de la mucosa. La capa muscular está conformada por estratos de fibrocélulas dispuestas de manera laxa, con una tendencia a ser de carácter longitudinal en los estratos externos y circular en los internos (Figura 12B).

Los pliegues están revestidos por epitelio cilíndrico pseudo-estratificado, distinguiéndose el estrato más profundo correspondiente a las células basales y el superior con características de formaciones ciliares (Figura 12B). El epitelio es principalmente de revestimiento (Figura 12B), pero por regiones se observan células de carácter secretante representadas por glándulas unicelulares. El corion es de tejido conjuntivo laxo con fibras colágenas, elementos celulares libres y escasa irrigación.

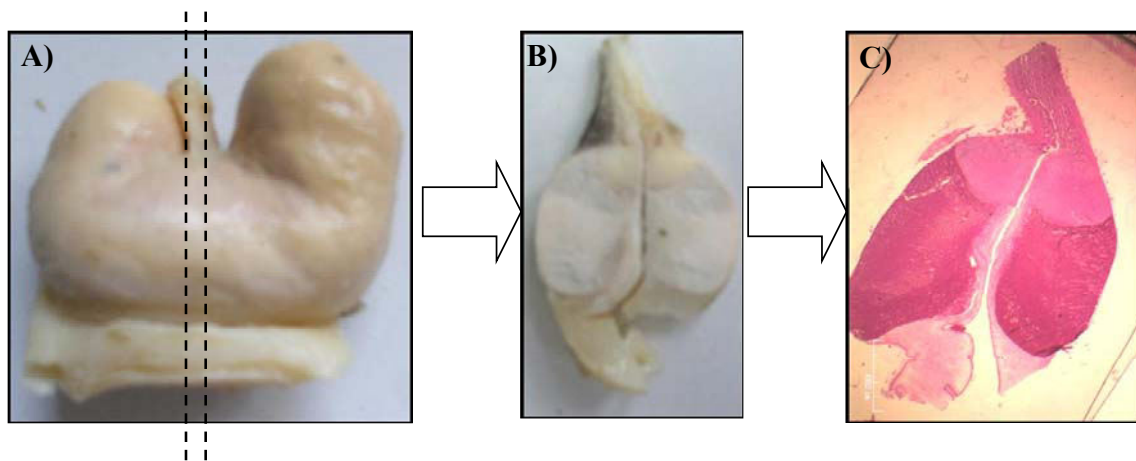


**Figura 12.** Oviducto anterior de *Rioraja agassizi* conformado por el estrato muscular (m) y la mucosa plegada (p) orientada hacia el lumen (l) (A); el epitelio de los pliegues es cilíndrico estratificado (e), con células ciliares (c) y basales (cb) que asientan sobre tejido conjuntivo laxo (tj) (B). Aumento, A: 10X y B: 20X.

### *Glándula oviducal*

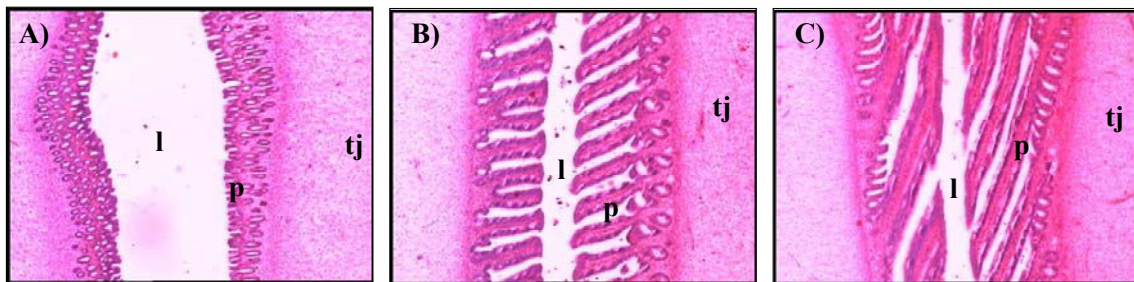
#### *Especies ovíparas*

Para la descripción de la glándula oviducal se realizaron cortes con diferentes orientaciones, pero se consideró únicamente el corte longitudinal efectuado en la línea media de la glándula (Figura 13).



**Figura 13.** Marco referencial de corte elegido (líneas punteadas) para el análisis histológico de la glándula oviducal (A, vista dorsal), del cual se obtuvo una porción de 2 mm (B, vista lateral) para efectuar cortes con micrótopo de < 3 mm de espesor (C) para procesamiento histológico.

En el estadio 1 de madurez las glándulas oviducuales se identifican macroscópicamente como un engrosamiento del complejo ductal, sin diferenciarse las diferentes regiones que las componen. En el estadio 2 las glándulas todavía presentan características embrionarias en todas sus estructuras con predominio neto, en superficie relativa, de tejido conjuntivo. Todas las formaciones glandulares se encuentran en desarrollo sin presencia de secreción activa; en estadios juveniles avanzados (estadio 2 tardío) pueden distinguirse las zonas que han de constituir el lóbulo anterior (secreción mucosa) y posterior (secreción serosa) (Figura 14).

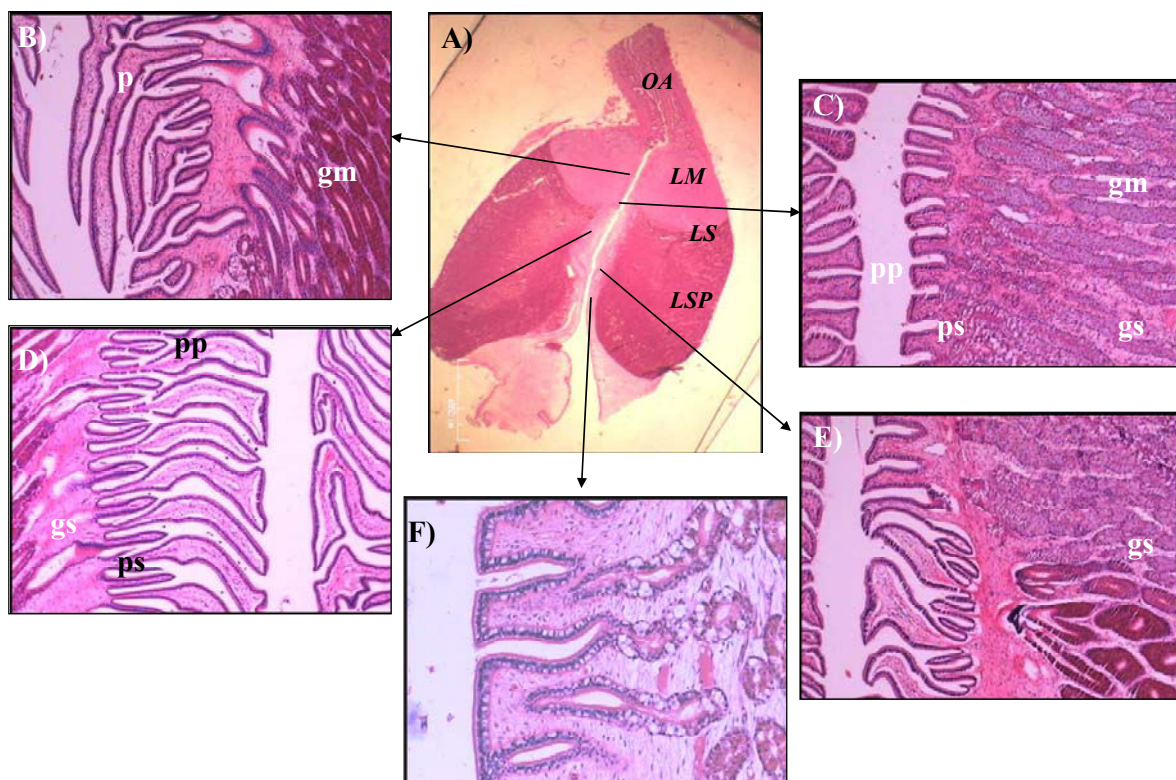


**Figura 14.** Corte la glándula oviducal de una hembra juvenil de *Atlantoraja castelnaui* con el incipiente lóbulo mucoso (A), lóbulo seroso (B) y la región terminal (C); en las tres porciones de la glándula se distinguen las incipientes papilas (p) orientadas hacia el lumen (l) y abundante tejido conjuntivo (tj) subyacente a estas. Aumento, A-C: 4X.

En hembras adultas, las glándulas oviducuales son la formación más voluminosa y morfo-fisiológicamente diversa del complejo ductal. Está constituida principalmente por dos grandes lóbulos bien delimitados, uno anterior de secreción mucosa (lóbulo mucoso) y otro posterior de secreción serosa (lóbulo seroso) (Figura 15A).

El lóbulo anterior presenta una mucosa papilar tubular, seguida del estrato muscular y la serosa. Las papilas son de pequeño tamaño, se continúan con largas glándulas tubulosas simples o ramificadas y se disponen de manera regular y uniforme (Figura 15B). El epitelio es simple, cuticular y asienta sobre un corion de tejido conjuntivo laxo. El estrato muscular se encuentra escasamente representado, con notorio adelgazamiento en relación al oviducto anterior. El lóbulo seroso está conformado por dos regiones: una más estrecha lindante al lóbulo mucoso (Figura 15C) y otra de mayor

superficie a la cual podemos denominar “lóbulo seroso propiamente dicho” (Figura 15D). Al igual que el lóbulo mucoso presenta una mucosa, un estrato muscular y una serosa. La mucosa es tipificable por la presencia de largas formaciones papilares, revestidas por epitelio cilíndrico simple. Las papilas principales se orientan en dirección cefálico-caudal y las papilas secundarias, de menor longitud, presentan un epitelio que se continúa con la formación glandular tubulosa simple o ramificada (Figura 15E). El corion es de conjuntivo laxo a nivel de la zona villosa y papilar y reticular en la porción glandular. La musculatura es reducida al igual que en el lóbulo mucoso. La región terminal de la glándula se caracteriza por presentar epitelio cilíndrico simple o estratificado que por zonas se invagina diferenciándose en glándulas unicelulares o tubulosas simples (Figura 15F). El corion es de tejido conjuntivo laxo de considerable espesor y presentando células indiferenciadas, macrófagos y fibroblastos.



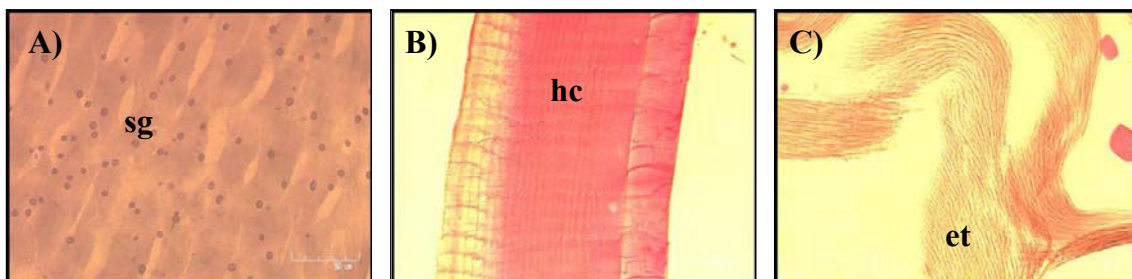
**Figura 15.** Corte del oviducto medio de *Rioraja agassizi* donde se distingue el oviducto anterior (OA), el lóbulo mucoso (LM), seroso (LS) y seroso propiamente dicho (LSP) de la glándula oviducal (A). Cada uno de los lóbulos (B-F) presenta características propias determinadas por prolongaciones papilares (p) primarias (pp) y secundarias (ps) que se orientan a la luz ductal y que están asociadas a glándulas mucosas (gm) y serosas (gs). Aumento, B-F: 20X.



*Glándula oviducal: tipos de secreción*

*Especies ovíparas*

El lóbulo de secreción mucosa está asociado con la secreción de una compleja sustancia mucilaginosa, presumiblemente conformada por mucinas y de proteínas fibrilares (Figura 16A). Es probable que esta sustancia (i.e. *egg jelly*, Hamlett *et al.* 1998) brinde soporte hidromecánico a los ovocitos en el interior de la cápsula. La secreción serosa es el principal componente de la cápsula coriácea. Esta secreción parecería ser liberada por pulsos simultáneos producidos en diferentes regiones en dirección lateral y cefálico-caudal. Este tipo de secreción es causal de la estratificación que se observa en los cortes histológicos de las paredes de las cápsulas (Figura 16B). La región terminal de la glándula oviducal está asociada con la producción y secreción de la envoltura terciaria, es decir, las membranas filamentosas o vellosidades que recubren a las cápsulas (Figura 16C). El aspecto filamentoso y elástico de esta cobertura incrementa la superficie de adherencia de las cápsulas a diferentes elementos del fondo marino.

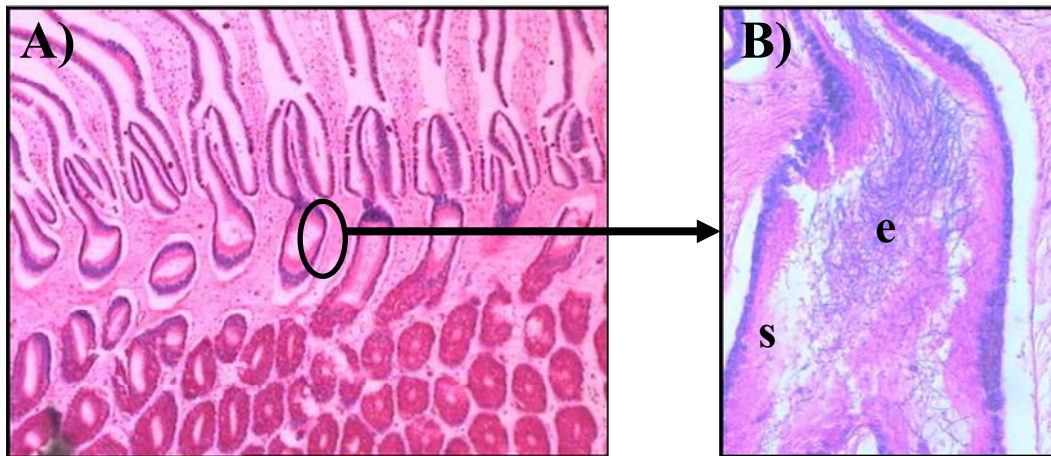


**Figura 16.** Tipos de secreción de la glándula oviducal. Sustancia de consistencia gelatinosa (sg) secretada en el lóbulo mucoso (A); secreción serosa que conforma la pared estratificada de la cápsula (hc) (B); envoltura terciaria de la cápsula (et) secretada por la porción terminal (C). En la figura A se presenta la escala utilizada en estas microfotografías.

*Glándula oviducal: almacenamiento de esperma*

***Especies ovíparas***

En hembras ovíparas se observó la presencia de espermatozoides en el lumen de los túbulos papilares, correspondientes a la porción anterior del lóbulo seroso de las glándulas oviducal (Figura 17A). El epitelio de estos túbulos presentó dualidad en cuanto a su funcionalidad, dado por la presencia conjunta de células ciliares y secretoras (Figura 17B). Los espermatozoides se presentaron de manera desagregada, inmersos en una matriz proteica, sin la conformación de espermatoblasto (Figura 17B).

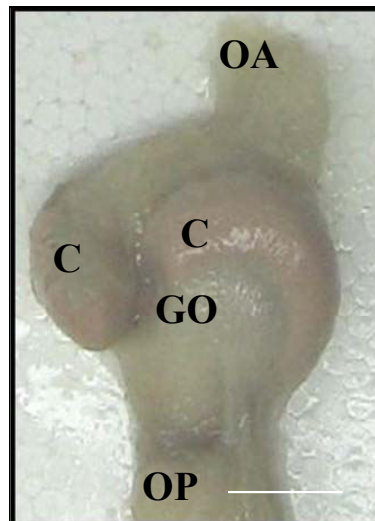


**Figura 17.** Porción apical (círculo) glandular del lóbulo seroso de la glándula oviducal de la raya *Rioraja agassizi* (A), donde se observa la presencia de esperma desagregado (e) inmerso en secreción proteica (s) (B). Aumento, A: 4X y B: 20X.

***Glándula oviducal***

***Especie vivípara***

El tamaño y complejidad de las glándulas oviducal de *Z. brevirostris* son considerablemente menores respecto de las especies ovíparas. Macroscópicamente, los extremos laterales o cuernos se presentan orientados hacia la región ventral de la cavidad abdominal (Figura 18). La estructura microscópica es similar a la observada en las especies ovíparas. Se distingue el lóbulo mucoso anterior, el lóbulo seroso y entre los lóbulos se observa una región intermedia de menor tamaño.

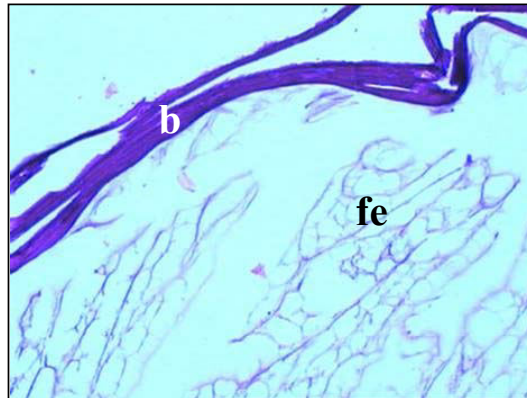


**Figura 18.** Fotografía del complejo ductal medio, conformado por la glándula oviducal (GO) con los cuernos (C) orientados hacia la región ventral del cuerpo, la porción final del oviducto anterior (OA) y el comienzo del oviducto posterior (OP), de una hembra adulta de *Zapteryx brevirostris*. La barra blanca indica 1 cm.

#### ***Glándula oviducal: tipo de secreción***

##### ***Especie vivípara***

Al momento de descender al útero y atravesar la glándula oviducal, todos los ovocitos son encapsulados por una única membrana proteica transparente secretada por las glándulas del lóbulo seroso (Figura 19). Dado que persiste hasta las últimas etapas del desarrollo embrionario, es probable que los componentes de esta membrana le confieran “elasticidad” y permeabilidad al oxígeno y moléculas de pequeño tamaño. El lóbulo mucoso está bien desarrollado pero, a diferencia de lo observado en rayas, en no se observó secreción gelatinosa en el interior de las cápsulas.

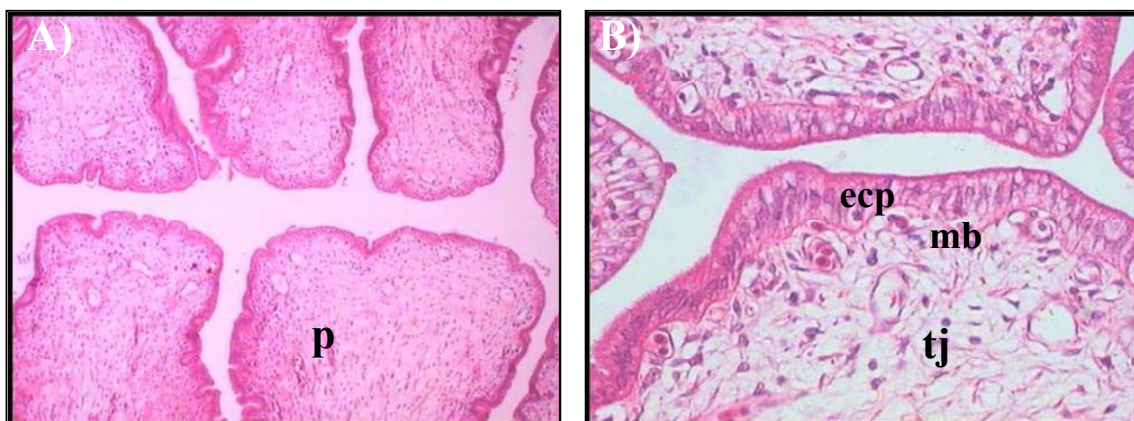


**Figura 19.** Membrana proteica que recubre a los ovocitos fecundados de *Zapteryx brevirostris*, compuesta por un borde de mayor grosor (b) y fibras elásticas (fe). Aumento, 10X.

### *Útero*

#### *Especies ovíparas*

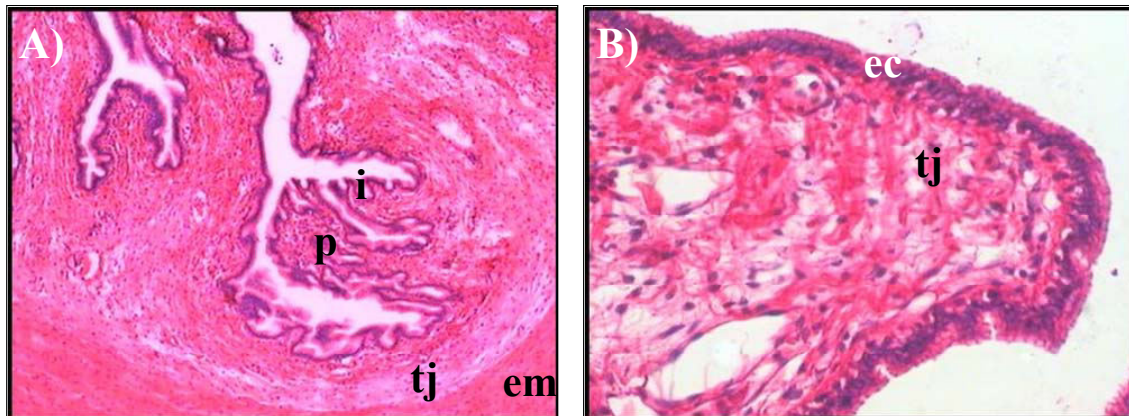
En los úteros inmaduros la mucosa está constituida por papilas prominentes (Figura 20A) y revestidas por epitelio cilíndrico alto, sin distinguirse cutícula y cilias, asentado sobre corion de tejido conjuntivo laxo (Figura 20B). A esta estructuración le siguen compactas formaciones fibrocelulares conformada en dos estratos: el interno presenta orientaciones diversas por parte de sus haces musculares, y el externo con fibras laxamente distribuidas (Figura 20B).



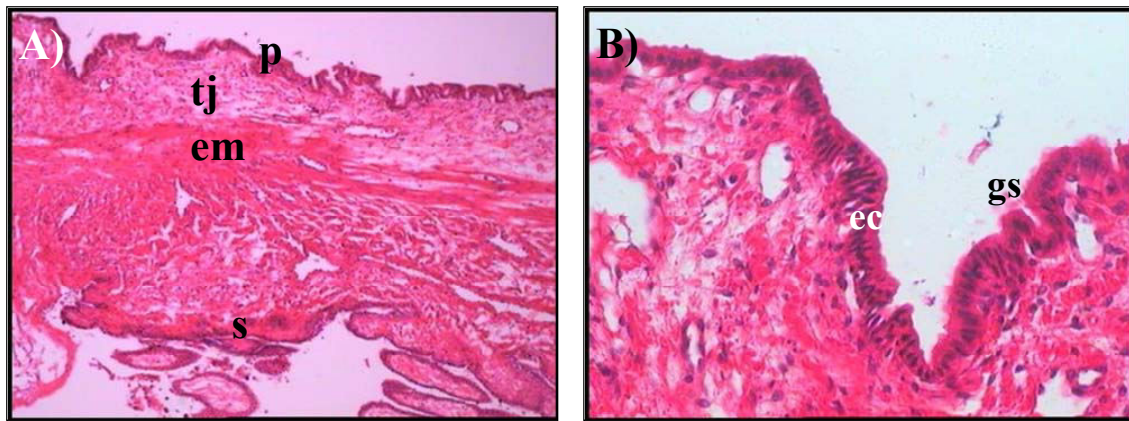
**Figura 20.** Corte del útero de *Atlantoraja castelnaui* inmadura conformado por papilas (p) (A), las cuales están revestidas por epitelio cilíndrico pseudoestratificado (B) asentado sobre corion de tejido conjuntivo laxo. Aumento, A: 4X y B: 20X.



En el útero de hembras adultas que no presentan cápsula, se observan crestas bien desarrolladas cuya superficie se incrementa notoriamente por formaciones papilares que le otorgan carácter foliar a las crestas (Figura 21A). El epitelio de estas crestas es pavimentoso estratificado, con la mayoría de las células superficiales presentando cilias (Figura 21B). Como consecuencia de la orientación de corte, en ocasiones se observan los contornos rectangulares de las celulares (Figura 21A). El útero adulto se caracteriza por abundantes regiones areolares y la notable vascularización arterio-venosa (Figura 21B). En hembras con cápsulas en formación o completamente formados y alojados en los úteros, las paredes uterinas se presentan notoriamente adelgazadas respecto de la situación anterior (Figura 22A). El epitelio del útero es de carácter ciliar y por regiones presenta gránulos de secreción, que posiblemente pueden ayudar en el transporte de las cápsulas. En hembras que liberaron las cápsulas recientemente, las paredes son muy delgadas y se observan mayores indicios de irrigación arterio-venosa (Figura 22B).



**Figura 21.** Corte de útero de *Atlantoraja castelnaui* maduro con papilas (p) e invaginaciones (i) que asientan sobre tejido conjuntivo laxo (tj) y estrato muscular (em) (A) y están recubiertas por epitelio cilíndrico (ec) (B). Aumento, A: 4X y B: 10X.

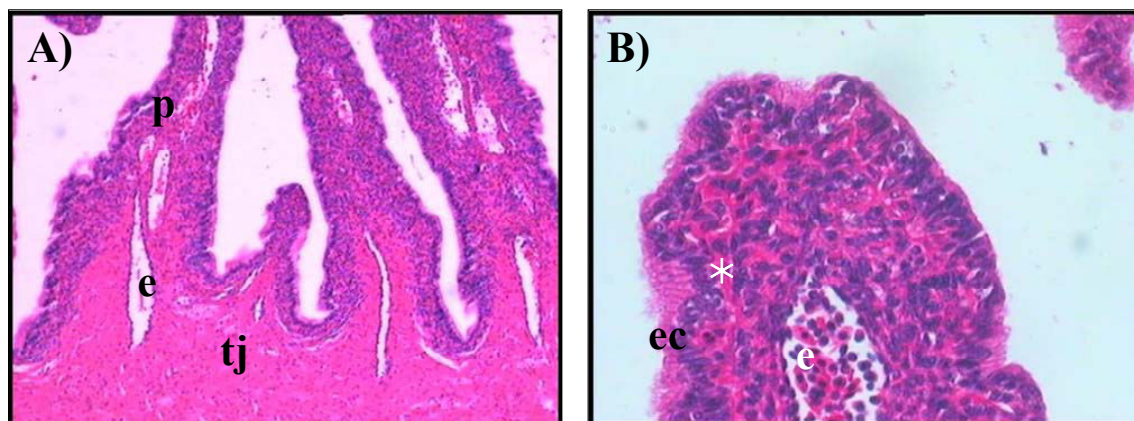


**Figura 22.** Corte de útero de *Atlantoraja castelnaui* con cápsula en el interior donde se observan las papilas (p), el tejido conjuntivo (tj), el estrato muscular (em) y la serosa (s) (A); el epitelio que es de tipo cilíndrico (ec) con gránulos de secreción (gs) en algunas regiones (B). Aumento, A: 4X y B: 10X.

### Útero

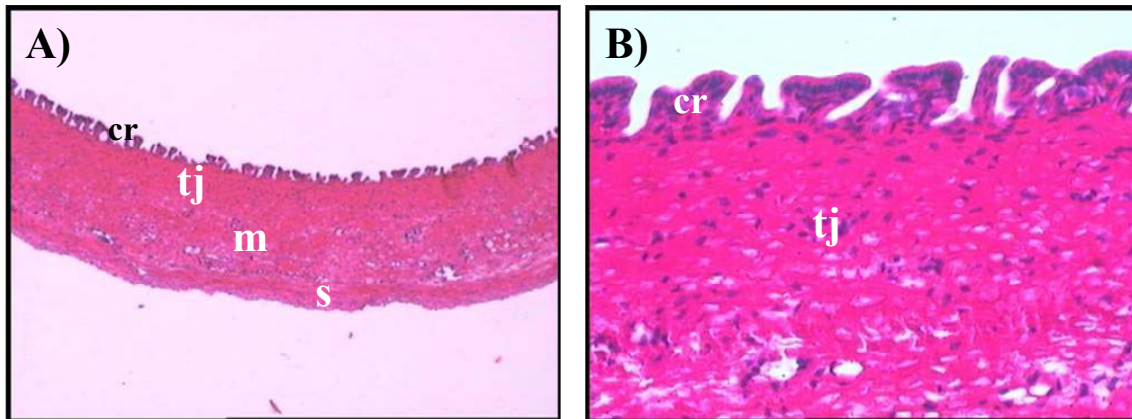
#### Especie vivípara

En hembras adultas no gestantes el útero presenta características del tipo “placentoide” dado por largas formaciones villosas o papilas (Figura 23A), revestidas por epitelio cilíndrico alto, el cual asienta sobre un tejido conjuntivo ricamente vascularizado (Figura 23B). La musculatura es robusta y dispuesta en estratos de diferente orientación.



**Figura 23.** Corte de útero maduro de una hembras adulta no gestante *Zapteryx brevirostris*, donde se observan largas prolongaciones papilares (p) que asientan sobre tejido conjuntivo laxo (tj) (A), con abundante irrigación arterio venosa (e) y cubiertas por epitelio cilíndrico (ec) asentado sobre membrana basal (asterisco) (B). Aumento, A: 4X y B: 20X.

En hembras gestantes las paredes de los úteros son notablemente más delgadas, la capa muscular se encuentra reducida y la densidad de las vellosidades (número / área) es menor como consecuencia de la dilatación de la pared uterina (Figura 24A). Durante este estadio el epitelio permanece cilíndrico y no se observan signos de secreción (Figura 24B). En hembras en condición de post-parto reciente, los úteros se observan dilatados con paredes delgadas y con evidentes signos de profusa irrigación.



**Figura 24.** Corte de útero maduro de *Zapteryx brevirostris* gestante con pequeñas papilas (p) que asientan sobre tejido conjuntivo (tj), estrato muscular (m) y serosa (s) (tj) (A); cada papila está recubierta por epitelio cilíndrico simple (B). Aumento, A: 4X y B: 20X.

### ***Sistema reproductor en machos***

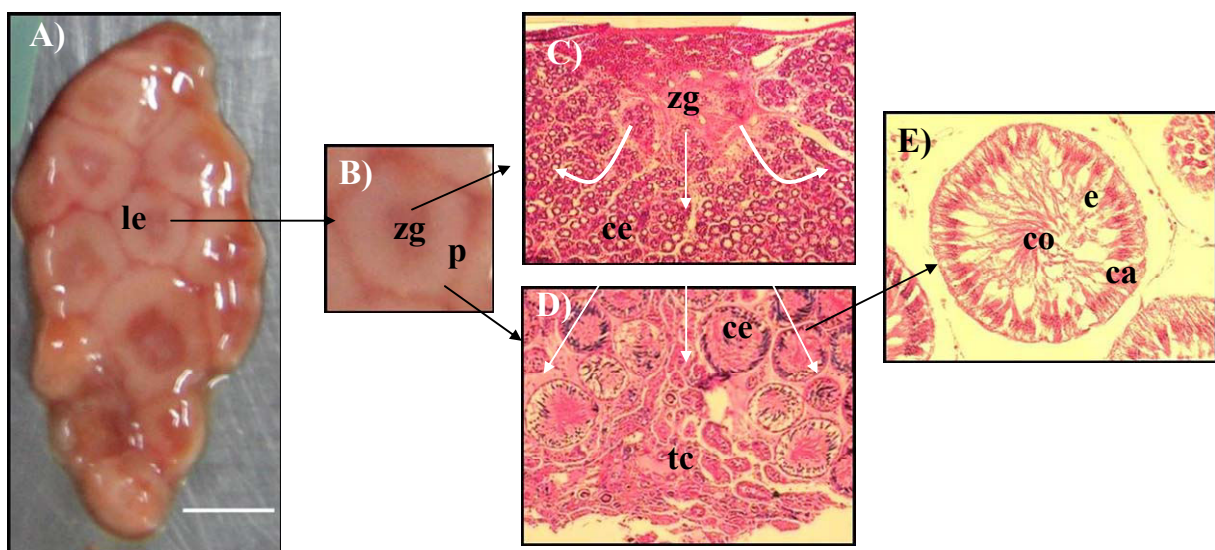
El sistema reproductor masculino de los condrictios está conformado internamente por los testículos, *rete testis*, epidídimos, ductos deferentes y vesícula seminal, y externamente por los claspers o mixopterigios. Estos órganos se encuentran pareados a cada lado línea media del cuerpo.

#### ***Testículos***

Son órganos elongados, con ubicación retro-peritoneal y están rodeados e infiltrados por el órgano epigonal. Se estructuran en función de lóbulos o vesículas espermáticas conformadas por acinos seminíferos o espermatocistos, cada uno de



elevada sincronidad funcional. Los cistos presentan dos tipos de elementos celulares: las células germinales y somáticas, representadas por las espermatogonias de origen y las células de Sertoli, respectivamente. Las espermatogonias dan lugar a la serie germinal que culmina en los espermatozoides mientras que las células de Sertoli cumplen la función nutricia. De acuerdo a la organización testicular y sucesión proliferativa y madurativa de los espermatocistos, los testículos de las especies en estudio corresponden a la “forma compuesta” (*sensu* Pratt 1988). La zona germinal se encuentra en la región central de la superficie dorsal del lóbulo (Figura 25A y B). Correlativamente con la maduración de las espermatogonias, los espermatocistos derivan de esta región y se dispersan en forma radial hacia la periferia lobular (Figura 25C y D). En las últimas etapas de la espermatocitogénesis los espermatozoides se disponen agrupados en forma espermatoblastos, con los cariosomas hacia la periferia y las colas hacia el centro (Figura 25E).



**Figura 25.** Testículo de un ejemplar adulto de *Zapteryx brevirostris* conformado por lóbulos espermáticos (le) (A), donde se diferencian la zona germinal (zg) y la periferia (p) (B). El patrón de crecimiento y maduración (flechas blancas) de los espermatocistos (ce) es desde la zona germinal (zg) (C) hasta los túbulos colectores (tc) (D). Los espermatozoides (e) se disponen con los cariosomas (ca) orientados hacia el borde y con las colas (co) hacia el centro (E). La línea blanca representa 1 cm; Aumento, C y D: 4X, E: 20X.

***Testículo: escala madurativa de los sucesos involucrados en la espermatogénesis***

La espermatogénesis implica los sucesos madurativos que se desarrollan en la transformación de espermatogonias a espermatozoides. Estos pueden sintetizarse en cinco etapas basadas en tres eventos: proliferativo (reproducción de las espermatogonias), meiótico (formación de los espermatocitos de primer y segundo orden a espermátidas) y madurativo (formación de espermátidas y posterior transformación en espermatozoides).

**Zona germinal**

En la zona germinal se presentan células indiferenciadas, muchas de las cuales corresponden a espermatogonias primarias y elementos juveniles de estirpe sertoliana. La formación de los espermatocistos comienza con el desarrollo de la membrana basal y la división de las espermatogonias y células de Sertoli. En los cistos de reciente formación, asentado sobre la membrana basal se encuentra el epitelio sertoliano al que siguen estratos de epitelio germinativo conformado por series de espermatocito de reciente formación. Luego de sucesivas divisiones mitóticas es posible observar a las células de Sertoli en la periferia del cisto y varias capas de células germinales por debajo de éstas. Al finalizar esta etapa el tamaño de los cistos se incrementa considerablemente y se observa el desplazamiento hacia la periferia del lóbulo espermático (Figura 26).

**Etapa I. Diferenciación de espermatocitos (meiótica)**

El epitelio seminal se estructura en base a la presencia de espermatogonias en la periferia y de células de Sertoli en la porción más interna, lindantes a la basal. Las espermatogonias son células isodiamétricas con núcleos compactos y más pequeños que el de las células sertolianas (Figura 26A). A partir de la primera división meiótica, las espermatogonias dan lugar a espermatocitos de primer orden y finalmente a los de segundo orden (Figura 26A). El espesor del epitelio seminífero se incrementa como resultado de las sucesivas divisiones celulares.

**Etapa II. Formación de espermátidas**

Las espermátidas resultan de la segunda división meiótica y presentan un diámetro

mucho menor respecto de los citos de primer y segundo orden. Esta etapa representa el final de la espermatocitogénesis y el inicio de la espermiogénesis. Hacia el final de esta fase las espermatidas se presentan en íntima vinculación con las células de Sertoli, dando lugar al denominado “espermatooblasto” (Figura 26B). El tamaño de los cistos disminuye como consecuencia de las divisiones meióticas.

### **Etapa III. Espermiación**

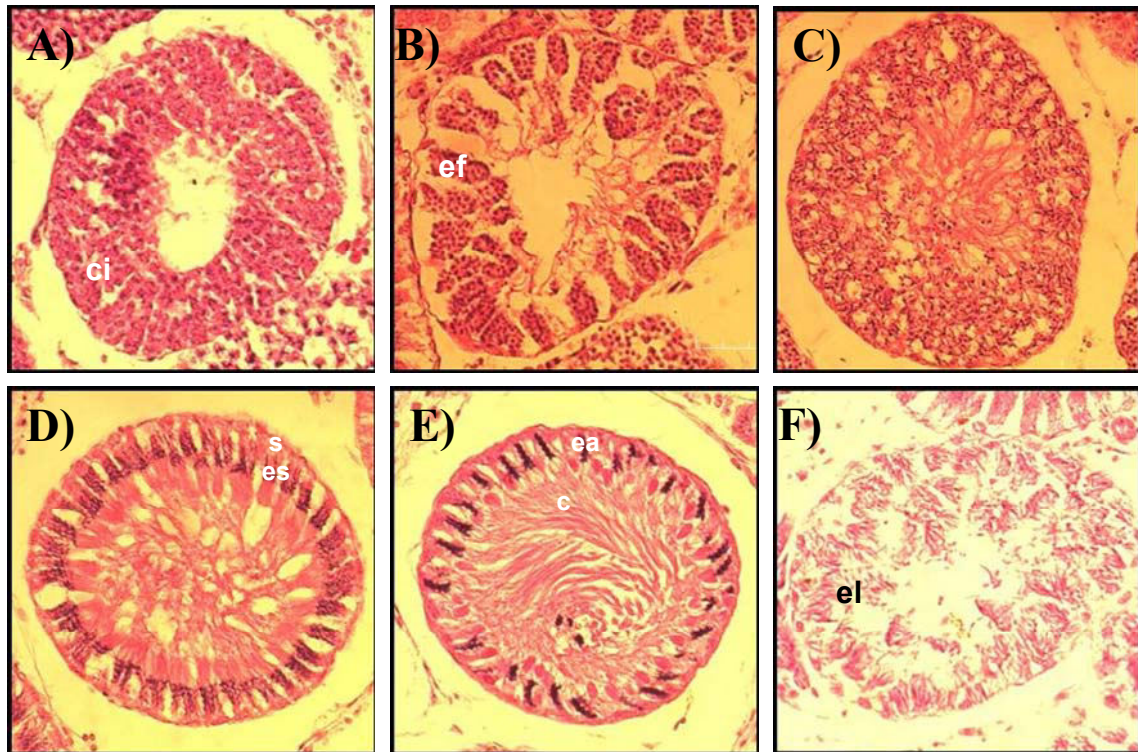
Se caracteriza por la total transformación del epitelio seminal en espermatozoides orientados axialmente y vinculados con las células nutricias de Sertoli. La transformación de espermatidas en espermatozoides vía espermiación involucra el gradual crecimiento de la cola, la diferenciación del cariosoma y la casi total desaparición del citoplasma (Figura 26C).

### **Etapa IV. Maduración de espermatozoides**

Los espermatozoides se agrupan formando el espermatooblasto, con los cariosomas orientados hacia la periferia del espermatocisto e incluidos en la región apical de las células de Sertoli (Figura 26D). Correlativo al estado madurativo, se observa un significativo incremento en la agrupación y compactación de los espermatozoides (Figura 26E).

### **Etapa V. Estado involutivo**

Los espermatocistos presentan escaso número de células sertolianas y espermatozoides dispuestos de manera desagregada. Los cistos ingresan a un estado involutivo tipificable por los núcleos picnóticos y desintegración citoplásmica, características que evidencian el final de la sucesión madurativa (Figura 26F). Estos cistos serán reemplazados por la regeneración observada en la zona testicular “embrionaria” germinal.



**Figura 26.** Etapas de la espermatogénesis posteriores a la formación de los espermatocitos. **A)** etapa I, espermatocitos inmaduros (ci); **B)** etapa II, espermátidas recientemente formadas (ef); **C)** etapa III, espermiación; **D)** inicio de etapa IV, espermatozoides desagregados (es) asociados a células de Sertoli (s); **E)** final de etapa IV, espermatozoides agregados (ea) con las colas (c) orientadas hacia el centro formando “espermatoblastos”; **F)** etapa V, cisto involutivo con espermatozoides libres (el). Aumento, A-F: 20X.

En los estadios juveniles los testículos están conformados por lóbulos espermáticos de pequeño tamaño y presencia de órgano epigonal. Con el avance en la maduración, la superficie relativa ocupada por el órgano epigonal disminuye y los lóbulos espermáticos se incrementan en tamaño. En cada uno de estos lóbulos se observan solamente espermatocitos inmaduros, desde las etapas germinativas hasta

espermaticos de segundo orden.

Los testículos maduros están conformados por lóbulos testiculares con acinos en diferentes etapas de la espermatogénesis, desde estadios germinales hasta las etapas posteriores de la espermiogénesis. La superficie infiltrativa de órgano epigonal disminuye correlativamente con el aumento de los lóbulos espermáticos. Los túbulos colectores que rodean a los lóbulos espermáticos están desarrollados, aunque la presencia de espermatozoides en el interior de estos es dependiente de la estacionalidad reproductiva.

#### ***Rete testis, epidídimos y ductos deferentes***

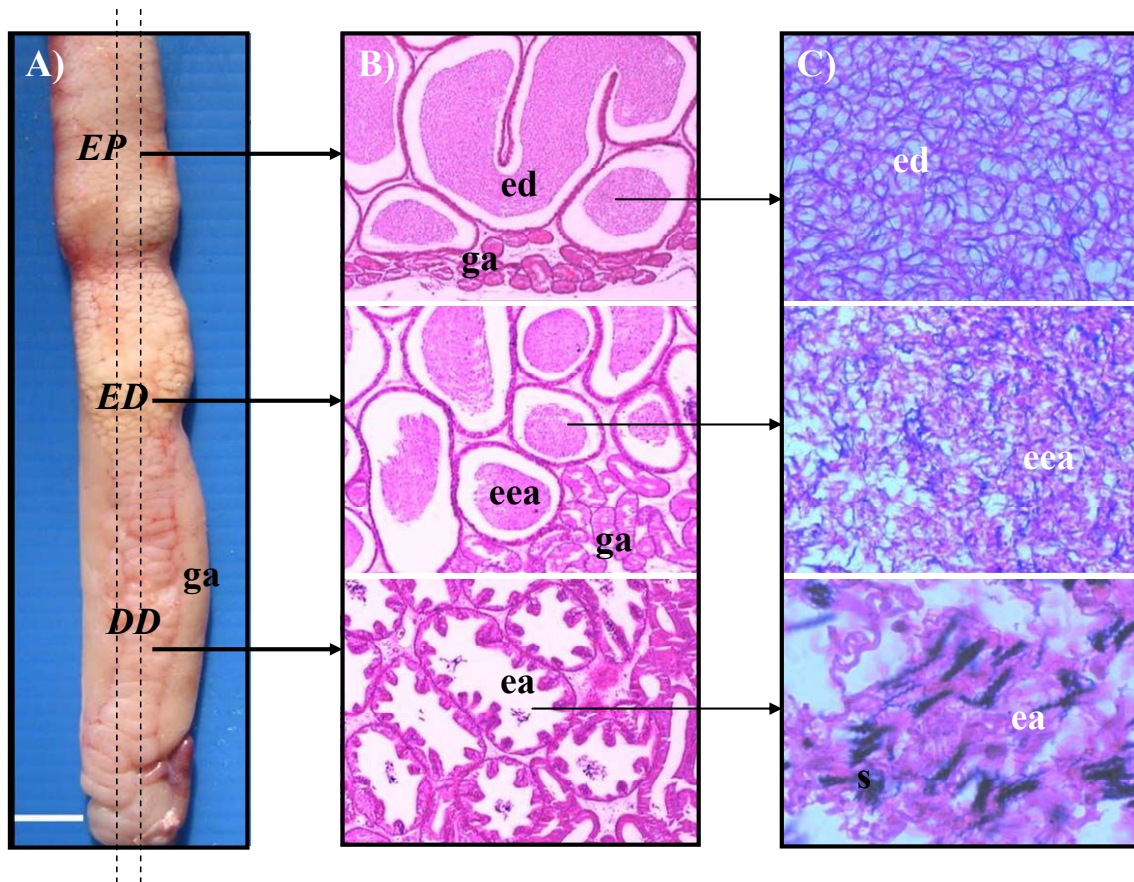
En las etapas finales, como resultante del cese de la espermatogénesis, se presenta el vaciamiento de los espermatocitos en una red colectora o *rete testis* intra-testicular por donde desciende el espermatozoide hasta los ductos eferentes hasta el epidídimo, ductos deferentes, vesícula seminal y claspers.

En la porción ventral y circundante de los lóbulos espermáticos se presentan una serie de túbulos colectores, o *rete testis* intratesticular, de diámetro variable en relación al período reproductivo (ver adelante ducto maduro). Esta red colectora desemboca a través de los ductos eferentes en el epidídimo, una formación tubular contorneada y compleja en la que se distinguen dos regiones (proximal y distal) (Figura 27A). El epidídimo proximal es una formación tubular estructurada por ductos de pequeño diámetro y notable enrollamiento, constituidos por un epitelio columnar ciliado dispuesto en forma compacta sobre un estrecho corion y formaciones fibro-musculares. Asociados a los ductos epididimarios se observan glándulas anexas ramificadas, denominadas glándulas de Leydig (Hamlett *et al.* 1999), que secretan un fluido viscoso al lumen del epidídimo. La porción distal del epidídimo se caracteriza por el aumento progresivo del enrollamiento y correlativa disminución de diámetro. Los ductos deferentes se caracterizan por el menor enrollamiento y significativo aumento en el diámetro del lumen. En el interior se observan abundantes gránulos de secreción, conformando una matriz.

En ejemplares juveniles los ductos son de menor tamaño y están separados por abundante cantidad de tejido conjuntivo. Las glándulas de Leydig están vinculadas a la producción de orina y no producen secreciones al lumen del complejo ductal. El epitelio de los ductos es cilíndrico simple con la presencia de cilias. En adultos, durante la temporada reproductiva, el lumen de estos ductos se encuentra lleno de espermatozoides libres dispuestos de manera individual junto a elementos celulares descamativos y



densos componentes de secreción (Figura 27B y C). El epidídimo distal cambia su estructuración respecto de la porción proximal. En la superficie epitelial observa la diferenciación apical de células, conformando “manojos” de apéndices que se proyectan desde cada célula hacia la luz del conducto, dando lugar a las estereocilias (Figura 27B). Esta porción del epidídimo es membranosa y los espermatozoides libres comienzan a reagruparse de manera similar a lo observado en las últimas etapas de la espermiogénesis testicular (Figura 27C). Estos manojos de espermatozoides están inmersos en una densa masa granular compuesta por gránulos de secreción, células nutricias, células sertolianas y elementos descamativos libres, dando lugar a una matriz donde están inmersos los espermatozoides (Figura 27C). En los tramos más distales del epidídimo, se atenúa el grado de enrollamiento hasta finalmente desembocar en el ducto deferente (Figura 27B). Correlativo a la disminución del enrollamiento se observa el incremento en la superficie ductal dada por la presencia de crestas cubiertas por epitelio pseudo-estratificado (Figura 27B). La musculatura se presenta engrosada con respecto a lo observado en el epidídimo, al igual que la superficie ocupada por las glándulas anexas (Figura 27B). En su conjunto, los espermatozoides, elementos descamativos libres y la secreción liberada por las glándulas formarían en esperma (Figura 27C).

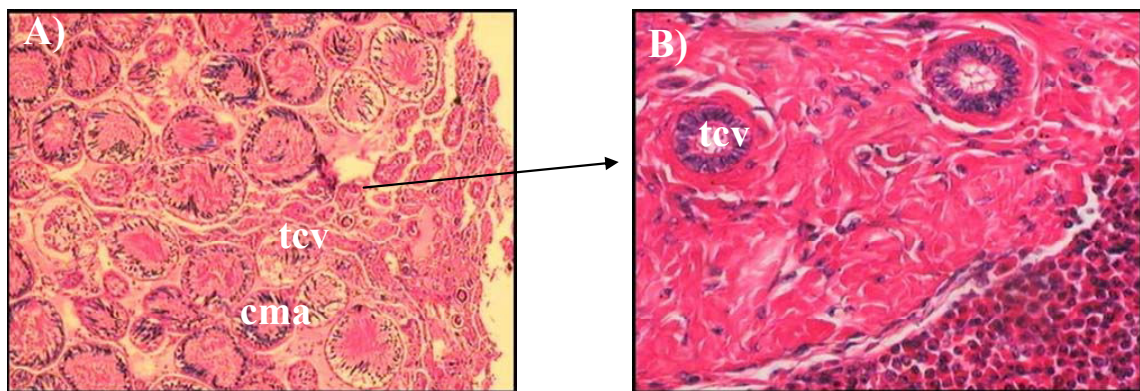


**Figura 27.** Tracto reproductivo de macho maduro compuesto por la porción proximal (EP) y distal del epidídimo (ED), los ductos deferentes (DD) y las glándulas anexas (ga) (A). En las diferentes regiones se observan cambios en la relación número / superficie de los ductos (B) y en el estado de agregación de los espermatozoides, desde espermatozoides desagregados (ed), en agregación (eea) y agregados (ea) dentro de una matriz proteica (C). La línea blanca representa 1 cm y la línea punteada el sitio de corte. Aumento, B: 4X y C: 20X.

### ***Estacionalidad reproductiva***

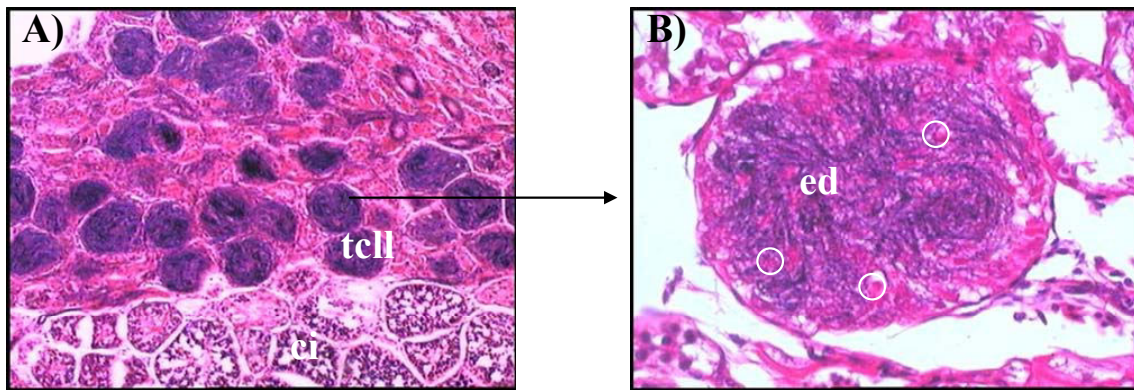
Si bien el patrón de organización testicular es el mismo en las especies analizadas, se observaron diferencias estacionales en la proporción testicular ocupada por cistos maduros. En los lóbulos testiculares de *A. castelnaui* y *R. agassizi* se observaron cistos correspondientes a todas etapas madurativas de la espermatogénesis. En la mayoría de los meses analizados se registró la presencia de espermatoцитos maduros y de

espermatozoides en los epidídimos y ductos deferentes. Contrariamente, en *Z. brevirostris* se observaron tres patrones en cuanto a la maduración de los cistos espermáticos y la presencia de espermatozoides en el tracto reproductivo. En los meses de primavera, la mayoría de los cistos fueron inmaduros y el lumen de los ductos no presentó esperma. En verano la totalidad de los cistos espermáticos se encontraron en las últimas etapas de la espermiogénesis (Figura 28A) y el lumen de los túbulos colectores (Figura 28B) y de los ductos, desde la *rete testis* hasta la vesícula seminal, no presentó espermatozoides.



**Figura 28.** Condición reproductiva de machos de *Zapteryx brevirostris* observada en verano, caracterizada por espermocistos maduros (cma) (A) y túbulos colectores vacíos (tcv) (B). Aumento, A: 10X, B: 20X.

Durante los meses de invierno la totalidad de los cistos espermáticos fueron inmaduros, pero se observó esperma en el lumen de los túbulos colectores (Figura 29A) y de todo el complejo ductal, hasta la vesícula seminal. Como fue mencionado anteriormente, el esperma se observa en diferentes estados de agregación a lo largo del complejo ductal. A diferencia de lo observado en las últimas etapas de la espermiogénesis, donde los espermatozoides se observan formando “espermatoblastos”, en los túbulos colectores los espermatozoides se presentan de manera desagregada junto a las células de Sertoli (Figura 29B).



**Figura 29.** Condición reproductiva de machos de *Zapteryx brevirostris* observada en invierno, caracterizada por espermatocistos inmaduros (ci) y túbulos colectores llenos (tcll) (A) de esperma desagregado (ed) y células nutricias (círculos blancos) (B). Aumento, A: 10X y B: 20X.

**CAPITULO V.**  
**RESULTADOS.**

**Ecología reproductiva de *Atlantoraja castelnaui***

## ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ATLANTORAJA CASTELNAUI

### Distribución de tallas

Se analizaron 748 ejemplares de *A. castelnaui*, 386 machos y 362 hembras; el rango de longitud total (LT) fue de 185 a 1250 mm en machos y de 243 a 1368 mm en hembras (Figura 30). En machos se distinguieron cuatro clases tallas con moda en 360, 520, 920 y 1080 mm LT, mientras que en hembras las modas se observaron en 520, 1080 y 1200 mm LT (Figura 30). Los ejemplares menores de 300 mm LT estuvieron escasamente representados en las capturas y los mayores de 1200 mm LT fueron en su mayoría hembras (Figura 30).

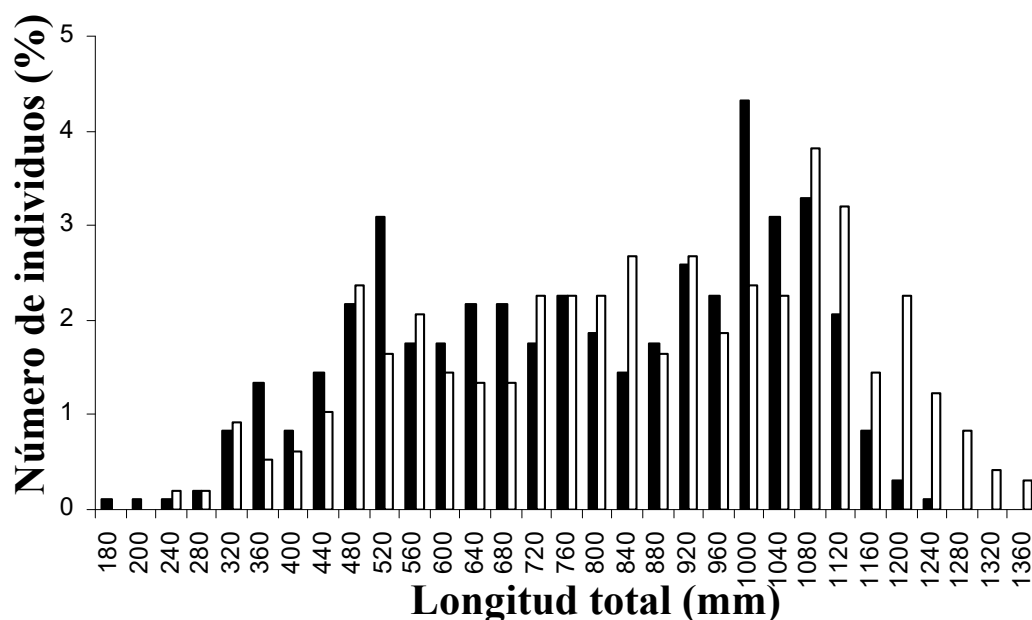
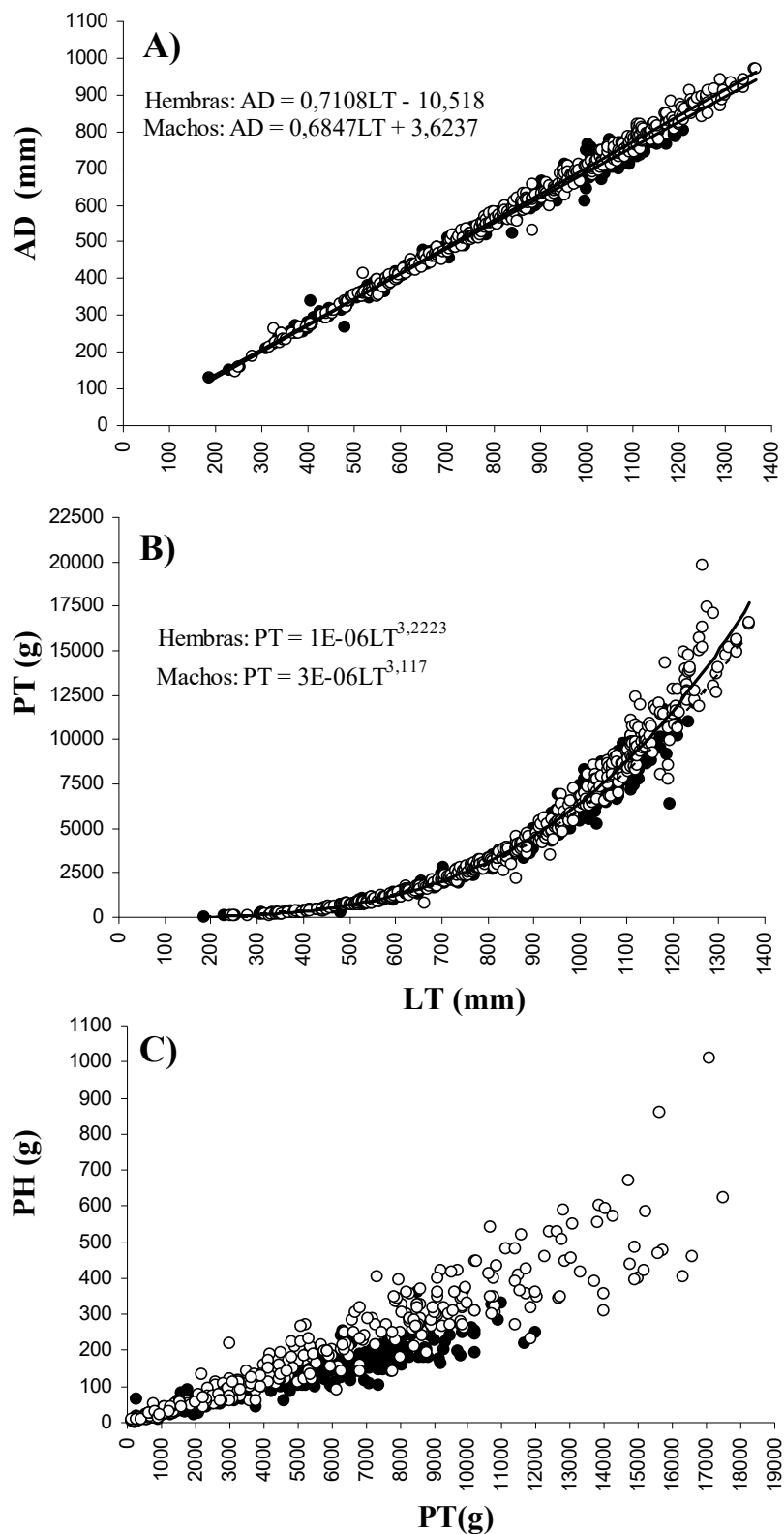


Figura 30. *Atlantoraja castelnaui*. Distribución de frecuencia de tallas de los individuos machos (barras negras) y hembras (barras blancas) analizados.

### Relaciones morfométricas

Las relaciones morfométricas LT-AD, LT-PT y PT-PH, fueron significativamente dimórficas (ANCOVA, LT-AD:  $F = 22,32$ ; g.l. = 750;  $P < 0,001$ ; LT-PT:  $F = 23,68$ ; g.l. = 791;  $P < 0,001$ ; PT-PH:  $F = 247,9$ ; g.l. = 725;  $P < 0,001$ ). En general, las hembras son más anchas y pesadas para una determinada LT y tienen hígados más grandes para un determinado PT (Figura 31). Estas diferencias fueron acentuadas en ejemplares adultos.

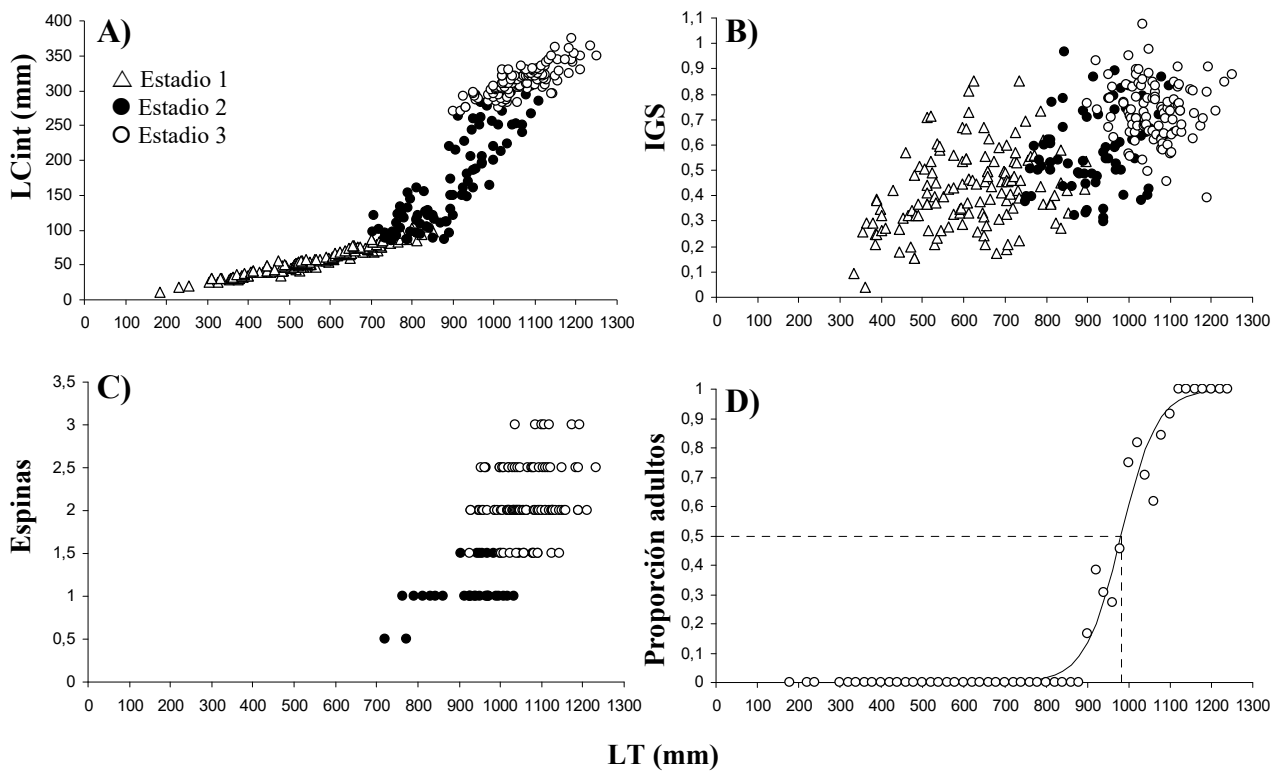


**Figura 31.** *Atlantoraja castelnaui*. Relaciones morfométricas entre largo total (LT) y ancho de disco (AD) (A), LT y peso total (PT) (B) y PT y peso de hígado (PH) (C) en machos (círculos blancos y línea punteada) y hembras (círculos negros y línea continua).

***Análisis macroscópico de los estadios de madurez: machos***

A partir de los criterios macroscópicos de madurez establecidos en la escala de madurez, se determinó que el macho juvenil más grande midió 1110 mm LT y el adulto más pequeño 900 mm LT (Figura 32). La longitud interna de los claspers se incrementó de manera lineal con la LT en todos los estadios de madurez, pero la pendiente fue notablemente mayor en los individuos entre 850 y 1050 mm LT (estadio 2) (Figura 32A). El rango entre la longitud máxima de un clasper juvenil y un adulto fue 320-375 mm, indicando que el desarrollo involucra el crecimiento en largo y por último la calcificación (Figura 32A). El peso de los testículos (IGS) se incrementó de manera lineal con la LT independientemente del estadio de madurez, pero con un amplio rango de valores para una misma LT en individuos juveniles y adultos (Figura 32B). En los individuos de más pequeños del estadio 2 se distinguieron los esbozos germinales de las espinas alares, mientras que previo a la maduración los individuos presentan hasta 2 filas completas de espinas. En individuos adultos el número máximo de filas de espinas alares completas fue 3 (Figura 32C). Se estimó que a los 980 mm LT el 50% de los machos alcanza la madurez sexual (Figura 32D), esta talla corresponde al 78,4% de la LT máxima observada. No se detectaron diferencias significativas en la LT<sub>50</sub> estimada a partir del estado madurativo de cada órgano reproductivo por separado.





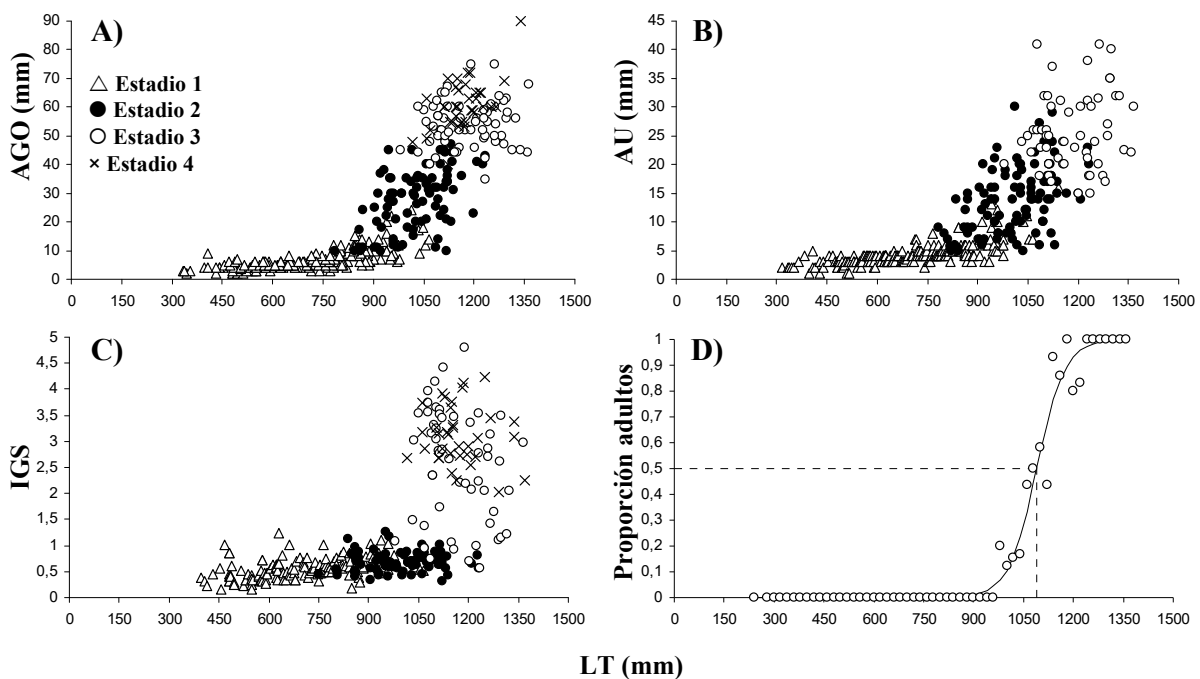
**Figura 32.** *Atlantoraja castelnaui*. Relación entre la longitud total (LT) y la longitud interna (LCint) de los claspers (A), el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) (B), el número de hileras de espinas alares (C) y la proporción de machos adultos (D).

### ***Análisis macroscópico de los estadios de madurez: hembras***

A partir del análisis macroscópico de los órganos reproductivos se determinó que el rango de LT entre la hembra adulta más pequeña y la juvenil más grande fue 980-1232 mm (Figura 33). En hembras juveniles correspondientes al estadio 1, el ancho de las glándulas oviducuales (AGO) y de los úteros (AU) fueron inferiores a 10 mm y no se incrementaron con la LT. En hembras adultas sin cápsulas el AGO y AU se incrementaron desde 10 hasta 75 mm y 40 mm, respectivamente (Figura 33). En las hembras con cápsulas alojadas en los úteros (estadio 4), el AG varió entre 40 mm y 70 mm, registrándose una sola hembra (1339 mm LT) con 90 mm de AGO (Figura 33A).

Ambos ovarios fueron funcionales y no se detectaron diferencias significativas en el peso de los ovarios (IGS) ( $t = 0,18$ ; g.l. = 180;  $P = 0,85$ ) y en el diámetro máximo de los folículos ováricos ( $t = 0,89$ ; g.l. = 138;  $P = 0,36$ ). El IGS de las hembras juveniles (estadios 1 y 2) se incrementó levemente con la LT y fue inferior a 2, mientras que en

las adultas este índice varió entre 2 y 5 (Figura 33C). La LT a la cual el 50% (LT50) de las hembras es sexualmente madura se estimó en 1089 mm (80% de la LT máxima observada) (Figura 33D) y no se detectaron diferencias significativas en la LT50 considerando el estadio de madurez de cada órgano reproductivo por separado. Todas las hembras mayores de 1200 mm fueron adultas. La LT50 estimada en hembras fue significativamente mayor a la de machos ( $t = 33,29$ ; g.l. = 1;  $P < 0,001$ ). Las pendientes de ambas curvas también fueron significativamente diferentes ( $t = 3,36$ ; g.l. = 1;  $P < 0,001$ ). La LT50 estimada para *A. castelnaui* en conjunto fue 1038 mm LT, longitud que corresponde al 75% de la LT máxima observada.

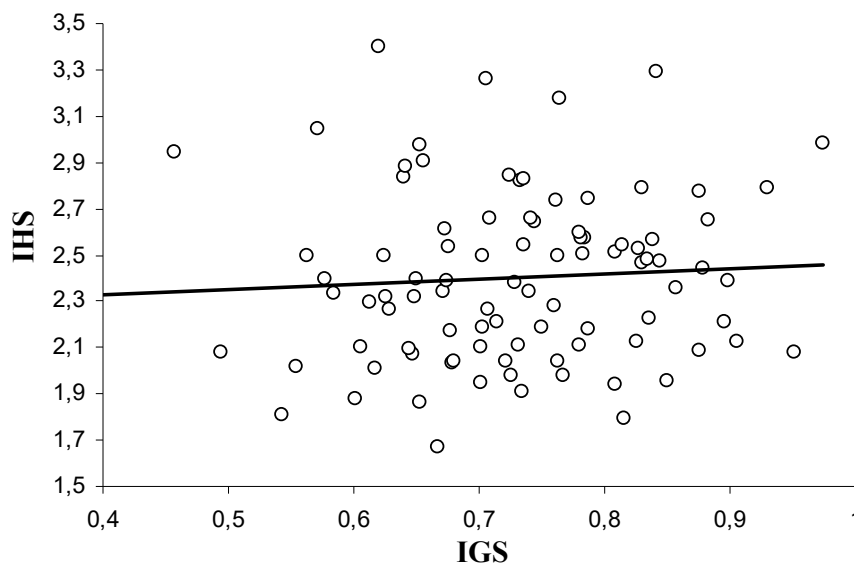


**Figura 33.** *Atlantoraja castelnaui*. Relación entre la longitud total (LT) y el ancho de las glándulas oviducuales (AGO) (A), ancho de los úteros (AU) (B), índice gonadosomático (IGS = peso de ovarios / peso total  $\times$  100) (C) y proporción de hembras adultas (D).

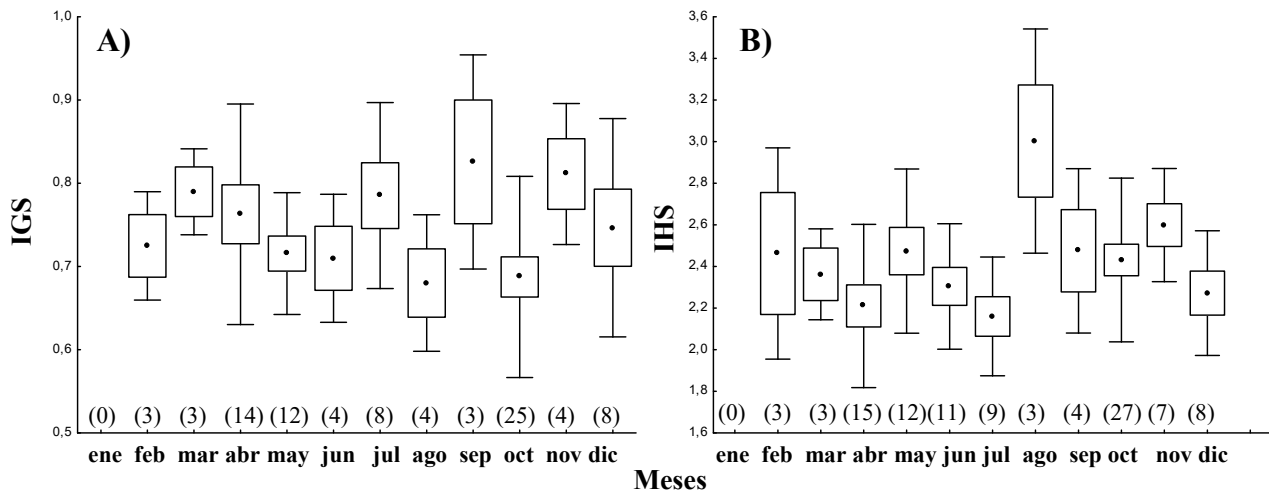
### **Variación estacional del ciclo gonadal: machos**

No se registró tendencia significativa en la relación entre los índices gonadosomático y hepatosomático considerando todos los machos adultos en conjunto ( $F = 0,004$ ; g.l. = 96;  $P = 0,98$ ) (Figura 34). El número de ejemplares fue escaso para realizar el análisis considerando el mes como factor de variación.

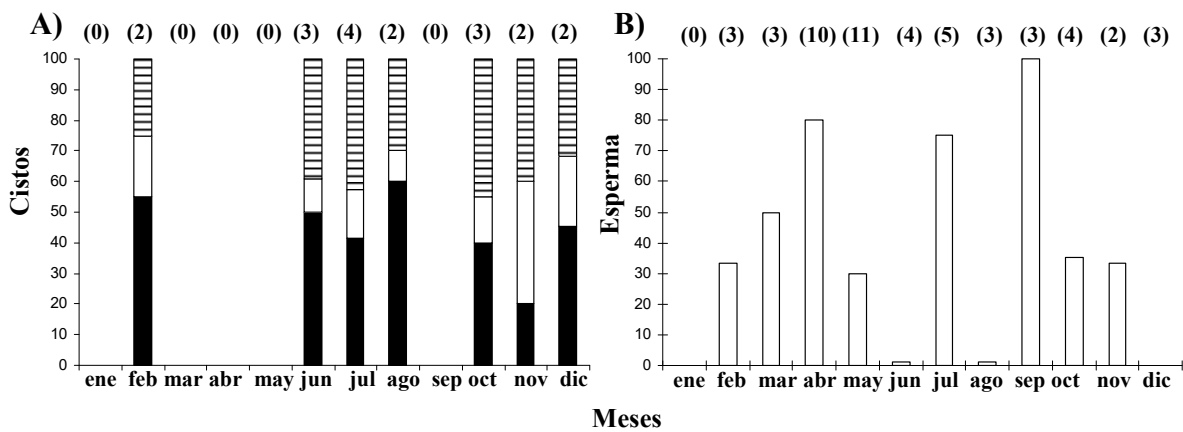
Los valores medios más altos del IGS en machos adultos se observaron en julio, septiembre y noviembre, mientras que los valores mínimos se registraron en agosto y octubre (Figura 35A); sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ( $F = 1,32$ ; g.l. = 77;  $P = 0,22$ ). Se observaron algunas variaciones en el IHS a lo largo del año, con el valor medio más elevado en agosto, pero las diferencias no fueron significativas ( $F = 1,54$ ; g.l. = 91;  $P = 0,13$ ) (Figura 35B). A partir del análisis de las proporciones de cistos en cada estadio de la espermatocitogénesis (ver escala en capítulo IV), se determinó que los machos de *A. castelnaui* presentan espermatocitos maduros e inmaduros a lo largo del año (Figura 36A). No obstante, la mayoría de los meses analizados corresponden al segundo semestre del año. Se detectó la presencia de esperma en los ductos deferentes en la mayoría de los meses analizados, con las mayores proporciones en abril, julio y septiembre (Figura 36B).



**Figura 34.** *Atlantoraja castelnaui*. Relación entre el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) y hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total  $\times$  100) en machos adultos.



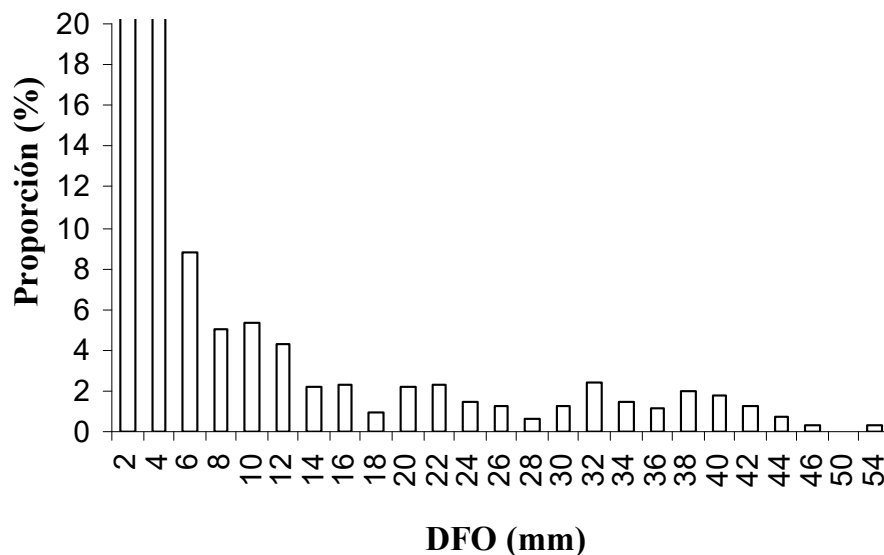
**Figura 35.** *Atlantoraja castelnaui*. Variación mensual en el índice gonadosomático ( $IGS = \text{peso de testículos} / \text{peso total} \times 100$ ) (A) y hepatosomático ( $IHS = \text{peso de hígado} / \text{peso total} \times 100$ ) (B) de machos adultos. Los puntos indican la media, las cajas el error estándar, los corchetes el desvío estándar y entre paréntesis el número de ejemplares analizados por mes.



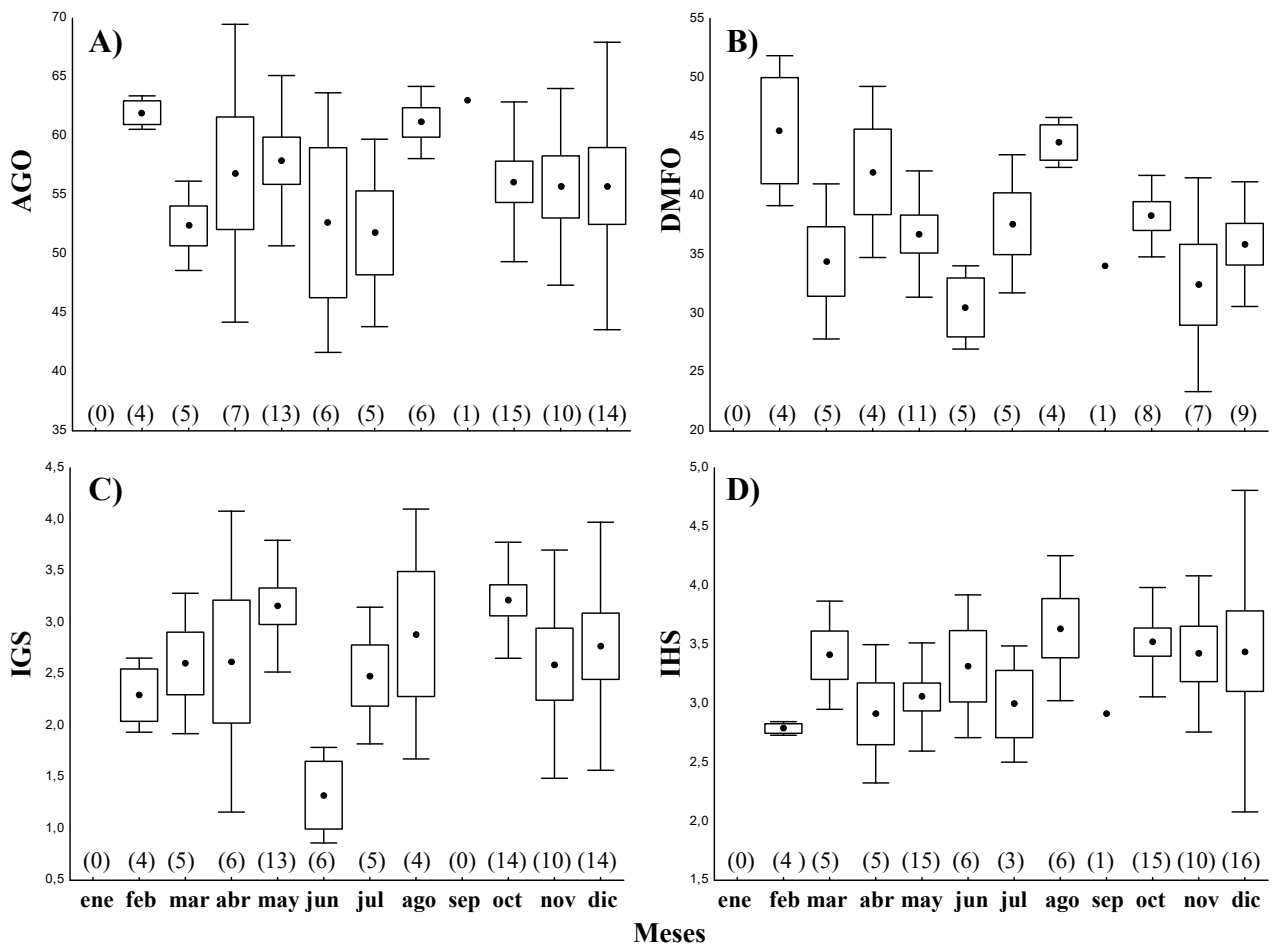
**Figura 36.** *Atlantoraja castelnaui*. Variación mensual en la proporción de cistos en etapa de espermatocitos (barras negras), espermatidas (barras blancas), espermatozoides inmaduros (barras horizontales) y espermatozoides maduros (barras verticales) (A) y de machos con esperma en los ductos deferentes (B). Entre paréntesis se indica el número de ejemplares analizados.

### **Variación estacional del ciclo gonadal: hembras**

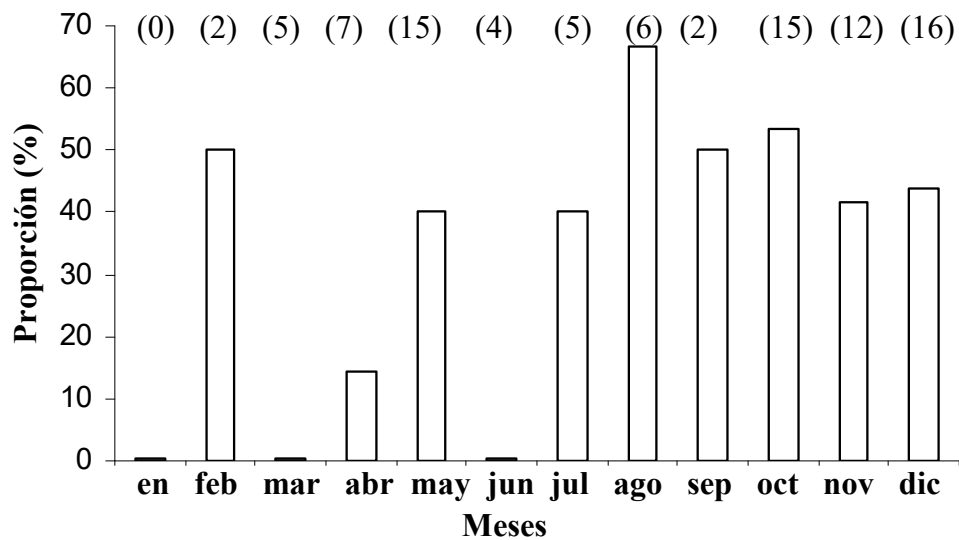
El diámetro mínimo de un ovocito vitelado identificado por el color amarillo fue 2 mm y el tamaño máximo 55 mm (presumiblemente pre-ovulatorio). La distribución de frecuencia del diámetro de los folículos estuvo compuesta por 7 modas, las cuales correspondieron a los siguientes rangos (FO, mm): < 6; 6-14; 14-18; 18-28; 28-36; 36-46; >46; el número de folículos menores a 6 mm representa una estimación, dado que es muy dificultoso contabilizarlos (Figura 37). Presumiblemente, los FO menores a 6 mm representen los recientemente vitelados y los mayores a 36 mm a los pre-ovulatorios. La condición reproductiva de hembras adultas se mantuvo estable, alternando picos altos y bajos a lo largo del año, sin detectarse diferencias significativas en el diámetro máximo de los folículos ováricos ( $F = 1,02$ ; g.l. = 46;  $P = 0,43$ ), IGS ( $F = 1,28$ ; g.l. = 65;  $P = 0,26$ ) y ancho de glándulas oviducales ( $F = 0,66$ ; g.l. = 70;  $P = 0,75$ ) (Figura 38). En todos los meses analizados se observaron hembras con folículos ováricos presumiblemente pre-ovulatorios (Figura 38). Las hembras con cápsulas coriáceas en los úteros se registraron a la mayoría de los meses, exceptuando marzo y junio (Figura 39).



**Figura 37.** *Atlantoraja castelnaui*. Distribución de frecuencia del diámetro de folículos ováricos (DFO) mayores a 5 mm observados en hembras adultas. Los folículos correspondientes a la clase de 2 y 4 mm representan el 22% y 28%, respectivamente.



**Figura 38.** *Atlantoraja castelnaui*. Variación mensual del ancho de las glándulas oviduciales (AGO) (A), diámetro máximo de los folículos ováricos (DMFO) (B), índice gonadosomático (IGS = peso de ovarios / peso total × 100) (C) e índice hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total × 100) (D) de hembras adultas. Los puntos indican la media, las cajas el error estándar, los corchetes el desvío estándar y entre paréntesis el número de ejemplares analizados por mes.



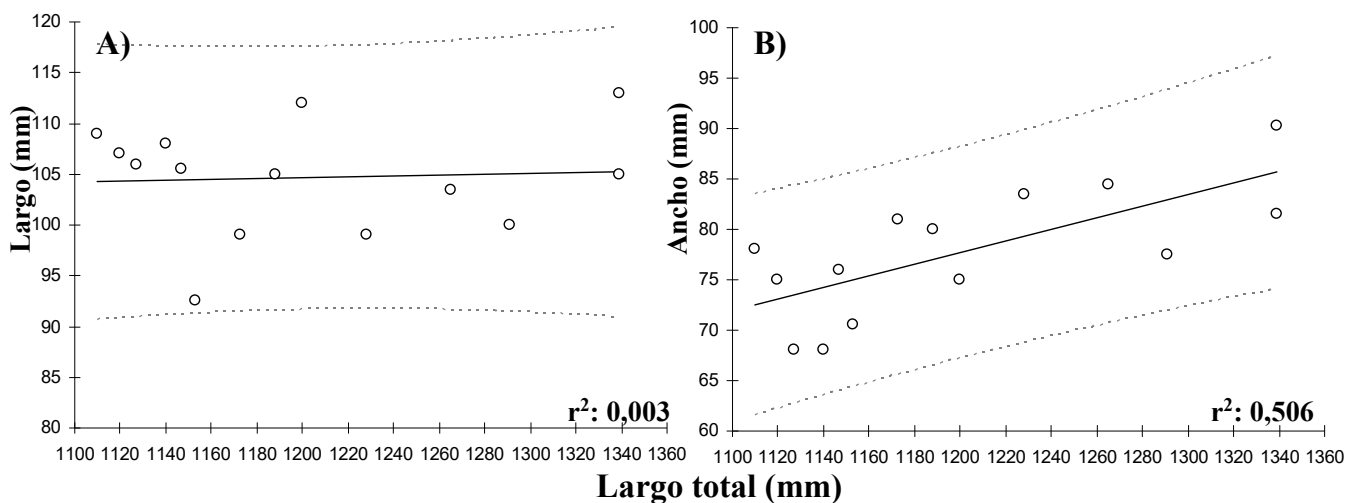
**Figura 39.** *Atlantoraja castelnaui*. Variación mensual en la proporción de hembras en estadio adulto con cápsulas coriáceas alojadas en los úteros. Entre paréntesis se indica el número de ejemplares analizados.

### ***Cápsulas coriáceas***

Las cápsulas de *A. castelnaui* son de gran tamaño, superando los 90 mm de largo y 70 mm de ancho, sin considerar los cuernos. Los cuernos posteriores son rectos con los extremos levemente curvados hacia adentro y superando la longitud que la cápsula (Figura 40). El apron anterior es recto o levemente cóncavo y el posterior es recto y sin prolongaciones (Figura 40). Cuando las cápsulas se encuentran en los úteros presentan color ocre brillante, producto de la envoltura terciaria que sirve de fijación al fondo marino. El largo (LC) y ancho (AC) de las cápsulas se incrementaron con la LT de las hembras, aunque la correlación solo fue significativa respecto del LC (LH:  $r^2$ : 0.506;  $F = 12,3$ ; g.l. = 12;  $P < 0,01$ ; AH:  $r^2$ : 0,003;  $F = 0,04$ ; g.l. = 12;  $P = 0,83$ ) (Figura 41).



**Figura 40.** *Atlantoraja castelnaui*. Fotografía de una cápsula coriácea encontrada en el útero de una hembra adulta de 1291 mm de longitud total.

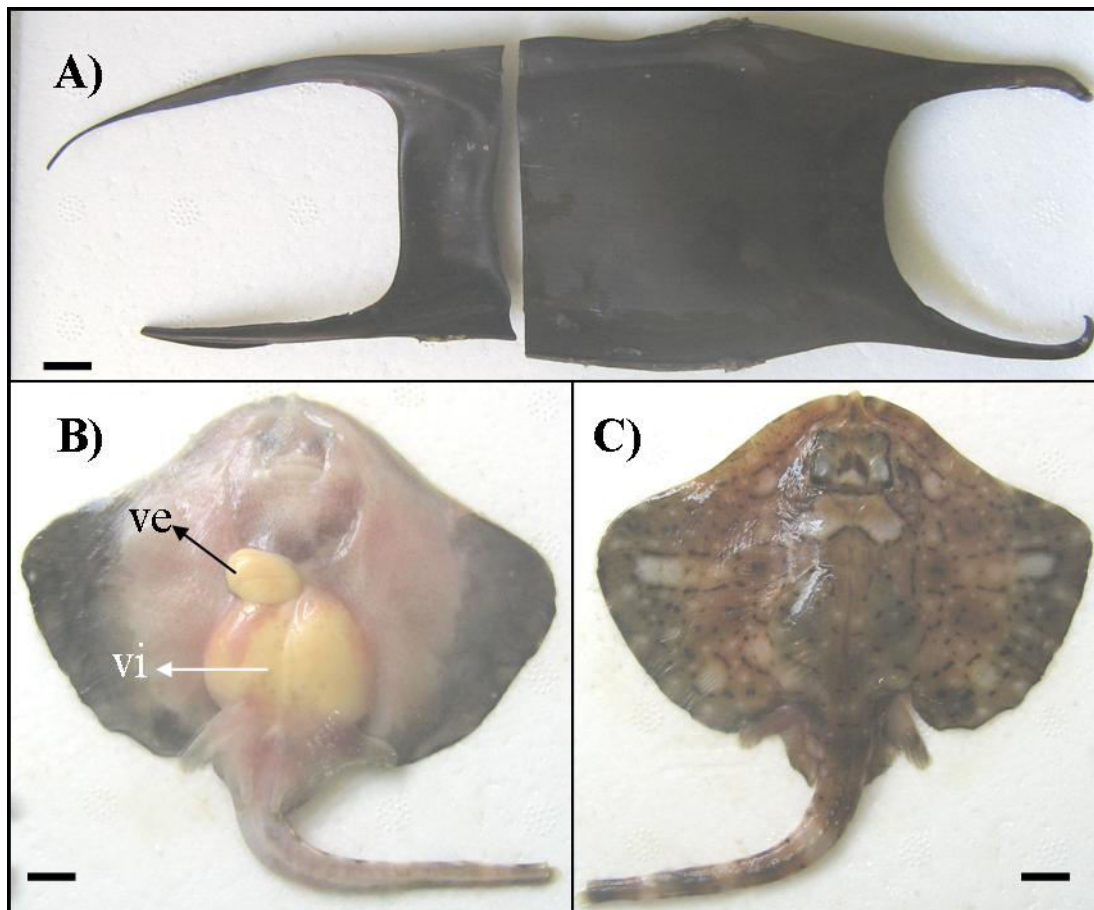


**Figura 41.** *Atlantoraja castelnaui*. Relación entre la longitud total (LT) de las hembras adultas con el largo (A) y ancho (B) de las cápsulas coriáceas. Las líneas continuas indican la tendencia lineal de las predicciones y las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95%.

En un lance de pesca realizado en el crucero de investigación de noviembre de 2008, ubicado a los 40,32°S 61,03°W, se capturó una cápsula de *A. castelnaui* de 105 mm de largo, 77 mm de ancho y de color negro (Figura 42A). En el interior se halló un embrión en desarrollo, macho de 157 mm LT, 109 mm AD y 28 g PT (incluyendo vesícula vitelina externa) (Figura 42By C). El interior no presentaba restos de masa gelatinosa (*egg jelly* Hamlett *et al.* 1998). El embrión presentaba vesícula vitelina externa de 14 mm de ancho y abundante vitelo en la cavidad abdominal (Figura 42B). El patrón de coloración dorsal era similar al observado en neonatos, caracterizado por



una mancha con forma de mariposa entre los ojos y los espiráculos (Figura 42C). Las hendiduras branquiales estaban notablemente reducidas y carecían de filamentos branquiales externos, las mismas características que se registraron para los neonatos. A partir de la LT de este embrión en avanzado estado del desarrollo y de la LT del neonato más pequeño (186 mm), se estimó la LT de eclosión en aproximadamente 170 mm.

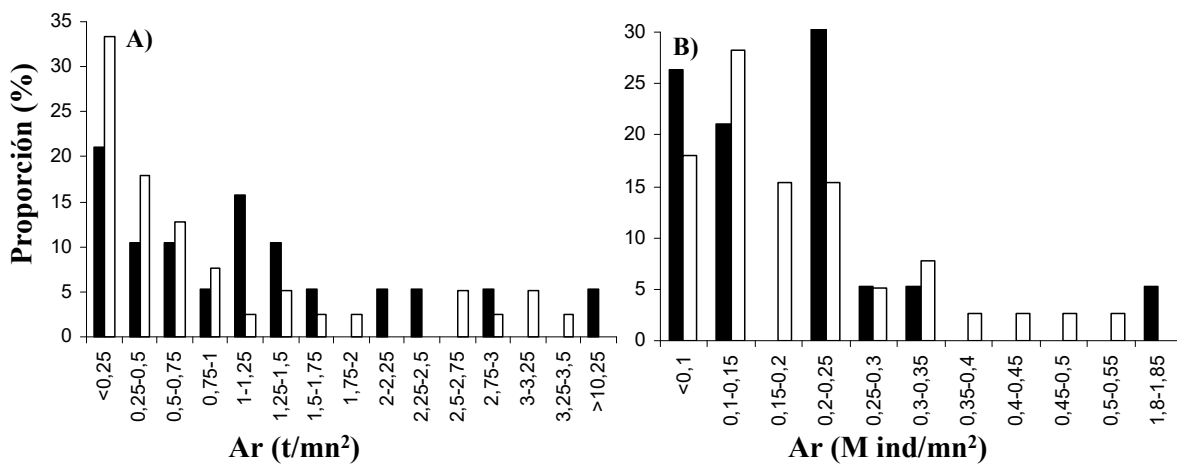


**Figura 42.** *Atlantoraja castelnaui*. Cápsula (A) que alojaba un embrión en desarrollo en su interior, con vesícula vitelina externa (ve), abundante vitelo en la cavidad abdominal (vi) (B) y el patrón de coloración de los individuos neonatos (C). La barra negra indica 1 cm.

### ***Distribución de las abundancias relativas***

A partir del peso de la captura por lance, como estimador de la abundancia relativa (toneladas / milla náutica cuadrada), se determinó que el patrón de distribución de *A. castelnaui* es desagregado ya que la mayoría de los lances presenta abundancias medias

y bajas (Figura 43). En un lance se registró una abundancia extraordinaria de 10,35 t/mn<sup>2</sup> (Figura 43A), correspondiente a la captura de 16 ejemplares de 1100 g de PT promedio. En primavera de 2005 la proporción de lances con abundancias mayores a 0,25 t/mn<sup>2</sup> fue superior respecto de 2004 y se registraron dos lances de 3,2 t/mn<sup>2</sup> correspondiente a la captura de 4 individuos de 7000 g de peso promedio y un lance de 3,4 t/mn<sup>2</sup> correspondiente a un ejemplar de 10.100 g (Figura 43A). En el análisis de las abundancias a partir del número de individuos por lance (miles de individuos / milla náutica cuadrada), se observó un patrón similar respecto del peso (Figura 43B). En la mayoría de los lances las abundancias variaron entre 0,1 y 0,35 M ind/mn<sup>2</sup> (Figura 43B), valores que corresponden a la captura de 1 y 3 individuos por lance, respectivamente. El valor máximo estimado en función del número de individuos (1,84 M ind/mn<sup>2</sup>) se correspondió con la abundancia máxima estimada a partir del peso (10,35 t/mn<sup>2</sup>) (Figura 43).

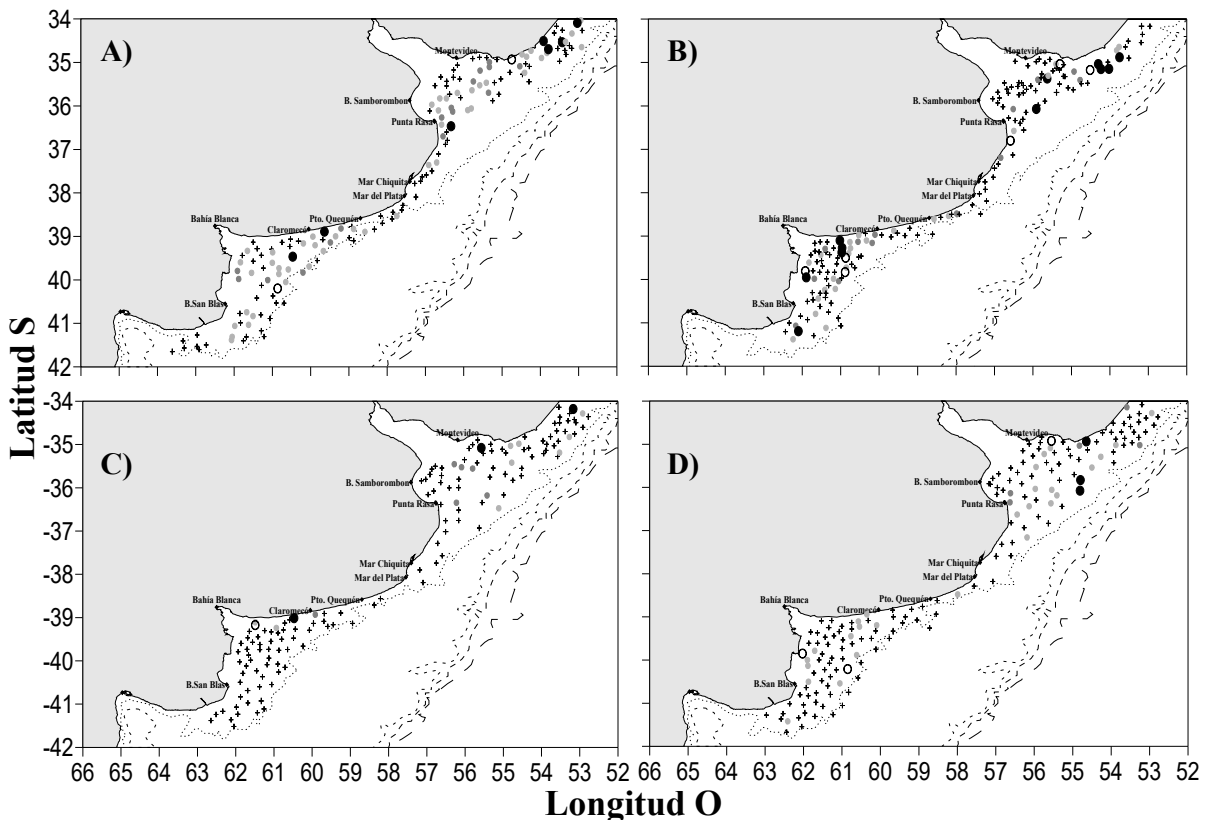


**Figura 43.** *Atlantoraja castelnaui*. Proporción de lances de pesca por rango de abundancia relativa (Ar) estimadas en toneladas (A) y en miles de individuos (B) por milla náutica cuadrada, para en los cruceros de investigación en invierno 2004 (barras negras) y primavera de 2005 (barras blancas). La proporción de lances con abundancias menores a 0,025 t/mn<sup>2</sup> corresponden al 85% de los lances para ambos cruceros.

### ***Patrones de distribución***

La captura de *A. castelnaui* en los cruceros de investigación analizados se registró entre 8 y 70 m de profundidad. En la campaña invernal de 1993 se registraron 72 lances con captura de esta especie, con abundancias relativas entre 0,02 y 1,08 t/mn<sup>2</sup> (Figura

44A). Se observaron abundancias superiores a 2 t/mn<sup>2</sup> frente a la costa este de Uruguay y en la costa de Argentina sobre Punta Rasa y Claromecó y sobre la isobata de 50 m a los 40,5°S (Figura 44A). En la primavera de 1994 si bien el número de lances con captura disminuyó respecto de 1993, el número de lances con abundancias mayores a 2 t/mn<sup>2</sup> se incrementó (Figura 44B). Los puntos con alta concentración fueron similares entre estos dos años, pero en 1994 se registraron altas densidades sobre los 61°O entre 39° y 40°S y sobre la costa de la Bahía San Blas. En invierno de 2004 el número de lance con presencia de *A. castelnaui* se redujo notablemente a 19 y sólo se registraron 4 lances con densidades por encima de 2 t/mn<sup>2</sup> (Figura 44C). En primavera de 2005 se incrementó el número de lances con captura respecto del 2004, pero estos correspondieron a densidades inferiores a 1 t/mn<sup>2</sup> (Figura 44D).



**Figura 44.** *Atlantoraja castelnaui*. Abundancias relativas estimadas en toneladas por milla náutica cuadrada (t/mn<sup>2</sup>) para los lances de pesca realizados durante los cruceros de primavera de 1993 (A), invierno de 1994 (B), invierno de 2004 (C) y primavera de 2005 (D). Referencias: + sin captura; ● menores a 1; ● entre 1 y 2; ● entre 2 y 3; ○ mayores a 3 t/mn<sup>2</sup>.

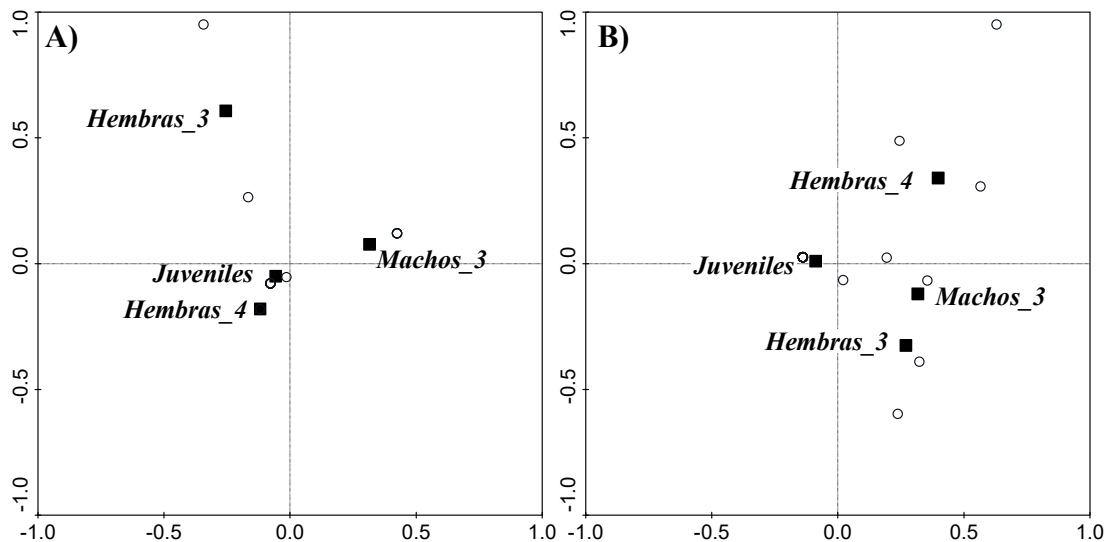
### ***Distribución estacional por estadios de madurez sexual***

Para el análisis de los patrones de agregación y distribución por estadio de madurez sexual, se tuvieron en cuenta los cruceros de investigación realizados en invierno de 2004 y primavera de 2005. Los resultados obtenidos son de carácter cualitativo, dada la baja representatividad (1 y 4 ejemplares) de esta especie en los lances de pesca.

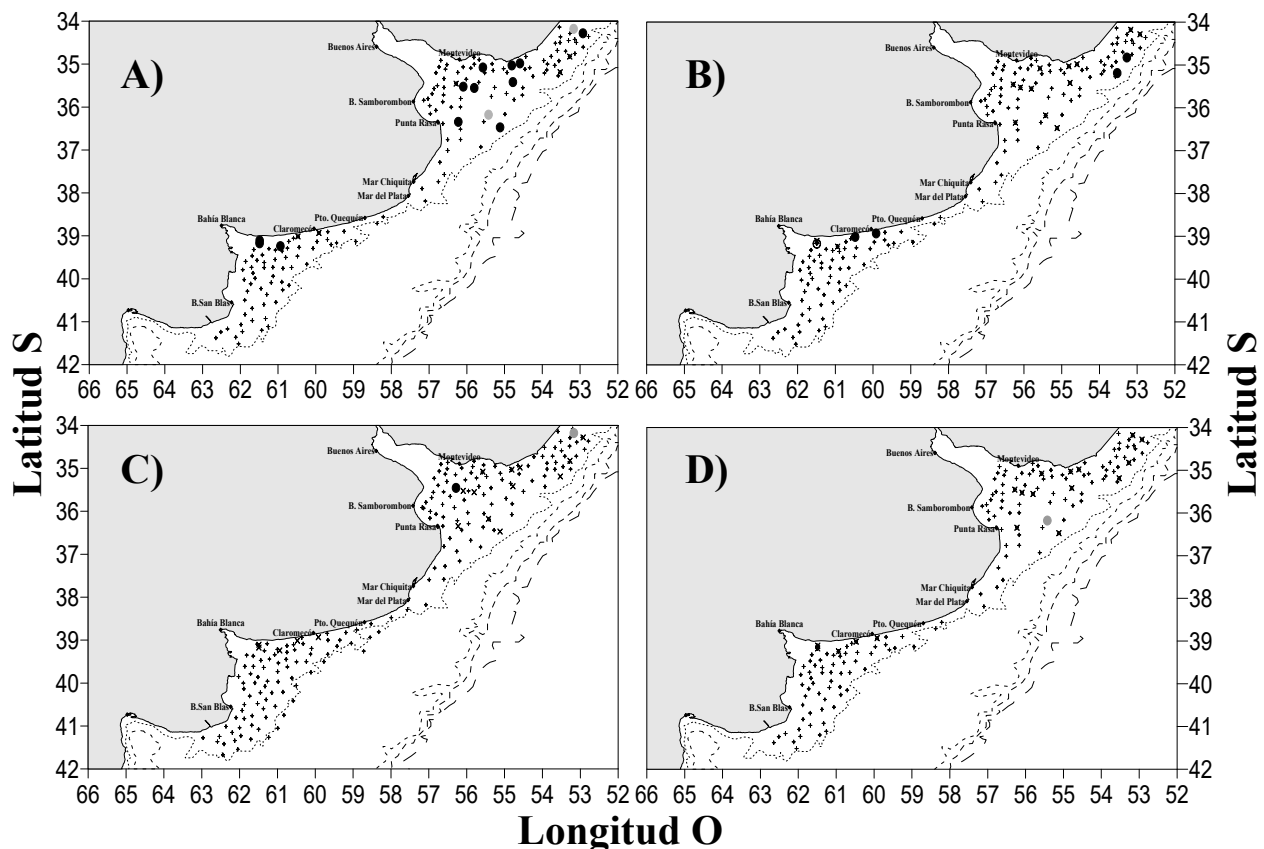
En el crucero de 2004, los únicos estadios que se encontraron próximos entre sí fueron los correspondientes a individuos juveniles y hembras con cápsulas en los úteros. Los machos adultos se observaron distanciados de las hembras adultas sin cápsulas en los úteros (Figura 45A). En el crucero de primavera de 2005 los estadios reproductivos se encontraron más cerca, respecto de lo observado en el 2004; las hembras adultas con cápsulas en los úteros fue el estadio más distanciado del resto (Figura 45B).

En el crucero de invierno de 2004, el 63% de los lances estuvo representado por individuos juveniles. Al norte de los 38°S los lances se ubicaron desde aguas someras hasta los 50 m, mientras que al sur de esta latitud se registraron dos lances al sur de Claromecó (Figura 46A). En cuatro lances se capturaron solamente machos adultos, dos al norte de los 36°S a profundidades cercanas a los 50 m y tres ubicados en aguas más costeras al sur de Claromecó (Figura 46B). Las hembras adultas sin cápsulas se capturaron en dos lances, uno en el interior del estuario del Río de La Plata y otro al norte de Uruguay; en el lance del estuario las hembras representaron el total de la captura (Figura 46C). El único registro de una hembra con cápsulas se observó en el exterior del estuario, sobre los 36°S y a 45 m de profundidad (Figura 46D).

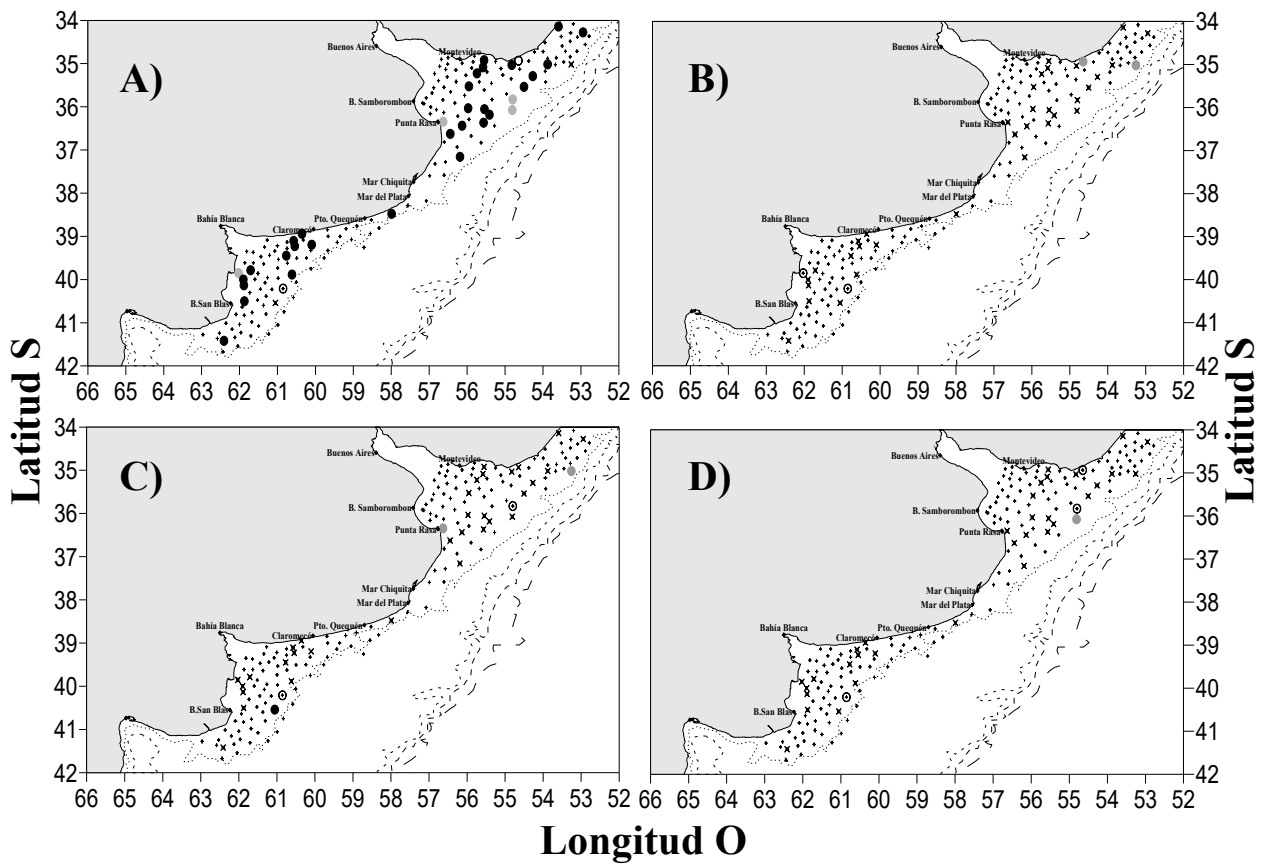
El 80% de los lances de primavera estuvo conformado exclusivamente por individuos juveniles, distribuidos homogéneamente desde la línea de costa hasta los 50 m de profundidad (Figura 47A). Los machos adultos se capturaron en aguas poco profundas (2 lances) y cercanos a los 50 m de profundidad (2 lances) (Figura 47B). Las hembras adultas se capturaron en cinco lances, cuatro de los cuales se realizaron a profundidades mayores de 40 m y cercano a 40,6°, 36° y 35°S; el único lance costero capturado e hembras adultas se registró frente a la costa de Punta Rasa (Figura 47C). Las hembras con cápsulas en los úteros se registraron en tres lances realizados en aguas profundas cercano a los 40° y 36°S y en un lance cercano a la costa este de Uruguay (Figura 47D).



**Figura 45.** *Atlantoraja castelnaui*. Análisis de correspondencia en base al número de ejemplares por estadio de madurez, observado en los lances del crucero de investigación de julio de 2004 (A) y noviembre de 2005 (B).



**Figura 46.** *Atlantoraja castelnaui*. Distribución de lances del crucero de investigación de julio de 2004 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta sin cápsulas (C) y hembra adulta con cápsulas (D). Referencias: +: sin captura, x: 0%, o: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.



**Figura 47.** *Atlantoraja castelnaui*. Distribución de lances del crucero de investigación de noviembre de 2005 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta sin cápsulas (C) y hembra adulta con cápsulas (D). Referencias: +: sin captura, ×: 0%, O: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.

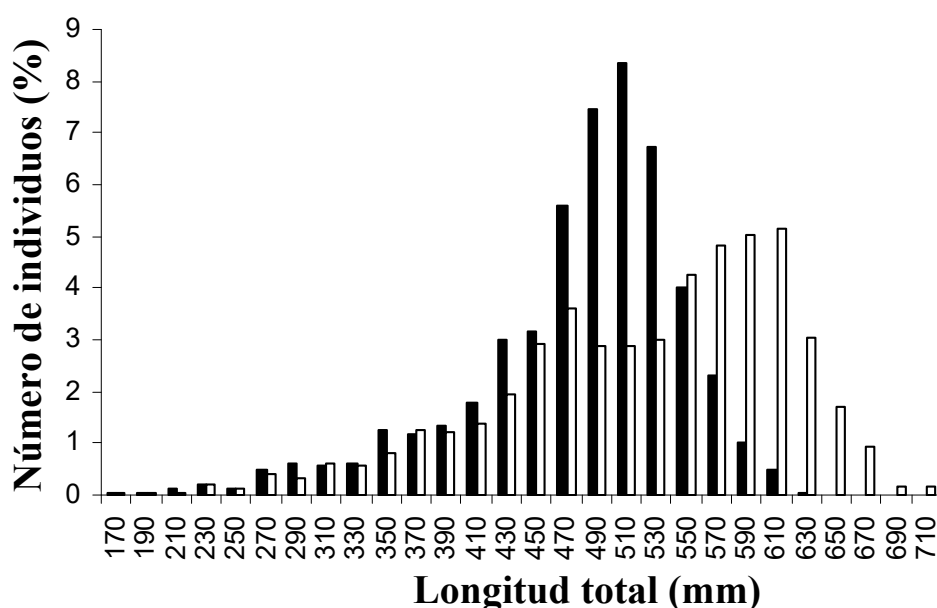
**CAPITULO VI.**  
**RESULTADOS.**

**Ecología reproductiva de *Rioraja agassizi***

## ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE RIORAJA AGASSIZI

### Distribución de tallas

Se analizaron 1603 ejemplares de *R. agassizi*, 794 machos y 809 hembras. El rango de longitud total (LT) fue de 186 a 645 mm para machos y de 176 a 720 mm para hembras (Figura 48). La distribución de machos se correspondió con una moda entre 400 y 600 mm LT, mientras las hembras estuvieron representadas por dos modas levemente marcadas, entre 400 y 500 mm y entre 500 mm y 690 mm LT. El 80% de los individuos mayores a 570 mm LT fueron hembras (Figura 48).

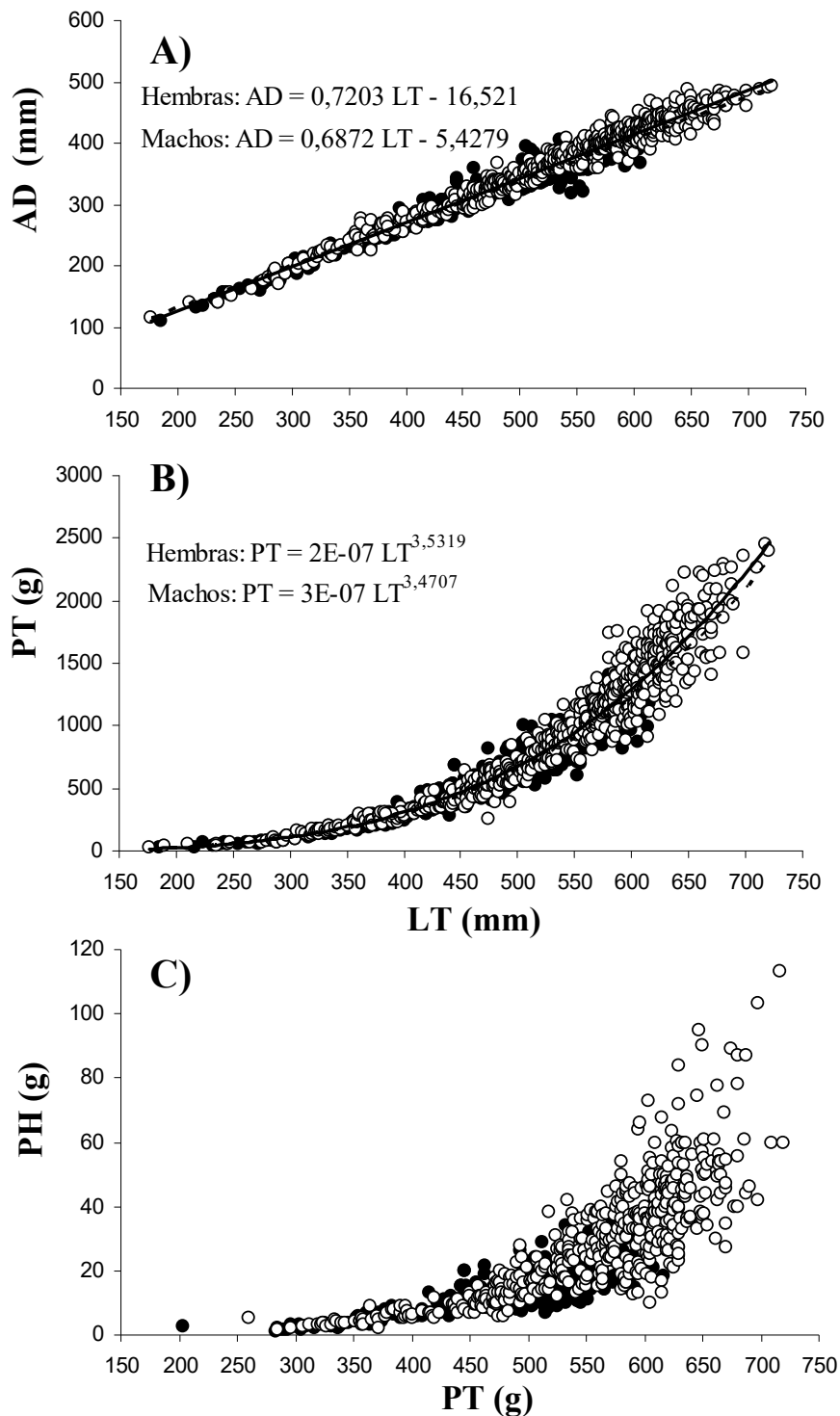


**Figura 48.** *Rioraja agassizi*. Distribución de frecuencia de tallas de los individuos machos (barras negras) y hembras (barras blancas) analizados.

### Relaciones morfométricas

Se establecieron relaciones entre LT-AD, LT-PT y PT-PH, registrándose diferencias significativas entre machos y hembras (ANCOVA, LT-AD:  $F = 28,59$ ; g.l. = 1119;  $P < 0,001$ . LT-PT:  $F = 24,21$ ; g.l. = 1207;  $P < 0,001$ ; PT-PH:  $F = 47,53$ ; g.l. = 905;  $P < 0,001$ ). Las hembras tienen mayor ancho de disco y son más pesadas para una determinada LT y poseen hígados más pesados para un determinado PT (Figura 49). Estas diferencias son acentuadas en ejemplares adultos.





**Figura 49.** *Rioraja agassizi*. Relaciones morfométricas entre largo total (LT) y ancho de disco (AD) (A), LT y peso total (PT) (B) y PT y peso de hígado (PH) (C) en machos (círculos blancos y línea punteada) y hembras (círculos negros y línea continua).

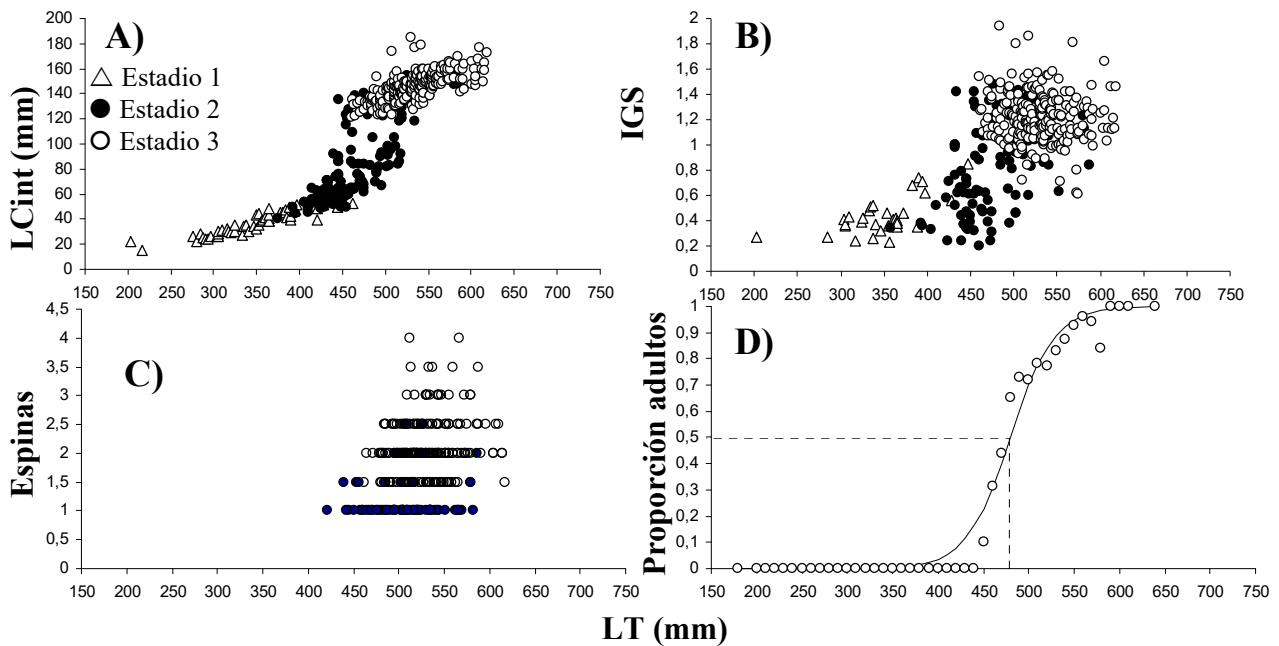
***Análisis macroscópico de los estadios de madurez: machos***

A partir de los estadios de madurez establecidos en el análisis de los caracteres macroscópicos se determinó que el macho juvenil de mayor tamaño midió 580 mm LT y el adulto más pequeño midió 440 mm LT (Figura 50). La longitud interna de los claspers (LCint) se incrementó notablemente en individuos juveniles de entre 440 y 530 mm LT. La LCint de los individuos en maduración varió entre 100 y 156 mm, mientras que en adultos la LCint se incrementó de 122 a 187 mm (Figura 50A), indicando que los claspers se desarrollan primero en longitud y posteriormente se calcifican.

El peso de los testículos (IGS) se incrementó considerablemente en individuos mayores a 440 mm LT, pero sin un patrón de madurez definido como en el resto de los parámetros reproductivos (Fig. 50B); la amplitud en los valores del IGS son consecuencia de las variaciones relacionadas a la estacionalidad reproductiva de adultos.

Respecto de las espinas alares observadas en machos, como caracteres sexuales secundarios, se determinó que este dimorfismo se desarrolla previo a la maduración; en individuos en estadio 2 se distinguieron entre 1 y 2 hileras, mientras que los adultos tienen entre 2 y 4 filas completas (Figura 50C).

Se estimó la longitud a la cual el 50% (LT50) de los machos alcanza la madurez en 479 mm LT (Figura 50D) (74% de la LT máxima observada), sin detectarse diferencias en la LT50 estimada a partir de cada órgano por separado.



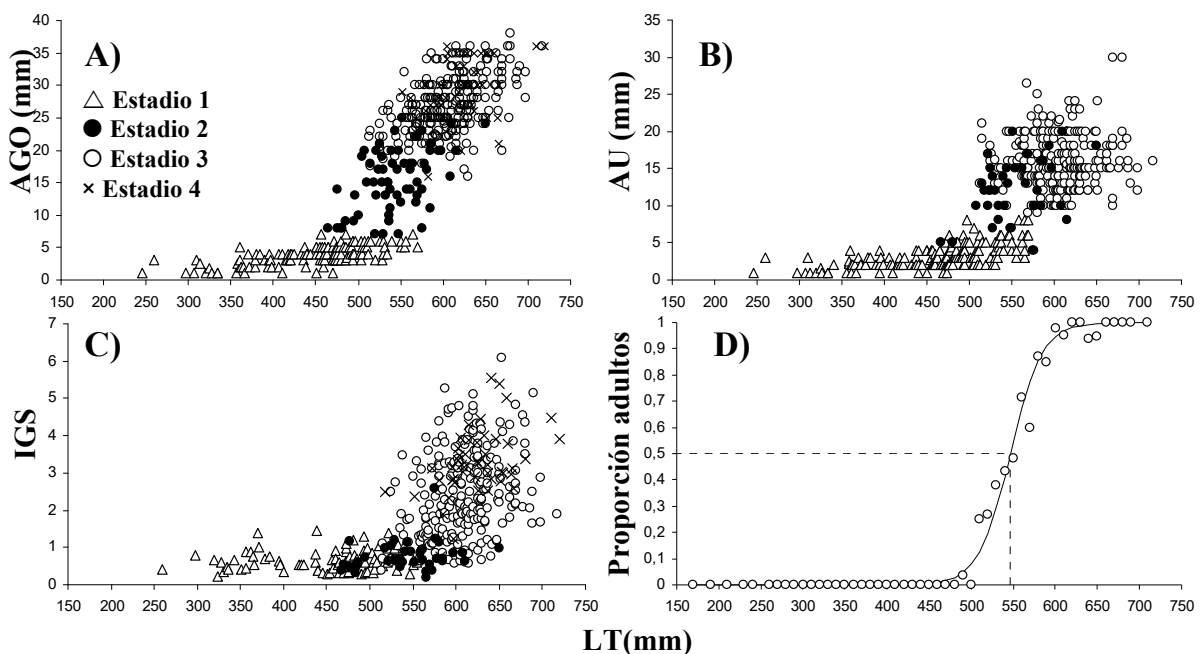
**Figura 50.** *Rioraja agassizi*. Relación entre la longitud total (LT) y la longitud interna (LCint) de los claspers (A), el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) (B), el número de hileras de espinas alares (C) y la proporción de machos adultos (D).

### ***Análisis macroscópico de los estadios de madurez: hembras***

El ancho de las glándulas oviducuales (AGO) y de los úteros (AU) se incrementaron en individuos de entre 500 y 600 mm LT (Figura 51A y B). El AGO máximo observado en hembras juveniles fue 25 mm mientras que en las adultas varió entre 16 y 36 mm; no se observaron diferencias en el AGO de hembras adultas con y sin cápsulas coriáceas en los úteros (Figura 51A). El AU se incrementó en hembras del estadio 2, sin diferenciarse respecto a las hembras adultas sin cápsulas (Figura 51B). El AU de las hembras en estadio 4 no fue considerado, debido al estado de dilatación producto de las cápsulas alojadas en los úteros.

El peso de los ovarios (IGS) se incrementó con la LT a partir de 500 mm LT, aunque se observó gran dispersión en los valores para cada LT (Figura 51C). Al igual que en machos adultos, la amplitud en los valores del IGS es consecuencia de las variaciones estacionales en la condición reproductiva.

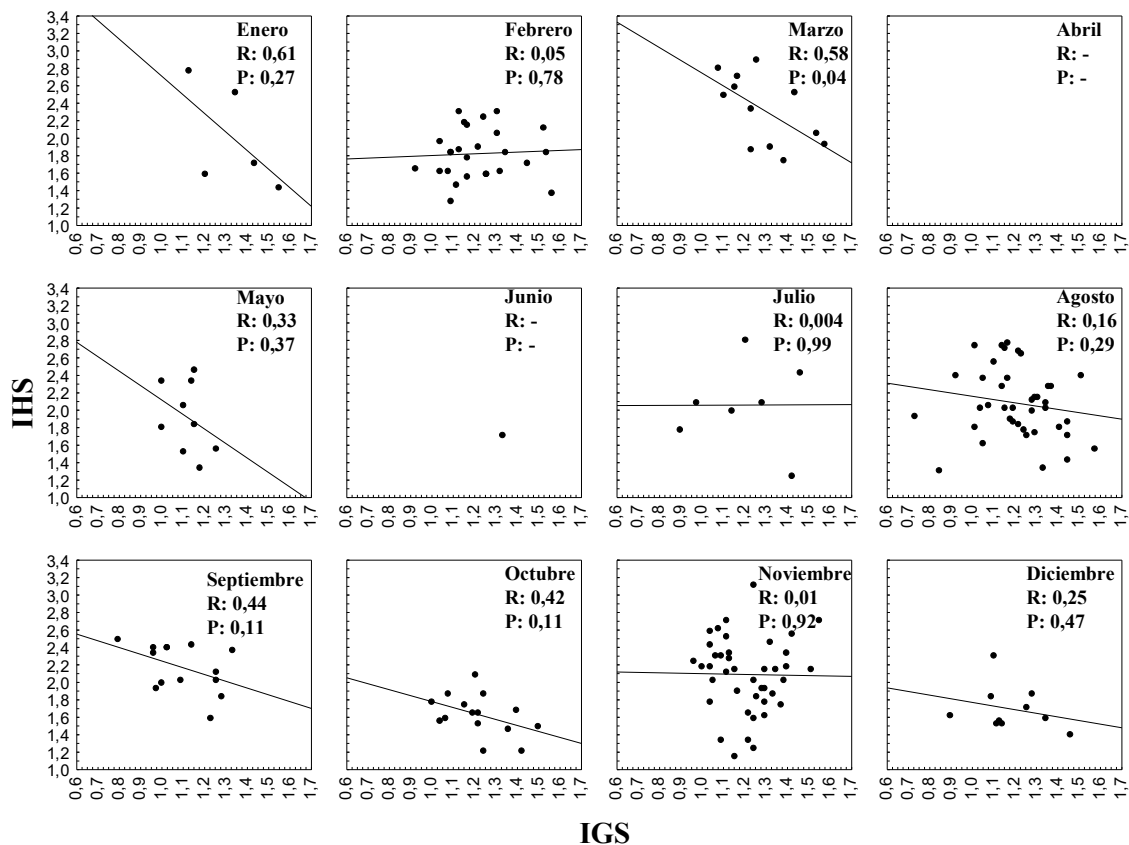
El rango entre la LT de la hembra adulta más pequeña y la hembra juvenil más grande fue 513-650 mm. Se estimó la LT a la cual el 50% (LT50) de las hembras es madura en 547 mm (76% de la LT máxima) (Figura 51D), sin detectarse diferencias significativas en la LT50 estimada para cada órgano reproductivo por separado ( $t = 0,008$ ; g.l. = 1;  $P = 0,92$ ). La LT50 de hembras fue significativamente mayor respecto de los machos ( $t = 121,85$ ; g.l. = 1;  $P < 0,001$ ), aunque las pendientes de las curvas logísticas fueron similares ( $t = 3,33$ ; g.l. = 1;  $P = 0,067$ ). La LT50 estimada para machos y hembras de *R. agassizi* en conjunto fue 496 mm LT (68% de la LT máxima observada).



**Figura 51.** *Rioraja agassizi*. Relación entre la longitud total (LT) y el ancho de las glándulas oviduciales (AGO) (A), ancho de los úteros (AU) (B), índice gonadosomático ( $IGS = \text{peso de ovarios} / \text{peso total} \times 100$ ) (C) y proporción de individuos hembras adultas (D).

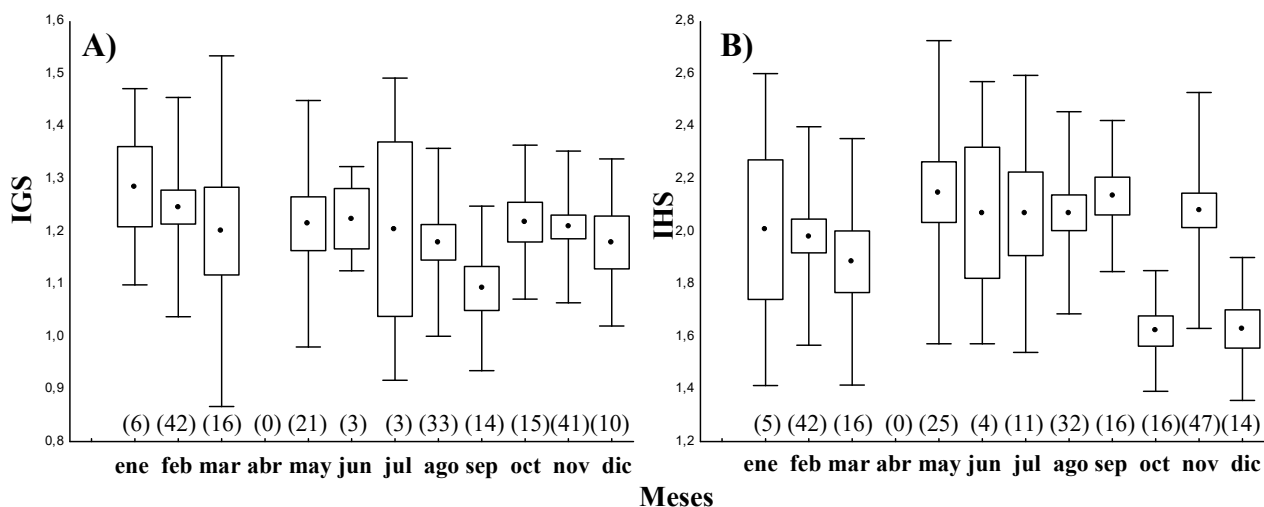
### ***Variación estacional del ciclo gonadal: machos***

No se observó correlación entre el IGS e IHS de machos adultos en conjunto, pero la correlación fue significativa cuando se incorporó al mes como factor de variación (ANCOVA,  $F: 4,63$ ; g.l.: 179;  $P < 0,0001$ ); en la mayoría de los meses el IHS disminuye concomitantemente con el aumento del IGS (Figura 52).

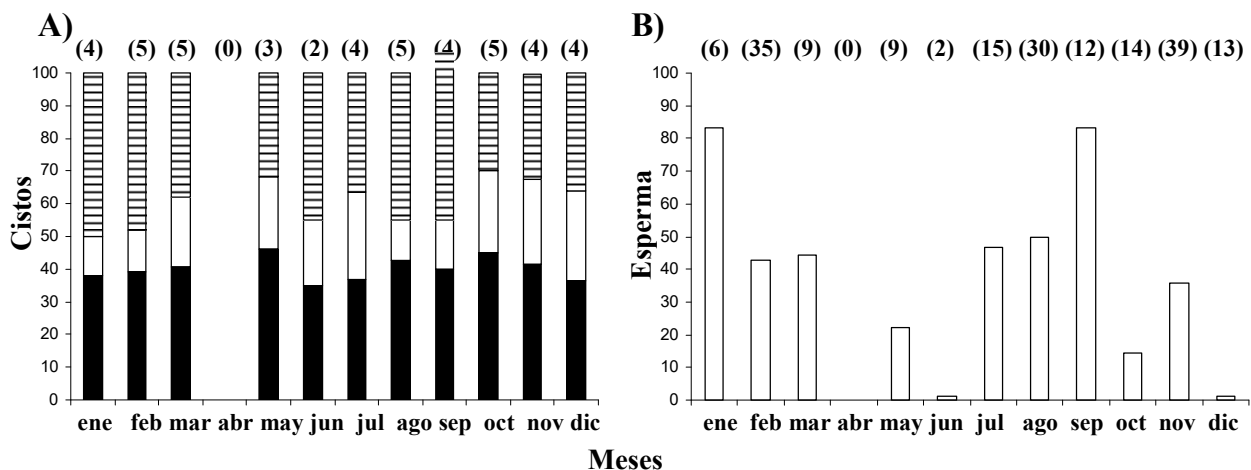


**Figura 52.** *Rioraja agassizi*. Relación mensual entre el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) y hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total  $\times$  100) en machos adultos. La línea continua representa la tendencia lineal.

Los valores medios más elevados del IGS de machos adultos se observaron en los meses de verano (Figura 53A), sin embargo las diferencias no fueron significativas (ANOVA,  $F = 0,765$ ; g.l. = 193;  $P < 0,66$ ). Contrariamente, el IHS varió significativamente a lo largo del año ( $F = 3,151$ ; g.l. = 217;  $P < 0,001$ ), alternando meses con valores máximos y meses con mínimos (Figura 53B). A partir del análisis histológico de los testículos (ver escala en capítulo IV), se determinó que los machos de esta especie presentan espermatozoides maduros e inmaduros a lo largo del año (Figura 54A). En el análisis macroscópico de los ductos deferentes, se detectó esperma en todos los meses analizados (Figura 54B).



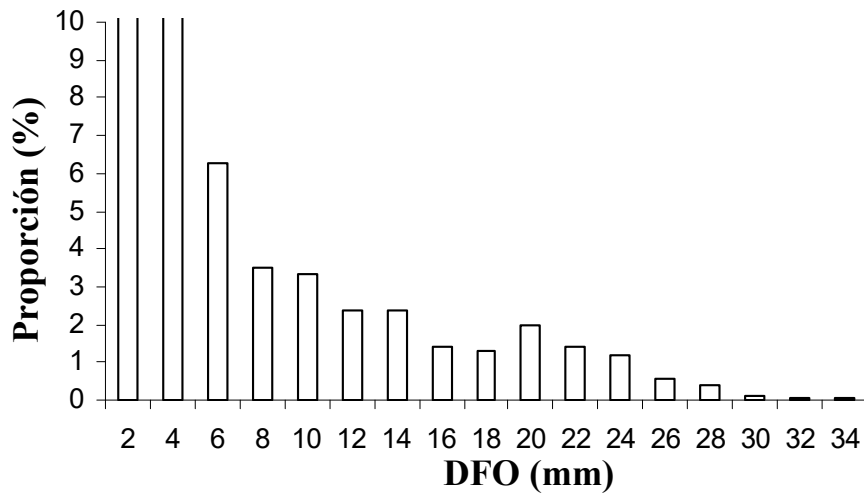
**Figura 53.** *Rioraja agassizi*. Variación mensual en el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) (A) y hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total  $\times$  100) (B) de machos adultos. Los puntos indican la media, las cajas el error estándar, los corchetes el desvío estándar y entre paréntesis el número de ejemplares analizados por mes.



**Figura 54.** *Rioraja agassizi*. Variación mensual en la proporción de cistos en etapa de espermatocitos (barras negras), espermatidas (barras blancas) y espermatozoides (barras horizontales) (A) y de machos con esperma en los ductos deferentes (B). Entre paréntesis se indica el número de ejemplares analizados.

***Variación estacional del ciclo gonadal: hembras***

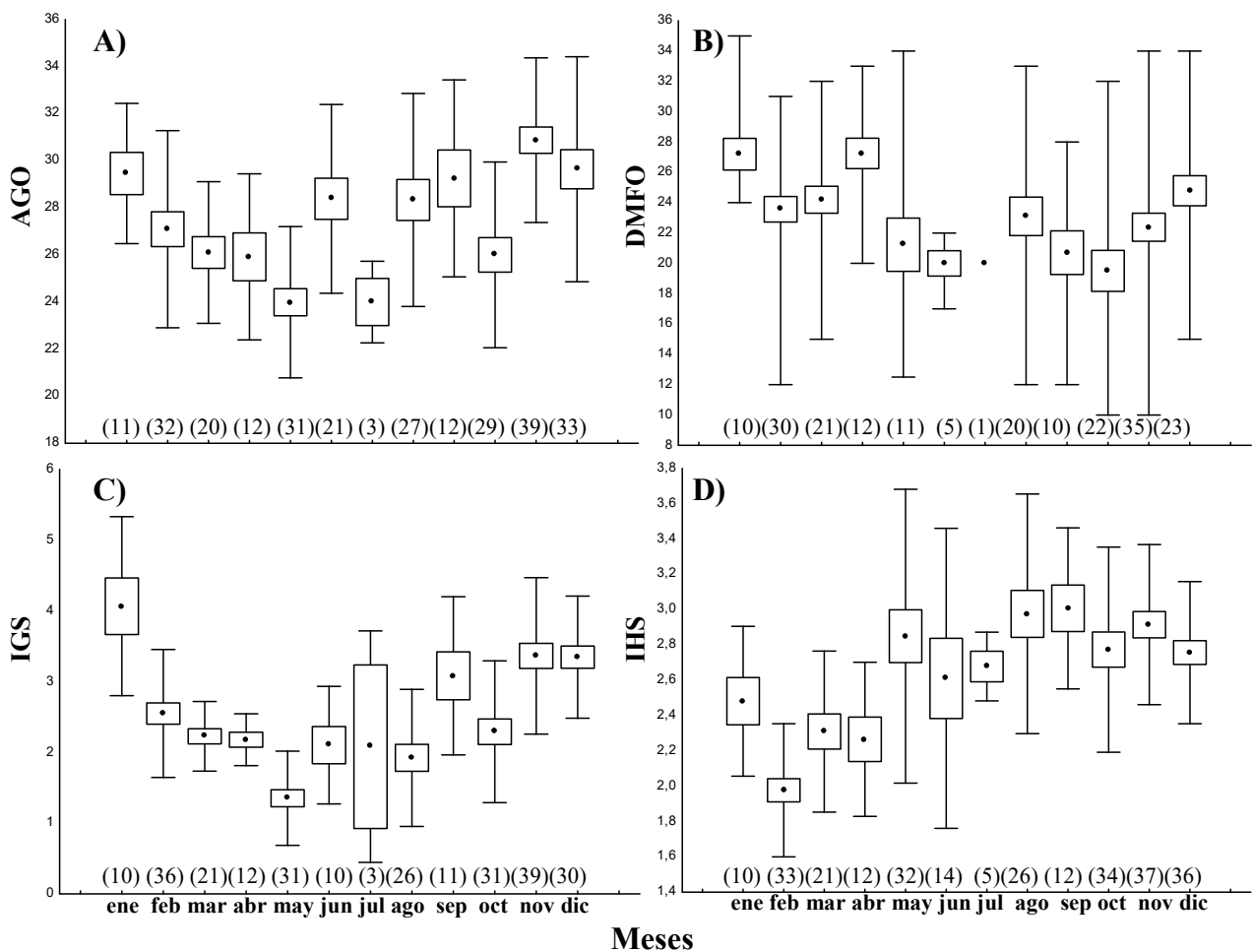
Si bien ambos ovarios son funcionales, se observaron diferencias significativas en su peso (IGS:  $t = 2,24$ ; g.l. = 806;  $P = 0,025$ ); estas diferencias no son consecuencia del diámetro máximo de los folículos (DMFO:  $t = 0,26$ ; g.l. = 418;  $P = 0,79$ ). El diámetro mínimo de un ovocito presumiblemente vitelado, identificados macroscópicamente por el color amarillo, fue 2 mm y el tamaño máximo 34 mm. La distribución de frecuencia del diámetro de los folículos ováricos estuvo compuesta por 4 modas, las cuales correspondieron a los siguientes rangos: < 6 mm; 8-16 mm; 16-26 mm; >26 mm (Figura 55). Presumiblemente, los folículos menores a 6 mm representen los recientemente vitelados y los mayores a 26 mm a los pre-ovulatorios.



**Figura 55.** *Rioraja agassizi*. Distribución de frecuencia de los diámetros de folículos ováricos (DFO) observados en hembras adultas. Los folículos correspondientes a la clase de 2 y 4 mm representan el 50% y 20%, respectivamente.

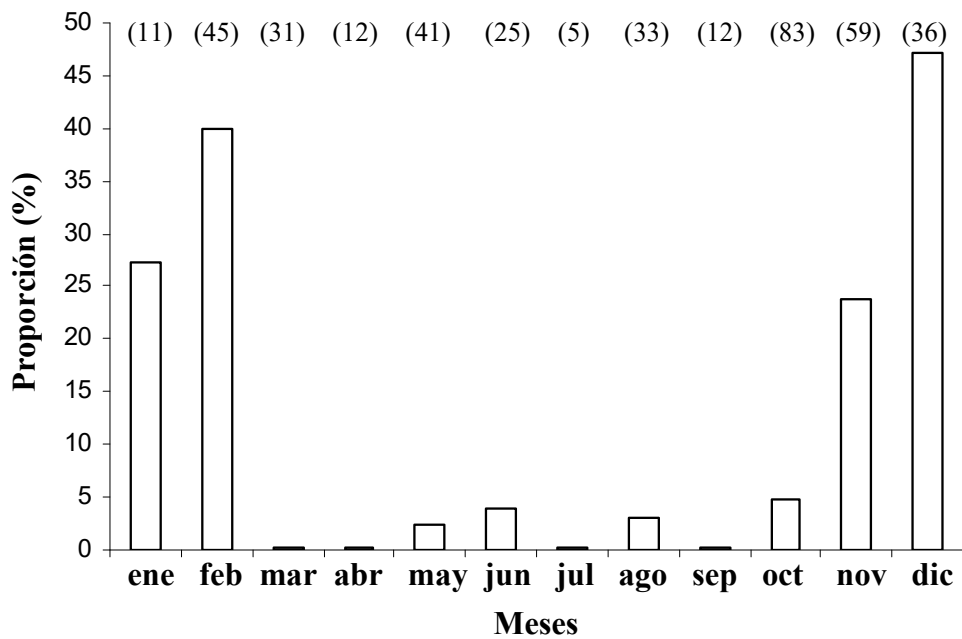
En el análisis de la variación estacional en la condición reproductiva de hembras adultas, se observaron diferencias significativas en el índice gonadosomático (IGS:  $F = 14,6$ ; g.l. = 247;  $P < 0,001$ ), ancho de las glándulas oviducales (AGO:  $F = 7,46$ ; g.l. = 258;  $P < 0,001$ ), diámetro máximo de los folículos ováricos (DMFO:  $F = 3,39$ ; g.l. = 189;  $P < 0,001$ ) (Figura 56). En general, los valores medios mayores de AGO, IGS y DMFO se registraron en enero, noviembre y diciembre; curiosamente, en los meses invernales también se observaron valores elevados (Figura 56A, B y C). En el caso del DMFO, se observó gran dispersión de los datos como consecuencia de la co-ocurrencia

de hembras adultas en diferentes etapas del ciclo reproductivo. Excepto en enero y abril, donde el DMFO fue mayor a 20 mm, en la mayoría de los meses se observaron DMFO correspondientes a folículos recientemente vitelados y pre-ovulatorios (Figura 56B). El IHS varió significativamente a lo largo del año, con un primer pico en otoño (mayo) y un pico más alto en invierno-primavera (agosto-septiembre) (Figura 56D). Se registró la presencia de hembras con cápsulas en casi todos los meses, aunque las mayores proporciones se observaron en el período noviembre-febrero (Figura 57).



**Figura 56.** *Rioraja agassizi*. Variación mensual del ancho de las glándulas oviducuales (AGO) (A), diámetro máximo de los folículos ováricos (DMFO) (B), índice gonadosomático (IGS = peso de ovarios / peso total × 100) (C) e índice hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total × 100) (D) en hembras adultas. Los puntos indican la media, las cajas el error estándar, los corchetes el desvío estándar y entre paréntesis el número de ejemplares analizados por mes.

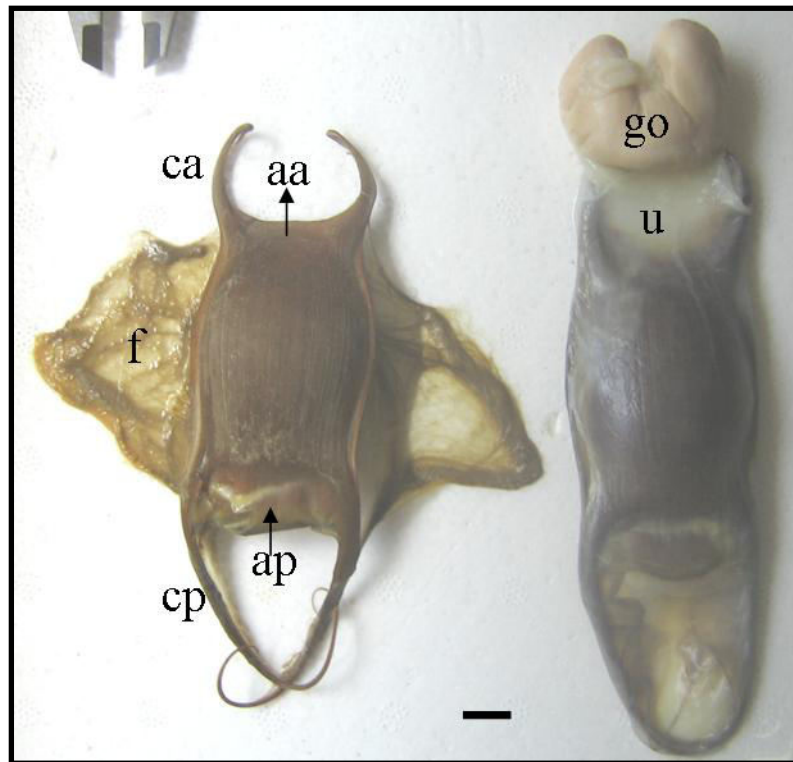




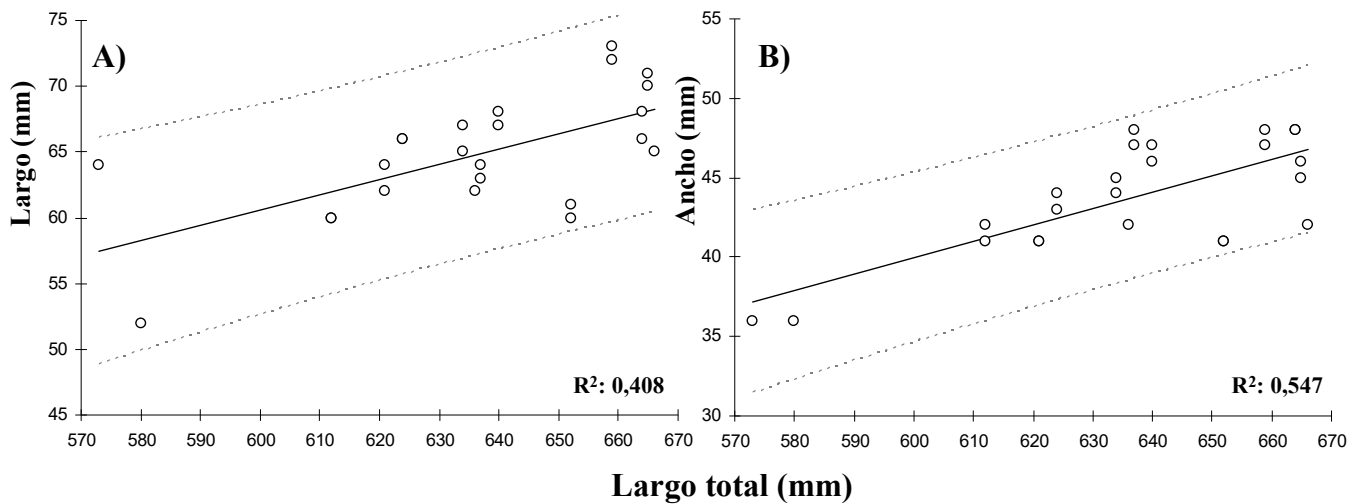
**Figura 57.** *Rioraja agassizi*. Variación mensual en la proporción de hembras adultas con cápsulas coriáceas alojadas en los úteros. Entre paréntesis se indica el número de ejemplares analizados.

### ***Cápsulas coriáceas***

Las cápsulas de *R. agassizi* son de mediano tamaño, en comparación con otras rayas de la región, dado que el largo varía entre 55 y 75 mm sin considerar los cuernos. Los cuernos posteriores son largos, rectos y superan la longitud de la cápsula (Figura 58). El apron anterior es cóncavo y el posterior es recto y el velo está poco desarrollado (Figura 58). Se observó una correlación positiva significativa entre el LT de las hembras y el tamaño de las cápsulas (Largo:  $r^2$ : 0.408;  $F = 15,17$ ; g.l. = 22;  $P < 0,001$ ; Ancho:  $r^2$ : 0,547;  $F = 26,65$ ; g.l. = 22;  $P < 0,001$ ) (Figura 59).



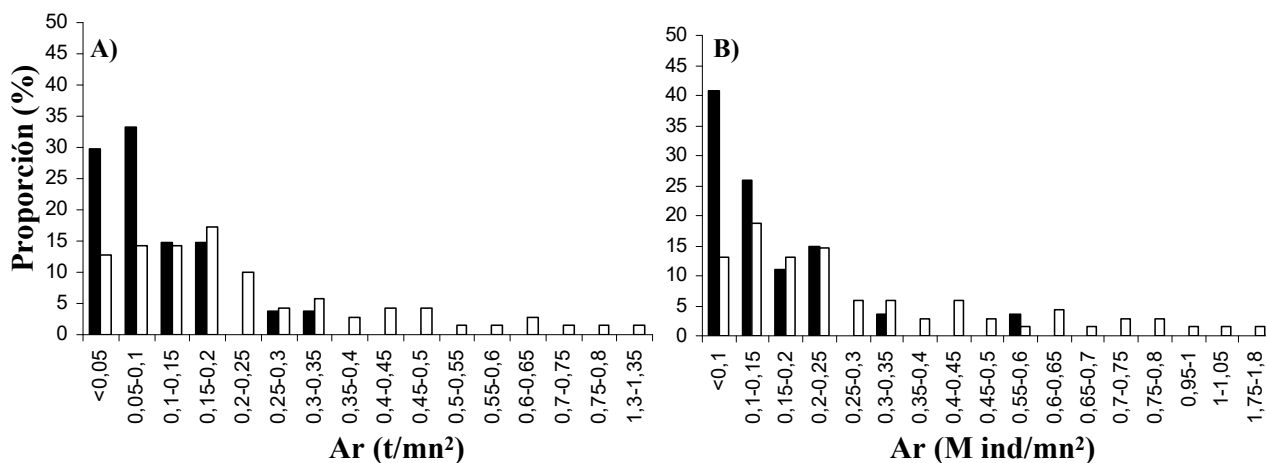
**Figura 58.** *Rioraja agassizi*. Fotografía de una cápsula alojada en el útero de una hembra adulta de 660 mm de longitud total. Referencias: aa: apron anterior; ap: apron posterior; ca: cuerno anteriores; cp: cuernos posteriores; f: fibras elásticas; go: glándula oviducal; u: útero. La barra negra indica 1 cm.



**Figura 59.** *Rioraja agassizi*. Relación entre la longitud total (LT) de las hembras adultas con el largo (A) y ancho (B) de las cápsulas coriáceas. Las líneas continuas indican la tendencia lineal de las predicciones y las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95%.

**Distribución de las abundancias relativas**

A partir del análisis de las abundancias relativas estimadas en función de la captura en peso de la especie (toneladas / milla náutica cuadrada), se determinó que el patrón de distribución de *R. agassizi* es desagregado (Figura 60). Este patrón es más marcado en invierno (crucero de 2004), dado que en primavera (crucero de 2005) el 40% de los lances presentaron densidades medias y altas (Figura 60A). A partir del número de individuos (miles de individuos / milla náutica cuadrada) como estimador de abundancia relativa, se observó el mismo patrón respecto del observado con el peso (Figura 60B).

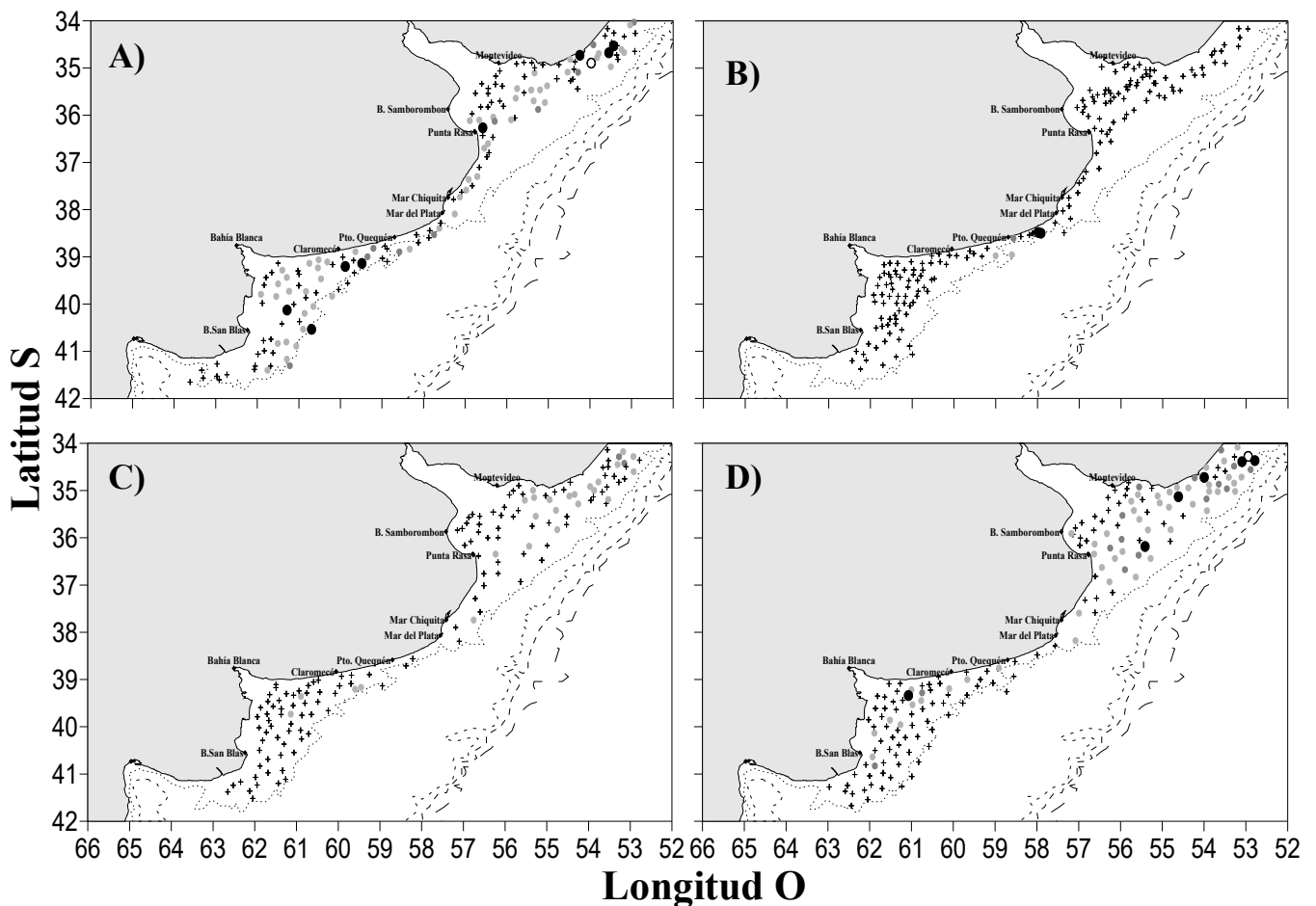


**Figura 60.** *Rioraja agassizi*. Proporción de lances de pesca por rango de abundancia relativa (Ar) estimadas en toneladas ( $t/mn^2$ ) (A) y en miles de individuos ( $M\ ind/mn^2$ ) (B) por milla náutica cuadrada, para los cruceros de investigación de invierno 2004 (barras negras) y primavera de 2005 (barras blancas).

**Patrones de distribución**

El rango de profundidad donde se registró la ocurrencia de *R. agassizi* fue de 8 a 60 m. En el crucero de investigación de invierno de 1993 se registró la captura de la especie en 70 lances realizados entre 34° y 42°S; en la mayoría de los lances se registraron densidades menores a  $0,25\ t/mn^2$  y solo en 9 lances superaron  $0,5\ t/mn^2$  (Figura 61A). Los lances con mayores abundancias relativas se ubicaron próximos a la isobata de 50 m al sur de los 38°S y en aguas costeras frente a Punta Rasa; en Uruguay

las mayores densidades se registraron en los lances realizados frente a la costa norte (Figura 61A). En el crucero realizado en primavera de 1994 solo se registró la presencia de esta especie en 5 lances (Figura 61B). Si bien el crucero de 2004 corresponde a la misma época y cubre un área mayor respecto del realizado en 1993, el número de lances con captura fue inferior y no se registraron abundancias relativas superiores a 0,5 t/mn<sup>2</sup> (Figura 61C). En primavera de 2005 se incrementó notablemente el número de lances con abundancias relativas mayores a 0,5 t/mn<sup>2</sup> (Figura 61D), como resultado de una mayor agregación de la especie. En este último año, las mayores concentraciones se registraron al Este de Uruguay, centro del estuario del Río de La Plata y frente a la costa de Monte Hermoso (Figura 61D).



**Figura 61.** *Rioraja agassizi*. Abundancias relativas estimadas en toneladas por milla náutica cuadrada (t/mn<sup>2</sup>) para los lances de los cruceros de primavera de 1993 (A), invierno de 1994 (B), invierno de 2004 (C) y primavera de 2005 (D). Referencias: + sin captura; ● menores a 0,25; ● entre 0,25 y 0,5; ● entre 0,5 y 1 y mayores a 1 t/mn<sup>2</sup>.

### ***Distribución estacional por estadios de madurez sexual***

Para analizar la distribución por estadios reproductivos se tuvieron en cuenta los cruceros de investigación realizados en invierno de 2004 y primavera de 2005. El escaso número de individuos capturados por lance (máximo 6) en el crucero de 2004 dificulta establecer patrones de asociación por estadio.

En el análisis de correspondencia del crucero de invierno de 2004 se observó una leve tendencia a encontrar lances con individuos juveniles y machos adultos y lances con hembras adultas sin cápsulas en los úteros (Figura 62A). En primavera de 2005 se observó que las hembras adultas se encontraron próximos a los machos adultos y a los juveniles, pero separadas de las hembras adultas con cápsulas en los úteros (Figura 62B)

En el crucero realizado en invierno de 2004, el 65% de los lances con captura de *R. agassizi* presentó alta proporción (>75%) de individuos juveniles. Estos lances estuvieron homogéneamente distribuidos desde Punta Rasa (Argentina) hasta el norte de Uruguay y a profundidades intermedias, entre 15 y 30 m (Figura 63A). La mayoría de los lances con predominancia de machos adultos se registraron al norte de los 36°S desde la línea de costa hasta la isobata de 50 m (Figura 63B). En cinco lances se capturaron hembras adultas sin cápsulas en los úteros, y solo dos representaron el 100% de la captura (Figura 63C); en este crucero no se registraron hembras adultas con cápsulas en los úteros (Figura 63D).

En el crucero de primavera de 2005, los individuos juveniles representaron la mitad de la captura en el 50% de los lances y el total de la captura en el 40% de los lances (Figura 64A). Los lances con alta proporción de machos adultos se observaron sobre la isobata de 50 m al norte de Uruguay y cerca de la costa en Punta Rasa (Argentina) (Figura 64B). La mayor proporción por lance de hembras adultas sin cápsulas en los úteros se observaron sobre la costa de Uruguay, Punta Rasa y Bahía San Blas (Argentina) (Figura 64C). Las hembras con cápsulas en los úteros (estadio 4) se registraron en 8 lances, de los cuales en 3 representaron en el total de la captura; estos lances se observaron sobre la isobata de 50 m al este de Uruguay y al sur de Punta Rasa (Argentina) (Figura 64D). En los lances restantes, las hembras con cápsulas representaron menos del 20% de la captura de la especie y co-ocurrieron con individuos juveniles, machos adultos y hembras adultas sin cápsulas (Figura 64D).

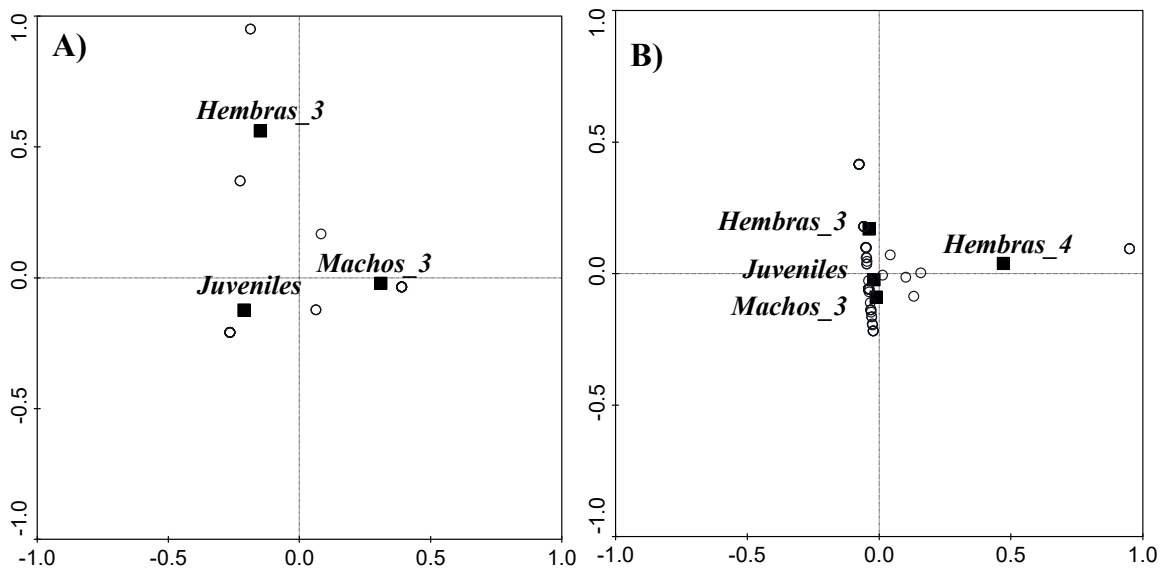


Figura 62. *Rioraja agassizi*. Análisis de correspondencia en base al número de ejemplares por estadio de madurez, observado en los lances del crucero de investigación de julio de 2004 (A) y noviembre de 2005 (B).

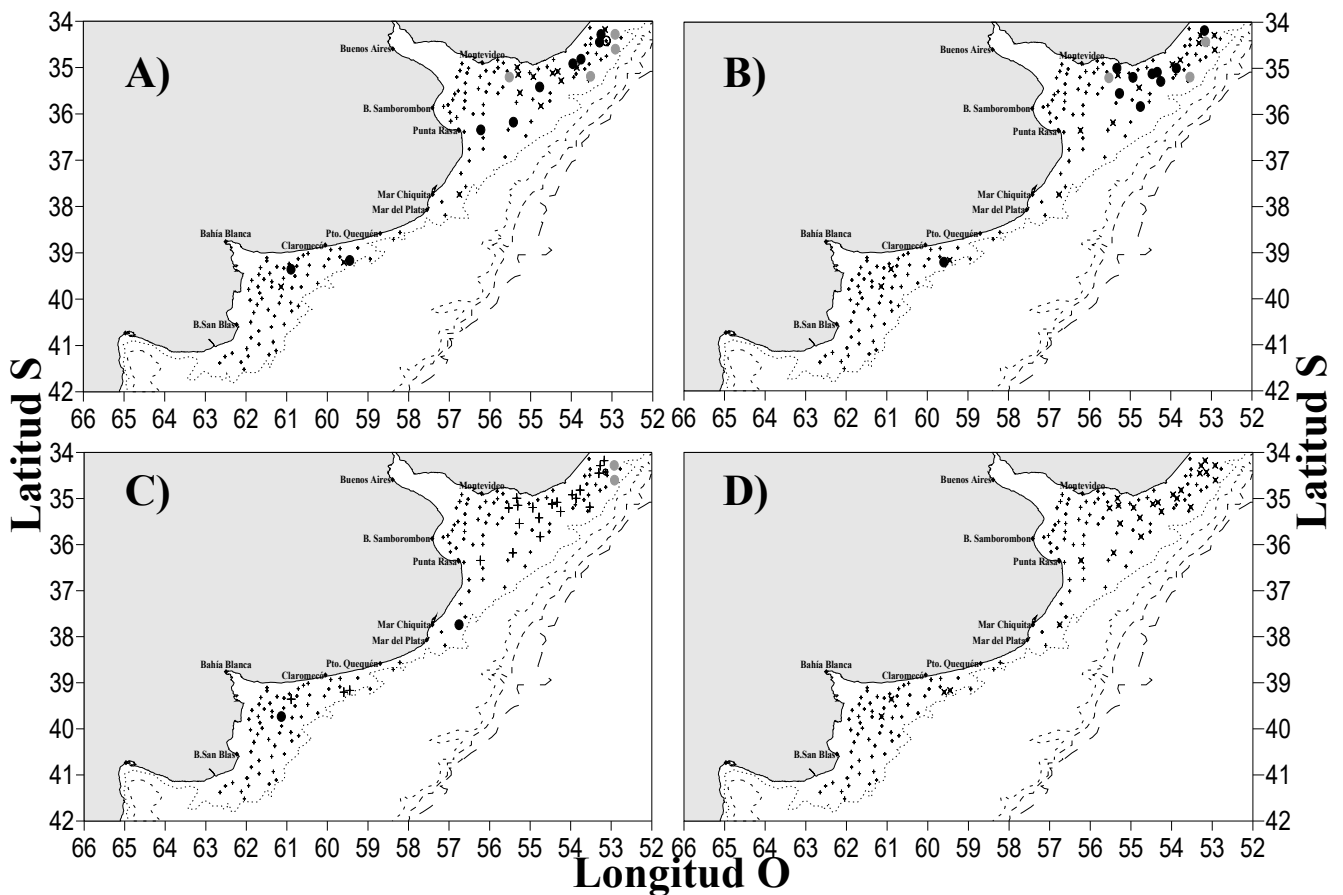
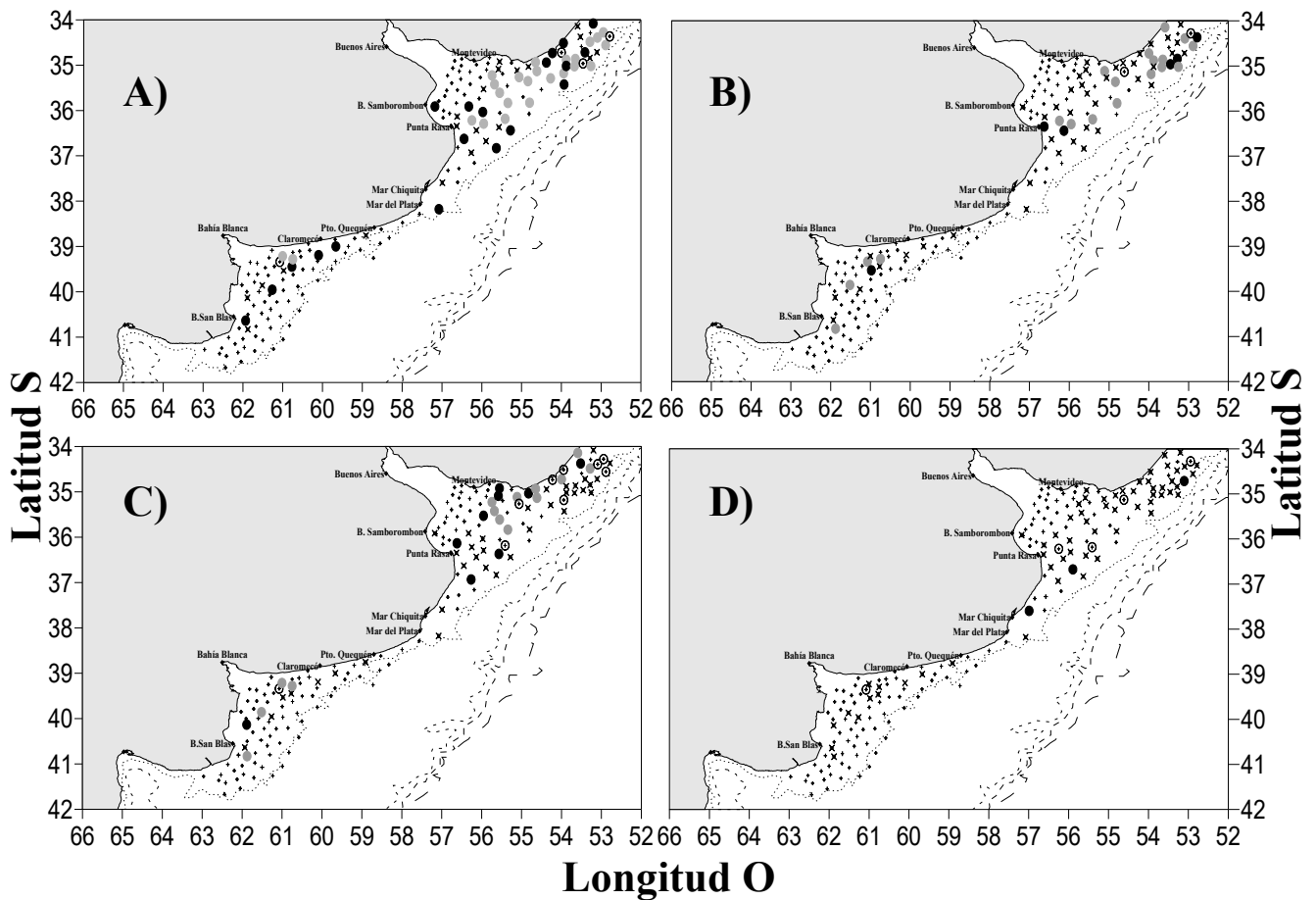


Figura 63. *Rioraja agassizi*. Distribución de lances del crucero de investigación de julio de 2004 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta sin cápsulas (C) y hembra adulta con cápsulas (D). Referencias: +: sin captura, ×: 0%, ○: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.



**Figura 64.** *Rioraja agassizi*. Distribución de lances del crucero de investigación de noviembre de 2005 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta sin cápsulas (C) y hembra adulta con cápsulas (D). Referencias: +: sin captura, x: 0%, O: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.

**CAPITULO VII.**  
**RESULTADOS.**

**Ecología reproductiva de *Zapteryx brevirostris***



## ECOLOGÍA REPRODUCTIVA ZAPTERYX BREVIROSTRIS

### Distribución de tallas

Se analizaron 675 ejemplares de *Zapteryx brevirostris*, 339 machos y 336 hembras. Si bien el rango de longitud total (LT) en machos fue de 196 mm a 647 mm y en hembras de 200 mm a 674 mm, la moda de la distribución de los ejemplares observados fue de 440 a 620 mm en machos y de 500 a 640 mm en hembras (Figura 65).

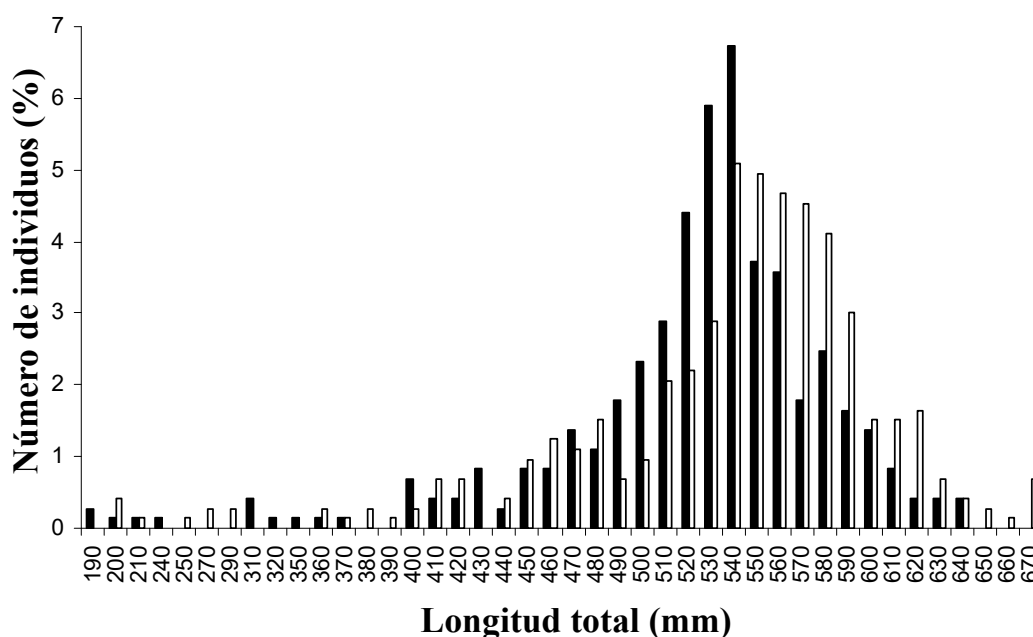


Figura 65. *Zapteryx brevirostris*. Distribución de frecuencia de tallas de los individuos machos (barras negras) y hembras (barras blancas) analizados.

### Relaciones morfométricas

Las relaciones morfométricas LT-PT y PT-PH fueron significativamente diferentes entre sexos (ANCOVA, LT-PT:  $F = 275$ ; g.l. = 632;  $P < 0,001$ . LT-PH:  $F = 402$ ; g.l. = 575;  $P < 0,001$ . PT-PH:  $F = 248$ ; g.l. = 631;  $p < 0,001$ ), como consecuencia de un mayor peso total y peso de hígado para un determinado tamaño corporal por parte de las hembras (Figura 66). Este patrón fue acentuado en ejemplares adultos.

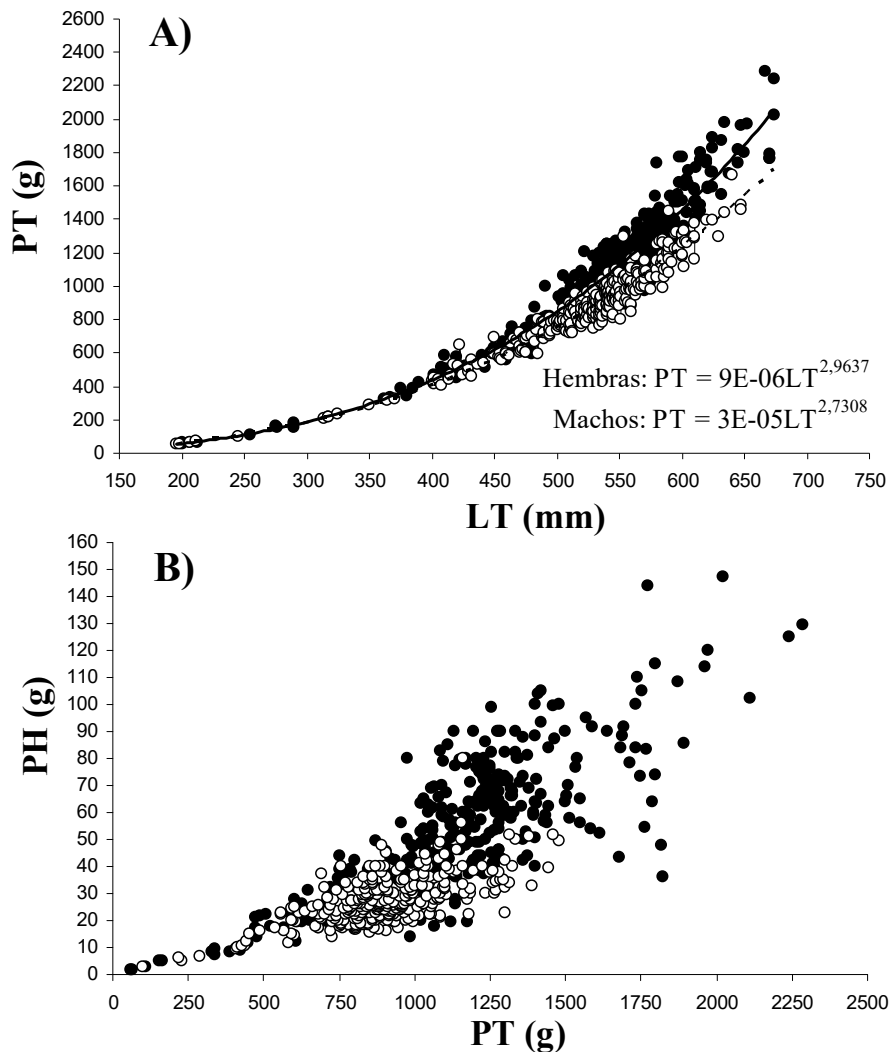


Figura 66. *Zapteryx brevirostris*. Relaciones morfométricas entre largo total (LT) y peso total (PT) (A) y PT y peso de hígado (PH) (B), en machos (círculos blancos y línea punteada) y hembras (círculos negros y línea continua).

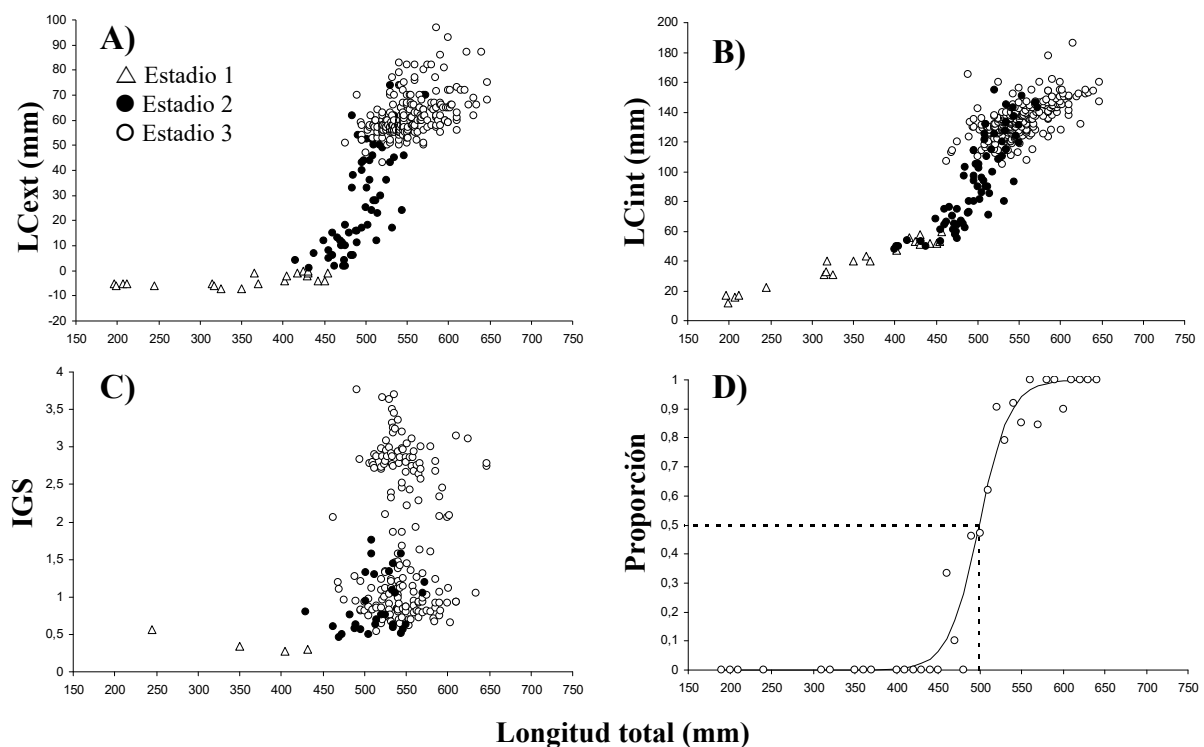
### ***Análisis macroscópico de los estadios de madurez: machos***

En base al análisis macroscópico de los testículos (IGS) y claspers (LC), se determinó que la LT del macho juvenil más grande fue 572 mm y la LT del adulto más pequeño fue 462 mm (Figura 67). El patrón de crecimiento de los claspers fue diferente al considerar la longitud desde el extremo de la aleta pélvica (LCext) y desde la cloaca (LCint). En individuos menores a 450 mm LT (estadio 1) la LCext de los claspers no

varió significativamente con la LT, mientras que la LCint se incrementó linealmente con la LT (Figura 67A y B). La LCint también se incrementó en forma lineal en el estadio 2, aunque en los individuos entre 500 y 550 la pendiente fue mayor (Figura 67A y B); en individuos adultos el crecimiento también fue lineal, pero con pendiente notablemente menor al estadio 2 (Figura 67A y B).

El IGS se mantuvo estable en individuos juveniles menores de 500 mm LT, a partir de donde se incrementó considerablemente. En individuos adultos se observó gran dispersión en los valores de IGS para cada LT, como consecuencia de las variaciones en la actividad reproductiva (Figura 67C).

La longitud media de madurez sexual se estimó en 499 mm LT, la cual representa el 77% de la LT máxima observada (Figura 67D). No se observaron diferencias significativas en la estimación de la LT50 considerando el estado de madurez de cada órgano reproductivo por separado.



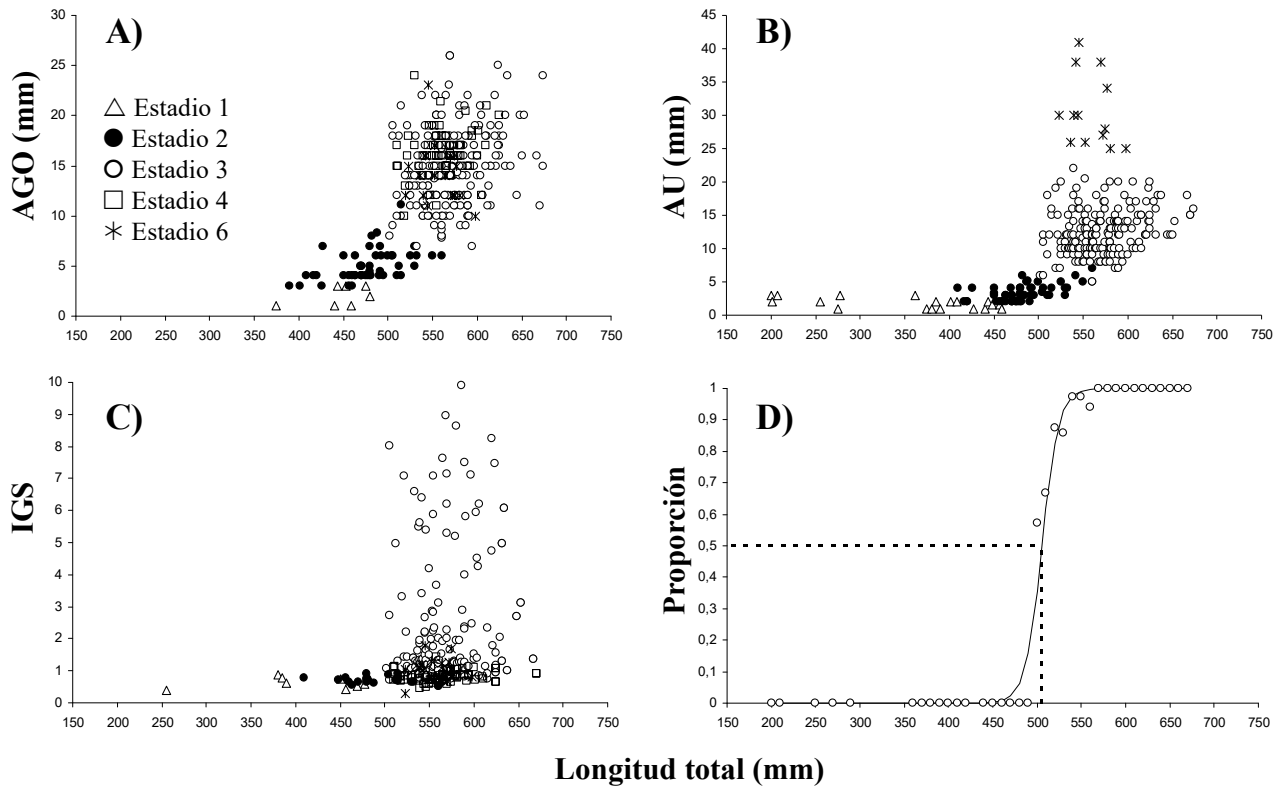
**Figura 67.** *Zapteryx brevirostris*. Relación entre la longitud total y la longitud externa (LCext) (A) e interna (LCint) (B) de los claspers, el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) (C) y la proporción de individuos adultos (D) en machos.

***Análisis macroscópico de los estadios de madurez: hembras***

El ancho de las glándulas oviducuales (AGO) se incrementó de manera lineal en relación a la LT en hembras juveniles a partir de los 450 mm LT. En hembras maduras el rango de valores de este parámetro para cada LT fue amplio, sin detectarse diferencias en los estadios del ciclo reproductivo (Figura 68A). El crecimiento de los úteros (AU) en función de la LT presentó un patrón más claro y con menos dispersión (Figura 68B). En hembras juveniles (estadios 1 y 2) el AU fue menor a 10 mm y en hembras adultas no gestantes (estadio 3) se mantuvo entre 10 y 20 mm; en hembras en condición de post-parto reciente (estadio 6) el los úteros el AU fue mucho mayor al estadio 3 (Figura 68B). Si se excluye del análisis a las hembras en estadio 6, el crecimiento del AU es de tipo sigmoideo. El AU no se midió en hembras con ovocitos fecundados en los úteros (estadio 4).

En las hembras adultas ambos ovarios fueron funcionales, y no se observaron diferencias significativas en el IGS entre ellos ( $t = 0,17$ ; g.l. = 466;  $P = 0,86$ ) y DMFO ( $t = 0,37$ ; g.l. 472; 0,70). En el análisis del patrón de crecimiento del IGS en función de la LT también se observó gran dispersión de los valores en hembras maduras (estadio 3) (Figura 68C). Esta dispersión es debida a la actividad reproductiva, ya que el IGS de hembras gestantes (estadio 4 y 5) y en post-parto reciente (estadio 6) el IGS fue similar al observado en estadios juveniles (Figura 68C).

Considerando los órganos reproductivos analizados en conjunto, se observó un abrupto incremento en el desarrollo entre 500 y 550 mm LT. El rango de LT entre la hembra madura más pequeña y la juvenil más grande fue 502-560 mm y el de hembras gestantes fue 510-670 mm (Figura 68). La LT media de madurez sexual se estimó en 505 mm, la cual representa el 65% de la LT máxima observada en hembras (Figura 68D). No se registraron diferencias en la LT50 entre sexos ( $t = 0,85$ ; g.l. = 1;  $P = 0,35$ ) y la LT50 estimada para *Z. brevirostris* en conjunto fue 502 mm LT (74% de LT máxima de la especie).

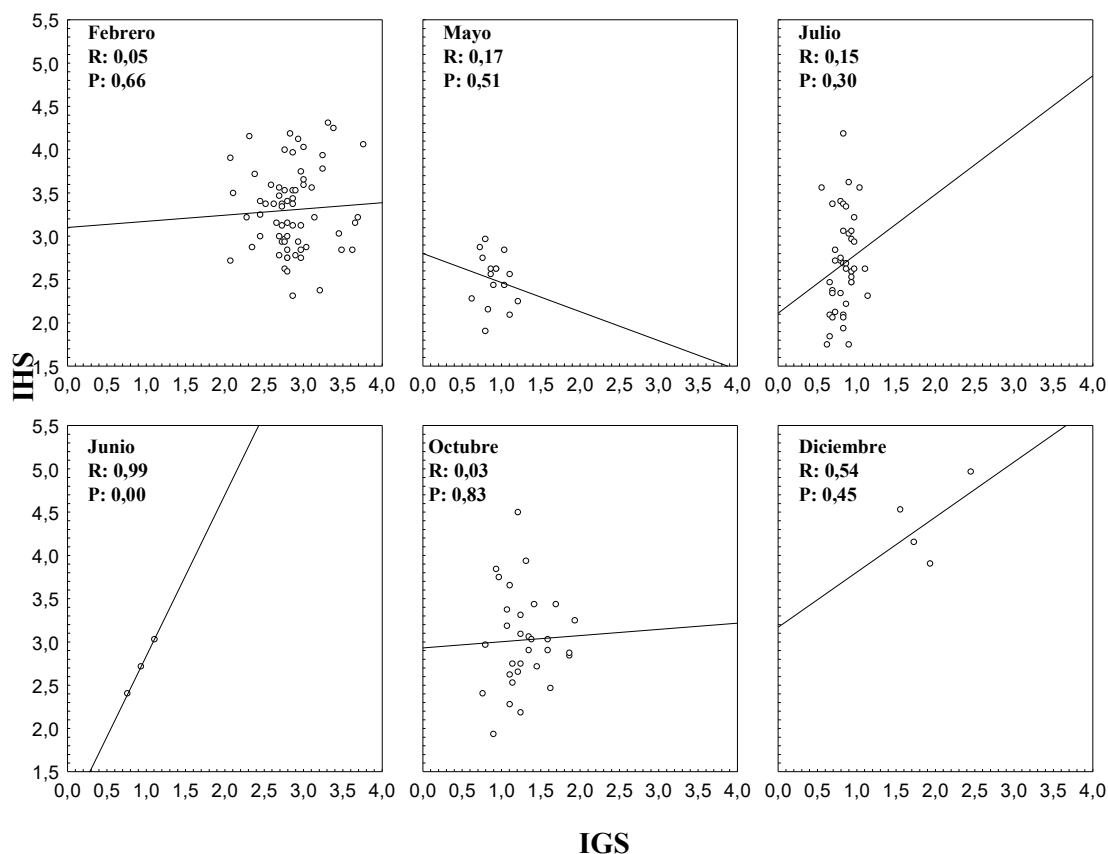


**Figura 68.** *Zapteryx brevirostris*. Relación entre la longitud total y el ancho de las glándulas oviduciales (AG) (A), ancho de los úteros (AU) (B), índice gonadosomático (IGS = peso de ovarios / peso total  $\times$  100) (C) y proporción de hembras adultas (D).

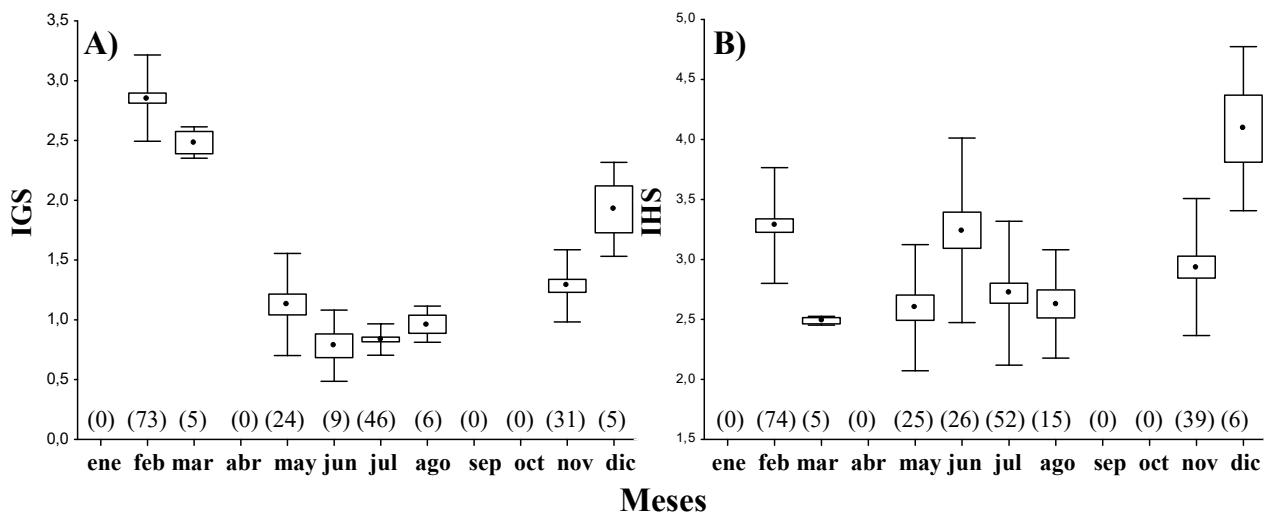
### ***Variación estacional del ciclo gonadal: machos***

El IHS se incrementó con el IGS, aunque no de manera significativa ( $R^2 = 0,17$ ;  $F = 2,68$ ; g.l. = 1,163,  $P = 0,1$ ); la correlación fue significativa cuando se consideró el mes como factor de variación ( $F = 7,16$ ; g.l. = 252;  $P < 0,001$ ) (Figura 69).

Los valores medios del IGS en ejemplares adultos variaron significativamente durante los meses analizados (ANOVA,  $F = 291$ ; g.l. = 169;  $P < 0,001$ ), con valores mínimos durante otoño e invierno (mayo a agosto) y los valores máximos en primavera (diciembre) y verano (febrero y marzo) (Figura 70A). El índice hepatosomático (IHS) también varió significativamente a lo largo del año, pero se observó mayor dispersión; los valores máximos correspondieron a primavera (diciembre), verano (febrero) e invierno (junio) (Figura 70B).

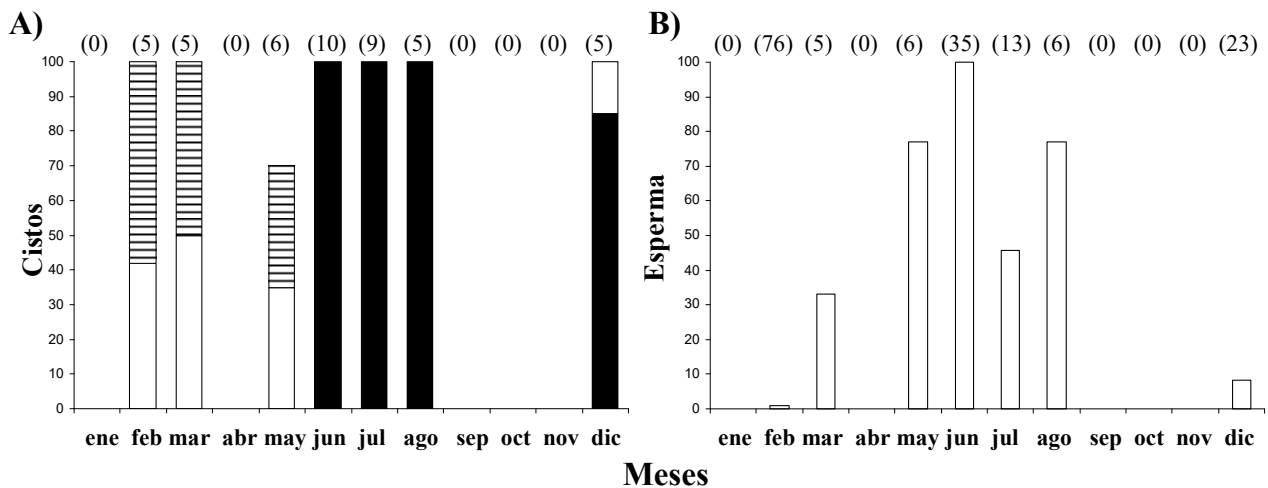


**Figura 69.** *Zapteryx brevirostris*. Relación mensual entre el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) y hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total  $\times$  100) en machos adultos. La línea continua representa la tendencia lineal.



**Figura 70.** *Zapteryx brevirostris*. Variación mensual en el índice gonadosomático (IGS = peso de testículos / peso total  $\times$  100) (A) y hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total  $\times$  100) (B) de machos adultos. Los puntos indican la media, las cajas el error estándar, los corchetes el desvío estándar y entre paréntesis el número de ejemplares analizados por mes.

Se determinaron tres patrones relacionados con la estacionalidad en la proporción de cistos maduros y la presencia de esperma en el complejo ductal. En primavera los testículos estuvieron formados en su mayoría por cistos en estado previo a la segunda división meiótica, es decir espermatoцитos I y II; un porcentaje inferior al 15% de los cistos contenía espermátidas en su interior (Figura 71A). En los ductos deferentes de estos machos no se registró esperma (Figura 71B). En verano y otoño se incrementó considerablemente la proporción de cistos en espermiación (Figura 71B), con espermatozoides en maduración y maduros formando espermatoblastos. En el lumen de los túbulos colectores y del complejo ductal se observaron espermatozoides desagregados y en escasa cantidad. En los meses invernales los individuos analizados presentaron testículos con cistos inmaduros (estado de espermatoцитos), pero curiosamente el lumen de los ductos deferentes estaba lleno de esperma (Figura 71B). Además del esperma observado en el complejo ductal, desde el epidídimo proximal hasta la vesícula seminal, se observaron espermatozoides en estado desagregado en los túbulos colectores bordeando los lóbulos espermáticos (ver capítulo IV).

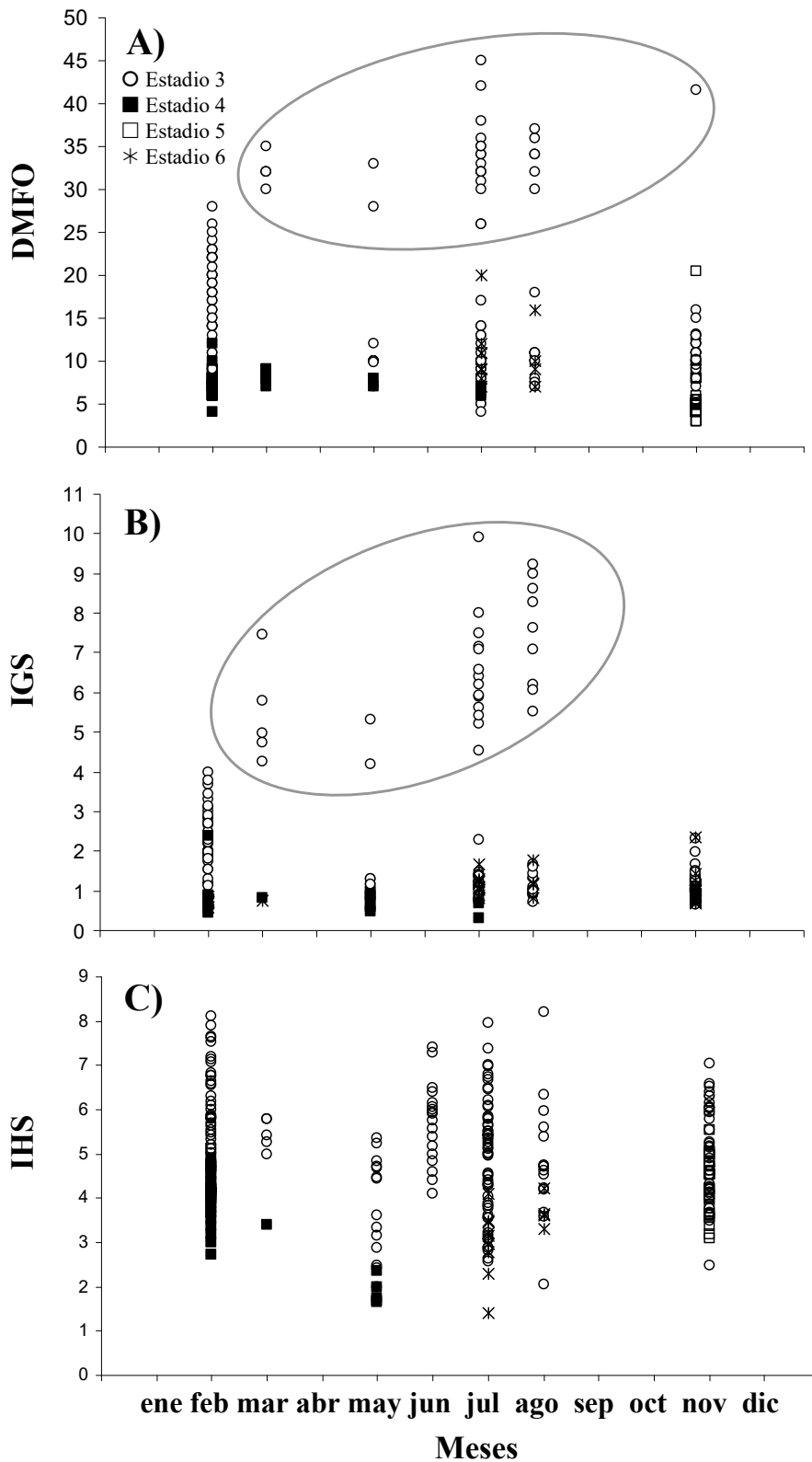


**Figura 71.** *Zapteryx brevirostris*. Variación mensual en la proporción de cistos en etapa de espermatoцитos (barras negras), espermátidas (barras blancas), espermatozoides inmaduros (barras horizontales) y espermatozoides maduros (barras verticales) (A) y de machos con esperma en los ductos deferentes (B). Entre paréntesis se indica el número de ejemplares analizados.

### ***Variación estacional del ciclo gonadal: hembras***

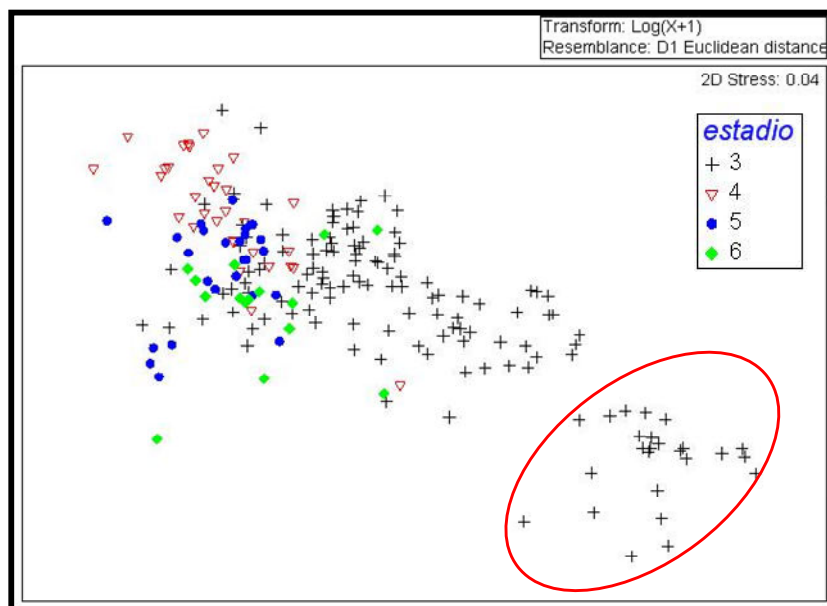
El tamaño de los folículos ováricos vitelados varió entre 2 y 45 mm. Se observaron tres modas en la distribución de frecuencia de los folículos, correspondientes a los rangos: < de 22 mm, entre 24 y 36 mm y otra de 36 a 44 mm; los folículos mayores a 38 mm corresponden presumiblemente a los pre-ovulatorios. En el análisis de la variación estacional en la condición de los ovarios (IGS y DMFO) de hembras adultas no gestantes (estadio 3) se diferenciaron dos grupos: hembras adultas con folículos ováricos pequeños (HOP) y hembras adultas con folículos ováricos grandes (HOG) (Figura 72A y B). Las pendientes y las ordenadas de la variación del IGS y del DMFO de los dos grupos identificados resultaron diferentes. En febrero se observaron hembras con folículos ováricos pequeños, medianos y grandes lo cual hace dificultosa la separación de HOP y HOG (Figura 72). Las HOG se observaron entre febrero y agosto, donde se registraron los folículos de mayor tamaño y presumiblemente pre-ovulatorios (Figura 72A y B). En primavera se observaron dos hembras con folículos ováricos grandes y ovocitos (presumiblemente fecundados) en uno de los úteros simultáneamente (Figura 72A y B); esta situación señala el estado de ovulación y alojamiento de los ovocitos fecundados en los úteros (estadio 4). Las hembras en este estadio reproductivo se observaron desde julio hasta diciembre, demostrando la existencia de un período de letargo previo a la gestación. El desarrollo embrionario se produce desde diciembre hasta mayo-junio (Figura 72), cuando se observan las primeras hembras en condición de post parto reciente (Figura 72A y B). En hembras gestantes no se observó un incremento significativo en el desarrollo de los ovarios. Con respecto a la variación estacional del índice hepatosomático (IHS), los valores más altos correspondieron a las HOG, seguido de las HOP (Figura 72C). En hembras gestantes con embriones diferenciados (estadio 5), los valores de IHS fueron inferiores a las hembras no gestantes (estadio 3).





**Figura 72.** *Zapteryx brevirostris*. Variación mensual del diámetro máximo de los folículos ováricos (DMFO (A), índice gonadosomático (IGS = peso de ovarios / peso total  $\times$  100) (B) e índice hepatosomático (IHS = peso de hígado / peso total  $\times$  100) (C) en hembras adultas. Las hembras con folículos ováricos grandes (HOG) se indican dentro del círculo gris.

En el análisis multidimensional se diferenciaron claramente los dos grupos de hembras adultas no gestantes (estadio 3). Uno de los grupos se observó sobre el extremo inferior derecho del gráfico (Figura 73) y correspondió a hembras con folículos ováricos mayores a 28 mm e índices gonado y hepatosomático mayores a 3 y 4, respectivamente. Las hembras del otro grupo presentaron un gradiente de dispersión en el gráfico, desde el vértice superior izquierdo hacia el centro del gráfico, vinculado fundamentalmente al desarrollo de los ovarios (Figura 73). Las hembras gestantes sin embriones diferenciados (estadio 4) se observaron en el extremo superior izquierdo, diferenciándose de hembras con embriones diferenciados (estadio 5) y en post parto reciente (estadio 6) (Figura 73). Esta diferencia se debe principalmente al escaso desarrollo ovárico, dada la ovulación reciente.

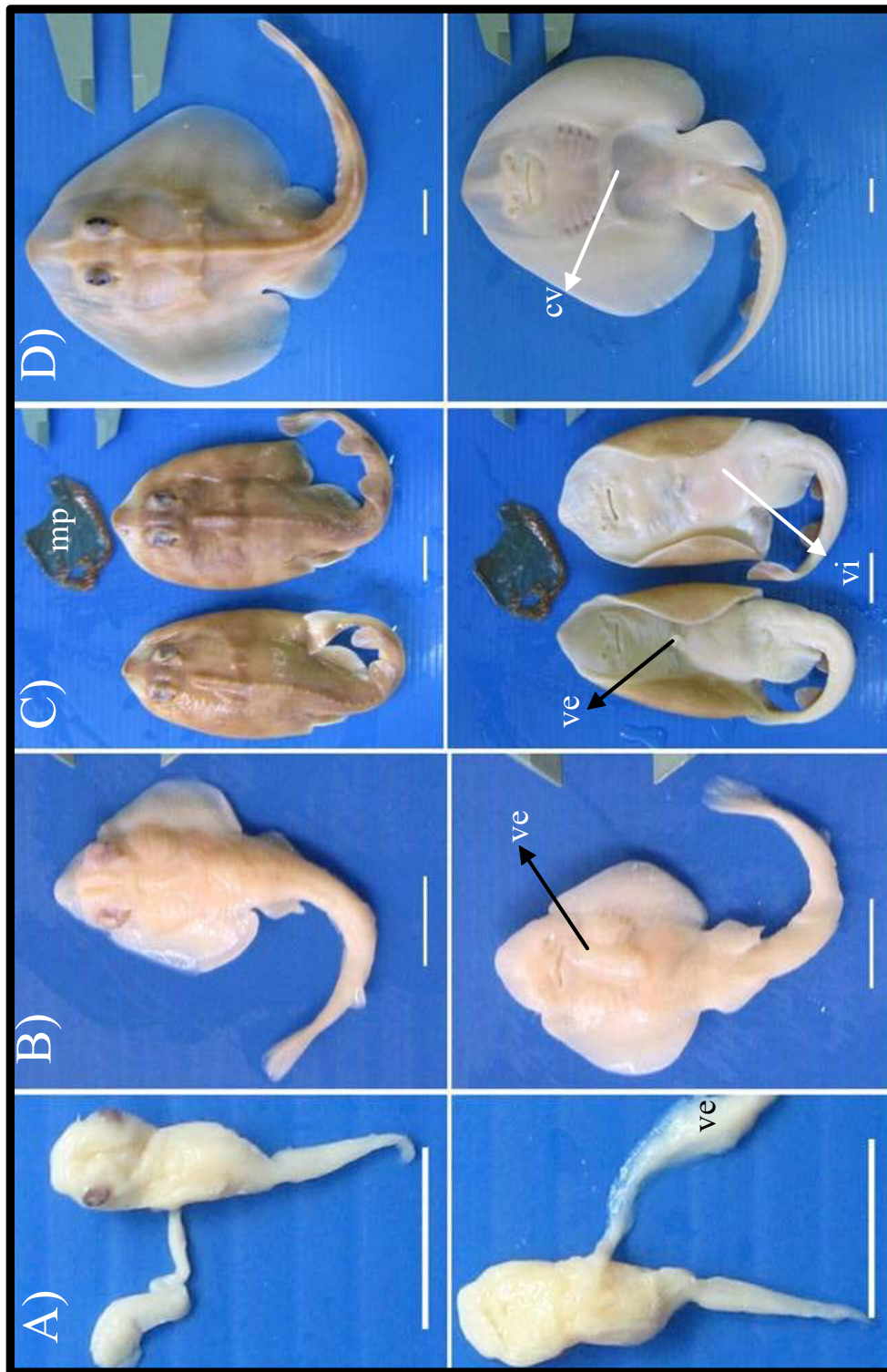


**Figura 73.** *Zapteryx brevirostris*. Análisis multidimensional realizado en hembras adultas en función del estadio reproductivo. *Referencias:* estadio 3, adulta no gestantes; estadio 4, con ovocitos alojados en los úteros; estadio 5, gestantes con embriones diferenciados a simple vista; estadio 6, en condición de post-parto reciente. El círculo rojo indica las hembras con folículos ováricos grandes en los ovarios.

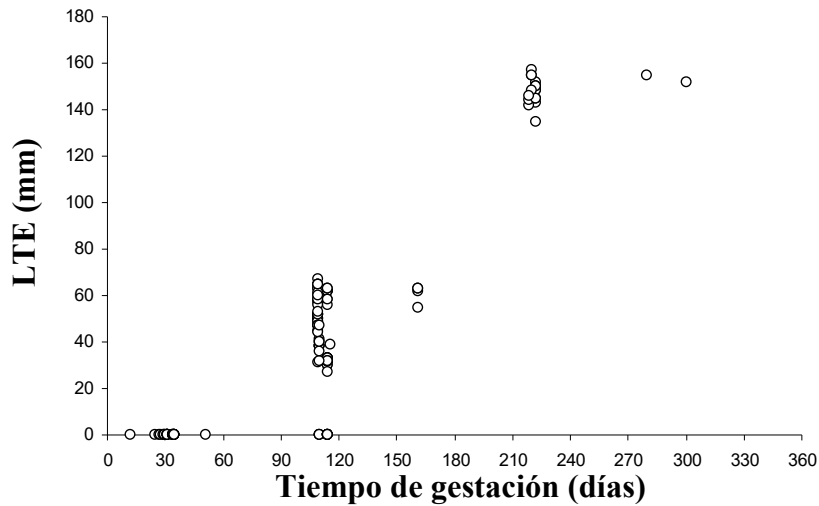
### ***Desarrollo y crecimiento embrionario***

La camada de ovocitos que desciende de cada ovario es encapsulada en una membrana transparente y elástica producida en las glándulas oviducales. Las hembras capturadas en verano (febrero) exhibían embriones diferenciados a simple vista caracterizados por una marcada cresta dorsal en la cabeza, ausencia de las aletas pectorales, ojos con notable protrusión, filamentos branquiales externos, boca pequeña y circular, ausencia de orificio anal, caracteres sexuales secundarios sin diferenciar y vesícula vitelina de mayor tamaño que el embrión en desarrollo (Figura 74A). Hacia fines de verano (marzo-abril) los embriones presentaban el disco desarrollado, mayor volumen de branquias internas respecto de las externas, ausencia de coloración típica de la especie, con escasa vesícula vitelina externa y abundante vitelo en la cavidad abdominal, el orificio anal desarrollado, claspers desarrollados y mayor desarrollo de la boca, espiráculos y hendiduras branquiales de mayor tamaño respecto del estadio anterior (Figura 74B). A fines de otoño (mayo y junio) los embriones están completamente formados, tienen el patrón de coloración dorsal de la especie, la vesícula vitelina externa está reducida y se observa abundante vitelo en la cavidad abdominal (Figura 74C); durante esta etapa los embriones se disponen enfrentados ventralmente y envueltos por la membrana proteica. En invierno (junio y julio), las hembras examinadas presentaban ovarios pequeños y úteros de paredes delgadas y dilatadas, características del estado de post-parto reciente. Incidentalmente, se registró en el mes de agosto un individuo de 152 mm LT con cicatriz vitelina que podría tratarse de un embrión a término, abortado por el *stress* de la captura o de un neonato (Figura 74D).

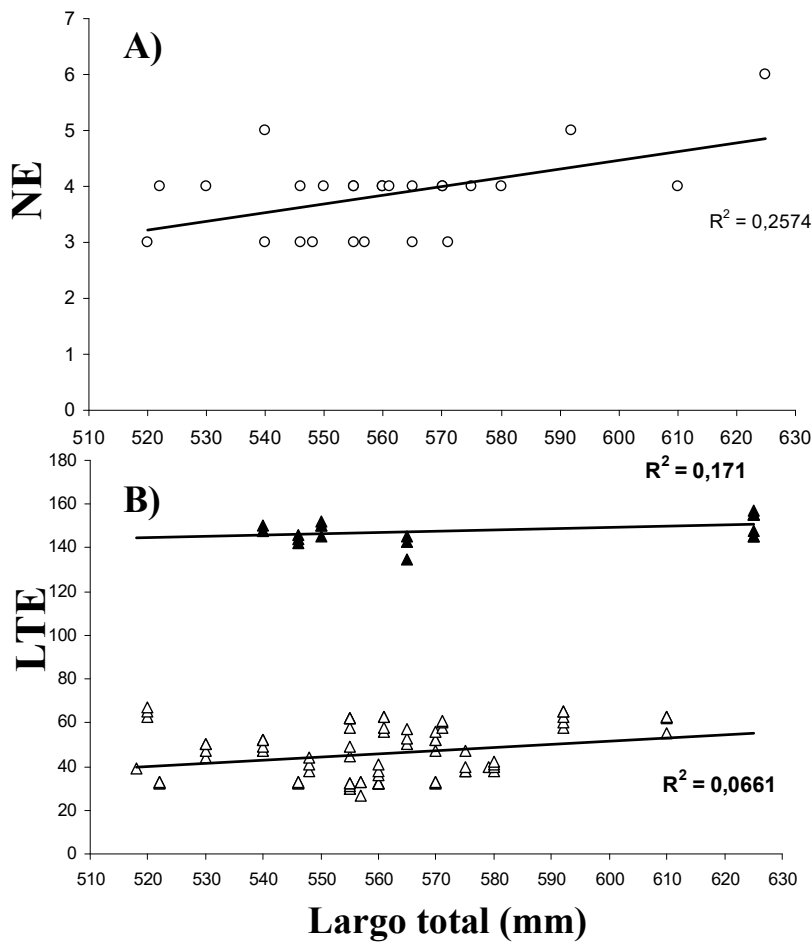
El número de embriones por mes fue insuficiente para ajustar un modelo de crecimiento (Figura 75). El balance químico de la gestación, estimado a partir de la relación entre el peso ovocitos fecundados / peso de embriones a término, fue de 0,67. El número embriones totales por camada varió entre 3 y 6 (promedio:  $3,84 \pm 0,73$ ), pero en general se observaron 2 por útero; los tres años de ciclo reproductivo determinan una fertilidad anual promedio de entre 1 a 2 embriones. No se detectó correlación significativa entre la LT de las hembras y el número y la LT de los embriones (Figura 76). La proporción sexual de los embriones no difirió significativamente de 1:1 ( $X^2 = 30,74$ ; g.l. = 1;  $P < 0,001$ ).



**Figura 74.** *Zapteryx brevirostris*. Etapas del desarrollo embrionario correspondientes al segundo mes (A), cuarto mes (B), sexto mes (C) y neonato (D). Se observa la disminución de la vesícula vitelina externa (ve), el aumento del vitelo en la cavidad abdominal (vi) y la cicatriz vitelina (cv). Las líneas blancas indican 1 cm.

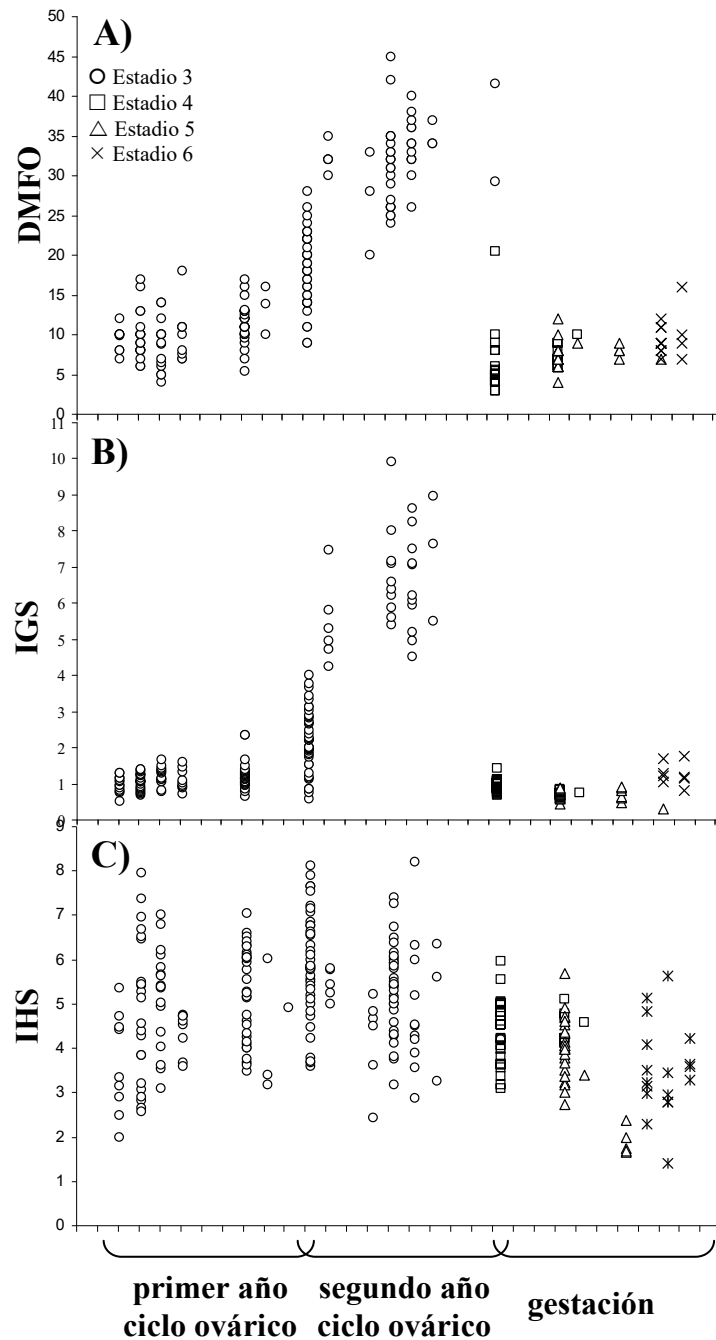


**Figura 75.** *Zapteryx brevirostris*. Crecimiento embrionario en función de la variación de la longitud total (LT) de los embriones con respecto al tiempo de gestación. El día cero se consideró como el primer día en que se encontró una hembra con ovocitos fecundados en los úteros.



**Figura 76.** *Zapteryx brevirostris*. Relación entre la longitud total de las hembras y el número (NE) (A) y la longitud total de los embriones (LTE) al comienzo (triángulos blancos) y final de la gestación (triángulos negros) (B).

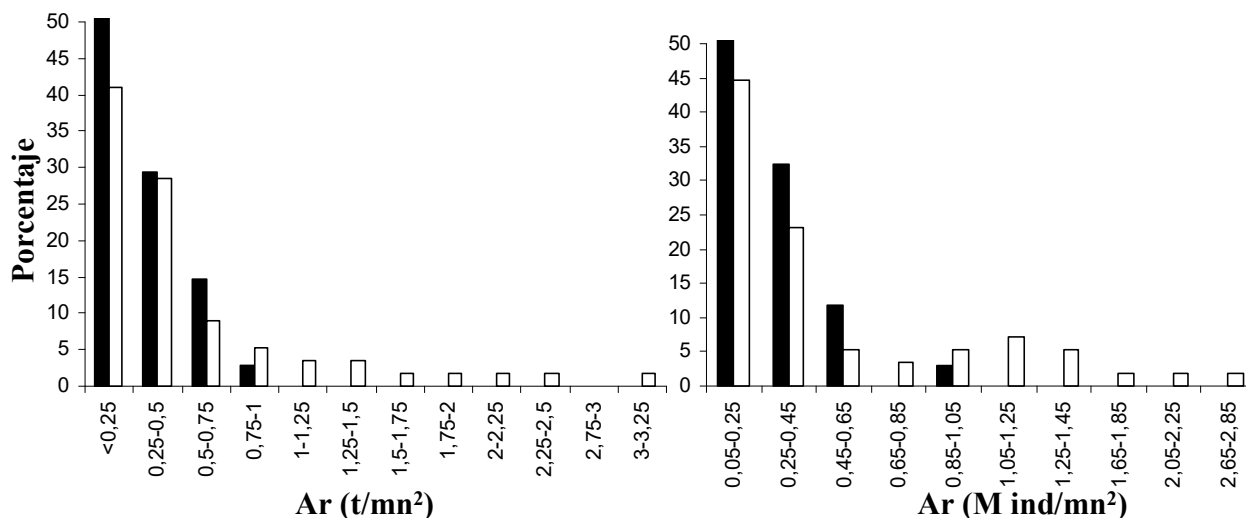
Se concluyó que el ciclo reproductivo de las hembras es de tres años, con dos años de desarrollo ovárico y uno de gestación (Figura 77). La ovulación, el nacimiento de los embriones y el apareamiento tienen lugar en los meses de invierno (julio-agosto) (Figura 77).



**Figura 77.** *Zapteryx brevirostris*. Esquematización del ciclo reproductivo en hembras adultas a partir de la variación mensual del diámetro máximo de los folículos ováricos (DMFO) (A), índice gonadosomático (IGS = peso de ovarios / peso total × 100) (B). *Referencias:* estadio 3, adultas no gestantes; estadio 4, gestantes sin embriones diferenciados a simple vista; estadio 5, gestantes con embriones diferenciados; estadio 6, post-parto reciente.

***Distribución de las abundancias relativas***

El análisis de las abundancias relativas estimadas para los cruceros determinó un patrón de distribución desagregado, ya que se registraron mayor número de lances con baja abundancia (Figura 78). En el crucero de invierno de 2004 las abundancias relativas estimadas fueron inferiores a 1 t/mn<sup>2</sup>, mientras que en primavera de 2005 se registraron varios lances con abundancias entre 1 y 3 t/mn<sup>2</sup> (Figura 78).



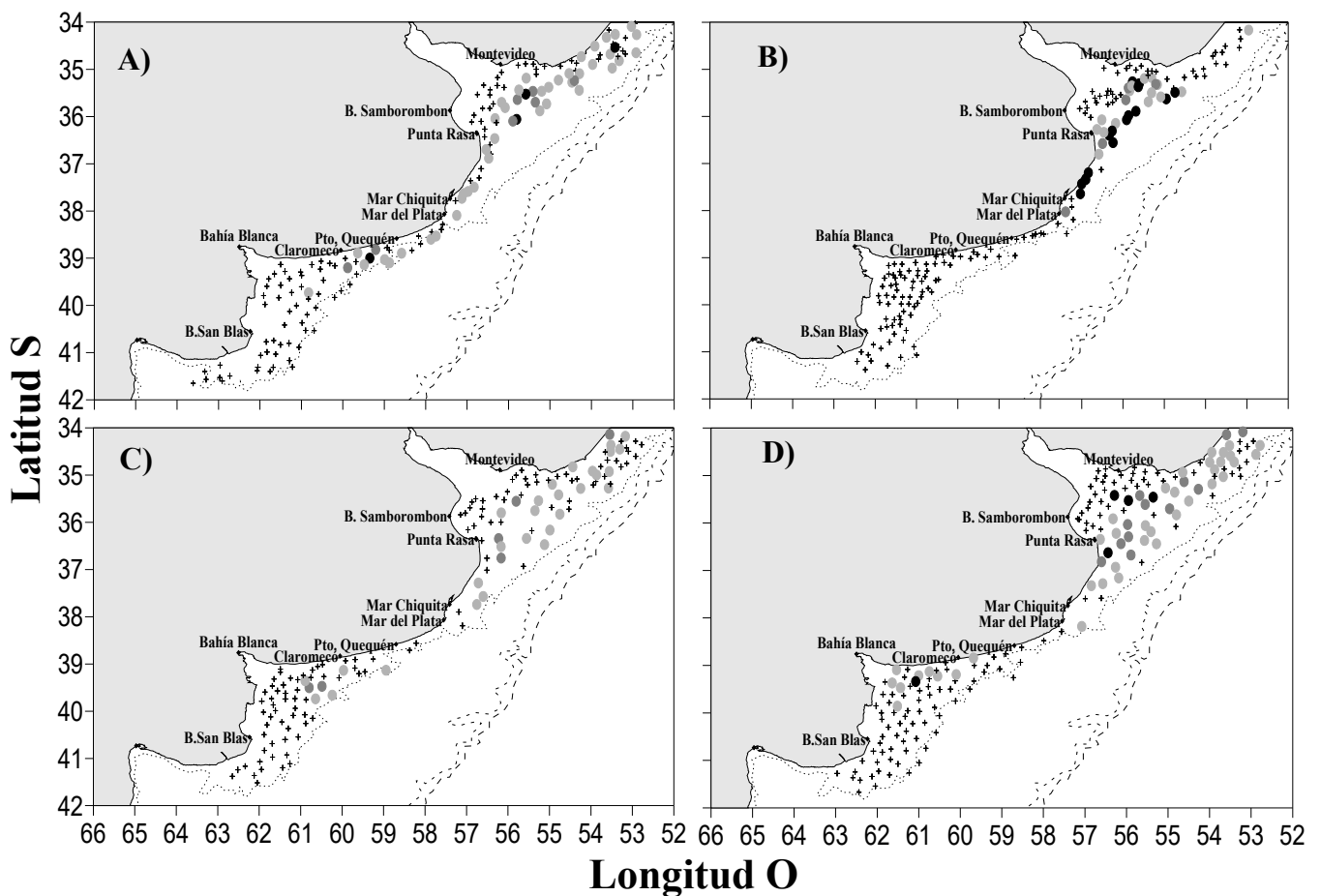
**Figura 78.** *Zapteryx brevirostris*. Porcentaje del número de lances de pesca por rango de abundancia relativa (Ar) estimadas en toneladas (A) y en miles de individuos (B) por milla náutica cuadrada para en los cruceros de investigación en invierno 2004 (barras negras) y primavera de 2005 (barras blancas).

Se registraron capturas de *Z. brevirostris* desde 34° hasta 40°S y entre 5 y 60 m de profundidad (Figura 79). Durante el crucero de invierno de 1993 se registraron abundancias relativas elevadas (>1 t/mn<sup>2</sup>) en varios lances realizados en cercanías del estuario del Río de La Plata entre 10 y 20 m de profundidad, al norte de 35°S y al sur de Puerto Quequén (Figura 79A). En primavera de 1994 no se registró la presencia de la especie al sur de los 38°S; esto puede ser relacionado con problemas en la identificación. Al norte de los 38°S el número de lances con captura y las abundancias relativas se incrementaron notablemente respecto de 1993, superando en la mayoría de los lances 1,5 t/mn<sup>2</sup> (Figura 79B); las mayores abundancias relativas se observaron en aguas intermedias del estuario del Río de la Plata y frente a la costa, entre Punta Rasa y

**Capítulo VII. Resultados: ecología reproductiva de *Zapteryx brevirostris*.**

Mar Chiquita (Figura 79B). En invierno de 2004 registraron pocos lances con captura y las densidades fueron menores a  $0,75 \text{ t/mn}^2$  (Figura 79C). En primavera de 2005 se incrementó el número de lances con captura en toda la zona de estudio, con abundancias medias al norte de Uruguay y altas frente en el estuario del Río de La Plata y al sur de Punta Rasa ( $37^\circ\text{S}$ ) (Figura 79D). En El Rincón se registraron densidades medias entre Claromecó y el estuario de Bahía Blanca (Figura 79D).

El estudio conjunto de las abundancias relativas estimadas reveló dos claras tendencias: a) las abundancias son mayores en primavera respecto de invierno; b) las abundancias estimadas en los cruceros de 1993 y 1994 son mayores respecto de lo observado en los años 2004 y 2005.



**Figura 79.** *Zapteryx brevirostris*. Abundancias relativas ( $\text{t/mn}^2$ ) estimadas para los lances de pesca realizados durante los cruceros de primavera de 1993 (A), invierno de 1994 (B), invierno de 2004 (C) y primavera de 2005 (D). Referencias: + sin captura; ● menores a  $0,5$ ; ● entre  $0,5$  y  $1,5$ ; ● mayores a  $1,5 \text{ t/mn}^2$ .



### ***Distribución estacional por estadios de madurez sexual***

Para analizar la distribución por estadios se tuvieron en cuenta tres cruceros de investigación realizados en invierno (2004), primavera (2005) y verano (2006). El bajo número de individuos capturados por lance dificulta establecer los patrones de distribución por estadio, no obstante se realizaron algunas consideraciones cualitativas.

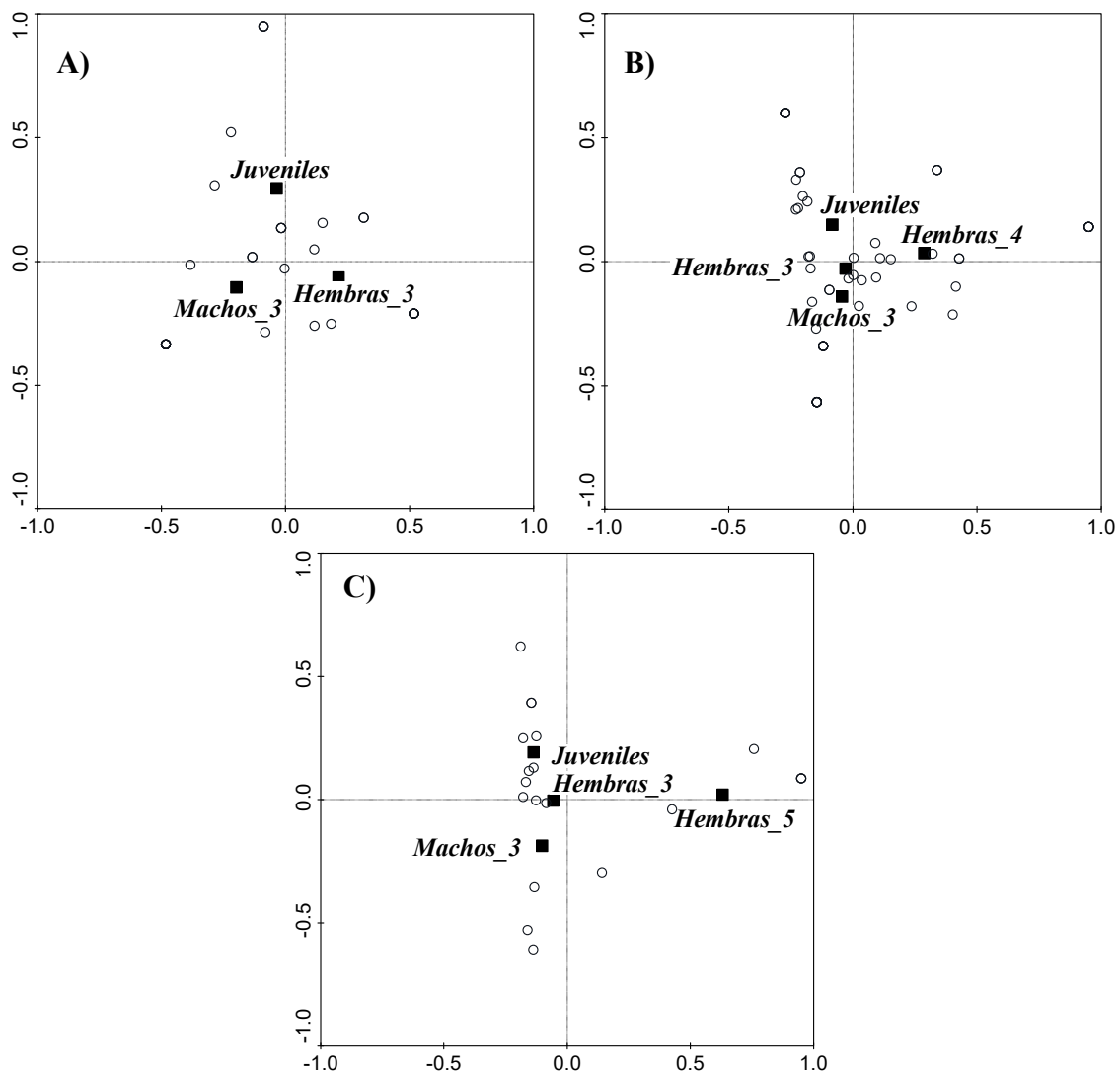
En el crucero de invierno de 2004, se observó una tendencia en la que machos y hembras adultos se hallaron próximos entre sí y alejados de los juveniles (Figura 80A). En primavera de 2005 los estadios reproductivos no presentaron una clara separación. Solo las hembras al comienzo de la gestación (estadio 4) parecerían estar más distanciadas del resto (Figura 80B). El diseño de muestreo del crucero de verano de 2006 es diferente al utilizado en los cruceros anteriormente mencionados, no obstante brinda información sobre la distribución en a región próxima a la línea de costa. Se observó una clara separación de las hembras gestantes (estadio 5) con respecto del resto (Figura 80C); esta diferencia puede estar asociada con la relación presencia / ausencia respecto de la abundancia.

En el crucero de invierno, en sólo tres lances ubicados frente a Punta del este, sobre la línea media del Estuario del Río de La Plata y frente a Claromecó sobre la isobata de 50, las capturas presentaron una proporción de individuos juveniles (Figura 81A). Al norte de los 37°S los lances con predominio de machos adultos se observaron a profundidades intermedias, mientras que al sur se registró un solo lance frente a Claromecó (Figura 81B). En general, los lances con predominio de hembras adultas no gestantes se observaron a profundidades menores de 30 m (Figura 81C). No se registraron hembras recientemente ovuladas (Figura 81D) y la única hembra gestante con embriones diferenciados se observó en un lance al este de Uruguay, sobre los 30 m de profundidad (Figura 81E).

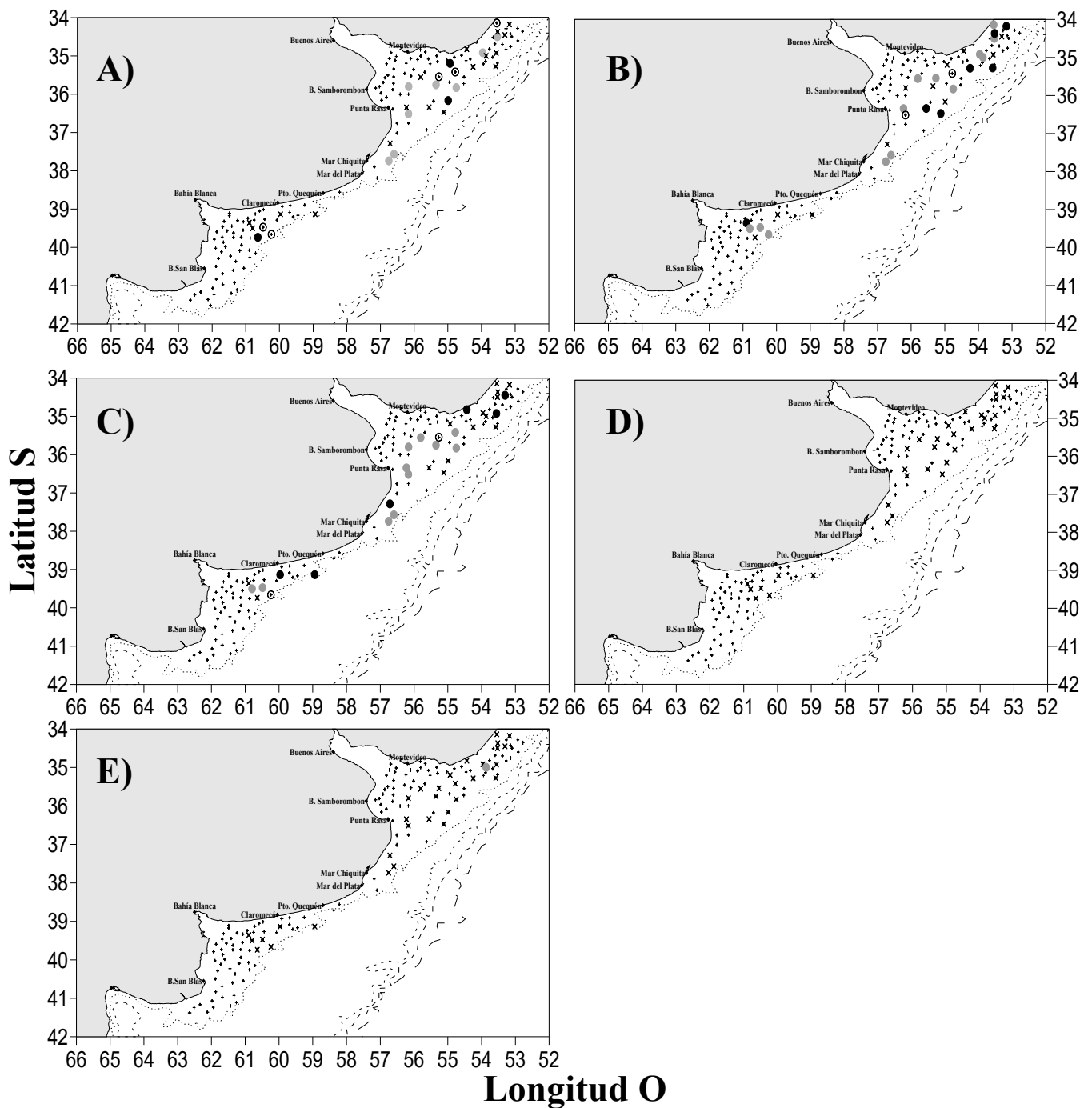
En primavera de primavera los juveniles estuvieron homogéneamente distribuidos, representando entre el 25-75% de la captura por lance (Figura 82A). Los lances con alta proporción de machos adultos se observaron sobre los 30 m de profundidad (norte de 36°S) y en aguas menos profundas sobre la costa de Punta Raya, norte de Mar Chiquita y sur de Claromecó (Figura 82B). Las hembras adultas no gestantes representaron entre el 25-75% de la captura por lance de la especie (Figura 82C), mientras que las hembras al inicio de la gestación representaron menos del 25% en la mayoría de los lances; las

mayores proporciones de hembras al inicio de la gestación se observaron próximas a los machos adultos (Figura 82D).

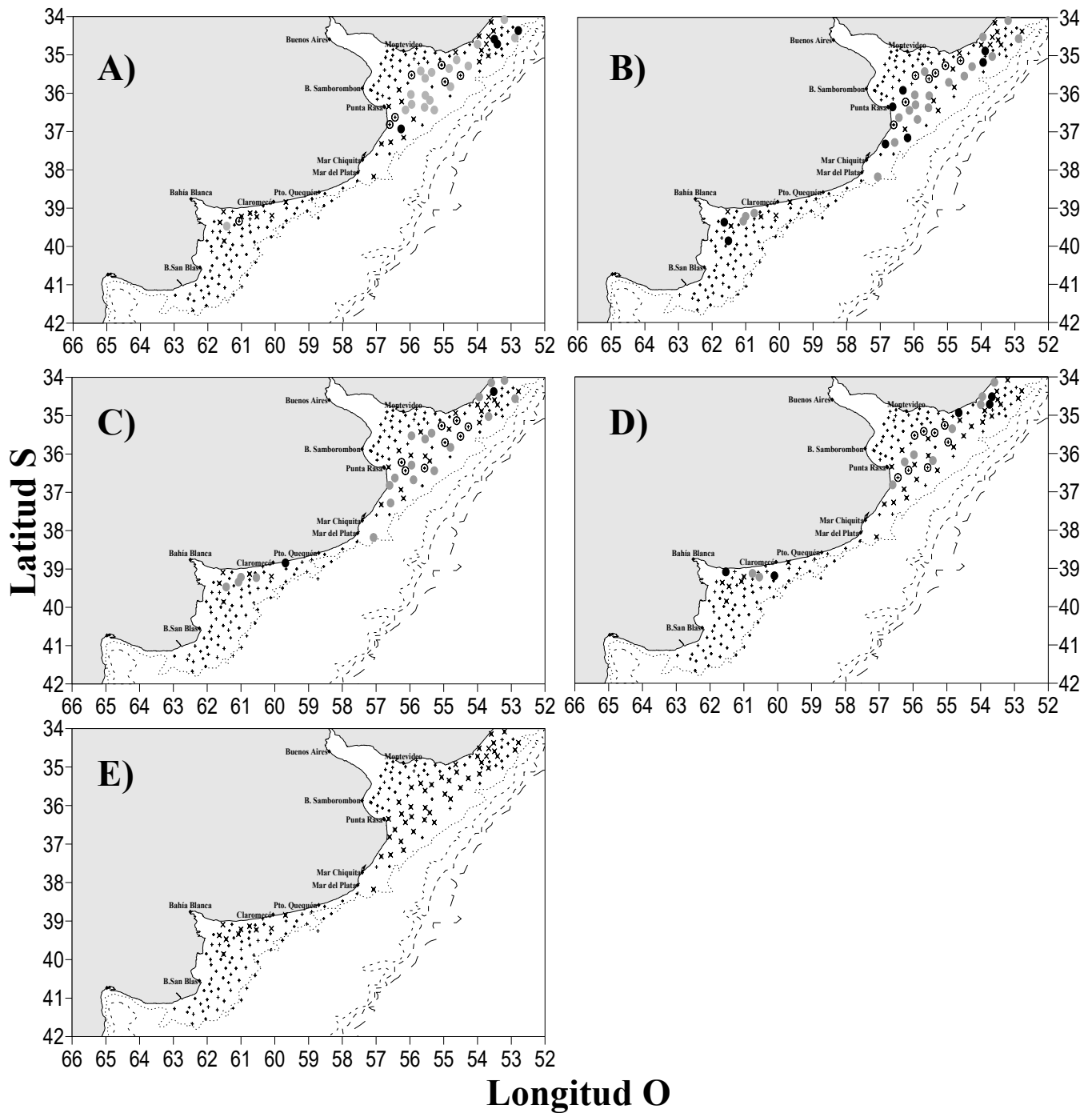
En el crucero de verano los lances con alta proporción de individuos juveniles se encontraron frente a la costa norte de Montevideo y cerca de Punta Rasa (Argentina) (Figura 83A), pero a mayor profundidad. Se observaron dos lances entre Mar del Plata y Mar Chiquita con predominancia de machos adultos y hembras adultas no gestantes (Figura 83By C). Las mayores proporciones de hembras gestantes se registraron a profundidades menores de 20 m (Figura 83D y E).



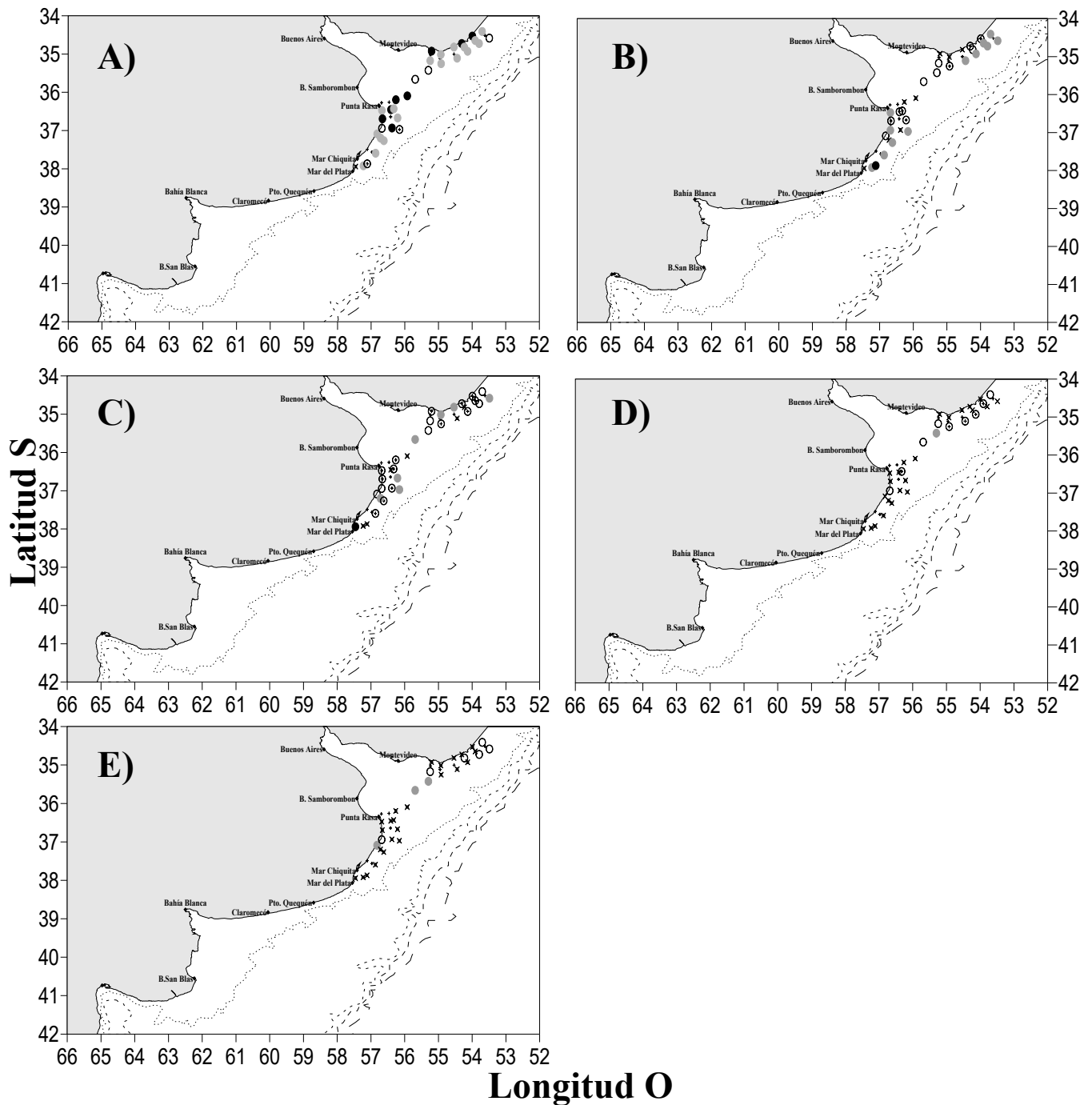
**Figura 80.** *Zapteryx brevirostris*. Análisis de correspondencia en base al número de ejemplares por estadio de madurez, observado en los lances del crucero de investigación de julio 2004 (A), noviembre de 2005 (B) y enero de 2006 (C).



**Figura 81.** *Zapteryx brevirostris*. Distribución de lances del crucero de investigación de julio de 2004 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta no gestante (C), hembra gestante sin diferenciarse embriones (D), hembra con embriones diferenciados en los úteros (E). Referencias: +: sin captura, ×: 0%, ○: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.



**Figura 82.** *Zapteryx brevirostris*. Distribución de lances del crucero de investigación de noviembre de 2005 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta no gestante (C), hembra gestante sin diferenciarse embriones (D), hembra con embriones diferenciados en los úteros (E). Referencias: +: sin captura, x: 0%, O: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.



**Figura 83.** *Zapteryx brevirostris*. Distribución de lances del crucero de investigación de enero de 2006 y la proporción de ejemplares (%) en estadio juvenil (A), macho adulto (B), hembra adulta no gestante (C), hembra gestante sin diferenciarse embriones (D), hembra con embriones diferenciados en los úteros (E). Referencias: +: sin captura, x: 0%, O: <25%, ●: 25-50% y ●: >75%.

## **CAPITULO VIII.**

### **Discusión y conclusiones**

## **DISCUSIÓN**

La alta inversión en reproducción de los condriictios, puede otorgarles ventaja sobre la mayoría de los osteictios en un ambiente marino prístino; sin embargo, en un escenario de explotación comercial intensiva, los condriictios pueden ser competidores en desventaja (Compagno 1990, Myers & Worm 2005).

Es ampliamente conocido que no todas las especies de condriictios son afectadas de igual manera por una misma presión de pesca (Stevens, 1999), las especies de mayor talla máxima y longevidad suelen ser más vulnerables (Walter & Hislop 1998, Stevens *et al.* 2000, Dulvy *et al.* 2000, Dulvy & Reynolds 2002). Siguiendo esta hipótesis, de las especies estudiadas, *A. castelnaui* sería la más vulnerable, le seguiría *R. agassizi* y por último *Z. brevirostris*. Este mismo orden se observa, si se considera la longitud de madurez sexual y la proporción que representa esta sobre la longitud máxima como indicadores de vulnerabilidad (Frisk *et al.* 2002). Por otro lado, considerando los costos energéticos asociados a cada modo reproductivo se observa el patrón inverso; las especies ovíparas (e.g. rayas) tienen el riesgo de extinción más bajo, le siguen las especies vivíparas lecitotróficas (e.g. peces guitarra) y por último las vivíparas matotróficas (e.g. chuchos) (García & Lucifora 2004). El extenso ciclo reproductivo, la baja fertilidad anual y el patrón de agregación espacio temporal en áreas de nacimiento y apareamiento, determina que *Z. brevirostris* es más biológicamente más vulnerable que las otras dos especies analizadas.

*Atlantoraja castelnaui*, *R. agassizi* y *Z. brevirostris* son impactadas por la presión pesquera ejercida sobre el “variado costero”, aunque solo las dos especies de rayas son desembarcadas. Esto presupone que el impacto pesquero sobre *Z. brevirostris* es menor, pero el efecto de las capturas incidentales sostenidas en el tiempo puede ser muy grande y nocivo (Bonfil 1994). Hasta el momento no se conoce la tasa de supervivencia de estas especies, una vez descartadas a bordo. En rayas se estima que el porcentaje de supervivencia es cercano al 50% (Stobutzki *et al.* 2002, Laptikhovsky 2004, Enever *et al.* 2008), pero esta tasa es variable dependiendo de la especie, la profundidad de captura, el arte, la composición de la captura y la maniobra de pesca, entre otros factores.

El planeamiento de la conservación multiespecífica requiere de la concepción que no todas las especies son igualmente importantes. Para establecer los niveles de

prioridad en la conservación, es necesario contar con investigaciones pesqueras que contengan información sobre los modos y parámetros reproductivos básicos.

Las escalas de madurez resultan herramientas muy importantes para obtener información estandarizada sobre el estado reproductivo de las especies que componen el ecosistema, pero puede llevar a inconsistencias cuando se utilizan criterios subjetivos para cuantificar una variable (Gerritsen & McGrath 2006). El método más utilizado para determinar el estado de madurez de los peces es examinar visualmente las gónadas, aplicando criterios macroscópicos usualmente validados con análisis histológicos. La escala de madurez puede mejorar reduciendo el número de clases y enfocándose sobre las características más confiables (Hunter & Macewicz 2003).

Los criterios usualmente aplicados para la clasificación de los estadios reproductivos en condrictios, permiten distinguir entre estadios inmaduros y maduros en diferentes estados de actividad (e.g. hembras gestantes). Sin embargo, estos criterios no permiten identificar las etapas de letargo, post-parto reciente y senescencia (e.g. Menni 1985, Conrath & Musick 2002, Stehmann 2002, Ebert 2005). Si bien el conocimiento de estas etapas aporta información valiosa sobre el estado reproductivo, los criterios para su identificación son de carácter subjetivo y requieren del análisis conjunto de los órganos reproductivos para su determinación. En este trabajo se consideró a las hembras con ovocitos fecundados en los úteros (i.e. estadio 4) como un estadio independiente de las hembras gestantes con embriones diferenciados a simple vista (i.e. estadio 5). Esta separación es de carácter metodológico, ya que el período de gestación se define como el tiempo entre la presencia de ovocitos fertilizados en el útero hasta el nacimiento de los embriones (Lyle 1987). La delimitación de este estadio aporta información reproductiva valiosa de la especie. Por ejemplo, en especies donde la ovulación ocurre inmediatamente a la cópula (i.e. *Mustelus schmitti*) la identificación de las hembras en estadio 4 puede ser un indicador de la época y lugar de apareamiento. En *Zapteryx brevirostris* la identificación y delimitación temporal de hembras en estadio 4, demostró la existencia de un período de letargo entre la ovulación y la diferenciación de embriones a simple vista.

Los criterios más utilizados para determinar el comienzo de la madurez sexual en hembras de condrictios son el patrón de crecimiento de las glándulas oviducuales, úteros y ovarios con respecto a la LT (Conrath & Musick 2002, Mabragaña *et al.* 2002, Ebert 2005, Ebert *et al.* 2006, 2008a,b, Oddone & Vooren 2004, Sulikowski *et al.* 2004, 2005a). Se determinó que el ancho de las glándulas y de los úteros fue el carácter que



mejor representó el patrón de crecimiento y madurez sexual en las especies analizadas. El desarrollo de los ovarios en función de la LT no evidenció un patrón de crecimiento claro, debido a las variaciones en la condición reproductiva de las hembras adultas. Si comparamos las tres especies analizadas, las hembras adultas de *Z. brevirostris*, mostraron una mayor variación, como resultado de las diferencias entre el tamaño de los folículos al comienzo del desarrollo con respecto de los presumiblemente pre-ovulatorios.

En los machos, el incremento abrupto en la longitud de los claspers y el peso de los testículos son los criterios más utilizados para la determinación de la madurez sexual (Conrath & Musick 2002, Mabragaña *et al.* 2002, Ebert 2005, Ebert *et al.* 2008a,b, Oddone & Vooren 2004, Sulikowski *et al.* 2004, 2005a). En las especies analizadas, el crecimiento de los claspers fue el criterio que mejor representó el comienzo de la madurez sexual. Coincidiendo con lo observado en los ovarios, las variaciones estacionales en la condición de los testículos dificultan establecer un patrón de crecimiento. La variación en peso de los testículos adultos fue mayor en *Z. brevirostris*, debido a la marcada estacionalidad reproductiva.

Otro carácter utilizado para definir el estado de madurez en las rayas, es el número de filas de espinas alares (Mabragaña *et al.* 2002, Oddone & Vooren 2004, Oddone *et al.* 2007). Estas espinas son un carácter sexual dimórfico secundario y son utilizadas para sostener a las hembras en el momento de la cópula (Luer & Gilbert 1985). Este criterio de madurez también es aplicable a *R. agassizi* y *A. castelnaui*, aunque no se observa el patrón de crecimiento tan claro como con los otros órganos reproductivos. En ambas especies puede considerarse que los individuos adultos presentan al menos dos filas completas de espinas alares. El número de filas de espinas alares observado en *A. castelnaui*, *R. agassizi* (este estudio), *Sympterygia bonapartii* (Mabragaña *et al.* 2002) y *Atlantoraja cyclophora* (Odone & Vooren 2004), determina que este número es propio de cada especie y no está correlacionado con la LT máxima.

En varias especies se ha descrito dimorfismo sexual secundario en el tamaño y forma corporal (Oddone & Vooren 2004, Ruocco *et al.* 2006, Ebert *et al.* 2008). En este sentido, en *R. agassizi* y *A. castelnaui* se observó dimorfismo sexual en las relaciones morfométricas LT-AD y LT-PT, siendo las hembras más anchas y más pesadas que los machos. Las diferencias en el ancho del disco se correlacionan con el dimorfismo sexual en la forma del disco, ya que en machos adultos adquiere forma de “campana”. Este

carácter dimórfico ha sido observado en algunas especies de rayas (Oddone & Vooren 2004, Ebert 2005, Ruocco *et al.* 2006, Ebert *et al.* 2007) pero las implicancias ecológicas o fisiológicas, si es que existen, son desconocidas. El carácter dimórfico de la relación LT-PT de las especies analizadas también es consistente con lo observado en otras rayas de pequeño (Braccini & Chiaramonte 2002, Mabragaña & Cousseau 2004) y mediano tamaño corporal (Mabragaña *et al.* 2002, Ruocco *et al.* 2005, Oddone *et al.* 2005, Ebert *et al.* 2008b). Si se considera que los individuos más pesados tienen una mejor condición física, las hembras al ser más pesadas que los machos podrían afrontar mejor los costos energéticos que implica la reproducción. Otro factor que podría explicar esta clase de dimorfismo es el nicho trófico (Oddone *et al.* 2007), pero no se cuenta con información sobre los hábitos alimentarios de estas especies para analizar esta hipótesis. La ausencia de segregación sexual en *R. agassizi* y *A. castelnaui* determina que las diferencias en la utilización del nicho trófico, si es que existen, deben estar determinadas por la preferencia de las presas y no por la disponibilidad.

Además de la diferencia en la relación LT-PT, es común que las hembras posean hígados más pesados que los machos, para un determinado peso corporal. A diferencia de los osteictios, los condriictios almacenan la mayor parte de la energía en el hígado en forma de lípidos (Craik 1978, Rossouw 1987, Hoffmayer *et al.* 2006) y se considera que los individuos con mayor tamaño de hígado están en mejor forma física. La energía almacenada puede ser destinada a la reproducción, a través de la producción de ovocitos (Craik 1978). Las moléculas precursoras de vitelo, el principal componente de los ovocitos, son sintetizadas inicialmente en el hígado materno en forma de vitelogenina (Craik 1978, Hamlett & Koob 1999). En el tiburón ovíparo *Scyliorhinus. canicula* y la raya *Raja erinacea* se determinó que la concentración de esta molécula es alta durante la formación de huevos (Craik 1978, Perez & Callard 1989). La producción continua de ovocitos estimada en *A. castelnaui* y *R. agassizi* y el gran tamaño de los folículos pre-ovulatorios de *Z. brevirotris*, sugieren que las hembras tienen hígados grandes para almacenar energía y suplir los altos niveles de síntesis de vitelogenina.

El dimorfismo sexual en la LT máxima y de madurez sexual es variable dentro de los condriictios, dependiendo de la modalidad reproductiva. En la mayoría de los tiburones vivíparos (Cortés 2000) y de rhinobatidos (Capapé & Zaouali 1981, Abdel-Aziz *et al.* 1993, Seck *et al.* 2004, Enajjar *et al.* 2008), las hembras alcanzan una LT máxima y de madurez mayor que la de los machos. Un tamaño corporal grande de las

hembras será seleccionado siempre que las hembras más grandes produzcan más y/o mayores crías (Lombardi 1998). Esto sugiere que, si la fecundidad está correlacionada positivamente con el tamaño corporal, las hembras maduran sexualmente más tarde y/o a mayor tamaño que los machos (Stearns 1992). La selección de fecundidad es uno de los forzantes evolutivos más importantes actuando para incrementar el tamaño corporal de los organismos (Blanckenhorn 2000).

La falta de correlación entre la LT con el número y tamaño de los embriones, podría ser una explicación a la falta de dimorfismo sexual en la LT máxima y LT50 de *Z. brevirostris*. La maduración temprana disminuye la mortalidad antes de la maduración y acorta el tiempo generacional, mientras que la maduración tardía incrementa el tamaño corporal y correlativamente la fecundidad. Estos eventos determinan una serie de *trade-off* entre maduración temprana y tardía. Algunos organismos pueden adoptar una situación intermedia a una longitud o una edad determinada, que involucra los costosos riesgos de la mortalidad previa a la maduración y la disminución en la fecundidad (Stearns 1992). El balance entre los costos de retrasar la reproducción y los beneficios del incremento de la fecundidad produce un fenómeno denominado bimaturismo, donde el sexo de mayor tamaño alcanza la madurez sexual a una edad más avanzada (Stearns 1992).

En las especies ovíparas el grado de dimorfismo en la LT máxima es menor. En las especies de pequeño y mediano tamaño, la magnitud de esta diferencia suele ser pequeña (Templeman 1987, Braccini & Chiaramonte 2002, Mabragaña & Cousseau 2004, Ebert 2005, Ruocco *et al.* 2006, Ebert *et al.* 2008b), pero en las especies con LT máxima superior a 150 cm pueden ser sustanciales (Zeiner & Wolf 1993, Francis *et al.* 2001). Esta tendencia también fue observada al comparar la amplitud del dimorfismo en la LT máxima de *A. castelnaui* (115 mm) y en *R. agassizi* (75 mm). En general, esta diferencia es acompañada con el dimorfismo en la longitud a la cual el 50% de la población alcanza la madurez sexual (LT50). En algunas especies de rayas las hembras maduran a una LT media mayor (Oddone & Vooren 2004, Ebert 2005, San Martín *et al.* 2005, Coelho & Erzini 2006, Ebert *et al.* 2008a,b, Oddone *et al.* 2008), menor (Braccini & Chiaramonte 2002, Ebert 2005, San Martín 2005, Sulikowki *et al.* 2005a) o igual que los machos (Braccini & Chiaramonte 2002, Ebert 2005, Ruocco *et al.* 2005, Ebert *et al.* 2008b). En *A. castelnaui* y *R. agassizi* la LT50 de las hembras es significativamente superior a la de machos, alcanzando una diferencia de 100 mm y 70 mm,

respectivamente. La magnitud de esta diferencia ha sido registrada en otras especies de rayas, pero es más común de observar en especies vivíparas (Cortés 2000).

La relación entre fecundidad y LT en las especies ovíparas, varía según se trata de especies con puestas parciales o totales. En *A. castelnaui* y *R. agassizi*, el desarrollo secuencial de folículos ováricos y la capacidad de producir huevos a lo largo del año, sugieren que el tamaño corporal no es una restricción para la fecundidad.

La LT50 estimada para las tres especies analizadas representó aproximadamente el 70% de la LT máxima, coincidiendo con lo señalado como carácter general en condrictios (Holden 1973). El análisis de los parámetros reproductivos indica que estas especies tienen una extensa etapa juvenil, seguida de un corto estadio adolescente previo al estado de madurez y poco crecimiento una vez adultas. A partir de ejemplares colectados entre Río de Janeiro (23°S) y Lagoa dos Patos (31°S), se determinó que el período entre la edad de madurez y la edad máxima observada en hembras de *A. castelnaui* es 7 años y en *R. agassizi* de 9 años (Casarini 2006). La gran cantidad de ovocitos atrésicos en la etapa de vitelogénesis primaria, observada a partir de cortes histológicos de los individuos juveniles de *R. agassizi* y *A. castelnaui*, sugiere que durante esta etapa la mayor parte de la energía es destinada al crecimiento y no a la reproducción. En ambas especies las hembras maduran a una LT/edad mayor respecto de los machos y presentan una tasa de crecimiento menor respecto de los machos (Casarini 2006).

La proporción que representa la LT50 respecto de la LT máxima también tiene implicancias en cuanto a la extensión del período de la vida con actividad reproductiva. En las rayas en que se ha evaluado la edad de madurez respecto de la edad máxima observada, el número de temporadas reproductivas varía entre 1 y 13 (Ebert *et al.* 2008b). Un ejemplo de esto es la raya *Raja clavata*, donde la edad de madurez es 5 años y la edad máxima observada es 12 años (Ryland & Ajayi 1984). Estos resultados junto a la fertilidad anual estimada en cautiverio (Holden 1975), determinan una fertilidad total de 980 huevos a lo largo de toda la vida. Desafortunadamente, hasta el momento no se cuenta con estudios en cautiverio que permitan estimar la fertilidad anual de *A. castelnaui* y *R. agassizi*.

Además de las diferencias interespecíficas, en los condrictios de amplia distribución geográfica es factible observar el incremento en determinados parámetros de historia de vida (e.g. talla de nacimiento, talla máxima, edad de madurez sexual,

longevidad, fecundidad, talla de primera madurez sexual) en función de la latitud (Menni 1985, Taniuchi *et al.* 1993, Carlson & Parsons 1997, Lucifora *et al.* 1998, Yamaguchi *et al.* 1998, Lombardi-Carlson *et al.* 2003, Neer & Thompson 2005, Licandeo & Cerna 2007, Colonello *et al.* 2007, Flammang *et al.* 2008, Awruch *et al.* 2008). Siguiendo este criterio, los valores estimados de madurez y LT máxima en este trabajo deberían ser superiores respecto de los valores registrados en el Distrito Sudbrasileño.

Las estimaciones de madurez sexual para *A. castelnaui* en el Distrito Sudbrasileño no son consistentes, observándose variaciones desde 110 cm a 105 cm en hembras y de 100 cm a 91 cm en machos (Ponz Louro 1995, Casarini 2006, Oddone *et al.* 2008). Oddone *et al.* (2006) atribuyen estas diferencias a la fuerte presión pesquera a la cual fue sometida la especie en el sur de Brasil durante la última década. Sin embargo, dada las características de historia de vida de estas especies, es poco probable detectar una respuesta compensatoria en una escala temporal de 10 años. Es probable que estas estimaciones estén sesgadas debido al escaso número de ejemplares adultos analizados.

Las estimaciones de LT50 para *R. agassizi* en el Distrito Sudbrasileño, al igual que lo señalado para *A. castelnaui*, no son consistentes en el tiempo y varían entre 48 y 43 cm en hembras y entre 32 y 41 cm en machos (Ponz Louro 1995, Oddone *et al.* 2007, Casarini (2006). Estas estimaciones representan valores más bajos respecto de los registrados en el Distrito Bonaerense. El tamaño de las cápsulas de *R. agassizi* también fue superior en el Distrito Bonaerense (Oddone et a. 2007).

La LT máxima y de madurez estimadas en este trabajo para *Z. brevirostris* son mayores que las registradas en el Distrito Sudbrasileño (Ponz Louro 1995). Si bien la fertilidad es similar, la LT de los embriones al nacer es superior en el Distrito Bonaerense.

Las mayores LT máxima y de madurez observadas en este trabajo para *R. agassizi* y *Z. brevirostris* respecto del Distrito Sudbrasileño, apoyan la hipótesis del incremento en los parámetros de historia de vida con la latitud. El incremento de la LT máxima con el aumento de la latitud, denominado Regla de Bergmann (James 1970), es generalmente aplicado a animales homeotermos, pero recientemente también se ha aplicado a animales marinos poiquilotermos (Blackburn *et al.* 1999, Lombardi-Carlson *et al.* 2003).

El incremento en los parámetros podría ser consecuencia de una colonización ancestral y subsiguiente diversificación en diferentes poblaciones, limitando la mezcla de individuos entre los Distritos; hasta el momento no se cuenta con estudios que permitan corroborar esto, pero de todas formas esta hipótesis no explica por qué se selecciona una mayor talla a latitudes mayores. Un mayor tamaño corporal de las hembras puede ser resultado de ventajas selectivas de otros rasgos con valor adaptativo, como por ejemplo el incremento en el tamaño de los huevos ó embriones; el mayor tamaño de las cápsulas coriáceas (*R. agassizi*) y embriones (*Z. brevirostris*) en el Distrito Bonaerense sustentarían esta hipótesis. En cuanto a la maximización de la posibilidad de escapar frente a climas extremos presentes a altas latitudes, en este trabajo no se pudo determinar si las especies realizan migraciones estacionales; no obstante, las diferencias en las estimaciones de abundancia relativa entre primavera e invierno, podrían ser indicio de migraciones en función de la profundidad. Las diferencias en el tamaño corporal no serían resultado de la menor competencia intraespecífica, dado que las estimaciones de abundancia relativa son mayores a altas latitudes. Las variaciones en los parámetros de historia de vida no sólo están asociadas con la latitud, la combinación de factores físicos y ambientales locales, también puede tener un fuerte efecto sobre los parámetros biológicos y la estrategia reproductiva de una especie.

Las especies ovíparas exhiben, dentro de una misma estrategia reproductiva, un amplio rango de adaptaciones morfológicas y fisiológicas asociadas con tres tipos básicos de ciclos reproductivos: 1) reproducción a lo largo de todo el año, 2) ciclo reproductivo parcialmente definido con uno o dos picos y 3) ciclo anual o bienal definido (Wourm 1977, Wourms & Demski 1993, Hamlett & Koob 1999). De acuerdo a esta clasificación las rayas *R. agassizi* y *A. castelnaui*, tienen un ciclo reproductivo anual con picos de actividad reproductiva como parte integral de un ciclo continuo. Esta conclusión se sustenta en la variación estacional de los ovarios (IGS, DMFO), de las glándulas oviducuales y la ocurrencia de hembras con huevos en úteros a lo largo del año. Dentro del conjunto de rayas costeras, algunas especies tienen ciclos anuales con picos estacionales en la actividad reproductiva (Oddone & Vooren 2005, Sulikowski *et al.* 2004, 2005b, 2006, Kneebone *et al.* 2007, Ebert *et al.* 2008b, Oddone *et al.* 2008) y otras que se reproducen sólo en un período acotado del año (Rasmussen *et al.* 1999, Coelho & Erzini 2006).

En el Distrito Bonaerense las rayas *Sympterygia bonapartii* (Mabragaña *et al.* 2002), *Psammobatis extenta* (Braccini & Chiaramonte 2002), *A. castelnaui* (este trabajo) y *R. agassizi* (Oddone *et al.* 2007, este trabajo) se reproducen a lo largo de todo el año, pero exhiben picos estacionales en la actividad reproductiva. En la Provincia Magallánica, la ausencia de picos en la actividad reproductiva de las rayas *Bathyraja albomaculata* (Ruocco *et al.* 2006) y *Atlantoraja cyclophora* (Oddone & Vooren 2005) ha sido relacionada con la falta de estacionalidad en las condiciones físicas del ambiente. En los ambientes costeros, determinadas señales físicas como temperatura y foto-período pueden afectar directamente la actividad reproductiva de las rayas. A partir de estudios con rayas en cautiverio se determinó que la temperatura es un factor determinante del inicio y final de la temporada reproductiva (Holden 1975), así como también sobre la tasa de puesta de huevos (Holden *et al.* 1971).

La continua actividad reproductiva de *A. castelnaui* y *R. agassizi*, presupone una alta tasa de desarrollo de folículos ováricos. En las pocas especies de rayas en que se ha analizado la dinámica del desarrollo ovárico, se observó que las hembras tienen ovocitos pre-vitelogénicos a lo largo del año (Fitz & Daiber 1963, Holden 1975, Du Buit 1976). Si bien la escala temporal de la participación de esta clase de ovocitos no ha sido completamente analizada, son considerados como grupo de reserva. Los ovocitos vitelados son considerados como el grupo en maduración o en vitelogénesis (Fitz & Daiber 1963). En *Sympterygia acuta* se ha demostrado que el inicio de la acumulación de vitelo ocurre cuando los folículos ováricos alcanzan 1 mm (Díaz Andrade 2006). Esto implica una subestimación del número de folículos vitelados, dado que resulta difícil su identificación a simple vista. Además no se ha determinado si forman parte de la camada en desarrollo, o de la temporada siguiente. Es probable que el comienzo y la dinámica de la vitelogénesis sean propias de cada especie y estén moldeadas por las condiciones ambientales del hábitat.

La falta de variación estacional en el peso del hígado de *R. agassizi* y *A. castelnaui*, se corresponde con los costos energéticos vinculados a la producción continua de ovocitos. Uno de los principales componentes del vitelo es una forma de vitelogenina, una fosfoproteína precursora de los gránulos de vitelo, producida en el hígado (Craik 1987, Hamlett & Koob 1999). El continuo crecimiento de los ovocitos durante el ciclo ovárico, implica la síntesis constante de vitelogenina. En algunas especies de tiburones ovíparos se ha observado una relación inversa entre el desarrollo ovárico (IGS) y peso del hígado (IHS), dado que los lípidos hepáticos están

involucrados en la formación de gametas y/o en el costo metabólico de los procesos de cópula (Craik 1978, Sumpter & Dodd 2006).

Una vez que los ovocitos son fecundados y atraviesan las glándulas oviducuales son envueltos por una cápsula delgada, elástica y de color marrón, que persiste hasta las últimas etapas del desarrollo embrionario. Esta clase de envoltura es un frecuente en los condriictios vivíparos lecitotróficos (Lessa *et al.* 1986, Wenbin & Shuyuan 1993, Capapé *et al.* 2002, Colonello *et al.* 2007) y matotróficos (Hamlett *et al.* 1993), pero en la mayoría de las especies solo abarcan el inicio del desarrollo embrionario. Como se comprobó en otras especies de rhinobatidos (Hamlett *et al.* 1998), la cápsula que envuelve a los embriones de *Z. brevirostris* solo permitiría el intercambio gaseoso y de pequeñas moléculas, a fin de mantener el equilibrio homeostático dentro del útero. La similitud de esta envoltura con la cápsula de las especies ovíparas, es resultado de su origen común. El oviparismo múltiple, donde varias cápsulas son retenidas en el útero materno, podría ser un modo reproductivo intermedio entre estos grupos (Compagno 1990).

El epitelio cilíndrico y la ausencia de secreción de la pared uterina, junto al balance químico del desarrollo (0,67), confirman el modo lecitotrófico de *Z. brevirostris*. En los úteros de algunos rhinobatidos se observan pliegues de aproximadamente 1 mm con un baso sanguíneo central que aporta abundante irrigación (Lessa *et al.* 1986, Wenbin & Shuyuan 1993, Hamlett & Hysell 1998). Esto parecería ser frecuente en las especies vivíparas lecitotróficas, donde las paredes del útero se adelgazan para facilitar el intercambio gaseoso (Hamlett & Hysell 1998). El útero de *Z. brevirostris* presenta es del tipo “placentoide”, caracterizado por largas formaciones villosas o papilas, en hembras no gestantes. Contrariamente, en hembras gestantes las paredes de los úteros son notablemente más delgadas, la densidad de las vellosidades (número / área) es menor como consecuencia de la dilatación de la pared uterina y no se observan signos de secreción. Esto sugiere que, al menos en las etapas iniciales del desarrollo embrionario, el útero no tiene un rol preponderante en intercambio gaseoso.

En hembras adultas de *Z. brevirostris* se distinguieron 4 estadios reproductivos: a) no gestantes con folículos ováricos pequeños, b) no gestantes con folículos ováricos grandes, c) gestantes pero sin distinguirse embriones a simple vista y d) gestantes con embriones visibles a simple vista. En función de la variación estacional en el desarrollo del ovario, se determinó que los dos primeros estadios tienen un período de duración de



1 año cada uno; la co-ocurrencia de estos estadios permite inferir que el ciclo madurativo de los folículos ováricos previo a la gestación es de dos años.

El período de gestación puede definirse como el tiempo entre la presencia de ovocitos fertilizados (i.e. huevos) en el útero hasta el nacimiento de los embriones (Lyle 1987). Coincidiendo con lo observado en otras especies de la Familia Rhinobatidae (Rossouw 1983, Lessa *et al.* 1986, Wenbin & Shuyuan 1993, Abdel-Aziz *et al.* 1993, Capapé & Zaouali 1994, Seck *et al.* 2004) y Squatinidae (Capapé *et al.* 1990, 2002, Colonello *et al.* 2007) en *Z. brevirostris* se observó un período de letargo, de aproximadamente cuatro meses, entre la fecundación de los ovocitos y la visualización de embriones. Este periodo ocurre entre los meses de invierno y primavera tardía y puede estar relacionado con determinadas señales físicas (e.g. temperatura o fotoperíodo). Es probable que el período de letargo le confiera a la especie cierta plasticidad reproductiva para evitar condiciones ambientales desfavorables.

En especies vivíparas, la duración del ciclo reproductivo de hembras está asociado con el diámetro máximo de los folículos ováricos y la temperatura (Walter 2005). Las especies con DMFO menores a 30 mm como *Mustelus shcmitti* (Menni 1985, Cousseau *et al.* 1998, Massa 1998, Cortés 2007) y *Mustelus canis* (Conrath & Musick 2002) tienen ciclos anuales, mientras las especies con DMFO mayores a 30 mm como *Notorynchus cepedianus* (Lucifora 2003), *Squalus megalops* (Braccini *et al.* 2006), *Carcharhinus brachyurus* (Lucifora 2003) tienen ciclos bienales e incluso trienales como *Galeorhinus galeus* (Perez & Vooren 1991, Lucifora 2003), *Squatina guggenheim* (Colonello *et al.* 2007) y *Orectolobus hutchinsi* (Huvneers *et al.* 2007). Sin embargo, en algunas especies de tiburones con DMFO < 30 mm, también tienen ciclo reproductivo trienal. Ejemplo de esto es el tiburón *Isurus oxyrinchus*, en el cual el ciclo está conformado por un año desarrollo ovárico y dos años de gestación (Mollet 2000, Joung & Hsu 2005).

El escaso desarrollo de ovocitos durante la gestación de *Z. brevirostris*, ha sido documentado en otras especies lecitotróficas de squatinidos (Capapé *et al.* 1990, 2002, Colonello *et al.* 2007), rhinobatidos (Kyne & Bennett 2002) y orectolobidos (Huvneers *et al.* 2007), caracterizadas por un ciclo reproductivo mayor a un año. En determinados rhinobatidos como *Rhinobatos horkelii* (Lessa *et al.* 1986), *R. rhinobatos* (Abdel-Aziz 1993, Ismen *et al.* 2007, Enajjar *et al.* 2008), *R. annulatus* (Rossouw 1983) y *R. productus* (Villavicencio-Garazay 1993) la vitelogénesis procede en paralelo con la gestación, dando como resultado un nuevo grupo de folículos pre-ovulatorios a

*posteriori* del nacimiento de los embriones. Esta estrategia de reproducción anual involucra una elevada tasa de desarrollo ovárico, ya que en un año se deben desarrollar folículos de 30 y 40 mm de diámetro.

Las diferencias observadas en los ciclos reproductivos de condriictios vivíparos primitivos (lecitotrófia) y avanzados (histotrófia), sugiere que las presiones de selección que operan sobre estos modos reproductivos derivaron en la reducción del ciclo y aumento de la frecuencia reproductiva. La reducción del ciclo está acompañada por una menor inversión energética en el desarrollo ovárico, resultante de una mayor inversión en el aporte de nutrientes durante la gestación.

La baja frecuencia reproductiva de *Z. brevirostris* tiene implicancias directas en la productividad de la población. El ciclo trienal y la fertilidad media estimada, determinan una fertilidad de 1 a 2 embriones por año. Estos valores son más bajos que los estimados en otras especies lecitotróficas multianuales de la región (Peres & Vooren 1991, Lucifora *et al.* 2004, Colonello *et al.* 2007). En el Atlántico Sudoccidental los tiburones *Galeorhinus galeus* (Peres & Vooren 1991, Lucifora *et al.* 2004) y *Squatina guggenheim* (Colonello *et al.* 2007) poseen un ciclo reproductivo similar al observado en *Z. brevirostris*, con dos años de ciclo ovárico y uno de gestación. Estas especies no están relacionadas filogenéticamente ni comparten los mismos modos reproductivos, lo cual indica que este tipo de ciclo reproductivo ha evolucionado paralelamente en varios grupos. Los ciclos reproductivos extensos podrían ser seleccionados a través de iteroparidad extendida, ya que las especies de tiburones con ciclos reproductivos de tres años son especies longevas (Colonello *et al.* 2007).

Contrastando con lo observado en este trabajo, en el norte del distrito Sudbrasileño (Itaipú, 22°S) las hembras de *Z. brevirostris* tienen embriones a término a lo largo de todo el año (Batista 1991); esta asincronía ha sido relacionada con las condiciones oceanográficas de la región. Estas diferencias regionales representan modificaciones o tácticas (*tactics, sensu* Wootton 1984) dentro de una misma estrategia reproductiva, resultantes de las interacciones entre el ambiente, el comportamiento, la fisiología y la genética.

El desarrollo embrionario de *Z. brevirostris* puede dividirse en dos etapas, la primera asociada con la formación de órganos y la segunda con el crecimiento. Como ha sido mencionado en otras especies, en la primera etapa el embrión incorpora sustancias a nivel celular (Lechenault *et al.* 1993) y a partir de los filamentos

branquiales externos (Hamlett *et al.* 1985b); en esta etapa, la principal función de la vesícula vitelina en esta etapa es la respiración (Lechenault *et al.* 1993). La observación de las vesículas vitelinas interna y externa de *Z. brevirostris*, sugiere que la absorción y digestión del vitelo tiene lugar en las últimas etapas del crecimiento embrionario. La presencia de vitelo en el interior de la cavidad abdominal de los embriones al momento de nacer sustenta esta hipótesis.

En las especies ovíparas la descripción del desarrollo embrionario es más dificultosa que en las vivíparas y los únicos trabajos se realizan a partir de ejemplares mantenidos en cautiverio (Luer & Gilbert 1985, Luer *et al.* 2007). De acuerdo a las etapas descritas en estos trabajos, el embrión de *A. castelnaui* hallado en el interior de la cápsula, correspondería a la última etapa de desarrollo. El tamaño de las vesículas vitelinas sugiere que los embriones de *A. castelnaui* también utilizan el vitelo en las últimas etapas de su desarrollo. En tiburón ovíparo *Scyliorhinus canícula*, se estima que el 10% del vitelo es almacenado en la vesícula vitelina interna al momento de nacer (Wrissez *et al.* 1993). La ausencia de componentes mucosos (*egg jelly*) rodeando al embrión, puede ser consecuencia del ingreso de agua de mar al interior. El movimiento de la cola genera el bombeo “activo” de agua al interior de la cápsula, permitiendo la oxigenación (Luer & Gilbert 1985, Leonard *et al.* 1999) y la liberación de desechos (Luer & Gilbert 1985). Las cápsulas tienen la capacidad de mantener el gradiente osmótico e iónico (Evans 1981, Kormanik 1993) y permitir la difusión pasiva de agua (Leonard *et al.* 1999). Los elevados costos metabólicos del bombeo activo de agua al interior determinan el beneficio de la difusión pasiva a través de las paredes de las cápsulas. Es probable que los *trade-off* entre los mecanismos “activos” y “pasivos” de incorporación de agua, expliquen la variación que se observa en las formas y tamaños de cápsulas coriáceas de los condriictios ovíparos (Leonard *et al.* 1999).

Las cápsulas de *A. castelnaui* y *R. agassizi* son similares en cuanto a su morfología general, pero se diferencian claramente por su tamaño; en la primera el largo de las cápsulas es mayor a 90 mm, mientras que en la segunda el largo varía entre 50 y 70 mm. La estructura y organización de las glándulas oviducuales es similar en todas las especies ovíparas analizadas, pero la relevancia de cada región es propia de cada especie y se correlaciona con la forma y tamaño de las cápsulas coriáceas (Threadgold 1957, Hamlett *et al.* 2002, 2005a, Galíndez & Estecondo 2008). Sin embargo se desconoce como los procesos de secreción se acoplan con la ovulación y la fecundación, dado que

las hembras almacenan espermatozoides en las glándulas oviducuales (Pratt 1993, Hamlett *et al.* 2002a,b, 2003, 2005). En *A. castelnaui* y *R. agassizi* se observó almacenamiento de espermatozoides en las glándulas oviducuales, pero a diferencia de lo observado en otras especies, en la región anterior del lóbulo seroso (*buffle sensu* Hamlett *et al.* 1998). La región donde se almacena espermatozoides tiene implicancias directas en la secuencia de las secreciones de las glándulas oviducuales. Es probable que la ovulación se produzca una vez que la mitad de las cápsulas estén formadas, con el componente mucoso en el interior; en este momento la secreción serosa puede disminuir para permitir la liberación del espermatozoides almacenado y permitir la fecundación del ovocito. La consistencia de la forma y color de las cápsulas y los procesos relacionados a la ovulación y fecundación, implican una coordinación precisa de la actividad secretora de las glándulas oviducuales.

Las características observadas en el epitelio uterino de hembras gestantes y no gestantes de *R. agassizi* y *A. castelnaui*, sugieren que el útero está morfológicamente especializado para diversas funciones relacionadas con la homeostasis, el transporte y ulterior liberación de los huevos. Si bien la micro-estructura de los úteros parecería indicar la simplicidad anatómica y funcional, Koob & Hamlett (1998) mencionan al menos cuatro funciones asociadas con el epitelio uterino: a) facilitar el descenso de los huevos, b) sintetizar y secretar materiales en el lumen uterino, c) aportar oxígeno para finalizar la formación (oxidación) de los huevos y d) remover el exceso de agua del lumen uterino. Estas funciones se suman a la capacidad de regeneración asociada a las múltiples puestas a lo largo de la temporada reproductiva y el transporte de espermatozoides hacia la glándula oviducal.

Los úteros de *A. castelnaui* y *R. agassizi* se caracterizan por la hipertrofia y la notable vascularización arterio-venosa de la pared. La ausencia de una robusta capa muscular determina que el transporte de las cápsulas a través de los úteros no se realiza por contracción; por otra parte, la contracción muscular podría ocasionar daños estructurales a las cápsulas en formación. El carácter foliar de las crestas uterinas, la presencia de cilias y los gránulos de secreción pueden facilitar el transporte de las cápsulas a través de los úteros. En las últimas etapas de la formación, el oxígeno participa en la polimerización de los materiales que componen la cápsula (Koob & Hamlett 1998, Hamlett & Koob 1999).

En machos, la variación estacional en el peso de los testículos (IGS) es el método más utilizado para analizar condición reproductiva y definir la estacionalidad. Esta

técnica es útil para ilustrar cambios en el tamaño de las gónadas, pero no siempre provee información sobre la estacionalidad reproductiva (Maruska *et al.* 1999, Sulikowski *et al.* 2004, 2005b). Parsons & Grier (1992) reconocen cuatro categorías en la relación entre el IGS y la estacionalidad reproductiva: 1) especies con un claro ciclo estacional en el IGS y una definida época de cópula, 2) especies que tienen ciclos estacionales definidos en el IGS con capacidad de reproducirse a lo largo del año, 3) especies que no muestran cambios en el IGS pero que tienen marcada época de apareamiento y 4) especies que no muestran cambios en el IGS y se reproducen a lo largo del año. Siguiendo estos criterios, los machos de *R. agassizi* y *A. castelnaui* se ajustan a la última categoría y los de *Z. brevirostris* a la primera.

En los machos de rayas es común observar la falta de variación estacional en el tamaño de los testículos (Braccini & Chiaramonte 2002, San Martín *et al.* 2005, Cohelo & Erzini 2006, Oddone *et al.* 2008), sin embargo en pocas especies este patrón se ha correlacionado con la capacidad de producir esperma a lo largo del año (Maruska *et al.* 1996, Sulikowski *et al.* 2004, 2005b). La falta de variación del IGS conjuntamente con la presencia de espermatozoides maduros y esperma en los ductos deferentes de *R. agassizi* y *A. castelnaui*, determinan que estas especies tienen la capacidad de reproducirse a lo largo de todo el año.

En *Z. brevirostris* se determinaron tres patrones asociados a la actividad reproductiva. En primavera la mayoría de los machos presentan testículos con cistos inmaduros y no se observa esperma en el complejo ductal. En verano y otoño se incrementa considerablemente la proporción de cistos maduros y se observa escasa cantidad de espermatozoides en el complejo ductal. En los meses invernales los cistos son todos inmaduros, pero el lumen de los túbulos colectores y del complejo ductal se presenta lleno de esperma en diferentes estados de agregación. Esta condición demuestra la capacidad de almacenamiento de esperma en machos. Los mayores valores de IHS en los meses de verano e invierno sugieren que los picos de almacenamiento de energía tienen lugar previo a la producción de gametas y de la temporada de apareamiento, respectivamente. Muchas especies de condrictios presentan cambios estacionales en la condición energética del hígado (Craik 1987, Rossouw 1987, Hoffmayer *et al.* 2006), asociado con la intensidad y composición de la alimentación, migración, maduración, época reproductiva (Hoffmayer *et al.* 2006).

La espermatogénesis es un proceso energéticamente costoso y podría limitar el éxito reproductivo de machos, dada la imposibilidad de producir cantidades ilimitadas de esperma. El gasto energético que representa la producción continua de espermatozoides puede determinar la falta de variación estacional en el tamaño del hígado de *A. castelnaui* y *R. agassizi*. La producción continua de espermatozoides tiene ventajas selectivas en aquellas especies nómades con baja tasa de encuentros (Pratt 1993, Pratt & Tanaka 1994), donde la producción y liberación de esperma estará determinada por el balance entre la oportunidad de acceder a futuras cópulas y la competencia espermática. Es probable que exista un ajuste a nivel individual en la producción de esperma, de acuerdo a determinadas señales vinculadas con el riesgo de competencia espermática (Parker *et al.* 1997).

Se estima que cada espermatocisto contiene aproximadamente entre 250 y 500 células de Sertoli (Stanley 1966, Jones & Jones 1982, Parsons & Grier 1992), cada una asociada a 64 espermatozoides formando un espermatoblasto (Jones & Jones 1982). En *Heterodontus portusjacksoni* el número de espermatozoides en la porción anterior, media y posterior de los ductos epididimarios es del orden de  $10^9$  (Jones & Jones 1982). El número de espermatozoides “en acto” presentes en los testículos está directamente relacionado con la estacionalidad reproductiva. En *Z. brevirostris* la proporción de espermatocistos maduros alcanza el 100% en los meses de verano, mientras que en *A. castelnaui* y *R. agassizi* la proporción es inferior al 50% en todos los meses del año. La marcada estacionalidad reproductiva de machos y hembras de *Z. brevirostris* sugiere la existencia de una mayor competencia espermática, dando como resultado el incremento de la producción de espermatozoides para acceder a un mayor número de cópulas en un corto período de tiempo.

En las tres especies analizadas, los espermatozoides cambian el estado de agrupamiento a lo largo del descenso a través de los ductos epididimarios y deferentes. En condricios el resultado final de este agrupamiento es una matriz encapsulada (espermatóforo) o una matriz con las colas de los espermatozoides expuestas (espermatozeugmata) (Pratt & Tanaka 1994, Jones & Lin 1993, Hamlett *et al.* 1999). En los últimos tramos de los ductos deferentes, los espermatozoides de *Raja eglanteria* (Jones & Hamlett 2002) y posiblemente los de *R. agassizi* y *A. castelnaui* adquieren movilidad. Si bien este patrón contrasta con teleósteos, donde los espermatozoides son móviles cuando abandonan los testículos, es similar a lo observado en grupos superiores

(Bedford 1979). Esto sugiere que los espermatozoides tienen importantes cambios bioquímicos y fisiológicos durante el pasaje a través del complejo ductal. Antes de ser liberado el espermatozoide está conformado por espermatozoides, células de Sertoli (cuerpo y citoplasma) provenientes de los cistos evacuados (McClusky 2005, Jones & Lin 1993), secreciones proteicas (Jones & Lin 1993, Lacy 2005) y agua de mar aportada por el sifón previo a la liberación hidráulica (Lacy 2005, Luer 2007). En la última porción del tracto reproductivo, sobre la superficie de los riñones, se encuentran las glándulas alcalinas cuyos productos de secreción protegen al espermatozoide de las secreciones uterinas (Lacy 2005). La reorientación o reagrupamiento de los espermatozoides observada en este trabajo es indicativo de la maduración extra-gonadal. La matriz final o espermatozoide en la cual se encuentran los espermatozoides, puede proveer un medio apropiado y con nutrientes suficientes para atravesar el tracto reproductivo de las hembras. De todas formas, se desconoce el rol de esta matriz en la activación, movilidad y nutrición de los espermatozoides, como así también el tipo de interacción entre esta matriz y el tracto reproductivo de la hembra.

El almacenamiento de espermatozoides en los túbulos colectores de *Z. brevirostris* también puede ser considerado como un “fraccionamiento”, ya que las especies con alta frecuencia de cópula deben tener mecanismos que impidan la liberación total del espermatozoide maduro (Wedell *et al.* 2002). La producción, almacenamiento y “fraccionamiento” de espermatozoides en machos de *Z. brevirostris* puede maximizar el acceso a varias hembras en un corto lapso de tiempo.

En las especies estudiadas no se detectó espermatozoide en los úteros, pero en *A. castelnaui* y *R. agassizi* se observó la presencia de espermatozoides en las glándulas oviducuales. Esto sugiere que, además de la competencia para acceder a las hembras (Gordon 1993, Yano *et al.* 1999), existe competencia post-cópula generada por el almacenamiento de espermatozoides (Pratt 1993, Pratt & Tanaka 1994, Hamlett *et al.* 1998, 2002b). Esta competencia es muy importante porque mantiene la diversidad genética a través de la potencial mezcla de espermatozoides dentro de la glándula oviducal y puede ser un factor de flujo genético entre poblaciones (Jennions & Petrie 1999, Daly-Engel 2006). Por otra parte, el almacenamiento de espermatozoides puede representar una ventaja en aquellas especies con baja tasa de encuentros (e.g. rayas), permitiendo continuar la puesta de huevos fértiles durante un prolongado período de tiempo.

En especies vivíparas con ciclo reproductivo anual, el período de tiempo entre el nacimiento de los embriones y la fecundación es muy corto. La presencia de espermatozoides en úteros de hembras en post-parto reciente de *Rhinobatos horkelii*, un batoideo vivíparo lecitotrófico, sugiere que el período entre el nacimiento y el apareamiento es muy corto (Lessa *et al.* 1986). Las observaciones del comportamiento de cópula de batoideos en estado natural demuestran que los machos pueden acceder a las hembras minutos después del nacimiento de los embriones, cuando estas podrían ser más atractivas (Chapman *et al.* 2003). Es posible que el apareamiento luego del parto pueda ser más exitoso (i.e. ocurra la fecundación) e inducir la ovulación (Chapman *et al.* 2003). En *Z. brevirostris* los dos años que transcurren desde el nacimiento de los embriones hasta la ovulación siguiente, podrían dejar un período de tiempo más amplio para que ocurra el apareamiento. De todas formas, es poco probable que el apareamiento se realice inmediatamente después del nacimiento de los embriones, dado que las hembras deberían almacenar el espermatozoides por dos años hasta el momento de la ovulación. La sincronización entre el pico en la actividad reproductiva de los machos de *Z. brevirostris* y la ovulación, sugiere que los machos acceden a las hembras que se encuentran próximas a ovular; estas hembras podrían liberar moléculas orgánicas que actúan como feromonas, tal como fue sugerido para otras especies (Kajiura *et al.* 2000, Chapman *et al.* 2003). El período de almacenamiento de espermatozoides en hembras de *Z. brevirostris*, si existe, es escaso.

El nacimiento de los embriones de *Z. brevirostris* se produce en otoño-invierno. Este patrón no coincide con lo observado en otras especies vivíparas que habitan en el Distrito Bonaerense, como *Mustelus schmitti* (Menni 1985, Cousseau 1986, Cortés 2007) y *Squatina guggenheim* (Colonello *et al.* 2007), donde el nacimiento de los embriones tiene lugar en los meses de primavera-verano. Los neonatos de condriktios son vulnerables a la mortalidad por depredación y falta de alimento (Heupel & Simpfendorfer 2002, Heupel *et al.* 2007). La presencia de otras especies, o cohortes de la misma especie, dentro de las áreas de cría puede resultar una de las fuentes más críticas de mortalidad. Es probable que el nacimiento de los embriones de *Z. brevirostris* durante los meses invernales, le confiera cierta ventaja adaptativa frente a otras especies de la región, como resultado de un menor riesgo por depredación y baja competencia inter-específica.



La segregación sexual y/o por estadios reproductivos es común de observar en condrictios vivíparos (Springer 1967, Menni 1985, Klimley 1987, Carrier *et al.* 1994, Sims *et al.* 2001, Vögler *et al.* 2008, Robbins 2007, Rodríguez-Cabello *et al.* 2007), pero en especies ovíparas son poco frecuentes o no son claros. El análisis de segregación de las especies estudiadas se dificultó por el bajo número de individuos capturados en las campañas de investigación, particularmente en *A. castelnaui*. El extenso período de tiempo que representa la etapa juvenil respecto de la etapa adulta y el escaso número de individuos adultos capturados, sugieren que la estructura poblacional de *A. castelnaui* en el Distrito Bonaerense está constituida en su mayoría por individuos juveniles. En el Distrito Sudbrasileño, la mayoría de los individuos de esta especie también corresponde a estadios juveniles (Ponz Louro 1995, Casarini 2006, Oddone *et al.* 2007).

Los resultados de los análisis de correspondencia y de distribución por estadio reproductivo de *R. agassizi*, sugieren que en primavera las hembras adultas con cápsulas en los úteros (estadio 4) se segregan del resto de los estadios reproductivos. Esta segregación se produce a pequeña escala, sin poder definir áreas de puesta.

*Atlantoraja castelnaui* y *R. agassizi* se distribuyen de manera desagregada y no se registran movimientos latitudinales ni longitudinales entre invierno y primavera. En aguas costeras cercanas a Faro San Antonio, las abundancias relativas son altas en primavera, intermedias en invierno y bajas en verano (Lagos 2001). Estos resultados no pudieron ser corroborados con los cruceros de investigación analizados, ya que las regiones próximas a la costa no estuvieron bien representadas en las campañas de investigación analizadas. No obstante, el rango batimétrico de estas campañas comprende la mayor parte del área de distribución de estas especies, dado que las capturas de *A. castelnaui* y *R. agassizi* a profundidades mayores de 70 m son ocasionales (Menni & Stehmann 2000, Cousseau *et al.* 2007).

La delimitación espacio temporal de las áreas de puesta en *A. castelnaui* y *R. agassizi* se vio dificultada por procesos biológicos y limitaciones metodológicas. Los procesos biológicos se vinculan con el patrón de distribución desagregada, la capacidad de reproducirse a largo del año y la dinámica asociada a los procesos de formación de cápsulas; a partir de estudios en cautiverio se ha determinado que la formación y liberación de las cápsulas ocurre en un período de tiempo menor a 48 hs (Luer & Gilbert 1985, Ellis & Shackley 1995). En cuanto a la limitante metodológica, el arte de pesca

utilizado en este trabajo disminuye la probabilidad de obtener cápsulas depositadas en el fondo marino. En el Mar de Bering (Hoff 2008) y en Baja California (Love *et al.* 2008) se han detectado áreas de puesta para *Bathyraja parmifera* y *Raja rhina*, respectivamente, optimizando el muestreo del fondo marino. De la misma forma Lucifora & García (2004), en un estudio sobre las tasas de predación cápsulas capturadas con una red tipo “rastra”, encontraron una alta concentración de cápsulas de rayas asociadas a los bancos de viera (*Zygochlamys patagonica*).

En *Z. brevirostris* los patrones de segregación por sexo y estadio reproductivo no están claramente identificados. Durante los meses de invierno los individuos adultos de ambos sexos se distribuyen de manera conjunta, como consecuencia de la época de apareamiento. Contrariamente, en los meses de primavera-verano las hembras gestantes estarían separadas del resto de los estadios reproductivos. Al inicio de la gestación se encuentran en aguas poco profundas, donde podrían permanecer hasta el nacimiento de los embriones. Este patrón de distribución es similar al observado para los tiburones *Mustelus schmitti* (Menni 1985, Cousseau *et al.* 1998, Massa 1998, Van der Molen *et al.* 2001, Cortés 2007) y *Squatina guggenheim* (Colonello *et al.* 2007, Vögler *et al.* 2008), donde las hembras se segregan de los machos y se acercan a la costa para el nacimiento de los embriones. En aguas costeras cercanas a Punta Rasa, un área poco representada en este trabajo, se observó que las abundancias relativas de *Z. brevirostris* son mayores en invierno y primavera, respecto de verano (Lagos 2001). El conocimiento de estos patrones es particularmente importante para la conservación, porque en ocasiones los mayores volúmenes de desembarque se producen en los meses y áreas donde estas especies se agregan con fines reproductivos (Massa *et al.* 2004).

El bajo número de crías por camada y el extenso ciclo reproductivo de *Z. brevirostris* determinan una baja eficiencia reproductiva en comparación con otras especies lecitotróficas como *Rhinobatos horkelii*, donde la fertilidad y la frecuencia reproductiva son superiores (Lessa *et al.* 1996). En condriictios matotróficos la eficiencia reproductiva es aún mayor que en las especies lecitotróficas (Hamlett *et al.* 1985a, 2005b). Dentro de las especies matotróficas, los histotróficas son las especies con mayor eficiencia reproductiva (Compagno 1990, Hamlett *et al.* 2005b), dado que los embriones incrementan notablemente su peso (>3000%) respecto de los ovocitos fecundados, la fertilidad es alta y la frecuencia reproductiva puede ser anual o bianual (Babel 1967, Hamlett *et al.* 1985a, 2005b). Por otra parte, el incremento de la eficiencia

reproductiva (e.g. matrotrofia), puede significar una adaptación para ambientes costeros de aguas templadas.

En *A. castelnaui* y *R. agassizi*, al igual que el resto de los condriictios ovíparos, los embriones permanecen en las cápsulas sin protección materna durante un extenso período de tiempo. En cautiverio se ha estimado que los embriones de rayas eclosionan luego de un período superior a dos meses (Luer 2007), dependiendo de la temperatura del agua; durante esta etapa la tasa de predación de las cápsulas es aproximadamente 25-40% (Cox & Koob 1993, Cox *et al.* 1999, Lucifora & García 2004, Hoff 2009, Powter & Gladstone 2008). Sin embargo el oviparismo tiene otras ventajas que superan al viviparismo, como la mayor fecundidad con menor demanda energética (Klimley 1987, Lucifora & García 2004), que se maximizarían en ambientes de aguas profundas (García *et al.* 2008).

En general, los condriictios son capturados como fauna acompañante en pesquerías dirigidas a recursos de mayor valor comercial y la captura puede ser descartada a bordo o desembarcada como productos secundarios (Bonfil 1994, Castillo-Géniz *et al.* 1998, Haimiovici 1998, Dulvy *et al.* 2003, Miranda & Vooren 2003, Cedrola *et al.* 2005, Vooren & Klippel 2005, Sánchez *et al.* 2005, Shepherd & Myers 2005, Costa & Cunha Chaves 2006, Tamini *et al.* 2006). Este escenario es muy importante, ya que los descartes de condriictios pueden igualar a los volúmenes desembarcados (Bonfil 1994). Históricamente, en el área de estudio las especies que más contribuyeron a los desembarques del “variado costero” fueron corvina y pescadilla (Lasta *et al.* 2001, Carozza *et al.* 2001), pero en los últimos años los desembarques de condriictios (particularmente gatuzo y rayas) se han incrementado de manera sostenida (Massa *et al.* 2004).

El “variado costero” está sometido a explotación pesquera desde principios del siglo XX, cuando se registra el origen de la pesca costera en Argentina (Bertolotti *et al.* 2001, Lasta *et al.* 2001). En esa época se desembarcaban aproximadamente 100 tn anuales de rayas, sin discriminar a nivel específico (Ministerio de Agricultura y Ganadería de Argentina 1950). A comienzos de la década de 1960, varias especies de condriictios como *A. castelnaui* y *R. agassizi* eran capturadas por la flota costera de pequeña eslora de manera estacional y destinada a la industria de la reducción (Nani 1964). A partir de 1994 se incrementó notoriamente el esfuerzo pesquero en el Distrito Bonaerense, como consecuencia de la caída de *stocks* pesqueros de interés comercial

(Lasta *et al.* 2001). En la actualidad, las rayas son capturadas y desembarcadas por diferentes tipos de flotas y con diferentes tipos de esfuerzos (Massa *et al.* 2004, Cedrola *et al.* 2005, Tamini *et al.* 2006). *A. castelnaui* y *R. agassizi*, junto a *Sympterygia bonapartii*, son las rayas del conjunto íctico perteneciente al “variado costero” más desembarcadas en el Puerto de Mar del Plata (Massa & Hozbor 2003a).

En los últimos 20 años se registran cambios en los niveles tróficos de los desembarques en la región del Distrito Bonaerense, donde operan de manera conjunta la flota uruguaya y argentina, evidenciando los efectos *fishing down* (Jaureguizar & Milessi 2008) y cambios en la estructura de las comunidades ícticas (Jaureguizar 2004). Uno de los cambios más importantes sobre los condrictios mesopredadores es la remoción de predadores tope (Myers *et al.* 2007, Heithaus *et al.* 2008). Ejemplo de esto es la raya *A. castelnaui*, una especie de gran tamaño consumida solo por los tiburones *Carcharias taurus* (Lucifora 2003), *Galeorhinus galeus* (Lucifora *et al.* 2006) y *Carcharhinus brachyurus* (Lucifora *et al.* 2009). La evidencia sugiere que cuando los predadores tope son impactados negativamente, la influencia de los mesopredadores sobre la comunidad está fuera de control (Shepherd & Myers 2005, Myers *et al.* 2007).

En la mayoría de los condrictios del Distrito Bonaerense se observa una disminución en los índices de abundancia (Massa *et al.* 2004). En los últimos años los índices de *A. castelnaui* se mantienen estables y los de *R. agassizi* tienden a incrementarse levemente (Massa *et al.* 2008). Estos resultados deben considerarse como tendencias de los índices y no como medida del estado poblacional, debido a que el diseño de las campañas y las metodologías aplicadas a la evaluación de estos recursos conllevan grandes intervalos de confianza.

En la Estadística Pesquera argentina la captura de las especies de rayas y tiburones se informa bajo las categorías “raya” y “tiburón”, sin discriminar a nivel específico; probablemente, en el ítem “raya” también se incluya al resto de los batoideos. Este agrupamiento tiene implicancias directas en la evaluación de estos recursos a nivel específico. Otra consecuencia negativa es considerar como similares a especies que tienen parámetros de historia de vida muy diferentes. Por ejemplo, las diferencias entre *A. castelnaui* y *R. agassizi* en longitud total y/o edad máxima y la longitud y/o edad de madurez sugieren que estas especies no son igualmente vulnerables a la explotación comercial intensiva. Por otra parte, el monitoreo del ítem “raya” oculta los efectos a nivel específico. En el Atlántico nororiental, la estabilidad de las abundancias de “raya”

enmascaró la disminución de las rayas de mayor tamaño y el incremento de las más pequeñas (Casey & Myers 1998, Dulvy *et al.* 2000).

El planeamiento de la conservación de condriictios de la Plataforma Continental Argentina incluye, entre otras consideraciones, el establecimiento de capturas biológicamente recomendables (Massa & Hozbor. 2003a), el descarte a bordo (Massa & Hozbor 2003b) y la planificación de áreas de veda (Massa *et al.* 2007).

La implementación de cuotas de capturas a nivel específico en una pesquería multiespecífica resulta poco práctica, dado que alcanzar la cuota máxima de captura para una especie involucra el cierre de toda la pesquería. Este escenario se presentó en el año 2003, cuando se alcanzó la captura máxima sugerida para “raya” (Massa & Hozbor 2003b). Como medida alternativa se sugirió el descarte a bordo, una medida de manejo puesta en práctica en varias pesquerías que conlleva el supuesto de la supervivencia de los ejemplares descartados.

Por otra parte, las zonas costeras del Distrito Bonaerense contienen las áreas esenciales para muchas especies de osteictios (Lasta & Acha 1996, Macchi 1997, Macchi & Acha 1998, Macchi *et al.* 2002, Militelli 2007) y condriictios (Menni 1985, Menni & García 1985, Cousseau 1986, Mabragaña *et al.* 2002, Lucifora *et al.* 2004, 2005a,b, Colonello *et al.* 2007). El conocimiento de estas zonas es particularmente importante para la conservación de los recursos, a través de la planificación de áreas de veda. En el año 2007, la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo (organismo regulador de la Zona Común de Pesca Argentino Uruguayo) resolvió (CTMFM, Resolución N°8/2007) establecer un área de veda para el uso de arrastre de fondo en el sector comprendido entre 36° y 37°S y 55° y 56,5°O entre diciembre y febrero (Massa *et al.* 2008). Esta medida fue establecida en función de la conservación de varias especies de condriictios y se sumó a lo establecido desde el 2001 para el área de “El Rincón” (Carozza *et al.* 2001), en base a las concentraciones reproductivas de osteictios y condriictios.

El nivel de protección de las áreas de veda es determinado por las características de historia de vida de cada especie (Rodríguez-Cabello *et al.* 2008). Si bien se desconoce si existe filopatría en las especies de condriictios de la región, es esperable que la implementación de estas áreas sea de gran utilidad para su conservación. Es común que muchas especies vivíparas posean períodos reproductivos acotados espacial y temporalmente. En *Z. brevirostris* se observó que las hembras gestantes se acercan a la

costa durante primavera verano y posiblemente permanezcan hasta el nacimiento de los embriones. Durante primavera y verano *Mustelus schmitti* emplea las áreas más someras de Bahía Samborombón (Cousseau 1986) y El Rincón (López Cazorla 1987) para aparearse y como área de nacimiento y cría. La delimitación de áreas en función de agregaciones reproductivas de condriictios ovíparos resulta dificultosa. En el Distrito Bonaerense se estima que los individuos adultos de la raya *Sympterygia bonapartii* se concentrarían durante primavera en aguas someras, posiblemente con fines reproductivos (Mabragaña *et al.* 2002).

Las áreas de veda son de gran utilidad, siempre que sean monitoreadas para evaluar la dinámica de su delimitación espacio temporal y para considerar los problemas relacionados con la re-localización del esfuerzo pesquero. Por otra parte, se necesita conocer la dinámica ambiental asociada a estas áreas y su relación con los eventos reproductivos de las especies.

Este trabajo aporta información biológica nueva y esencial en la elaboración de medidas para conservación de *A. castelnaui*, *R. agassizi* y *Z. brevirostris* en el Distrito Biogeográfico Bonaerense. La elevada longitud media de madurez sexual, el bajo potencial reproductivo y de incremento poblacional, los patrones de agregación reproductiva determinan la extrema vulnerabilidad de estas especies frente a la explotación comercial intensiva. Las diferencias específicas en los parámetros y ciclos reproductivos resaltan la importancia de la evaluación biológica pesquera a nivel específico.

## Conclusiones

- Se confeccionó una escala de madurez sexual para condrictios que contempla 4 estadios en hembras ovíparas (2 juveniles y 2 adultos), 5 estadios en vivíparas (2 juveniles y 3 adultos) y tres estadios en machos (2 juveniles y 1 adulto). Esta escala considera el desarrollo de los ovarios, glándulas oviducuales, úteros y presencia de cápsulas/embriones en hembras y el desarrollo de los testículos, ductos epididimarios y deferentes y claspers en machos.
- Las hembras de *A. castelnaui*, *R. agassizi* y *Z. brevirostris* son de mayor tamaño, más pesadas y tienen hígados más grandes que los machos.
- Las hembras de *A. castelnaui* y *R. agassizi* alcanzan una LT máxima y LT50 superior a la de machos.
- En *Z. brevirostris* no se observa dimorfismo sexual en la LT máxima y LT50, posiblemente como consecuencia de la falta de correlación entre la LT de las hembras y el número y tamaño de los embriones.
- La LT media de madurez sexual en *A. castelnaui* es 1038 (75% de la LT máxima), en *R. agassizi* es 496 (68% de la LT máxima) y en *Z. brevirostris* es 502 mm (74% de la LT máxima).
- El patrón de crecimiento y desarrollo de los parámetros reproductivos señalan que estas especies tienen una extensa etapa juvenil, seguida de un corto estadio adolescente ante de llegar a la madurez sexual y un escaso crecimiento una vez adultas.
- Las diferencias en los parámetros reproductivos de *Z. brevirostris* y *R. agassizi* estimados en el Distrito Bonaerense con respecto al Distrito Sudbrasileño, sustentan la hipótesis del incremento en la LT máxima y de madurez sexual con el aumento en la latitud.
- Las hembras de *A. castelnaui* y *R. agassizi* se reproducen a lo largo del año, correspondiéndose con la capacidad de los machos de producir espermatozoides a lo largo del año. Las hembras de estas especies almacenan esperma en la región anterior del lóbulo seroso de las glándulas oviducuales.
- En *R. agassizi* se identificaron áreas en las que predominaron machos adultos en invierno y otras de hembras con huevos en primavera, sugiriendo que esta especie presenta segregación sexual y por estadio reproductivo.

➤ En los machos de *Z. brevirostris*, el pico del desarrollo gonadal (verano) no es coincidente con la presencia de esperma en el complejo ductal (invierno). El almacenamiento y “fraccionamiento” del esperma en los túbulos colectores y complejo ductal, permitiría maximizar el número de cópulas en un corto período de tiempo.

➤ En *Z. brevirostris*, entre la fecundación de los ovocitos y la visualización de los embriones transcurre un período de letargo de aproximadamente 4 meses.

➤ El ciclo reproductivo de las hembras de *Z. brevirostris* es trienal, con dos años de ciclo ovárico y uno de gestación; la época de nacimiento y apareamiento tiene lugar en los meses de invierno. Los embriones nacen con una LT de 150 mm y no reciben aportes nutricionales extra por parte de la madre durante la gestación. El número de crías por camada y los tres años de ciclo reproductivo determinan una fertilidad anual de 1 a 3 embriones.

➤ El escaso número de crías por camada y extenso ciclo reproductivo de *Z. brevirostris* determinan una baja eficiencia reproductiva en comparación con otros condriictios vivíparos lecitotróficos.

➤ Durante los meses de primavera y verano las hembras gestantes de *Z. brevirostris* se encuentran en aguas costeras poco profundas, mientras que los machos adultos estarían a mayor profundidad.

➤ El extenso período de tiempo que representa la etapa juvenil respecto de la etapa adulta y el escaso número de individuos adultos capturados en el área de estudio, indican que la población de *A. castelnaui* en el Distrito Bonaerense está constituida en su mayoría por individuos juveniles.

➤ Las diferencias entre *A. castelnaui* y *R. agassizi* en longitud total y/o edad máxima y la longitud y/o edad de madurez indican que estas especies no son igualmente vulnerables a la explotación comercial intensiva.

➤ Considerando el tamaño corporal como un indicador de vulnerabilidad frente a la explotación, *A. castelnaui* sería la especie más vulnerable, le seguiría *R. agassizi* y por último *Z. brevirostris*. Esta tendencia es similar si se considera a la longitud de madurez sexual y la proporción que representa este parámetro sobre la longitud máxima como indicadores de vulnerabilidad. Se observa un patrón inverso si se consideran los costos energéticos implicados en cada modo reproductivo.

➤ *Atlantoraja castelnaui*, *R. agassizi* y *Z. brevirostris* son impactadas por la presión pesquera ejercida sobre el “variado costero”, aunque solo las dos especies de rayas son desembarcadas en Puertos Argentinos. Esto indicaría que el impacto pesquero sobre *Z.*



*brevirostris* es menor, pero hasta el momento no se cuenta con estudios que permitan conocer la tasa de supervivencia de esta especie al descarte.

➤ Para analizar la vulnerabilidad de estas especies frente a la presión pesquera se deben considerar de manera conjunta todos los aspectos biológicos (longitud máxima, de madurez, fertilidad, patrones de agregación) y pesqueros (composición, volúmenes y estacionalidad de desembarques).

➤ La vulnerabilidad de las especies analizadas junto a las tendencias de las abundancias y rendimientos de los últimos años, señalan la necesidad de intensificar los estudios biológicos pesqueros que permitan evaluar la dinámica poblacional y elaborar medidas para la conservación de estas especies.

➤ Como líneas de trabajo a desarrollar se sugieren:

- ▶ Fomentar la identificación a nivel específico de las capturas y desembarques comerciales.
- ▶ Avanzar en los estudios de supervivencia de las distintas especies de condrictios que componen los desembarques y el descarte.
- ▶ Desarrollar trabajos en cautiverio con especies ovíparas, que permitan determinar parámetros poblacionales, por ejemplo fertilidad.
- ▶ Desarrollar campañas de investigación dirigidas a evaluar áreas esenciales en el Distrito Bonaerense, dado esta región cumple un importante rol en los ciclos de vida de muchas especies y son de relevancia para su conservación.

**CAPITULO IX.**  
**Referencias bibliográficas**

## **REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Abdel-Aziz S.H., A.N. Khalil & S.A. Abdel-Maguid. 1993. Reproductive cycle of the common guitarfish, *Rhinobatos rhinobatos* (Linnaeus, 1758), in Alexandria waters, Mediterranean Sea. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 44: 507-517.
- Acha, E.M., H. Mianzan, C.A. Lasta & R. Guerrero. 1999. Estuarine spawning of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* in the Rio de la Plata, Argentina. Marine and Freshwater Research 50: 57-65.
- Agnew D.J., C.P. Nolan, J.R. Beddington & R. Baranowski. 2000. Approaches to the assessment and management of multispecies skate and ray fisheries using the Falkland Islands fishery as an example. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 429-440.
- Aubone A. & O.C. Wöhler. 2000. Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de von Bertalanffy. INIDEP Informe Técnico Interno N°37.
- Awruch C., F.L. Nostro, G.M. Somoza & E. Di Giacomo. 2008. Reproductive biology of the angular angel shark *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Patagonia (Argentina, southwestern Atlantic). Ciencias Marinas 34: 17-28.
- Babel J.J. 1967. Reproduction, life history, and ecology of the round stingray *Urolophus halleri cooper*. California Fish and Game 137.
- Balech E. 1954. Contribución a la terminología zoogeográfica. Revista de Biología Marina 4: 231-238.
- Balech E. 1964. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. Boletín del Instituto de Biología Marina 7: 107-112.
- Balinsky B.I. 1965. Introducción a la embriología. Editorial Omega, Barcelona, 631 p.
- Balon E.K. 1977. Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl, 1927 (Mbuna, Cichlidae, Lake Malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. Environmental Biology of Fishes 2: 147-176.
- Barbini S.A. 2006. Hábitos alimentarios y selectividad de hábitat de la guitarra chica, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), en el ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 36 p.

- Batista V.S. 1991. Aspectos quantitativos da fecundidade e do desenvolvimento embrionário da raia *Zapteryx brevirostris* Müller & Hendle 1841 (Pisces, Rhinobatidae) da enseada de Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia* 51: 495-501.
- Baum J.K., R.A. Myers, D.G. Kehler, B. Worm, S.J. Harley & P.A. Doherty. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299: 389-392.
- Baum J.K. & R.A. Myers. 2004. Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecology Letters* 7: 135-145.
- Bedford J.M. 1979. Evolution of the sperm maturation and sperm storage functions of the epididymis. En: *The Spermatozoon* (Fawcett D.W. & J.M. Bedford, eds.), pp 7-21. Urban and Schwarzenberg Inc., Alemania.
- Belleggia M., E. Mabrugaña, D.E. Figueroa, L.B. Scenna, S.A. Barbini & J.M. Díaz de Astarloa. 2008. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Scientia Marina* 22: 701-710.
- Bertolotti M.I., G.A. Verazay, E. Errazti, A.N. Pagani & J.J. Buono. 2001. Flota pesquera argentina, evolución durante el período 1960-1998, con una actualización al 2000. En: *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Tomo 3. Evolución de la flota pesquera argentina, artes de pesca y dispositivos selectivos* (Bertolotti M.I., G.A. Verazay & R. Akselman, eds.), pp 9-53. INIDEP, Argentina.
- Blackburn T.M., K.J. Gaston & N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a classification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- Blanckenhorn W.U. 2000. The Evolution of Body Size: What Keeps Organisms Small? *The Quarterly Review of Biology* 75: 385-407.
- Bonfil R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* 341: 1-119.
- Braccini J.M. & G.E. Chiaramonte. 2002. Reproductive biology of *Psammobatis extenta*. *Environmental Biology of Fishes* 61: 282-288.
- Braccini J.M., B.M. Gillanders & T.I. Walker. 2006. Determining reproductive parameters for population assessments of chondrichthyan species with asynchronous ovulation and parturition: piked spurdog (*Squalus megalops*) as a case study. *Marine and Freshwater Research* 57: 105-119.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Brander K. 1981. Disappearance of common skate *Raja batis* from Irish Sea. *Nature* 290: 48-49.
- Cañete G., G. Blanco, C. Marchetti, H. Brachetta & P. Buono. 1999. Análisis de la captura incidental (Bycatch) en la pesquería de merluza común en el año 1998. INIDEP Informe Técnico Interno N°80.
- Capapé C. 1993. New data on the reproductive biology of the thorny stingray, *Dasyatis centroura* (pisces: Dasyatidae) from off the Tunisian coasts. *Environmental Biology of Fishes* 38: 73-80.
- Capapé C. & J. Zaouali. 1994. Distribution and reproductive biology of the blackchin guitarfish, *Rhinobatos cemiculus* (Pisces: Rhinobatidae), in tunisian waters (central mediterranean). *Australian Journal of Marine freshwater Research* 45: 551-561.
- Capapé C., J.P. Quignard & J. Mellinger. 1990. Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* and *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coasts: semi-delayed vitellogenesis, lack of egg capsules, and lecithotrophy. *Journal of Fish Biology* 37: 347-356.
- Capapé C., A.A. Seck, A. Gueye-Ndiaye, Y. Diatta & M. Diop. 2002. Reproductive biology of the smoothback angel shark, *Squatina oculata* (Elasmobranchii: Squatinidae), from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82: 635-640.
- Carlson J.K. & G.R. Parsons. 1997. Age and growth of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northwest Florida, with comments on clinal variation. *Environmental Biology of Fishes* 50: 331-341.
- Carozza C.R., L. Navarro, A.J. Jaureguizar & C.A. Lasta. 2001. Asociación íctica costera bonaerense “variado costero”. INIDEP Informe Técnico Interno N°48.
- Carrier J.C., H.L. Pratt Jr. & L.K. Martin. 1994. Group reproductive behaviours in free-living nurse sharks, *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia* 1994: 646-656.
- Casarini L.M. 2006. Dinâmica populacional de raias demersais do genero *Atlantoraja* e *Rioraja* (Elasmobranchii, Rajidae) da costa sudeste e sul do Brasil. Tesis de Doctorado, Universidad de São Paulo, Brasil, 206 p.
- Casey J.M. & R.A. Myers 1998. Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science* 281: 690-692.

- Castello H.P. 1971. Contribución al conocimiento sistemático y biológico de *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle, 1841) de la costa atlántica marplatense (Chondrichthyes, Rhinobatidae). *Physis* 80: 619-629.
- Castillo-Géniz J.L., J.F. Márquez-Farías, M.C. Rodríguez de la Cruz, E. Cortés & A. Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Marine and Freshwater Research* 49: 611-620.
- Castro J.I. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes* 38: 37-48.
- Cedrola P.M., A.M. González & A.D. Pettovello. 2005. Bycatch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. *Fisheries Research* 71: 141-150.
- Chapman D.D., M.J. Corcoran, G. Harvey, S. Malan & M.S. Shivji. 2003. Mating behaviour of southern stingrays. *Environmental Biology of Fishes* 68: 241-245.
- Chapman D.D., P.A. Prodöhl, J. Gelsleichter, C.A. Manire & M.S. Shivji. 2004. Predominance of genetic monogamy by females in a hammerhead shark, *Sphyrna tiburo*: implications for shark conservation. *Molecular Ecology* 17: 1965-1974.
- Chevolut M., J.R. Ellis, A.D. Rijnsdorp, W.T. Stam & J.L. Olsen. 2007. Multiple Paternity Analysis in the Thornback Ray *Raja clavata* L. *Journal of Heredity* 98: 712-715.
- Chiaromonte G.E. 1998a. Shark fisheries in Argentina. *Marine and Freshwater Research* 49: 601-609.
- Chiaromonte G.E. 1998b. The shark genus *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in Argentine waters. *Marine and Freshwater Research* 49: 747-752.
- Chiaromonte G.E. & A.D. Pettovello. 2000. The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. *Journal of Fish Biology* 57: 930-942.
- Clarke S.C., M.K. McAllister, E.J. Milner-Gulland, G.P. Kirkwood, C.G.J. Michielsens, D.J. Agnew, E.K. Pikitch, H. Nakano & M.S. Shivji. 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecology Letters* 9: 1115-1126.
- Coelho R. & K. Erzini. 2006. Reproductive biology of the undulate ray, *Raja undulata*, from the south coast of Portugal. *Fisheries Research* 81: 80-85

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Colonello J.H., A.M. Massa & L.O. Lucifora. 2002. Composición de la captura de rayas del buque palangrero "Sureste 501" en el norte del Mar Argentino. INIDEP Informe Técnico Interno N° 107.
- Colonello J.H., L.O. Lucifora & A.M. Massa. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. ICES Journal of Marine Science 64: 131-140.
- Compagno L.J.V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. Environmental Biology of Fishes 28: 33-75.
- Compagno L.J.V. 2001. Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fisheries Purposes 1: 1-269.
- Conrath C.L. & J.A. Musick. 2002. Reproductive biology of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. Environmental Biology of Fishes 64: 367-377.
- Cortés E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. Fisheries Research 39: 199-208.
- Cortés E. 2000. Life history patterns and conservations in sharks. Reviews in Fisheries Science 8: 299-344.
- Cortés F. 2007. Sustentabilidad de la explotación del gatuzo *Mustelus schmitti*, en el ecosistema costero bonaerense (34 - 42°S). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 37 p.
- Costa L. & P.T.C. Chaves. 2006. Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. Biota Neotropica 6 (3).
- Cousseau M.B. 1973. Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina* Marini (Pisces, Squatinidae). Physis 32A: 175-195.
- Cousseau M.B. 1986. Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. VI. El gatuzo (*Mustelus schmitti*). Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1: 60-65.
- Cousseau M.B. & R.C. Menni. 1983. *Mobula hypostoma* y *Kiphusus insisor* (Moblidae y Kyphosidae) nuevas citas para la fauna argentina (Pises). Neotrópica 29: 39-43.
- Cousseau M.B., C.R. Carozza & G.J. Macchi. 1998. Abundancia, reproducción y distribución de tallas del gatuzo (*Mustelus schmitti*). En: *Resultados de una Campaña de Evaluación de Recursos Demersales Costeros de la Provincia de*

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Buenos Aires y del Litoral Uruguayo. Noviembre 1994. Informe Técnico N°21* (Lasta C.A., ed.), pp 103-115. INIDEP, Argentina.
- Cousseau M.B., D.E. Figueroa, J.M. Díaz de Astarloa, E. Mabragaña & L.O. Lucifora. 2007. *Rayas chuchos y otros batoideos del atlántico sudoccidental (34°S-55°S)*. INIDEP, Argentina, 102 p.
- Cox D.L. & T.J. Koob. 1993. Predation on elasmobranch eggs. *Environmental Biology of Fishes* 38: 117-125.
- Cox D.L., P. Walker & T.J. Koob. 1999. Predation on eggs of the thorny skate. *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 380-384.
- Craik J.C.A. 1978. Kinetic studies of vitellogenin metabolism in the elasmobranch *Scyliorhinus canicula* L. *Comparative Biochemistry Physiology* 61: 355-361.
- Crespi B. & C. Semeniuk. 2004. Parent-offspring conflict in the evolution of vertebrate reproductive mode. *The American Naturalist* 163: 635-653.
- Daly-Engel T.S., R.D. Grubbs, K.N. Holland, R.J. Toonen & B.W. Bowen. 2006. Assessment of multiple paternity in single litters from three species of carcharhinid sharks in Hawaii. *Environmental Biology of Fishes* 76: 419-424.
- Daly-Engel T.S., R.D. Grubbs, B.W. Bowen & R.J. Toonen. 2007. Frequency of multiple paternity in an unexploited tropical population of sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 198-204.
- Dewbury D.A. 1982. Ejaculate cost and male choice. *The American Naturalist* 119.
- Díaz Andrade M.C. 2006. Aspectos morfohistológicos del ovario de *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Chondrichthyes, Rajidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Sur, Argentina, 47p.
- Díaz de Astarloa J.M., A. Aubone & M.B. Cousseau. 1999a. Asociaciones ícticas de la plataforma costera de Uruguay y norte de Argentina, y su relación con los parámetros ambientales. *Physis* 57A: 29-45.
- Díaz de Astarloa J.M., D.E. Figueroa, L.O. Lucifora, R.C. Menni & G.E. Chiaramonte. 1999b. New records of the Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus* (Chondrichthyes: Squalidae) from the southwest Atlantic. *Ichthyological Research* 46: 303-308.
- Díaz de Astarloa J.M., E. Mabragaña, R. Hanner & D.E. Figueroa. 2008. Morphological and molecular evidence for a new species of longnose skate (Rajiformes: Rajidae:



- Dipturus*) from Argentinean waters based on DNA barcoding. *Zootaxa* 1924: 35-46.
- Di Giacomo E. & M.R. Perier. 1991. Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías. *Revista del Frente Marítimo* 9A: 7-13.
- Di Giacomo E.E. & M.R. Perier. 1994. Reproductive biology of the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), in Patagonian waters (Argentina). *Fishery Bulletin* 92: 531-539
- Di Giacomo E.E. & M.R. Perier. 1996. Feeding habits of cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), in Patagonian waters. *Marine and Freshwater Research* 47: 801-808.
- Di Giacomo E.E., A.M. Parma & J.M. Orensanz. 1994. Food consumption by the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae), from Patagonia (Argentina). *Environmental Biology of Fishes* 40: 199-211.
- Du Buit M.H. 1976. The ovarian cycle of the cuckoo ray, *Raja naevus* (Müller and Henle), in the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology* 8: 199-207.
- Dulvy N.K. & J.D. Reynolds. 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1309-1315.
- Dulvy N.K. & J.D. Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology* 16: 440-450.
- Dulvy N.K., J.D. Metcalfe, J. Glanville, M.G. Pawson & J.D. Reynolds. 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology* 14: 283-293.
- Dulvy N.K., Y. Sadovy & J.D. Reynolds. 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* 4: 25-64.
- Ebert D.A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. *Journal of Fish Biology* 66: 618-649.
- Ebert D.A. & L.J.V. Compagno 2007. Biodiversity and systematics of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes* 80: 111-124.
- Ebert D.A. & C.D. Davis. 2007. Description of skate egg cases (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from the eastern North Pacific. *Zootaxa* 1393: 1-18.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Ebert D.A., L.J.V. Compagno & P.D. Cowley. 2006. Reproductive biology of catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) from the west coast of southern Africa. ICES Journal of Marine Science 63: 1053-1065.
- Ebert D.A., W.D. Smith & G.M. Cailliet. 2008a. Reproductive biology of two commercially exploited skates, *Raja binoculata* and *R. rhina*, in the western Gulf of Alaska. Fisheries Research 94: 48-57.
- Ebert D.A., L.J.V. Compagno & P.D. Cowley. 2008b. Aspects of the reproductive biology of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from southern Africa. ICES Journal of Marine Science 65: 81-102
- Ellis J.R. & S.E. Shackley. 1995. Observations on egg-laying in the thornback ray. Journal of Fish Biology 46: 903-904.
- Enajjar S., M.N. Bradai & A. Bouain. 2008. New data of the reproductive biology of the common guitarfish of the Gulf of Gabés (southern Tunisia, central Mediterranean). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88: 1063-1068.
- Enever R., T.L. Catchpole, J.R. Ellis & A. Grant. 2008. The survival of skates (Rajidae) caught by demersal trawlers fishing in UK waters. Fisheries Research *doi:10.1016/j.fishres.2009.01.001*.
- Estalles M., J.E. Perez Comezaña, L.L. Tamini & G.E. Chiaramonte. 2008. Reproductive biology of the skate, *Rioraja agassizii* (Müller and Henle, 1841), off Puerto Quequén, Argentina. Journal of Applied Ichthyology 1-6.
- Evans D.H. 1981. The egg case of the oviparous elasmobranch, *Raja Erinacea*, does osmoregulate. The Journal of Experimental Biology 92: 337-340.
- Fariña J.M. & F.P. Ojeda. 1993. Abundance, activity and trophic patterns of the redspotted catshark, *Schroederichthys chilensis*, on the Pacific temperate coast of Chile. Copeia 1993: 545-549.
- Feldheim K.A., S.H. Gruber & M.A. Ashley. 2001. The breeding biology of lemon sharks at a tropical nursery lagoon. Proceedings of the Real Society of London B 265: 1655-1661.
- Figueiredo J.L. 1977. *Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil. Introdução: cações, raias e quimeras*. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil, 104 p.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Fitz E.S. & F.C. Daiber. 1963. An introduction to the biology of *Raja eglanteria* Bosc 1802 and *Raja erinacea* Mitchill 1825 as they occur in Delaware Bay. Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection 18: 69-97.
- Flammang B.E., D.A. Ebert & G.M. Cailliet. 2008. Reproductive biology of deep-sea catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) in the eastern North Pacific. Environmental Biology of Fishes 81: 35-49.
- Francis M.P. 1998. New Zealand shark fisheries: development, size and management. Marine and Freshwater Research 49: 579-591.
- Francis M.P., C.O. Maolagáin & D. Stevens. 2001. Age, growth, and sexual maturity of two New Zealand endemic skates, *Dipturus nasutus* and *D. innominatus*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 35: 831-842.
- Frid A., G.G. Baker & L.M. Dill. Do shark declines create fear-released systems? Oikos 117: 191-201.
- Frisk M.G., T.J. Miller & M.J. Fogarty. 2002. The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. ICES Journal of Marine Science 59: 576-586.
- Galíndez E.J. & S. Estecondo. 2008. Histological remarks of the oviduct and the oviducal gland of *Sympterygia acuta* Garman, 1877. Brazilian Journal of Biology 60: 359-365.
- García M.L. 1984. Sobre la biología de *Discopyge tschudii* (Chondrichthyes, Narcinidae). Physis A 42: 101-112.
- García V.B., L.O. Lucifora & R.A. Myers. 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. Proceedings of the Royal Society of London 275: 83-89.
- Gerritsen H.D. & D. McGrath. 2006. Variability in the assignment of maturity stages of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) using macroscopic maturity criteria. Fisheries Research 77: 72-77.
- Gilmore R.G. 1993. Reproductive biology of lamnoid sharks. Environmental Biology of Fishes 38: 95-114.
- Gilmore R.G., J.W. Dodrill & P.A. Linley. 1983. Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). Fishery Bulletin 81: 201-225.

- Gilmore R.G., O. Putz & W. Dodrill. 2005. Oophagy, intrauterine cannibalism and reproductive strategy in lamnoid sharks. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett W.C., ed.), pp 435-462. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Goodwin N.B., N.K. Dulvy & J.D. Reynolds. 2002. Life-history correlates of the evolution of live bearing in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357: 259-267.
- Gordon I. 1993. Pre-copulatory behaviour of captive sandtiger sharks, *Carcharias taurus*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 159-164.
- Graham K.J., N.L. Andrew & K.E. Hodgson. 2001. Changes in relative abundance of sharks and rays on Australian South East Fishery trawl grounds after twenty years of fishing. *Marine and Freshwater Research* 52: 549-561.
- Grogan E.D. & R. Lund. 2004. Origin and relationships of early Chondrichthyes. En: *Biology of sharks and their relatives*. (Carrier C., J.A. Musick & M.R. Heithaus, eds.), pp 3-31. CRC Press, Estados Unidos.
- Guerrero R.A. 1998. Oceanografía física del estuario del Río de la Plata y el sistema costero de El Rincón. En: *Resultados de una Campaña de Evaluación de Recursos Demersales Costeros de la Provincia de Buenos Aires. Noviembre 1994. Informe Técnico N° 21* (Lasta C.A., ed.), pp 29-54. INIDEP, Argentina.
- Guerrero R.A., A.M. Acha, M.B. Framiñan & C.A. Lasta. 1997a. Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Continental Shelf Research* 17: 727-742.
- Guerrero R.A., C.A. Lasta, E.M. Acha, H.W. Mianzán & M. Framiñan. 1997b. *Atlas hidrográfico del Río de la Plata. Comisión Administradora del Río de la Plata-Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero*. Buenos Aires-Montevideo, 109 p.
- Haimovici M. 1998. Present state and perspectives for the southern Brazil shelf demersal fisheries. *Fisheries Management and Ecology* 5: 277-289.
- Hamlett W.C. & M.K. Hysell. 1998. Reproductive accommodations for gestation in the atlantic guitarfish, *Rhinobatos lentiginosus*, Rhinobatidae. *The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 114: 199-208.

***Capítulo IX. Referencias bibliográficas.***

---

- Hamlett W.C., J.P. Wourms & J.W. Smith. 1985a. Stingray placental analogues: structure of trophonemata in *Rhinoptera bonasus*. *Journal of Sumicroscopic Cytology* 17: 541-550.
- Hamlett W.C., D.J. Allen, M.D. Schwartz & L.J.A. Didio. 1985b. Permeability of external gill filaments in the embryonic shark. Electron microscopic observations using horseradish peroxidase as a macromolecular tracer. *Journal of Submicroscopic Cytology* 17: 31-40.
- Hamlett W.C., A.M. Eulitt, R.L. Jarrell & M.A. Kelly. 1993. Uterogestation and Placentation in Elasmobranchs. *The Journal of Experimental Zoology* 266: 347-367.
- Hamlett W.C., J.A. Musick, J.A. Eulitt, A.M. Jarrell & M.A. Kelly. 1996. Ultrastructure of uterine trophonemata, accommodation of uterolactation and gas exchange in the southern stingray, *Dasyatis americana*. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1471-1430.
- Hamlett W.C., D.P. Knight, T.J. Koob, M. Jezior, T. Luong, T. Rozycki, N. Brunette & M.K. Hysell. 1998. Survey of oviducal gland structure and function in elasmobranchs. *Journal of Experimental Zoology* 282: 399-420.
- Hamlett W.C., M.K. Hysell, T. Rozycki, N. Brunette, K. Tumilty, A. Henderson & J. Dunne. 1999. Sperm aggregation and spermatozeugmata formation in the male genital ducts in the clearnose skate, *Raja eglanteria*. En: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference Noumea*. (Seret B & J.Y.Sire, eds.), pp: 281-291. French Ichthyological Society, Francia.
- Hamlett W.C., J.A. Musick, C.K. Hysell & D.M. Sever. 2002a. Uterine epithelial-sperm interaction, endometrial cycle and sperm storage in the terminal zone of the oviducal gland in the placental smoothhound, *Mustelus canis*. *Journal of experimental Zoology* 292: 129-144.
- Hamlett W.C., L. Fishelson, A. Baranes, C.K. Hysell & D.M. Sever. 2002b. Ultrastructural analysis of sperm storage and morphology of the oviducal gland in the Oman shark, *Iago omanensis* (Triakidae). *Marine and freshwater Research* 53: 601-613.
- Hamlett W.C., M. Reardon, J. Clark & T.I. Walter. 2002c. Ultrastructure of sperm storage and male genital ducts in a male holocephalan, the elephant fish, *Callorhynchus milii*. *Journal of Experimental Zoology* 292: 111-128.

- Hamlett W.C., D.P. Knight, E.T.V. Pereira, J. Steele & D.M. Sever. 2005a. Oviducal glands in Chondrichthyans. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett, W.C., ed.), pp 301-336. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Hamlett W.C., G. Kormanik, M. Storrie, B. Stevens & T.L. Walker. 2005b. Chondrichthyan Parity, Lecitotrophy and Matotrophy. En *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett W.C., ed.), pp 395-434. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Hamlett W.C., C.J.P. Jones & L.R. Paulesu. 2005c. Placentatrophly in sharks. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett W.C., ed.), pp 463-502. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Harshman L.G. & A.J. Zera 2006. The cost of the reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 80-86.
- Heithaus M.R. A.J. Wirsing, J.A. Thomson & D.A. Burkholder. 2008. A review of lethal and non-lethal effects of predators on adult marine turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356: 43-51.
- Heupel M.R. & R.E. Hueter. 2002. Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Marine and Freshwater Research* 53: 543-550.
- Heupel M.E., J.A. Carlson & C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series* 337: 287-297.
- Hoenig J.M. & S.H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. NOAA Technical Report 90 (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.), pp 1-16. NOAA, Estados Unidos.
- Hoff G.R. 2008. A nursery site of the Alaska skate (*Bathyraja parmifera*) in the eastern Bering Sea. *Fishery Bulletin* 106: 233-244.
- Hoff G.R. 2009. Skate *Bathyraja* spp. egg predation in the eastern Bering Sea. *Journal of Fish Biology* 74: 250-269.

- Hoffmayer E.R., G.R. Parsons & J. Horton. 2006. Seasonal and interannual variation in the energetic condition of adult male Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terranova* in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* 38: 645-653.
- Holden M.J. 1973. Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible? *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 164: 360-367.
- Holden M.J. 1975. The fecundity of *Raja clavata* in British waters. *Journal du conseil pour l'Exploration. de la Mer* 36: 110-118.
- Holden M.J., D.W. Rout & C.N. Humphreys. 1971. The rate of egg laying by three species of ray. *Journal du conseil pour l'Exploration. de la Mer* 33: 335-339.
- Hozbor N.M. & A.M. Massa. 2005. Explotación de peces cartilagosos en la ZCPAU por parte de la flota comercial argentina. INIDEP Informe Técnico Interno N° 10.
- Hubbs C.L. & R. Ishiyama. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae). *Copeia* 1968: 483-491.
- Hunter J.R. & B.J. Macewicz. 2003. Improving the accuracy and precision of reproductive information used in fisheries. En: *Report of the Working Group on Modern Approaches to Assess Maturity and Fecundity of Warm- and Coldwater Fish and Squids. Fisken og havet vol. 12* (Kjesbu O.S., J.R. Hunter & P. Witthames, eds.), pp 57-68. Institute for Marine Research, Alemania.
- Huveneers C., T.I. Walker, N.M. Otway & R.C. Harcourt. 2007. Reproductive synchrony of three sympatric species of wobbegong shark (genus *Orectolobus*) in New SouthWales, Australia: reproductive parameter estimates necessary for population modelling. *Marine and Freshwater Research* 58: 765-777
- Ismen A., C. Yigin & P. Ismen. 2007. Age, growth, reproductive biology and feed of the common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* Linnaeus, 1758) in İskenderun Bay, the eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Research* 84: 263-269.
- James F.C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365-390.
- Jaureguizar A.J. 2004. Patrón espacial y temporal de las áreas de asociaciones ícticas demersales costeras (34°S-41°S) y su relación con los factores ambientales. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina, 251 p.
- Jaureguizar A.J. & A.C. Milessi. 2008. Assessing the sources of the fishing down marine food web process in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone. *Scientia Marina* 72: 25-36.

- Jaureguizar A.J., R.C. Menni, C.A. Lasta & R.A. Guerrero. 2006. Fish assemblages of the northern Argentine coastal system: spatial patterns and their temporal variations. *Fisheries Oceanography* 15: 326-344.
- Jaureguizar A.J., J.A. Waesle & R.A. Guerrero. 2007. Spatio-temporal distribution of Atlantic searobins (*Prionotus* spp.) in relation to estuarine dynamics (Río de la Plata, Southwestern Atlantic Coastal System). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 30-42.
- Jennings S. & M.J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* 34: 201-352.
- Jennions M.D. & M. Petrie. 1999. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 74: 21-64.
- Jones N. & R.C. Jones. 1982. The structure of the male genital system of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, with particular reference to the genital ducts. *Australian Journal of Zoology* 30: 523-541.
- Jones R.C. & M. Lin. 1993. Structure and functions of the genital ducts of the male Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 127-138.
- Jones C.J.P. & W.C. Hamlett. 2002. Glycosylation of the male genital ducts and spermatozeugmata formation in the clearnose skate *Raja eglanteria*. *The Histochemical Journal* 34: 601-615.
- Joung S.J. & H.H. Hsu. 2005. Reproduction and embryonic development of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, in the Northwestern Pacific. *Zoological Studies* 44: 487-496.
- Kajiura S.M., A.P. Sebastian & T.C. Tricas. 2000. Dermal bite wounds as indicators of reproductive seasonality and behaviour in the atlantic stingray, *Dasyatis Sabina*. *Environmental Biology of Fishes* 58: 23-31.
- Klimley A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes* 18: 27-40.
- Klimley A.P. & D.R. Nelson. 1984. Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15: 45-54.
- Kneebone J., D.E. Ferguson, J.A. Sulikowski & P.C.W. Tsang. 2007. Endocrinological investigation into the reproductive cycles of two sympatric skate species,



## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Malacoraja senta* and *Amblyraja radiata*, in the western Gulf of Maine. *Environmental Biology of Fishes* 80: 257-265.
- Koob T.J. & W.C. Hamlett. 1998. Microscopic structure of the gravid uterus in the little skate, *Raja erinacea*. *The Journal of Experimental Zoology* 282: 421-437.
- Koob T.J. & I.A. Callard. 1999. Reproductive endocrinology of female elasmobranchs: lessons from the little skate (*Raja erinacea*) and spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *Journal of Experimental Zoology* 284: 557-574.
- Kormanik G.A. 1993. Ionic and osmotic environment of developing elasmobranch embryos. *Environmental Biology of Fishes* 38: 233-240.
- Kroese M. & W.H.H. Sauer. 1998. Elasmobranch exploitation in Africa. *Marine and Freshwater Research* 49: 573-577.
- Kyne P.M. & M.B. Bennett. 2002. Reproductive biology of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794), from Moreton Bay, Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research* 53: 583-589.
- Lacy E.R. 2005. Alkaline glands in Chondrichthyans. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett, W.C., ed.), pp 337-361. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Lage C.R., C.W. Petersen, D. Forest, D. Barness, I. Kornfied & C. WRAY. 2008. Evidence of multiple paternity in spiny dogfish (*Squalus acanthias*) broods based on microsatellite analysis. *Journal of Fish Biology* 73: 2068-2074.
- Lagos N. 2001. Características de la pesca artesanal en el Partido de la Costa (Cabo San Antonio) y perfil socioeconómico de la actividad. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 48 p.
- Laptikhovsky V.V. 2004. Survival rates for rays discarded by the bottom trawls squid fishery off the Falkland Islands. *Fishery Bulletin* 102: 757-759.
- Lasta C.A. & E.M. Acha. 1996. Cabo San Antonio: su importancia en el patrón reproductivo de peces marinos. *Frente Marítimo* 16: 39-45.
- Lasta C.A., C.S. Bremec & H. Mianzan. 1998. Áreas ícticas costeras en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguayo (ZCPAU) y en el litoral de la provincia de Buenos Aires. En: *Resultados de una campaña de evaluación de recursos demersales costeros de la Provincia de Buenos Aires y litoral Uruguayo. Noviembre 1994. Informe Técnico N° 21* (Lasta C.A., ed.), pp 91-101. INIDEP, Argentina.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Lasta C.A., C.R. Carozza, C.O. Ruarte & A.J. Jaureguizar. 1999. Ordenamiento pesquero en el ecosistema costero bonaerense. INIDEP Informe Técnico Interno N° 25.
- Lasta C.A., C.O. Ruarte & C.R. Carozza. 2001. Flota Costera Argentina: antecedentes y situación actual. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 3: Evolución de la flota pesquera argentina, artes de pesca y dispositivos selectivos* (Bertolotti M.I., Verazay G.A., Akselman R., eds.), pp 89-119. INIDEP, Argentina.
- Lechenault H., F. Wisez & J. Mellinger. 1993. Yolk utilization in *Scyliorhinus canicula*, an oviparous dogfish. *Environmental Biology of Fishes* 38: 241-252.
- Leonard J.B.K., A.P. Summers & T.J. Koob. 1999. Metabolic rate of embryonic little skate, *Raja erinacea* (Chondrichthyes: Batoidea): the cost of active pumping. *Journal of Experimental Zoology* 283: 13-18.
- Lessa R., C.M. Vooren & J. Lahaye. 1986. Desenvolvimento e ciclo sexual das fêmeas, migrações e fecundidade da viola *Rhinobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) do sul do Brasil. *Atlântica* 8: 5-34.
- Lessa R., F.M. Santana, G. Rincón, O.B.F. Gadig & A.C.A El-Deir. 1999. Biodiversidade de elasmobrânquios do Brasil. Relatório para o Programa Nacional de Diversidade Biológica (PRONABIO) - Necton - Elasmobrânquios. Ministério do Meio Ambiente, Recife. 119 p.
- Lincadeo R. & F.T. Cerna. 2007. Geographic variation in life-history traits of the endemic kite skate *Dipturus chilensis* (Batoidea: Rajidae), along its distribution in the fjords and channels of southern Chile. *Journal of Fish Biology* 71: 421-440.
- Lombardi J. 1998. *Comparative Vertebrate Reproduction*. Kluwer Academic Publishers, Boston, Estados Unidos, 469 p.
- Lombardi-Carlson L.A., E. Cortés, G.R. Parson & C.A. Manire. 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research* 54: 875-883.
- López R.B. 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 1: 109-135.
- López R.B. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. *Boletín del Instituto de Biología Marina* 7: 57-63.

- Love M.S., D.M. Schroeder, L. Snook, A. York & G. Cochrane. 2008. All their eggs in one basket: a rocky reef nursery for the longnose skate (*Raja rhina* Jordan & Gilbert, 1880) in the southern California Bight. Fishery Bulletin 106: 471-475.
- Lucas A.J., R.A. Guerrero, H.W. Mianzán, E.M. Acha & C.A. Lasta. 2005. Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine Continental Shelf (34-43°S). Estuarine, Coastal and Shelf Science 65: 405-420.
- Lucifora L.O. 2003. Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 405 p.
- Lucifora L.O. & R.C. Menni. 1998. First record of a porbeagle shark, *Lamna nasus*, in brackish water environment of Mar Chiquita lagoon, Argentina. Cybium 22: 87-88.
- Lucifora L.O. & V.B. García. 2004. Gastropod predation on egg cases of skates (Chondrichthyes, Rajidae) in the southwestern Atlantic: quantification and life history implications. Marine Biology 145: 917-922.
- Lucifora L.O., J.L. Valero & V.B. García. 1998. Length at maturity of the greeneye spurdog shark, *Squalus mitsukurii* (Elasmobranchii: Squalidae) from the SW Atlantic, with comparisons with other regions. Marine and Freshwater Research 50: 629-632.
- Lucifora L.O., R.C. Menni & H.A. Escalante. 2002. Reproductive ecology and abundance of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, from the southwestern Atlantic. ICES Journal of Marine Science 59: 553-561.
- Lucifora L.O., R.C. Menni & A.H. Escalante. 2004. Reproductive biology of the school shark, *Galeorhinus galeus*, off Argentina: support for a single Southwestern Atlantic population with synchronized migratory movements. Environmental Biology of Fishes 71: 199-209.
- Lucifora L.O., R.C. Menni & A.H. Escalante. 2005a. Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *Carcharhinus brachyurus*, from north patagonia, Argentina. ICES Journal of Marine Science 62: 107-115.
- Lucifora L.O., R.C. Menni & A.H. Escalante. 2005b. Reproduction, abundance, and feeding habits of the broadnose sevengill shark, *Notorynchus cepedianus*, in north Patagonia, Argentina. Marine Ecology Progress Series 200: 237-244.

- Lucifora L.O., V.B. García, R.C. Menni & A.H. Escalante. 2006. Food habits, selectivity, and foraging modes of the school shark *Galeorhinus galeus*. Marine Ecology Progress Series 315: 259-270.
- Lucifora L.O., V.B. García, R.C. Menni, A.H. Escalante & N.M. Hozbor. 2009. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. Ecological Research 24: 109-118.
- Luer C.A., O.E. Walsh, A.B. Bodine & J.T. Wyffels. 2007. Normal embryonic development in the clearnose skate, *Raja eglanteria*, with experimental observations on artificial insemination. Environmental Biology of Fishes 80: 239-255.
- Lyle J.M. 1987. Observations on the Biology of *Carcharhinus cautus* (Whitley), *C. melanopterus* (Quoy & Gaimard) and *C. fitzroyensis* (Whitley) from Northern Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 38: 701-710.
- Mabragaña E. 2007. Las rayas del género *Psammobatis* de la Plataforma Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 178 p.
- Mabragaña E. & M.B. Cousseau. 2004. Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. Journal of Fish Biology 65: 559-573.
- Mabragaña E. & D.A. Giberto. 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Günther (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. ICES Journal of Marine Science 64: 1017-1027.
- Mabragaña E., L.O. Lucifora & A.M. Massa. 2002. The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the south-west Atlantic. Journal of Fish Biology 60: 951-967.
- Mabragaña E., D.A. Giberto & C.S. Bremec. 2005. Feeding ecology of *Bathyraja macloviana* (Rajiformes, Arhynchobatidae): a polychaete-feeding skates from the South-west Atlantic. Scientia Marina 69: 405-413.
- Macchi G.J. 1997. Reproducción de la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) del sector rioplatense. Su relación con los gradientes horizontales de salinidad. Revista de Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero INIDEP 11: 73-94.
- Macchi, G.J. & M.E. Acha, 1998. Aspectos reproductivos de las principales especies de peces en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya y en El Rincón.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Noviembre 1994. En: *Resultados de una campaña de evaluación de recursos demersales costeros de la provincia de Buenos Aires y del Litoral Uruguayo. Noviembre 1994. INIDEP Informe Técnico N°21* (Lasta, C.A. ed.), pp 67-89. INIDEP, Argentina
- Macchi G.J., E.M. Acha & C.A. Lasta. 2002. Reproduction of black drum (*Pogonias cromis*) in the Río de la Plata estuary, Argentina. *Fisheries Research* 59: 83-92.
- Maruska K.P., E.G. Cowie & T.C. Tricas. 1996. Periodic gonadal activity and protracted mating in elasmobranch fishes. *Journal of Experimental Zoology A* 276: 219-232.
- Massa A.M. 1998. Estructura poblacional del gatucho (*Mustelus schmitti*) en la costa bonaerense y uruguaya asociado a condiciones ambientales. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 58 p.
- Massa A.M. & N.M. Hozbor. 2003a. Peces cartilagosos de la plataforma argentina, explotación, situación y necesidades para un manejo adecuado. Publicación de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 19: 199-206.
- Massa A.M. & N.M. Hozbor. 2003b. Recomendación para la explotación de rayas de la región costera bonaerense para el último trimestre del año 2003. INIDEP Informe Técnico Interno N° 107.
- Massa A.M., L.O. Lucifora & N.M. Hozbor. 2004. Condrictios de la región costera bonaerense y uruguaya. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado del estado de explotación* (Boschi E.E., ed.), pp 85-99. INIDEP, Argentina.
- Massa A.M., N.M. Hozbor & J.H. Colonello. 2008. Análisis de la explotación y recomendaciones de manejo de rayas, pez ángel y gatucho en la Zona Común de pesca Argentino Uruguaya. INIDEP Informe Técnico Interno N° 14.
- McClusky L.M. 2005. Stage and season effects on cell cycle and apoptotic activities of germ cells and Sertoli cells during spermatogenesis in the spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *Reproduction* 129: 89-102
- Meneses P.D. 1999. Distribución espacio-temporal y abundancia de los elasmobranquios en el Río de la Plata exterior y la zona costera atlántica uruguaya. En: *Estudios Realizados sobre los Elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay en el Marco del Plan de*

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Investigación Pesquera* (Arena G. & M. Rey, eds.), pp 38-73. INAPE-PNUD, Uruguay.
- Meneses P.D. & L. Paesh. 1999. Características de las especies obtenidas como captura incidental en las campañas de evaluación dirigidas a merluza, corvina y pescadilla. En: *Estudios Realizados sobre los Elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya en el Marco del Plan de Investigación Pesquera* (Arena G. & M. Rey, eds.), pp 7-13. INAPE-PNUD, Uruguay.
- Menni R.C. 1973. Rajidae del litoral bonaerense. I. Especies de los géneros *Raja*, *Bathyraja* y *Sympterygia* (Chondrichthyes). *Phycis* 32A: 413-439.
- Menni R.C. 1981. Sobre la distribución de los peces marinos de la Argentina. VI Jornadas Argentinas de Zoología 1981: 57-73.
- Menni R.C. 1983. *Los Peces en el Medio Marino*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina, 169 p.
- Menni R.C. 1985. Distribución y Biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus galeus* en el Mar Argentino en agosto-septiembre de 1987 (Chondrichthyes). *Revista del Museo de la Plata (nueva serie), Sección Zoología* 138: 151-182.
- Menni R.C. & A.E. Gosztonyi. 1977. Nuevas localidades para *Raja trachyderma* y *Lamna nasus* (Chondrichthyes, Rajidae y Lamnidae). *Neotrópica* 28: 65-68.
- Menni R.C. & A.E. Gosztonyi. 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *studies on Neotropical Fauna & Environment* 17: 1-29.
- Menni R.C. & H.L. López. 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis* 42A: 71-85.
- Menni R.C. & M.L. García. 1985. Juveniles de *Notorynchus pectorosus* (Hexanchidae) y de *Sphyrna zygaena* (Sphyrnidae) frente a la boca del Río de la Plata (Chondrichthyes). *Historia Natural (Corrientes)* 5: 1-10.
- Menni R.C. & M.F.W. Stehmann. 2000. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 2: 69-109
- Menni R.C. & L.O. Lucifora. 2007. Condriactios de la Argentina y Uruguay. Lista de Trabajo. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica-Didáctica, La Plata, Argentina, 11: 1-15.

- Menni R.C., A.E. Gosztonyi & H.L. Lopez. 1979. Sobre la biología de *Halaelurus bivius* (Chondrichthyes, Scyliorhinidae). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 2: 70-88.
- Menni R.C., M.B. Cousseau & A.E. Gosztonyi. 1986. Sobre la biología de los tiburones costeros de la Provincia de Buenos Aires. Anales de la Sociedad Científica Argentina 213: 3-26.
- Menni R.C., G.H. Burgess & M.L. García. 1993. Occurrence of *Centroscyllium fabricii* (Reinhardt, 1825) in the Beagle Channel, southern South America. Bulletin of Marine Science 52: 824-832.
- Menni R.C., G. Rincón & M.L. García. 2008. *Discopyge castelloi* sp. nov. (Torpediniformes, Narcinidae), una nueva especie de raya eléctrica del Mar Argentino. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 10: 161-171.
- Mianzan H.W., C.A. Lasta, E.M. Acha, R.A. Guerrero, G.J. Macchi & C. Bremec. 2001. The Rio de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. En: *Ecological Studies: Coastal Marine Ecosystems of Latin America* (Seeliger U., L.D. Lacerda & B. Kjerfve, eds.), pp 186-204. Springer-Verlag, Alemania.
- Militelli M.I. 2007. Biología reproductiva comparada de especies de la familia Sciaenidae en aguas del Río de la Plata y Costa Bonaerense. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 150 p.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería de Argentina. Dirección General de Pesca y Conservación de la Fauna. 1950. Producción Pesquera de la República Argentina. Años 1943-44-45. Publicación Miscelanea N° 333, 506 p.
- Miranda L.V. & C.M. Vooren. 2003. Captura e esforço da pesca de elasmobrânquios demersais no sul do Brasil nos anos de 1975 a 1997. Frente Marítimo 19: 217-231.
- Mollet H.F., G. Cliff, H.L. Pratt Jr, & J.D. Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnids. Fishery Bulletin 98: 299-318.
- Musick J.A. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. En: *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*. Symposium 23 (J.A. Musick, ed.), pp 1-10. American Fisheries Society, Estados Unidos.
- Musick J.A. & J.K. Ellis. 2005. Reproductive evolution o Chondrichthyans. En *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and*

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett, W.C., ed.), pp 45-80. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Myers R.A. & B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280-283.
- Myers R.A. & B. Worm 2005. Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 1453: 13-20.
- Myers R.A., J.K. Baum, T.D. Shepherd, S.P. Powers & C.H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846-1850.
- Nani A. 1964. Variaciones estacionales de la fauna íctica del área de pesca de Mar del Plata. Documento Técnico de la Comisión Asesora Regional de Pesca para el Atlántico Sudoccidental 2: 1-21.
- Natanson L.J. & G.M. Cailliet. 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia* 1986: 987-994.
- Naylor G.J.P., J.A. Rybun, O. Fedrigo & J.A. López. 2005. Phylogenetic relationship among the major lineages of modern elasmobranchs. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett, W.C., ed.), pp 1-44. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Neer J.A. & B.A. Thompson. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. *Environmental Biology of Fishes* 73: 321-331.
- Oddone M.C. 2003. Biología reproductiva de *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) no Sul do Brasil. Rio Grande. Tesis de Maestria, Universidade Federal do Rio Grande, Brasil, 99 p.
- Oddone M.C. & C.M. Vooren. 2005. Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science* 62: 1095-1103.
- Oddone M.C., L. Paesh & W. Norbis. 2005. Size at sexual maturity of two species of rajoi skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the south-western Atlantic Ocean. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 70-72.
- Oddone M.C., A.F. Amorim, P.L. Mancini, W.Norbis & G. Velasco. 2007. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841)



- (Chondrichthyes, Rajidae), in southeast Brazil, SW Atlantic Ocean. *Scientia Marina* 71: 593-604.
- Oddone M.C, A.F. Aamorim & P.L. Mancini. 2008. Biología reproductiva de la raya a lunares, *Atlantoraja castelnaui* (Ribeiro, 1907) (Chondrichthyes, Rajidae), en aguas del sudeste brasileño. *Revista de Biología Marina* 43: 327-334.
- Paesh L. & A. Domingo. 2003. La pesca de condriictios en Uruguay. Publicación de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 19: 207-216.
- Paesch L. & P.D. Meneses. 1999. La pesca de elasmobranquios en la Zona Común de Pesca Argentino Uruguay. En: *Estudios Realizados sobre los Elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay en el Marco del Plan de Investigación Pesquera* (Arena G. & M. Rey, eds.), pp 4-6. INAPE-PNUD, Uruguay.
- Paesch L. & M.C. Oddone. 2008. Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. *Neotropical Ichthyology* 6.
- Parker G.A. 1990. Sperm competition games: raffles and roles. *Proceedings of the Royal Society of London B* 242: 120-126.
- Parker G.A., M.A. Ball, P. Stockley & M.J.G. Gage. 1997. Sperm competition games: a prospective analysis of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1793-1802.
- Parsons G.R. 1993. Geographic variation in reproduction between two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 25-35.
- Parsons G.R. & H. Grier. 1992. Seasonal changes in shark testicular structure and spermatogenesis. *Journal of Experimental Zoology* 261: 173-184.
- Peres M.B. & C.M. Vooren. 1991. Sexual development, reproductive cycle, and fecundity of the school shark *Galeorhinus galeus* off southern Brazil. *Fishery Bulletin* 89: 655-667.
- Perez L.E. & I.P. Callard. 1992. Identification of vitellogenin in the little skate (Raja erinacea). *Comparative Biochemistry Physiology* 103: 699-705.
- Piola A.R., R.P. Matano, E. Palma, O. Möller & E.J.D Campos. 2005. The influence of the Plata river discharge on the western South Atlantic Shelf. *Geophysical Research Letters* 32.

- Piola A.R., S.I. Romero & U. Zajaczkovski. 2008. Space - time variability of the Plata plume inferred from ocean color. *Continental Shelf Research* 28: 1556-1567.
- Ponz Louro M. 1995. Estratégias e táticas reprodutivas de elasmobrânquios no ecossistema de Ubatuba, SP, Brasil. Tesis de Maestria, Universidade de São Paulo, Brasil, São Paulo. 95p.
- Powter D.M. & W. Gladstone. 2008. Embryonic mortality and predation on egg capsules of the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer). *Journal of Fish Biology* 72: 573-584.
- Pratt Jr. H.L. 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Bulletin* 77: 445-470.
- Pratt Jr. H.L. 1993. The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. *Environmental Biology of Fishes* 38: 139-149.
- Pratt Jr. H.L. 1988. Elasmobranch gonad structure: a description and a survey. *Copeia* 1988: 719-729.
- Pratt Jr. H.L. & S. Tanaka. 1994. Sperm storage in male elasmobranchs: A description and survey. *Journal of Morphology* 219: 297-308.
- Pratt Jr H.L. & J.C. Carrier. 2001. A Review of Elasmobranch Reproductive Behavior with a Case Study on the Nurse Shark, *Ginglymostoma Cirratum*. *Environmental Biology of Fishes* 60: 157-188.
- Prenski B. & F. Sánchez. 1988. Estudio preliminar sobre asociaciones ícticas en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. *Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo* 4: 75-87.
- Quiroz J.C., R. Wiff & R. Cespedes. 2007. Reproduction and population aspects of the yellownose skate, *Dipturus chilensis* (Pisces, Elasmobranchii: Rajidae), from southern Chile. *Journal of Applied Ichthyology* doi: 10.1111/ J.1439-0426.2007.00914.X.
- Rasmussen L.E., D.L. Hess & C.A. Luer. 1999. Alterations in serum steroid concentrations in the clearnose skate, *Raja eglanteria*: Correlations with season and reproductive status. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 284: 575-585.
- Reynolds J.D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68-72.

- Reynolds J.D., N.B. Goodwin & R.P. Freckleton. 2002 Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 1419: 269-281.
- Roa R., B. Ernst & F. Tapia. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin* 97: 570-580.
- Robbins R.L. 2007. Environmental variables affecting the sexual segregation of great white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune Islands South Australia. *Journal of fish Biology* 70: 1350-1364.
- Rodríguez-Cabello C., F. Sánchez & I. Olaso. 2007. Distribution patterns and sexual segregations of *Scyliorhinus canicula* (L.) in the Cantabrian Sea. *Journal of Fish Biology* 70: 1568-1586.
- Rodríguez-Cabello C., F. Sánchez, A. Serrano, I. Olaso. 2008. Effects of closed trawl fishery areas on some elasmobranch species in the Cantabrian Sea. *Journal of Marine Systems* 72: 418-428.
- Rossouw G.J. 1987. Function of the liver and hepatic lipids of the lesser sand shark, *Rhinobatos annulatus* (Müller & Henle). *Comparative Biochemistry and Physiology* 86B: 785-790.
- Rowe S. & J.A. Hutchings. 2003. Mating systems and the conservation of commercially exploited marine fish. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 567-572.
- Ruocco N.L., L.O. Lucifora, J.M. Díaz de Astarloa & O.C. Wöhler. 2006. Reproductive biology and abundance of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 63: 105-116.
- Ryland J.S. & T. O. Ajayi. 1984. Growth and population dynamics of three Raja species (Batoidei) in Carmarthen Bay, British Isles. *ICES Journal of Marine Science* 41: 111-120.
- Sánchez F., C. Rodríguez-Cabello & I. Olaso. 2005. The role of elasmobranchs in the cantabrian sea shelf ecosystem and impact of the fisheries on them. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 467-480.
- San Martín M.J., J.E. Perez Comezaña & G.E. Chiaramonte. 2005. Reproductive biology of the South West Atlantic marble sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932 (Elasmobranchii, Rajidae). *Journal of Applied Ichthyology* 21: 504-510.
- San Martín M.J., J.M. Braccini, L.L. Tamini, G.E. Chiaramonte & J.E. Perez. 2007. Temporal and sexual effects in the feeding ecology of the marbled sand skate *Psammobatis bergi*. *Marine Biology* 151: 505-513.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Santos C., G. Cortellete, K. Araujo & H. Spach. 2006. Estructura populacional de *Zapteryx brevirostris* na baía de Paranaguá. *Acta Biológica Leopoldensia* 28: 32-37.
- Saville K.J., Lindley A.M., Maries E.G., Carrier J.C. & H.L. Pratt Jr. 2002. Multiple Paternity in the Nurse Shark, *Ginglymostoma Cirratum*. *Environmental Biology of Fishes* 63: 347-351.
- Scenna L.B., S. García de la Rosa & J.M. Díaz de Astarloa. 2006. Trophic ecology of the Patagonian skate, *Bathyraja macloviana*, on the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science* 63: 867-874.
- Seck A.A., Y. Diatta, M. Diop, O. Guélorget, C. Reynaud & C. Capapé. 2004. Observations on the reproductive guitarfish, *Rhinobatos cemiculus* E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817 (Chondrichthyes, Rhinobatidae) from the coast of Senegal (eastern tropical atlantic). *Scientia Gerundensis* 27: 19-30.
- Shepherd T.D. & R.A. Myers. 2005. Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. *Ecology Letters* 10: 1095-1104.
- Siccardi E. 1960. *Cetorhinus* en el Atlántico Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 6: 61-101.
- Siccardi E., A. Gosztonyi & R.C. Menni. 1981. La presencia de *Carcharodon carcharias* e *Isurus oxyrinchus* en el mar argentino (Chondrichthyes, Lamniformes). *Physis* A39: 55-62.
- Simpfendorfer C.A. & N.E. Milward. 1993. Utilisation of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environmental Biology of Fishes* 37: 337-345.
- Sims D.W. 1996. The effect of body size on the standard metabolic rate of the lesser spotted dogfish. *Journal of Fish Biology* 48: 542-544.
- Sims D.W., J.P. Nash & D. Marritt. 2001. Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Marine Biology* 139: 1165-1175.
- Smith C. & C. Griffiths. 1997. Shark and skate egg-cases cast up on two South African beaches and their rates of hatching success, or causes of death. *South African Journal of Zoology* 32: 112-117.
- Springer S. 1967. Social organization of shark populations. En: *Sharks, Skates, and Rays* (Gilbert P.W., R.F. Mathewson & D.P. Rall, eds.), pp 149-174. Johns Hopkins University Press, Estados Unidos.

## Capítulo IX. Referencias bibliográficas.

---

- Stanley H.P. 1966. The structure and development of the seminiferous follicle in *Scyliorhinus caniculus* and *Torpedo marmorata* (Elasmobranchii). Cell and Tissue Research 75: 453-468.
- Stearns S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos, 249 p.
- Stehmann M.F.W. 2002. Proposal of a maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). Archive of Fishery and Marine Research 50:23- 48.
- Stevens J.D., R. Bonfil, N.K. Dulvy & P.A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. ICES Journal of Marine Sciences 57: 476-494.
- Stobutzki I.C., M.J. Miller, D.S. Heales & D.T. Brewer. 2002. Sustainability of elasmobranch caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. Fishery Bulletin 100: 800-821.
- Sulikowski J.A., P.C.W. Tsang & W.H. Howell. 2004. An annual cycle of steroid hormone concentrations and gonad development in the winter skate, *Leucoraja ocellata*, from the western Gulf of Maine. Marine Biology 144: 845-853
- Sulikowski J.A., P.C.W. Tsang & W.H. Howell. 2005a. Age and size at sexual maturity for the winter skate, *Leucoraja ocellata*, in the western Gulf of Maine based on morphological, histological and steroid hormone analyses. Environmental Biology Fishes 72: 429-441.
- Sulikowski J.A., J. Kneebone & S. Elzey. 2005b. The reproductive cycle of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. Fishy Bulletin 103: 536-543.
- Sulikowski J.A., J. Kneebone, S. Elzey, J. Jurek, W. H. Howell & P.C.W. Tsang. 2006. Using the composite variables of reproductive morphology, histology and steroid hormones to determine age and size at sexual maturity for the thorny skate *Amblyraja radiata* in the western Gulf of Maine. Journal of Fish Biology 69: 1449-1465.
- Sumpter J.P. & J.M. Dodd. The annual reproductive cycle of the female lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* L., and its endocrine control. Journal of Fish Biology 15: 687-695.
- Tamini L.L., G.E. Chiaramonte J.E. Perez & H.L. Cappozzo. 2006. Batoids in a coastal fishery of Argentina. Fisheries Research 77: 326-332.

- Taniuchi T., H. Tachikawa, M. Shimizu & Y. Nose. 1993. Geographical variations in reproductive parameters of shortspine spurdog in the North Pacific. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59: 45-51.
- Templeman W. 1987. Differences in sexual maturity and related characteristics between populations of thorny skate (*Raja radiata*) in the Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* 7: 155-167.
- Threadgold L.T. 1957. A histochemical study of the shell gland of *Scyliorhinus caniculus*. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry* 5: 159-166.
- Van der Molen S. & G. Caille. 2001. Bahía Engaño: a North Patagonian nursery area for the smoothhound *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes, Triakidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 851-855.
- Van der Molen S., G. Caille & R. González. 1998. By-catch of sharks in Patagonian coastal trawl fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49: 641-644.
- Vijayaraghavan S., D.T. Stephens, K. Trautman, G.D. Smith, B. Khatra, E.F. da Cruz e Silva & P. Greengard. 1996. Sperm motility development in the epididymis is associated with decreased glycogen synthase kinase-3 and protein phosphatase 1 activity. *Biology of Reproduction* 54: 709-718.
- Villavicencio-Garayzar C. 1995. Reproductive biology of the banded guitarfish, *Zapterix exasperata* (Pisces: Rhinobatidae), in Bahía Almejas, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas* 21: 141-153.
- Vooren C. M. & S. Klippel. 2005. Ações para a Conservação de Tubarões e Raias no Sul do Brasil, (C.M. Vooren & S. Klippel, eds.), pp 57-82. Porto Alegre, Brasil, 261 p.
- Vögler R., A.C. Milessi & R.A. Quiñones. 2008. Influence of environmental variables on the distribution of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes, Squatinidae) in the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone. *Fisheries Research* 91: 212-221.
- Walker T.I. 2005. Reproduction in fisheries science. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes, Sharks, Batoid and Chimaeras*, Vol. 3 (Hamlett, W.C., ed.): pp 81-128. Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, Estados Unidos.
- Walker P.A. & J.R.G. Hislop. 1998. Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science* 55: 392-402.

- Walmsley-Hart S.A., W.H.H. Sauer & C.D. Buxton. 1999. The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 21: 165-179
- Watson R.R. & K.A. Dickson. 2001. Enzyme activities support the use of liver lipiderived ketone bodies as aerobic fuels in muscle tissues of active sharks. *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 273-282.
- Wedell N., M.J.G. Gage & G.A. Parker. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 313-320.
- Wenbin Z. & Q. Shuyuan. 1993. Reproductive biology of the guitarfish, *Rhinobatos hynnicephalus*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 81-93.
- Whitney N.M. H.L. Pratt Jr. & J.C. Carrier. 2004. Group courtship, mating behaviour and siphon sac function in the whitetip reef shark, *Triaenodon obesus*. *Animal behaviour* 68: 1435-1442.
- Wootton R.J. 1984. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. En: *Fish reproduction* (Potts G.W. & R.J. Wootton, eds.), pp 1-12. Academic press, Estados Unidos.
- Wourms J.P. 1977. Reproduction and development in Chondrichthyan fishes. *American Zoologist* 17: 379-410.
- Wourms J.P. 1981. Viviparity: The Maternal-Fetal Relationship in Fishes. *American Zoologist* 21: 473-515.
- Wourms J.P. 1993. Maximization of evolutionary trends for placental viviparity in the spadenose shark, *Scoliodon laticaudus*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 269-294.
- Wourms J.P. & J. Lombardi. 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *American Zoologist* 32: 276-293.
- Wourms J.P. & L.S. Demski. 1993. The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes: introduction, history, overview, and future prospects. *Environmental Biology of Fishes* 38: 7-21.
- Wriesez F., H. Lechenault, C. Leray, B. Haye & J. Mellinger. 1993. Fate of yolk lipid in an oviparous elasmobranch fish *Scyliorhinus canicula* (L.). En: *Physiological, Biochemical Aspects of Fish Development* (Walther B.T. & H.J. Fyhn, eds.), pp 315-322. Universidad de Bergen, Noruega.

***Capítulo IX. Referencias bibliográficas.***

---

- Yamaguchi A., T. Taniuchi & M. Shimizu. 1998. Geographic variation in growth of the starspotted dogfish *Mustelus manazo* from five localities in Japan and Taiwan. *Fisheries Science* 64: 732-739.
- Yano K. 1993. Reproductive biology of the slender smoothhound, *Gollum attenuatus*, collected from New Zealand waters. *Environmental Biology of Fishes* 38: 59-71.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis, Second Edition*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Estados Unidos, 718 p.
- Zeiner S.J. & P. Wolf 1993. Growth characteristics and estimates of age at maturity of two skates (*Raja binoculata* and *Raja rhina*) from Monterey Bay, California. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs. NOAA Technical Report 115* (Branstetter S., ed.), pp 87-99. NOAA, Estados Unidos.