

TESIS DOCTORAL

**Ecología y Conservación de los Grandes
Tiburones Costeros de Bahía Anegada, Provincia
de Buenos Aires, Argentina**

Luis O. Lucifora

Director: Dr. Roberto C. Menni

Codirector: Dra. Alicia H. Escalante

Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero

Mar del Plata

2003

CONTENIDOS

Resumen	1
Parte 1: Introducción General	
Capítulo 1.....	6
Parte 2: Ecología Reproductiva	
Introducción.....	17
Capítulo 2: Ecología Reproductiva de <i>Carcharias taurus</i>	31
Capítulo 3: Ecología Reproductiva de <i>Carcharhinus brachyurus</i>	49
Capítulo 4: Ecología Reproductiva de <i>Galeorhinus galeus</i>	66
Capítulo 5: Ecología Reproductiva de <i>Notorynchus cepedianus</i>	89
Parte 3: Edad y Crecimiento	
Introducción.....	106
Capítulo 6: Edad y Crecimiento de <i>Carcharias taurus</i>	117
Capítulo 7: Edad y Crecimiento de <i>Carcharhinus brachyurus</i>	131
Capítulo 8: Edad y Crecimiento de <i>Galeorhinus galeus</i>	145
Parte 4: Ecología Trófica y Nicho Ecológico	
Introducción.....	160
Capítulo 9: Hábitos Alimentarios de <i>Carcharias taurus</i>	171
Capítulo 10: Hábitos Alimentarios de <i>Carcharhinus brachyurus</i>	192
Capítulo 11: Hábitos Alimentarios de <i>Galeorhinus galeus</i>	216
Capítulo 12: Hábitos Alimentarios de <i>Notorynchus cepedianus</i>	240
Capítulo 13: Utilización de Recursos y Solapamiento Trófico.....	255
Parte 5: Dinámica Poblacional y Conservación	
Introducción.....	274
Capítulo 14: Dinámica Poblacional y Conservación de <i>Carcharias taurus</i>	287
Capítulo 15: Dinámica Poblacional y Conservación de <i>Carcharhinus brachyurus</i> ...	306
Capítulo 16: Dinámica Poblacional y Conservación de <i>Galeorhinus galeus</i>	323
Referencias Bibliográficas	347

RESUMEN

En este trabajo se analiza la reproducción, edad, crecimiento, hábitos alimentarios y dinámica poblacional de los tiburones *Carcharias taurus* (escalandrún), *Carcharhinus brachyurus* (bacota), *Galeorhinus galeus* (cazón) y *Notorynchus cepedianus* (gato pardo) en Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Los análisis están basados en datos tomados de 1089 tiburones muestreados durante 3 años. *C. taurus* está presente en Bahía Anegada de diciembre a mediados de mayo. La talla de madurez sexual de las hembras es de 223,4 cm de longitud total (LT) y los machos son adultos a los 193 cm de LT. La mayoría de los individuos presentes son adultos y utilizan Bahía Anegada como área de apareamiento. La comparación con las épocas de aparición y las variaciones en abundancia en otras localidades de la costa este sudamericana indican que las hembras llegan a las costas de Argentina en primavera y verano donde se aparean, que las áreas de cría se encuentran en el sur de Brasil y que el ciclo reproductivo de las hembras es probablemente bienal. El patrón migratorio inferido a partir de esta información es diferente al de otras poblaciones de *C. taurus*. *C. brachyurus* llega a Bahía Anegada en diciembre y permanece allí hasta principios de abril. La talla de madurez sexual de las hembras es de 222,1 cm de LT y la de los machos es 216,8 cm de LT. La mayor parte de los individuos presentes en Bahía Anegada son juveniles y subadultos. No se hallaron evidencias de la existencia de un área de cría de *C. brachyurus* en Bahía Anegada. Se hallaron evidencias de un ciclo reproductivo bienal en las hembras. *G. galeus* tiene un pico de abundancia entre octubre y diciembre, la abundancia disminuye entre enero y marzo y vuelve a incrementarse levemente en abril. De octubre a febrero las hembras adultas predominaron en las capturas y en marzo y abril predominaron los machos y hembras juveniles. La talla de

madurez sexual de las hembras es de 124,7 cm de LT y los machos están maduros sexualmente a los 119 cm de LT. Las hembras tienen un ciclo reproductivo de tres años (dos años de maduración de los ovocitos y 12 meses de gestación). El patrón de crecimiento embrionario, las variaciones en abundancia y la duración del ciclo reproductivo sugieren la existencia de una única población que se distribuye en el sur de Brasil, Uruguay y Argentina. *N. cepedianus* está presente en Bahía Anegada en octubre y noviembre, desaparece en diciembre y enero y reaparece en febrero aumentando su abundancia progresivamente hasta abril. La talla de madurez sexual de las hembras es de 224 cm de LT y los machos son adultos aproximadamente a los 170 cm de LT. A partir de febrero se incrementa la abundancia de neonatos lo que indica que *N. cepedianus* usa Bahía Anegada como área de cría, aunque no de alumbramiento. Se estimó el patrón de crecimiento de cada especie a través de lecturas de anillos de crecimiento vertebrales. Todas las especies se ajustaron al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy. Los parámetros de Von Bertalanffy de *C. taurus* son diferentes entre machos y hembras (machos: t_0 : -3,67, K : 0,220 y L_∞ : 227,1; hembras: t_0 : -4,77, K : 0,132 y L_∞ : 276,9). La edad de madurez sexual de machos y hembras es de 4,5 y 7,7, respectivamente. Estos datos sugieren que el patrón de crecimiento de *C. taurus* en el Atlántico Sudoccidental es similar al de otras regiones aunque los tamaños máximos son variables entre regiones. En *C. brachyurus* el patrón de crecimiento también varía entre sexos. Los parámetros de Von Bertalanffy de los machos son t_0 : -6,44, K : 0,063 y L_∞ : 266,2 y los de las hembras son t_0 : -6,41, K : 0,060 y L_∞ : 271,9. La edad de madurez sexual de los machos es de 20 años y la de las hembras es de 21,7 años. El patrón de crecimiento de *C. brachyurus* es muy similar al de dos de los tiburones costeros menos productivos: *Carcharhinus obscurus* y *Carcharhinus plumbeus*. Los parámetros de crecimiento de machos de *G. galeus* son t_0 : -2,42, K : 0,154 y L_∞ : 148,9 y los de las

hembras son t_0 : -3,23, K : 0,118 y L_∞ : 159,8. Estos parámetros son diferentes a los estimados en el sur de Brasil, pero las diferencias son debidas a diferentes procedimientos metodológicos. La dieta de *C. taurus* está compuesta principalmente de teleósteos demersales (principalmente de la familia Sciaenidae) y condriictios. *C. taurus* consume a sus principales presas en proporción diferente a la del ambiente, lo que indica que no es un predador oportunista. *C. taurus* consume a sus presas enteras lo que concuerda con lo inferido a partir de su morfología dentaria. *C. brachyurus* se alimenta principalmente de teleósteos pelágicos y a medida que crece incluye mayores proporciones de condriictios en su dieta. *C. brachyurus* también consumió a sus presas en proporción distinta a la disponibilidad en el ambiente. Los teleósteos pelágicos son consumidos enteros, mientras que los teleósteos demersales son consumidos principalmente en forma seccionada, encontrándose, en la mayoría de los individuos examinados, sólo la mitad posterior. Los condriictios son seccionados en varias partes. *G. galeus* varía su dieta ontogenética y estacionalmente. Los juveniles consumen principalmente teleósteos demersales pequeños, las hembras adultas se alimentan de *Cynoscion guatucupa* (pescadilla común) en octubre y noviembre y *Porichthys porosissimus* (lucerna) en verano. Los machos consumen *C. guatucupa* en octubre y noviembre e incluyen al calamar *Illex argentinus* en marzo y abril. La mayoría de las presas son consumidas en proporción diferente a la del ambiente. La dieta de *N. cepedianus* sufre cambios ontogenéticos. Los individuos menores de 100 cm de LT se alimentan principalmente de teleósteos, incluyendo pequeñas cantidades de condriictios y cetáceos. Entre 100 y 170 cm de LT los condriictios y los teleósteos constituyen la mayor parte de la dieta. A partir de los 170 cm de LT los condriictios son la presa principal y comienza a consumir *Otaria flavescens* (lobos marinos). Los distintos estadios de las 4 especies conforman 7 gremios tróficos bien diferenciados que se

solapan muy poco en el uso de los recursos alimentarios. Los distintos estadios también se diferencian en el uso temporal del hábitat de Bahía Anegada. Estos resultados indican que las cuatro especies de tiburones ocupan nichos ecológicos diferentes en Bahía Anegada y que, por lo tanto, sus efectos sobre la comunidad son diferentes. La dinámica poblacional de cada especie se investigó a través de análisis demográficos mediante modelos matriciales de Leslie por estadios. En ausencia de explotación, la población de *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental es estable. Cuando se modela la situación actual más probable, la población disminuye a un ritmo del 11% anual. El estadio que más influye sobre la dinámica poblacional es el juvenil. La pesquería recreativa de Bahía San Blas captura anualmente entre 123 y 453 individuos de *C. taurus*. Estas capturas son de la misma magnitud que las de la pesquería artesanal de Uruguay y la pesquería industrial de Santa Catarina (Brasil). Los patrones de lesiones producidas por los anzuelos sugieren que aunque se liberen luego de ser capturados, la operatoria actual de pesca infligiría una alta mortalidad. La población de *C. brachyurus* del Atlántico Sudoccidental también es estable en ausencia de explotación. La situación actual más probable indica que la población disminuye a un ritmo de entre el 3 y el 13% anual. La supervivencia del estadio juvenil es la que más influye sobre la dinámica poblacional. Los pescadores recreativos de Bahía San Blas capturan en promedio entre 327 y 471 individuos de *C. brachyurus* anualmente, lo que es superior a las capturas de la pesquería comercial de Puerto Quequén. Los patrones de las lesiones producidas por los anzuelos indican que, cambiando la operatoria de pesca, los individuos capturados podrían sobrevivir si son liberados, asumiendo que las lesiones bucales son menos graves que las internas. La dinámica poblacional de *G. galeus* fue modelada siguiendo los dos modelos de crecimiento actuales (el del sur de Brasil y el de Bahía Anegada). Ambos produjeron resultados similares en general. La población de *G. galeus* es estable

en ausencia de explotación (aunque con el modelo de crecimiento del sur de Brasil ésta es más variable). La situación actual más probable indica que la población disminuye a un ritmo de entre el 6,7 y el 12,8% anual. La supervivencia de los individuos juveniles fue la que más influyó en la dinámica poblacional. Las capturas de *G. galeus* de la pesquería recreativa de Bahía San Blas oscilan entre 708 y 1401 individuos al año. Estas capturas son muy inferiores a las capturas de la pesquería comercial de Puerto Quequén, pero superiores a las de la pesquería artesanal del Golfo Nuevo (Chubut). Las lesiones provocadas por el anzuelo sugieren una situación similar a la de *C. brachyurus*. En general, la productividad de las poblaciones de las tres especies son muy bajas, y los niveles de explotación actual son insostenibles.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Capítulo 1

Los tiburones costeros grandes de la Provincia de Buenos Aires

En el Atlántico Sudoccidental, frente a las costas de Argentina (aproximadamente 36-55°S) e islas subantárticas se distribuyen un total de 82 especies de condriictios (más 5 especies que habitan la cuenca parano-platense), de las cuales 37 son tiburones.

Esta fauna puede dividirse en dos grandes grupos: la fauna patagónica y la fauna bonaerense. La fauna patagónica conforma el Distrito Patagónico de la Provincia Biogeográfica Magallánica que incluye también el sur de Chile en el Pacífico. Este distrito patagónico se extiende desde Tierra del Fuego por toda la plataforma continental patagónica (Balech 1964, López 1964, Menni 1981). A los 42°S se separa de la costa y llega por el borde externo de la plataforma hasta los 34°S (Menni 1981). Esta fauna puede, a su vez, ser subdividida en varias asociaciones (Menni & López 1984). Los tiburones típicos del distrito patagónico corresponden a las familias Squalidae, Scyliorhinidae, Somniosidae y Etmopteridae, todos de aguas templado-frías, frías y profundas (Compagno 1984a,b).

La fauna bonaerense forma parte del Distrito Bonaerense que abarca la región costera desde los 34°S hasta los 41°S y forma parte de la Provincia Biogeográfica Argentina

que llega hasta Cabo Frío (23°S, Brasil) (Menni 1981). Las familias de tiburones presentes en el distrito bonaerense son típicas de aguas templado-cálidas y subtropicales (e.g. Triakidae, Carcharhinidae, Sphymidae y Odontaspidae; Compagno 1984a,b, 2001). Una característica importante de los tiburones grandes de aguas costeras (como algunas especies de Triakidae, Odontaspidae y Carcharhinidae) es que su historia de vida suele ser particularmente lenta en comparación con otras especies más pequeñas o de aguas oceánicas. Esto los hace muy vulnerables al impacto humano, vulnerabilidad que se acrecienta por su cercanía a las poblaciones humanas debido a sus hábitos costeros (Camhi et al. 1998). Sus características de historia de vida y su importancia potencial como predadores apicales del ecosistema costero han hecho que su ecología sea reconocida como diferente a la de otros tiburones (Smith et al. 1998, Cortés 2002). De hecho, en una de las mayores pesquerías multiespecíficas de tiburones del mundo (la de la costa este de Estados Unidos) se reconocen tres grandes grupos de especies de tiburones como unidades de manejo: los tiburones oceánicos, los tiburones costeros pequeños y los tiburones costeros grandes (Stone et al. 1998).

Hasta la década de 1980, la mayor parte de la investigación sobre la biología de los tiburones de la Argentina era sobre las especies más chicas (i.e. menores de 150 cm de longitud total, LT) (Menni 1986). Las especies mejor conocidas eran *Mustelus schmitti*, *Squalus acanthias* y *Schroederichthys biviuis*, todas especies menores de 120 cm de LT (Menni 1986). Hasta ese entonces sólo existía información muy fragmentaria sobre la biología de las especies mayores (Menni 1986). La escasa información sobre la biología de los tiburones costeros grandes estaba basada en capturas ocasionales de las pesquerías comerciales y/o en individuos juveniles (Siccardi 1960, Cervigón & Bastida 1974, Cousseau & Bastida 1976, Siccardi et al. 1981, Menni & García 1985, Menni 1986, Menni et al. 1986). Como resultado, de los tiburones costeros más grandes, sólo

se conocían algunos aspectos ecológicos de *Galeorhinus galeus* (Menni 1985). A partir de la década de 1990, se obtienen datos pesqueros y biológicos de tiburones costeros grandes obtenidos en la pesquería de enmalle de Necochea y Puerto Quequén (Chiaramonte 1996, 1998a,b, 2000), pero el conocimiento de la ecología de estos tiburones en la región continúa siendo rudimentario.

Aunque, ocasionalmente, han sido registradas otras especies como *Cetorhinus maximus* (Siccardi 1960, Cousseau & Bastida 1976), *Carcharodon carcharias* (Siccardi et al. 1981), *Sphyrna zygaena* (Menni & García 1985), *Carcharhinus plumbeus* y *Carcharhinus leucas* (Chiaramonte 1998b), y más raramente especies epipelágicas oceánicas como *Isurus oxyrinchus* (Siccardi et al. 1981) y *Lamna nasus* (Lucifora & Menni 1998), o de aguas profundas como *Somniosus pacificus* (Cione 1998), los tiburones costeros grandes más comunes de la costa bonaerense son *Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Galeorhinus galeus* y *Notorynchus cepedianus*.

Carcharias taurus Rafinesque, 1810 (Lamniformes: Odontaspidae; Fig. A.a) es un tiburón costero de regiones templadas y subtropicales del Atlántico Noroccidental, Mediterráneo y costa noroeste de África, Atlántico Sudoccidental, costas del sur de África, Australia, y sudeste y este de Asia (Compagno 1984a, 2001, Last & Stevens 1994), conocido en Argentina como escalandrún y en Uruguay como sarda. La especie ha sido identificada en el Atlántico Sudoccidental bajo los nombres *Carcharias americanus*, *Odontaspis taurus*, *O. platensis* y *Eugomphodus taurus* (ver Menni et al. 1984 para una lista completa de la sinonimia regional). En el Atlántico Sudoccidental se distribuye desde Río de Janeiro (Brasil) (Bigelow & Schroeder 1948) hasta el Golfo San Matías (Argentina) (Menni 1983). *C. taurus* alcanza una talla máxima de alrededor de 300 cm de LT, que puede variar según la región. Es una especie vivípara, cuyos embriones se desarrollan nutriéndose primero de otros embriones (adelfofagia) y luego

de ovocitos no fecundados (oofagia) (Gilmore et al. 1983) y es común que realice migraciones relacionadas con la actividad reproductiva (Gilmore 1993). Los escasos datos disponibles sobre su ecología trófica sugieren que es un predador ictiófago (Compagno 1984a, 2001). Regionalmente, su biología es conocida mayormente por individuos obtenidos en forma ocasional (Menni 1986). *C. taurus* es una especie muy vulnerable al impacto humano, y se ha mostrado que actividades usualmente consideradas de bajo impacto (como pesquerías recreativas) la han llevado a casi la extinción regional en Australia (Environment Australia 2000).

Carcharhinus brachyurus (Günther, 1870) (Carcharhiniformes: Carcharhinidae; Fig. A.b) es el único tiburón del género *Carcharhinus* cuyo centro de distribución se encuentra en regiones templadas (Garrick 1982). *C. brachyurus*, conocido en Argentina como bacota y citado anteriormente en el Atlántico Sudoccidental bajo las denominaciones *Carcharias lamia*, *Carcharhinus remotus* y *Carcharhinus rochensis* (Menni et al. 1984, Chiaramonte 1998b), se distribuye en aguas costeras del Pacífico Noroccidental, Nororiental y Sudoriental, Nueva Zelanda y sur de Australia, sur y sudoeste de África, Atlántico Nororiental, Mediterráneo y Atlántico Sudoccidental (Compagno 1984b, Last & Stevens 1994). En el Atlántico Sudoccidental ha sido registrado desde Río de Janeiro (Brasil) (Bigelow & Schroeder 1948) hasta Península Valdés (Argentina) (Chiaramonte 1998b). *C. brachyurus* alcanza una talla máxima de alrededor de 300 cm de LT. Es una especie vivípara placentaria y es única en su género en que las áreas de cría se ubican en los extremos templados de su distribución geográfica. Desde el punto de vista trófico, se lo ha descrito como un predador ictiófago demersal y pelágico (Compagno 1984b, Compagno & Niem 1998). En el Atlántico Sudoccidental su biología es prácticamente desconocida (Menni 1986), sólo se conocen algunos aspectos de su anatomía reproductiva y de su distribución

(Chiaramonte 1996, Chiaramonte 1998a,b). Se conoce muy poco sobre el estado de conservación de sus poblaciones, pero se supone que es una especie vulnerable al impacto humano (Castro et al. 1999).

De las cuatro especies mencionadas como comunes en la Provincia de Buenos Aires, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Carcharhiniformes: Triakidae; Fig. A.c) es la mejor conocida global (Compagno 1984b) y regionalmente (Menni 1986). Es conocido localmente como cazón, y ha sido citado en el Atlántico Sudoccidental bajo el sinónimo *G. vitaminicus* (Chiaramonte 2000). La especie habita aguas costeras y de plataforma del Pacífico Nororiental y Sudoriental, Nueva Zelanda y sur de Australia, Atlántico Nororiental, Sudoriental y Sudoccidental y Mar Mediterráneo (Compagno 1984b, Last & Stevens 1994). En el Atlántico Sudoccidental, *G. galeus* se distribuye desde los 30°S (Brasil) (Vooren 1997) hasta los 45°S (Argentina) (Gosztonyi 1981). Es el menor de los cuatro tiburones aquí considerados, ya que alcanza una LT máxima de 170 cm, que en el Pacífico Nororiental puede ser de hasta 200 cm (Roedel & Ripley 1950). Es una especie vivípara lecitotrófica (i.e. los embriones se nutren exclusivamente de las reservas vitelinas del ovocito) que realiza extensas migraciones (Holden & Horrod 1979) relacionadas posiblemente con actividades reproductivas (Vooren 1997). Su alimentación está basada casi exclusivamente en peces óseos (Compagno 1984b). *G. galeus* es una especie muy vulnerable al impacto humano y sus poblaciones han disminuido en todo el mundo como consecuencia de la sobreexplotación pesquera (Walker 1999).

Notorynchus cepedianus (Péron, 1807) (Hexanchiformes: Hexanchidae; Fig. A.d), conocido en Argentina como gato pardo o tiburón moteado (los individuos más pequeños son también llamados pintarroja), habita aguas costeras frías y templado frías del Pacífico Noroccidental, Nororiental y Sudoriental, Nueva Zelanda y sur de

Australia, Atlántico Sudoccidental y sur y sudoeste de África (Compagno 1984a, Last & Stevens 1994). En el Atlántico Sudoccidental, se distribuye desde el sistema lagunar de Cananéia (Brasil) (Sadowsky 1970a) hasta la boca oriental del Estrecho de Magallanes (Guzmán & Campodónico 1976) (y posiblemente Tierra del Fuego). La especie también ha sido registrada en la región bajo los sinónimos *Heptranchias spilotus*, *Notorynchus pectorosus* y *Notorhynchus ocellatus* (Menni et al. 1984). *N. cepedianus* es una especie vivípara lecitotrófica que alcanza una talla máxima de alrededor de 300 cm de LT (Compagno 1984a). Es un predador apical que se alimenta de teleósteos, condrictios y mamíferos marinos (Ebert 1989). Su biología es poco conocida, pero es probable que sea una especie vulnerable al impacto humano (Castro et al. 1999).

El objetivo de este trabajo es describir y analizar la historia de vida de *C. taurus*, *C. brachyurus*, *G. galeus* y *N. cepedianus* en Bahía Anegada, sur de la Provincia de Buenos Aires, a través del análisis de aspectos reproductivos y de edad y crecimiento. También se evalúa el rol de estas especies en el ecosistema de Bahía Anegada a través del análisis de su ecología trófica. Finalmente, esta información es usada en la evaluación del estado de conservación de sus poblaciones, proponiéndose medidas de conservación.

Metodología General

Área de Estudio

El trabajo se llevó a cabo en Bahía Anegada por ser el lugar con mayor disponibilidad de muestras de las cuatro especies para ser usadas en la investigación de su ecología, debido a la existencia de una pesquería recreativa de tiburones.

Bahía Anegada está ubicada en el extremo sur de la Provincia de Buenos Aires (entre 39°50' y 40°40'S; Fig. B). En general, es un área de baja profundidad y alta productividad caracterizada por la presencia de pequeñas islas y bancos de arena y barro (de profundidad menor a 2 m cuando están cubiertos), a veces cubiertos por plantas halófilas y con altas concentraciones de invertebrados bentónicos (Esteves et al. 2000). Las islas y bancos están conectados por una red de canales cuyas profundidades suelen ser de 10-14 m, pero que, en algunas áreas, pueden llegar a 24 m. Oceanográficamente, Bahía Anegada forma parte del sistema costero de El Rincón, que está influenciado por las descargas de aguas continentales de los ríos Colorado en el norte y Negro en el sur (Fig. B). Las descargas del Río Negro son las más importantes por su volumen y al encontrarse con las aguas de plataforma, forman un frente costero (Guerrero 1998) que hacen del área una importante zona de cría de teleósteos (Macchi & Acha 1998) y algunos condrictios (Cousseau 1986). Las temperaturas del agua oscilan entre 12°C en invierno y 16-17°C en verano (Martos & Piccolo 1988), pero la amplitud térmica estacional es mayor en las zonas de muy baja profundidad.

En el sur de Bahía Anegada se encuentra la localidad de Bahía San Blas (Fig. B). En esta localidad se desarrolla, entre octubre y abril, una pesquería recreativa cuyo objetivo son los grandes tiburones costeros (*Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Galeorhinus galeus* y *Notorynchus cepedianus*). Adicionalmente, existe un gran esfuerzo de pesca destinado a la captura de teleósteos como pescadilla común, *Cynoscion guatucupa*; corvina rubia, *Micropogonias furnieri*; pejerrey, *Odonthestes argentinensis*; y condrictios de mediano y pequeño tamaño como gatuzo, *Mustelus schmitti* y chuchos, *Myliobatis* spp. Estas pesquerías operan con línea y anzuelo desde lanchas con motor fuera de borda y, debido a que utilizan una variedad muy amplia de tamaños de anzuelo y a que operan en una gran diversidad de ambientes con

profundidades de 0,5 a aproximadamente 20 m, se consideraron capaces de capturar todas las tallas de las cuatro especies de tiburones costeros grandes presentes en Bahía Anegada.

Muestreos

Los tiburones examinados en este trabajo provinieron de la pesquería recreativa de Bahía San Blas. En el momento del desembarque se registró el número de tiburones desembarcados de cada especie, y el número de cañas usadas en la salida de pesca por cada lancha. Estos datos fueron empleados en el cálculo de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), que fue empleada como un indicador de abundancia.

Una vez que los tiburones fueron desembarcados, fueron transportados a las plantas de procesamiento. Allí fueron muestreados, siempre dentro de las 2-4 horas de haber sido desembarcados. En las plantas de procesamiento, los tiburones se midieron (Longitud total con la aleta caudal en posición natural, LT; longitud precaudal, LPC; en todo el trabajo se usará LT para referirse a longitud total), se registró su sexo (el análisis de los claspers de los machos y la medición de los úteros y glándulas oviductales de las hembras se realizó también en las plantas de procesamiento antes de retirar los órganos internos), y se removieron los órganos internos y una muestra de 10 vértebras de la región inmediatamente anterior al origen de la primera aleta dorsal, que fueron guardados en recipientes rotulados y llevados al laboratorio donde fueron analizados en fresco. En las plantas de procesamiento también se registró la ubicación y el tipo de daño ocasionado por el anzuelo.

Una vez en el laboratorio, los órganos internos fueron examinados para obtener datos sobre estado reproductivo y hábitos alimentarios. Las vértebras fueron guardadas en

formol al 5% y analizadas posteriormente para obtener datos de edad y crecimiento. Las metodologías empleadas y las variables cuantificadas en cada caso son descritas en los capítulos respectivos. En total, se examinaron 1089 tiburones, durante 3 años de muestreos (octubre de 1998 a abril de 1999, octubre de 1999 a abril de 2000 y octubre de 2000 a abril de 2001).

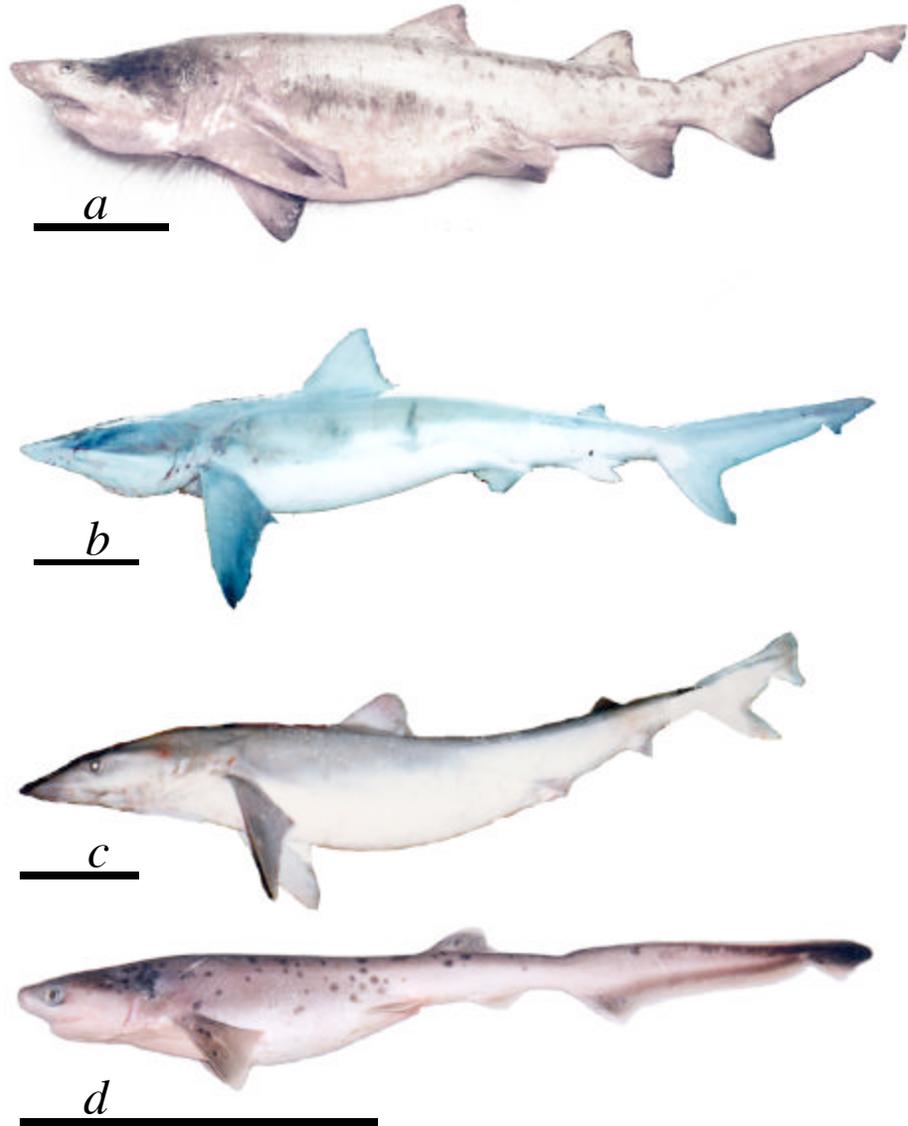


Figura A. Tiburones de Bahía Anegada, Argentina. **(a)** *Carcharias taurus*, **(b)** *Carcharhinus brachyurus*, **(c)** *Galeorhinus galeus*, **(d)** *Notorynchus cepedianus*. En todos los casos la escala equivale a 20 cm.

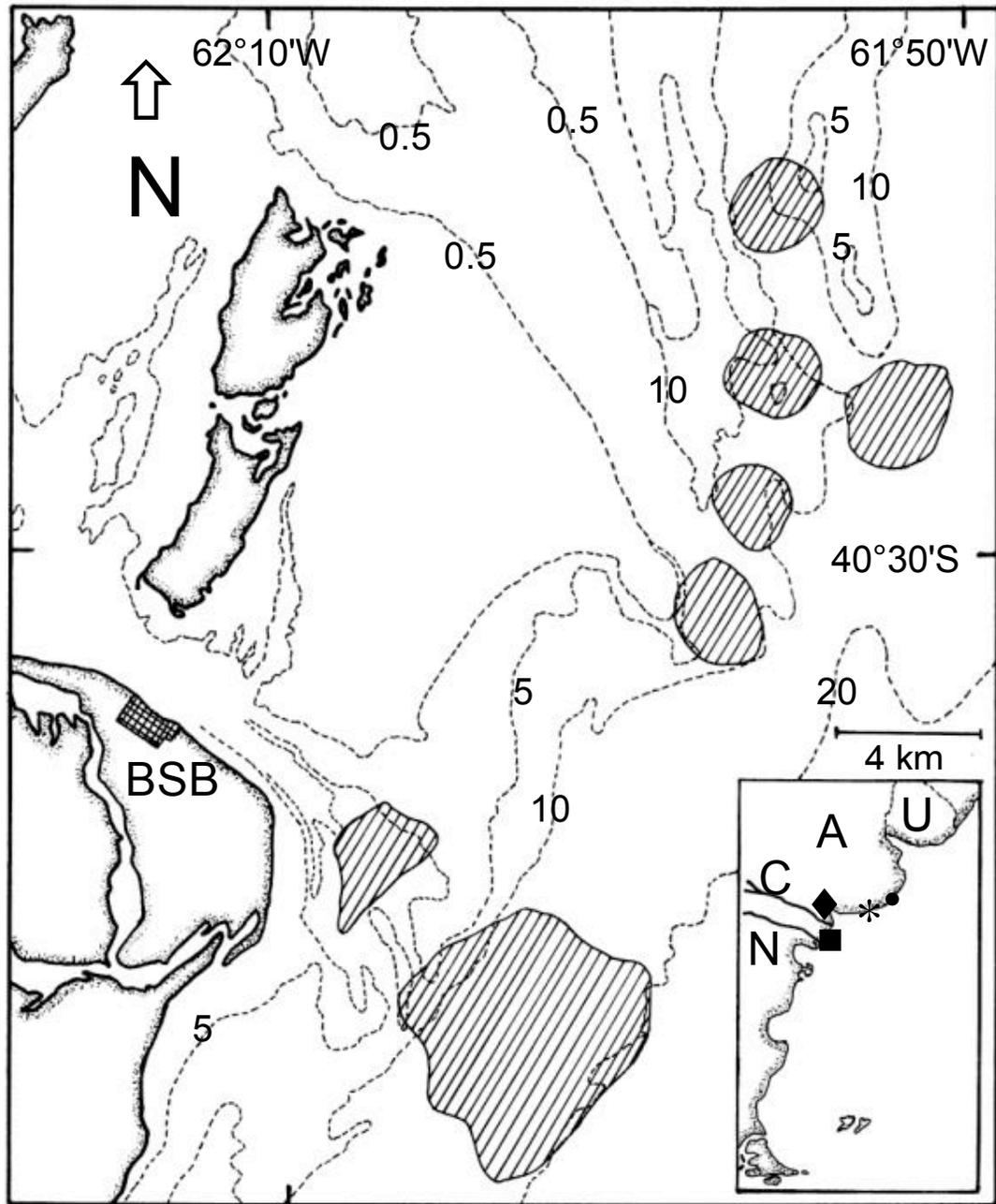


Figura B. Mapa de la zona sur de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina, mostrando las áreas de operación de la pesquería de tiburones costeros grandes (áreas rayadas). En el vértice inferior derecho se muestra la ubicación de Bahía Anegada (cuadrado), Bahía Blanca (rombo), Necochea-Puerto Quequén (asterisco) y Mar del Plata (círculo) en la costa sudeste de América del Sur; BSB: Bahía San Blas, A: Argentina, U: Uruguay, C: Río Colorado, N: Río Negro. Los números sobre las isobatas son profundidades en metros.

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA

Introducción

En los cuatro capítulos que incluye esta parte se describe la ecología reproductiva de *Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Galeorhinus galeus* y *Notorynchus cepedianus*. El énfasis está puesto en la interpretación ecológica y evolutiva de los aspectos reproductivos investigados.

Los peces cartilaginosos son un grupo con una amplia variedad de estilos de historia de vida (Compagno 1990a). Debido a la estrecha relación entre reproducción e historia de vida (Daly & Wilson 1983), esta variedad está estrechamente relacionada con la diversidad de estrategias reproductivas que exhiben estos peces.

Entre los elasmobranquios se pueden distinguir dos modos reproductivos: oviparismo y viviparismo (Otake 1990, Hamlett & Koob 1999).

Las especies ovíparas producen huevos envueltos en una cápsula proteica de consistencia coriácea (Hamlett & Koob 1999). Estos huevos son depositados en el fondo donde permanecen hasta la eclosión. Existen evidencias que indican que, en algunos grupos de condricios, el oviparismo es secundario y derivado de un ancestro vivíparo (Dulvy & Reynolds 1997). Esto indica que, en determinadas circunstancias, las ventajas evolutivas comúnmente atribuidas al viviparismo (e.g. protección de las crías, control del medio de desarrollo embrionario) entre los elasmobranquios son superadas por las brindadas por el oviparismo.

Entre las especies vivíparas se pueden distinguir dos grandes grupos funcionales según el origen del material nutritivo que usan los embriones (Hamlett & Koob 1999).

Las especies lecitotróficas son aquellas en las que los embriones se nutren exclusivamente a partir de las reservas de vitelo existentes en el ovocito. Por el contrario, en las especies matrotroóficas los embriones reciben aportes de nutrientes adicionales por parte de la madre. Se pueden distinguir varios tipos diferentes de matrotrofismo: el histotrofismo, la oofagia, la adelfofagia y la placentación (Hamlett & Koob 1999). En las especies histotróficas, la nutrición embrionaria se lleva a cabo mediante la segregación de una sustancia nutritiva llamada histótrofo por parte de estructuras especializadas del epitelio uterino llamadas trofonemas. Los embriones oófagos se alimentan de ovocitos no fecundados que la madre continúa enviando a los úteros hasta la finalización de la gestación. Al menos en una especie, la oofagia está precedida por la adelfofagia en la que el embrión más grande preda sobre los embriones en desarrollo más pequeños para después seguir alimentándose de ovocitos no fecundados (oofagia). En las especies placentarias se forma una verdadera conexión entre el saco vitelino embrionario y el epitelio del útero materno, a través de la cual la madre pasa nutrientes al embrión.

Estas estrategias reproductivas tienen características anatómicas, fisiológicas y de comportamiento radicalmente diferentes. Es probable que las presiones de selección que modelan la ecología reproductiva de especies con modos reproductivos tan diferentes sean muy distintas y, por ello, la ecología reproductiva varía entre especies con modos reproductivos diferentes (Muñoz Chápuli 1984).

La ecología reproductiva de un organismo comprende las relaciones intraespecíficas, interespecíficas y con el medio ambiente, que determinan su éxito reproductivo (Lombardi 1998). Entre las relaciones intraespecíficas se encuentran las interacciones con miembros de un mismo sexo (competitivas o de cooperación), con miembros del sexo opuesto (cortejo, apareamiento, postapareamiento y cuidado de la cría) y con sus

crías. Las relaciones interespecíficas que más influyen sobre el éxito reproductivo son la predación, el parasitismo y la competencia. El ambiente físico también ejerce presiones sobre la estrategia reproductiva de un organismo a través de factores como la temperatura, luz, estructura del hábitat o disponibilidad de recursos como alimento o sustrato de cría (Lombardi 1998). Existen evidencias de que el ambiente físico puede incluso determinar el modo reproductivo de una población (e.g. temperatura; Qualls & Shine 1998).

Un importante componente de la ecología reproductiva son los sistemas de cría, que incluyen los comportamientos de apareamiento (moldeados por presiones de selección sexual; Reynolds 1996, Gould & Gould 1997, Lombardi 1998) y cuidado parental de una especie (Reynolds 1996).

La mayor parte de las características de los sistemas de cría de los peces cartilaginosos es desconocida (Tricas & Le Feuvre 1985). Esto es debido, principalmente, a que existen pocas observaciones sobre los comportamientos de cópula y precópula en elasmobranquios. Además, el seguimiento de un ciclo reproductivo completo es muy difícil ya que incluye migraciones en ambientes inaccesibles (Tricas 1980).

Sin embargo, a pesar de su escaso conocimiento, los sistemas de cría de los elasmobranquios están caracterizados por algunas generalidades. Estas son:

(a) Marcado dimorfismo sexual en tamaño corporal siendo las hembras mayores que los machos (Hoenig & Gruber 1990).

(b) Segregación sexual: durante la mayor parte del año ambos sexos ocupan hábitats y hasta regiones geográficas diferentes (Springer 1967, Klimley 1987).

(c) Comportamientos de precópula y cópula complejos (al menos en las especies en las que se conoce) que pueden involucrar a más de dos individuos, lo que sugiere

complejas relaciones sociales (Brockmann 1975, Johnson & Nelson 1978, Klimley 1980, McCourt & Kerstitch 1980, Tricas 1980, Tricas & Le Feuvre 1985, Michael 1993, Young 1993, Harvey-Clark et al. 1999, Yano et al. 1999).

(d) Capacidad de almacenamiento de esperma por parte de las hembras (Pratt 1979, 1993), lo que asociado a múltiples cópulas de las hembras (Gordon 1993, Yano et al. 1999, Feldheim et al. 2001) abre la posibilidad de competencia y selección de esperma (Tregenza 2000).

(e) Desarrollo embrionario lento con largos períodos hasta el nacimiento o eclosión de los huevos (Hoenig & Gruber 1990).

(f) Existencia de áreas bien delimitadas que funcionan como áreas de alumbramiento y cría (Branstetter 1990, Castro 1993a).

(g) Bajas fecundidades y crías de tamaño mediano a grande (Branstetter 1990, Compagno 1990a, Hoenig & Gruber 1990) de tipo precoz (Bruton 1990).

(h) Ausencia de cuidado parental posterior al nacimiento (Bruton 1990).

Un tamaño corporal grande de las hembras será seleccionado siempre que las hembras más grandes produzcan más y/o mayores crías (Lombardi 1998). Este patrón es común en elasmobranquios y muchas especies presentan una correlación positiva entre el tamaño corporal de las hembras y el tamaño de sus camadas (e.g. Capapé & Mellinger 1988, Wenbin & Shuyuan 1993, Simpfendorfer & Unsworth 1998, Watson & Smale 1998, Kyne & Bennett 2002a) y el tamaño de los embriones (Watson & Smale 1998). La mayoría de las veces alcanzar un mayor tamaño de madurez sexual mediante un aumento de la tasa de crecimiento es imposible (Stamps & Krishnan 1997). Por lo tanto, la selección a favor de un mayor tamaño produce un fenómeno conocido como bimaduración, por el cual el sexo de mayor tamaño alcanza la madurez sexual a una

edad más avanzada (Stamps & Krishnan 1997). Este fenómeno está determinado por el balance entre los costos de retrasar la reproducción y los beneficios del incremento de la fecundidad (Stearns 1994). 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. Alternativamente, en especies en las que se selecciona un tamaño grande en los machos (por ejemplo por ventajas en la competencia con otros machos) se observa un retraso en la madurez sexual en este sexo (Stearns 1994).

Entre los elasmobranquios, generalmente las hembras retrasan su edad de madurez sexual, madurando a un tamaño mayor que los machos (Hoenig & Gruber 1990). En las especies ovíparas el grado de dimorfismo sexual en tamaño máximo y en tamaño de madurez sexual es menor que en las vivíparas (Klimley 1987), lo que puede estar relacionado a un relajamiento de las restricciones del tamaño corporal sobre la fecundidad (Goodwin et al. 2002) o a una disminución de los requerimientos energéticos en la producción de las camadas (Klimley 1987).

Varias hipótesis han tratado de explicar los conspicuos patrones de segregación sexual y por edades que existen entre los elasmobranquios. Springer (1967) propuso que la segregación sexual observada entre los tiburones costeros se debe a una presión de selección que hace que las hembras den a luz en lugares con baja densidad de machos, debido a que las crías tienen como principales predadores a otros tiburones. Además, propuso que no existiría canibalismo por parte de las hembras debido a que éstas no se alimentarían durante el alumbramiento (Springer 1967). Recientemente, Heupel & Hueter (2002) sugirieron que la predación sobre los neonatos puede ser un importante determinante de su comportamiento en las áreas de cría. Por otra parte, Klimley (1987) observó que, fuera de la época de alumbramiento, las hembras de tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, se segregan de los machos y realizan migraciones diarias hacia áreas de

forrajeo más productivas que las frecuentadas por los machos. De esta manera logran alcanzar una tasa de crecimiento más alta y así pueden maximizar su fecundidad (Klimley 1987). No se ha podido validar ninguno de los dos puntos principales de la hipótesis de Springer (1967). Por el contrario, existen algunas evidencias indirectas que apoyan la hipótesis de Klimley (1987), como un mayor consumo de presas y una mayor tasa de crecimiento en las hembras de *S. lewini*. Por otra parte, la segregación sexual produce proporciones sexuales altamente desbalanceadas que pueden afectar la proporción de sexos operativa y así tener gran influencia en la evolución y funcionamiento de los sistemas de cría.

En las pocas especies en las que se ha investigado el comportamiento de apareamiento, se ha observado que existen complejos comportamientos de precópula entre machos y hembras. Estos comportamientos incluyen interacciones entre varios machos y la hembra cortejada (Tricas 1980, Michael 1993, Harvey-Clark et al. 1999, Yano et al. 1999). Existen algunas evidencias que sugieren un rol importante de feromonas en la formación de parejas (Johnson & Nelson 1978, Gordon 1993). Además, se han observado cópulas múltiples sucesivas por parte de hembras (Gordon 1993, Yano et al. 1999, Feldheim et al. 2001). Esto deja un espacio importante para que actúen distintas presiones de selección sexual previa y posteriormente a la cópula. Las interacciones entre machos al cortejar a una hembra sugieren que la competencia entre machos antes o durante el apareamiento puede ser importante. En primer lugar, la localización de hembras receptivas y áreas de apareamiento mediante feromonas sugiere la existencia de posibles mecanismos químicos identificatorios del estado reproductivo de un individuo (Gordon 1993). Cualquier mutación que mejore la capacidad de percibir feromonas (u otro tipo de estímulos) de hembras receptivas será promovida por la selección sexual. Segundo, existe un comportamiento generalizado de persecución de la

hembra por uno o más machos. Esta actividad podría ser usada por las hembras como un indicador de la condición física de los machos ya que estas persecuciones usualmente son prolongadas y requieren un esfuerzo físico importante. De esta manera sólo los machos más resistentes serían los que logran copular con la hembra cortejada y la selección sexual los favorecería. Tercero, durante la cópula los machos deben sujetar a la hembra firmemente. Varias estructuras presentes en los machos son empleadas en la sujeción de las hembras, por ejemplo las espinas alares de las rayas (Michael 1993), los tenáculos frontales y prepélvicos de los holocéfalos (Didier 1995) y los dientes (Michael 1993). Lo más probable es que estas estructuras hayan surgido por selección sexual, aunque no se ha puesto a prueba esta hipótesis. El dimorfismo sexual en la dentición de varias especies (con dientes más agudos en los machos) es también muy probablemente producto de la selección sexual. Kajiura & Tricas (1996) encontraron apoyo para esta hipótesis al observar que el dimorfismo sexual dentario de *Dasyatis sabina* es estacional, coincidente con la época de apareamiento, y que los dientes son usados activamente por los machos en el sostén de las hembras durante la cópula. Cuarto, luego del apareamiento es muy probable que haya una activa competencia espermática ya que se han observado hembras copulando sucesivamente con varios machos (Gordon 1993, Yano et al. 1999) y se detectó la múltiple paternidad de camadas de tiburón limón, *Negaprion brevirostris* (Feldheim et al. 2001). La competencia espermática es un fenómeno ampliamente difundido (Tregenza 2000) y deberá ser investigada en elasmobranquios. Además, la participación activa de las hembras en la selección de esperma posteriormente al apareamiento (Tregenza 2000) no debe ser descartada, especialmente teniendo en cuenta que las hembras de algunas especies pueden almacenar esperma durante períodos prolongados (Pratt 1993).

La capacidad de almacenamiento de esperma por parte de las hembras fue observada por primera vez en el tiburón azul, *Prionace glauca* (Pratt 1979). Posteriormente, se observó que esta capacidad está difundida en un gran número de especies (Pratt 1993). Esta capacidad de almacenamiento de esperma es otro potencial generador de competencia espermática. Además, en especies muy migratorias (como el tiburón azul) es un factor promotor del flujo génico entre poblaciones ya que una hembra que se dispersa con esperma almacenado no sólo lleva consigo sus propios genes sino también los de varios machos.

El desarrollo embrionario de los elasmobranquios es siempre superior a los 4 meses y puede ser de hasta 2 años en el tiburón espinoso, *Squalus acanthias* (vivíparo) (Compagno 1984a), y más de 3 años en algunas rayas árticas ovíparas (Berestovskii 1994). Esto implica una gran inversión parental por cría, que es característica de especies con historia de vida lenta. En el caso de las especies ovíparas, el prolongado período que deben pasar los embriones sin la protección brindada por el cuerpo materno implica un mayor riesgo de predación (Cox & Koob 1993, Smith & Griffiths 1997, Cox et al. 1999). Sin embargo este modo reproductivo tiene otras ventajas que, en el ambiente de aguas profundas donde la mayoría de las especies ovíparas habitan, superan al viviparismo, como mayor fecundidad (Lucifora & García, datos no publicados) y posiblemente menor demanda energética (Klimley 1987).

Una vez que nacen, la supervivencia de las crías de algunas especies se maximizaría al pasar los primeros años de vida en áreas protegidas como bahías o golfos cerrados. Estas áreas proveerían a las crías de abundante alimento, ya que usualmente son zonas altamente productivas (como estuarios y marismas), y, debido a su escasa profundidad, poca visibilidad y fondos con estructura les brindarían protección de los predadores (Branstetter 1990, Castro 1993a, Heupel & Hueter 2002). La disminución del riesgo de

predación y la mayor disponibilidad de presas son los dos factores principales que explicarían porqué la selección natural favoreció el alumbramiento en áreas particulares bien delimitadas (Springer 1967, Branstetter 1990, Castro 1993a). Recientemente, Heupel & Hueter (2002) pusieron a prueba la hipótesis sobre la mayor disponibilidad de presas que ofrecen las áreas de cría a los neonatos y juveniles del tiburón *Carcharhinus limbatus* en una bahía de Florida, Estados Unidos. No hallaron sostén para esta hipótesis ya que los movimientos de los tiburones no tuvieron relación con los movimientos de sus principales presas y los tiburones no pasaron la mayor parte de su tiempo en las áreas de mayor densidad de presas (Heupel & Hueter 2002). La importancia de la protección de la predación no ha sido evaluada experimentalmente. Por otra parte, es probable que la importancia relativa de ambos factores varíe entre ambientes ya que, por ejemplo, la dinámica temporal de la predación y la disponibilidad de presas no es la misma entre regiones tropicales y templadas ni entre someras y profundas.

En todos los condricios el desarrollo es directo (es decir no hay estadios larvales) y las crías son completamente independientes al momento del nacimiento (Compagno 1990a). Este tipo de crías precoces implica una gran inversión parental en el desarrollo embrionario lo que limita la fecundidad, ya que una gran cantidad de energía debe ser invertida ya sea en la formación de ovocitos o en la nutrición y mantenimiento de los embriones durante la gestación (Lombardi 1998). En ambos casos el tamaño corporal es limitante y la fecundidad se mantiene baja dado que la inversión parental por cría es muy elevada (Daly & Wilson 1983, Lombardi 1998).

Una vez que las crías nacen o los huevos son depositados no existe cuidado parental (Bruton 1990, Compagno 1990a). Las crías tienen un grado de desarrollo muy avanzado y son completamente independientes (Bruton 1990, Compagno 1990a). Sólo se ha observado un breve período de cuidado parental en una especie no descrita de raya de

agua dulce del género *Potamotrygon* (Araújo 1998). En esta especie las crías permanecen sobre la madre por 3-4 días después de nacer (Araújo 1998). Este es, hasta ahora, el único caso de cuidado parental observado en un condrictio y es interesante el hecho de que se da en una especie completamente adaptada a las aguas continentales. Esto está de acuerdo con la hipótesis postulada por Bruton (1990) que explica la ausencia de cuidado parental en los condrictios debido a su gran movilidad y a las características homogéneas del hábitat de plataforma continental en el que la gran mayoría de los condrictios habitan. En el caso de *Potamotrygon* sp., los hábitats continentales que restringen la movilidad y tienen más estructura podrían ejercer presiones que favorezcan el cuidado parental.

Antecedentes de las especies estudiadas

Los tiburones costeros son vivíparos (aunque el tipo de nutrición embrionaria varía entre las 4 especies estudiadas), presentan períodos de gestación largos y usan áreas de cría bien delimitadas donde sus crías pasan los primeros años de vida. Su fecundidad suele ser menor que la de las especies pelágicas, pero sus crías son de mayor tamaño (Branstetter 1990). Estas diferencias han surgido como dos estrategias diferentes frente a dos ambientes radicalmente distintos (Branstetter 1990). La existencia de ambientes someros protegidos que limitan el riesgo de predación disminuiría la mortalidad de los neonatos (Branstetter 1990, Castro 1993a, Heupel & Hueter 2002). De esta manera, las especies que usan estos ambientes pueden producir crías más grandes (mejor equipadas) con el costo de una menor fecundidad (Branstetter 1990). Existe evidencia que apoya esta hipótesis ya que especies costeras que no usan ambientes protegidos como áreas de

cría tienen fecundidades más altas o tienen ciclos reproductivos más rápidos que las que sí los usan (Branstetter 1990).

Estas dos estrategias son ejemplificadas claramente por *Galeorhinus galeus* y *Mustelus antarcticus* en el sur de Australia (Stevens 1999). Ambas especies alcanzan aproximadamente el mismo tamaño (175 cm de longitud total, LT), pero *G. galeus* madura sexualmente a 120 y 130 cm de LT, mientras *M. antarcticus* lo hace a 80 y 85 cm de LT (machos y hembras, respectivamente) (Last & Stevens 1994). En ambos casos los neonatos miden 30-35 cm de LT, pero el ciclo reproductivo femenino de *G. galeus* es de 2-3 años, mientras el de *M. antarcticus* es de 1-2 años, por lo que, en promedio, la producción anual de crías por hembra es de 10-15 en *G. galeus* y de 7-14 (aunque puede llegar a 20-40) en *M. antarcticus* (Stevens 1999). Las áreas de alumbramiento y cría de *G. galeus* están ubicadas en bahías y golfos someros cerrados que protegen a los neonatos y juveniles de la predación, mientras que *M. antarcticus* usa como áreas de cría áreas someras cercanas a la costa, más abiertas (y desprotegidas) que las de *G. galeus* (Stevens 1999).

Carcharias taurus es una especie vivípara con oofagia y es el único condrictio con adelfofagia comprobada (Gilmore et al. 1983, Gilmore 1993). Luego de la fecundación, los embriones se alimentan de las reservas de vitelo del ovocito (Gilmore et al. 1983, Gilmore 1993). Cuando estas reservas son totalmente consumidas, los embriones ya poseen dientes funcionales (Gilmore et al. 1983, Gomes & Fernandes dos Reis 1990, Gilmore 1993) y comienzan a preñar unos sobre otros hasta que finalmente un único embrión (el más grande) sobrevive en cada útero (Gilmore et al. 1983, Gilmore 1993). Estos embriones se alimentan de ovocitos no fecundados que la madre continúa enviando hacia el útero (Gilmore et al. 1983, Gilmore 1993). El resultado es que cada hembra produce dos crías por cada ciclo reproductivo que, en el Atlántico

Noroccidental, es de 2 años (Branstetter & Musick 1994). *C. taurus* tiene áreas de cría bien delimitadas y cada sexo realiza migraciones de las áreas de alimentación a las de apareamiento y alumbramiento (Bass et al. 1975, Gilmore 1993). Debido a que es una especie que resiste fácilmente el cautiverio (Michael 2001), existen algunas observaciones sobre su comportamiento de cortejo y apareamiento. Gordon (1993) observó que existen complejas interacciones entre machos y entre machos y hembras que pueden involucrar el uso de feromonas y sugirió la ocurrencia de apareamientos múltiples sucesivos por parte de las hembras.

Carcharhinus brachyurus es un tiburón vivíparo placentario (Compagno 1984b, Chiaramonte 1996). Su ecología reproductiva es conocida únicamente en Sudáfrica donde tiene un ciclo reproductivo bienal, fecundidades de 8-20 crías por hembra (Cliff & Dudley 1992) y emplea bahías someras templadas del sudoeste de Sudáfrica como áreas de cría (Smale 1991). *C. brachyurus* también realiza movimientos migratorios estacionales relacionados con la reproducción (Muñoz Chápuli 1984, Cliff & Dudley 1992). Una particularidad de la ecología reproductiva de *C. brachyurus* es que sus áreas de cría se encuentran en regiones templadas (Muñoz Chápuli 1984, Smale 1991). Esta característica hace que su ecología reproductiva sea única entre las especies de su género, que en general son tropicales.

Galeorhinus galeus también es vivíparo, pero de nutrición embrionaria lecitotrófica (Compagno 1984b). Debido a su importancia económica (Walker 1999), su reproducción ha sido investigada más detalladamente que la de las otras especies. *G. galeus* presenta variabilidad interpoblacional en varios rasgos reproductivos. Por ejemplo, su ciclo reproductivo ha sido interpretado como anual en el Mediterráneo Meridional (Capapé & Mellinger 1988), bienal en el sur de Australia (Olsen 1984) y trienal en el sur de Brasil (Peres & Vooren 1991). También su talla máxima es variable

entre poblaciones y esto hace suponer que la fecundidad también varía en correlación con la talla. *G. galeus* realiza migraciones estacionales relacionadas con la reproducción en el sur de Australia (Olsen 1984) donde, como ya se mencionó, sus áreas de cría se ubican en bahías y golfos protegidos (Stevens 1999).

Notorynchus cepedianus tiene un modo reproductivo vivíparo lecitotrófico (Compagno 1984a). La información existente indica que en California (Estados Unidos), las hembras tienen un ciclo reproductivo bienal (Ebert 1986a,1989). Un rasgo peculiar es que la fecundidad de *N. cepedianus* es de las más altas de los peces cartilagosos con 82-96 crías (Ebert 1986a, 1989). En California, esta especie emplea bahías someras como áreas de cría (Ebert 1986a, 1989).

Metodología General

En esta sección se describe la metodología general empleada para tomar datos sobre reproducción. Los análisis de datos para cada especie se describen en cada capítulo. Cuando se tomaron datos particulares para alguna especie, éstos se describen en el capítulo respectivo.

En todos los ejemplares se midió la longitud total (LT) y precaudal (LPC) y se registró el peso del hígado. En cada hembra, se registró el ancho del útero, ancho de las glándulas oviductales, peso de ovarios, número y diámetro máximo de folículos ováricos, y el número, LT y sexo de embriones en el útero. El estado de madurez sexual de las hembras fue determinado por el tamaño de las glándulas oviductales y úteros. Se consideraron hembras juveniles (i.e. sexualmente inmaduras) aquellas con úteros estrechos, bien adheridos a la pared dorsal de la cavidad abdominal y glándulas oviductales representadas por un leve ensanchamiento de los oviductos. Las hembras

adultas (i.e. sexualmente maduras) fueron aquéllas con úteros ensanchados pendulantes, glándulas oviductales ensanchadas y bien diferenciadas.

En los machos se midió la longitud interna de los claspers (según Compagno 1984a), el peso de los testículos, y estado de los epidídimos. Se consideraron machos juveniles a aquéllos con claspers no calcificados, y epidídimos no contorneados; y adultos a los que tenían claspers bien calcificados que podían ser rotados hacia delante y epidídimos totalmente contorneados (i.e formando un tubo que se enrolla sobre sí mismo).

Estos indicadores de madurez sexual son ampliamente usados en peces cartilaginosos y son particularmente útiles porque no varían estacionalmente (e.g. Menni 1985, Natanson & Cailliet 1986, Cliff et al. 1988, Yano 1993).

Debido a que el peso total no pudo ser registrado para los individuos examinados, se calcularon los índices gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) según Taniuchi (1988), de la siguiente forma:

$$\text{IGS} = (\text{peso de gónadas}) / \text{LT}^3 \times 100$$

$$\text{IHS} = (\text{peso del hígado}) / \text{LT}^3 \times 100$$

Ecología reproductiva de *Carcharias taurus*

Introducción

Aunque el modo de nutrición embrionaria y el desarrollo embrionario de *C. taurus* están entre los mejor conocidos de los condrictios, poco se sabe sobre su ecología reproductiva.

La ubicación espacio-temporal de eventos reproductivos como el apareamiento, gestación y nacimiento y la localización de áreas de cría se desconocen en la mayor parte de las regiones donde la especie se distribuye. Se conocen algunos aspectos de la ecología reproductiva de las poblaciones del Atlántico Noroccidental (Gilmore et al. 1983, Gilmore 1993) y del Atlántico Sudoriental (Bass et al. 1975). En estas poblaciones han sido documentados movimientos migratorios relacionados a eventos reproductivos (Bass et al. 1975, Gilmore 1993) y se cree que estos movimientos ocurren también en la población del sudeste de Australia (aunque la evidencia no es concluyente; Krogh 1994, Pollard et al. 1996). La existencia de estas migraciones fue inferida a partir de la presencia de individuos de distinto sexo o en diferente estadio del ciclo reproductivo en diferentes áreas (Gilmore 1993). En algunos casos, estas migraciones fueron confirmadas mediante estudios de marcado y recaptura (Kohler et al. 1998). La información existente sugiere que los patrones migratorios difieren entre las distintas poblaciones y, por consiguiente, no pueden ser generalizados.

En el Atlántico Sudoccidental, *C. taurus* es explotada en todo su rango de distribución geográfica (Charvet 1995a,b, Chiamonte 1998a, Nion 1999, Nisa-Castro-Neto 2000, Lucifora 2001).

En este capítulo se describe la ecología reproductiva de *C. taurus* en Bahía Anegada y se compara la información obtenida con datos provenientes de otras localidades del Atlántico Sudoccidental para proponer una hipótesis sobre los movimientos migratorios en la región.

Materiales y Métodos

Se analizaron 239 individuos de *Carcharias taurus* (162 machos y 77 hembras). La mayoría de los ejemplares provinieron de Bahía Anegada, sólo 3 individuos fueron obtenidos en la costa norbonaerense y uruguaya.

La coloración general del cuerpo fue registrada debido a su potencial uso como indicador de apareamiento reciente en los machos (Gordon 1993).

La talla de madurez sexual de las hembras fue inferida a partir del patrón de crecimiento alométrico de las glándulas oviductales y los úteros con respecto a la LT. En los machos se infirió a partir del crecimiento alométrico de los claspers con respecto a la LT. La LT a la cual el 50% de la población alcanza la madurez sexual (L_{50}) se estimó ajustando una curva logística a las proporciones de individuos sexualmente maduros por intervalos de talla de 5 cm. La curva fue ajustada minimizando los errores mínimos cuadrados mediante técnicas de máxima verosimilitud (Roa et al. 1999).

La proporción de machos con agregados de espermatozoides (espermatozeugmata; Hamlett 1999) en sus vesículas seminales fue calculada para cada mes desde enero a abril y considerado un indicador de actividad sexual (Hamlett 1999). La hipótesis nula de no diferencias entre las proporciones mensuales fue contrastada con un ANOVA de una vía (Zar 1984). La proporción de machos con coloración pálida también fue calculada para cada mes entre enero y abril.

Se contrastó la hipótesis nula de no correlación del diámetro máximo de los folículos ováricos con el IGS y el IHS.

Se evaluaron las diferencias sexuales entre los IHS mediante la prueba de Mann-Whitney (Zar 1984).

Las distribuciones de frecuencias de tallas fueron estimadas para cada sexo y comparadas con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984).

Se evaluaron los cambios temporales en la condición reproductiva mediante el análisis de variaciones mensuales en el IGS y el IHS con un ANOVA de una vía.

Se calculó la relación de sexos y se comparó con la proporción 1:1 (ausencia de segregación sexual) por medio de la prueba chi cuadrado con la corrección de Yates (Zar 1984).

La abundancia relativa de *C. taurus* en Bahía Anegada fue cuantificada mediante el cálculo de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de dos maneras: como número de tiburones capturados por anzuelo por día (CPUE_a) y como tiburones capturados por salida de pesca por día (CPUE_s). Las variaciones temporales en CPUE_a y CPUE_s fueron analizadas por separado para cada temporada muestreada. Se evaluó la hipótesis nula de no diferencias en la CPUE_a y CPUE_s mensuales mediante el uso de la prueba de Kruskal-Wallis. Cuando se detectaron diferencias significativas se empleó la prueba no paramétrica de comparaciones múltiples (Conover 1980) para localizar las diferencias.

En todos los casos en que se empleó el ANOVA de una vía y se detectaron diferencias significativas, se hizo la prueba de Tukey (Zar 1984) para identificar los grupos significativamente diferentes.

Resultados

La relación entre la LT y LPC obtenida (Fig. 2.1) fue:

$$LT(\text{cm}) = 1,239 \times LPC(\text{cm}) + 18,129$$

$$(r = 0,986; n = 182; \text{rango} = 89\text{-}267 \text{ cm de LT})$$

El individuo examinado más pequeño fue un macho de 89 cm de LT, capturado en la región costera de Uruguay. El más grande fue una hembra de 267 cm de LT proveniente de Bahía Anegada. El macho más grande midió 236 cm de LT y la hembra más pequeña 136 cm de LT y ambos fueron capturados en Bahía Anegada.

El macho adulto más pequeño midió 193 cm de LT y el macho juvenil más pequeño midió 185 cm de LT (Fig. 2.2). Todos los machos capturados en Bahía Anegada fueron adultos. El peso de los testículos varió entre 5 (89 cm de LT) y 125 g (215 cm de LT). La proporción mensual de machos con espermatozeugmata en sus vesículas seminales varió significativamente entre enero y abril (ANOVA de una vía; $F = 44,977$; $n = 56$; g.l. = 3; $P < 1 \times 10^{-6}$). Todos los machos capturados en enero y febrero tenían vesículas seminales llenas, mientras que en marzo y abril la mayoría de los machos tenían vesículas seminales vacías (Prueba de Tukey; enero-febrero: $P = 0,318$; enero-marzo: $P = 0,00016$; enero-abril: $P = 0,00016$; febrero-marzo: $P = 0,00016$; febrero-abril: $P = 0,00016$; marzo-abril: $P = 0,999$). Coincidentemente, hubo una mayor proporción de machos con coloración pálida en enero, febrero y marzo (20%, 14,28% y 19,23% de todos los machos examinados, respectivamente; $n = 75, 35$ y 26 , respectivamente) que en diciembre y abril, meses en los que no se observaron machos con coloración pálida ($n = 2$ y 21 , respectivamente). Tanto el IGS como el IHS de los machos variaron significativamente entre enero y abril (ANOVA de una vía; IGS: $F = 6,068$; $n = 157$; g.l. = 4; $P = 0,0001$; IHS: $F = 10,024$; $n = 161$; g.l. = 4; $P < 1 \times 10^{-6}$). El IGS fue máximo en abril, y el IHS tuvo su mínimo en enero (Tabla 2.1).

Las hembras maduraron sexualmente entre 218 y 235 cm de LT (Fig. 2.3a) y la L_{50} fue de 223,42 cm de LT (Fig. 2.3b). El peso del ovario derecho varió entre 12,7 (136 cm LT) y 555 g (247 cm de LT). No se observaron hembras gestantes. El diámetro máximo de los folículos ováricos se correlacionó positivamente con el IGS (Fig. 2.4a; $r = 0,426$; $n = 59$; $t = 3,552$; $P = 0,00078$) y negativamente con el IHS (Fig. 2.4b; $r = -0,522$; $n = 59$; $t = 4,616$; $P = 0,00002$). Tanto el IGS como el IHS fueron invariantes temporalmente (ANOVA de una vía; IGS: $F = 0,971$; $n = 74$; g.l. = 4; $P = 0,429$; IHS: $F = 1,804$; $n = 77$; g.l. = 4; $P = 0,137$).

El IHS de las hembras fue significativamente mayor que el de los machos (IHS medio de hembras = $0,060 \pm 0,022$; IHS medio de machos = $0,039 \pm 0,010$; $U = 2317$; $n_{\text{machos}} = 162$; $n_{\text{hembras}} = 77$; $P = 4,35 \times 10^{-15}$).

Las distribuciones de frecuencia de tallas (Fig. 2.5) fueron significativamente diferentes entre ambos sexos (LT media de las hembras = 238,97 cm; LT media de los machos = 216,11 cm) (prueba de Kolmogorov-Smirnov; $d_{\text{max}} = 0,79$; $n_{\text{machos}} = 148$; $n_{\text{hembras}} = 77$; $P < 0,001$).

La relación entre sexos estuvo significativamente sesgada hacia los machos en una proporción de 2,06:1 (prueba chi cuadrado con corrección de Yates; $\chi^2 = 27,801$; g.l. = 1; $P = 9,41 \times 10^{-8}$). Esta relación no fue significativamente diferente a la proporción 2:1 (prueba chi cuadrado con corrección de Yates; $\chi^2 = 0,026$; g.l. = 1; $P = 0,818$).

Carcharias taurus estuvo presente en Bahía Anegada desde diciembre hasta fines de abril (verano y otoño). Durante los tres años de muestreo no se observó ningún individuo de *C. taurus* en octubre o noviembre. Los dos estimadores de abundancia ($CPUE_a$ y $CPUE_s$) mostraron las mismas tendencias (Fig. 2.6). En diciembre se observaron valores bajos de $CPUE_a$ y $CPUE_s$ y no se detectaron diferencias significativas en ambas CPUE desde enero a abril. Este patrón indica que *C. taurus*

arriba al área de estudio en diciembre y que permanece en Bahía Anegada durante todo el verano y el otoño. Según los pescadores, *C. taurus* puede ser capturado en Bahía Anegada hasta mediados de mayo.

Discusión

En el Atlántico Noroccidental, los machos de *Carcharias taurus* maduran sexualmente entre los 190 y 195 cm de LT (Gilmore et al. 1983, Branstetter & Musick 1994) y las hembras entre 220 y 229 cm de LT (Branstetter & Musick 1994, Castro et al. 1999). En aguas de Sudáfrica los machos alcanzan su adultez entre 202 y 220 cm de LT y las hembras a los 220 cm de LT (Bass et al. 1975). En aguas australianas ambos sexos llegan a su madurez sexual alrededor de los 220 cm de LT (Last & Stevens 1994). Los valores obtenidos en este trabajo son cercanos a los de esas regiones, exceptuando la mayor talla de madurez de los machos de Australia. Sadowsky (1970b) reportó, en el sistema estuarial de Cananéia (sudeste de Brasil), hembras grávidas de 225 cm de LT. Las observaciones de Sadowsky (1970b) concuerdan con las estimaciones de madurez de hembras realizadas aquí ($L_{50} = 223,42$ cm de LT; rango de madurez = 218-235 cm de LT).

Es común que exista dimorfismo sexual en el tamaño del hígado en los elasmobranquios (Rossouw 1987, Silva & Lessa 1991). En *C. taurus*, las diferencias en IHS observadas indican que, proporcionalmente, las hembras poseen hígados más grandes que los machos. Esta diferencia puede estar relacionada a la mayor demanda energética que representa la vitelogénesis, la maduración de los ovocitos y la provisión de ovocitos a los embriones durante la gestación. El hígado tiene un importante rol en el ciclo reproductivo femenino, ya que participa en la vitelogénesis a través de la

producción de vitelogenina, el precursor del vitelo (Koob & Callard 1999). Las hembras almacenan grandes cantidades de lípidos en el hígado durante la fase previtelogénica del ciclo reproductivo y estas reservas son consumidas durante la vitelogénesis y la gestación. La correlación negativa entre el IHS y el diámetro máximo de los folículos ováricos da sustento a esta hipótesis. Las reservas lipídicas del hígado también podrían ser consumidas principalmente en funciones metabólicas de mantenimiento si las hembras no se alimentaran durante la gestación, como ha sido sugerido (Michael 1993).

Los resultados obtenidos sugieren que el apareamiento tiene lugar durante enero y febrero (verano) y que para marzo y abril ya ha finalizado (asumiendo que la presencia de espermatozeugmata en las vesículas seminales de los machos es un indicador preciso de la ocurrencia de apareamiento; Hamlett 1999). Gordon (1993) documentó que los machos de *C. taurus* en cautiverio adquieren una coloración más pálida durante el comportamiento de pre-cópula. La presencia de machos con coloración pálida en Bahía Anegada fue mayor durante enero y febrero y nula en diciembre y abril, en coincidencia con las inferencias realizadas a partir de la presencia de espermatozeugmata.

En Sudáfrica, Bass et al. (1975) encontraron hembras con marcas de apareamiento recientes desde octubre a diciembre (primavera). Por otra parte, en el Atlántico Noroccidental, la época de apareamiento se extiende desde fines del invierno a principios de la primavera en Florida y durante el otoño en Carolina del Norte (Gilmore 1993). Esta evidencia sugiere que la distribución estacional de los distintos eventos reproductivos difiere entre las poblaciones de *C. taurus*, en respuesta, posiblemente, a condiciones ecológicas locales diferentes.

Debido a que la condición reproductiva de los machos sufre cambios temporales durante el verano y el otoño, es esperable que se produzcan cambios en el IGS y el IHS. La tendencia creciente del IGS indica un incipiente crecimiento gonadal, posiblemente

como resultado de la producción de gametas durante el invierno que serán empleadas en el verano siguiente. Por otra parte, el mínimo en IHS coincide con el máximo en actividad sexual según los indicadores empleados.

En la región costera del sur de Brasil, *C. taurus* está presente desde octubre a mayo y la proporción de sexos está altamente sesgada hacia las hembras. Además, grandes grupos de hembras grávidas, con embriones entre 50 y 80 cm de LT, están presentes en esa región en abril y mayo (Sadowsky 1970b). Teniendo en cuenta que hembras en estadios reproductivos diferentes (adultas grávidas en Brasil y adultas no grávidas en Argentina) se encuentran en dos áreas diferentes al mismo tiempo, es probable que el ciclo reproductivo femenino sea bienal. Para la población del Atlántico Noroccidental también se ha sugerido un ciclo reproductivo bienal (Branstetter & Musick 1994), el cual es común para la mayoría de los tiburones galeoideos grandes (Castro et al. 1999). Además, el peso máximo del ovario derecho (el único funcional) de las hembras adultas de Bahía Anegada fue de 555 g; mucho menor que el peso del ovario derecho de hembras grávidas de Florida que varía entre 3700 y 8500 g (Gilmore et al. 1983). Esto sugiere que las hembras de Bahía Anegada se encuentran iniciando su ciclo reproductivo. En otro tiburón lamniforme, *Isurus oxyrinchus*, también se ha observado la presencia de una fase con bajos valores de IGS justo antes de la ovulación y la gestación (Mollet et al. 2000). El análisis de las proporciones de sexo también sustenta la ocurrencia de un ciclo reproductivo bienal. El número de hembras adultas presentes en Bahía Anegada es la mitad que el de los machos adultos. Al mismo tiempo, el 9% de los individuos capturados en el sudeste de Brasil son hembras grávidas (Sadowsky 1970b). Esto indica que la población femenina del Atlántico Sudoccidental está dividida en dos grupos: hembras grávidas en el norte (Brasil) y hembras adultas no grávidas involucradas en actividades de apareamiento en el sur (Bahía Anegada).

El predominio de machos (relación de sexos de adultos 2:1) durante la época de apareamiento sugiere que puede ocurrir competencia entre machos por el acceso a las hembras. Gordon (1993) observó que los machos en cautiverio de *C. taurus* interactúan agonísticamente entre ellos durante las actividades de pre-cópula y se forma una jerarquía hasta que el macho dominante se aparea con la hembra cortejada. También se han sugerido apareamientos múltiples sucesivos por parte de las hembras (Gordon 1993). En coincidencia con estas observaciones, los resultados referentes a las proporciones de sexos encontrados aquí sugieren un sistema de cría con altos niveles de competencia entre machos. En apoyo a esta hipótesis, recientemente se presentaron evidencias de un sistema de cría polígamo que podría incluir altos niveles de competencia entre machos en el tiburón limón, *Negaprion brevirostris* (Feldheim et al. 2001).

Existen descripciones detalladas de los movimientos migratorios reproductivos de *C. taurus* en el Atlántico Noroccidental y en Sudáfrica. En el Atlántico Noroccidental los machos adultos y juveniles se distribuyen en la región entre Cabo Cod y Cabo Hatteras, mientras que las hembras adultas y grávidas se encuentran más al sur, entre Cabo Hatteras y Florida (Gilmore 1993). El apareamiento se lleva a cabo en la zona sur, donde también se produce el alumbramiento (Gilmore 1993). En el sur de África, las hembras grávidas migran hacia el sur desde KwaZulu-Natal hasta el Cabo de Buena Esperanza donde dan a luz durante el invierno y principios de la primavera (Bass et al. 1975). También se ha sugerido que los movimientos migratorios de la población del sur de Australia son opuestos a los de Sudáfrica (Pollard et al. 1996). Al combinar los resultados obtenidos aquí con los datos provenientes de otras localidades del Atlántico Sudoccidental, se observa que machos adultos, hembras y algunos juveniles están presentes en aguas costeras de Argentina y Uruguay durante fines de primavera, verano

y otoño. El apareamiento se lleva a cabo en aguas de Argentina y las hembras grávidas se encuentran en las aguas más cálidas del sur de Brasil, donde se produce el alumbramiento. Algunos neonatos y juveniles se dispersan hacia el sur, ya que existen registros de individuos pequeños de *C. taurus* en Argentina y Uruguay (Cervigón & Bastida 1974, Menni et al. 1986, este trabajo). Durante el invierno, los machos podrían migrar hacia la zona media y externa de la plataforma continental ya que no están presentes, en números significativos, ni en la zona costera argentino-uruguaya (Meneses 1999, Nion 1999, este trabajo), ni en el sur de Brasil (Sadowsky 1970b).

Este patrón migratorio es más similar al del Atlántico Noroccidental que al de Sudáfrica. Las diferencias principales son la zona donde se producen los nacimientos y la dirección de los movimientos de las hembras. En Sudáfrica, las hembras dan a luz en aguas templadas (área del Cabo de Buena Esperanza), mientras que en el Atlántico Sudoccidental y Noroccidental el alumbramiento se produce en aguas subtropicales (frente a las Carolinas y Florida, y en el sur de Brasil, respectivamente). La dirección de los movimientos de las hembras hacia las áreas de cría es hacia los polos en Sudáfrica. Por el contrario estos movimientos son hacia el ecuador en el Atlántico Sudoccidental. En el Atlántico Noroccidental las hembras parecen no tener movimientos migratorios netos (Gilmore 1993).

Las diferencias interpoblacionales en la localización espacio-temporal de los eventos reproductivos podrían estar relacionadas a diferencias ambientales y/o ecológicas entre las distintas regiones. Se ha sugerido que algunas diferencias interpoblacionales en características de historia de vida de los tiburones *Sphyrna tiburo* y *Rhizoprionodon lalandii* podrían estar relacionadas con variaciones en la temperatura (Parsons 1993, Menni & Lessa 1998, respectivamente). Desafortunadamente, los factores ecológicos

que influyen los ciclos reproductivos de los elasmobranchios son desconocidos en su mayor parte (Hamlett & Koob 1999).

El manejo pesquero de la población de *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental presenta dificultades ya que los individuos se mueven entre distintos países, y una presión de pesca local puede afectar a la población completa. La situación es compleja porque diferentes eventos reproductivos ocurren en diferentes jurisdicciones (por ejemplo, gestación y alumbramiento en Brasil y apareamiento en Argentina) y porque los sexos y los distintos estadios reproductivos no están distribuidos homogéneamente entre las regiones. Por esto, un manejo pesquero efectivo de la población requerirá de una estrategia conjunta entre Brasil, Uruguay y Argentina.

Tabla 2.1. Valores medios mensuales, desvío estándar y tamaño muestral (n) de los índices gonadosomático y hepatosomático del tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina. Las medias que comparten la misma letra no son estadísticamente diferentes entre sí (prueba de Tukey).

	Índice gonadosomático		Índice hepatosomático	
	Media $\times 10^{-6}$ (n)	Desvío standard $\times 10^{-6}$	Media $\times 10^{-4}$ (n)	Desvío standard $\times 10^{-5}$
Diciembre	7,17 (3) ^a	2,49	3,19 (3) ^a	2,06
Enero	7,13 (72) ^b	1,13	3,43 (75) ^b	7,66
Febrero	7,18 (34) ^b	1,40	4,05 (35) ^a	11,6
Marzo	7,28 (27) ^b	1,19	4,23 (27) ^a	9,88
Abril	8,64 (21) ^a	1,51	4,66 (21) ^a	9,14

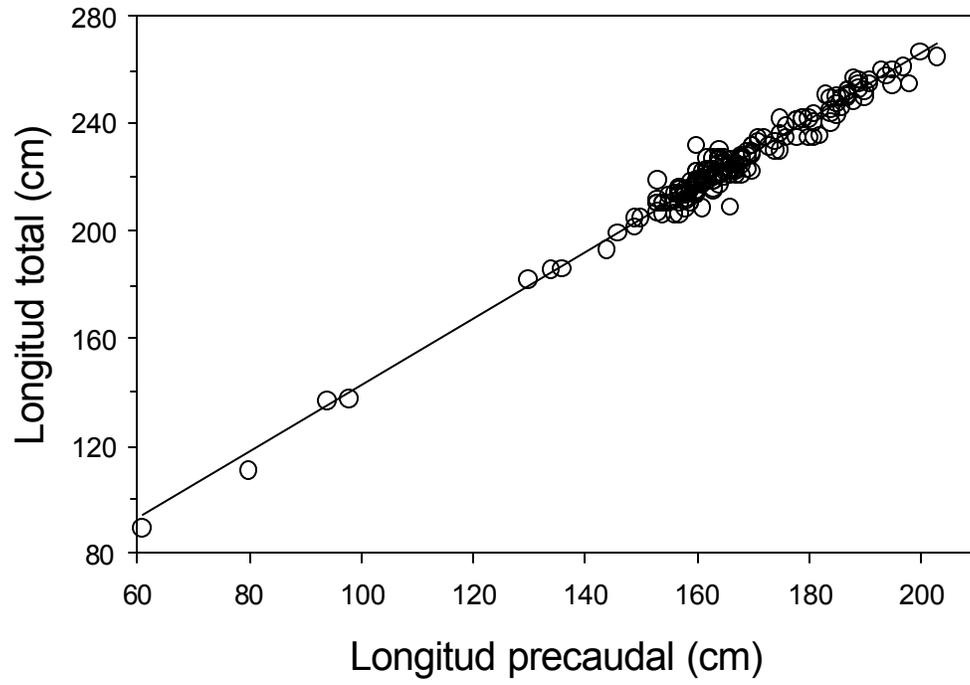


Figura 2.1. Relación entre la longitud precaudal y longitud total del tiburón *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental.

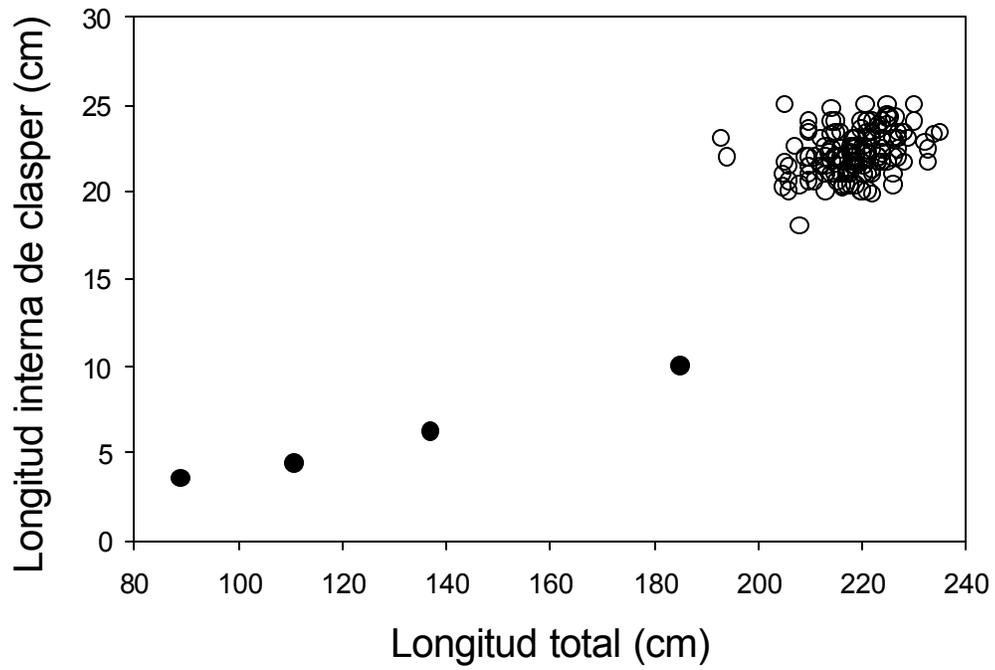


Figura 2.2. Relación entre la longitud total y la longitud interna de los claspers del tiburón *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental. Círculos negros: individuos juveniles, círculos blancos: individuos adultos.

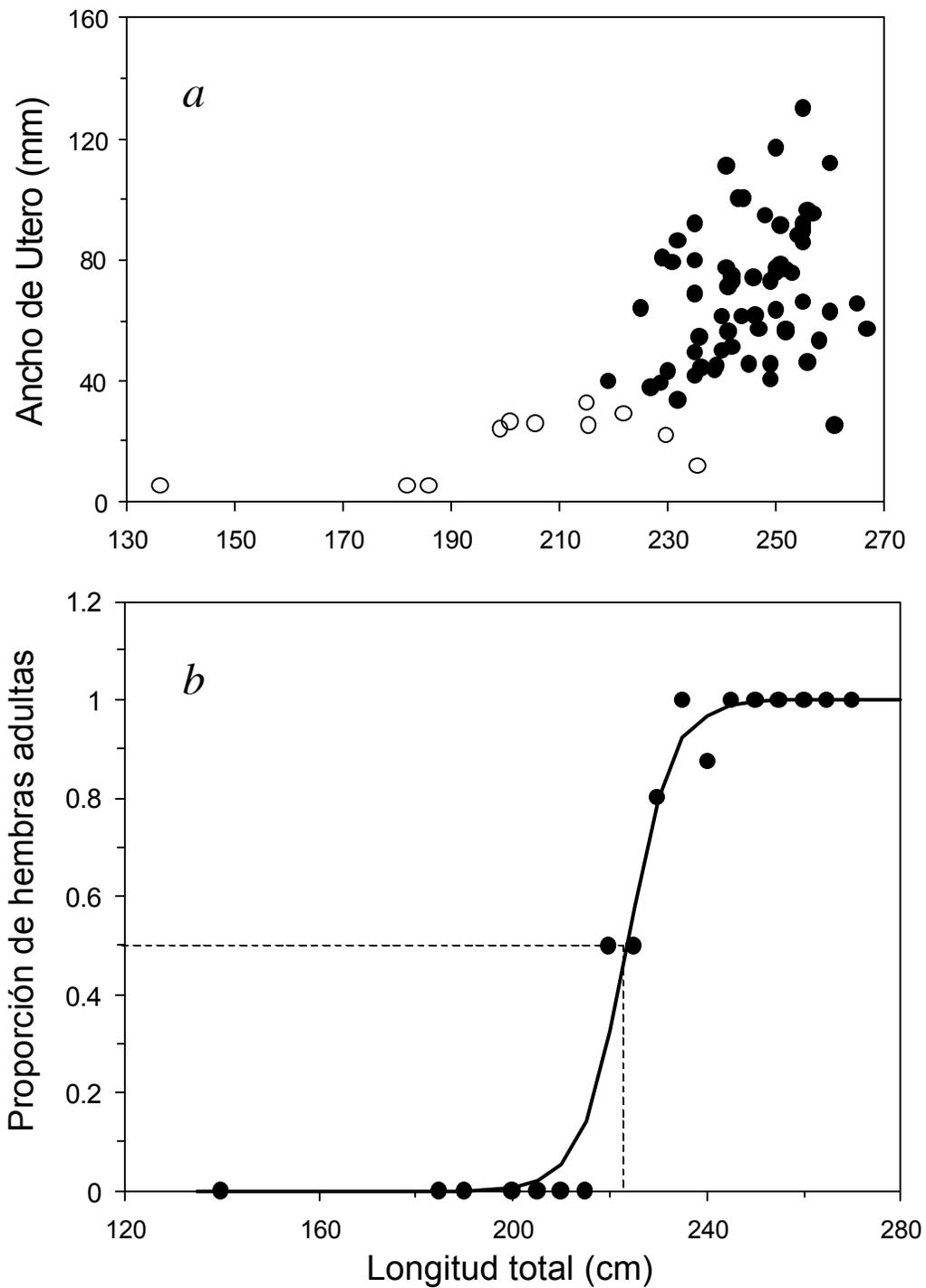


Figura 2.3. a) Relación entre la longitud total y el ancho del útero del tiburón *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental. Círculos blancos: individuos juveniles, círculos negros: individuos adultos. b) Proporción de hembras adultas por intervalo de longitud total de 5 cm. Las líneas punteadas marcan la longitud a la cual el 50% de la población es adulta.

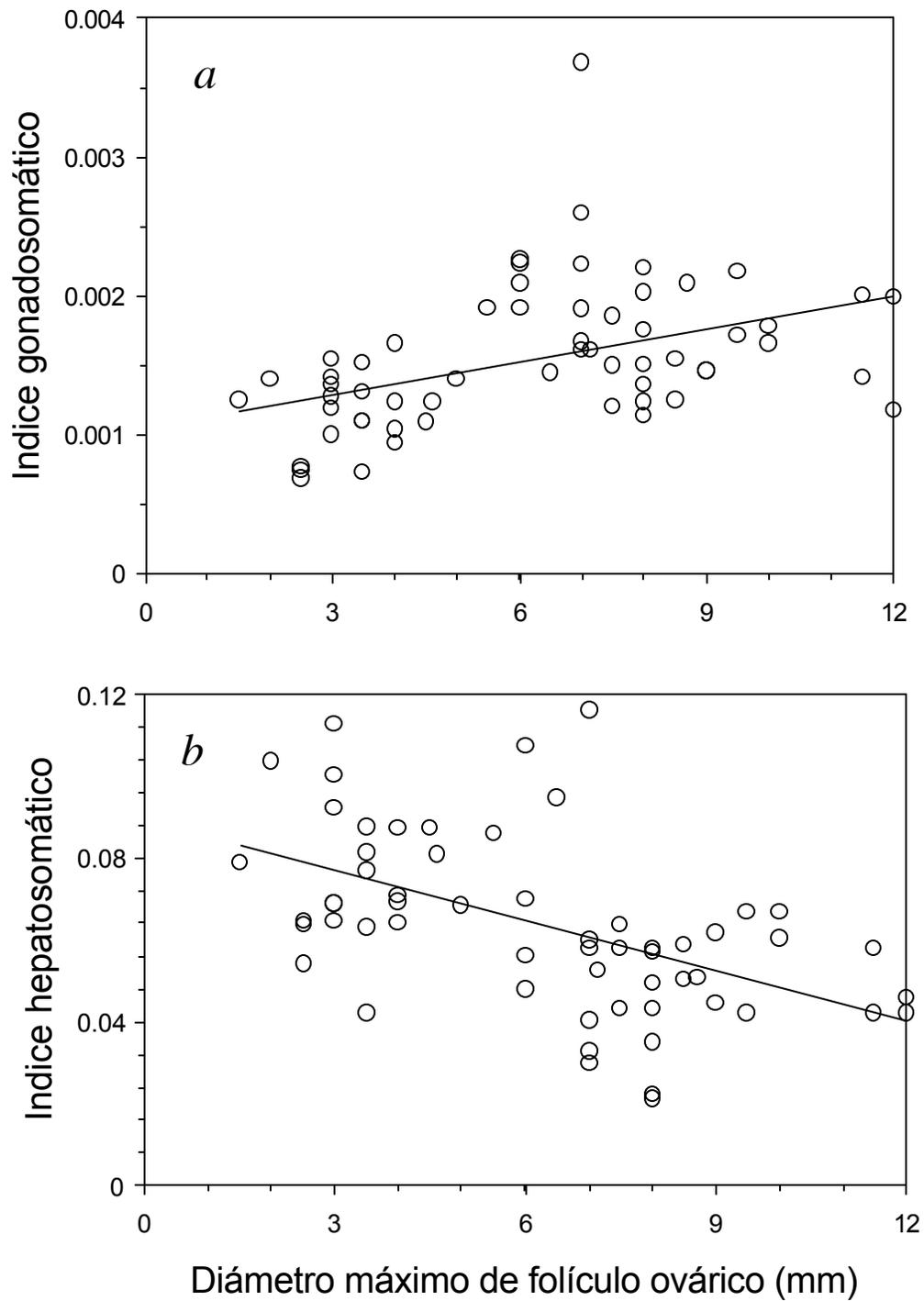


Figura 2.4. Relación entre el diámetro máximo de los folículos ováricos y el índice gonadosomático (a) y el el índice hepatosomático (b) del tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina.

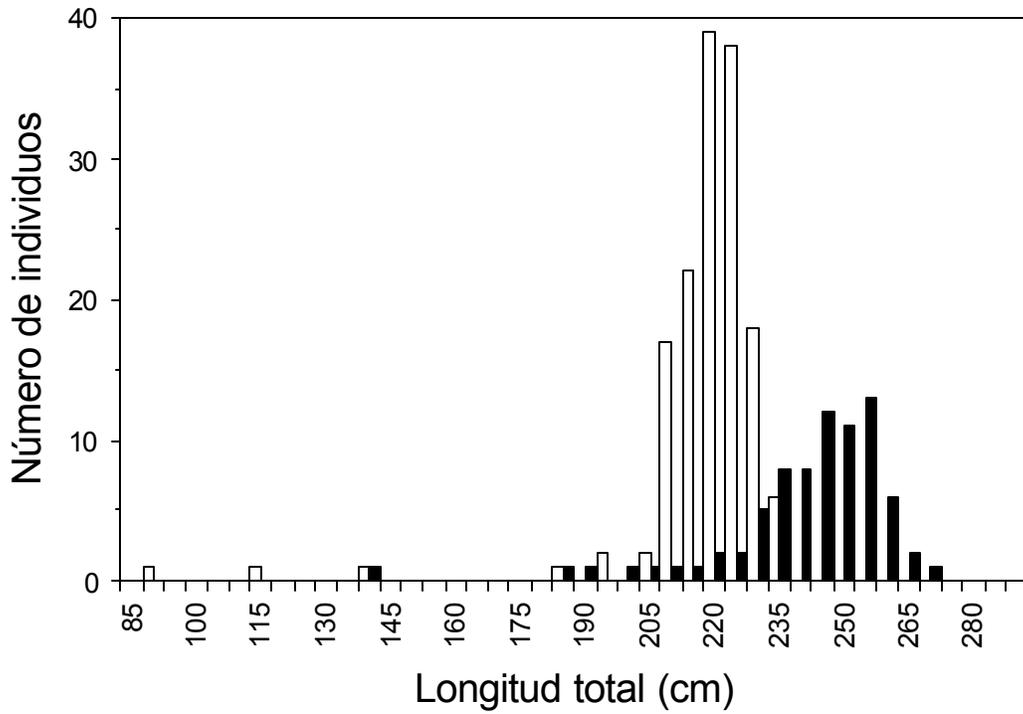


Figura 2.5. Distribución de frecuencias de tallas del tiburón *Carcharias taurus* de la costa bonaerense. Barras blancas: machos, barras negras: hembras. Los números del eje de las abscisas son el valor superior de intervalos de talla de 5 cm.

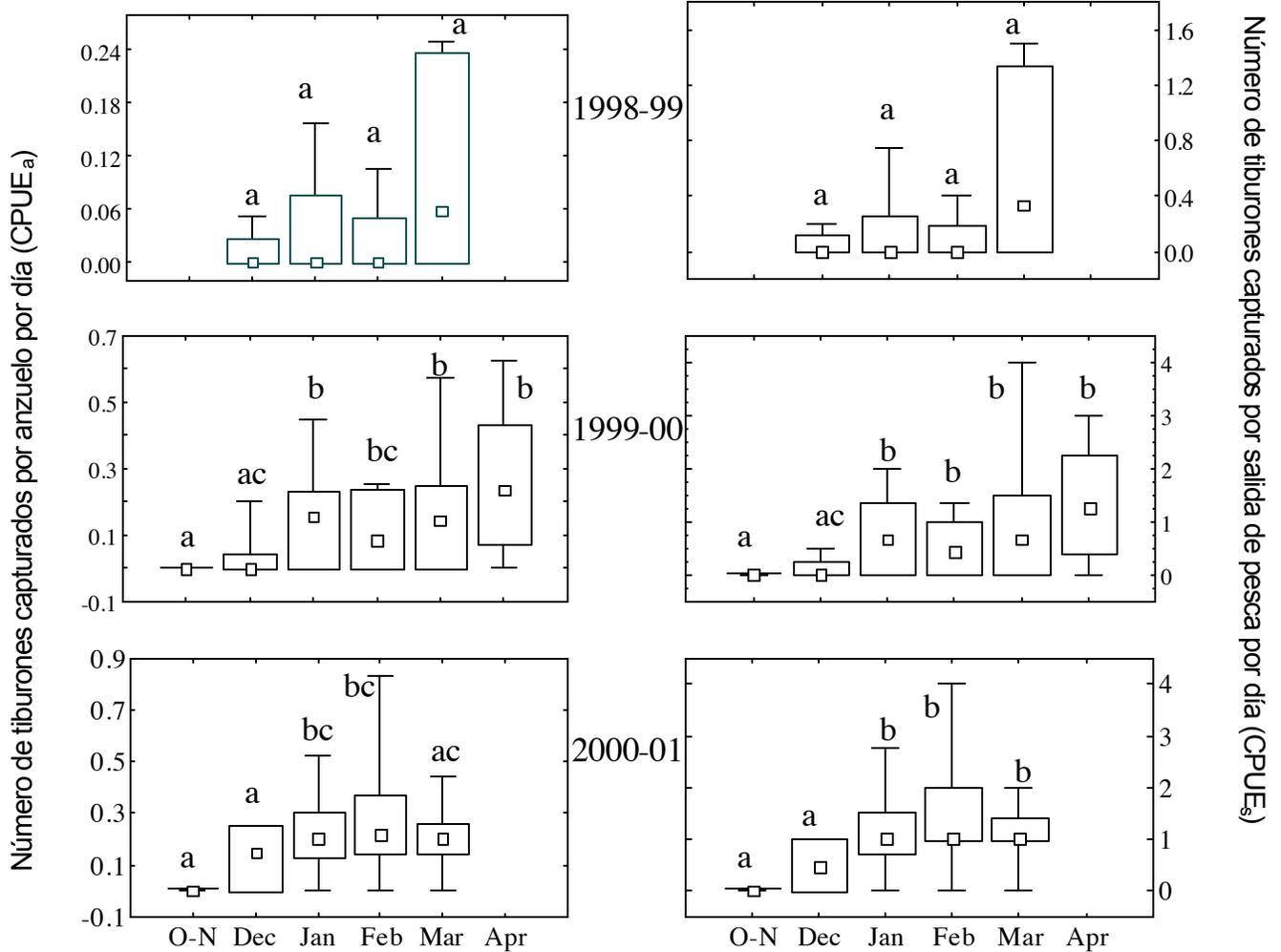


Figura 2.6. Abundancia relativa del tiburón *Carcharias taurus* en Bahía Anegada, Argentina, expresada como número de tiburones capturados por anzuelo por día (CPUEa) y como número de tiburones capturado por salida de pesca por día (CPUEs) para las tres temporadas muestreadas (1998-99, 1999-2000, 2000-01). Los cuadrados representan la mediana, los límites inferior y superior de los rectángulos representan el 25to y 75to percentil de la distribución, respectivamente, y las líneas muestran el rango entre la observación mínima y máxima. En cada gráfico, las distribuciones con letras diferentes son estadísticamente diferentes (prueba no paramétrico de comparaciones múltiples). O-N: octubre-noviembre, Dec: diciembre, Jan: enero, Feb: febrero, Mar: marzo, Apr: abril.

Ecología reproductiva de *Carcharhinus brachyurus*

Introducción

El género *Carcharhinus* está compuesto de 30 especies de tiburones de mediano y gran tamaño (Compagno 1999). Estos tiburones se distribuyen principalmente en aguas tropicales y templado-cálidas de todo el mundo (Garrick 1982) donde, generalmente, completan todo su ciclo de vida. Normalmente, los tiburones de la familia Carcharhinidae dan a luz en una región bien delimitada de su distribución, conocida como área de cría o *nursery* (Springer 1967). Estas áreas están caracterizadas por la presencia de neonatos y hembras grávidas con embriones a término (Castro 1993a). La mayoría de las especies costeras del género *Carcharhinus* tienen sus áreas de cría en aguas tropicales o subtropicales resguardadas (por ejemplo bahías o lagunas costeras; Sadowsky 1971a, Castro 1993b, 1996, Villavicencio-Garayzar 1996a, Carlson 1999, Lessa et al. 1999a).

C. brachyurus presenta la particularidad, única entre las especies de su género, de habitar exclusivamente aguas templadas en lugar de aguas tropicales (Garrick 1982). En contraposición a las otras especies de *Carcharhinus*, las áreas de cría de *C. brachyurus* están localizadas en los extremos templados de sus rangos regionales de distribución geográfica (i.e. costa mediterránea de Marruecos, Muñoz-Chápuli 1984; Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica, Smale 1991).

En el Atlántico Sudoccidental, se ha sugerido que las áreas de cría de *C. brachyurus* estarían localizadas en las aguas ricas en nutrientes de Bahía Blanca y Bahía Anegada (Chiaramonte 1998b). Sin embargo, esta hipótesis nunca ha sido evaluada.

En este capítulo, se describe la ecología reproductiva de *C. brachyurus* en Bahía Anegada y se pone a prueba la hipótesis del uso de Bahía Anegada como área de cría por parte de *C. brachyurus*.

Materiales y Métodos

Se examinaron 303 ejemplares (96 machos y 207 hembras) de *Carcharhinus brachyurus*. En su mayoría provinieron de Bahía Anegada, excepto 3 que fueron capturados frente a la Laguna Costera de Mar Chiquita.

Con los datos de longitud precaudal (LPC) y total (LT) se estimó la relación entre ambas medidas para estimar la LT de 110 ejemplares a los que se les seccionó la aleta caudal durante el desembarque.

Se evaluó la hipótesis nula de no diferencias temporales en el IHS e IGS a través del análisis de correlación (coeficiente r de Spearman, Zar 1984).

La correlación entre el diámetro máximo de los folículos ováricos y el IHS de las hembras fue determinada y se contrastó la hipótesis nula de no correlación ($r = 0$).

Se examinaron las capturas desembarcadas por embarcaciones destinadas a la “pesca variada”. Estas embarcaciones operan en áreas de Bahía Anegada más internas que las que pescan grandes tiburones, y capturan especies de mediano y pequeño tamaño (por ejemplo pescadilla común *Cynoscion guatucupa*, corvina rubia *Micropogonias furnieri*, gatuzo *Mustelus schmitti* y neonatos de tiburón gato pardo *Notorynchus cepedianus*, entre otras especies). El objetivo de estos muestreos fue cuantificar la presencia de neonatos o juveniles de *C. brachyurus* que no pudieran ser capturados por las embarcaciones de pesca de tiburón.

La relación entre sexos fue calculada separadamente para cada mes desde diciembre a marzo y para juveniles y adultos. En ambos casos se contrastó la hipótesis nula de no diferencia con la relación 1:1 mediante la prueba chi cuadrado con la corrección de Yates (Zar 1984).

Los datos obtenidos fueron comparados con datos de ocurrencia espacio-temporal de *C. brachyurus* en otras localidades del Atlántico Sudoccidental que comprendían todo el rango de distribución de la especie en la región (i.e. Río de Janeiro a Península Valdés). En esta comparación también se usaron registros en aguas uruguayas de dos ejemplares de *C. brachyurus* capturados el 1 y 3 de mayo de 1994, en 36°52'S-53°20'W y 36°31'S-53°22'W, respectivamente (P. Meneses, Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, Uruguay, datos no publicados).

Resultados

La relación entre LPC y LT (Fig. 3.1) fue determinada de la siguiente manera:

$$LT(\text{cm}) = 1,3196 \times LPC(\text{cm}) + 3,1669$$

$$(n = 187; \text{rango} = 100\text{-}256 \text{ cm LT}; r = 0,986)$$

El individuo más pequeño observado fue un macho de 100 cm de LT de Mar Chiquita y el más grande fue una hembra de 256 cm de LT de Bahía Aregada. El macho más grande midió 247 cm de LT y la hembra más pequeña 119 cm de LT.

Los machos alcanzan la madurez sexual entre 200 y 220 cm de LT (Fig. 3.2a). Sin embargo la mayoría de los individuos adultos eran mayores de 210 cm de LT y la L_{50} fue de 216,18 cm de LT (Fig. 3.2b). Un individuo de 155 cm de LT tenía sus claspers totalmente desarrollados y calcificados y los testículos y el hígado en el rango de peso de los machos adultos. El IHS e IGS de los machos no mostró ninguna tendencia

temporal significativa ($r_{\text{Spearman}} = -0,135$ y $0,160$; $n = 95$ y 87 ; $t = -1,32$ y $1,50$; $P = 0,19$ y $0,14$; respectivamente).

La talla de madurez sexual de las hembras fue calculada entre 215 y 223 cm de LT (Fig. 3.3a) con una L_{50} de 222,16 cm de LT (Fig. 3.3b). Al igual que en los machos, el IHS y el IGS de las hembras tampoco mostraron tendencias temporales significativas ($r_{\text{Spearman}} = 0,086$ y $0,124$; $n = 202$ y 172 ; $t = 1,22$ y $1,63$; $P = 0,22$ y $0,10$; respectivamente). El diámetro máximo de los folículos ováricos estuvo positivamente correlacionado con el IHS (Fig. 3.4; $r_{\text{Spearman}} = 0,689$; $n = 159$; $t = 11,92$; $P = 0,000001$).

Se observaron dos hembras grávidas. Una fue capturada durante el mes de febrero y contenía 16 embriones entre 38,8 y 42,8 cm de LT (LT media = $41,05 \pm 1,101$ cm). Los folículos ováricos de esta hembra grávida eran diminutos (menores a 1 mm de diámetro) y translúcidos, similares a los de las hembras juveniles (Fig. 3.5). La otra hembra grávida fue capturada en diciembre y tenía 16 embriones de entre 57 y 60,6 cm de LT (LT media = $58,92 \pm 0,982$ cm). El diámetro máximo de los folículos ováricos fue de 14,5 mm y los ovocitos eran amarillo pálido, lo que indicaba que la vitelogénesis había comenzado.

No se observaron neonatos o juveniles menores al año de vida ni en las capturas de embarcaciones de pesca variada ($n = 475$ embarcaciones) ni en las de pesca de grandes tiburones ($n = 156$ embarcaciones).

La distribución de frecuencia de tallas tuvo una moda principal en el rango 206-220 cm de LT y dos modas secundarias en 181-185 y 236-240 cm de LT (Fig. 3.6).

C. brachyurus estuvo presente en Bahía Anegada desde diciembre hasta principios de abril en los tres años de muestreo. La especie apareció y desapareció repentinamente del área de estudio.

La relación entre sexos general no fue diferente de la relación 1:1 en diciembre. Por el contrario, en enero, febrero y marzo las hembras fueron significativamente más abundantes que los machos (2-3 hembras por cada macho, Tabla 3.1). Las proporciones de sexos de los individuos juveniles siguió las mismas tendencias que las proporciones totales (Tabla 3.1). Por el contrario, la proporción de sexos de adultos no fue significativamente diferente de la relación 1:1 desde diciembre a febrero, mientras que en marzo las hembras fueron más abundantes que los machos (Tabla 3.1). Las hembras juveniles predominaron sobre las adultas (1,87:1; n = 204; $\chi^2 = 110,42$; P = $4,78 \times 10^{-26}$). La relación entre machos juveniles y adultos no fue significativamente diferente de 1:1 (0,792:1; n = 95; $\chi^2 = 1,05$; P = 0,259).

Discusión

La mayoría de los valores de talla de madurez sexual de *Carcharhinus brachyurus* del sur de África (200-240 cm de LT, Bass et al. 1973, Smale 1991, Walter & Ebert 1991) están en el rango de la obtenida en este trabajo para el Atlántico Sudoccidental (200-220 cm de LT, $L_{50} = 216,18$ cm de LT). Sin embargo, Cliff & Dudley (1992) hallaron una talla de madurez de machos de Sudáfrica de entre 228 y 255 cm de LT, mayores que las otras estimaciones. Last & Stevens (1994) reportaron una talla de madurez de 235 cm de LT para machos de *C. brachyurus* de Australia, la cual es mayor que la del Atlántico Sudoccidental.

Existen varios cálculos independientes de la talla de madurez sexual de las hembras del sur de África. La hembra grávida más pequeña observada por Cliff & Dudley (1992) fue de 238 cm de LT. Bass et al. (1973) reportaron que de 6 hembras grávidas que observaron, la más pequeña medía 247 cm de LT. La hembra adulta más pequeña

examinada por Smale (1991) fue de 231 cm de LT. Walter & Ebert (1991) estimaron una talla de madurez sexual de hembras de 229 cm de LT. En aguas australianas las hembras maduran sexualmente a 245 cm de LT (Last & Stevens 1994). Todas estas investigaciones estiman una talla de madurez de las hembras mayor que la del Atlántico Sudoccidental (215-223 cm de LT; $L_{50} = 222,16$ cm de LT), lo que podría reflejar diferencias poblacionales, como ocurre en varias especies del género *Carcharhinus* (Bonfil et al. 1993, Wintner & Cliff 1996, Castro 1996).

Los rangos de las tallas de madurez sexual de ambos sexos del Atlántico Sudoccidental se solapan considerablemente. Esto parece ser común en las especies de *Carcharhinus* ya que se han reportado tallas de madurez sexual muy similares para machos y hembras en varias especies del género (*C. melanopterus*, Lyle 1987; *C. isodon*, Castro 1993b; *C. limbatus*, Castro 1996; *C. amblyrhynchos*, Wetherbee et al. 1997; *C. porosus*, Lessa et al. 1999a).

La estabilidad temporal del IGS y el IHS en ambos sexos se debe probablemente al corto período de tiempo en el que realizó el análisis. El IHS de las hembras estuvo positivamente correlacionado con el tamaño de los folículos ováricos. Además, las hembras grávidas tuvieron valores de IHS (0,02 y 0,05) coincidentes con el rango de IHS de hembras adultas no grávidas (0,02-0,1). Estos datos sugieren que las reservas energéticas del hígado de las hembras tienen su máximo en el momento de la ovulación y que son usadas durante la gestación. Sin embargo, Cliff & Dudley (1992) no encontraron una correlación significativa entre el tamaño del hígado y la LT de los embriones en hembras grávidas de Sudáfrica. Desafortunadamente, el bajo número de hembras grávidas observadas hace imposible evaluar posibles diferencias poblacionales que deberán ser investigadas en el futuro.

La presencia de folículos ováricos poco desarrollados en hembras con embriones casi a término indica que los ciclos ováricos y uterinos son secuenciales. En Sudáfrica, el ciclo reproductivo femenino de *C. brachyurus* es bienal (con 12 meses de gestación, Cliff & Dudley 1992) como en la mayoría de las especies de la familia Carcharhinidae (Castro et al. 1999). Aunque los datos obtenidos no brindan información sobre la duración absoluta del ciclo reproductivo femenino, sí indican que las hembras no ovulan inmediatamente después del alumbramiento debido a que la maduración de los ovocitos no está finalizada cuando se producen los nacimientos.

Garrick (1982) reportó tamaños de camada de entre 7 y 23 embriones. Cliff & Dudley (1992) observaron 46 camadas compuestas por 8 a 20 embriones. Se han registrado sólo 4 hembras grávidas del Atlántico Sudoccidental, todas de Argentina, con 17, 24 (Chiaramonte 1996) y 16 (dos camadas, este trabajo), las cuales concuerdan con los valores obtenidos en otras regiones. Los individuos más pequeños observados en aguas de la Provincia del Cabo Oriental (Sudáfrica) midieron 67 cm de LT (Smale 1991). El espécimen más pequeño observado por Garrick (1982) midió 58,5 cm de LT, mientras que el embrión más grande midió 67 cm de LT. El tamaño medio de las dos camadas halladas en Argentina previamente a este trabajo fue de $56,86 \pm 1,57$ y $62,61 \pm 2,03$ cm de LT (Chiaramonte 1996). Los individuos más pequeños del Atlántico Sudoccidental son 7 especímenes de Río de Janeiro que medían entre 65 y 69,5 cm de LT (Bigelow & Schroeder 1948). Estos datos sugieren que los embriones de alrededor de 60 cm de LT están cercanos a la talla de nacimiento. Se han registrado camadas con embriones entre 56 y 62 cm de LT en octubre frente a Necochea (Chiaramonte 1996) y en diciembre en Bahía Anegada (este trabajo). La única camada con embriones entre 38 y 42 cm de LT fue capturada en febrero en Bahía Anegada. Estos datos, aunque limitados, sugieren que

el alumbramiento puede ocurrir de octubre a diciembre (primavera y principios de verano), lo que coincide con resultados similares en Sudáfrica (Cliff & Dudley 1992).

Se encontraron sólo dos hembras grávidas en 207 hembras examinadas. Similarmente, Chiaramonte (1996) halló sólo dos hembras grávidas en una muestra de 40 hembras. Además no se registró la presencia de individuos juveniles menores de 100 cm de LT en los tres años de muestreo. La ausencia de *C. brachyurus* en aguas bonaerenses durante el invierno (Chiaramonte 1998b, este trabajo) invalida la hipótesis alternativa de que el alumbramiento ocurra durante el invierno en Bahía Anegada. Estos resultados no apoyan la hipótesis de la presencia de un área de cría de *C. brachyurus* en Bahía Anegada. Este es un resultado inesperado, teniendo en cuenta los patrones observados en otras regiones. Los individuos más pequeños de *C. brachyurus* registrados en el Atlántico Sudoccidental fueron capturados en Río de Janeiro, es decir en el extremo ecuatorial de la distribución geográfica regional de *C. brachyurus*. Se necesitan datos más ampliamente distribuidos espacio-temporalmente para localizar las áreas de cría de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental.

La información presentada permite obtener una visión inicial de la distribución estacional de *C. brachyurus* en la costa atlántica sudamericana. *C. brachyurus* pasa la primavera y el verano en aguas costeras del norte de Argentina y hacia fines de marzo las abandona. La localización exacta de la población en invierno es desconocida, pero es sugerente que los especímenes capturados en Brasil (Sadowsky 1967, Vooren 1997, Soto 2000) y Uruguay (Abella 1972, Meneses datos no publicados) se obtuvieron en otoño e invierno. Por otra parte, la especie es muy raramente capturada en aguas oceánicas fuera de la plataforma continental (Amorim et al. 1998, Marín et al. 1998), lo que indicaría que *C. brachyurus* no abandona la plataforma continental. Se necesita de

muestreos intensivos en la costa uruguaya para evaluar el posible uso de esa región como lugar de invernada de *C. brachyurus*.

En Sudáfrica *C. brachyurus* es abundante en las aguas cálidas de KwaZulu-Natal durante los meses de invierno y su abundancia disminuye abruptamente en primavera y verano (Cliff & Dudley 1992). Similarmente, en el Atlántico Sudoccidental, *C. brachyurus* es encontrado en aguas más cálidas del sur de Brasil y Uruguay durante el invierno. En las aguas templadas de Nueva Zelanda *C. brachyurus* también está presente sólo durante el verano (Ayling & Cox 1982, Cox & Francis 1997).

Hacia octubre, *C. brachyurus* es abundante frente a Necochea (Chiaromonte 1998b). En Bahía Anegada, los registros más tempranos de *C. brachyurus* son del mes de diciembre, lo que indica que no se mueven hacia el sur hasta fines de la primavera (i.e. diciembre). En Sudáfrica, *C. brachyurus* arriba a las costas de KwaZulu-Natal siguiendo los cardúmenes del clupeoideo *Sardinops ocellatus*, que constituye su presa más común (69-95% en frecuencia de ocurrencia) (Cliff & Dudley 1992). Los análisis de contenido estomacal de especímenes de Bahía Anegada muestran que la especie pelágica predominante en la dieta de *C. brachyurus* varía de acuerdo al sexo y estadio ontogenético (Capítulo 10), lo que indica que *C. brachyurus* migra hacia el sur sin seguir a una presa en particular.

La temperatura puede afectar directamente la distribución de *C. brachyurus* (Cliff & Dudley 1992) y puede ser un factor a tener en cuenta al explicar la distribución de la especie en las costas bonaerenses. Durante la primavera (i.e. septiembre a noviembre), frente a Necochea existe una masa de agua con temperaturas de 14-15°C, mientras que en esa época la temperatura del agua en Bahía Anegada es de alrededor de 12°C (Martos & Piccolo 1988). En verano (i.e. diciembre a marzo), la temperatura del agua de Bahía Anegada sube hasta 16°C (Martos & Piccolo 1988). Esto sugiere que las

temperaturas del agua de primavera en Bahía Anegada son demasiado frías como para que la especie llegue hasta esa zona, ya que *C. brachyurus* ingresa a Bahía Anegada sólo cuando la temperatura allí se elevó hasta los valores de octubre de Necochea.

Las proporciones de sexos de los juveniles tuvieron sus máximas desviaciones de la relación 1:1 en enero y febrero (Tabla 3.1). En marzo, las desviaciones en las proporciones sexuales se debieron a cambios en las proporciones de adultos (Tabla 3.1). Cuando se combinan los datos con los de Chiaramonte (1998) se observa que desde octubre a marzo la proporción de sexos no varía significativamente de 1:1 (Tabla 3.1). La proporción total de hembras durante octubre frente a Necochea (1,75:1; 1:1; Chiaramonte 1998) es más baja que la de enero-marzo en Bahía Anegada (Tabla 3.1). Estos datos sugieren que las hembras se mueven hacia el sur durante el verano, segregándose de los machos. En KwaZulu-Natal la proporción de sexos está dominada por los machos durante el verano (Cliff & Dudley 1992), lo que sugiere que las hembras se mueven aguas afuera o hacia el sur como en el Atlántico Sudoccidental.

La mayoría de los individuos presentes en Bahía Anegada son hembras juveniles. Este estadio es de un gran valor demográfico y su conservación es crucial para mantener viable la población de *C. brachyurus* (ver Capítulo 15). Por consiguiente, Bahía Anegada puede jugar un rol importante en la conservación de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental a través de la protección de hembras juveniles.

Tabla 3.1. Proporción de sexos mensual total, de juveniles, y de adultos del tiburón *Carcharhinus brachyurus* en Bahía Anegada, Argentina. La significancia estadística (H_0 : proporción no diferente a 1:1) fue evaluada con la prueba chi cuadrado con la corrección de Yates.

Comparación		Diciembre	Enero	Febrero	Marzo
Total (hembras por macho; n)		1.26; 43	1.97; 113	3.04; 88	2.44; 55
	χ^2	0.372	11.469	21.753	8.8
	P	0.542	0.0007	3.10×10^{-6}	0.003
Juveniles (hembras por macho; n)		1.58; 31	2.94; 67	8.5; 57	1.86; 20
	χ^2	1.161	15.284	33.965	1.25
	P	0.281	9.25×10^{-5}	5.61×10^{-9}	0.263
Adultos (hembras por macho; n)		0.71; 12	1.19; 46	0.94; 31	2.89; 35
	χ^2	0.083	0.196	0.000	7.314
	P	0.773	0.658	0.950	0.007

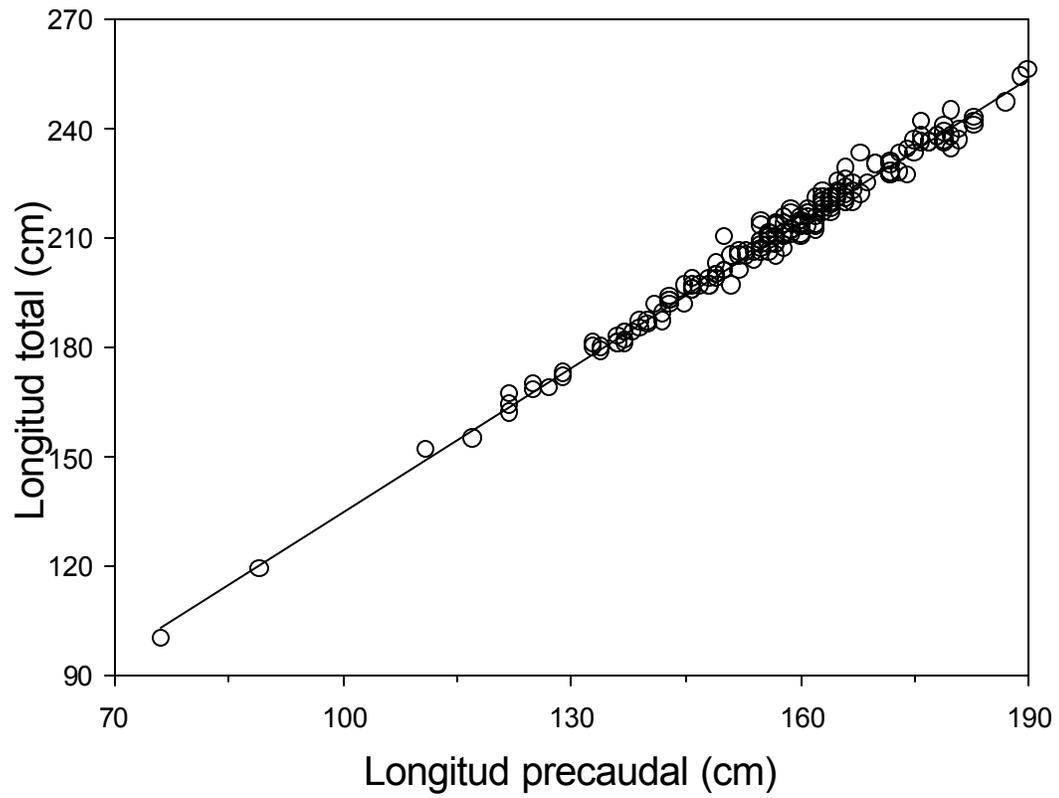


Figura 3.1. Relación entre la longitud precaudal y la longitud total del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental.

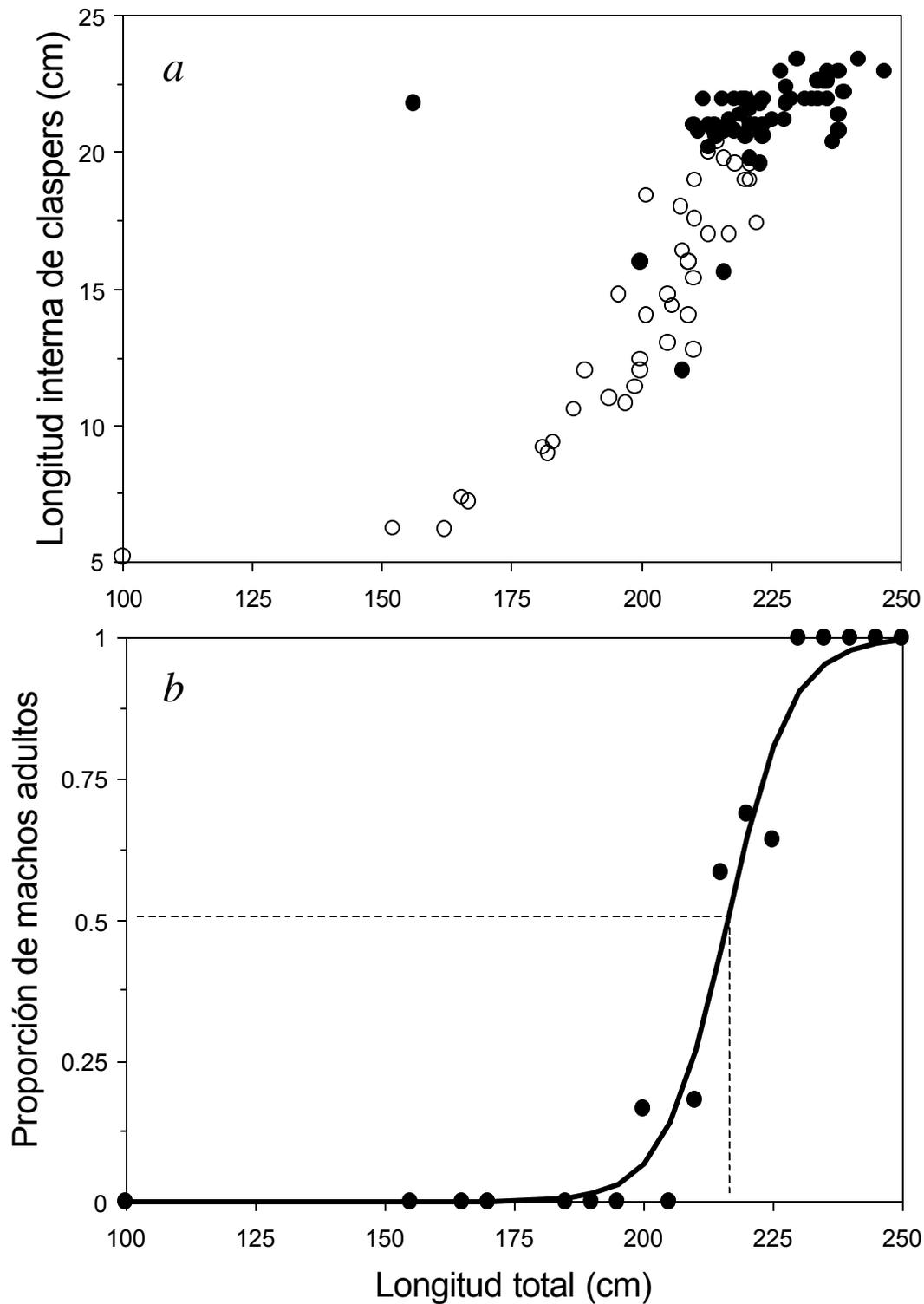


Figura 3.2. a) Relación entre la longitud y la longitud interna de los claspers de machos del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental. Círculos blancos: individuos juveniles, círculos negros: individuos adultos. b) Proporción de machos adultos por intervalo de longitud total de 5 cm. Las líneas punteadas marcan la longitud a la cual el 50% de la población es adulta.

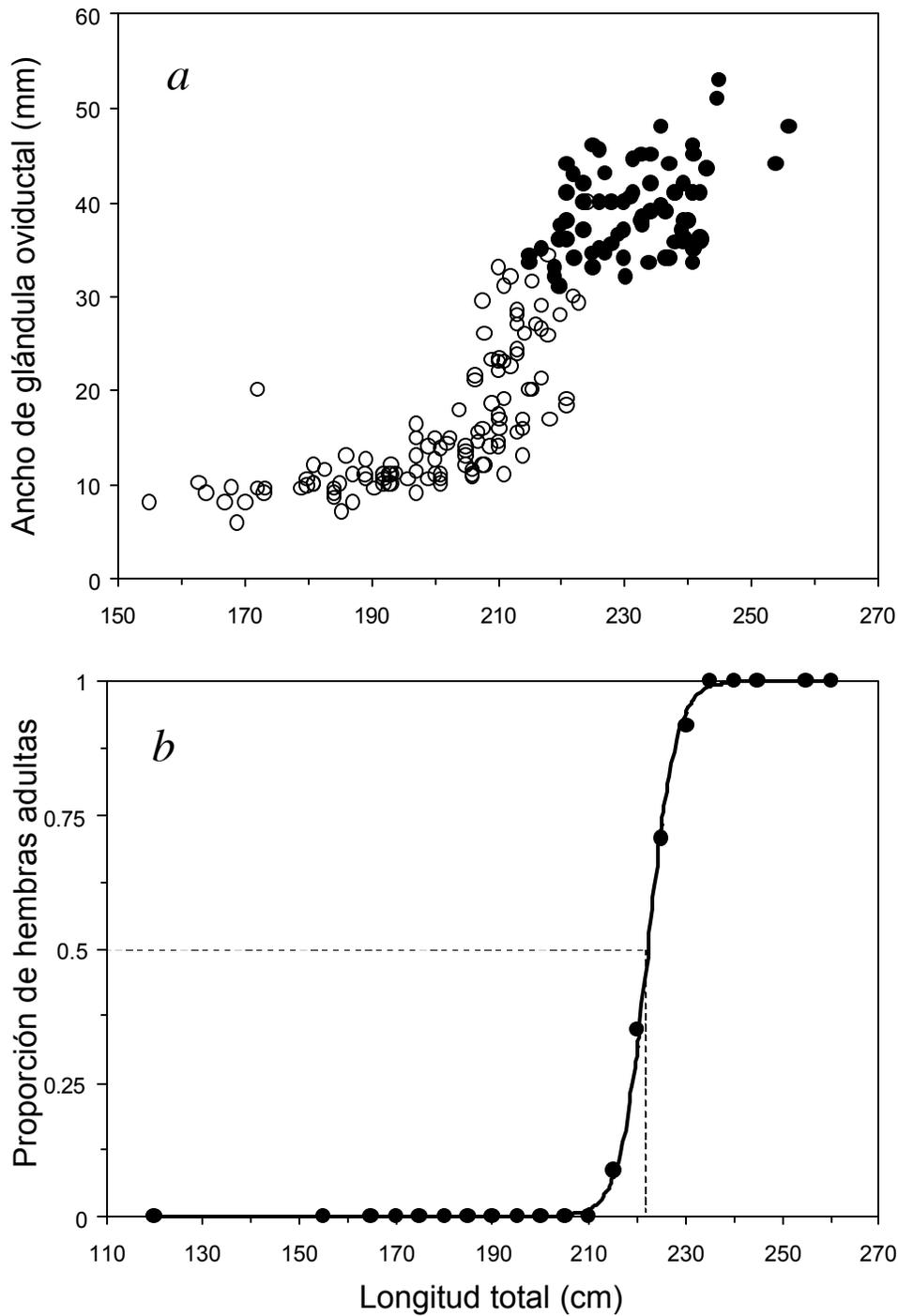


Figura 3.3. a) Relación entre la longitud total y el ancho de las glándulas oviductales de hembras del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental. Círculos blancos: individuos juveniles, círculos negros: individuos adultos. b) Proporción de hembras adultas por intervalo de longitud total de 5 cm. Las líneas punteadas marcan la longitud a la cual el 50% de la población es adulta.

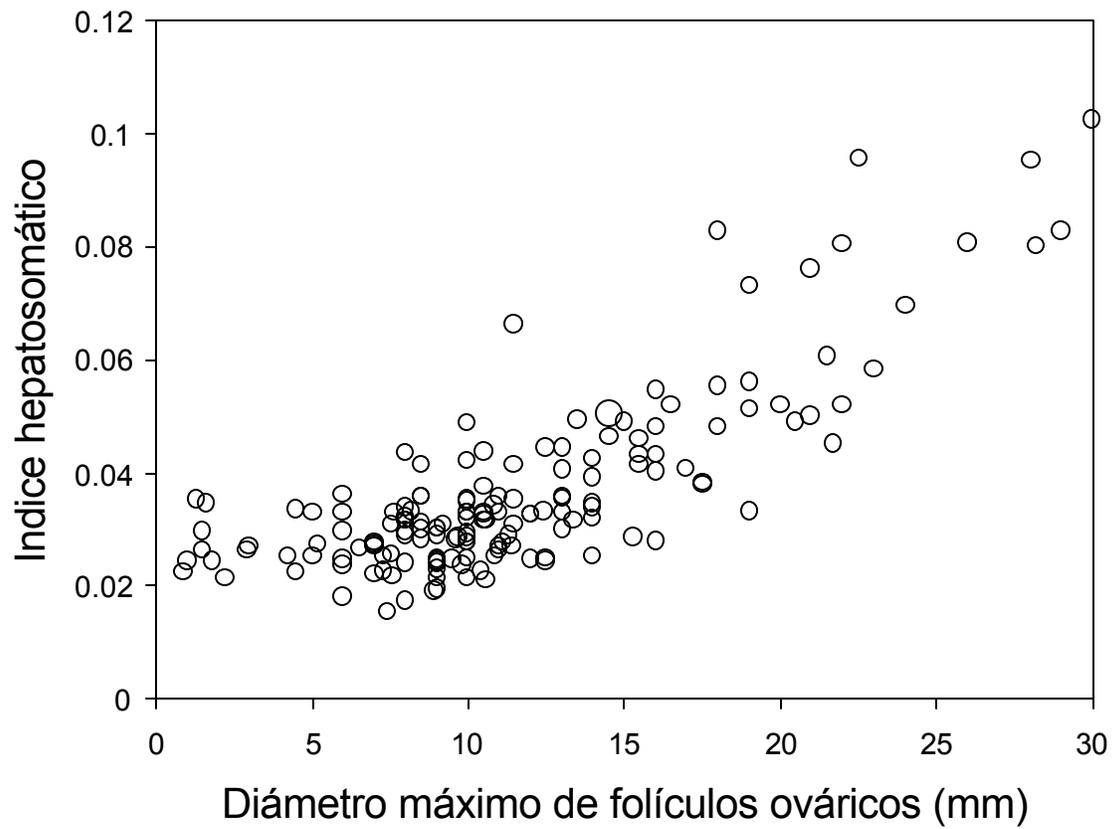


Figura 34. Relación entre el diámetro máximo de los folículos ováricos y el índice hepatosomático de hembras del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental.

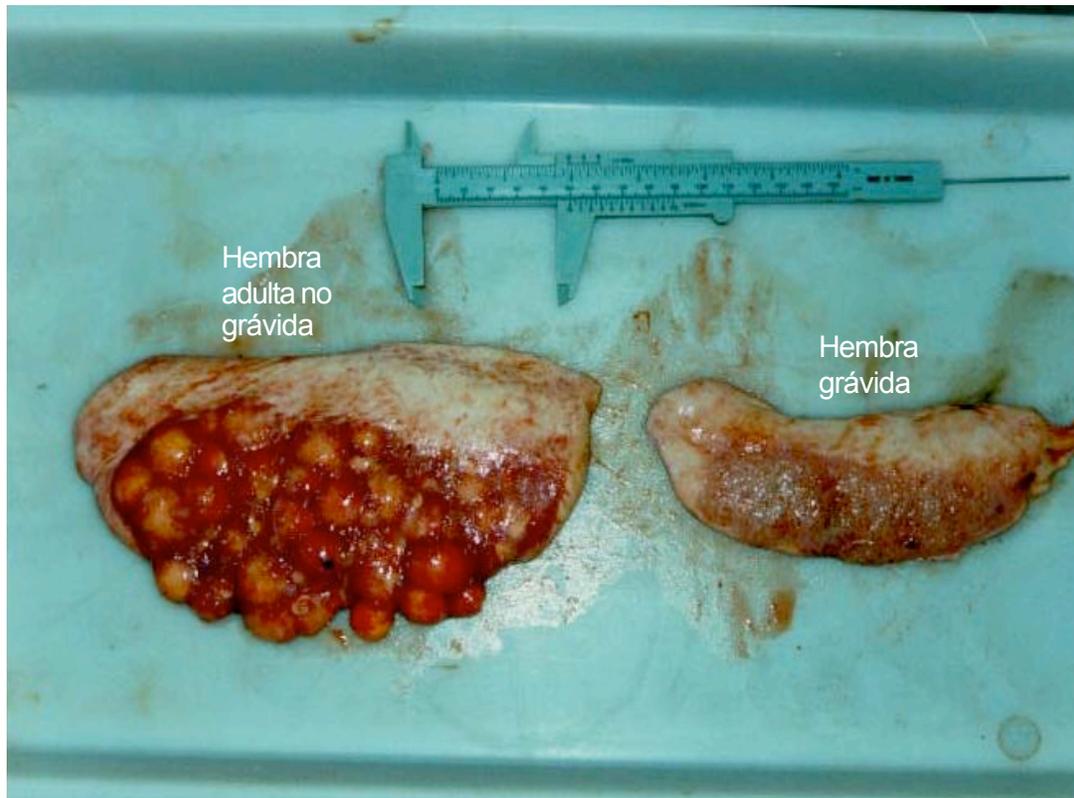


Figura 3.5. Ovario de una hembra adulta no grávida (LT = 231,4 cm) con folículos ováricos en maduración de aproximadamente 20 mm de diámetro y ovario de una hembra grávida (LT = 239,4 cm) con folículos ováricos de menos de 1 mm de diámetro, del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina. Apertura del calibre: 5 cm.

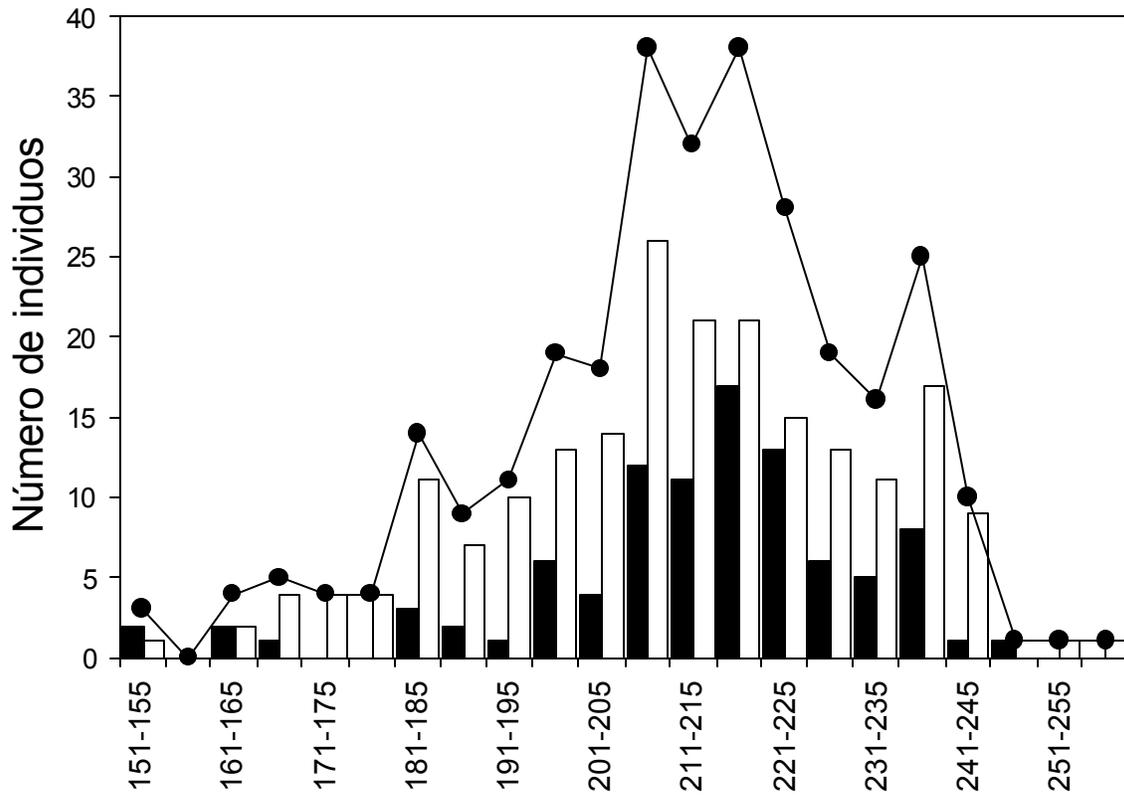


Figura 3.6. Distribución de frecuencia de tallas del tiburón *Carcharhinus brachyurus* en Bahía Anegada, Argentina. Barras blancas: hembras, barras negras: machos, círculos negros unidos: total.

Ecología reproductiva de *Galeorhinus galeus*

Introducción

La historia de vida del cazón, *Galeorhinus galeus*, está caracterizada por crecimiento lento, elevada longevidad (hasta 50 años, Olsen 1984), edad de madurez tardía (Stevens 1999, Capítulo 8), baja fecundidad (Peres & Vooren 1991, Stevens 1999) y baja mortalidad (Stevens 1999). Estas características lo hacen altamente vulnerable a la explotación pesquera (Stevens 1999).

En el Atlántico Sudoccidental, la talla a la cual el 50% de las hembras alcanza la madurez sexual fue estimada en 124 cm de LT (Peres & Vooren 1991, Chiaramonte 2000). Se estimó la duración del ciclo reproductivo femenino en 3 años, comprendiendo un año de gestación más dos años de maduración del folículo ovárico (Peres & Vooren 1991). Se cree que es una especie migratoria que viaja estacionalmente entre el sur de Brasil y el norte de la Patagonia (Vooren 1997). *G. galeus* está presente en la plataforma continental del sur de Brasil sólo durante los meses de invierno (junio a septiembre) a profundidades de alrededor de 100 m, en el mes de octubre abandona esa área y está ausente en primavera y verano (Peres & Vooren 1991). Basado en estos datos, Vooren (1997) propuso que, en el Atlántico Sudoccidental, *G. galeus* pasa el invierno en la parte norte de su rango de distribución regional (sur de Brasil, 30°-34°30'S) y migra hacia el sur en verano (hacia el norte de Argentina, 35°-45°S). Esta migración estaría relacionada con el alumbramiento que ocurriría en áreas costeras del norte de Argentina (Vooren 1997, Tricas et al. 1997, Walker 1999). Esta hipótesis no ha podido ser aceptada o rechazada debido a la falta de información comparativa sobre la historia de

vida de *G. galeus* en aguas argentinas (Menni 1986). Los datos disponibles sobre la biología reproductiva de *G. galeus* en Argentina son escasos y no fueron tomados sobre períodos de tiempo prolongados (Menni 1985, Menni et al. 1986, Chiaramonte 2000), lo que impide hacer inferencias sobre posibles movimientos migratorios.

En este capítulo se analiza la ecología reproductiva de *G. galeus* durante todo el período de residencia de *G. galeus* en Bahía Anegada. En particular se estiman la talla de madurez, la duración del ciclo reproductivo femenino, la época de alumbramiento, tiempo de gestación, parámetros de crecimiento embrionario y abundancias relativas mensuales.

Materiales y Métodos

Se analizaron 411 individuos (123 machos y 288 hembras) de *Galeorhinus galeus*.

Además de la longitud total (LT) y la longitud precaudal (LPC) se tomó también la longitud total con el lóbulo dorsal de la aleta caudal alineado al eje antero-posterior del cuerpo (LT_a). Esto se hizo para permitir las comparaciones con los datos de Peres & Vooren (1991) quienes registraron LT_a en lugar de LT. Todas las medidas que se presentan en este capítulo corresponden a LT.

Para cada hembra, se registró el número de folículos ováricos, el número y LT de embriones en el útero, el número de huevos no viables en los úteros y el número de folículos ováricos atrésicos. Se consideraron atrésicos los folículos flácidos con vitelo de apariencia granulada e invadidos por vasos sanguíneos. El número de folículos ováricos fue considerado como la fecundidad potencial máxima, y el número de embriones viables fue considerado como la fertilidad (Helfman et al. 1997). Se construyeron líneas de regresión de fecundidad y fertilidad con LT. La significancia de

la relación entre fecundidad y fertilidad con LT fue evaluada contrastando la hipótesis nula de no correlación. La hipótesis nula de no diferencias en las pendientes y ordenadas al origen de cada regresión se evaluó con la prueba t de Student (Zar 1984).

La LT de los embriones fue graficada por fecha desde octubre de 1999 hasta marzo de 2001. Esto permitió inferir la época de alumbramiento y la duración de la gestación. Una vez que se conoció el período de gestación, la LT media de las camadas fue graficada contra el tiempo de gestación (en días) para calcular los parámetros de crecimiento embrionarios. Las LT medias de los embriones en invierno (mayo, junio, julio, agosto y septiembre) fueron tomadas de Peres & Vooren (1991). Se ajustó un modelo de crecimiento embrionario mediante procedimientos de máxima verosimilitud (Roa et al. 1999).

Los cambios en el diámetro máximo de los folículos ováricos, índice hepatosomático e índice gonadosomático en relación a la LT fueron analizados para identificar los estadios reproductivos de hembras adultas no grávidas.

La abundancia de *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada fue estimada desde octubre a abril como captura por unidad de esfuerzo (CPUE) separadamente para los tres años de muestreo. La CPUE fue definida como número de cazones capturados por embarcación por salida de pesca diaria. Las diferencias mensuales en CPUE media fueron evaluadas por medio de un ANOVA de una vía. Se aplicó la prueba de Tukey para localizar las diferencias cuando el ANOVA detectó diferencias significativas (Zar 1984).

Las variaciones mensuales en abundancia relativa de cada sexo y estadio sexual fueron analizadas calculando la proporción de cada grupo sobre el número total de individuos examinados en cada mes.

Las distribuciones de frecuencias de tallas y proporciones de sexos fueron analizadas para cada mes. Adicionalmente, se construyó una distribución de frecuencias de tallas con datos provenientes de dos cruceros de investigación (n = 260 individuos). Estos cruceros se llevaron a cabo en noviembre de 1998 (1 lance) y noviembre de 1999 (5 lances) frente a Bahía Anegada en aguas más profundas (profundidad media = 32,5 ± 7,5 m) que en las que se desarrolla la pesquería recreativa (generalmente 5-10 m, profundidad máxima aproximadamente 20 m). Los lances tuvieron una duración de 15 minutos a una velocidad de 7,4 km/h (i.e. 4 nudos) y la apertura de malla de la red empleada fue de 120 mm.

Resultados

La relación entre LPC y LT (Fig. 4.1a) y LT_a y LT (Fig. 4.1b) fueron las siguientes:

$$LT(\text{cm}) = 1,119 \times LPC(\text{cm}) + 13,738$$

$$(r = 0,967; n = 364, \text{rango de } LT = 92-153,2 \text{ cm de } LT)$$

$$LT_a(\text{cm}) = 0,995 \times LT(\text{cm}) - 2,353$$

$$(r = 0,995; n = 234, \text{rango de } LT = 97-152,8 \text{ cm de } LT)$$

El macho más pequeño examinado midió 49,2 cm de LT y el más grande 152,8 cm de LT. El macho adulto más pequeño midió 119 cm de LT y el juvenil más grande 108,8 cm de LT (Fig. 4.2).

El rango de LT de las hembras examinadas fue de 48,3 a 153,2 cm. La hembra adulta más pequeña midió 118 cm de LT y la hembra juvenil más grande midió 129 cm de LT

(Fig. 4.3a). El ancho máximo de úteros de las hembras juveniles fue de 27 mm, pero la mayoría de las hembras juveniles tuvo úteros de menos de 19 mm de ancho. El ancho mínimo de úteros de las hembras adultas fue de 10,5 mm, pero la mayoría tuvo úteros de más de 17 mm hasta un máximo de 155 mm en hembras grávidas con embriones a término (Figura 4.3a). Las glándulas oviductales de las hembras juveniles tuvieron un ancho máximo de 25 mm. En las hembras adultas, las glándulas oviductales fueron siempre mayores de 19 mm de ancho con un máximo de 45 mm en hembras en ovulación (Fig. 4.3b). La talla a la cual el 50% de las hembras son adultas fue de 124,72 cm de LT (Fig. 4.4).

Los coeficientes de correlación de la fecundidad ($r = 0,57$; $t = 9,18$; $n = 174$; $P < 0,000001$) y la fertilidad ($r = 0,60$; $t = 9,90$; $n = 174$; $P < 0,000001$) con la LT fueron significativamente diferentes a 0, indicando que tanto la fecundidad como la fertilidad se incrementaron con la LT de las hembras. Los parámetros de las relaciones lineales estimadas fueron: pendiente = 0,3765 y ordenada al origen = -22,264 para la relación fecundidad-LT; y pendiente = 0,3841 y ordenada al origen = -28,03 para la relación fertilidad-LT. Las pendientes de ambas líneas no fueron significativamente diferentes ($t = 1,803$; g.l. = 344; $P = 0,072$), pero la ordenada al origen de la fecundidad fue significativamente mayor que el de la fertilidad ($t = 1,805$; g.l. = 345; $P = 0,036$). En promedio, la fertilidad fue 1,77 crías más baja que la fecundidad. Esta diferencia fue constante en todo el rango de tallas examinado, lo que indica que las diferencias no dependen del tamaño de la hembra (Fig. 4.5).

Los embriones más grandes se encontraron siempre hacia fines de octubre y noviembre y coincidió con la ovulación (Fig. 4.6a), lo que indica que la gestación dura 12 meses. El crecimiento embrionario mostró un patrón sigmoideo que se ajustó bien al modelo de Gompertz (i.e. $L_t = L_\infty \exp(-k^{-1} \exp[a-kt])$); donde t es la edad en días, L_t es

LT a la edad t y L_{∞} , a y k son parámetros del modelo que en este caso toman los valores 29,77; -1,171; y 0,021; respectivamente; Fig. 4.6b).

Se detectó la presencia en Bahía Anegada de dos estadios de hembras adultas no grávidas, claramente separables por sus diferencias en el IGS (Prueba de Mann-Whitney; $U = 427$; $n_1 = 14$; $n_2 = 25$; $P = 3,02 \times 10^{-7}$; Fig. 4.7a) y en el diámetro máximo de sus folículos ováricos ($t = 22,35$; g.l. = 37; $P < 0,000001$; Fig. 4.7b). Uno de estos estadios tuvo valores de IGS de entre 0,027 y 0,07 (media = $0,040 \pm 0,0099$) y diámetros de folículos ováricos entre 42 y 57,5 mm (media = $49,38 \pm 4,11$). Estas hembras estaban a punto de entrar a la ovulación. El otro estadio tuvo valores de IGS de 0,0037 a 0,008 (media = $0,0056 \pm 0,0014$) y diámetros de folículos ováricos de entre 17,5 y 27,5 mm (media = $22,43 \pm 2,45$). De esta manera, se observaron cuatro estadios sexuales de hembras en Bahía Anegada: hembras juveniles de hasta 129 cm de LT con folículos ováricos translúcidos o blanquecinos menores de 19 mm de diámetro; hembras adultas no ovulantes con folículos ováricos con vitelo, úteros vacíos e IGS como se describió anteriormente; hembras adultas en ovulación con folículos ováricos grandes e IGS como se describieron anteriormente y úteros vacíos o parcialmente llenos dependiendo del mes; y hembras grávidas con embriones a término, con desarrollo de ovarios y folículos ováricos similar a los de las hembras juveniles.

Se hallaron diferencias significativas en la CPUE mensual de *G. galeus* en los tres años estudiados (1998-99: $F = 5,44$; g.l. = 4; $P = 0,002$; 1999-2000: $F = 12,62$; g.l. = 6; $P < 0,000001$; 2000-01: $F = 36,55$; g.l. = 5; $P < 0,000001$; Fig. 4.8).

Los machos dominaron las capturas en octubre y abril (63-71% de los individuos examinados), alcanzando su abundancia más baja desde noviembre a marzo (Fig. 4.9). Por el contrario, las hembras fueron más abundantes que los machos desde noviembre a marzo (67-100%) y tuvieron sus menores abundancias en octubre y abril (28-36%, Fig.

4.9). Las hembras adultas con úteros vacíos tuvieron su máximo en octubre y noviembre (16-31%) y el máximo de las hembras adultas con ovocitos recién ovulados en los úteros ocurrió en diciembre y enero (50-100%). Las hembras con embriones en los úteros fueron más comunes en marzo (75-100%, Fig. 4.9). Sin embargo, las hembras con embriones a término en sus úteros fueron más comunes en octubre y noviembre.

Las distribuciones de frecuencia de tallas obtenidas de la pesquería recreativa muestran que el rango de tallas de los machos no varía sustancialmente entre octubre, noviembre y abril. Por el contrario, las hembras mostraron diferencias en las distribuciones de tallas mensuales, con las hembras más pequeñas en octubre y abril (Fig. 4.10). Las distribuciones de frecuencias de tallas obtenidas con red de arrastre de fondo mostraron que individuos juveniles de alrededor de 110 cm de LT están presentes en Bahía Anegada en noviembre y que los individuos mayores de 130 cm de LT son raros en estas muestras (Fig. 4.11).

Discusión

Los parámetros reproductivos de *Galeorhinus galeus* estimados en este trabajo coinciden con los observados en el sur de Brasil. Además, el patrón de variación temporal de la CPUE en Bahía Anegada es complementario con el del sur de Brasil. Estos resultados sustentan la hipótesis sobre movimientos migratorios entre Brasil y Argentina (Vooren 1997).

La talla de madurez de las hembras concuerda con las estimaciones previas de Brasil (Peres & Vooren 1991) y Argentina (Chiaramonte 2000). La LT máxima (153 cm de LT) es menor que la LT máxima de los individuos del Pacífico Nororiental (alrededor de 200 cm; Roedel & Ripley 1950, Hart 1988), del sur del Mediterráneo (200 cm;

Capapé & Mellinger 1988), y el sur de Australia (175 cm; Last & Stevens 1994). Estas observaciones confirman las variaciones en tamaño máximo observadas por Walker (1999), quien halló el mismo patrón. Es común observar variaciones geográficas en la talla de madurez sexual y el tamaño máximo de los elasmobranquios (Menni 1985, Bonfil et al. 1993, Taniuchi et al. 1993, Lucifora et al. 1998), lo que refleja la plasticidad de estos parámetros.

Es común que la fecundidad de los tiburones varíe dependiendo del tamaño de las hembras (Olsen 1984, Capapé & Mellinger 1988, Peres & Vooren 1991, Chiaramonte 2000). En promedio, las hembras del Atlántico Sudoccidental tienen fertilidades más altas que las hembras de Australia (Fig. 4.5). En el rango de LT superior a la LT máxima de las hembras del Atlántico Sudoccidental (>155 cm), las hembras del sur de Australia alcanzan fertilidades similares a las máximas fertilidades de las hembras del Atlántico Sudoccidental. A pesar de las diferencias en LT máxima, las fertilidades máximas medias son casi iguales en el sur de Australia y en el Atlántico Sudoccidental, debido a una fertilidad media más baja de las hembras de Australia (Fig. 4.5). Sin embargo, podrían existir diferencias importantes en la fertilidad anual si las hembras de Australia tuvieran un ciclo reproductivo de 2 años de duración en lugar de uno de 3 años (Olsen 1984, Stevens 1999).

La diferencia entre fertilidad y fecundidad se mantuvo constante entre distintas clases de talla, como lo indican las líneas paralelas de ambas regresiones (Fig. 4.5). Esta constancia implica que las hembras más grandes pierden una proporción menor de su producción de ovocitos que una hembra más pequeña. Por ejemplo, una hembra precoz de 120 cm de LT perderá, en promedio, el 4,6% de su fecundidad, mientras que una hembra de 140 cm de LT perderá sólo el 2,7%. Además del incremento en números

absolutos del tamaño de la camada, esta diferencia relativa es otro factor que promueve la selección de la maduración sexual tardía en las hembras.

La observación de 3 estadios reproductivos de hembras adultas apoya la hipótesis de un ciclo reproductivo femenino de 3 años propuesta para las hembras del sur de Brasil (Peres & Vooren 1991). Estos estadios reproductivos concuerdan con el esquema propuesto por Menni et al. (1986) para *Mustelus schmitti*. Un ciclo reproductivo de 3 años implica una producción de 6-12 crías por año por hembra (media = $8,06 \pm 1,42$). Por el contrario, Capapé & Mellinger (1988) reportaron un ciclo reproductivo anual para las hembras del sur del Mediterráneo, y Olsen (1984) propuso un ciclo de 2 años para las hembras del sur de Australia.

Las fluctuaciones temporales de la CPUE complementan el patrón observado en el sur de Brasil. Las CPUE más altas en Bahía Anegada se observaron desde octubre a diciembre. En esa época, *G. galeus* desaparece de las aguas del sur de Brasil (Peres & Vooren 1991). A principios de octubre y abril, las CPUE en Bahía Anegada son bajas y las capturas están compuestas principalmente de machos. Las hembras grávidas y en ovulación arriban a Bahía Anegada a mediados de octubre y se retiran a fines de marzo. Concordantemente, las hembras grávidas se encuentran en el sur de Brasil desde marzo a septiembre (Ferreira & Vooren 1991, Peres & Vooren 1991). Esta complementaridad de las variaciones temporales en CPUE del sur de Brasil y Argentina apoya la hipótesis de movimientos migratorios estacionales entre ambas áreas. A la luz de los resultados obtenidos aquí, esta hipótesis es también sustentada por investigaciones previas. En agosto y septiembre, entre 39 y 42°S, sólo se encuentran juveniles de ambos sexos (Menni 1985). Frente a Mar del Plata (38°S) se hallaron sólo machos juveniles de enero a abril y hembras juveniles de enero a junio (Menni et al. 1986). Similarmente, durante el invierno, en las costas uruguayas sólo se encuentran machos (De Buen 1950). Estos

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

La presencia de hembras grávidas con embriones a término en Bahía Anegada indica que el alumbramiento ocurre en aguas argentinas durante fines de la primavera y principios del verano. Sin embargo, no se registró la presencia de neonatos de *G. galeus* en Bahía Anegada. En octubre y noviembre, se desarrolla en Bahía Anegada una pesquería local sobre *M. schmitti* con redes agalleras. Los neonatos y juveniles pequeños de *G. galeus* podrían ser vulnerables a estas redes, sin embargo no se observaron individuos de *G. galeus* capturados en esta pesquería (obs. pers). Además, durante el monitoreo de las embarcaciones dedicadas a la “pesca variada” (conformada por especies de pequeño y mediano tamaño, como *M. schmitti*) no se observaron neonatos o juveniles pequeños de *G. galeus*. La presencia de neonatos de *M. schmitti* en Bahía Anegada sugiere que las bahías abiertas son usadas como áreas de cría por *M. schmitti* (además de en Bahía Anegada esto ocurre en Bahía Engaño, 43°S, Van der Molen & Caille 2001). Esta diferencia en la localización de las áreas de cría ha sido observada también en el sur de Australia entre *G. galeus* y *Mustelus antarcticus* (Stevens 1999). Parece ser una diferencia fundamental entre las historias de vida de ambos géneros y tiene serias implicancias en la sustentabilidad de las pesquerías de estas especies (Stevens 1999).

G. galeus es sensible a las fluctuaciones de temperatura. West & Stevens (2001) mostraron que los cazones del sur de Australia se mueven en un intervalo de temperaturas de alrededor de 5°C. Las temperaturas más altas frente a Bahía Anegada (16-17°C) se registran entre enero y marzo, mientras en octubre y noviembre la temperatura del agua es de 12-13°C (Martos & Piccolo 1988). El bajo número de cazones capturados entre enero y marzo en Bahía Anegada podría deberse a desplazamientos hacia aguas un poco más profundas debido al calentamiento de la zona costera. Las muestras empleadas fueron, en su mayoría, obtenidas a profundidades de 5 10 m y el agua se calienta más rápido allí que a profundidades mayores.

Usualmente, el crecimiento postnatal de los elasmobranquios es descrito por el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy (Hoenig & Gruber 1990). De hecho, todos los datos sobre crecimiento de *G. galeus* se ajustan a este modelo (Olsen 1984, Ferreira & Vooren 1991, Moulton et al. 1992, Francis & Mulligan 1998, Capítulo 8). Por el contrario, el patrón de crecimiento embrionario parece ser más variable. Los embriones del tiburón azul, *Prionace glauca*, tienen un patrón de crecimiento lineal (Pratt 1979); los de *Rhizoprionodon terraenovae* (Parsons 1983, Castro & Wourms 1993) y *Carcharhinus limbatus* (Castro 1996) tienen un patrón similar al de Von Bertalanffy; y los embriones de *Carcharhinus isodon* muestran un patrón sigmoideo muy parecido al del modelo de Gompertz (Castro 1993b). Los datos presentados aquí sobre crecimiento embrionario de *G. galeus* (que comprenden todo el período embrionario) se ajustan al modelo de Gompertz. Durante el desarrollo embrionario un tiburón crece de un estadio de una célula a un individuo multicelular. Una parte sustancial del desarrollo embrionario es dedicado a la diferenciación de tejidos, órganos y sistemas, mientras que el desarrollo postnatal es, en gran medida, sólo crecimiento somático y maduración sexual. Estas diferencias cualitativas podrían explicar las diferencias existentes entre los

patrones de crecimiento embrionario y postnatal observadas en *G. galeus* y otros tiburones.

Luego del punto de inflexión de la curva de crecimiento, la tasa de crecimiento es menor. Es interesante remarcar que el punto de inflexión está localizado a 140-150 días de gestación (abril), cuando comienza el otoño, la temperatura del agua baja y las hembras grávidas migran hacia las aguas de plataforma externa del sur de Brasil. Además, una vez que llegan a la plataforma externa sudbrasileña, las hembras pasan el invierno a una temperatura de 11-15°C (Ferreira & Vooren 1991). Este cambio en la temperatura podría explicar en parte el decrecimiento de la tasa de crecimiento embrionario.

Los resultados presentados en este capítulo indican que los cazones de Argentina migran estacionalmente y muy posiblemente conforman una población única con los individuos del sur de Brasil y Uruguay. Por lo tanto, una estrategia de manejo común entre los tres países sería adecuada para asegurar un correcto manejo pesquero de *G. galeus*.

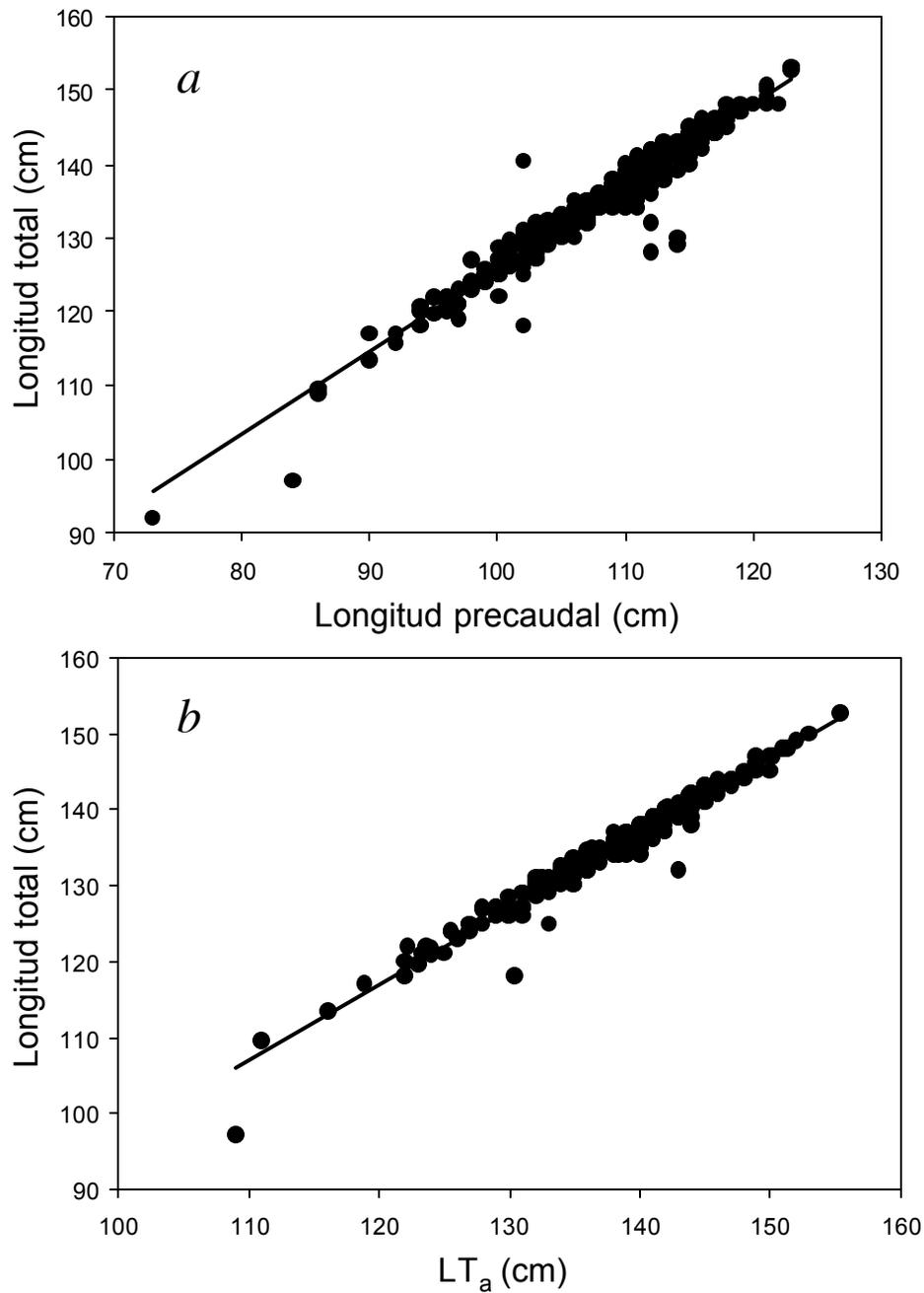


Figura 4.1. Relación entre longitud precaudal y longitud total (a) y longitud total con la aleta caudal alineada al eje antero-posterior del cuerpo (LT_a) y longitud total (b) de cazones, *Galeorhinus galeus*, de Bahía Anegada, Argentina.

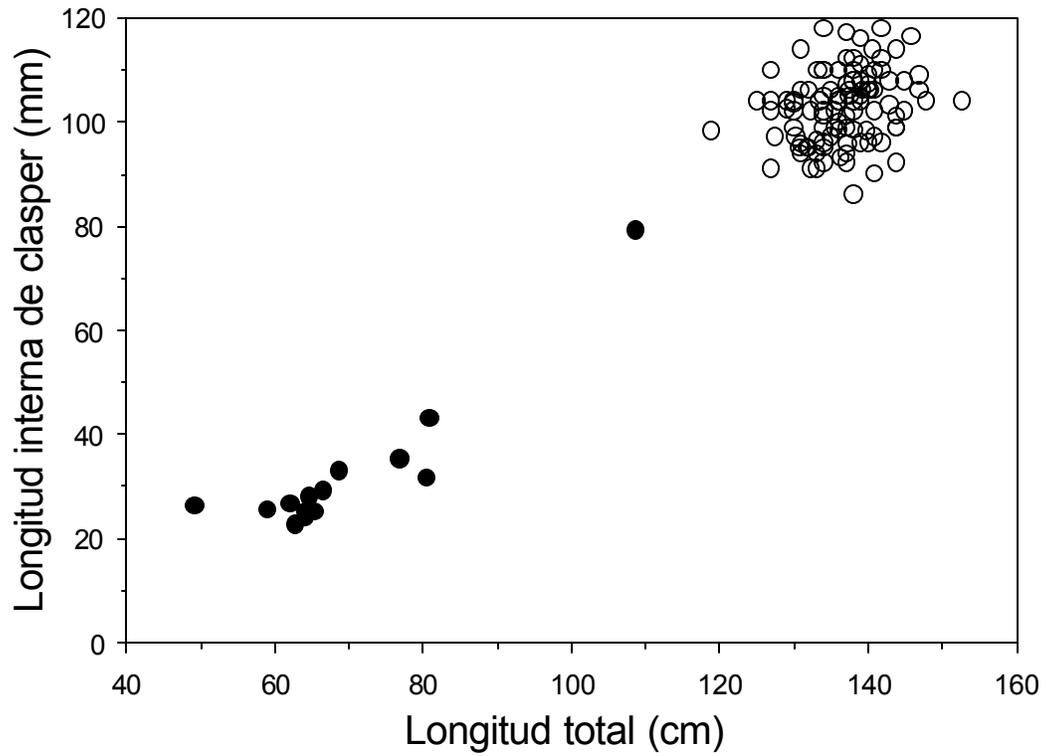


Figura 4.2. Relación entre la longitud total y la longitud interna del clasper en machos de cazones, *Galeorhinus galeus*, de Bahía Anegada, Argentina. Círculos negros: juveniles, círculos blancos: adultos.

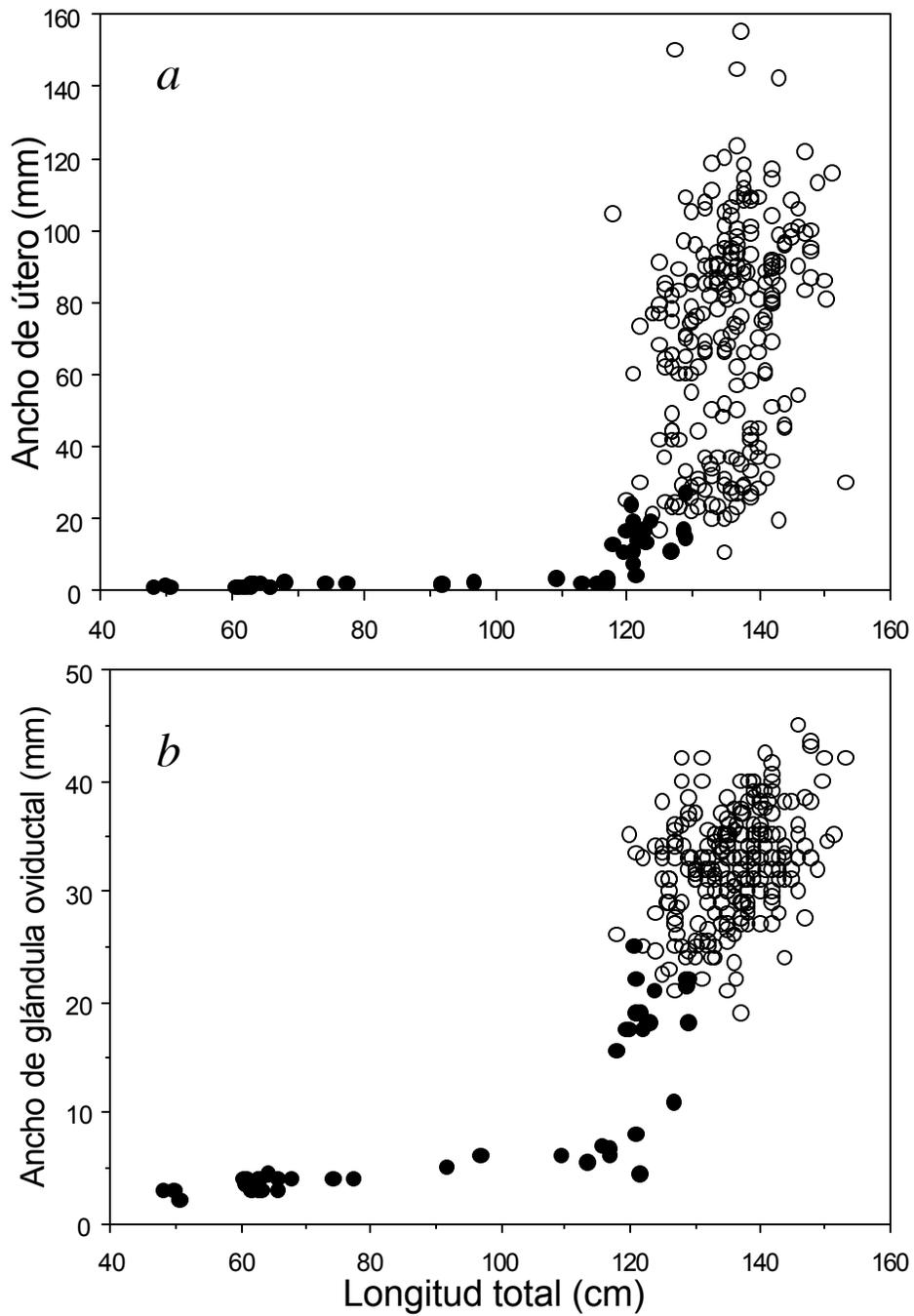


Figura 4.3. a) Relación entre la longitud total y el ancho de los úteros, y b) entre la longitud total y el ancho máximo de la glándula oviductal en hembras de cazón, *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina. Círculos negros: juveniles, círculos blancos: adultas.

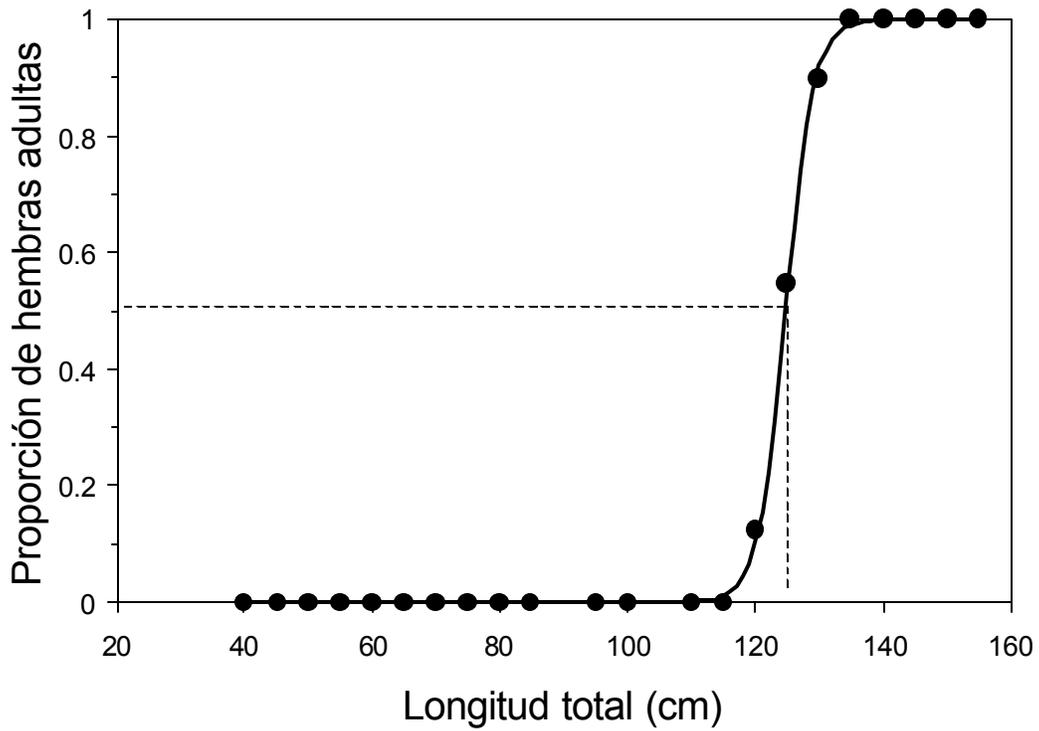


Figura 4.4. Proporción de hembras adultas por intervalos de talla de 5 cm en cazones, *Galeorhinus galeus*, de Bahía Anegada, Argentina. Las líneas punteadas marcan la longitud a la cual el 50% de las hembras son adultas.

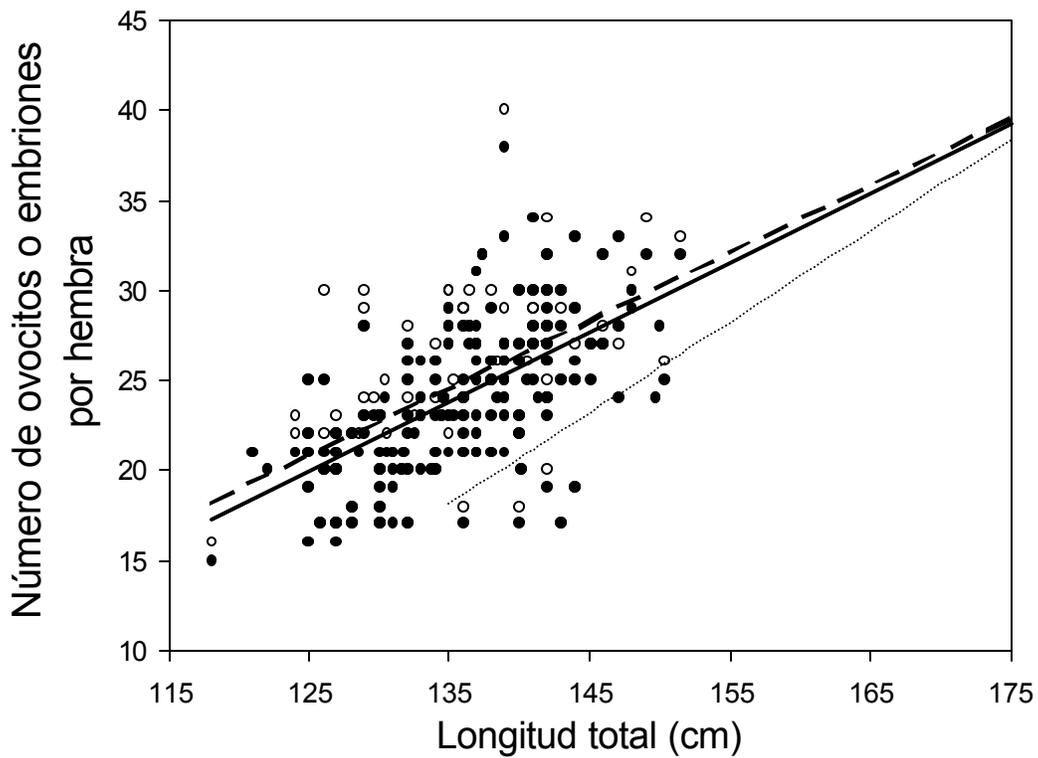


Figura 4.5. Relación entre longitud total y el número de ovocitos (círculos negros) en el ovario (fecundidad) y el número de embriones viables (círculos blancos) en los úteros (fertilidad) en hembras de cazón, *Galeorhinus galeus*, de Bahía Anegada, Argentina. La línea entera gruesa es la regresión lineal de la fertilidad, la línea punteada gruesa es la regresión lineal de la fecundidad y la línea punteada fina es la relación entre fertilidad y longitud total de los cazones del sur de Australia (tomada de Olsen 1984).

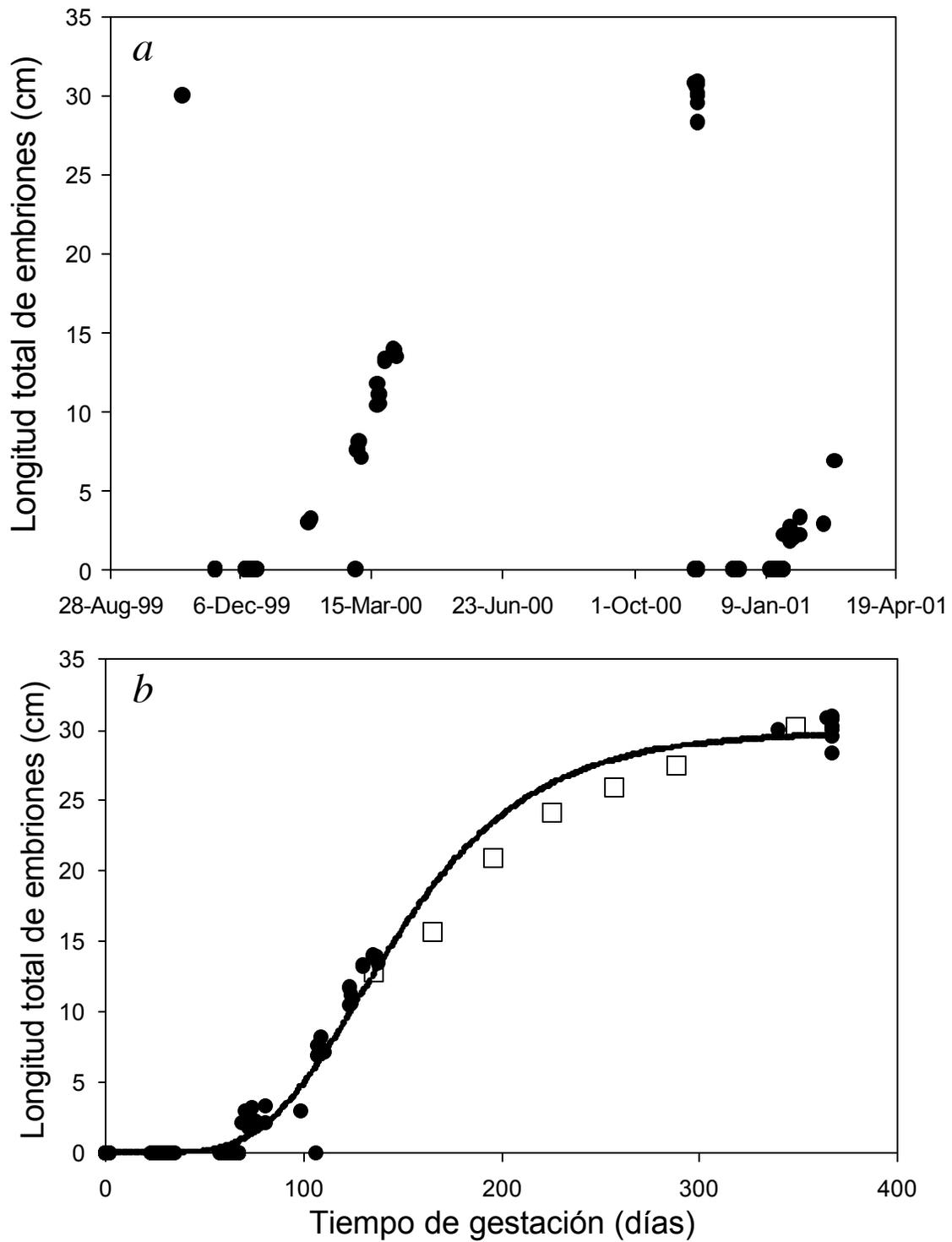


Figura 4.6. Crecimiento embrionario de cazones, *Galeorhinus galeus*, de Bahía Anegada, Argentina. **a)** Longitud total en función de la fecha, **b)** crecimiento; la línea es una curva de Gompertz, los círculos negros son datos observados en Bahía Anegada y los cuadrados blancos son datos tomados de Peres & Vooren (1991).

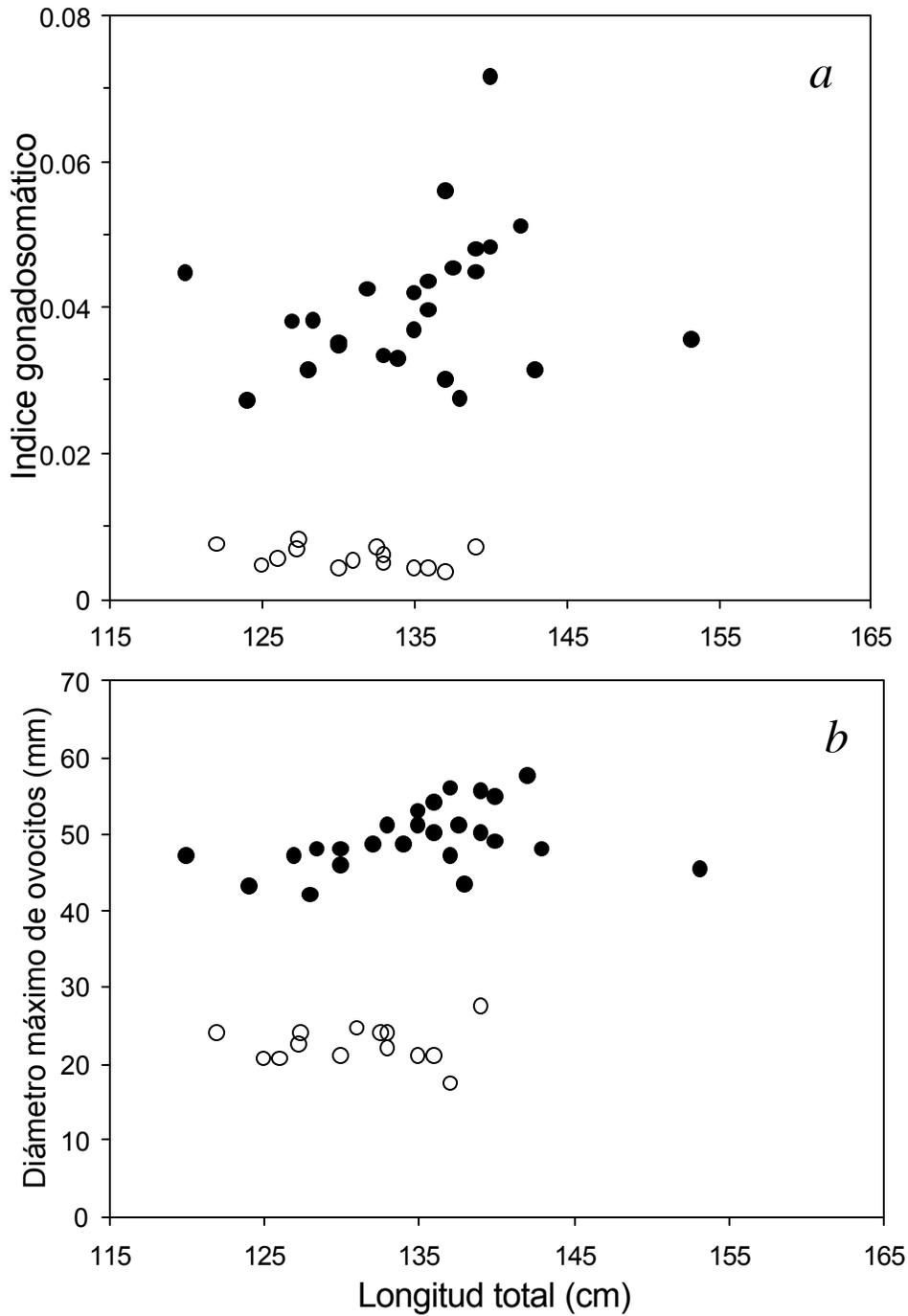


Figura 4.7. Relación de entre la longitud total e índice gonadosomático (a) y diámetro máximo de folículos ováricos (b), en cazones, *Galeorhinus galeus*, hembras adultas no grávidas de Bahía Anegada, Argentina. Los círculos blancos son hembras con folículos en maduración y los círculos negros son hembras a punto de ovular.

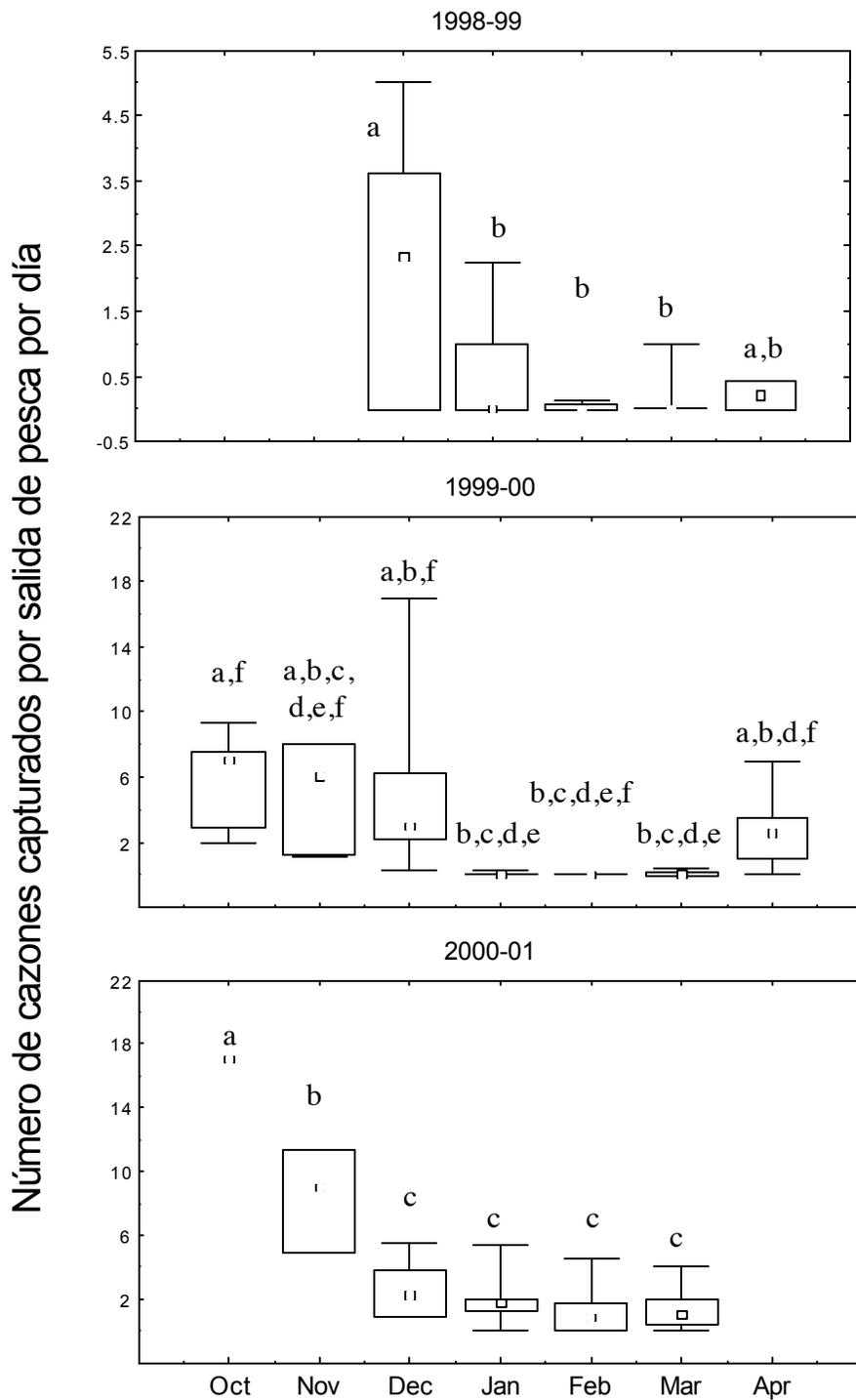


Figura 4.8. Captura por unidad de esfuerzo (como número de individuos capturados por salida de pesca por día) de cazones, *Galeorhinus galeus*, en Bahía Anegada, Argentina, durante tres temporadas de pesca (1998-99, 1999-00, 2000-01). Los cuadrados representan la mediana, los límites inferior y superior de los rectángulos representan el 25to y 75to percentil de la distribución, respectivamente, y las líneas muestran el rango entre la observación mínima y máxima. Las distribuciones con letras diferentes son distribuciones estadísticamente diferentes (prueba de Tukey). Oct: octubre, Nov: noviembre, Dec: diciembre, Jan: enero, Feb: febrero, Mar: marzo, Apr: abril.

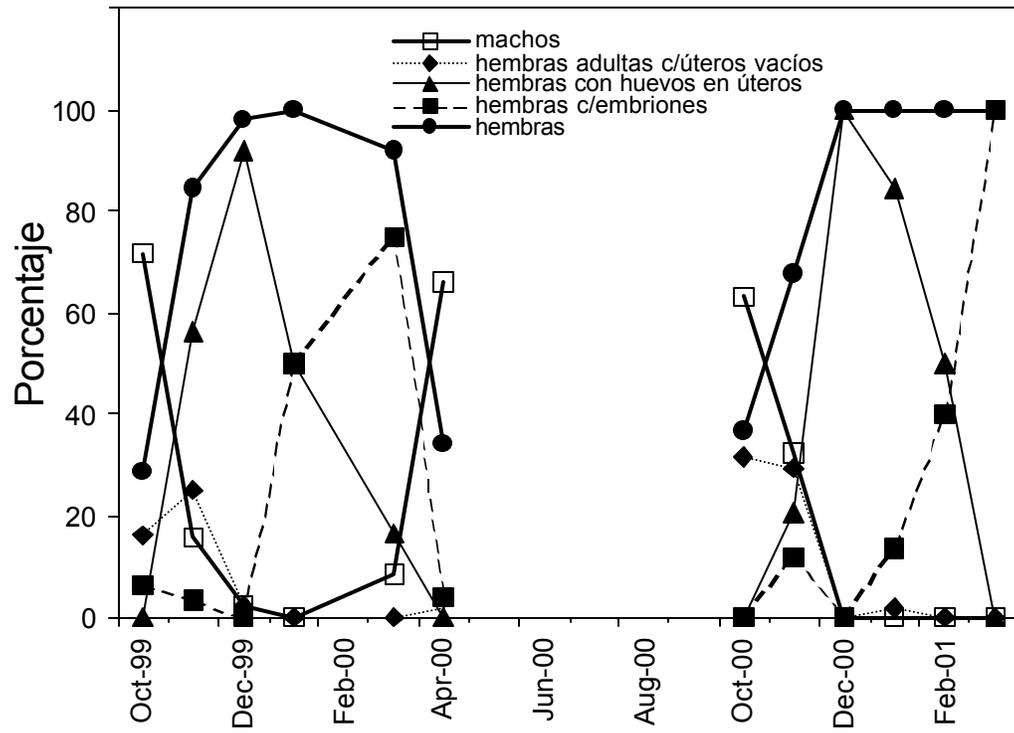


Figura 49. Variaciones en las abundancias proporcionales de diferentes estadios reproductivos de cazones, *Galeorhinus galeus*, en Bahía Anegada, Argentina.

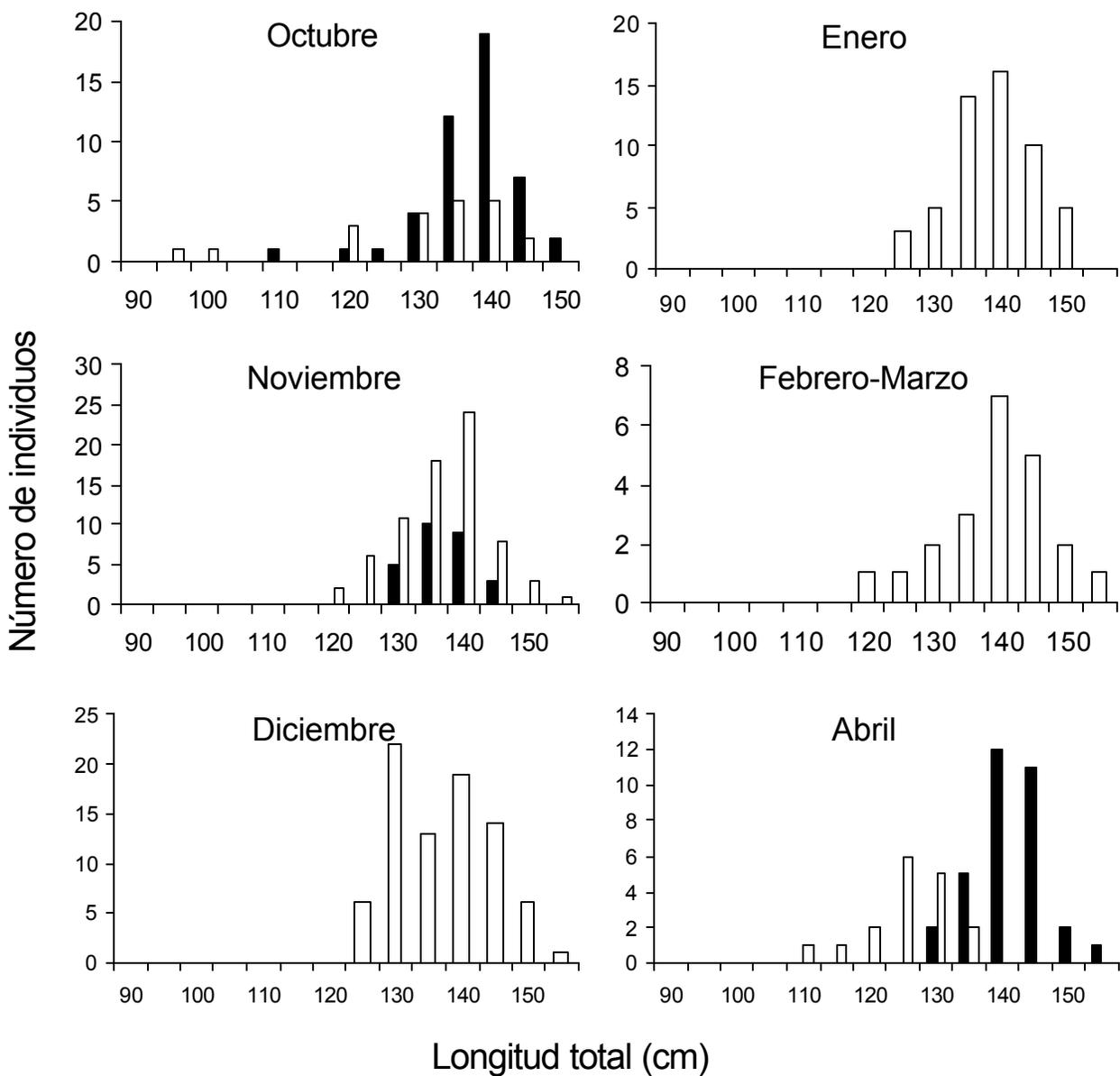


Figura 4.10. Distribuciones de frecuencia de tallas mensuales de cazones, *Galeorhinus galeus*, en Bahía Anegada, Argentina, durante primavera, verano y otoño. Barras blancas: hembras, barras negras: machos.

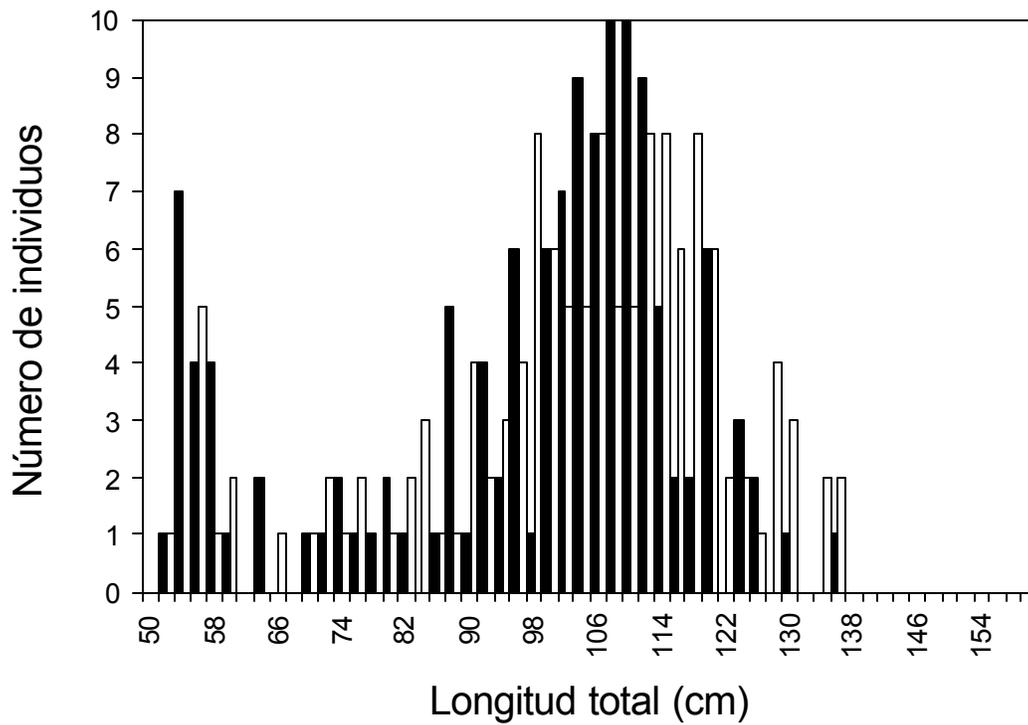


Figura 4.11. Distribución de frecuencia de tallas de cazones, *Galeorhinus galeus*, capturados frente a Bahía Anegada, Argentina, con red de arrastre de fondo, en noviembre de 1998 y 1999. Barras blancas: hembras, barras negras: machos.

Ecología reproductiva de *Notorynchus cepedianus*

Introducción

A pesar de ser una especie común en la mayor parte de su rango de distribución global, la historia de vida de *Notorynchus cepedianus* es poco conocida (Ebert 1996). Su reproducción ha sido investigada en detalle sólo en California (Ebert 1986a, 1989) y África Sudoccidental (Ebert 1996). La historia de vida de *N. cepedianus* muestra grandes similitudes entre ambas regiones. Las hembras alcanzan su madurez sexual a tallas mucho mayores que los machos, presentan un ciclo reproductivo bienal y su fecundidad es de las más altas entre los elasmobranquios vivíparos (Ebert 1986a, 1989, 1996). En California, *N. cepedianus* es común en bahías someras durante la primavera y el verano donde se encuentran las áreas de cría (Ebert 1986a, 1989). En aguas someras del norte de Nueva Zelanda se han observado mayores abundancias de *N. cepedianus* durante el verano, debidas posiblemente a eventos reproductivos (Ayling & Cox 1982, Cox & Francis 1997). Menos datos existen sobre el apareamiento, pero se han observado hembras con marcas de mordeduras (indicadores de cópula) en el interior de bahías en primavera (Ebert 1986a, 1989, 1996). Ebert (1986a, 1986b, 1989) observó la existencia de una estacionalidad en la abundancia de *N. cepedianus* en las bahías de San Francisco y Humboldt (California) ligadas presumiblemente a movimientos reproductivos. Estas migraciones reproductivas parecen ser muy estables y hacia lugares específicos, ya que se han registrado casos de individuos con alta fidelidad hacia áreas particulares después de períodos prolongados (Ebert 1996, Van Dykhuizen et al. 1998).

En el Atlántico Sudoccidental la información existente sobre la historia de vida de *N. cepedianus* es muy escasa (Menni 1986). Nani (1964) observó desembarques de juveniles de esta especie por la flota costera de Mar del Plata en enero-marzo, mayo y agosto y no registró la especie de septiembre a diciembre. Menni et al. (1986) también observaron la presencia de juveniles menores de 100 cm de LT en Mar del Plata. Otero et al. (1982) detectaron concentraciones de *N. cepedianus* en aguas adyacentes a la Bahía Samborombón y, posteriormente, Menni & García (1985) reportaron la presencia de neonatos en esa misma área.

Estos datos sugieren una estacionalidad en la presencia de *N. cepedianus* en las costas bonaerenses. Además, coinciden con las observaciones de Ebert (1986a,1989) en la presencia de neonatos en bahías. Por otra parte, Sadowsky (1970a) reportó la presencia de un juvenil en la laguna de Cananéia (Brasil) en el mes de julio y Vooren (1997) propuso que *N. cepedianus* es un visitante invernal del sur de Brasil y que se reproduce en primavera y verano en aguas argentinas. Tomadas en conjunto, estas observaciones permiten proponer como hipótesis que, en Bahía Anegada, *N. cepedianus* presentaría sus máximas abundancias en verano y primavera y que la bahía funcionaría como un área de cría y/o alumbramiento para la especie. En este capítulo se pondrá a prueba esta hipótesis.

Materiales y Métodos

Se examinaron 135 individuos (42 machos y 93 hembras) de *Notorynchus cepedianus*, todos provenientes de Bahía Anegada.

En los machos se comparó el índice hepatosomático (IHS) medio entre octubre-noviembre y abril mediante la prueba t de Student (Zar 1984). La misma comparación

se realizó para el índice gonadosomático (IGS) utilizando la prueba de Mann-Whitney (Conover 1980, Zar 1984).

Se calculó la longitud total a la cual el 50% de las hembras son adultas (LT_{50}) según Roa et al. (1999). Se realizó un análisis de correlación entre el IHS y el IGS de las hembras adultas con la fecha, para evaluar las variaciones temporales en ambos índices. Se realizó un análisis de correlación entre el IHS y el diámetro máximo de los folículos ováricos para analizar la relación entre el tamaño del hígado y la maduración de los ovocitos.

Para evaluar un posible dimorfismo sexual en el tamaño del hígado, se compararon las pendientes de las regresiones lineales entre LT y peso del hígado entre machos y hembras.

Las variaciones temporales en abundancia relativa se evaluaron mediante el cálculo de captura por unidad de esfuerzo (CPUE). La CPUE fue calculada como número de tiburones capturados por salida de pesca por día. Se compararon las CPUE medias mensuales mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Conover 1980). Cuando se detectaron diferencias significativas, éstas se localizaron mediante una prueba de comparaciones múltiples no paramétrica (Conover 1980). Se evaluó la variación temporal en la proporción de neonatos, juveniles y adultos de ambos sexos en las capturas. Las variaciones temporales de las proporciones de sexos fueron evaluadas mediante la prueba chi cuadrado con la corrección de Yates (Zar 1984). Los datos desde octubre a enero fueron agrupados para cumplir con los supuestos de la prueba.

Resultados

La relación entre LPC y LT (Fig. 5.1) fue:

$$LT(\text{cm}) = 1,3845 \times LPC (\text{cm}) + 8.8284$$

$$(r = 0,997; \text{rango de LT} = 45,2\text{-}253 \text{ cm}; n = 120)$$

El macho más pequeño midió 53,2 cm de LT y el más grande 197 cm de LT. El macho juvenil más grande fue de 167 cm de LT y el menor adulto de 173 cm de LT (Fig. 5.2).

El IHS de los machos adultos no varió significativamente entre octubre-diciembre y abril (prueba t de Student; media oct-nov = $0,0506 \pm 0,0071$; media abril = $0,0452 \pm 0,0054$; g.l. = 7; $P = 0,233$). Por el contrario, el IGS de los machos adultos mostró variaciones significativas entre octubre-diciembre y abril, con los valores mínimos en abril (prueba de Mann-Whitney; media oct-nov = $1,7 \times 10^{-6} \pm 1,2 \times 10^{-6}$; media abril = $0,6 \times 10^{-6} \pm 0,2 \times 10^{-6}$; $n_1 = 4$; $n_2 = 5$; $P = 0,014$).

La hembra examinada más pequeña midió 45,2 cm y la más grande 253 cm de LT. La hembra juvenil más grande midió 222 cm y la adulta más pequeña midió 214 cm de LT (Fig. 5.3a). El ancho del útero de las hembras juveniles varió entre 1 (45,2 cm de LT) y 22 mm (222 cm de LT). En las hembras adultas los úteros variaron de 15 (220 cm de LT) a 73 mm de ancho (253 cm de LT). El ancho de las glándulas oviductales de las hembras juveniles tuvo un rango de 2,5 (49,6 cm de LT) a 27,5 mm (222 cm de LT). En las hembras adultas las glándulas oviductales variaron de 24 (220 cm de LT) a 46 mm (243 cm de LT) de ancho, pero la mayoría tuvo glándulas oviductales entre 36,5 y 46 mm (Fig. 5.3a). La LT_{50} de las hembras fue estimada en 223,98 cm de LT (Fig. 5.3b). Se detectaron hembras adultas sólo de enero a abril y no mostraron variaciones mensuales en el IHS ($r = -0,013$; $n = 12$; $P = 0,967$) y el IGS ($r = 0,239$; $n = 12$; $P = 0,454$). Se pudieron obtener datos de fecundidad de tres hembras adultas de 220, 243 y 237 cm de LT, las que tuvieron 107, 59 y 94 ovocitos maduros, respectivamente. El diámetro máximo medio de los folículos ováricos de hembras adultas fue de $31,98 \pm$

19,49 mm (rango = 11-69 mm en individuos de 253 y 228 cm de LT, respectivamente). No se observaron hembras grávidas. El diámetro de los folículos ováricos de las hembras adultas no mostró una relación estadísticamente significativa con el IHS ($r = 0,496$; $n = 12$; $P = 0,101$).

Se observó un dimorfismo sexual en el tamaño del hígado. La pendiente de la relación LT - peso del hígado fue mayor en hembras que en machos (Fig. 5.4; $t = 4,824$; g.l. = 131; $P = 3,85 \times 10^{-6}$), lo que resulta en un hígado proporcionalmente más grande para las hembras adultas.

La CPUE varió significativamente (Fig. 5.5; $H = 27,257$; $k = 6$; $n = 166$; $P = 0,0001$). *N. cepedianus* fue significativamente más abundante en abril que en cualquiera de los otros meses y su abundancia disminuyó significativamente durante diciembre y enero. En febrero la CPUE comenzó una tendencia a aumentar y llegó a su máximo en abril (Fig. 5.5).

En octubre y noviembre predominaron en las muestras juveniles de ambos sexos y se detectaron algunos machos adultos, en diciembre se hallaron sólo hembras juveniles y, entre los machos, predominaron los adultos (Fig. 5.6). En enero se observaron hembras juveniles e hicieron su aparición neonatos con marcas umbilicales cicatrizadas, los que se mantuvieron hasta marzo, y hembras adultas en bajos números que se mantienen hasta abril (Fig. 5.6). No se detectaron machos adultos de enero a marzo, pero fueron comunes en abril (Fig. 5.6b). Las proporciones de sexos pudieron ser contrastadas estadísticamente sólo para los juveniles, debido a que el tamaño muestral sólo fue adecuado para estos últimos. De octubre a enero la relación no fue significativamente diferente de la relación 1:1 (Tabla 5.1). Por el contrario, de febrero a abril hubo una neta predominancia de hembras con valores de hasta 5 hembras por macho (Tabla 5.1). Si bien en los adultos las proporciones de sexos no pudieron ser evaluadas

estadísticamente, se observó que en enero, febrero y marzo hubo una predominancia de hembras (9 hembras, 0 machos), como ocurrió entre los juveniles.

La distribución de frecuencia de tallas mostró cuatro modos aparentes que se deben principalmente a la presencia de hembras (Fig. 5.7). Se nota claramente la moda correspondiente a los neonatos (Fig. 5.7).

Discusión

La talla de madurez sexual de *N. cepedianus* ha sido estimada en varias regiones. Los machos maduran a los 150 cm de LT en California (Ebert 1986a, 1989), a los 155 cm de LT en el sudoeste de África (Ebert 1996), y a los 150 cm de LT en Australia (Last & Stevens 1994). Por su parte, las hembras maduran sexualmente entre 230 y 250 cm de LT en California (Ebert 1986a, 1989), y a 220 cm de LT en África Sudoccidental (Ebert 1996) y Australia (Last & Stevens 1994). Estos valores son comparables con los obtenidos en este trabajo (madurez de machos alrededor de 170 y de hembras a 224 cm de LT).

El hígado tuvo un tamaño proporcionalmente mayor en hembras adultas que en machos adultos. Este patrón ya ha sido observado en otros elasmobranquios (Rossouw 1987, Silva & Lessa 1991, Mabragaña et al. 2002, Capítulo 2) y puede tener valor adaptativo ya que posibilitaría a las hembras maximizar la producción de vitelo (Koob & Callard 1999) y así producir más y/o mayores ovocitos.

Las tallas de los ejemplares más pequeños examinados se encuentran en el rango de los neonatos (45-53 cm de LT; Compagno 1984a, Ebert 1986a, 1989). Además, estos individuos presentaron marcas umbilicales cicatrizadas lo que denota su reciente

nacimiento. Esto indica que la época de nacimiento de *N. cepedianus* en Bahía Anegada es en verano.

Los resultados obtenidos permiten validar la hipótesis del funcionamiento de Bahía Anegada como un área de cría de *Notorynchus cepedianus*. Castro (1993a) menciona como características diagnósticas de un área de cría la presencia de hembras grávidas con embriones a término y la presencia de neonatos. En este trabajo se constató la presencia estable de neonatos y juveniles en el área de estudio. La presencia de hembras adultas también fue confirmada aunque no se observaron hembras con embriones a término. La ausencia de hembras con embriones a término podría ser explicada por varias hipótesis. En primer lugar, las muestras provienen de pesca con anzuelos y si las hembras grávidas no se alimentan durante los días de alumbramiento (Springer 1967) no podrían ser capturadas por los anzuelos. Alternativamente, el área de alumbramiento podría encontrarse fuera del área cubierta por la pesquería, por lo cual quedarían fuera del alcance de ésta. De cualquier manera, la presencia de neonatos y juveniles pequeños es suficiente para determinar la importancia de Bahía Anegada como área de cría (aunque posiblemente no de alumbramiento) de *N. cepedianus*. Menni & García (1985) reportaron la presencia de neonatos de 34-44 cm de LT frente a Bahía Samborombón. Estas observaciones sugieren que, además de Bahía Anegada, otras bahías someras del litoral bonaerense pueden funcionar como áreas de cría de *N. cepedianus*. Las áreas de cría de los elasmobranquios suelen estar ubicadas en regiones de elevada productividad y escasa profundidad donde los neonatos obtienen un buen suministro de alimento y protección de predadores (Castro 1993a). Bahía Anegada cumple con estos requisitos ya que presenta ambientes estructurados bajos y recibe aguas continentales con alta cantidad de nutrientes aportadas por los ríos Negro y Colorado (Guerrero 1998, Esteves et al. 2000). Otras bahías someras patagónicas en las que se ha registrado la presencia

de *N. cepedianus* cumplen con estas características y podrían funcionar también como áreas de cría, por ejemplo Bahía Engaño (Van der Molen et al. 1998, Van der Molen & Caille 2001) y la Ría Deseado (Chiaromonte & Pettovello 2000). Se han postulado dos factores principales por los que las bahías someras son importantes áreas de cría de elasmobranchios. Estos son la protección de los predadores que proveen los fondos bajos, y a menudo estructurados (vegetación y/o arrecifes), de estas bahías y la mayor disponibilidad de alimento que ofrecen dado que son usualmente muy productivas (Castro 1993a). Recientemente, se pusieron a prueba estas hipótesis en una bahía tropical y no se encontró sustento para la hipótesis sobre una mayor disponibilidad de alimento, sugiriéndose que la evasión de la predación podría ser un factor de mayor importancia (Heupel & Hueter 2002). Los neonatos y juveniles de *N. cepedianus* de Bahía Anegada presentan una mayor proporción de estómagos con alimento que los adultos (Capítulo 12) y la tasa de alimentación de neonatos en cautiverio es también mayor que la de los adultos (Van Dykhuizen & Mollet 1992). Neonatos y juveniles de *N. cepedianus* son comunes en bahías someras (Ebert 1986a, 1986b, 1989, Menni & García 1985, este trabajo), lo que indica que los estadios ontogenéticos con mayores requerimientos energéticos hacen uso de áreas de alta productividad. Por otra parte, la CPUE de *N. cepedianus* en Bahía Anegada es mínima en diciembre y enero cuando la abundancia de potenciales predadores, como *Carcharias taurus* y *Carcharhinus brachyurus*, es máxima, y tuvo su máximo en abril cuando las abundancias de sus potenciales predadores comienzan a declinar (ver Capítulos 2, 3, 9, 13). Esto sugiere que el uso de Bahía Anegada como área de forrajeo por parte de los juveniles de *N. cepedianus* está limitado por el riesgo de predación. Esto ha sido observado en vertebrados acuáticos en escalas de centímetros (e.g. *Fundulus heteroclitus*; Halpin 2000) hasta metros (e.g. *Tursiops aduncus*; Heithaus & Dill 2002).

En general, los patrones de abundancia fueron similares a los de otras bahías estudiadas (i.e. San Francisco y Humboldt, California; Ebert 1986a, 1986b, 1989) con mayores abundancias crecientes desde fines de verano a otoño (desde febrero a abril).

También es destacable la similitud en el patrón de variación temporal del IGS de los machos adultos de Bahía Anegada con respecto al observado en el sudoeste de África (Ebert 1996). En ambas regiones, el IGS en abril es mucho menor que el valor observado en octubre-noviembre, meses en los que se acerca al máximo en el sudoeste de África (Ebert 1996). Sin embargo, no está del todo claro cuál es el significado de esta variación ya que Ebert (1996) halló machos con esperma en sus vesículas seminales durante todo el año. La coincidencia de las variaciones temporales del IGS sugiere que la distribución temporal de los eventos reproductivos puede ser similar en ambas márgenes del Atlántico Sur.

Tabla 5.1. Proporciones de sexos mensuales de juveniles del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina; n es el tamaño muestral. Las proporciones se compararon con la proporción 1:1 mediante la prueba chi cuadrado con la corrección de Yates.

Período	Proporción (hembras por macho)	n	χ^2 corregido	P
Octubre-diciembre	0,71	12	0,083	0,773
Enero	2,50	7	0,571	0,450
Febrero	2,75	30	5,633	0,018
Marzo	5	30	12,033	0,0005
Abril	4	20	6,050	0,014

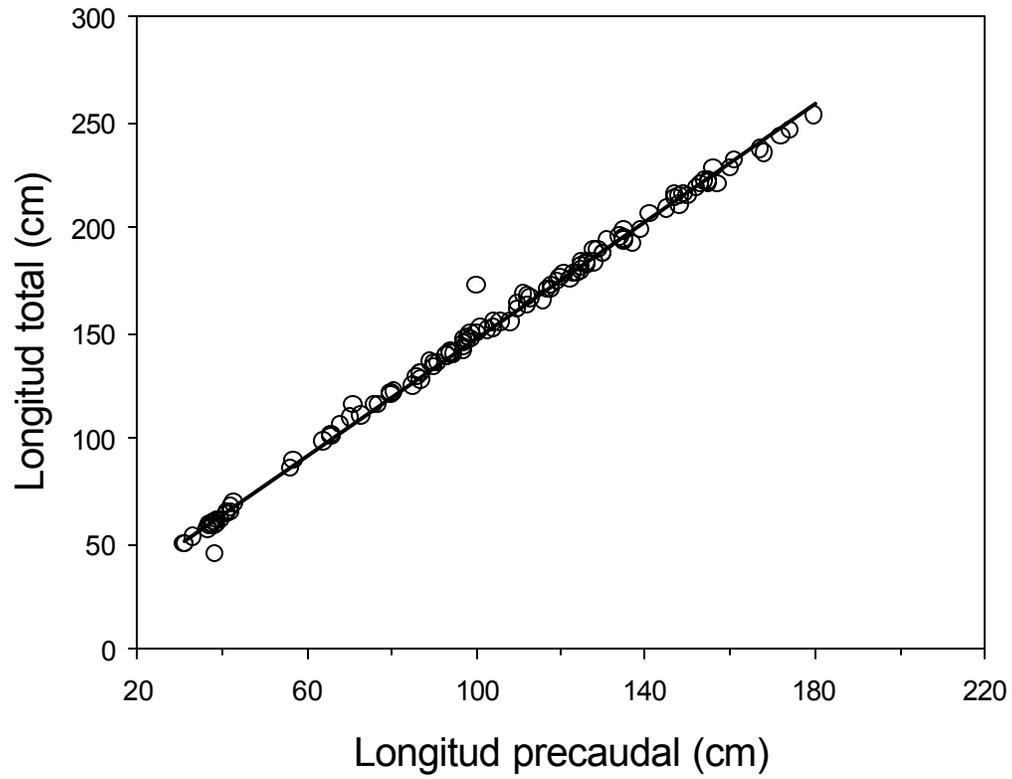


Figura 5.1. Relación entre la longitud precaudal y longitud total del tiburón *Notorynchus cepedianus* de Bahía Anegada, Argentina.

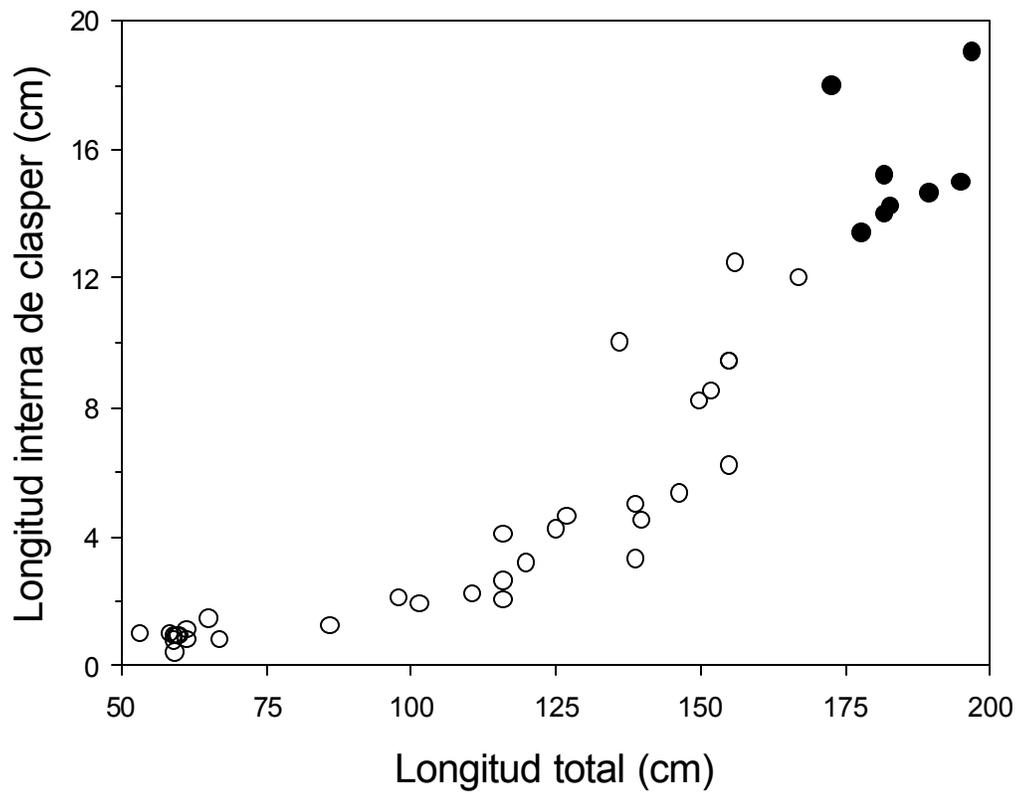


Figura 5.2. Relación entre la longitud total y la longitud interna de los claspers del tiburón *Notorynchus cepedianus* de Bahía Anegada, Argentina. Círculos blancos: individuos juveniles, círculos negros: individuos adultos.

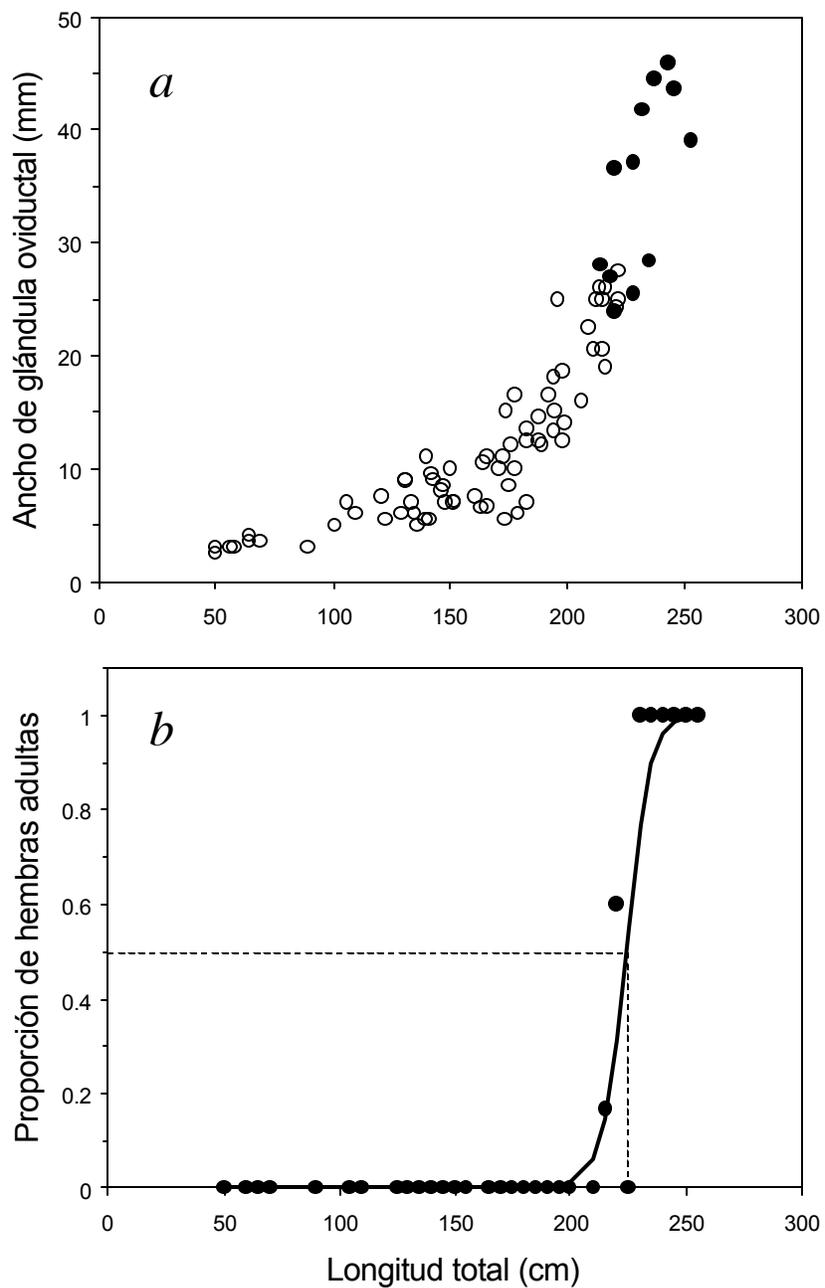


Figura 5.3. a) Relación entre la longitud total y el ancho de las glándulas oviductales del tiburón *Notorynchus cepedianus* de Bahía Anegada, Argentina. Círculos blancos: individuos juveniles, círculos negros: individuos adultos. b) Proporción de hembras adultas por intervalo de longitud total de 10 cm. Las líneas punteadas marcan la longitud a la cual el 50% de la población es adulta.

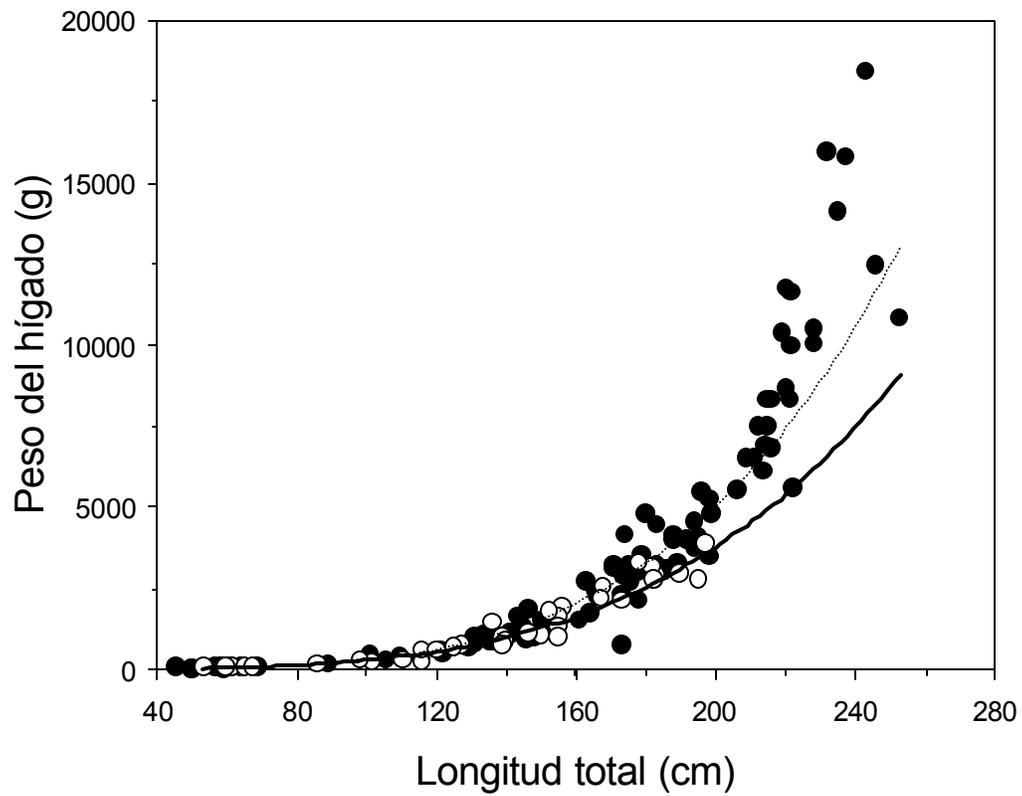


Figura 5.4. Relación entre el peso del hígado y la longitud total en machos y hembras del tiburón *Notorynchus cepedianus* de Bahía Anegada, Argentina. Círculos negros y curva potencial punteada: hembras; círculos blancos y línea continua: machos.

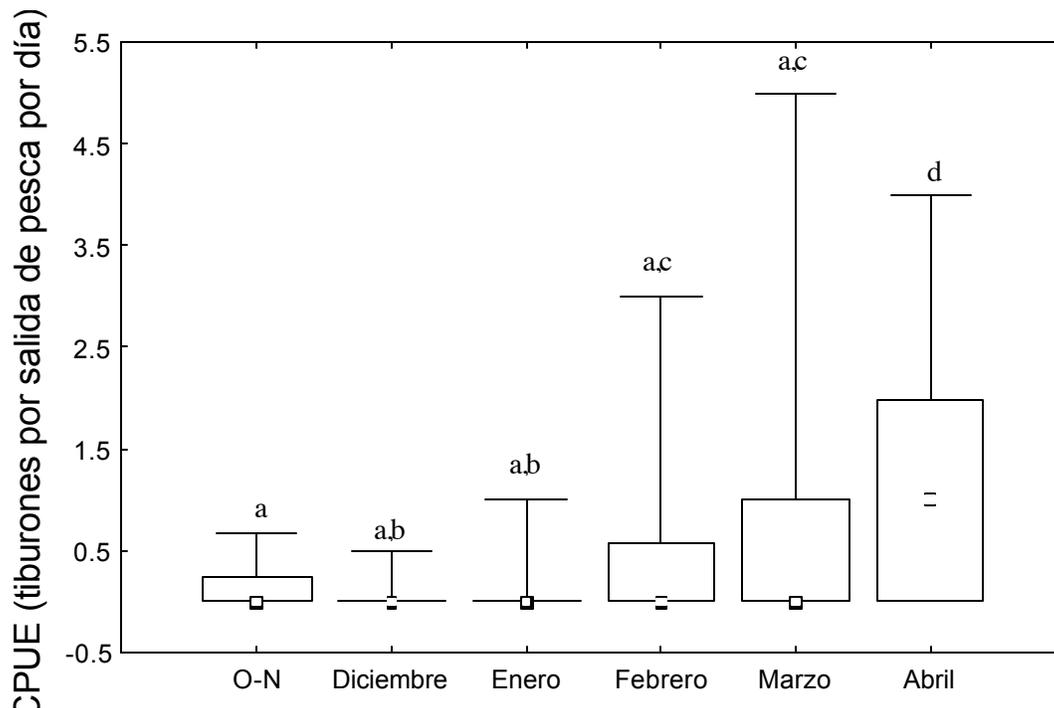


Figura 5.5. Abundancia relativa del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina, expresada como número de tiburones capturados por salida de pesca por día (CPUE). Los cuadrados representan la mediana, los límites inferior y superior de los rectángulos representan el 25to y 75to percentil de la distribución, respectivamente, y las líneas muestran el rango entre la observación mínima y máxima. Las distribuciones con letras diferentes son estadísticamente diferentes (test no paramétrico de comparaciones múltiples). O-N: octubre-noviembre.

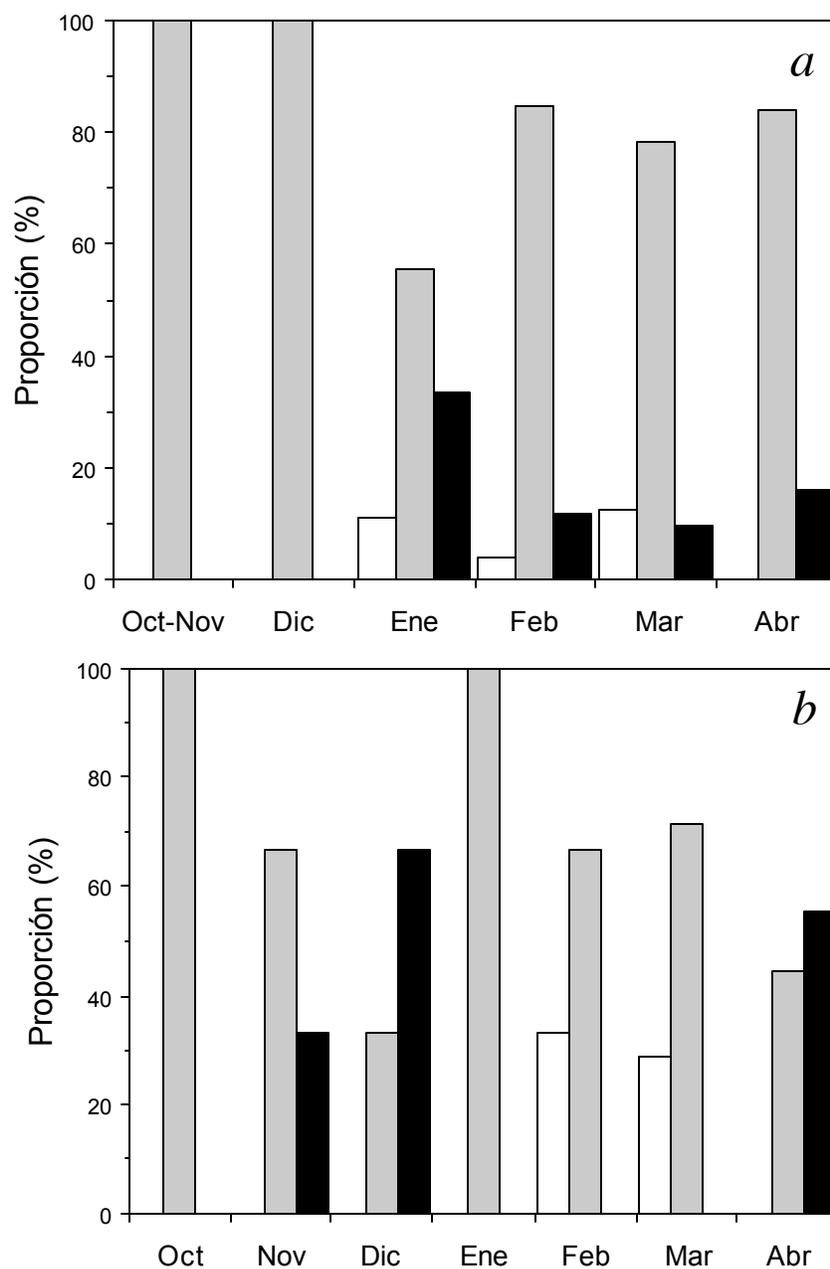


Figura 5.6. Proporción mensual de individuos neonatos (barras blancas), juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina; **a)** hembras, **b)** machos.

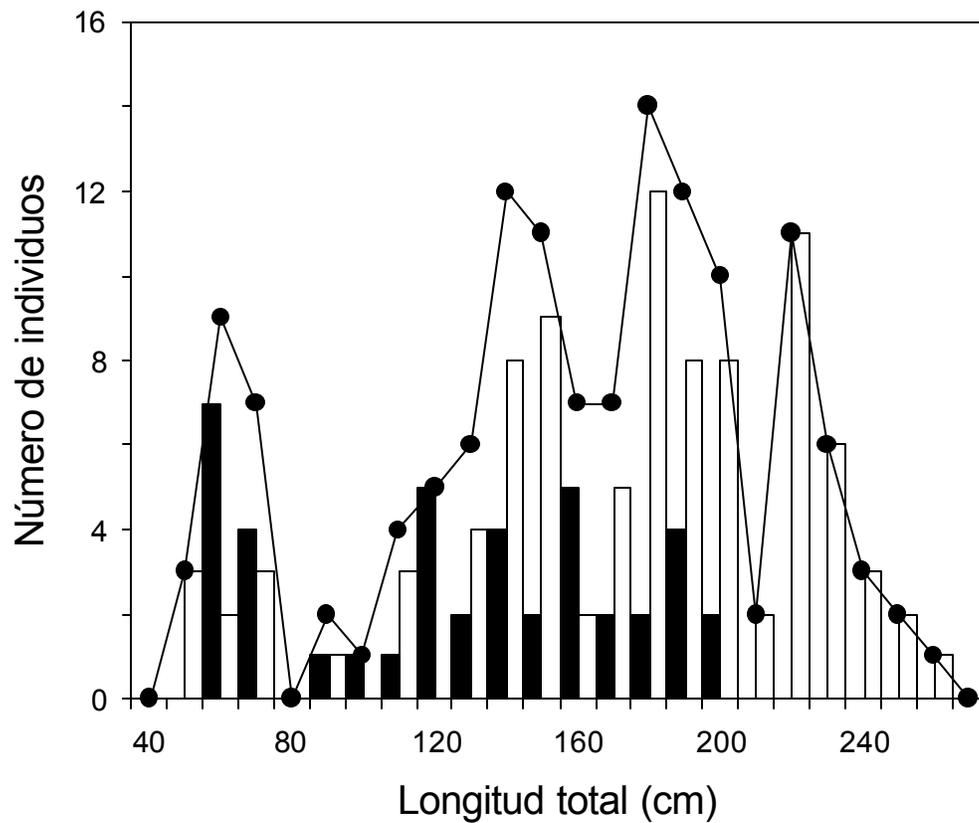


Figura 5.7. Distribución de frecuencias de tallas del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina. Barras blancas: hembras, barras negras: machos, puntos negros y línea negra: machos + hembras. Los valores de longitud total son el límite mínimo de intervalos de talla de 10 cm.

EDAD Y CRECIMIENTO

Introducción

El patrón de crecimiento de un organismo es un componente clave de su historia de vida (Stearns 1994, Helfman et al. 1997). Las características más importantes que modelan este patrón son: la edad de madurez sexual, la longevidad, la tasa de crecimiento y el tamaño corporal adulto y al nacer (Helfman et al. 1997).

La importancia del crecimiento para la historia de vida de un organismo iteróparo como los elasmobranchios, radica en que el patrón de crecimiento determina la rapidez a la que un individuo comenzará a reproducirse, el lapso de tiempo durante el cual se reproducirá y el número de veces que se reproducirá. De esta manera, asociados a los parámetros reproductivos, los parámetros de crecimiento son modeladores de la estrategia reproductiva de un organismo (Helfman et al. 1997). Estos parámetros están sometidos a presiones de selección natural que varían de acuerdo a las condiciones de distintos ambientes y situaciones (Stearns 1994). Estas presiones de selección modelan una gran variedad de estrategias posibles con dos extremos. Un extremo (a) lo constituyen los organismos con crecimiento rápido, edad de madurez sexual temprana, vida corta, alta fecundidad, ciclos reproductivos cortos y escasa inversión parental por cría. El otro extremo (b) es el de los organismos de crecimiento lento, edad de madurez tardía, baja fecundidad, ciclos reproductivos largos y alta inversión parental por cría.

Se han postulado dos teorías alternativas que explican estos patrones extremos: la Teoría r - K y la Teoría de Apuestas Compensatorias (*Bet-Hedging*) (Daly & Wilson 1983, Stearns 1994). La Teoría r - K recibe su nombre de los parámetros de la ecuación

logística de crecimiento poblacional, r es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y K es la capacidad de carga del sistema (i.e. el tamaño máximo al que una población puede llegar en las condiciones de un sistema determinado). Según la Teoría r - K los organismos del extremo (a) están adaptados a la vida en sistemas alejados de su capacidad de carga, donde las limitantes del crecimiento poblacional son principalmente denso-independientes. En estas situaciones, la selección natural favorece la producción de un gran número de crías sobre la producción de pocas crías con mayor capacidad competitiva. Así, todas las características de historia de vida de los organismos del grupo (a) favorecen la maximización del número de crías, más que la supervivencia de las mismas. En el otro extremo, según la Teoría r - K , los organismos del grupo (b) están adaptados a sistemas que están cerca de su capacidad de carga, es decir un ambiente saturado donde las limitantes del crecimiento poblacional es denso-dependiente. Estos organismos producen un menor número de crías que los del grupo (a), pero sus crías son más aptas para sobrevivir en un medio con elevados niveles de competencia, por lo tanto, la inversión parental por cría es mayor en los organismos del grupo (b). Estas distintas estrategias de historia de vida han sido denominadas estrategia r (grupo a) y estrategia K (grupo b). La Teoría r - K predice que la estrategia r será la más apta en ambientes inestables e impredecibles, mientras que la estrategia K será predominante en comunidades climácicas, estables y de mayor predecibilidad (Daly & Wilson 1983).

Por su parte, la Teoría de Apuestas Compensatorias explica la estrategia del grupo (a) como una respuesta a una baja mortalidad juvenil. Postula que si la mortalidad juvenil es baja los organismos tenderán a poner su esfuerzo reproductivo en menor cantidad de eventos reproductivos. El resultado es una tendencia a acortar la vida reproductiva. Por el contrario, cuando la mortalidad juvenil es alta, la selección natural favorecerá a los organismos del grupo (b) que dividen su esfuerzo reproductivo en varios eventos

reproductivos, favoreciendo la iteroparidad prolongada. Así, la Teoría de las Apuestas Compensatorias predice que en hábitats con baja mortalidad juvenil la selección natural favorecerá la estrategia de los organismos del grupo (a), mientras que en hábitats con mortalidad juvenil alta serán seleccionadas las especies del grupo (b) (Stearns 1994).

Sólo un autor (Stevens 1999) ha tratado de poner a prueba ambas teorías a través de la comparación de la historia de vida de elasmobranquios con estrategias diferentes. En el sur de Australia coexisten dos especies de la familia Triakidae similares en tamaño: *Galeorhinus galeus* y *Mustelus antarcticus* (Stevens 1999). *G. galeus* madura sexualmente a mayor edad, tiene mayor longevidad, tiene menor fecundidad anual y ciclo reproductivo más largo que *M. antarcticus* (Stevens 1999). Además, *G. galeus* da a luz a sus crías en ambientes someros de bahías costeras poco profundas, donde hay pocos predadores (i.e. baja mortalidad juvenil); mientras que los neonatos de *M. antarcticus* nacen en ambientes costeros abiertos donde hay predadores presentes (i.e. alta mortalidad juvenil) (Stevens 1999). La selección natural favoreció la estrategia lenta (*K*) de *G. galeus* debido a que sus crías se encuentran en un ambiente estable con baja mortalidad; y la estrategia rápida (*r*) de *M. antarcticus* en respuesta a la alta y/o variable mortalidad del ambiente fluctuante en el que se desarrollan sus crías (Stevens 1999). Estos resultados coinciden con las predicciones de la Teoría *r-K* (Stevens 1999).

Branstetter (1990) mostró que, en el Atlántico Noroccidental, las especies de lento crecimiento usan áreas de cría protegidas o dan a luz crías lo suficientemente grandes que escapan al riesgo de predación rápidamente. Por otra parte, las especies con crecimiento más rápido dan a luz a sus crías en ambientes abiertos con altos niveles de predación (Branstetter 1990).

Una diferencia importante entre las estrategias de historia de vida de elasmobranquios es la de los tiburones oceánicos y los tiburones costeros o neríticos. Branstetter (1990)

encontró que los tiburones oceánicos del Atlántico Noroccidental tienen tasas de crecimiento más altas que los tiburones neríticos de la misma región. Smith et al. (1998) analizaron la capacidad de reconstrucción poblacional de 26 especies de tiburones del Océano Pacífico. Hallaron que esta capacidad de reconstrucción poblacional está negativamente correlacionada con la edad de madurez sexual y que, entre las especies mayores de 200 cm de LT, la mayor capacidad de reconstrucción se encuentra en las especies oceánicas (Smith et al. 1998). Esta tendencia de los elasmobranquios pelágicos a tener una madurez sexual más temprana que las formas neríticas se hace muy clara en las especies de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae (Fig. C.a) y del orden Myliobatiformes (Fig. C.b). Estos dos grupos son los únicos para los que se cuenta con estimaciones de edad tanto de especies oceánicas como neríticas. Además, limitar el análisis a comparaciones dentro de cada grupo, ambos monofiléticos (Carcharhinidae y Sphyrnidae: Naylor 1992, Shirai 1996; Myliobatiformes: Nishida 1990, McEachran et al. 1996, Shirai 1996, Dunn et al. 2003), minimiza el efecto de posibles diferencias o similitudes debidas exclusivamente a la filogenia (Reynolds et al. 2001). En ambos casos se observa que las especies oceánicas tienen edades de madurez sexual por debajo de la media de las especies neríticas de su mismo tamaño (las variables fueron logaritmizadas para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la regresión lineal) (Fig. C). Es interesante resaltar que la especie oceánica de Carcharhinidae más cercana a los valores de las especies neríticas es *Carcharhinus falciformis* (Fig. C.a). Aunque *C. falciformis* es una especie común en el ambiente oceánico, es más abundante en la plataforma y áreas costeras de islas oceánicas y en áreas oceánicas cercanas a continentes; además, su morfología externa sugiere que es una especie poco adaptada al ambiente oceánico (Compagno 1984b). Estas características podrían explicar su cercanía a las especies neríticas. La estrategia *r* de las

especies oceánicas de Carcharhinidae + Sphymidae y Myliobatiformes está asociada a la vida en un ambiente con grandes fluctuaciones en su productividad y en los riesgos de predación, con recursos distribuidos agregadamente (Helfman et al. 1997). Esto sugiere que, al igual que los resultados de Stevens (1999), la Teoría r - K explicaría las variaciones en las estrategias de historia de vida de las especies de Carcharhinidae y Myliobatiformes. Sin embargo, Smith et al. (1998) explicaron este patrón por medio de la Teoría de Apuestas Compensatorias y para eso asumieron que el ambiente nerítico es más fluctuante y menos predecible que el ambiente oceánico. El supuesto de cuál ambiente (nerítico u oceánico) es más fluctuante es clave y en ningún trabajo de los mencionados se cuantificó alguna variable que mida esa variabilidad. La predecibilidad de un ambiente depende no sólo del ambiente, sino del comportamiento de los organismos y, por lo tanto, es necesario evaluar la predecibilidad de un ambiente desde la óptica del organismo estudiado. Este es un punto clave para la puesta a prueba de las teorías de historia de vida.

En todas las interpretaciones anteriores que favorecen la Teoría r - K se asumió que en ambientes abiertos (y oceánicos en particular) existe una mayor tasa de mortalidad juvenil que en ambientes protegidos someros (Branstetter 1990, Stevens 1999). Sin embargo, no existen estimaciones directas de la mortalidad juvenil de tiburones en ambientes costeros abiertos u oceánicos. Las únicas estimaciones directas de mortalidad de neonatos de elasmobranquios son las efectuadas en *Negaprion brevirostris* (Manire & Gruber 1993) y en *Carcharhinus limbatus* (Heupel & Simpfendorfer 2002). Ambas son especies costeras grandes que dan a luz en ambientes protegidos (Compagno 1984b), sin embargo *N. brevirostris* madura sexualmente a los 12 años de edad y puede alcanzar 340 cm de LT máxima con una tasa de crecimiento de Von Bertalanffy (K) de 0,057 (Gruber & Stout 1983), mientras que *C. limbatus* madura a los 6-7 años y no

supera los 270 cm de LT con valores de K superiores a 0,2 (Branstetter 1987a, Wintner & Cliff 1996). Las estimaciones de mortalidad fueron realizadas en ambos casos en áreas de cría y fueron de 44-61% durante el primer año de vida en *N. brevirostris* (Manire & Gruber 1993) y de 32-70% para los primeros 7 meses de vida en *C. limbatus* (Heupel & Simpfendorfer 2002). Esto sugiere que la mortalidad natural durante el primer año de vida completo es mayor en *C. limbatus* que en *N. brevirostris* (Heupel & Simpfendorfer 2002). De esta manera la especie con menor mortalidad juvenil tiene una madurez sexual más tardía y una historia de vida más lenta que la especie con mortalidad juvenil más alta, lo que es opuesto a la predicción de la Teoría de Apuestas Compensatorias. Estos análisis están basados en un limitado número de especies y está claro que más investigaciones de historia de vida en otras familias y órdenes deben ser realizadas para obtener un mejor panorama de las causas de la variación en estrategias de historia de vida de los peces cartilagosos.

En los tres capítulos que componen esta parte se describirán y analizarán los patrones de crecimiento de *Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus* y *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada. El patrón de crecimiento de *Notorynchus cepedianus* no pudo ser evaluado debido a la escasa calcificación de sus vértebras que impide hacer un seguimiento de los anillos de crecimiento vertebral (Ebert 1986a, 1989, Cailliet 1990, obs. pers.).

Metodología General

Una vez que los tiburones fueron desembarcados, se registró la longitud total (LT) y precaudal (LPC). Se estimó su grado de madurez sexual como juveniles (inmaduros) y adultos (maduros) según se explicó anteriormente (Parte 2). Una muestra de 10-12

vértebras fue tomada de la región ubicada inmediatamente por delante de la primera aleta dorsal de cada individuo. Se eliminó la mayor cantidad posible de tejido blando y, subsiguientemente, las vértebras fueron almacenadas en una solución de formaldehído al 5%.

Una vez en el laboratorio, a cada vértebra se le extrajo la mayor cantidad posible del tejido blando remanente con bisturí, se las lavó en agua corriente durante 24 horas para extraer completamente el formaldehído y, para eliminar todo el tejido blando, se las limpió con una solución de endopeptidasa serina alcalina Protex 6L (Genencor International, Palo Alto, Estados Unidos) o de hipoclorito de sodio comercial puro, según la especie (ver capítulos específicos).

Una vez que las vértebras estuvieron limpias, fueron cortadas en el plano dorso-ventral con una cuchilla doble de baja velocidad con hoja de diamante (Buehler Isomet), cuidando que el corte incluyera el centro de la vértebra. Cada sección tuvo un espesor de 0,2-0,4 mm.

Los cortes fueron examinados con el programa analizador de imágenes digitales Otoli32 versión 3.10 (Ratoc System Engineering Co. Ltd., Japón). Este programa permitió obtener conteos de anillos de crecimiento y medidas, en μm , de radios a cada anillo y radio total de la vértebra. Se consideró un período completo de crecimiento a una banda opaca y un anillo hialino (Cailliet 1990).

Cada vértebra fue leída por dos observadores independientes sin conocimiento previo de los resultados de la lectura del otro observador. El número de lecturas por observador varió según la especie (ver capítulos respectivos).

Las lecturas hechas por cada lector fueron comparadas mediante gráficos de sesgo de edad, prueba t de Student para muestras apareadas, cálculo del coeficiente de variabilidad (CV) entre lecturas (Campana et al. 1995) y cálculo del índice de precisión

D (CV dividido la raíz cuadrada del número de veces que una vértebra fue leída; Chang 1982).

Se calculó el coeficiente de correlación y se estimó la mejor función de regresión entre el radio vertebral (RV) y la LT. A cada individuo se le asignó una edad media calculada a partir de las lecturas hechas por los dos lectores (Walter & Ebert 1991).

Se realizó el retrocálculo de LT para cada edad siguiendo el método más adecuado según la especie. Los métodos de retrocálculo evaluados fueron Fraser-Lee, Dahl-Lea y la regresión entre RV y LT (Francis 1990). Las LT retrocalculadas fueron empleadas para estimar los parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy. También se calculó una curva de Von Bertalanffy con las edades y LT observadas directamente de las vértebras (i.e. sin hacer retrocálculo). El modelo de crecimiento de Von Bertalanffy tiene la siguiente forma:

$$L_t = L_\infty \times (1 - e^{(-K \times (t - t_0))})$$

donde L_∞ , K y t_0 son los parámetros del modelo, y L_t es la longitud total a la edad t . L_∞ es la longitud asintótica, K es el parámetro de curvatura y determina la rapidez con la que un organismo alcanza L_∞ y t_0 es el parámetro de condición inicial y representa el punto en el tiempo en el que un organismo tiene talla 0 (Sparre & Venema 1995).

Todas las curvas fueron ajustadas mediante la minimización de los errores cuadrados por métodos de máxima verosimilitud asumiendo una distribución normal del error.

Las curvas de crecimiento fueron comparadas entre sexos mediante el estadístico T^2 de Hotelling que tiene la siguiente forma:

$$T^2 = \frac{N_h N_m}{N_h + N_m} [\bar{P}_h - \bar{P}_m]' S^{-1} [\bar{P}_h - \bar{P}_m]$$

donde N indica tamaños muestrales, \bar{P} es un vector vertical compuesto por L_∞ , K y t_0 (parámetros del modelo de Von Bertalanffy), S^{-1} es la matriz inversa de la matriz de varianza-covarianza agrupada y los subíndices h y m indican hembras y machos, respectivamente (Bernard 1981). Este estadístico tiene distribución F y grados de libertad 3 y $N_h + N_m - 4$ (Bernard 1981).

Cuando se detectaron diferencias significativas se calcularon los intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose de la siguiente manera:

$$(ph_j - pm_j) \pm \sqrt{\frac{N_h + N_m}{N_h N_m} T_{crit}^2}$$

donde p es el j parámetro de Von Bertalanffy a comparar entre machos y hembras (m y h , respectivamente), N es tamaño muestral y T_{crit}^2 es el valor crítico del estadístico T^2 proveniente de la distribución F (Bernard 1981). Si el intervalo no incluye al cero el parámetro evaluado afecta significativamente las diferencias en crecimiento encontradas (Bernard 1981).

Debido a que todas las muestras fueron obtenidas en primavera y verano, no se intentó hacer validaciones de las marcas mediante seguimiento mensual del incremento marginal o análisis de los bordes vertebrales.

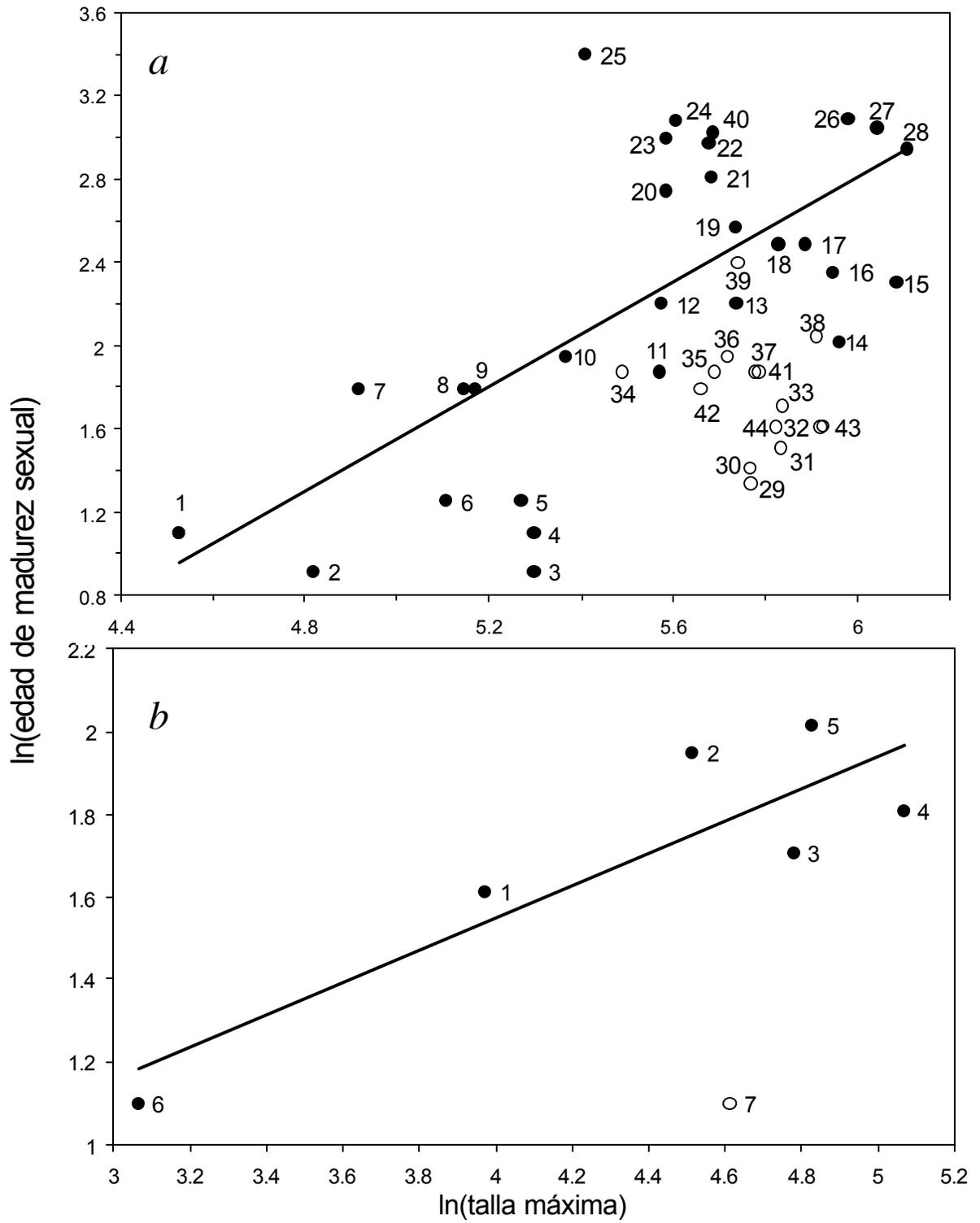


Figura C. (Leyenda en la página siguiente).

Figura C. Relación entre la talla máxima (longitud total en *a* y ancho de disco en *b*) y la edad de madurez sexual (en años) de tiburones de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae (**a**) y de batoideos del orden Myliobatiformes (**b**). Los puntos negros representan especies neríticas y los puntos blancos corresponden a especies oceánicas. Las líneas son regresiones lineales entre ambas variables de las especies neríticas. (**a**) Especies neríticas: 1- *Rhizoprionodon terraenovae* (Loefer & Sedberry 2003), 2- *Carcharhinus sorrah* (hembras; Davenport & Stevens 1988), 3 y 4- *Carcharhinus acronotus* (machos y hembras, respectivamente; Carlson et al. 1999) 5 y 6- *Carcharhinus tilstoni* (hembras y machos, respectivamente; Davenport & Stevens 1988), 7- *Carcharhinus porosus* (Lessa & Santana 1998), 8- *Isogomphodon oxhyrhnchus* (Lessa et al. 2000), 9 y 11- *Carcharhinus limbatus* (Golfo de México (Branstetter 1987a) y Sudáfrica (Wintner & Cliff 1996), respectivamente), 10, 12 y 13- *Carcharhinus brevipinna* (Golfo de México (Branstetter 1987a), machos y hembras de Sudáfrica (Allen & Wintner 2002), respectivamente), 14, 15 y 16- *Galeocerdo cuvier* (Golfo de México, E de Estados Unidos (Branstetter et al. 1987) y Sudáfrica (Wintner & Dudley 2000), respectivamente), 17, 19, 20 y 25- *Carcharhinus plumbeus* (hembras y machos del Atlántico Noroccidental (Casey et al. 1985), Atlántico Noroccidental (Sminkey & Musick 1995) y Atlántico Noroccidental (Casey & Natanson 1992), respectivamente), 18- *Negaprion brevirostris* (Gruber & Stout 1983), 21, 22, 23 y 24- *Carcharhinus brachyurus* (machos y hembras de Sudáfrica (Walter & Ebert 1991) y machos y hembras de Argentina (Capítulo 7), respectivamente), 26, 27 y 28- *Carcharhinus obscurus* (Sudáfrica (Natanson & Kohler 1996), hembras y machos del Atlántico Noroccidental (Natanson et al. 1995), respectivamente), 40- *Carcharhinus leucas* (Sudáfrica; Wintner et al. 2002); Especies oceánicas: 29 y 30- *Sphyrna lewini* (hembras y machos, respectivamente; Chen et al. 1990), 31 y 41- *Carcharhinus longimanus* (Pacífico (Seki et al. 1998) y Atlántico ecuatorial (Lessa et al. 1999b), respectivamente), 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 43 y 44- *Prionace glauca* (machos y hembras del Atlántico Norte (Tanaka et al. 1990), hembras y machos de California (Cailliet et al. 1983a), hembras del Atlántico Noroccidental (Tanaka et al. 1990), Atlántico Norte (Stevens 1975), machos del Atlántico Noroccidental (Tanaka et al. 1990), y hembras y machos del Atlántico Norte (Skomal & Natanson 2003), respectivamente), 39 y 42- *Carcharhinus falciformis* (Yucatán, México (Bonfil et al. 1993) y Pacífico (Oshitani et al. 2003), respectivamente).

(**b**) Especies neríticas: 1 y 2- *Dasyatis chrysonota* (machos y hembras, respectivamente; Cowley 1997), 3 y 5- *Rhinoptera bonasus* (machos y hembras, respectivamente; Smith & Merriner 1987), 4- *Myliobatis californica* (hembras; Martin & Cailliet 1988), 6- *Urolophus paucimaculatus* (hembras; Edwards 1980). Especies oceánicas: 7- *Pteroplatytrygon violacea* (hembras; Mollet et al. 2002).

Edad y crecimiento de *Carcharias taurus*

Introducción

Existen muy pocos antecedentes de estimaciones de parámetros de crecimiento de *Carcharias taurus*. Govender et al. (1991) estimaron una curva de crecimiento de 5 machos y 3 hembras de *C. taurus* mantenidos en cautiverio en Sudáfrica. Los parámetros de Von Bertalanffy que estimaron ($L_{\infty} = 249,8$ cm de LT; $K = 0,233$; $t_0 = -2,238$) revelaron que *C. taurus* es una especie de crecimiento rápido en comparación a lo esperable para un tiburón costero de tamaño grande (>200 cm de LT).

Más tarde, Branstetter & Musick (1994) estimaron los parámetros de crecimiento de la población de *C. taurus* del Atlántico Noroccidental a partir de lecturas de vértebras. Sus resultados fueron, en general, coincidentes con las estimaciones de tasas de crecimiento directas hechas en cautiverio ($L_{\infty} = 303$ cm de LT; $K = 0,18$; $t_0 = -2,09$; Branstetter & Musick 1994). La mayor diferencia es el valor de L_{∞} , la cual puede haber sido subestimada por Govender et al. (1991) debido a que su muestra estuvo compuesta mayormente por machos que alcanzan tamaños menores que las hembras (Branstetter & Musick 1994).

En la población del Atlántico Noroccidental, la curva de crecimiento parece ser diferente entre ambos sexos, con las hembras alcanzando una mayor talla asintótica y posiblemente con tasas de crecimiento menores que los machos ($L_{\infty} = 323$ y 301 cm de LT, $K = 0,14$ y $0,17$, $t_0 = -2,56$ y $-2,25$, para machos y hembras respectivamente; Branstetter & Musick 1994), lo que resulta en edades de madurez sexual de más de 6 años en hembras y 4-5 años en machos (Branstetter & Musick 1994).

Branstetter & Musick (1994) sugirieron que la elevada tasa de crecimiento y temprana edad de madurez exhibida por *C. taurus* compensan su baja fecundidad y que esta estrategia es comparable a la del tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier*. *G. cuvier* también alcanza su edad de madurez relativamente rápido (7-8 años, Branstetter et al. 1987; 7 años, Natanson et al. 1999; 8-11 años, Wintner & Dudley 2000) y habita ambientes costeros de aguas tropicales y templado cálidas (Compagno 1984b, Last & Stevens 1994). Sin embargo, su fecundidad es mucho mayor que la de *C. taurus* (Compagno 1984b) lo que sugiere que su historia de vida difiere de la de *C. taurus* en otros aspectos (e.g. mortalidad de neonatos y juveniles).

En este capítulo se determinan los parámetros de crecimiento de *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental y se comparan con los valores hallados para otras poblaciones de *C. taurus*.

Materiales y Métodos

Se examinaron 85 individuos (33 hembras y 52 machos) de *Carcharias taurus* provenientes de Bahía Anegada. Las vértebras fueron sumergidas por 24 horas en una solución comercial pura de hipoclorito de sodio para limpiarla de restos de tejidos blandos.

Las vértebras fueron procesadas como se describió en la Metodología General de Edad y Crecimiento. Las lecturas se realizaron sobre el *corpus calcareum* (Figura 6.1) y se realizaron dos conteos de anillos por cada uno de los dos lectores.

La curva de Von Bertalanffy con mejor ajuste fue elegida a partir de la minimización de los desvíos mínimos cuadrados de acuerdo al método descrito por Hilborn & Mangel (1997), en el cual se minimiza el siguiente término:

$$\frac{\sum (E_e - E_o)^2}{n - 2m}$$

donde E_e es la edad estimada por el modelo, E_o es la edad observada, n es el tamaño muestral y m es el número de parámetros del modelo.

Se obtuvo un valor de longevidad como la edad a la cual un individuo alcanza el 95% de L_∞ (Taylor 1958). Este valor fue comparado con observaciones directas de vértebras y de tiempo de supervivencia en cautiverio de la literatura (Govender et al. 1991).

Resultados

La relación entre radio vertebral (RV) y LT fue descrita por la siguiente ecuación (Fig. 6.2):

$$LT \text{ (cm)} = 8,7255 \times RV \text{ (mm)} + 83,682$$

(n = 85; r = 0,89; rango = 13,66-20,29 mm de RV)

La comparación de las lecturas de vértebras hechas por ambos lectores mostró que no existieron diferencias significativas entre ambos (media lectura 1 = 21,33 ± 3,67; media lectura 2 = 21,10 ± 3,81; t = 0,819; g.l. = 84; P = 0,415; Fig. 6.3a).

El coeficiente de variabilidad fue de 9,2% y el índice de precisión fue de 5,3%, lo que muestra que las lecturas fueron reproducibles. No hubo sesgo aparente entre ambos lectores ya que la pendiente entre las lecturas de ambos no fue significativamente diferente de 1 (t = 0,116; g.l. = 116; P = 0,907; Fig. 6.3b).

Para el cálculo de los parámetros de crecimiento se asumió que *Carcharias taurus* marca dos anillos por año (Branstetter & Musick 1994).

Los tres métodos de retrocálculo produjeron valores similares de los parámetros de Von Bertalanffy (Tabla 6.1). El parámetro más variable fue t_0 con coeficientes de variabilidad superiores al 40% (Tabla 6.1). En las hembras, los CV de K y L_∞ no superaron el 6%, mientras que en los machos K fue más variable (Tabla 6.1). El método que tuvo un mejor ajuste entre los datos observados y el modelo estimado fue el basado en el retrocálculo según Fraser-Lee (Tabla 6.1).

Las curvas de crecimiento fueron significativamente diferentes entre sexos ($T^2 = 18048,2$; g.l. = 3 y 1911; $P \ll 0,0001$; Fig. 6.4). Los intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose (99%) mostraron que los parámetros que más aportaron a esa diferencia fueron L_∞ y t_0 , mientras que K no varió entre ambos sexos (Tabla 6.2).

La edad de madurez sexual varió entre ambos sexos, siendo de 4,5 y 7,7 años en machos y hembras, respectivamente.

La hembra y el macho más longevos observados tuvieron 13,5 y 13,3 años, respectivamente. La longevidad estimada por el método de Taylor (1958) fue estimada en 18,3 y 12,8 años para hembras y machos, respectivamente.

Discusión

Una relación lineal entre RV y LT, como se observó en este caso, minimiza las diferencias entre los distintos métodos de retrocálculo (Schirripa 2002). De esta manera, es esperable que haya poca variación en los valores estimados de los parámetros de Von Bertalanffy entre los distintos métodos de retrocálculo en *C. taurus*. Aunque se contó con un número de ejemplares suficientemente grande, no todas las edades estuvieron

representadas equitativamente y faltaron especialmente individuos neonatos o juveniles pequeños. Esto se evidencia en la mayor variación entre estimaciones existente para el parámetro de condición inicial t_0 . La falta de individuos de pequeño tamaño puede haber afectado especialmente la estimación de este parámetro. Los otros parámetros, K y L_∞ , tienen valores similares a los observados por otros autores (Govender et al. 1991, Branstetter & Musick 1994) y fueron consistentes con los valores observados.

Branstetter & Musick (1994) sugieren que un valor de L_∞ menor a 300 cm de LT es irreal para *C. taurus* en el Atlántico Noroccidental. Basan su razonamiento en la existencia de registros de hembras de 318 cm de LT en Florida, Estados Unidos (Bigelow & Schroeder 1948). Esto es cierto para la población del Atlántico Noroccidental, pero en el Atlántico Sudoccidental tallas de 300 cm de LT son, al menos, raras. En este trabajo, la hembra más grande de *C. taurus* observada fue de 267 cm de LT y el macho más grande midió 236 cm de LT (Capítulo 2). La hembra más grande examinada por Sadowsky (1970b) en el sistema estuarial de Cananéia (sur de Brasil) midió 252 cm de LT. Además, la LT máxima de una muestra de denticiones de *C. taurus* de Argentina estimada a partir de una regresión entre altura del diente mayor y LT, fue de 281 cm de LT (Lucifora et al. 2001). Esto sugiere que los valores de L_∞ estimados en este trabajo son válidos para *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental, e indica que la población del Atlántico Sudoccidental posiblemente alcanza tallas menores que la población del Atlántico Noroccidental. Este tipo de diferencias en talla máxima puede estar aún más extendido, ya que en el sur de Australia existen registros de *C. taurus* de más de 400 cm de LT (Krogh 1994). Otras diferencias interpoblacionales ya han sido observadas anteriormente y sugieren una historia evolutiva independiente por lo menos desde el Mioceno tardío (Lucifora et al. 2003).

Se ha mostrado que, en *C. taurus*, las curvas de crecimiento estimadas a partir de lecturas de vértebras coinciden en su mayor parte con las estimadas a partir de individuos mantenidos en cautiverio (Branstetter & Musick 1994). De esta manera, el supuesto de una doble deposición anual de anillos de crecimiento es muy probablemente válido. En el Atlántico Noroccidental, esta doble deposición ha sido interpretada como el resultado del patrón migratorio de *C. taurus*: al migrar hacia zonas más cálidas en invierno, el patrón de crecimiento de invierno y verano sería muy similar, lo que produciría una doble marca anual (Branstetter & Musick 1994). Este mismo patrón migratorio se observa en la población del Atlántico Sudoccidental (Capítulo 2), lo que podría explicar también su doble marcación anual.

El mayor tiempo que ha vivido un individuo de *C. taurus* en cautiverio es de 16,6 años (Govender et al. 1991). Branstetter & Musick (1994) extrapolaron la curva de crecimiento que obtuvieron para calcular un valor de longevidad. De esta manera, estimaron una longevidad de 30 y 35 años en machos y hembras, respectivamente, aunque las edades máximas que observaron en sus muestras fueron de 7,5 y 10,5 años para machos y hembras, respectivamente (Branstetter & Musick 1994). En este trabajo, las edades máximas observadas fueron muy similares a las observadas en cautiverio. Además la longevidad estimada por el método de Taylor (1958) fue similar a la observada en este trabajo y al valor de supervivencia máxima en cautiverio (Govender et al. 1991). Por otra parte, el cálculo de longevidad por el método de Taylor (1958) de la población del Atlántico Noroccidental (con los datos de Branstetter & Musick 1994) produce resultados muy similares a los de este trabajo y a los de Govender et al. (1991) (18,8 y 15,4 años para hembras y machos, respectivamente). Estos datos sugieren que *C. taurus* no es una especie particularmente longeva.

El presente es el trabajo sobre edad y crecimiento de *C. taurus* con el mayor tamaño muestral. Esto permitió un análisis del crecimiento de ambos sexos por separado. Govender et al. (1991) estimaron una única curva de crecimiento para ambos sexos, debido al escaso número de individuos en cautiverio. Sus estimaciones de los parámetros de Von Bertalanffy son más similares a los de los machos que a los de las hembras del Atlántico Sudoccidental. Esto es, probablemente, debido a que la mayoría de los individuos empleados por Govender et al. (1991) fueron machos.

Ambos sexos difirieron significativamente en L_{∞} , pero no en K . Este patrón es esperable de acuerdo con la teoría de historia de vida por la cual el tamaño de las hembras tiende a aumentar, maximizando su fecundidad (Lombardi 1998), pero su tasa de crecimiento se mantiene al mismo nivel que los machos debido a que no es posible aumentar la incorporación de energía (Stamps & Krishnan 1997). En *C. taurus*, la fecundidad es invariable ya que siempre se producen 2 crías por hembra por cada ciclo reproductivo (Gilmore et al. 1983). Si una hembra produjera crías más grandes que la media, sus crías tendrían más posibilidades de llegar a la madurez sexual y reproducirse que una cría media. Una de las estrategias más comunes por la que un elasmobranquio vivíparo puede producir crías más grandes es aumentar el tamaño corporal de las hembras (e.g. Watson & Smale 1998). De esta manera, un mayor tamaño de las hembras de *C. taurus* aumentaría su éxito reproductivo, a pesar de no aumentar su fecundidad. Lamentablemente, no existen datos sobre tamaño de hembras y sus embriones para poner a prueba esta hipótesis.

Asociado al mayor tamaño asintótico que alcanzan las hembras, existe un retraso en la madurez sexual de éstas, relativo a los machos. Las edades de madurez sexual de la población del Atlántico Noroccidental, 4-5 años para machos y 6 años para hembras

(Branstetter & Musick 1994), son similares a las observadas en el Atlántico Sudoccidental (4,5 y 7,7 años para machos y hembras, respectivamente).

La evidencia existente indica que, entre los grandes tiburones costeros, *C. taurus* es una de las especies de crecimiento más rápido, con altas tasas de crecimiento y temprana edad de madurez sexual (Govender et al. 1991, Branstetter & Musick 1994, este trabajo). Sin embargo, la especie presenta una fecundidad extremadamente baja (tal vez de las más bajas entre todos los condriictios). Esta estrategia de historia de vida es poco común entre los tiburones costeros, ya que, usualmente, los patrones de crecimiento rápidos están asociados a tamaño adulto pequeño y ciclos reproductivos anuales, o a tamaños grandes con fecundidades altas (Branstetter 1990). La rápida madurez sexual y crecimiento de *C. taurus* brindan un potencial reproductivo único entre los tiburones costeros, sin embargo su baja fecundidad limita este potencial. Esta baja fecundidad es contrarrestada por una maximización de la supervivencia de las crías, al nacer con un tamaño que las protege de la mayor parte de los predadores de tiburones pequeños (Branstetter 1990).

Esta estrategia de historia de vida hace que *C. taurus* sea altamente vulnerable al impacto humano (Castro et al. 1999).

Tabla 6.1. Parámetros del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Carcharias taurus* de Argentina, estimados según tres métodos de retrocálculo; t_0 , K y L_∞ : parámetros estimados; HM: valor del estimador de ajuste de Hilborn & Mangel (1997); E_{50} : edad de la talla a la cual el 50% de la población es adulta; RV-LT: regresión radio vertebral-longitud total; CV: coeficiente de variabilidad.

	Hembras					Machos				
	t_0	K	L_∞	HM	E_{50}	t_0	K	L_∞	HM	E_{50}
Dahl-Lea	-1,93	0,147	281,35	166,6	8,85	-1,59	0,219	231,87	141,7	6,53
Fraser-Lee	-4,77	0,132	276,90	72,3	7,71	-3,67	0,220	227,10	79,4	4,54
RV-LT	-4,94	0,129	272,28	129,2	8,36	-4,28	0,176	243,08	73,8	4,38
CV	0,43	0,07	0,02			0,44	0,12	0,03		

Tabla 6.2. Intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose del 99% para las diferencias entre sexos de los tres parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Carcharias taurus* de Argentina. Los intervalos que incluyen el cero no son estadísticamente significativos.

	Diferencia	Límite superior	Límite inferior
L_{∞}	49,82	49,97	49,66
K	-0,09	0,07	-0,25
t_0	-1,10	-0,94	-1,25

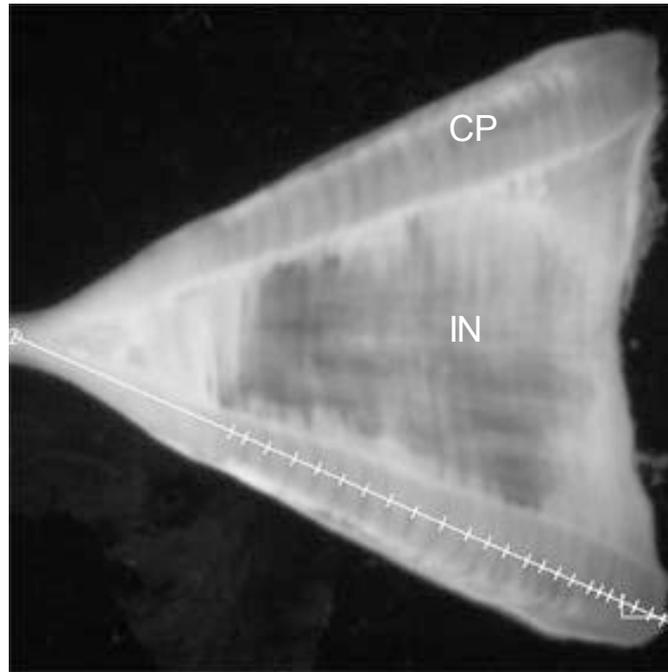


Figura 6.1. Corte en el plano dorso-ventral de una vértebra del tiburón *Carcharias taurus* de Argentina. La línea blanca indica la dirección en la que se midió el radio vertebral; las marcas sobre la línea muestran la posición de los anillos de crecimiento contados. CP: *corpus calcareum*; IN: *intermedialia*; el círculo marca el centro de la vértebra. La figura muestra sólo la mitad de la vértebra.

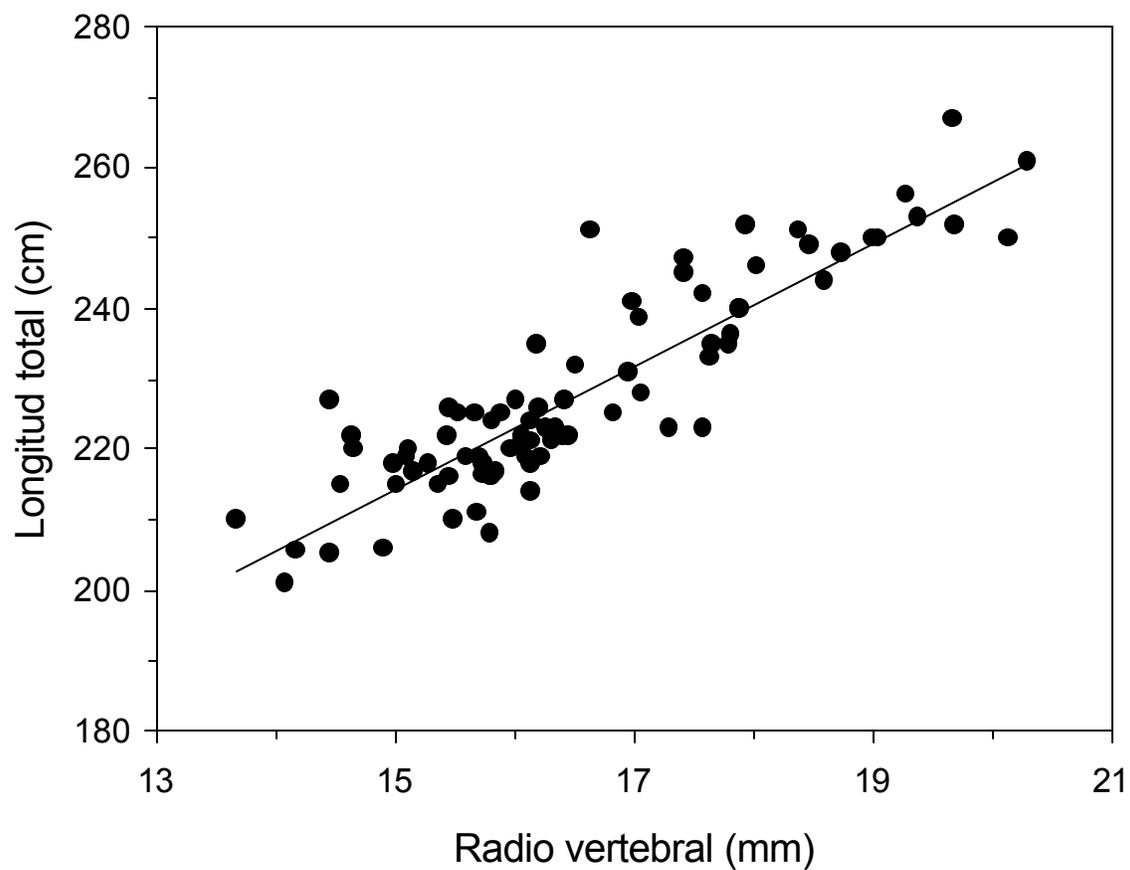


Figura 6.2. Relación entre el tamaño vertebral y la longitud total del tiburón *Carcharias taurus* de Argentina.

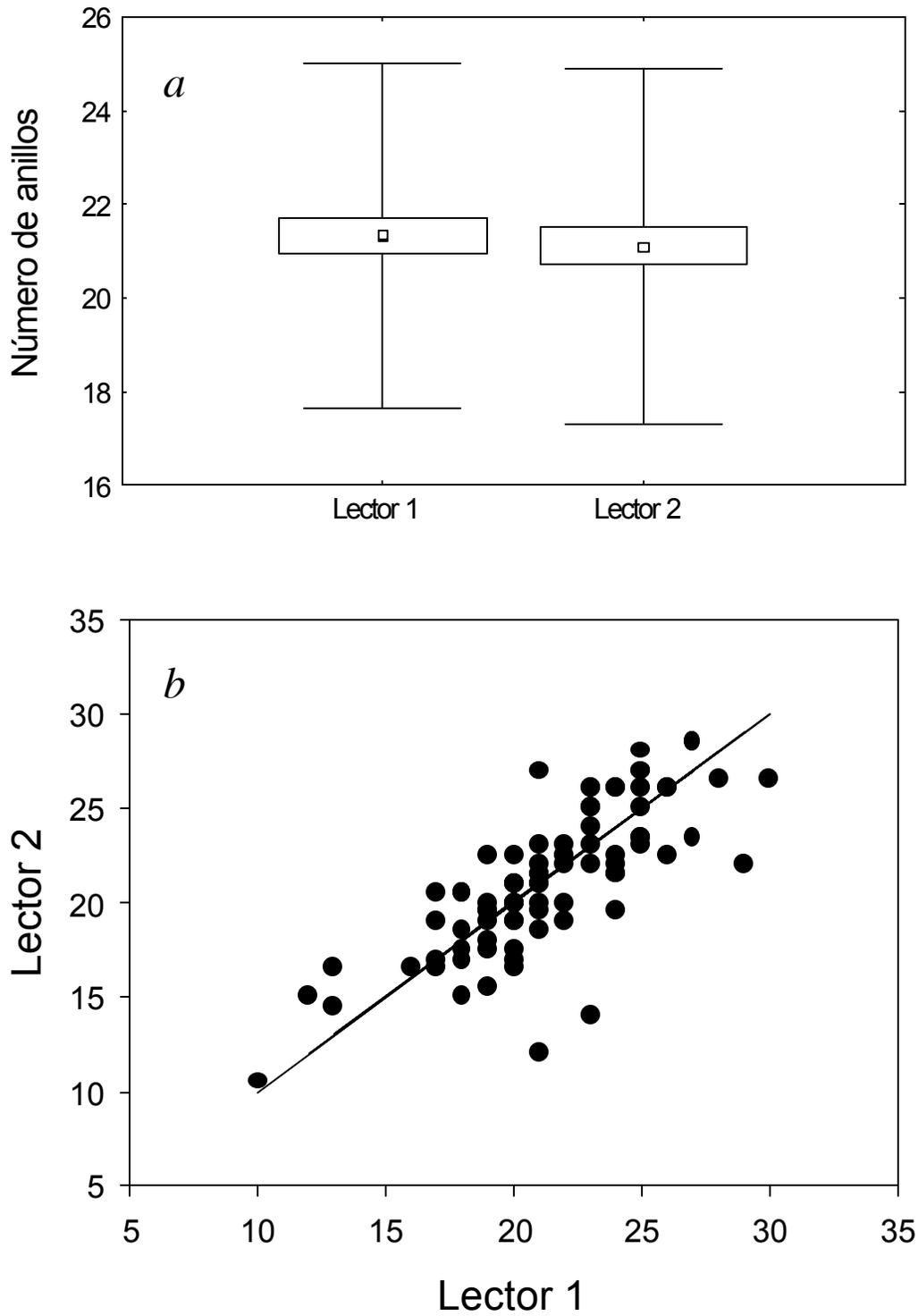


Figura 6.3. a) Lecturas de vértebras del tiburón *Carcharias taurus* de Argentina realizadas por dos lectores. El punto indica el número medio de anillos leído por cada lector, el rectángulo es el error standard, y las líneas muestran el desvío standard; b) Relación entre las lecturas de vértebras de ambos lectores, la línea representa la relación 1 a 1.

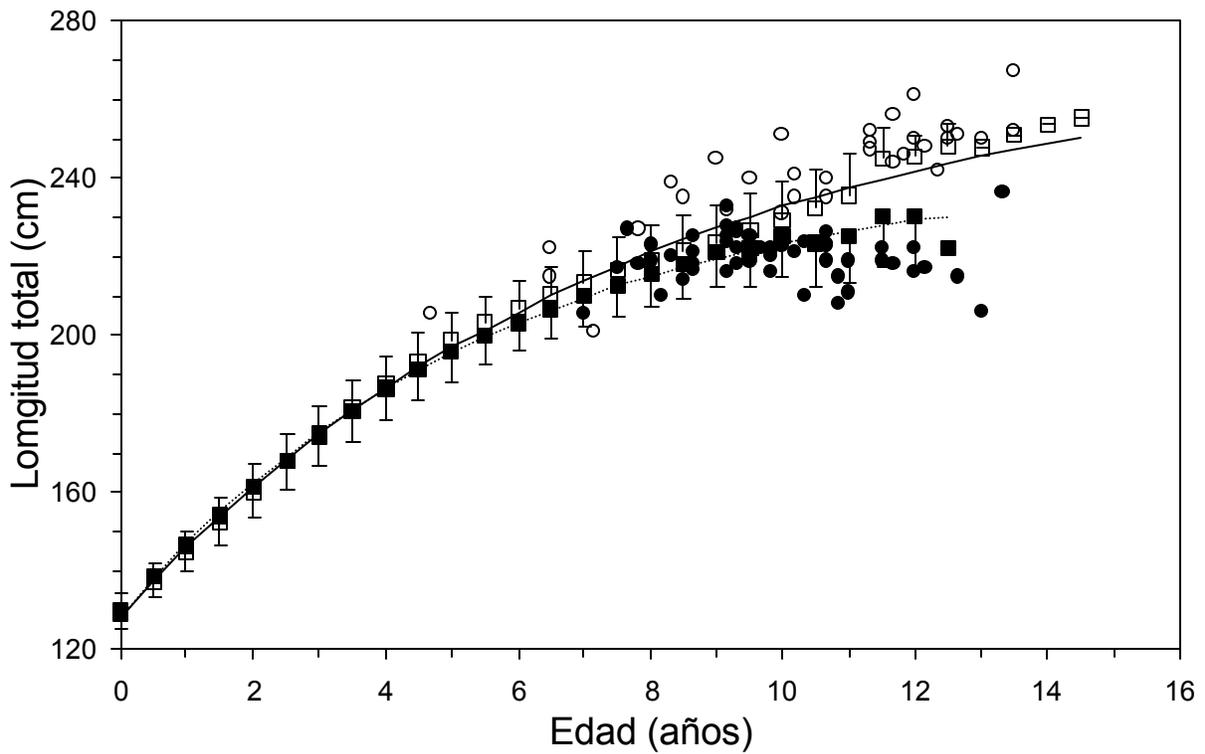


Figura 6.4. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Carcharias taurus* de Argentina. Círculos: valores observados; cuadrados: valores retrocalculados medios (+ 1 desvío estándar en hembras y - 1 desvío estándar en machos). Línea entera y símbolos blancos: hembras; línea punteada y símbolos negros: machos.

Edad y crecimiento de *Carcharhinus brachyurus*

Introducción

El patrón de crecimiento de los tiburones costeros del género *Carcharhinus* varía según la especie. Se pueden distinguir dos grandes grupos: las especies medianas de crecimiento relativamente rápido y corta longevidad y las especies grandes de crecimiento lento y muy longevas (Branstetter 1990). En el primer grupo se encuentran *C. limbatus* (Branstetter 1987a, Wintner & Cliff 1996), *C. brevipinna* (Branstetter 1987a, Allen & Wintner 2002), *C. tilstoni*, *C. sorrah* (Davenport & Stevens 1988), *C. porosus* (Lessa & Santana 1998) y *C. acronotus* (Carlson et al. 1999). Estas especies presentan valores de L_{∞} no superiores a 250 cm de LT (excepto *C. limbatus* de Sudáfrica con L_{∞} de 262 cm de LT; Wintner & Cliff 1996), K entre 0,10 (*C. brevipinna*; Allen & Wintner 2002) y 0,77 (*C. acronotus*; Carlson et al. 1999), maduran sexualmente entre 2-3 (*C. sorrah*, *C. acronotus*; Davenport & Stevens 1988, Carlson et al. 1999, respectivamente) y 6-7 años (*C. limbatus*; Wintner & Cliff 1996) y su longevidad no supera los 16 años.

En el segundo grupo se encuentran especies de tamaño grande como *C. leucas* (Thorson & Lacy 1982, Wintner et al. 2002), *C. plumbeus* (Casey et al. 1985, Casey & Natanson 1992, Sminkey & Musick 1995) y *C. obscurus* (Natanson et al. 1995, Natanson & Kohler 1996, Simpfendorfer 2000). Estos tiburones tienen valores de L_{∞} mayores de 250 cm de LT, K menor a 0,1, y edades de madurez sexual de 16-20 años (y posiblemente hasta 30 años; Casey & Natanson 1992).

Diferencias tan marcadas en el patrón de crecimiento implican estrategias de historia de vida muy distintas.

En el Atlántico Sudoccidental templado la especie más común del género *Carcharhinus* es *Carcharhinus brachyurus* (Chiaramonte 1998b). El único antecedente sobre determinación de edad y crecimiento de *C. brachyurus* es para la población del sur de África (Walter & Ebert 1991). En esa región *C. brachyurus* es un tiburón de lento crecimiento (K de 0,0385) y edad de madurez tardía (13-19 años en machos y 19-20 años en hembras) (Walter & Ebert 1991). En el sur de África, *C. brachyurus* alcanza una LT de casi 300 cm (Bass et al. 1973, Compagno et al. 1989), sin diferencias entre las LT máxima observadas de ambos sexos (Walter & Ebert 1991), aunque no se han realizado comparaciones del patrón de crecimiento entre ambos sexos (Walter & Ebert 1991).

El objetivo de este trabajo es determinar el patrón de crecimiento de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental y compararlo con el patrón observado en Sudáfrica por Walter & Ebert (1991).

Materiales y Métodos

Se examinaron vértebras de 116 ejemplares de *Carcharhinus brachyurus* (79 hembras y 37 machos) provenientes de Bahía Anegada.

Las vértebras fueron procesadas como se describió en la Metodología General de Edad y Crecimiento. Los restos de tejido blando remanente fueron extraídos con baños en endopeptidasa serina alcalina (ver Metodología General de Edad y Crecimiento). Los anillos de crecimiento fueron contados sobre el *corpus calcareum*. Cada vértebra fue leída dos veces por dos lectores diferentes, (total: 4 lecturas).

Los datos fueron procesados y analizados según se describió en la Metodología General de Edad y Crecimiento. Para comparar la edad media leída por cada lector se utilizó la prueba apareada de Wilcoxon (Zar 1984), debido a que los datos no tuvieron una distribución normal.

Resultados

La relación entre RV y LT fue descripta por la siguiente ecuación potencial:

$$LT(\text{cm}) = 46,168 \times [RV(\text{mm})]^{0,6304}$$

($r = 0,849$; rango = 4,58-14,60 mm de RV; Fig. 7.1)

El índice de precisión D tuvo un valor de 3,6%, lo que indica una reproducibilidad elevada de las lecturas.

Todos los indicadores de sesgo entre ambos lectores mostraron que no hubo sesgo entre las lecturas. Las lecturas medias de ambos lectores no fueron significativamente diferentes (lector 1 = $19,82 \pm 5,05$; lector 2 = $20,06 \pm 5,72$; $Z = 1,127$; $n = 116$; $P = 0,260$) y la pendiente de la relación entre las mediciones de ambos lectores no fue significativamente diferente de 1 ($t = 0,01$; g.l. = 228; $P = 0,992$; Fig. 7.2).

Se consideró como marca de nacimiento al cambio de ángulo presente en el *corpus calcareum*, la marca siguiente fue considerada indicativa del crecimiento de los primeros 6 meses de vida y posteriormente a éstos, cada anillo fue considerado anual (Walter & Ebert 1991, Fig. 7.3).

De los cuatro métodos empleados para estimar el patrón de crecimiento de *Carcharhinus brachyurus*, el que mostró el mejor ajuste con los datos observados y los

parámetros estimados más similares a los observados fue el de retrocálculo con la regresión RV-LT (Tabla 7.1). Aunque, en las hembras, el modelo ajustado sólo con las observaciones directas tuvo un valor de R^2 un poco mayor que el basado en la RV-LT, este último tuvo un valor de L_∞ desproporcionadamente grande en comparación con los valores de talla máxima observados (362 cm vs. 256 cm de LT; Capítulo 3).

Los patrones de crecimiento estimados por este método fueron significativamente diferentes entre machos y hembras ($T^2 = 29,87$; g.l. = 3 y 187; $P = 7,9 \times 10^{-6}$; Fig. 7.4). Las hembras tuvieron un valor de L_∞ y t_0 mayor que el de los machos, mientras que K no varió entre ambos sexos (Tabla 7.2).

La edad de madurez sexual fue de 21,7 y 20,0 años en hembras y machos, respectivamente. La hembra y el macho más longevos observados tuvieron 27 y 39 años, respectivamente. La longevidad estimada según el método de Taylor (1958) fue de 43,2 y 40,9 años en hembras y machos, respectivamente.

Discusión

Todos los indicadores de sesgo muestran que las lecturas fueron repetibles y sin sesgo. Además el índice de precisión D tuvo un valor bajo (3,6%) dentro del rango de los obtenidos en otras investigaciones sobre edad de tiburones (3,3-12,7%; Cailliet et al. 1990, Natanson & Kohler 1996, Wintner 2000, Wintner & Dudley 2000), lo que muestra la consistencia de las lecturas. La relación no lineal entre RV y LT hallada en este trabajo contrasta con la relación lineal reportada por Walter & Ebert (1991). Diferencias interpoblacionales de este tipo en la relación RV-LT ya han sido reportadas en *Galeocerdo cuvier* (no lineal en el Atlántico Noroccidental; Branstetter et al. 1987; y

lineal en Sudáfrica; Wintner & Dudley 2000), aunque la causa de esta diferencia (metodológica o real) no es conocida.

La asignación de las edades a cada individuo está basada en el supuesto de que el primer anillo que se observa corresponde a 6 meses de edad (Walter & Ebert 1991). Esto es aplicable a la población del Atlántico Sudoccidental ya que el nacimiento ocurriría durante diciembre (Capítulo 3) por lo que el primer anillo (indicativo del primer invierno) se marcaría en junio-julio, es decir 6 meses después del nacimiento. Otro supuesto importante es que la deposición de los anillos de crecimiento es anual. Estos supuestos no han sido validados en *C. brachyurus*, pero se han verificado en otras especies del género *Carcharhinus* (Branstetter 1987b, Natanson et al. 1995, Simpfendorfer 2000).

De los cuatro métodos empleados para ajustar la curva de Von Bertalanffy, el método de retrocálculo basado en la función RV-LT fue el que mejor describió el crecimiento de *Carcharhinus brachyurus*. Aunque, en las hembras, el modelo obtenido usando las observaciones directas sin hacer retrocálculo tuvo un ajuste un poco mejor que el basado en el retrocálculo con la relación RV-LT, su estimación de L_{∞} es irreal. En el Atlántico Sudoccidental, el individuo de *C. brachyurus* más grande registrado es una hembra de 256 cm de LT y el macho más grande es de 247 cm de LT (Capítulo 3). Estos valores son coincidentes con los obtenidos frente a Necochea con trasmallos (Chiaramonte 1998b) y son consistentes con las estimaciones de L_{∞} obtenidas mediante retrocálculo con la función RV-LT. Tallas mayores han sido reportadas en otras regiones. En Sudáfrica la talla máxima reportada es de alrededor de 300 cm de LT (Compagno et al. 1989) y en el Mediterráneo se registraron machos de hasta 303 cm de LT (Hemida et al. 2002). Esto indica que podrían existir algunas diferencias entre poblaciones en la talla máxima.

El valor de K de *C. brachyurus* de Sudáfrica (estimado a partir de lecturas directas de edad) es de 0,0385 (Walter & Ebert 1991), mientras que en el Atlántico Sudoccidental es de aproximadamente 0,06 (Tabla 7.1). Estas diferencias se deben principalmente al valor extremadamente alto de L_{∞} estimado para la población sudafricana (384,8 cm de LT; Walter & Ebert 1991), mucho mayor que la LT máxima observada en esa región que es de alrededor de 300 cm (Bass et al. 1973, Compagno et al. 1989, Smale 1991, Walter & Ebert 1991, Cliff & Dudley 1992). Similarmente a lo que ocurre para la población sudafricana, las estimaciones realizadas a partir de lecturas directas de edad en este trabajo, producen estimaciones irreales de L_{∞} para ambos sexos (Tabla 7.1).

La talla de nacimiento estimada fue de 87-89 cm de LT, mientras que los valores retrocalculados de talla de nacimiento son de 72-73 cm de LT. Esta diferencia es debida principalmente a la falta de datos de las tallas menores. Aún así los valores retrocalculados son coincidentes con las tallas de nacimiento observadas (60-70 cm de LT; Capítulo 3).

La longevidad calculada según el método de Taylor (1958) fue consistente con la edad máxima observada en los machos. En el caso de las hembras la edad máxima observada fue mucho menor que la calculada, pero el valor calculado puede ser real, teniendo en cuenta observaciones en especies emparentadas. Natanson & Kohler (1996) reportaron que las hembras de *C. obscurus* pueden alcanzar edades de 43-47 años.

Las curvas de crecimiento de machos y hembras son significativamente diferentes, y el parámetro que más aporta a esta diferencia es L_{∞} , mientras que K no varía entre ambos sexos (Tabla 7.2). Este tipo de diferencia es esperable en tiburones vivíparos en los que la fecundidad está correlacionada positivamente con el tamaño corporal. De hecho, en *C. brachyurus*, se ha observado un aumento de la fecundidad con la talla de las hembras (Cliff & Dudley 1992) que explica la selección de un mayor tamaño

corporal en las hembras. Una diferencia de tamaño de alrededor de 5,7 cm (i.e. la diferencia de L_{∞} entre sexos) significa para una hembra la producción de una cría extra (según la relación entre talla y tamaño de camada presentada por Cliff & Dudley 1992). Esto indica que la diferencia entre el L_{∞} de machos y hembras, aunque pequeña, puede tener relevancia biológica. Esta relación positiva entre tamaño corporal y fecundidad también explica el retraso en la maduración sexual de las hembras. Además de la maximización del tamaño absoluto de la camada, el retraso en la madurez sexual también podría minimizar la diferencia proporcional entre fertilidad y fecundidad, como se observó en *Galeorhinus galeus* (Capítulo 4).

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que *C. brachyurus* es una especie de lento crecimiento y madurez sexual tardía. El patrón de crecimiento general de *C. brachyurus* es muy similar al de *C. obscurus*. Además, las dos especies comparten otras características de su historia de vida. Al igual que *C. brachyurus*, *C. obscurus* incluye aguas templadas como parte de su distribución geográfica regular (Garrick 1982, Compagno 1984b) y suele habitar en aguas más profundas de la plataforma continental (Compagno 1984b) donde las temperaturas son más bajas que en la región costera. *C. obscurus* alcanza un gran tamaño (LT máxima de casi 400 cm; Compagno 1984b), una edad de madurez sexual de 19-20,5 y 21-24 años en machos y hembras, respectivamente (Natanson et al. 1995, Natanson & Kohler 1996) y valores de K de 0,038-0,047 (Natanson et al. 1995, Natanson & Kohler 1996). Simpfendorfer (2000), basado en datos de marcado y recaptura, estimó la tasa de crecimiento de *C. obscurus* durante los primeros 5 años en 8-11 cm/año. Esa estimación coincide con la tasa de crecimiento de 9,6 cm/año durante los primeros 5 años, obtenida para *C. brachyurus* en este trabajo. Estas similitudes no pueden ser explicadas por la filogenia, ya que ninguno de los cladogramas del género *Carcharhinus* propuestos muestran que *C. obscurus* y *C.*

brachyurus tengan un ancestro directo común (ver la revisión de cladogramas de Naylor 1992). Por el contrario, la convergencia en el patrón de historia de vida de ambas especies puede explicarse por presiones selectivas convergentes producidas por las similitudes de los hábitats que ambas especies ocupan.

Estas características podrían ser compartidas por *C. plumbeus* si las observaciones de Casey & Natanson (1992) de casi 30 años de edad de madurez sexual son confirmadas (al respecto, ver discusión en Sminkey & Musick 1995). Al igual que *C. brachyurus* y *C. obscurus*, *C. plumbeus* también realiza migraciones estacionales y pasa parte de su vida en aguas templadas (Compagno 1984b), por lo que la generalización podría ser aplicable a *C. plumbeus*.

Tabla 7.1. Parámetros del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Argentina, estimados según cuatro métodos; t_0 , K y L_∞ : parámetros estimados; R^2 : coeficiente de determinación; E_{50} : edad de la talla a la cual el 50% de la población es adulta; D-L: retrocálculo según Dahl-Lea; F-L: retrocálculo según Fraser-Lee; RV-LT: retrocálculo según regresión entre radio vertebral-longitud total.

	Hembras					Machos				
	L_∞	K	t_0	R^2	E_{50}	L_∞	K	t_0	R^2	E_{50}
Datos	362,3	0,028	-11,90	0,825	21,7	291,0	0,036	-16,91	0,848	20,8
D-L	248,9	0,088	-1,68	0,742	23,6	249,9	0,081	-2,47	0,761	22,3
F-L	254,1	0,075	-4,85	0,789	22,7	251,4	0,074	-5,26	0,895	21,1
RV-LT	271,9	0,060	-6,41	0,810	21,7	266,2	0,063	-6,44	0,896	20,0

Tabla 7.2. Intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose del 99% para las diferencias entre sexos de los tres parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Argentina. Los intervalos que incluyen el cero no son estadísticamente significativos.

	Diferencia	Límite inferior	Límite superior
L_{∞}	5,648	5,141	6,156
K	-0,002	-0,003	0,505
t_0	0,037	0,037	0,545

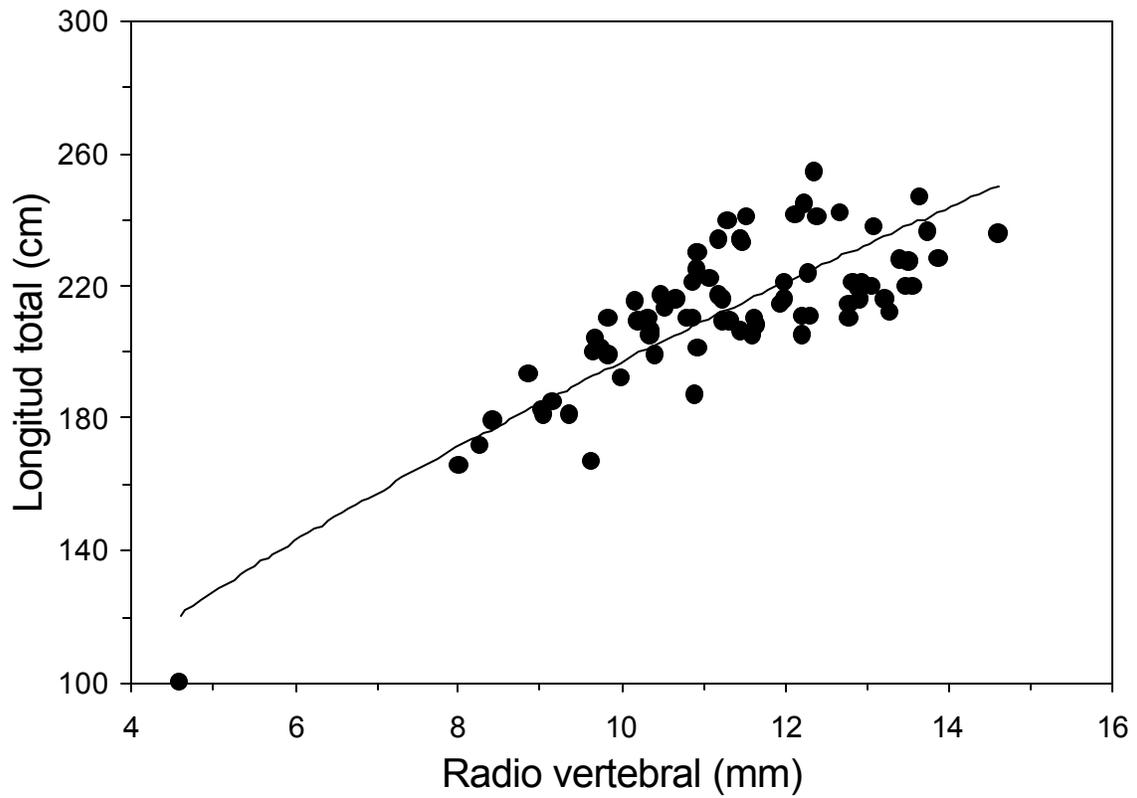


Figura 7.1. Relación entre el radio vertebral y la longitud total del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Argentina.

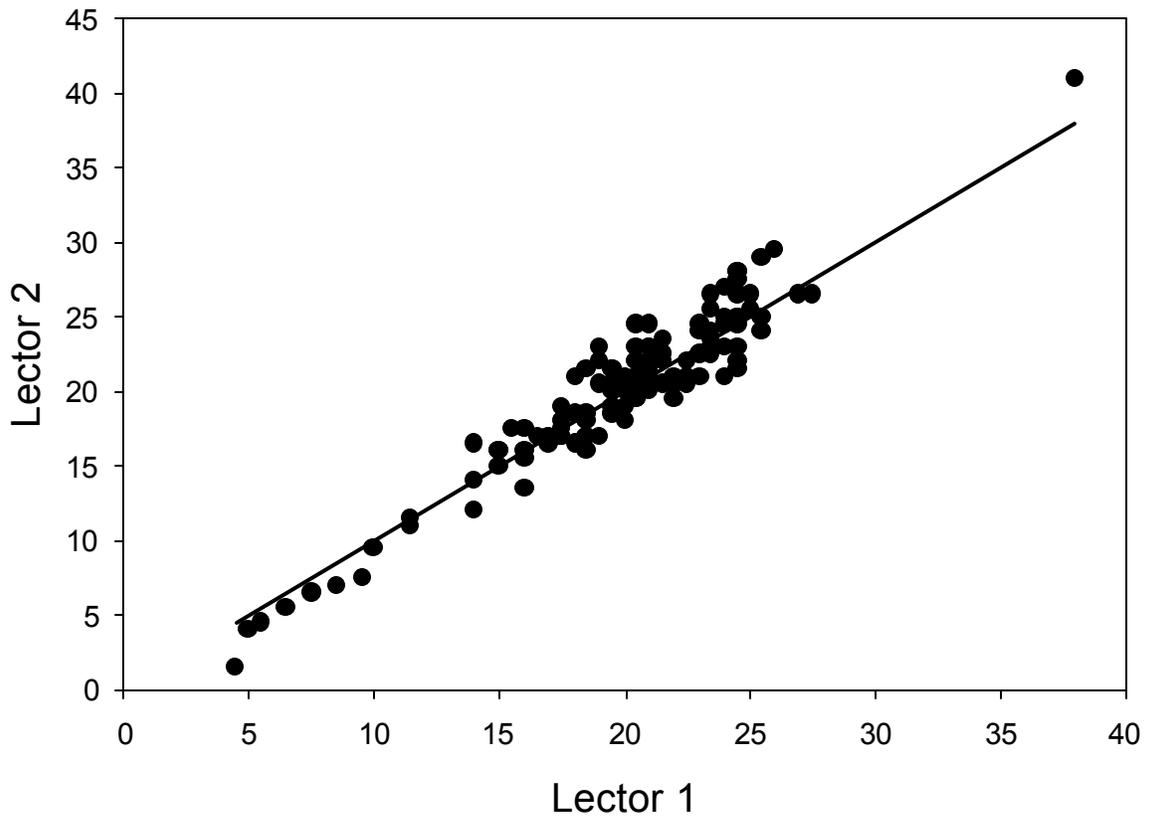


Figura 7.2. Relación entre las lecturas de anillos de crecimiento de vértebras del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Argentina realizadas por dos lectores. La línea representa la relación 1 a 1.

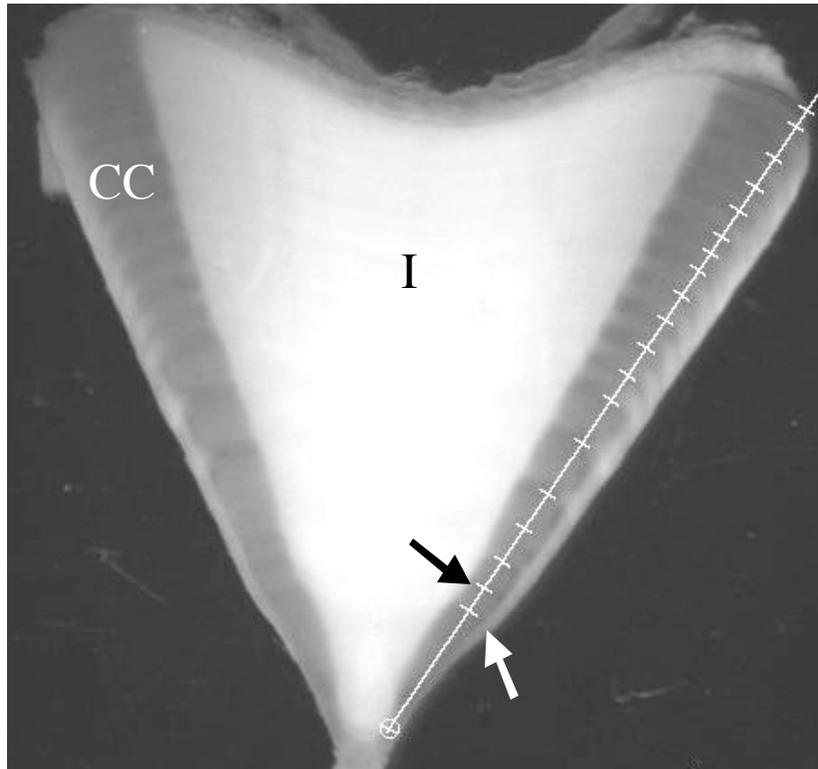


Figura 7.3. Corte en el plano dorso-ventral de una vértebra del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Argentina. La línea blanca indica la dirección en la que se midió el radio vertebral; las marcas sobre la línea muestran la posición de los anillos de crecimiento contados; la flecha blanca muestra la posición del cambio de ángulo en el *corpus calcareum* indicador del nacimiento; la flecha negra muestra el anillo del primer invierno a los 6 meses de edad. CP: *corpus calcareum*; I: *intermedialia*; el círculo marca el centro de la vértebra. La figura muestra sólo la mitad de la vértebra.

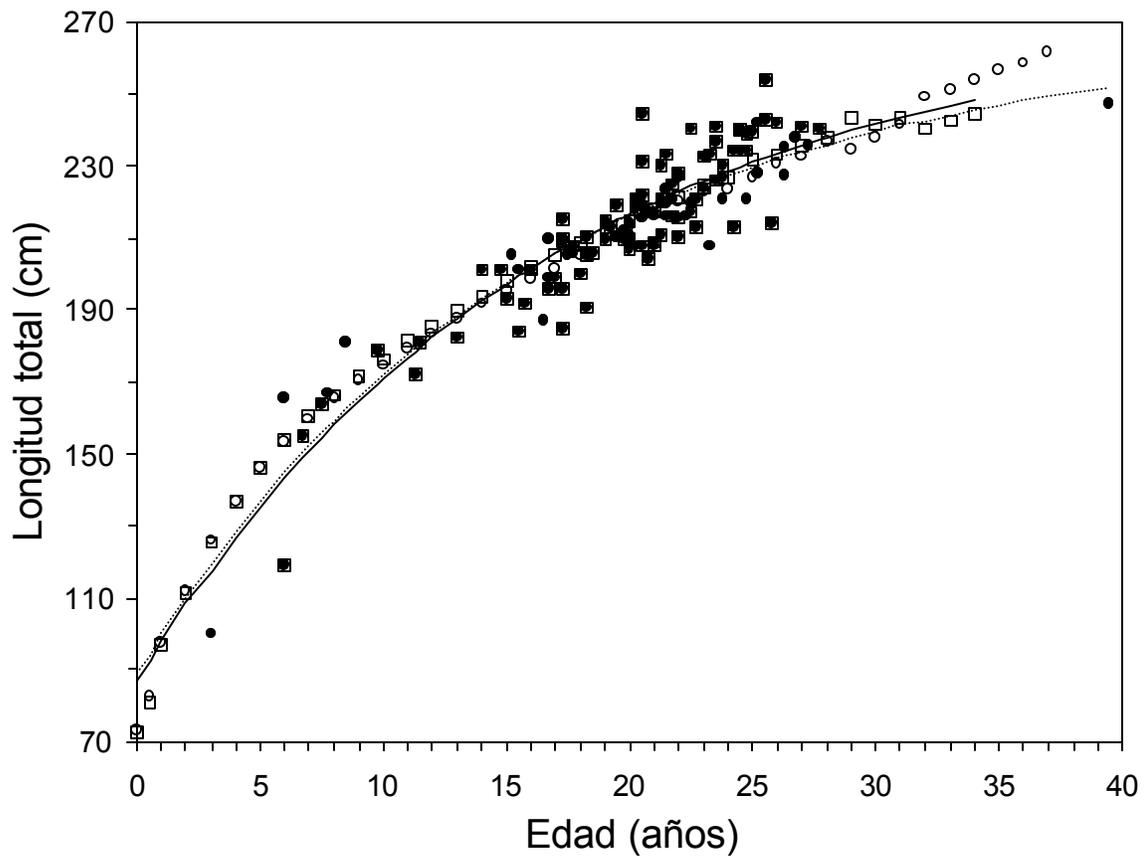


Figura 74. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Argentina. Símbolos negros: valores observados; símbolos blancos: valores retrocalculados medios. Línea entera y cuadrados: hembras; línea punteada y círculos: machos.

Edad y crecimiento de *Galeorhinus galeus*

Introducción

Existen evidencias de que la población de *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental tiene un ciclo reproductivo de tres años (Peres & Vooren 1991, Capítulo 4). En otras regiones el ciclo reproductivo es más corto, comprendiendo uno (Mediterráneo meridional; Capapé & Mellinger 1988) o dos años (sur de Australia; Olsen 1984). Por lo tanto el ciclo reproductivo de las hembras del Atlántico Sudoccidental es el más prolongado.

El patrón de crecimiento de *G. galeus* del sur de Brasil es el más lento de todas las poblaciones evaluadas hasta el momento. En el sur de Australia y Nueva Zelanda, el parámetro K de Von Bertalanffy fue estimado entre 0,09 y 0,16 (Olsen 1984, Moulton et al. 1992, Francis & Mulligan 1998) y la edad de madurez sexual es de 8 años en los machos y 10 en las hembras en Australia (Olsen 1984). Por su parte, en el sur de Brasil los valores de K son de 0.07-0.092 y la edad de madurez sexual es de 12 años en machos y 17,5 años en hembras (Ferreira & Vooren 1991). Estas evidencias sugieren que la población del Atlántico Sudoccidental tendría una estrategia de historia de vida mucho más lenta y que esta población es más vulnerable que las demás.

Existen evidencias de que los individuos de *G. galeus* del sur de Brasil constituyen una única población con los de Argentina. Estas evidencias son la complementariedad temporal de las fluctuaciones en abundancia y de los estadios embrionarios en ambas zonas (Capítulo 4). Por lo tanto, los individuos del sur de Brasil y Argentina compartirían un patrón de crecimiento común.

En este capítulo, se describe el patrón de crecimiento de *G. galeus* de Bahía Anegada (Argentina), y se evalúa la hipótesis sobre la existencia de un patrón de crecimiento común de *G. galeus* de Brasil y Argentina.

Materiales y Métodos

Se examinaron vértebras de 168 individuos (119 hembras y 49 machos) de *Galeorhinus galeus* provenientes de Bahía Anegada y áreas adyacentes.

Las vértebras fueron extraídas, procesadas y analizadas como se detalló en la Metodología General de Edad y Crecimiento y fueron lavadas en una solución de endopeptidasa serina alcalina.

Los conteos de anillos de crecimiento y las mediciones de radio vertebral se realizaron sobre la intermedialia, por ser la zona con mejor definición de los anillos (Fig. 8.1). Cada lector realizó una lectura.

Se asumió que el primer anillo corresponde al nacimiento (Ferreira & Vooren 1991, Moulton et al. 1992, Francis & Mulligan 1998) y que los anillos se forman anualmente entre junio y septiembre (Ferreira & Vooren 1991).

Resultados

Las comparaciones entre los dos lectores muestran que no hubo diferencias en las lecturas de ambos (media lector 1 = $13,08 \pm 5,32$; media lector 2 = $12,94 \pm 5,24$; $t = 0,962$; g.l. = 165; $P = 0,337$). La pendiente de la relación entre ambas lecturas no fue diferente de 1 ($t = 0,015$; g.l. = 329; $P = 0,988$) lo que indica que no hubo sesgo entre los dos lectores (Fig. 8.2).

El coeficiente de variabilidad y el índice de precisión D fueron de 12,06% y 8,53%, respectivamente, lo que indica que las lecturas son altamente reproducibles.

Ferreira & Vooren (1991) hallaron que, en el sur de Brasil, *Galeorhinus galeus* marca un anillo hialino anualmente en junio-septiembre. Por lo tanto, se consideró que cada anillo representó un año de edad.

La relación entre RV y LT fue descrita por una ecuación logística de la siguiente forma:

$$LT(cm) = \frac{149,228}{1 + 8,237 \times e^{-(0,00069 \times RV)}}$$

(n = 131; rango = 1598-7544 μm ; r = 0,985; Fig. 8.3)

La curva de crecimiento que mejor describió los datos fue la obtenida con el retrocálculo a partir de la ecuación RV-LT (Tabla 8.1). Sin embargo, todas las curvas de crecimiento obtenidas tuvieron valores de L_{∞} demasiado bajos en comparación con los datos observados (Tabla 8.1). Por este motivo, las curvas fueron recalculadas fijando los valores de L_{∞} en los obtenidos por Ferreira & Vooren (1991) para *G. galeus* en el sur de Brasil (148,9 y 159,8 cm de LT para machos y hembras, respectivamente), que son consistentes con las mayores tallas observadas en este trabajo (152,8 y 153,2 cm de LT para machos y hembras, respectivamente; Capítulo 4). Las curvas resultantes tienen valores de K más bajos y de t_0 más altos que los estimados previamente, aunque su ajuste a los datos observados sigue siendo aceptable y su varianza (MSE) no es mucho más grande (Fig. 8.4, Tabla 8.2).

La edad máxima observada fue de 18,6 años en machos y 21,6 años en hembras. La edad de madurez sexual (estimada a partir de las curvas basadas en RV-LT con L_{∞} fijos) fue de 9,4 y 9,6 años en machos y hembras, respectivamente.

Discusión

Los indicadores de sesgo y reproducibilidad de las lecturas de vértebras indican que las lecturas son insesgadas y reproducibles entre ambos lectores. Comúnmente, la relación entre RV y LT es lineal, sin embargo, en *G. galeus* se halló una relación curvilínea (Ferreira & Vooren 1991, este trabajo, Fig. 8.3). Relaciones RV-LT no lineales también son comunes en elasmobranquios y se han hallado en *Galeocerdo cuvier* (Branstetter et al. 1987), *Sphyrna lewini* (Chen et al. 1990, Anislado-Tolentino & Robinson-Mendoza 2001), *Mustelus manazo* (Yamaguchi et al. 1996, 1998, 1999), *Lamna nasus* (Natanson et al. 2002) y *Mustelus canis* (Conrath et al. 2002); y una relación curvilínea es aparente en *Rhizoprionodon terraenovae* (Loefer & Sedberry 2003).

Los parámetros de crecimiento obtenidos son diferentes a los encontrados por Ferreira & Vooren (1991) para *Galeorhinus galeus* del sur de Brasil. Cuando los valores de L_{∞} se remplazan por valores consistentes con los observados, los parámetros se acercan a los estimados por Ferreira & Vooren (1991), pero igualmente indican tasas de crecimiento más elevadas que los de estos autores. Estas diferencias pueden ser debidas a varias causas.

En primer lugar, los distintos patrones de crecimiento observados podrían ser consecuencia de la existencia de dos poblaciones distintas, una del sur de Brasil y otra de Argentina. Aunque no existen experimentos de marcado y recaptura de individuos de

G. galeus del sur de Brasil o Argentina, hay evidencias indirectas que apoyan la existencia de una única población de *G. galeus* en el Atlántico Sudoccidental (Capítulo 4). Esta población realizaría movimientos migratorios estacionales entre el sur de Brasil y Argentina, relacionados con la reproducción (Vooren 1997, Capítulo 4).

Alternativamente, las diferencias observadas podrían ser resultado de la existencia de sesgos o inconsistencias en las técnicas empleadas en el análisis de las vértebras y de los datos. Cailliet et al. (1990) y Tanaka et al. (1990) mostraron cómo las distintas técnicas y sesgos de los muestreadores pueden afectar las estimaciones de crecimiento de elasmobranquios de forma muy importante. En el caso de *G. galeus* del Atlántico Sudoccidental, los anillos de crecimiento de las vértebras fueron visualizados mediante técnicas distintas. Ferreira & Vooren (1991) utilizaron rayos X, mientras que en este trabajo se realizaron análisis de secciones muy finas (ver Metodología General de Edad y Crecimiento). Cailliet et al. (1983b) y Officer et al. (1996) compararon las técnicas de rayos X con otros métodos de visualización de anillos de crecimiento y no hallaron diferencias significativas entre ambas. Por el contrario, recientemente se mostró que la técnica de rayos X dificulta la distinción entre anillos anuales verdaderos e incrementos menores que no son indicativos de la edad (Officer et al. 1997). Esto sugiere que una cuenta de anillos de crecimiento sobre imágenes obtenidas con rayos X podría, en algunos casos, sobreestimar la edad de un individuo (Officer et al. 1997) y así subestimar su tasa de crecimiento.

Adicionalmente, también se encontraron diferencias entre patrones de crecimiento estimados a partir de vértebras procedentes de diferentes zonas de la columna vertebral (Officer et al. 1996). Además, las distintas aberturas de malla de los trasmallos (que implican diferentes selectividades) también influyen sobre las estimaciones de los parámetros de crecimiento (Moulton et al. 1992). Las muestras empleadas por Ferreira

& Vooren (1991) fueron tomadas de la región de la columna vertebral que se encuentra inmediatamente por debajo de la primera aleta dorsal, lo que coincide con este trabajo. Por lo tanto las diferencias observadas no son explicables por una distinta posición de las vértebras en la columna vertebral.

Una diferencia importante entre ambos trabajos es la procedencia de las muestras. Ferreira & Vooren (1991) emplearon una red de arrastre de fondo, mientras que en este trabajo se analizaron vértebras provenientes (mayoritariamente) de tiburones capturados con anzuelos. Una comparación de las Figuras 4.10 y 4.11 (Capítulo 4) muestra que estas técnicas capturan distintas fracciones de la población. La talla media de las capturas de anzuelos es superior a la de las capturas de la red de arrastre de fondo. Esto indica que en el extremo inferior de la distribución de frecuencias de tallas, los anzuelos pueden estar capturando los individuos con tasas de crecimiento mayores a la media. Por otra parte, la red de arrastre de fondo podría estar capturando los individuos de crecimiento más lento en el extremo mayor de la distribución de frecuencias de tallas. En este trabajo los individuos menores a 100 cm de LT fueron obtenidos de muestreos realizados con red de arrastre de fondo y los superiores a esa talla de muestreos de pescadores deportivos con anzuelos. De esta manera, probablemente existiría un sesgo en el rango de tallas de aproximadamente 100-130 cm de LT. Este sesgo podría explicar el aparente desvío hacia tallas mayores de los valores observados en relación a la curva de crecimiento y a los valores retrocalculados en el rango mencionado (ver Fig. 8.4).

Al momento no es posible determinar cuál de las dos curvas describe más precisamente el crecimiento de la población de *G. galeus* del Atlántico Sudoccidental. El patrón de crecimiento estimado en este trabajo se encuentra en el rango de las población de *G. galeus* de Australia (Tabla 8.3). Sin embargo, esta similitud no es suficiente para asegurar que el modelo estimado en este trabajo sea el más correcto.

Esto se debe a que la evidencia existente indica que la población de *G. galeus* del Atlántico Sudoccidental tiene una historia de vida levemente diferente a las otras poblaciones (por ejemplo ciclo reproductivo de tres años; Peres & Vooren 1991, Capítulo 4), por lo que bien podría tener un patrón de crecimiento divergente de los de las otras poblaciones. La determinación del modelo que mejor describe el crecimiento de *G. galeus* del Atlántico Sudoccidental debería llevarse a cabo a través de experimentos de lectura cooperativos como los realizados en *Mustelus manazo* (Cailliet et al. 1990) y *Prionace glauca* (Tanaka et al. 1990) en el Océano Pacífico.

Más allá de las variaciones observadas, en general, el patrón de crecimiento (y la estrategia de historia de vida) de *G. galeus* es muy similar a la de las otras especies “grandes” de la familia Triakidae. Este patrón de crecimiento está caracterizado por un tamaño máximo superior a 120 cm de LT, tasa de crecimiento intermedia a baja ($K = 0.07-0.15$), edad de madurez sexual superior a 4 años y longevidad superior a 15 años. *G. galeus* comparte estas características con, al menos, *Triakis semifasciata* (Kusher et al. 1992, Smith et al. 2003), *Mustelus mustelus* (Goosen & Smale 1997) y *Mustelus lenticulatus* (Francis & Maolagáin 2000). Esta estrategia es muy diferente a la de las especies de menor tamaño de la familia. Anteriormente, se postuló que las especies del género *Mustelus* tenían patrones de crecimiento muy rápidos, con valores de K entre 0,21 y 0,53 (Francis 1981). Sin embargo, se ha mostrado que en *Mustelus* existe una gran variabilidad en patrones de crecimiento, con especies menores de 120 cm de LT de crecimiento muy rápido (e.g. *M. henlei*, *M. manazo*, *M. canis*; Yudin & Cailliet 1990, Yamaguchi et al. 1998, Conrath et al. 2002, respectivamente) y especies más grandes (e.g. *M. mustelus*, *M. lenticulatus*; Goosen & Smale 1997, Francis & Maolagáin 2000, respectivamente) de crecimiento más lento (Francis & Maolagáin 2000), convergente con los patrones observados en especies grandes (> 120 cm de LT) de otros géneros de

Triakidae. El patrón de las especies grandes de Triakidae es más parecido al de algunas especies de la familia Carcharhinidae (por ejemplo *Carcharhinus porosus* y *C. brevipinna*; Lessa & Santana 1998, Allen & Wintner 2002, respectivamente), lo que sugiere convergencias evolutivas en la historia de vida de especies templadas grandes de Triakidae y especies tropicales medianas (120-200 cm de LT) de Carcharhinidae.

Tabla 8.1. Parámetros del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Galeorhinus galeus* de Argentina, estimados según cuatro métodos; t_0 , K y L_∞ : parámetros estimados; MSE: error medio cuadrado (estimador de varianza); E_{50} : edad de la talla a la cual el 50% de la población es adulta; Obs: lecturas directas sobre valores observados; D-L: retrocálculo de Dahl-Lea; F-L: retrocálculo de Fraser-Lee; RV-LT: regresión radio vertebral-longitud total; R^2 : coeficiente de determinación.

	Hembras						Machos					
	L_∞	K	t_0	R^2	E_{50}	MSE	L_∞	K	t_0	R^2	E_{50}	MSE
Obs	141,7	0,220	-1,54	0,94	8,1	31,7	140,9	0,222	-1,74	0,96	6,6	31,7
D-L	142,5	0,199	-1,51	0,93	7,6	37,4	145,3	0,164	-2,12	0,94	8,3	49,3
F-L	142,0	0,205	-1,58	0,93	7,3	33,7	143,2	0,181	-2,08	0,95	7,7	38,1
RV-LT	141,9	0,218	-1,45	0,94	8,2	32,1	142,1	0,196	-1,82	0,95	8,9	36,8

Tabla 8.2. Parámetros del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Galeorhinus galeus* de Argentina, estimados según cuatro métodos con valores de L_{∞} fijos en 159,8 y 148,9 para hembras y machos, respectivamente; t_0 y K : parámetros estimados; MSE: error medio cuadrado (estimador de varianza); E_{50} : edad de la talla a la cual el 50% de la población es adulta; Obs: lecturas directas sobre valores observados; D-L: retrocálculo de Dahl-Lea; F-L: retrocálculo de Fraser-Lee; RV-LT: regresión radio vertebral-longitud total; R^2 : coeficiente de determinación.

	Hembras					Machos				
	K	t_0	R^2	E_{50}	MSE	K	t_0	R^2	E_{50}	MSE
Obs	0,116	-3,44	0,90	9,6	53,01	0,156	-2,64	0,95	7,6	37,11
D-L	0,115	-3,04	0,89	8,8	58,05	0,147	-2,39	0,94	8,5	51,39
F-L	0,114	-3,32	0,89	8,6	54,81	0,149	-2,59	0,95	8,4	41,64
RV-LT	0,118	-3,23	0,90	9,6	53,35	0,154	-2,42	0,95	9,4	40,93

Tabla 8.3. Parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy de diferentes poblaciones del tiburón *Galeorhinus galeus*; t_0 , K y L_∞ : parámetros estimados; E_{50} : edad de la talla a la cual el 50% de la población es adulta; Long: longevidad.

Región	L_∞	K	t_0	E_{50}	Long.	Sexo	Referencia
	160,0-182,9	0,124-0,164	-1,29-1,21		45	ambos	Moulton et al. 1992
Australia	158,3	0,167	-1,254	8	53	machos	Olsen 1984
	161,8	0,160	-1,267	10		hembras	
Nueva Zelanda	142,9	0,154	-1,64	12-17	25	machos	Francis & Mulligan
	179,2	0,086	-2,68	13-15		hembras	1998
Brasil	148,9	0,092	-2,69	12,1	41	machos	Ferreira & Vooren
	159,8	0,075	-3,00	17,5		hembras	1991
Argentina	148,9	0,154	-2,42	9,4	18	machos	Este trabajo
	159,8	0,118	-3,23	9,6	21	hembras	

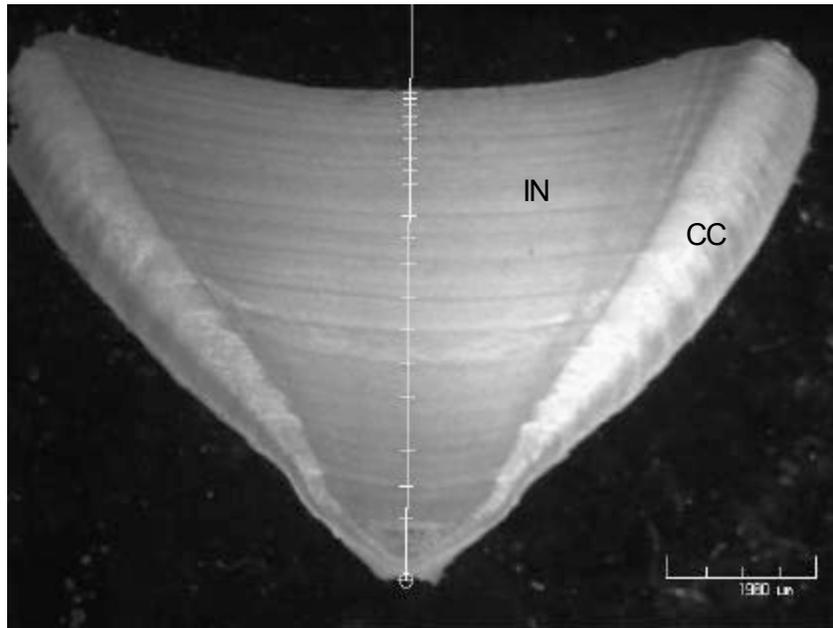


Figura 8.1. Corte en el plano dorso-ventral de una vértebra del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina. La línea blanca indica la dirección en la que se midió el radio vertebral; las marcas sobre la línea muestran la posición de los anillos de crecimiento contados. CP: *corpus calcareum*; IN: *intermedialia*; el círculo marca el centro de la vértebra. La figura muestra sólo la mitad de la vértebra.

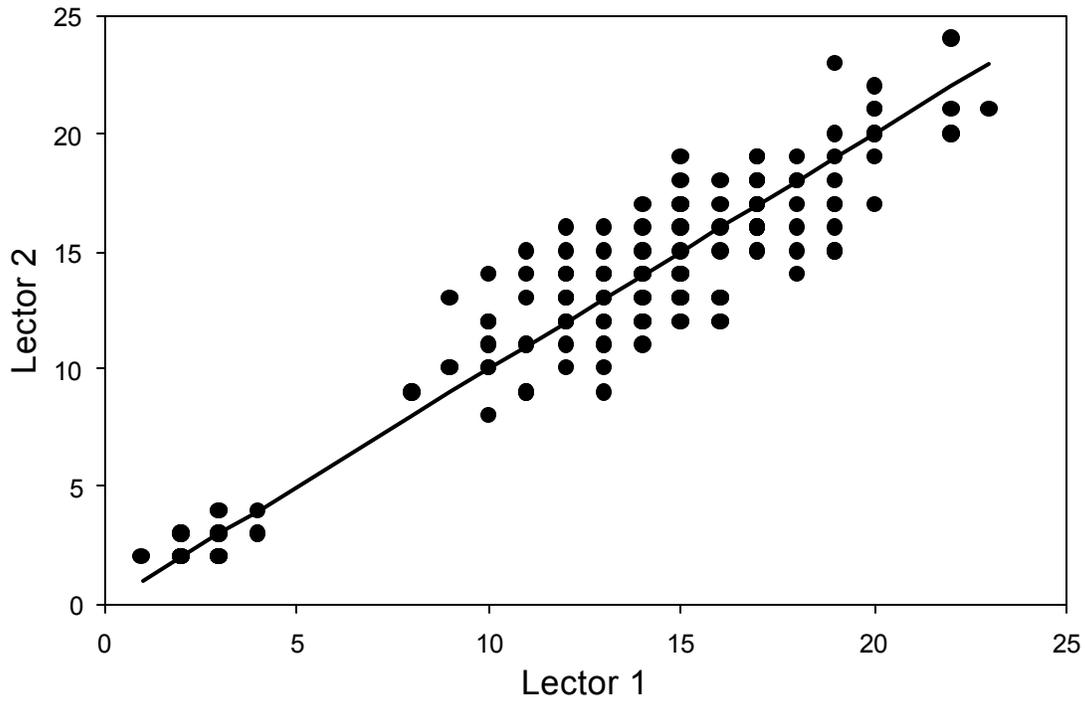


Figura 8.2. Relación entre las lecturas de vértebras del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada (Argentina), realizadas por dos lectores. La línea representa la relación 1 a 1.

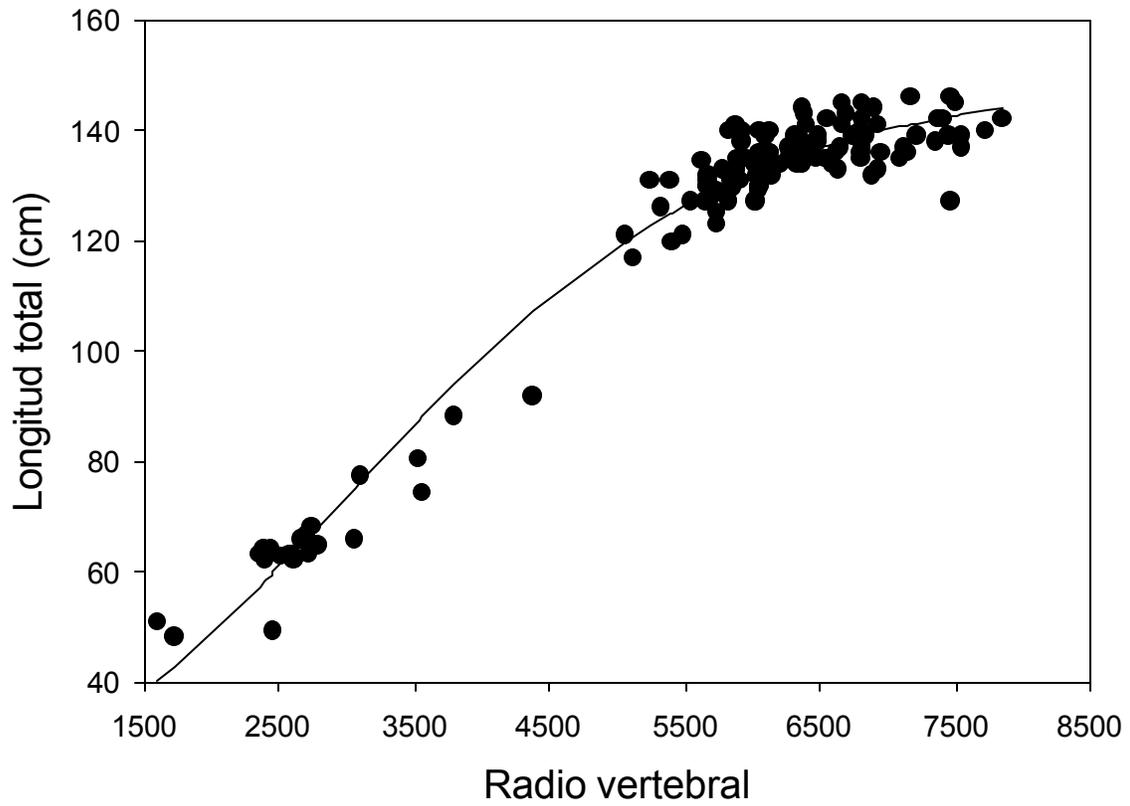


Figura 8.3. Relación entre el radio vertebral (en μm) y la longitud total del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada (Argentina).

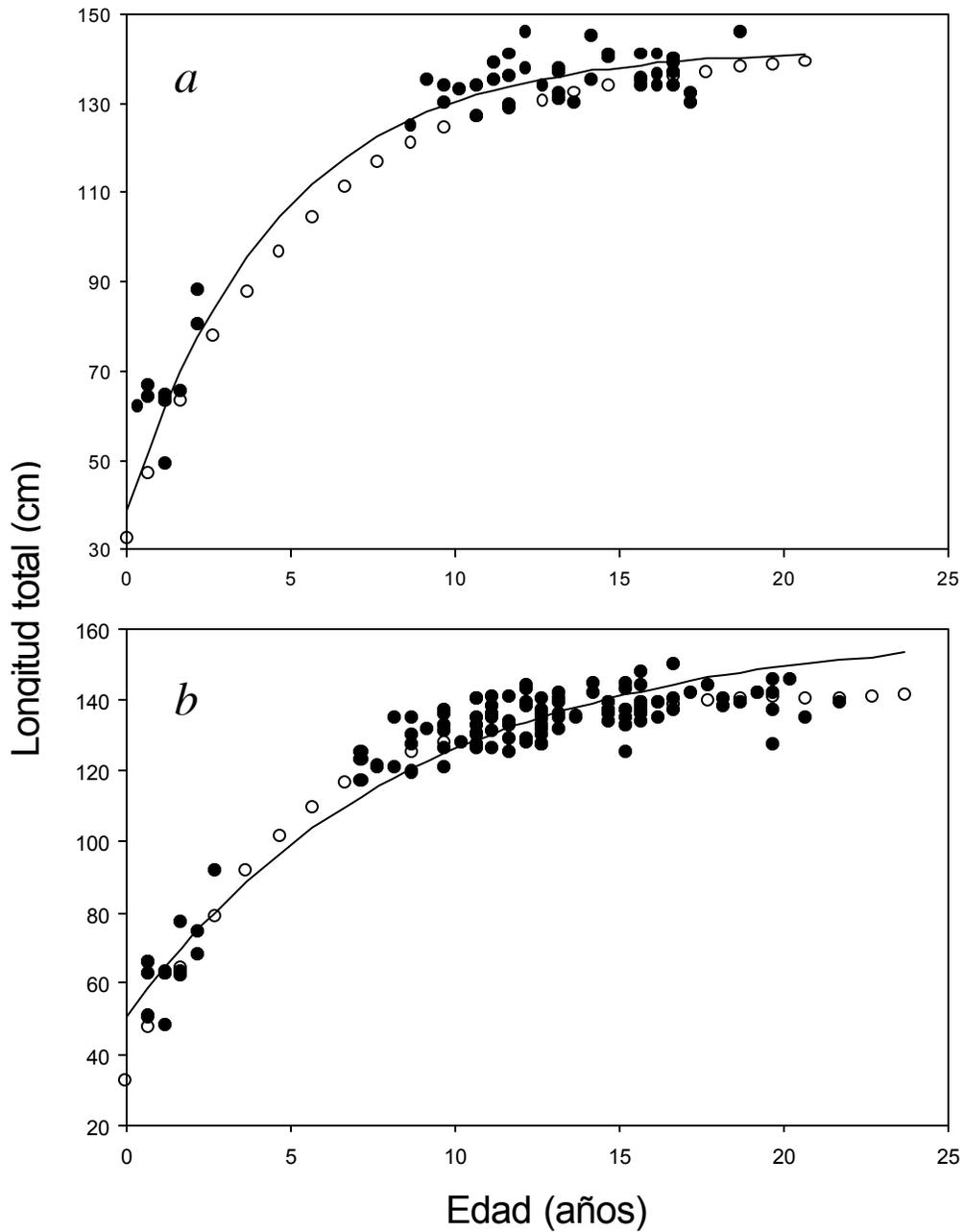


Figura 8.4. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina; **a)** machos; **b)** hembras; círculos negros: valores observados; círculos blancos: valores retrocalculados medios.

ECOLOGÍA TRÓFICA Y NICHOS ECOLÓGICOS

Introducción

La adquisición de nutrientes determina la cantidad de energía disponible en un organismo y, por lo tanto, afecta su historia de vida, al afectar directamente rasgos como su tasa de crecimiento y su tasa reproductiva, los cuales, a su vez, afectan rasgos poblacionales (Boggs 1992). Por su parte, la acción de poblaciones de predadores puede ejercer efectos importantes sobre las poblaciones de sus presas y, a través de efectos directos e indirectos, sobre el resto de la comunidad (Hairston & Hairston 1993). De esta forma, la manera y el ritmo al que un predador obtiene sus recursos alimentarios tienen efectos a nivel individual, poblacional y comunitario.

Todos los peces cartilaginosos son predadores y, debido a su diversidad morfológica y de estilos de vida (Compagno 1990a), existe un amplio rango de dietas y estrategias alimentarias (i.e. hábitos alimentarios; Wetherbee et al. 1990). A nivel individual, entre los factores más importantes que determinan los hábitos alimentarios de un condricio se pueden reconocer los extrínsecos como la disponibilidad y comportamiento de las presas y las interacciones con otros organismos; y los propios del predador como el tamaño corporal, la edad y el estado reproductivo.

La disponibilidad y el comportamiento de las presas están estrechamente relacionados y, de hecho, el comportamiento de las presas puede determinar su disponibilidad para un predador (Sih 1989). Una evidencia indirecta de que la disponibilidad de las presas afecta la composición dietaria de los condricios es la variación geográfica en la dieta de

un mismo predador como consecuencia de diferencias regionales en la abundancia de las distintas presas. Esto ha sido observado en *Notorynchus cepedianus* a lo largo de la costa sur de África, donde su principal presa varía de condrictios a mamíferos marinos entre zonas, como resultado de distintas abundancias relativas de sus presas (Ebert 1991a). Similarmente, Yamaguchi & Taniuchi (2000) observaron que la composición dietaria de *Mustelus manazo* en la Bahía de Tokyo difiere de la de otras áreas de Japón, debido a diferencias en la composición faunística entre áreas. Similares resultados han sido reportados para los tiburones *Mustelus henlei* (Haeseker & Cech 1993), *Triakis semifasciata* (Webber & Cech 1998) y el holocéfalo *Callorhynchus callorhynchus* (Di Giacomo & Perier 1996). La mejor evidencia de la importancia de la disponibilidad de presas en la determinación de la composición dietaria de los condrictios es cuantificar la dieta antes y después de haber cambiado la disponibilidad de las presas. Koen Alonso et al. (2002) cuantificaron la dieta de *Squalus acanthias* en aguas patagónicas antes y después del cambio de abundancia relativa de sus presas producido por la actividad pesquera al disminuir la abundancia de *Merluccius hubbsi*. Antes de su disminución por la sobreexplotación, *M. hubbsi* era la principal presa de *S. acanthias*; luego de la disminución de la abundancia de *M. hubbsi*, el calamar *Illex argentinus* se transformó en la presa principal de *S. acanthias* (Koen Alonso et al. 2002). Este cambio dietario es interpretado como un efecto de la actividad pesquera, que modifica la disponibilidad de los recursos alimentarios de *S. acanthias* (Koen Alonso et al. 2002).

Las interacciones con otros organismos (parasitismo, competencia, predación) son factores condicionantes de los hábitos alimentarios de los predadores (Sih 1989). Estos factores han sido prácticamente inexplorados en los condrictios, debido principalmente a la dificultad de realizar trabajos experimentales y de manipuleo con estos organismos (Cortés 1997). Existen algunos casos de interacciones que pueden afectar los hábitos

alimentarios de los condriictios. Por ejemplo, el parasitismo del copépodo *Ommatokoita elongata* sobre los ojos de tiburones del género *Somniosus* afecta sustancialmente la capacidad de visión de estos predadores (Borucinska et al. 1998, Benz et al. 2002) y podría afectar sus estrategias alimentarias a nivel individual y poblacional ya que su prevalencia es superior al 90% (Benz et al. 2002). Los cambios en la estructura de la comunidad de rayas del Mar del Norte han sido interpretados como el resultado de la disminución de la competencia interespecífica trófica para las rayas más pequeñas, al disminuir la abundancia de las especies más grandes (Dulvy et al. 2000). En California (Estados Unidos) la presencia y la predación de orcas, *Orcinus orca*, provoca una disminución significativa de la tasa de ataques sobre mamíferos marinos por parte del tiburón blanco, *Carcharodon carcharias* (Pyle et al. 1999). Debido a que *O. orca* utiliza el mismo recurso alimentario que *C. carcharias* y a que, en una ocasión, predó sobre *C. carcharias*, la disminución de la tasa de predación de mamíferos marinos de *C. carcharias* podría ser debido a un desplazamiento competitivo o a un aumento del riesgo de predación (Pyle et al. 1999). De cualquier manera, este caso ejemplifica claramente que los hábitos alimentarios de los condriictios son afectados por interacciones interespecíficas.

El tamaño corporal y la edad están correlacionados y, a menudo, es difícil separar los efectos de una y otra variable. Entre los condriictios existen, por regla general, cambios ontogenéticos en los hábitos alimentarios (e.g. Di Giacomo & Perier 1996, Lowe et al. 1996, Wetherbee et al. 1996, Lessa & Almeida 1997, 1998, Morte et al. 1997, Orlov 1998, Orlov & Moiseev 1999, Paesch 2000, Punzón & Herrera 2000, Skjæraasen & Bergstad 2000, Vianna et al. 2000, Yamaguchi & Taniuchi 2000, Koen Alonso et al. 2001, 2002, Ebert 2002, Kyne & Bennett 2002b). Las causas de estos cambios son múltiples y entre ellas se han sugerido cambios ontogenéticos en el uso de hábitat

(Punzón & Herrera 2000, Vianna et al. 2000), cambios morfológicos (Di Giácomo & Perier 1996, Skjæraasen & Bergstad 2000) y cambios en la capacidad de captura y manipuleo de las presas (Vianna et al. 2000, Koen Alonso et al. 2001).

Se ha sugerido que el estado reproductivo y el sexo afectan en forma significativa los hábitos alimentarios de los condrictios. Klimley (1987) halló que la segregación sexual de *Sphyrna lewini* en el Golfo de California (México) se produce debido a que las hembras juveniles maximizan su tasa de forrajeo en ambientes más productivos que los machos, lo que les permite maximizar su tasa de crecimiento. Koen Alonso et al. (2001) mostraron que la madurez sexual explica el cambio del patrón dietario de la raya *Dipturus chilensis* mejor que el aumento de la talla y sugieren que este cambio dietario es parte de un cambio comportamental mayor debido a la maduración sexual. Esto muestra que los hábitos alimentarios de los condrictios están estrechamente relacionados con su historia de vida.

Desde el punto de vista de forrajeo óptimo, los condrictios son considerados predadores oportunistas y generalistas (Wetherbee et al. 1990, Motta & Wilga 2001). Sin embargo, las evidencias colectadas durante los últimos años indican que esa visión puede no ser adecuada, ya que un gran número de investigaciones muestran que muchas especies de condrictios utilizan sólo un número acotado de recursos alimentarios, consumen sus presas en proporción diferente a su disponibilidad en el ambiente o seleccionan activamente a sus presas (Stevens & Cuthbert 1983, Lessa & Menni 1994, Ellis et al. 1996, Long & Jones 1996, Sims & Merrett 1997, Lessa & Almeida 1998, Sims & Quayle 1998, Lucifora et al. 2000, Heithaus 2001, Simpfendorfer et al. 2001; ver Capítulo 13 para una discusión del tema). Las estrategias de forrajeo de la mayor parte de los condrictios son desconocidas, pero dada la diversidad de formas y estilos de vida de los condrictios necesariamente tienen que variar entre las distintas especies. Tal

vez la estrategia de forrajeo más común sea la de búsqueda activa de las presas, pero existen otras estrategias muy diferentes. Por ejemplo, las especies del género *Squatina* capturan a sus presas acechándolas semienterrados en los fondos blandos (Fouts & Nelson 1999), sin embargo su estrategia se diferencia de la de otros tiburones bentónicos similares como *Eucrossorhinus dasypogon*, que son capaces de atraer sus presas mediante movimientos de su aleta caudal que asemeja a un pequeño pez (Michael 2001). También se ha hipotetizado que el tiburón mesopelágico *Isistius brasiliensis* puede atraer a sus presas mediante el uso de la contrailuminación, al hacer resaltar contra un fondo iluminado tenuemente una pequeña parte de su zona ventral que mantiene sin iluminar y asemeja una pequeña presa (Widder 1998). *I. brasiliensis* es probablemente único entre todos los condriictios en que la estrategia de forrajeo es de tipo parasitoide, ya que toma pequeños trozos de sus presas y éstas siguen vivas luego del ataque (Compagno 1984a, Le Boeuf et al. 1987, Gasparini & Sazima 1996).

Los efectos de diferencias en los hábitos alimentarios a nivel poblacional no han sido investigados en profundidad. Se sabe que los parámetros de distintas poblaciones de una misma especie normalmente varían, pero no ha sido investigado hasta qué punto las diferencias en los hábitos alimentarios pueden explicar las diferencias observadas en los parámetros poblacionales. Recientemente, se ha hipotetizado que la tendencia decreciente en la abundancia poblacional de *Cetorhinus maximus* en el Atlántico Nororiental puede estar más relacionada a cambios en la abundancia de presas (plancton) que a la sobreexplotación pesquera, como se pensaba anteriormente (Sims & Reid 2002), lo que muestra claramente un efecto importante de la disponibilidad de presas sobre la abundancia y la distribución regional de una población. Esta es un área que deberá ser explorada en el futuro.

Los condrictios son predadores de nivel trófico elevado y, a menudo, predadores apicales en sus comunidades (Cortés 1999a). Como tales, se presume que sus efectos sobre la comunidad sean de una magnitud importante (Camhi et al. 1998, Stevens et al. 2000) y, en efecto, se ha mostrado que algunos condrictios son especies clave (*keystone species*: especies cuyo efecto sobre una o más características de la comunidad es desproporcionadamente grande en relación a su abundancia; Power et al. 1996) en los ecosistemas que habitan.

Por ejemplo, la actividad de forrajeo de los chuchos *Myliobatis californica* y *Urolophus halleri* en los fondos arenosos del Pacífico Nororiental afecta la estructura de la comunidad bentónica y hace que invertebrados infaunales queden disponibles para predadores que no son capaces de excavar para alimentarse (VanBlaricom 1982). Estos efectos pueden ser comunes a muchas otras especies de batoideos, ya que, por ejemplo se han detectado nubes de sedimento de hasta 2 km de longitud como resultado de la actividad de forrajeo de *Rhinoptera bonasus* (Smith & Merriner 1985) y se ha comprobado experimentalmente que la predación de *R. bonasus* puede provocar la extinción local de los bivalvos que constituyen su alimento (Peterson et al. 2001).

Estos efectos son más difíciles de investigar en tiburones costeros grandes, pero existen algunas evidencias que sugieren que, como predadores apicales, la actividad de estos predadores afecta considerablemente la estructura de su comunidad.

Por ejemplo, luego de la fuerte disminución de la abundancia de tiburones mayores de 200 cm de LT en el ecosistema costero de KwaZulu-Natal (Sudáfrica), debido a la acción de las redes de protección de bañistas, se observó un aumento en la abundancia de tiburones pequeños (menores de 100 cm de LT) y una disminución de la abundancia de teleósteos (Van der Elst 1979). Esto fue interpretado como un resultado de la disminución de la presión de predación sobre los tiburones pequeños (debido a la menor

abundancia de tiburones grandes) y a un aumento en la predación de teleósteos debido al aumento en el número de tiburones pequeños (Van der Elst 1979). Aunque se ha mostrado que estos efectos pueden haber sido sobreestimados, la remoción de los grandes tiburones puede haber sido un causante parcial del aumento de la abundancia de los tiburones pequeños (Dudley & Cliff 1993a).

En el Pacífico panameño, la actividad de forrajeo del tiburón *Triaenodon obesus*, produce la ruptura y caída de fragmentos de coral vivo, los que, debido a su alta supervivencia (>80% luego de tres años de monitoreo), favorecen la reproducción asexual y dispersión del coral y la comunidad arrecifal (Jiménez 1997).

En Bahía Tiburón (Australia), la predación del tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier*, afecta significativamente el uso de los hábitats más productivos por parte del delfín *Tursiops aduncus* (Heithaus & Dill 2002). *G. cuvier* podría ser también una especie clave al ejercer presiones de predación altas sobre dugongos, *Dugong dugon*, y la tortuga marina *Chelonia mydas*, los que son capaces de afectar la abundancia de pastos marinos, que forman un ecosistema fundamental en el funcionamiento de Bahía Tiburón (Heithaus 2001).

La importancia en el ecosistema marino de los grandes tiburones como predadores apicales también ha sido puesta de manifiesto por trabajos de modelado de tramas tróficas, en los que el efecto de los tiburones es de una magnitud importante (Jarre-Teichmann et al. 1998, Stevens et al. 2000).

En los cinco capítulos de esta parte se describen y analizan los hábitos alimentarios de *Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Galeorhinus galeus* y *Notorynchus cepedianus* y se analiza el rol de cada especie en la comunidad de Bahía Anegada.

Metodología General

Los hábitos alimentarios de *Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Galeorhinus galeus* y *Notorynchus cepedianus* se analizaron a través del examen de contenidos estomacales. Los estómagos fueron retirados de los individuos dentro de las dos horas de capturados y llevados cerrados al laboratorio, donde fueron examinados. Los peces encontrados en los estómagos fueron identificados al menor taxón posible usando claves y guías de identificación (Menni et al. 1984, Cousseau & Perrotta 2000). Los peces semidigeridos fueron identificados a través de la comparación de sus otolitos con una colección de referencia o mediante guías de identificación de otolitos (Torno 1976, Volpedo & Echeverría 2000, Waessle et al. 2003). Los cefalópodos fueron identificados mediante guías y claves de identificación (Pineda et al. 1996, Ivanovic & Brunetti 1997, Ré 1998). Los crustáceos decápodos se identificaron empleando la guía de identificación de Boschi et al. (1992). El resto de los invertebrados y los mamíferos marinos fueron identificados mediante la comparación con colecciones de referencia.

Después de ser identificadas, todas las presas fueron contadas y pesadas (precisión = 0,1 g). Cuando se encontraron presas poco digeridas o sin digerir, éstas fueron medidas (LT en peces óseos y cartilagosos, largo de manto en cefalópodos y ancho de cefalopereion en cangrejos). Se dividió el número de estómagos en el que estuvo presente la presa i por el número de estómagos con contenido estomacal para obtener la frecuencia de ocurrencia de la presa i (F_i). La frecuencia numérica de la presa i (N_i) fue definida como el número de individuos de la presa i encontrados en los estómagos, dividido por el número total de presas de todos los estómagos con contenido. La frecuencia en peso de la presa i (W_i) se calculó dividiendo el peso de todos los individuos de la presa i por el peso total de todas las presas de los estómagos con

contenido. Con estos índices se calculó el índice de importancia relativa (IRI_i) de cada presa según Pinkas et al. (1971) como:

$$IRI_i = F_i \times (N_i + W_i)$$

El IRI_i fue relativizado para facilitar las comparaciones, dividiéndolo por el IRI total, que es la suma de todos los IRI_i (Cortés 1997). Se prefirió al IRI_i para describir la composición dietaria por ser insesgado y preciso, a diferencia de F_i, W_i y N_i cuando son utilizados individualmente (Liao et al. 2001, Hart et al. 2002).

Los individuos de cada especie de tiburón fueron agrupados según talla, sexo y/o mes de captura (según se describe en cada capítulo), y su composición dietaria fue comparada para evaluar posibles diferencias entre estadios ontogenéticos, sexos o épocas de presencia en Bahía Anegada. Las comparaciones fueron hechas con la prueba G de comparación de tablas de contingencia (Cortés et al. 1996, Cortés 1997).

El tamaño muestral mínimo necesario para describir la composición dietaria de cada grupo fue estimado mediante el uso de curvas acumulativas de número de presas a medida que aumenta el número de muestras (Ferry & Cailliet 1996). El orden de las muestras fue aleatorizado diez veces y se calculó el número medio de presas para cada tamaño muestral. Cuando el número de presas nuevas alcanzó una asíntota, se consideró que el tamaño muestral fue suficiente para describir la composición dietaria del grupo considerado (Ferry & Cailliet 1996).

La similitud de la dieta de cada grupo con la disponibilidad de presas en el ambiente fue comparada mediante el uso del índice alfa de Manly (α_i , Krebs 1989):

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \frac{1}{\sum (r_j/n_j)}$$

donde r_i y r_j es la proporción de la presa i y j , respectivamente, en la dieta y n_i y n_j es la proporción de la presa i y j , respectivamente, en el ambiente (Krebs 1989). Una

importante propiedad de α_i es que la sumatoria de los α_i es 1, por lo que el índice mide la probabilidad de que una presa sea consumida en una proporción diferente a la que existe en el ambiente (Krebs 1989). Si $\alpha_i = 1/m$ (m = número total de tipos de presas) la presa i es consumida en igual proporción a la que existe en el ambiente, si $\alpha_i > 1/m$ la presa i es consumida en proporción mayor a la del ambiente, y si $\alpha_i < 1/m$ la presa i es consumida en menor proporción que la que existe en el ambiente (Krebs 1989). Los datos de disponibilidad de presas en el ambiente fueron obtenidos de 24 muestras tomadas con red de arrastre de fondo durante campañas de investigación realizadas en el área de estudio en el verano de 2002. De estas muestras se obtuvieron datos de N_i , F_i y W_i para cada especie de teleosteo y calamar capturada, con los que se calculó el IRI_i de cada presa en el ambiente. Los IRI_i del ambiente y de los predadores fueron comparados mediante la prueba G con las presas agrupadas (las agrupaciones variaron según el predador analizado). Los invertebrados bentónicos y los mamíferos marinos fueron excluidos de este análisis ya que la red de arrastre empleada no es adecuada para muestrear este tipo de organismos.

La estrategia alimentaria de cada grupo fue analizada mediante gráficos de P_i vs. Frecuencia de ocurrencia (F_i). P_i se definió como el número de individuos de la presa i dividido por el número total de individuos de todas las presas solamente en los estómagos que contenían la presa i . Este análisis permite evaluar la estrategia alimentaria (i.e. especialista, generalista), la importancia de cada presa y la composición del gradiente de uso de recursos alimentarios (Amundsen et al. 1996).

La proporción de estómagos con contenido estomacal fue calculada para distintos intervalos de talla y se realizó un análisis de correlación entre LT y la proporción de estómagos con contenido. Se evaluó la hipótesis nula de no diferencias en la proporción

de estómagos con contenido entre distintos intervalos de talla mediante la significancia del coeficiente de correlación.

Se evaluó la táctica de captura de presas de cada especie mediante la observación de los cortes y las marcas de dientes presentes en cada presa. Para esto se cuantificó el número de presas que estaban seccionadas (varios trozos presentes) y el número de presas que se encontraron enteras. Cuando se encontró sólo una parte de la presa se registró si las partes halladas correspondían a la zona caudal, cefálica o media. Este análisis se realizó sólo para las presas que tenían un estado de digestión que permitía registrar la información mencionada en forma precisa.

Hábitos alimentarios de *Carcharias taurus*

Introducción

Los hábitos alimentarios de *Carcharias taurus* han sido descritos mayoritariamente en forma cualitativa. La dieta de *C. taurus* está compuesta tanto de teleósteos demersales (e.g. familias Anguillidae, Lophiidae, Merlucciidae, Sciaenidae, Triglidae, Percophidae, Serranidae) como pelágicos (e.g. familias Clupeidae, Engraulidae, Pomatomidae, Scombridae, Stromateidae, Carangidae) y secundariamente de elasmobranquios (Bigelow & Schroeder 1948, Compagno 1984a, 2001, Michael 1993).

En Sudáfrica, Sauer & Smale (1991) examinaron el contenido estomacal de cuatro individuos de la región de El Cabo y hallaron teleósteos, condrictios, cefalópodos y crustáceos. Previamente, Bass et al. (1975) habían analizado 22 estómagos, de los cuales 18 contenían teleósteos y 7 elasmobranquios.

En el Atlántico Sudoccidental, Cervigón & Bastida (1974) examinaron dos individuos que consumieron exclusivamente teleósteos. Praderi (1985) examinó 494 individuos con contenido estomacal, en Rocha (Uruguay). La dieta de estos ejemplares estuvo compuesta de teleósteos y condrictios y en 12 individuos se hallaron restos de mamíferos marinos (Praderi 1985). En el único individuo examinado por Memmi et al. (1986) se hallaron restos de un teleósteo.

En todo el mundo, existe sólo un análisis cuantitativo de la dieta de esta especie. Gelsleichter et al. (1999) describieron la dieta de *C. taurus* frente a la Bahía Chesapeake (Estados Unidos), basándose en el análisis del contenido estomacal de 42 individuos. Este análisis mostró que, en esa región, *C. taurus* se alimenta principalmente de

teleósteos (IRI = 64,9%) y elasmobranquios (IRI = 34,9%) y ocasionalmente de crustáceos y cefalópodos (Gelsleichter et al. 1999). Las presas individuales más consumidas fueron las rayas (Rajidae; IRI = 40,5%) y teleósteos no identificados (IRI = 37,3%) (Gelsleichter et al. 1999). La gran diversidad de presas y la baja predominancia de una presa particular en la dieta sugieren que, en el Atlántico Noroccidental, *C. taurus* es un predador generalista (Gelsleichter et al. 1999). A pesar de ser el único análisis dietario cuantitativo de la especie, los autores mostraron que el tamaño muestral no fue suficiente para describir adecuadamente la dieta de *C. taurus* y recomiendan realizar nuevos estudios con un mayor número de muestras (Gelsleichter et al. 1999).

Además de la escasa información sobre la composición de la dieta de *C. taurus*, poco se sabe también sobre sus hábitos alimentarios (i.e. tácticas de captura, selectividad de presas, estrategia de forrajeo). La información cualitativa (Bigelow & Schroeder 1948, Bass et al. 1975, Compagno 1984b, 2001) y cuantitativa (Gelsleichter et al. 1999) sugieren que es un predador generalista. Sin embargo, no se conoce si consume sus presas en la proporción que existen en el ambiente (oportunismo) o si hace un uso de los recursos alimentarios que no guarda relación con las abundancias de las presas en el ambiente. Existen pocos antecedentes sobre el uso selectivo de recursos alimentarios por parte de tiburones costeros. El consumo desproporcionado de una presa en relación a su abundancia en el ambiente puede ser debido a limitaciones por el tamaño de la presa, al uso diferencial del hábitat por parte del predador y la presa, a diferentes habilidades de escape de la presa, o a la preferencia alimentaria del predador. En una región costera tropical del norte de Australia donde los principales predadores ictiófagos son tiburones (*Carcharhinus* spp., *Hemigaleus microstoma*, *Hemipristis elongatus* y *Negaprion acutidens*), diferentes índices de selectividad produjeron resultados diferentes, pero con tendencias similares. Las presas más abundantes en la dieta

tuvieron un rango de talla similar de 1-9 cm de longitud estándar y fueron consumidas en proporciones diferentes a las del ambiente, lo que permite hipotetizar que son seleccionadas en base a su tamaño (Blaber 1986).

En muchas especies de elasmobranquios es común que los sexos estén segregados. Esta segregación hace que cada sexo use el hábitat de manera diferente y encuentre presas distintas o en diferentes proporciones (Motta & Wilga 2001). Este fenómeno ha sido observado en el tiburón martillo *Sphyrna lewini*, cuyas hembras comienzan a consumir presas pelágicas a tallas menores que los machos, debido a que comienzan a usar el ambiente pelágico a tallas menores que los machos (Klimley 1987). Variaciones dietarias asociadas al uso diferencial del hábitat también han sido encontradas en *Mustelus antarcticus* (Simpfendorfer et al. 2001).

Heithaus & Dill (2002) mostraron que el tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier*, usa selectivamente hábitats someros cubiertos por pastos marinos. Estos hábitats también son usados por las tortugas marinas *Caretta caretta* y *Chelonia mydas* en igual proporción, sin embargo *C. caretta* fue atacada por *G. cuvier* en mayor proporción que la esperada por su abundancia en el hábitat, lo que está relacionado a su menor velocidad y capacidad de maniobra (Heithaus et al. 2002).

Long & Jones (1996) observaron que los tiburones blancos, *Carcharodon carcharias*, y azules, *Prionace glauca*, se alimentan selectivamente de la capa de grasa subcutánea de ballenas muertas, maximizando su adquisición de energía.

En este capítulo se analizan los hábitos alimentarios de *Carcharias taurus* en Bahía Anegada. Se cuantifica la composición dietaria, se compara la dieta de machos y hembras, y con la abundancia de las presas en el ambiente, y se analiza la estrategia de forrajeo y captura de las presas.

Materiales y Métodos

Se examinaron 239 individuos de *Carcharias taurus* (162 machos y 77 hembras). El análisis de los hábitos alimentarios fue realizado por separado para machos y hembras. No se realizó un análisis por grupo de tallas debido a que la distribución de tallas de ambos sexos fue diferente (ver Capítulo 2), por lo que un análisis por grupo de tallas llevaría implícito el efecto de la variable sexo.

Las curvas para determinar el tamaño muestral mínimo se construyeron por separado para cada sexo.

Para el análisis cuantitativo las presas fueron divididas en 8 grupos: teleósteos pelágicos, Sciaenidae, otros teleósteos demersales, Rajidae, *Mustelus schmitti*, *Myliobatis* spp., otros condrictios e invertebrados.

El valor crítico del índice alfa fue 0,125. Se consideró que un valor de α_i entre 0,1 y 0,15 (i.e. α crítico \pm el 20%) representó una proporción igual en la dieta y en el ambiente.

Resultados

De los 239 individuos examinados, 164 (68,6%) tuvieron algún contenido en su estómago. De estos últimos, 110 (67,9%) fueron machos y 54 (70,1%) fueron hembras. Las curvas de determinación del tamaño muestral mínimo alcanzaron su asíntota en 65 y 53 muestras para machos y hembras, respectivamente (Fig. 9.1), lo que indica que el número de muestras para describir la dieta de *Carcharias taurus* en Bahía Anegada fue suficiente.

La dieta de *C. taurus* en Bahía Anegada estuvo compuesta principalmente por peces (Tabla 9.1), tanto en machos como en hembras. En ambos casos las presas más comunes fueron *Cynoscion guatucupa*, *Mustelus schmitti* y *Micropogonias furnieri*, y las hembras tuvieron un consumo mayor de *Myliobatis* spp. que los machos (Tabla 9.1). Todos los invertebrados consumidos fueron bentónicos y ninguno tuvo una proporción mayor al 1% (Tabla 9.1). La composición dietaria no fue significativamente diferente entre ambos sexos ($G = 11,162$; g.l. = 7; $P = 0,132$; Fig. 9.2).

De acuerdo al índice de preferencia alfa de Manly, la dieta de ambos sexos fue diferente a la esperada si los individuos hubieran consumido a sus presas de acuerdo a su abundancia en el ambiente (Tabla 9.2). Tanto machos como hembras consumieron teleósteos pelágicos, teleósteos demersales y *M. schmitti* en menor proporción que su abundancia en el ambiente, especies de Sciaenidae en igual proporción a la del ambiente y especies de Rajidae en mayor proporción a la del ambiente (Tabla 9.2). Las hembras consumieron *Myliobatis* spp. en igual proporción que la del ambiente, mientras que los machos consumieron esta presa en menor proporción que en el ambiente (Tabla 9.2). También existió una diferencia en el consumo de otros condricios, ya que estuvieron sobrerrepresentados en la dieta de los machos y subrepresentados en la de las hembras (Tabla 9.2).

La prueba G entre cada sexo y el ambiente mostró que los machos consumieron teleósteos pelágicos, *M. schmitti*, Sciaenidae y *Myliobatis* spp. en proporción diferente a la hallada en el ambiente (Tabla 9.3). Las hembras consumieron teleósteos pelágicos en menor proporción ($G = 52,11$; g.l. = 7; $P = 1,8 \times 10^{-9}$) y el resto en igual proporción que en el ambiente ($G = 7,89$; g.l. = 6; $P = 0,246$). Las comparaciones entre la abundancia de presas en el ambiente y en la dieta con la prueba G y el índice alfa de Manly fueron coincidentes en varias presas. Ambas metodologías detectaron que los teleósteos

pelágicos fueron consumidos en menor proporción que en el ambiente por ambos sexos, y que las hembras consumen *Myliobatis* spp. en igual proporción al ambiente, mientras los machos lo hacen en menor proporción. También coincidieron en que las hembras consumieron especies de Sciaenidae en igual proporción a la del ambiente.

Los gráficos de P_i vs. F_i muestran que, en general, ambos sexos tienen una estrategia alimentaria similar, aunque existen algunas diferencias (Fig. 9.3). Ninguna presa tuvo una F_i mayor de 0,57 y P_i mayor de 55,6, y todos los items dietarios estuvieron distribuidos en la zona inferior izquierda del gráfico (Fig. 9.3). Este patrón indica que no hubo especialización hacia ninguna presa en particular y que la dieta de ambos sexos fue generalista. Coincidentemente con el análisis de IRI, los gráficos P_i vs. F_i indican que las principales presas (i.e. aquellas con el mayor F_i y P_i) fueron Sciaenidae, teleósteos demersales, *M. schmitti* y Rajidae (Fig. 9.3). La diferencia más notoria entre machos y hembras fue el patrón de consumo de *Myliobatis* spp. Entre los machos, esta presa fue consumida por muy pocos individuos ($F_i = 0,03$), con un grado de especialización medio ($P_i = 55,6$) (Fig. 9.3a). En cambio, las hembras consumieron *Myliobatis* spp. más comúnmente ($F_i = 0,20$), pero en un grado de especialización menor ($P_i = 8,57$) (Fig. 9.3b).

La proporción de individuos con contenido estomacal disminuyó significativamente con la longitud total ($r = -0,667$; $t = 2,831$; $n = 12$; $P = 0,019$; Fig. 9.4).

Se obtuvieron datos del grado de manipuleo de la presa en 122 individuos (89 machos y 33 hembras) y 354 presas (198 teleósteos y 156 condriictios). Tanto en machos como hembras, el 90% de las presas fueron encontradas enteras, y el 10% restante fue seccionada (Fig. 9.5). No se detectaron diferencias significativas en la distribución de las proporciones de presas enteras y seccionadas entre ambos sexos, ya sea en teleósteos

($G = 0,015$; g.l. = 1; $P = 0,901$; Fig. 9.5a), condriictios ($G = 0,013$; g.l. = 1; $P = 0,908$; Fig. 9.5b) o ambas presas combinadas ($G = 0,014$; g.l. = 1; $P = 0,904$; Fig. 9.5c).

Discusión

En ambos sexos, la proporción de estómagos con contenido estomacal fue de alrededor del 70%. Gelsleichter et al. (1999) obtuvieron el 78% de estómagos con contenido. En cambio, Praderi (1985) reportó el 88% de estómagos con contenido, pero la mayoría contenía sólo otolitos y restos digeridos. Estas diferencias podrían estar relacionadas con los distintos métodos de muestreo. Los datos de este trabajo y los de Gelsleichter et al. (1999) fueron obtenidos de individuos capturados con anzuelos, mientras que los de Praderi (1985), provienen de una pesquería con trasmallos. Medved et al. (1985) mostraron que la proporción de estómagos con contenido disminuye y que la proporción de presas en los primeros y últimos estadios de digestión aumenta en tiburones capturados con anzuelos, comparados con tiburones capturados con trasmallos. Bass et al. (1975) encontraron presas en el 59% de los estómagos que analizaron, pero sus muestras fueron tomadas tanto con redes como con anzuelos.

La composición dietaria de *Carcharias taurus* en Bahía Anegada es tan variada como la hallada en otras regiones (Bigelow & Schroeder 1948, Compagno 1984a, 2001, Gelsleichter et al. 1999). Al igual que en el Atlántico Noroccidental, las principales presas fueron teleósteos demersal-bentónicos y condriictios, con una muy baja proporción de teleósteos pelágicos e invertebrados (Gelsleichter et al. 1999). Sin embargo, las presas individuales más consumidas en Bahía Anegada fueron dos teleósteos, *Cynoscion guatucupa* y *Micropogonias furnieri*, y el gatuzo, *Mustelus scmitti*, mientras que en el Atlántico Noroccidental las presas individuales más comunes

fueron rayas (Rajidae) y ninguna especie de teleósteo predominó sobre las otras (Gelsleichter et al. 1999). A pesar de que ninguna especie de raya en particular fue especialmente abundante en la dieta de *C. taurus* en Bahía Anegada, la familia Rajidae en conjunto conformó aproximadamente el 13-18% de la dieta cuando se la considera agrupada. Esto indica que, a pesar de ser menos consumidas que en el Atlántico Noroccidental, las rayas son un importante componente de la dieta de *C. taurus*. En el área de estudio, *Sympterygia bonapartii* (una de las rayas más consumidas por *C. taurus*), tiende a concentrarse en áreas poco profundas cercanas a la línea de costa, que son menos accesibles para los grandes tiburones como *C. taurus* (Mabragaña et al. 2002). Este patrón es común a otras rayas del área de estudio (datos no publicados). De esta manera, la abundancia de rayas en áreas más profundas es menor, lo que explicaría la menor incidencia de las rayas en la dieta de *C. taurus* en Bahía Anegada.

A pesar de algunas diferencias entre el índice alfa de Manly y la prueba G, el análisis de selectividad muestra claramente que el consumo de teleósteos pelágicos de *C. taurus* es muy inferior al esperado de acuerdo a la abundancia de este grupo en el ambiente. En el Atlántico Noroccidental el consumo de teleósteos pelágicos (Clupeidae, Stromateidae, Pomatomidae y Scombridae) también es muy bajo (Gelsleichter et al. 1999). Esto indica que *C. taurus* es un predador de teleósteos y condriictios demersal bentónicos. Los dos grupos demersales más abundantes, *M. schmitti* y Sciaenidae, son consumidos en mayor proporción a la del ambiente por los machos, pero las hembras los consumieron en igual proporción a su abundancia en el ambiente. Las especies de Sciaenidae más abundantes en el área de estudio son *C. guatucupa* y *M. furnieri* (Díaz de Astarloa et al. 1999). Grandes concentraciones de *C. guatucupa* y *M. furnieri* se acercan en primavera y verano a desovar en zonas costeras y estuariales de la Provincia de Buenos Aires (Acha et al. 1999, López Cazorla 2000, Jaureguizar et al. 2003). De

acuerdo a la estructura poblacional de *C. guatucupa* descrita por López Cazorla (2000), *C. taurus* consume principalmente adultos (>40 cm de LT) que se acercan a la costa a reproducirse en primavera-verano. Una situación similar se da con *M. schmitti*, ya que en varias oportunidades se detectaron en los estómagos examinados hembras con embriones que serían liberados en el área de cría de Bahía Anegada (Cousseau 1986). Esto sugiere que *C. taurus* hace uso de recursos abundantes estacionalmente.

El consumo de *Myliobatis* spp. en relación a la abundancia en el ambiente fue diferente en machos y hembras. Esta diferencia puede ser explicada por un uso diferencial del hábitat de forrajeo por parte de ambos sexos, o por diferencias de tamaño de cada sexo. Si machos y hembras de *C. taurus* difirieran en el uso del hábitat de forrajeo, sus tasas de encuentro con sus presas podrían ser diferentes. Alternativamente, el tamaño puede influir notoriamente en la dieta de los elasmobranquios. Stillwell & Kohler (1982) sugirieron que sólo las hembras de *Isurus oxyrinchus* son capaces de preda sobre atunes, *Thunnus* spp., y peces espada, *Xiphias gladius*, debido a que sólo las hembras alcanzan un tamaño suficiente para preda sobre presas tan grandes. Si el mayor tamaño de las hembras de *C. taurus* les permitiera tener más éxito en la captura de presas grandes como *Myliobatis* spp., los machos que consumieron esta presa debieran ser los de mayor tamaño. En la Fig. 9.6 se observa que, si bien las hembras que consumieron *Myliobatis* spp. pertenecen a clases de talla que no se solapan con las clases de talla de los machos, los machos predadores de *Myliobatis* spp. no son más grandes que la moda. Esto indica que la talla puede no ser un determinante de la predación sobre *Myliobatis* spp., y que posiblemente el uso del hábitat y/o el comportamiento de forrajeo puede diferir entre ambos sexos. Esta hipótesis deberá ser puesta a prueba en el futuro comparando el uso de hábitat de machos y hembras de *C. taurus* y de las especies de *Myliobatis*.

Los gráficos P_i vs. F_i muestran que ninguna presa predomina claramente sobre el resto (Fig. 9.3). Excepto los invertebrados y los teleósteos pelágicos, el resto de las presas se ubican en la zona media izquierda del gráfico, lo que indica una baja especialización individual hacia el consumo de una presa particular y baja a media frecuencia de ocurrencia de cada presa. Este patrón es esperable de especies generalistas que no se especializan en una presa particular y coincide con las descripciones de *C. taurus* como un predador generalista (Bigelow & Schroeder 1948, Compagno 1984a, 2001, Gelsleichter et al. 1999). Sin embargo, el espectro trófico en el que debe medirse el generalismo de *C. taurus* es mucho más acotado que el de otros tiburones también considerados generalistas, como *Galeocerdo cuvier*, que es capaz de preñar exitosamente sobre teleósteos, condriictios, mamíferos, aves, y reptiles marinos (Lowe et al. 1996, Heithaus 2001). Tal vez sea más preciso describir los hábitos alimentarios de *C. taurus* como un especialista en peces demersal-bentónicos, con una plasticidad suficiente para preñar sobre el teleósteo o elasmobranquio demersal-bentónico más abundante local o estacionalmente.

No existe mucha información sobre la tasa metabólica de tiburones costeros, pero es esperable que en un ectotermo, como *C. taurus*, la tasa metabólica por unidad de peso disminuya con la talla (Lagler et al. 1977, Sims 1996, Helfman et al. 1997) con la consiguiente disminución de la tasa de digestión. Si esto es así, la tasa de digestión de las tallas menores debería ser mayor que la de los individuos más grandes, por lo que, a igual tasa de consumo, el tiempo de permanencia del alimento en el tracto digestivo de los individuos menores es menor que el de los individuos grandes. Debido a esto, se infiere que si la tasa de consumo de juveniles y adultos es igual, la probabilidad de encontrar individuos juveniles con contenido es menor que la de encontrar adultos con contenido. Esto es opuesto al patrón encontrado en *C. taurus*, en el que se observa que

la proporción de individuos juveniles con contenido estomacal es significativamente mayor que la de los adultos. Este patrón podría explicarse si la tasa de consumo de presas de los juveniles fuera mayor que la de los adultos. Patrones como este han sido observados en otras especies (Capítulos 10, 11, 12) y, de hecho, en *Notorynchus cepedianus* (Van Dykhuizen & Mollet 1992) y *Carcharhinus plumbeus* (Janse 2003), se registró un mayor consumo de presas de los juveniles, en comparación con los adultos. Esta mayor tasa de consumo les permite a los juveniles tener una mayor adquisición de energía en el momento de mayor tasa de crecimiento de su vida.

La mayor parte de las presas consumidas fueron tragadas enteras. Además, casi todos los individuos de *C. taurus* capturados en la pesquería de caña y anzuelo de Bahía San Blas tuvieron el anzuelo clavado en el estómago o esófago (Capítulo 14), lo que sugiere que, una vez capturada, la presa es tragada rápidamente con poco manipuleo. Estas evidencias indican que *C. taurus* usa sus dientes sólo para asegurar la captura de sus presas, sin demasiado manipuleo (Lucifora et al. 2001). Los tiburones más similares en dentición a *C. taurus* son las dos especies del género *Lamna*, que son casi exclusivamente ictiófagas (Nagasawa 1998, Joyce et al. 2002). La dieta de *Lamna ditropis* está compuesta en gran parte por salmones (Salmonidae), que son consumidos enteros (Nagasawa 1998). Esto sugiere que *C. taurus*, *L. ditropis* (y posiblemente *L. nasus*) capturan sus presas en forma similar con poco manipuleo.

Tabla 9.1. Composición de la dieta del tiburón *Carcharias taurus* en Bahía Anegada, Argentina. F_i : frecuencia de ocurrencia, N_i : frecuencia numérica, W_i : frecuencia en peso, IRI: índice porcentual de importancia relativa. En sentido vertical, se muestra la composición de los grupos no taxonómicos considerados en el análisis cuantitativo.

	Grupo/Taxón	Nombre común	Machos				Hembras			
			F_i	N_i	W_i	IRI	F_i	N_i	W_i	IRI
	ACTINOPTERYGII									
	Sciaenidae									
	<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla común	0,43	0,22	0,25	46,2	0,35	0,22	0,18	37,3
	<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina rubia	0,22	0,07	0,13	10,29	0,17	0,09	0,08	7,65
	Sciaenidae no ident.		0,01	0,003	0,001	0,006				
Teleósteos pelágicos	Clupeidae									
	<i>Brevoortia aurea</i>	Saraca	0,01	0,01	0,005	0,03				
	Atherinopsidae									
	<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey	0,04	0,02	0,003	0,23	0,06	0,02	0,007	0,39
	Pomatomidae									
	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Anchoa de banco					0,02	0,007	0,003	0,05
	Carangidae									
	<i>Parona signata</i>	Palometa					0,02	0,007	0,004	0,05
	Stromateidae									
	<i>Stromateus brasiliensis</i>	Pampanito	0,04	0,02	0,004	0,22				
Teleósteos demersales	Congridae									
	<i>Conger orbignyanus</i>	Congrio	0,01	0,003	0,001	0,01	0,04	0,02	0,02	0,29
	Batrachoididae									
	<i>Porichthys porosissimus</i>	Lucerna	0,03	0,01	0,002	0,06	0,07	0,05	0,01	1,1
	Phycidae									
	<i>Urophycis brasiliensis</i>	Brótola	0,02	0,005	0,01	0,07				
	Triglidae									
	<i>Prionotus nudigula</i>	Testolín rojo					0,02	0,01	0,001	0,04
	Serranidae									
	<i>Acanthistius brasilianus</i>	Mero	0,03	0,01	0,01	0,13	0,02	0,01	0,001	0,04
Cheilodactylidae										
<i>Cheilodactylus bergi</i>	Castañeta	0,01	0,07	0,02	0,19					
Percophidae										
<i>Percophis brasiliensis</i>	Pez palo	0,06	0,02	0,03	0,69					
Pinguipedidae										
<i>Pseudoperca semifasciata</i>	Salmón de mar	0,04	0,01	0,05	0,70					
Uranoscopidae										
<i>Astroscopus sexspinosus</i>	Fraile	0,01	0,003	0,01	0,03					
Paralichthyidae										
<i>Paralichthys</i> sp.	Lenguado	0,02	0,005	0,01	0,08	0,06	0,04	0,08	1,76	
<i>Paralichthys patagonicus</i>	Lenguado					0,02	0,01	0,005	0,06	
Teleósteos no ident.			0,22	0,08	0,04	6,26	0,18	0,07	0,02	4,43
	CHONDRICHTHYES									
Otros condriact.	Hexanchidae									
	<i>Notorynchus cepedianus</i>	Gato pardo	0,01	0,003	0,001	0,01				
	Squatinae									
	<i>Squatina guggenheim</i>	Pez ángel	0,08	0,03	0,09	2,32	0,02	0,01	0,001	0,02
	Tiburones no ident.						0,02	0,01	0,006	0,09
	Elasmobranchios no ident.			0,05	0,02	0,01	0,36	0,04	0,01	0,001
Batoideo no ident.			0,04	0,01	0,003	0,11				
Triakidae										
<i>Mustelus schmitti</i>	Gatuzo	0,35	0,18	0,13	25,63	0,30	0,18	0,08	21,03	

	Rajidae									
	<i>Sympterygia</i> sp.	Raya	0,06	0,02	0,02	0,53	0,09	0,04	0,02	1,40
	<i>Sympterygia acuta</i>	Raya	0,11	0,04	0,04	2,14	0,06	0,02	0,01	0,50
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	Raya	0,01	0,03	0,05	1,94	0,07	0,03	0,03	1,28
	<i>Psammodontus</i> sp.	Raya					0,04	0,01	0,001	0,15
	<i>Psammodontus bergi</i>	Raya	0,01	0,003	0,004	0,01				
	<i>Atlantoraja castelnaui</i>	Raya	0,01	0,003	0,01	0,02	0,04	0,01	0,13	1,41
	<i>Atlantoraja cyclophora</i>	Raya	0,02	0,005	0,003	0,04				
	Rajidae no ident.	Raya	0,08	0,04	0,02	1,25	0,06	0,03	0,01	0,66
	Rajidae huevos		0,01	0,005	0,001	0,01				
	Myliobatidae									
	<i>Myliobatis</i> spp.	Chucho	0,04	0,01	0,03	0,36	0,20	0,08	0,29	20,08
	MOLLUSCA									
	<i>Buccinanops duartei</i>	Caracol	0,01	0,003	0,001	0,006				
	Huevo <i>Adelomelon</i> sp.		0,01	0,003	0,001	0,006	0,02	0,07	0,001	0,04
Invertebrados	CRUSTACEA									
	<i>Platyxanthus</i> sp.	Cangrejo	0,02	0,005	0,001	0,02				
	Paguridae	Cangrejo ermitaño	0,01	0,005	0,001	0,01				
	ECHINODERMATA									
	<i>Ctenodiscus australis</i>	Estrella de mar	0,01	0,005	0,001	0,01				
	POLYCHAETA									
	<i>Aphrodita longicornis</i>		0,01	0,003	0,001	0,006				
	UROCHORDATA									
	Ascidia no ident.		0,03	0,01	0,001	0,07				

Tabla 9.1. (Continuación).

Tabla 9.2. Índice de selectividad alfa de Manly (α_i) del tiburón *Carcharias taurus* en Bahía Anegada, Argentina; n_j : proporción de la presa j en el ambiente; r_j : proporción de la presa j en la dieta. Las presas con valores de α_i fuera del rango 0,1-0,15 fueron considerados consumidos en proporción diferente a la que se encuentran en el ambiente.

Presa	n_j	Machos		Hembras	
		r_j	α_i	r_j	α_i
Teleósteos pelágicos	0,387	0,006	0,0007	0,007	0,001
Teleósteos demersales	0,116	0,195	0,082	0,169	0,093
Sciaenidae	0,194	0,486	0,122	0,400	0,132
<i>Mustelus schmitti</i>	0,204	0,140	0,033	0,124	0,039
<i>Myliobatis</i> spp.	0,073	0,002	0,0013	0,119	0,104
Rajidae	0,020	0,118	0,314	0,178	0,574
Otros condriictios	0,004	0,039	0,447	0,004	0,055

Tabla 9.3. Resultados de la prueba G evaluando la composición dietaria de los tiburones *Carcharias taurus* machos de Bahía Anegada, Argentina, en relación a la abundancia de las presas en el ambiente. G: estadístico, g.l: grados de libertad.

Composición dietaria	G	g.l.	P
Teleósteos pelágicos, teleósteos demersales, Sciaenidae, <i>Mustelus schmitti</i> , <i>Myliobatis</i> spp., Rajidae, Otros condriictios.	75,78	6	$2,6 \times 10^{-14}$
Teleósteos demersales, Sciaenidae, <i>Mustelus schmitti</i> , <i>Myliobatis</i> spp., Rajidae, Otros condriictios.	26,43	5	$7,3 \times 10^{-5}$
Teleósteos demersales, Sciaenidae, <i>Myliobatis</i> spp., Rajidae, Otros condriictios.	18,55	4	0,0009
Teleósteos demersales, <i>Myliobatis</i> spp., Rajidae, Otros condriictios.	17,18	3	0,0006
Teleósteos demersales, Rajidae, Otros condriictios.	4,18	2	0,124

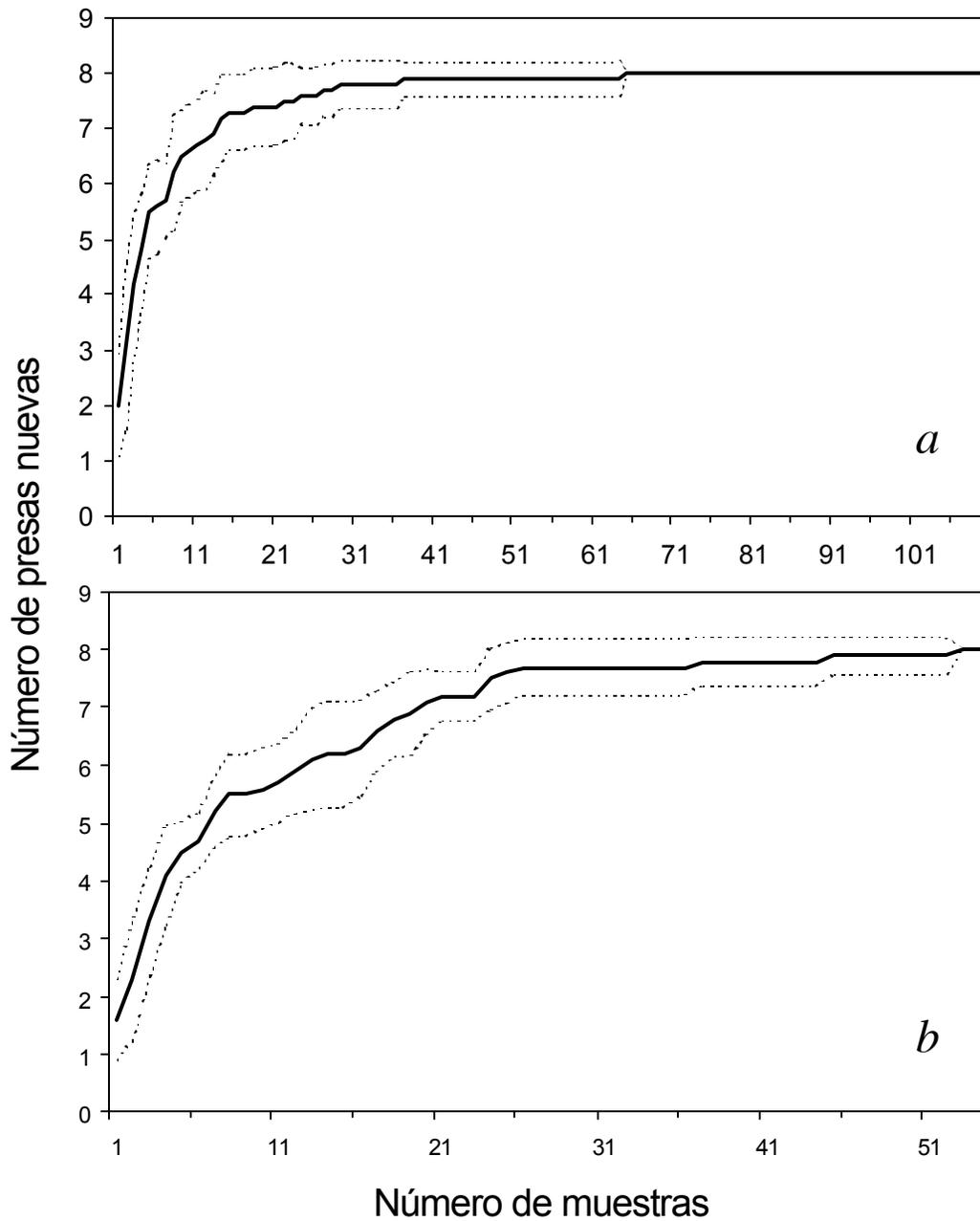


Figura 9.1. Curva acumulativa del número de presas encontradas en función del tamaño muestral, en el tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) machos, (b) hembras. Línea negra: número medio de presas para cada tamaño muestral luego de aleatorizar el orden de las muestras 10 veces; líneas punteadas: desvío estándar.

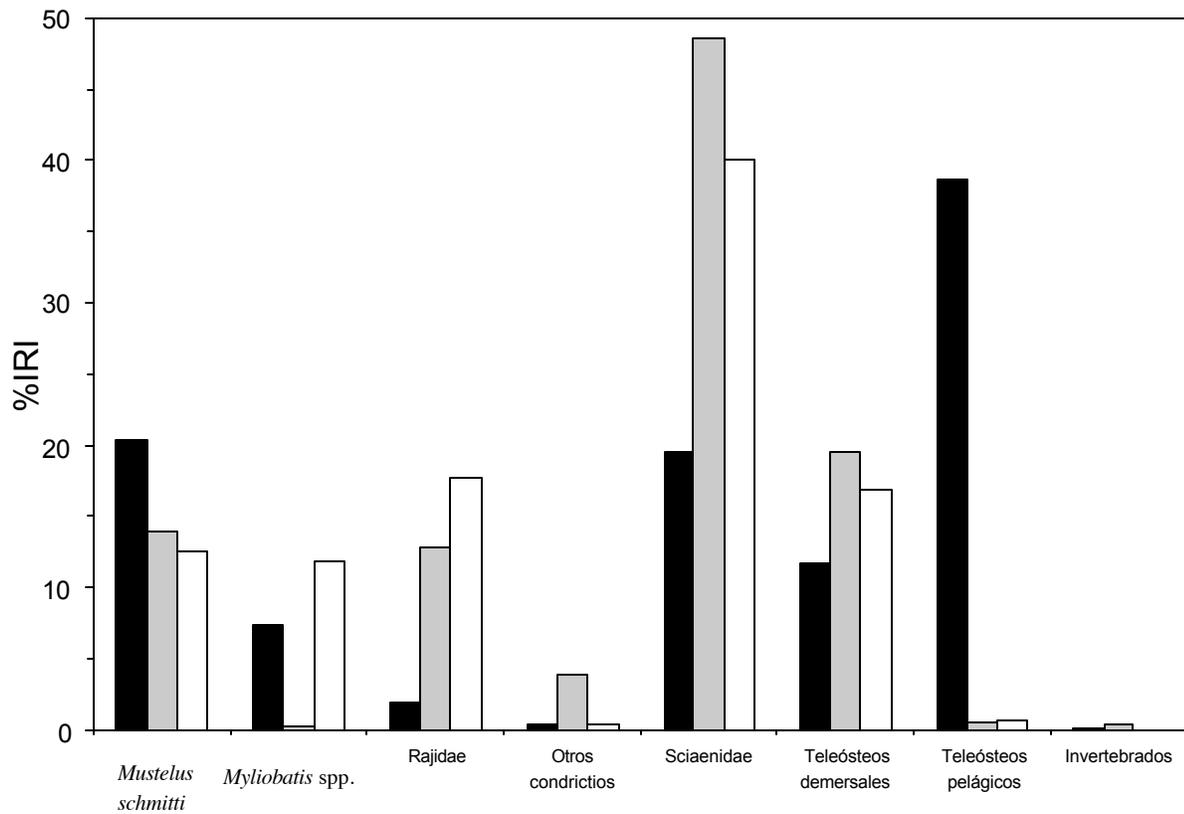


Figura 92. Composición dietaria del tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina. %IRI: índice de importancia relativa porcentual, barras negras: ambiente, barras grises: machos, barras blancas: hembras.

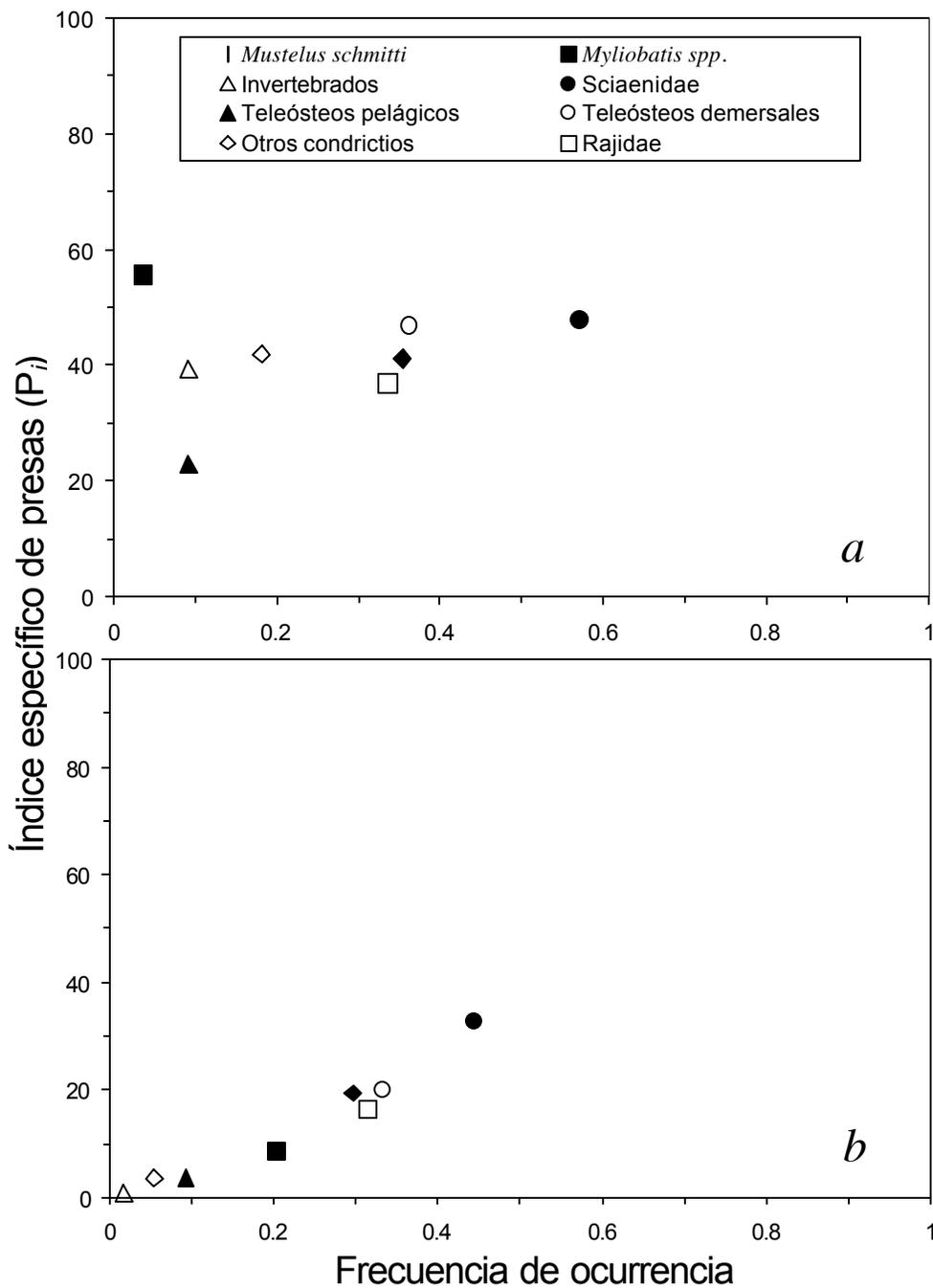


Figura 93. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia del tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) machos, (b) hembras.

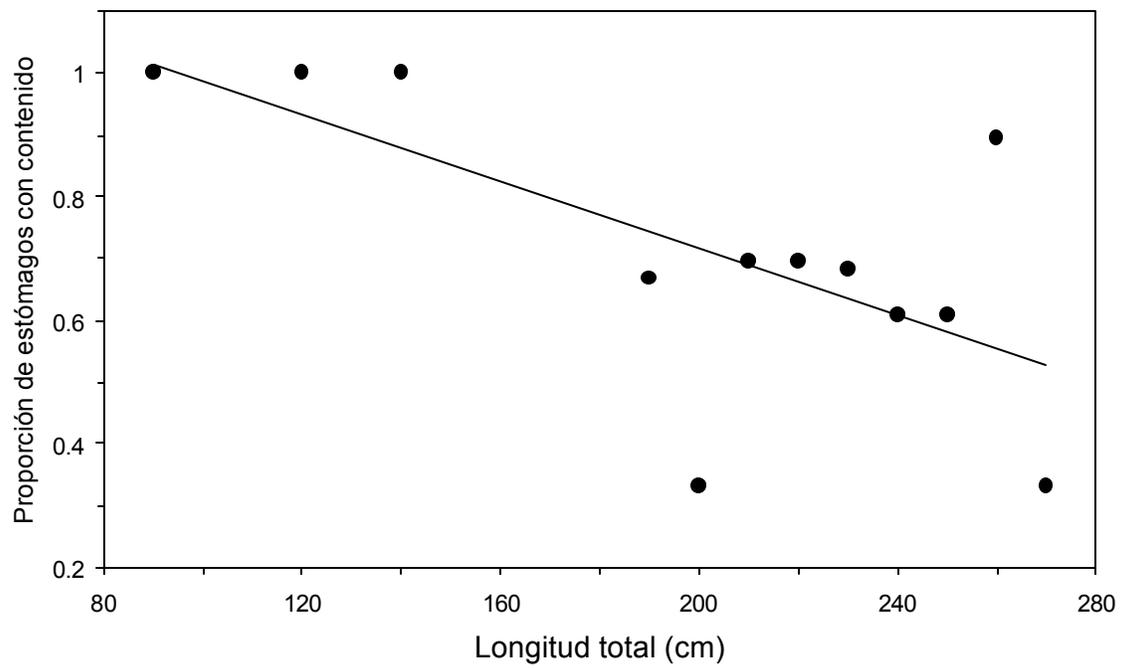


Figura 94. Proporción de estómagos con contenido por clase de talla del tiburón *Carcharias taurus* en Bahía Anegada, Argentina.

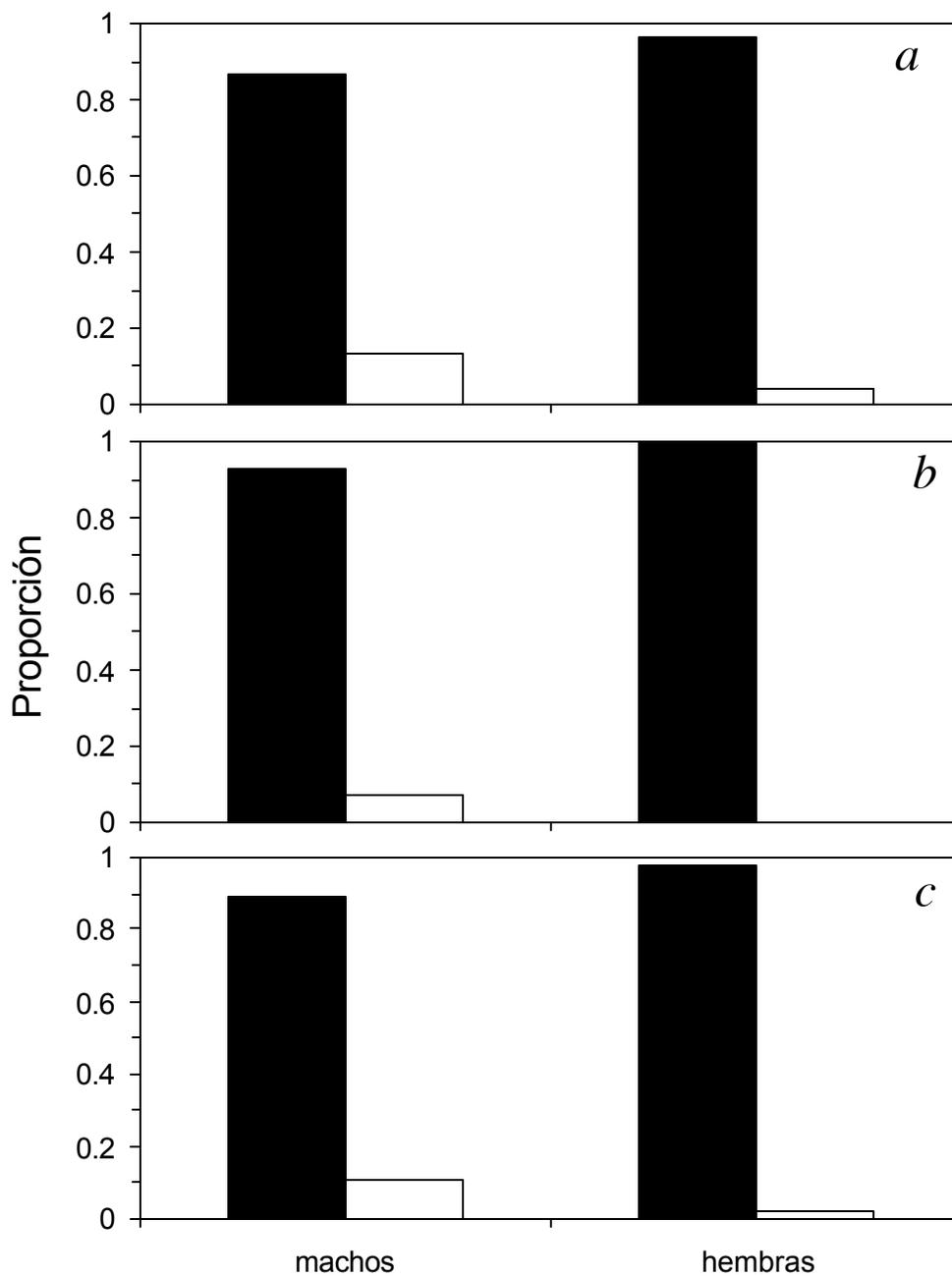


Figura 9.5. Proporción de presas consumidas enteras (barras negras) y seccionadas (barras blancas) en ambos sexos del tiburón *Carcharias taurus* en Bahía Anegada, Argentina; **(a)** teleósteos, **(b)** condricios, **(c)** ambas presas combinadas.

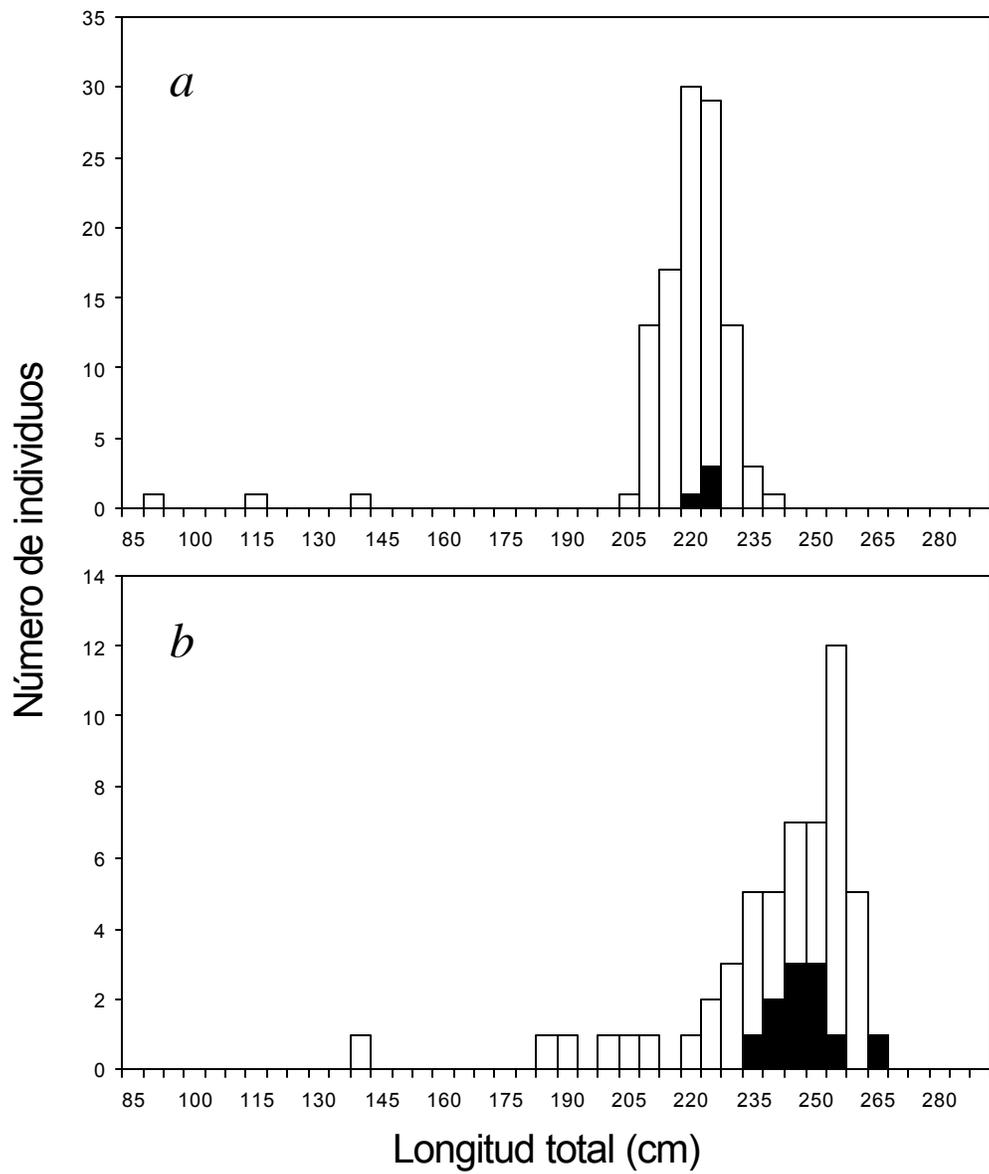


Figura 9.6. Distribución de frecuencia de tallas de los individuos con contenido estomacal del tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina. (a) machos, (b) hembras; barras blancas: individuos con contenido; barras negras: individuos que consumieron *Myliobatis* spp.

Hábitos alimentarios de *Carcharhinus brachyurus*

Introducción

El género *Carcharhinus* comprende especies que divergen en su modo de vida. Compagno (1990a) incluye a la mayoría de las especies de *Carcharhinus* en el ecomorfotipo litoral, caracterizado por su tamaño intermedio (50-200 cm de LT), tendencia a la homodoncia, natación activa y consumo de presas de tamaño moderado (teleósteos, cefalópodos y crustáceos). Algunas especies del género se apartan de esta categoría. Por ejemplo, *Carcharhinus leucas* es un predador litoral euritrófico (Compagno 1990a) que consume teleósteos demersales (Sadowsky 1971a, Snelson & Williams 1981, Snelson et al. 1984, Cliff & Dudley 1991a), condrictios (Sadowsky 1971a, Snelson et al. 1984, Cliff & Dudley 1991a) y reptiles, aves y mamíferos marinos (Cliff & Dudley 1991a). Este y otros tiburones euritróficos son predadores apicales de gran tamaño (>300 cm de LT), con tendencia a ser oportunistas (Compagno 1990a).

Carcharhinus longimanus y *Carcharhinus falciformis* son dos especies oceánicas epipelágicas caracterizadas como macroceánicas (Compagno 1990a). Las especies macroceánicas son grandes tiburones (>250 cm de LT), de cuerpo firme, aletas pectorales amplias y expandidas distalmente, que consumen principalmente teleósteos que forman cardúmenes y cefalópodos pelágicos (Compagno 1990a). Aunque ocasionalmente consume mamíferos marinos, la principal presa de *C. longimanus* son teleósteos pelágicos (Stevens 1984). *C. falciformis* también se alimenta casi exclusivamente de teleósteos pelágicos (Stevens 1984, Stevens & McLoughlin 1991).

A pesar de que la mayoría de las especies del género son consideradas en un único ecomorfotipo, existen variaciones sustanciales en los hábitos alimentarios de las especies de *Carcharhinus* consideradas litorales. Algunas especies consumen principalmente teleósteos bentónicos. Por ejemplo, *Carcharhinus amblyrhynchos* es un predador asociado a arrecifes que basa su dieta en teleósteos demersales y bentónicos (Wetherbee et al. 1997). *Carcharhinus plumbeus* (Medved & Marshall 1981, Medved et al. 1985, Cliff et al. 1988, Stevens & McLoughlin 1991), *Carcharhinus amboinensis* (Cliff & Dudley 1991b, Stevens & McLoughlin 1991), *Carcharhinus galapagensis* (Wetherbee et al. 1996), *Carcharhinus porosus* (Lessa & Almeida 1997) y *Carcharhinus dussumieri* (Stevens & McLoughlin 1991) también consumen predominantemente teleósteos demersales y, en algunos casos, crustáceos bentónicos (Medved & Marshall 1981, Medved et al. 1985).

Otras especies litorales de *Carcharhinus* basan su dieta en presas pelágicas. Por ejemplo, los teleósteos pelágicos son la principal presa de *Carcharhinus tilstoni* (Stevens & Wiley 1986), *Carcharhinus brevipinna* (Stevens & McLoughlin 1991, Allen & Cliff 2000), *Carcharhinus obscurus* (Smale 1991, Simpfendorfer et al. 2001), *Carcharhinus isodon* (Castro 1993b) y *Carcharhinus limbatus* (Dudley & Cliff 1993b, Castro 1996).

Estas diferencias dietarias entre especies litorales de *Carcharhinus*, usualmente están relacionadas también con diferencias morfológicas. Las especies que predan principalmente sobre teleósteos pelágicos poseen dientes más estrechos que las que predan sobre presas más grandes. Esto es claramente observable al comparar los dientes estrechos de, por ejemplo, *C. brevipinna*, *C. isodon*, *C. limbatus* y *C. tilstoni* con los dientes anchos y triangulares de *C. amboinensis*, *C. galapagensis* y *C. plumbeus* (ver las figuras de dientes de Garrick [1982, 1985], Compagno [1984b], Last & Stevens [1994]

y Compagno & Niem [1998]). Incluso entre las especies que consumen teleósteos pelágicos existen diferencias, ya que *C. obscurus* con dientes más triangulares y anchos que los de las otras especies mencionadas suele incluir ocasionalmente en su dieta presas grandes como condrictios (Smale 1991, Simpfendorfer et al. 2001) y tortugas (Gelsleichter et al. 1999). Estas diferencias están relacionadas con las distintas formas de manipuleo de las presas pelágicas pequeñas y las presas grandes. Usualmente, cuando capturan presas pelágicas, los tiburones de la familia Carcharhinidae las consumen enteras con poco manipuleo, mientras que presas más grandes exigen un uso intensivo de los dientes que deben cortar trozos de las presas (Frazzetta & Prange 1987). Los dientes estrechos y con aserrado fino de las especies pelágicas permiten una rápida y efectiva penetración de los tejidos de la presa, mientras que los dientes triangulares y de aserrado grueso son menos propensos a quedar inmovilizados en el tejido de la presa y a romperse durante su uso al cortar trozos de presas grandes (Frazzetta 1988).

La dieta de *Carcharhinus brachyurus* está basada en teleósteos tanto pelágicos como demersales (Compagno 1984b, Compagno et al. 1989, Last & Stevens 1994). Sin embargo, en Sudáfrica, su dieta está compuesta casi exclusivamente por *Sardinops ocellatus*, un teleósteo pelágico (Smale 1991, Cliff & Dudley 1992), lo que sugiere un cierto grado de especialización al consumo de presas pelágicas. Por el contrario, *C. brachyurus* también ha sido descrito como un predador de presas demersales y bentónicas (Bass et al. 1973, Compagno & Niem 1998).

En este capítulo se describen y analizan la dieta y hábitos alimentarios de *C. brachyurus* en Bahía Anegada, se compara la composición dietaria de *C. brachyurus* con la abundancia de presas en el ambiente y se evalúa el grado de especialización al consumo de presas pelágicas o bentónicas.

Materiales y Métodos

Se examinaron 303 individuos de *Carcharhinus brachyurus* (96 machos y 207 hembras). Los individuos con contenido estomacal fueron separados en 5 grupos: machos juveniles, machos adultos, hembras juveniles menores de 200 cm de LT, hembras juveniles mayores de 200 cm de LT y hembras adultas. Se construyeron curvas acumulativas de número de presas nuevas vs. tamaño muestral para determinar el tamaño muestral mínimo para cada grupo.

Para el análisis cuantitativo se dividieron las presas en 5 grupos: teleósteos pelágicos, teleósteos demersales, teleósteos no identificados, condrictios e invertebrados.

El valor crítico del índice alfa de Manly fue 0,333; por lo que se consideró que una presa fue consumida en la misma proporción que en el ambiente cuando α_i estuvo comprendido en el rango 0,267-0,4 (i.e. $\pm 20\%$ del valor crítico).

Siempre que el estado de digestión lo permitió, las presas consumidas fueron distinguidas en consumidas enteras, sin cabeza (i.e. sólo $\frac{1}{2}$ - $\frac{3}{4}$ posterior del cuerpo presente) o seccionadas (i.e. cortadas en varios pedazos o sólo una parte presente que no incluyó la cola). Las proporciones de estas categorías fueron comparadas entre teleósteos pelágicos, demersales y condrictios mediante la prueba G (Zar 1984).

Resultados

De los 303 estómagos analizados, 149 (49,2%) tenían contenido (23 machos juveniles, 24 machos adultos, 28 hembras juveniles <200 cm de LT, 38 hembras adultas >200 cm de LT y 36 hembras adultas). El número de muestras fue suficiente para

describir la dieta de cada grupo de acuerdo al número de categorías tenidas en cuenta para el análisis cuantitativo (Fig. 10.1 y 10.2).

En general, los teleósteos pelágicos fueron las presas más importantes en la dieta de *Carcharhinus brachyurus* (Tabla 10.1). Las especies pelágicas más importantes fueron *Odontesthes argentinensis* y *Engraulis anchoita*. Las presas secundarias más importantes fueron los condriictios, especialmente *Myliobatis* spp. y teleósteos demersales, principalmente *Cynoscion guatucupa* (Tabla 10.1). La importancia relativa de cada grupo de presas difirió significativamente entre los distintos grupos de predadores considerados ($G = 61,70$; g.l. = 16; $P = 2,7 \times 10^{-7}$; Fig. 10.3). Se observó una diferencia significativa en el patrón dietario entre los tres grupos de hembras ($G = 58,28$; g.l. = 8; $1,01 \times 10^{-9}$), pero cuando se consideraron sólo las hembras juveniles no hubo diferencias significativas ($G = 7,19$; g.l. = 4; $P = 0,126$). Esta diferencia entre la alimentación de hembras juveniles y adultas se debió al mayor consumo de condriictios por parte de las hembras adultas (Fig. 10.3), ya que cuando se compararon hembras juveniles y adultas eliminando el efecto de los condriictios, los grupos no difirieron significativamente ($G = 6,71$; g.l. = 6; $P = 0,349$).

No se observaron diferencias significativas entre machos juveniles y adultos ($G = 3,96$; g.l. = 4; $P = 0,412$), aunque el consumo de condriictios de los machos adultos fue más de dos veces el de los juveniles (Fig. 10.3). Tampoco se hallaron diferencias significativas cuando se compararon juveniles de ambos sexos entre sí ($G = 9,34$; g.l. = 8; $P = 0,314$) y adultos de ambos sexos entre sí ($G = 1,93$; g.l. = 4; $P = 0,749$).

Tanto machos ($G = 55,53$; g.l. = 4; $P = 2,5 \times 10^{-11}$) como hembras ($G = 124,41$; g.l. = 6; $P = 1,9 \times 10^{-24}$) consumieron sus presas en distinta proporción que la existente en el ambiente. Entre los machos, los juveniles consumieron todos los grupos de presas en proporciones diferentes a las halladas en el ambiente ($G = 30,05$; g.l. = 2; $P = 2,99 \times 10^{-7}$).

Entre los machos adultos también se observaron diferencias significativas ($G = 32,02$; g.l. = 2; $P = 1,12 \times 10^{-7}$), debido al menor consumo de teleósteos demersales que el esperado por su abundancia en el ambiente, ya que cuando se quitó el efecto de teleósteos demersales no se observaron diferencias significativas ($G = 0,1$; g.l. = 1; $P = 0,752$). Tanto las hembras juveniles ($G = 57,04$; g.l. = 4; $P = 1,21 \times 10^{-11}$) como las adultas ($G = 55,53$; g.l. = 2; $P = 8,7 \times 10^{-13}$) consumieron todas sus presas en proporciones significativamente diferentes a las del ambiente.

Los resultados del índice alfa de Manly fueron altamente coincidentes con los de la prueba G. Entre los estadios juveniles (tanto machos como hembras) los resultados de ambas metodologías fueron idénticos. El índice alfa de Manly mostró que los juveniles de ambos sexos consumieron teleósteos pelágicos en mayor proporción y teleósteos demersales y condrictios en menor proporción que la hallada en el ambiente (Tabla 10.2). Entre los adultos, ambas metodologías mostraron que los teleósteos demersales fueron consumidos en menor proporción que la hallada en el ambiente por ambos sexos, y que las hembras consumieron condrictios en proporción mayor que la del ambiente (Tabla 10.2). Las únicas diferencias entre ambas metodologías se encontraron en el consumo de teleósteos pelágicos y condrictios de los machos adultos (mayor que la abundancia del ambiente según el índice alfa de Manly, y en igual proporción al ambiente según la prueba G) y en el consumo de teleósteos pelágicos de las hembras adultas (igual a la proporción del ambiente según el índice alfa de Manly, y mayor a la proporción del ambiente según la prueba G).

La estrategia alimentaria de *C. brachyurus*, en general, estuvo caracterizada por una alta variación de la composición dietaria entre individuos, con una alta especialización individual (los puntos se encontraron distribuidos en el cuadrante superior derecho, i.e. baja F_i y alto P_i). La mitad de la población de las hembras juveniles estuvo especializada

en el consumo de teleósteos pelágicos (Fig. 10.4a,b). Esta proporción fue algo menor entre los machos juveniles, pero aún así los teleósteos pelágicos fueron su principal presa (Fig. 10.5a). Entre los adultos, entre el 54 y el 63% de la población estuvo altamente especializado en el consumo de condriictios y una fracción menor se especializó en el consumo de teleósteos pelágicos (Fig. 10.4c, 10.5b).

La proporción de estómagos con contenido estuvo negativamente correlacionada con la LT ($r = -0,569$; $t = 2,293$; $n = 13$; $P = 0,042$; Fig. 10.6).

El patrón de seccionamiento de teleósteos pelágicos, demersales y condriictios difirió significativamente ($G = 139,75$; g.l. = 4; $P = 3,2 \times 10^{-29}$). Los teleósteos pelágicos fueron consumidos casi exclusivamente enteros, mientras que teleósteos demersales y condriictios fueron consumidos más equitativamente entre las tres categorías (Fig. 10.7). Cuando se comparó solamente el patrón de seccionamiento de teleósteos demersales y condriictios también se encontraron diferencias significativas ($G = 8,93$; g.l. = 2; $P = 0,011$). Esta diferencia fue debida a que los teleósteos demersales fueron consumidos sin cabeza en mayor proporción que los condriictios ya que cuando se eliminó el efecto del grupo sin cabeza, el patrón de seccionamiento de teleósteos demersales y condriictios no difirió significativamente ($G = 0,291$; g.l. = 1; $P = 0,589$).

Discusión

Los resultados obtenidos indican que *Carcharhinus brachyurus* es un predador especializado en teleósteos pelágicos, capaz de incluir en su dieta presas más grandes como teleósteos demersales y condriictios, pero sin dejar de consumir nunca teleósteos pelágicos.

La proporción de estómagos con contenido hallada en este trabajo (49,2%) es mayor que la hallada por Cliff & Dudley (1992) en KwaZulu-Natal, Sudáfrica (36,7%). En general, las especies consumidoras de presas pelágicas tienen proporciones de estómagos con contenido de entre 31 y 51%, por ejemplo *C. brachyurus* (Cliff & Dudley 1992, este trabajo), *Carcharhinus tilstoni* (49,8%, Stevens & Wiley 1986), *Carcharhinus limbatus* (50,9%, Dudley & Cliff 1993b; 51%, Castro 1996), *Carcharhinus brevipinna* (46%, Stevens & McLoughlin 1991; 31%, Allen & Cliff 2000), *Carcharhinus obscurus* (42,6%, Simpfendorfer et al. 2001). Sólo *Carcharhinus isodon* tiene una proporción de estómagos con contenido mayor (61%, Castro 1993b). Por el contrario, las especies consumidoras de presas demersales tienen, en general, proporciones de estómagos con contenido mayores al 50%, por ejemplo, *Carcharhinus amboinensis* (61,3%, Cliff & Dudley 1991b; 51%, Stevens & McLoughlin 1991), *Carcharhinus plumbeus* (64%, Stevens & McLoughlin 1991) y *Carcharhinus galapagensis* (53,9%, Wetherbee et al. 1996). Sólo *Carcharhinus amblyrhynchos* tiene una proporción de estómagos con contenido similar a la de los predadores pelágicos (39,9%, Wetherbee et al. 1997). Otros tiburones costeros que predan principalmente sobre teleósteos demersales, también tienen proporciones de estómagos con contenido mayores al 60%, como *Negaprion brevirostris* (74,6%, Cortés & Gruber 1990) y *Carcharias taurus* (78%, Gelsleichter et al. 1999; 68,6%, Capítulo 9). Estos patrones son consistentes entre especies tropicales y templadas, lo que sugiere que posibles diferencias entre tasas de evacuación gástrica debidas a la temperatura (Wetherbee et al. 1990), no tienen influencias de gran magnitud. Esto sugiere que los predadores demersales tienen cortos intervalos de tiempo entre sucesos de alimentación (Menni et al. 1986, Wetherbee et al. 1990), mientras que los pelágicos tienen períodos de ayuno más largos. Esta discontinuidad en la alimentación de los predadores pelágicos puede

ser resultado de la distribución agrupada de las presas (i.e. formación de cardúmenes) en el ambiente pelágico, lo que produciría un mayor tiempo de búsqueda de presas.

La proporción de estómagos con contenido también varía significativamente con la LT. Los individuos de las tallas más pequeñas presentaron las mayores proporciones de estómagos con contenido, lo que indicaría que comen en forma menos espaciada que los adultos. Esto les permitiría maximizar la tasa de adquisición de energía en el estadio de mayor crecimiento y, por ello, de mayor demanda energética. Este patrón ha sido observado en otros tiburones costeros como *C. taurus* (Capítulo 9), *Galeorhinus galeus* (Capítulo 11), *Notorynchus cepedianus* (Van Dykhuizen & Mollet 1992, Capítulo 12). En individuos de *C. plumbeus* menores de 110 cm de LT, la proporción de estómagos con contenido fue del 80%, lo que es mayor que las proporciones encontradas en adultos y juveniles grandes de *C. plumbeus* (Stevens & McLoughlin 1991) o de cualquier otra especie demersal de *Carcharhinus*. Coincidentemente, la tasa de alimentación de individuos de *C. plumbeus* en cautiverio disminuye con el tamaño corporal (Janse 2003). La proporción de estómagos sin contenido de juveniles (<70 cm de LT) y adultos (>70 cm de LT) de *Carcharhinus porosus* en el norte de Brasil no difiere significativamente (Lessa & Almeida 1997). Sin embargo, esto podría ser el resultado del agrupamiento de todas las clases juveniles en un solo grupo, lo que puede enmascarar algunas diferencias.

C. brachyurus es un predador principalmente pelágico, lo que concuerda con las observaciones realizadas en Sudáfrica (Smale 1991, Cliff & Dudley 1992). Sin embargo, en Sudáfrica, la dieta de *C. brachyurus* está compuesta casi exclusivamente por una presa, *Sardinops ocellatus* (Smale 1991, Cliff & Dudley 1992). En Bahía Anegada, las especies pelágicas más importantes en la dieta de *C. brachyurus* son *Odontesthes argentinensis* y *Engraulis anchoita*, pero la importancia relativa de estas

dos presas varía entre grupos (Tabla 10.1). *O. argentinensis* es la presa principal de las hembras juveniles, mientras que *E. anchoita* forma la mayor parte de la dieta de los machos juveniles y tiene importancia en la dieta de adultos de ambos sexos. Estas diferencias dietarias están relacionadas con un uso distinto del hábitat por parte de juveniles y adultos. En las áreas poco profundas de donde se obtuvieron las muestras, las hembras juveniles fueron el estadio predominante (Capítulo 3). Estas zonas poco profundas son habitadas por *O. argentinensis* (Menni 1983). Los machos juveniles y los adultos de ambos sexos son menos abundantes en esas zonas someras, por lo que probablemente ocupan hábitats más alejados de la costa donde la principal presa pelágica es *E. anchoita*.

Existe un cambio ontogenético en la composición dietaria de *C. brachyurus*, este cambio implica un mayor consumo de condriictios por parte de los adultos. Este tipo de cambios dietarios coincide con los reportados en Sudáfrica, donde los individuos mayores consumen condriictios más comúnmente que los juveniles (Smale 1991, Cliff & Dudley 1992). Esta tendencia a incluir presas más grandes a tallas mayores, es común en otras especies de *Carcharhinus*, tanto pelágicas como demersales o euritróficas. *C. limbatus*, *C. galapagensis*, *C. porosus* y *C. obscurus* consumen una mayor proporción de condriictios a tallas mayores (Dudley & Cliff 1993b, Wetherbee et al. 1996, Lessa & Almeida 1997, Simpfendorfer et al. 2001, respectivamente), *C. amblyrhynchos* consume un menor número de teleósteos y más cefalópodos a medida que crece (Wetherbee et al. 1996) y en *Carcharhinus leucas* la incidencia de condriictios, mamíferos, aves y tortugas marinas en la dieta aumenta con la talla (Cliff & Dudley 1991a). Patrones similares se observan en otras especies de tiburones costeros, como *Carcharodon carcharias* (Cliff et al. 1989, Bruce 1992), *N. brevirostris* (Cortés & Gruber 1990), *Galeocerdo cuvier* (Lowe et al. 1996) y *N. cepedianus* (Ebert 2002, Capítulo 12). Estos cambios dietarios

ontogenéticos son resultado de una mayor capacidad de captura de presas grandes con el aumento en la talla del predador.

La dieta de *C. brachyurus* fue significativamente diferente de la abundancia de las presas en el ambiente. El consumo diferencial de teleósteos pelágicos en mayor proporción que la existente en el ambiente es un resultado del grado de especialización de *C. brachyurus* al ambiente pelágico. Las hembras adultas (y posiblemente los machos adultos) consumen condrictios en mayor proporción, y teleósteos demersales en menor proporción que la del ambiente. Las razones de esta diferencia entre condrictios y teleósteos demersales pueden deberse a coincidencias en el uso de hábitat del predador con los condrictios presa, a una mayor habilidad de escape de los teleósteos demersales o a preferencias alimentarias del predador por condrictios.

La estrategia alimentaria de *C. brachyurus* está caracterizada por una gran variabilidad entre individuos, con altos grados de especialización individual en una presa. Esto podría explicar por qué la especie ha sido en ocasiones descrita como un predador demersal (Bass et al. 1973, Compagno & Niem 1998), ya que es necesario obtener un alto número de individuos para obtener una descripción de la dieta que incluya el amplio rango de variación individual.

El método de captura y el grado de manipuleo de las presas entre teleósteos pelágicos, teleósteos demersales y condrictios es diferente. Los teleósteos pelágicos fueron consumidos casi exclusivamente enteros, especialmente *O. argentinensis* y *E. anchoita*. Ambas especies forman cardúmenes y la talla más común en el área de estudio es de alrededor de 20 cm (obs. pers.). Estas observaciones coinciden con las tácticas de ataque de *C. brachyurus* sobre teleósteos pelágicos descritas en Sudáfrica. Allí, *C. brachyurus* ataca los cardúmenes de teleósteos pelágicos desde abajo, dirigiendo sus ataques al centro del cardumen y tomando bocados compuestos por más

de un individuo (Smale 1991). Estas observaciones sugieren que los cardúmenes de *E. anchoita* son atacados de la misma manera. Cuando se halló *E. anchoita* en los estómagos de *C. brachyurus*, siempre se trató de más de 20 individuos (en ocasiones más de 300) consumidos enteros, lo que es consistente con la toma de bocados del cardumen como describió Smale (1991). Las presas pelágicas más grandes (i.e. *Brevoortia aurea* y *Stromateus brasiliensis*) fueron encontradas seccionadas o sin cabeza mucho más a menudo. Esto indica que la forma del cuerpo y el tamaño de las presas requieren grados de manipuleo diferentes. Un patrón similar de presas pequeñas consumidas enteras y grandes seccionadas fue observado también en *N. brevirostris* (Cortés & Gruber 1990).

Los teleósteos demersales y condriictios fueron hallados seccionados o sin cabeza mucho más a menudo que los teleósteos pelágicos. Estas presas son normalmente más grandes que los teleósteos pelágicos, y usualmente no pueden ser tragadas enteras. Los condriictios más consumidos fueron especies de *Myliobatis*, los que, además de ser de un tamaño considerable, tienen una forma del cuerpo que dificulta su consumo si no son seccionados. El seccionamiento de batoideos grandes, como *Myliobatis* spp., también puede inmovilizar la presa luego del ataque inicial, ya que usualmente afectan las aletas pectorales de la presa (Strong et al. 1990; Fig. 10.8a).

Los teleósteos demersales fueron hallados en una alta proporción sin cabeza, es decir que el predador consumió los $\frac{3}{4}$ o $\frac{1}{2}$ posteriores de la presa, igual al patrón observado en *C. isodon* (Castro 1993b). Esto sugiere una táctica de captura de persecución, en el que la presa es alcanzada y seccionada, consumiéndose sólo la parte posterior. En todo el litoral bonaerense son hallados individuos de distintas especies de teleósteos demersales con la zona caudal seccionada, lo que da sustento a la hipótesis propuesta (Fig. 10.8b,c).

Aunque las relaciones filogenéticas dentro del género *Carcharhinus* no están completamente esclarecidas, *C. brachyurus* y *C. brevipinna* parecen ser especies hermanas (Naylor 1992), lo que sugiere que sus hábitos pelágicos son heredados de un antepasado común.

Tabla 10.1. Composición dietaria del tiburón *Carcharhinus brachyurus* en Bahía Anegada, Argentina. H: hembras, M: machos, LT: longitud total, F_i: frecuencia de ocurrencia, N_i: frecuencia numérica, W_i: frecuencia en peso, IRI: índice de importancia relativa porcentual. En vertical se muestra composición de las agrupaciones no taxonómicas consideradas en el análisis cuantitativo.

Grupo/Taxón	Nombre común	H <200 cm LT				H >200 cm LT				M juveniles				H adultas				M adultos				
		F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI	
ACTINOPTERYGII																						
Tel. pelágicos	Clupeidae																					
	<i>Brevoortia aurea</i>	Saraca					0,05	0,01	0,05	2,02								0,04	0,01	0,04	0,89	
	Engraulidae																					
	<i>Engraulis anchoita</i>	Anchoíta					0,03	0,82	0,10	16,21	0,26	0,96	0,30	80,27	0,05	0,63	0,08	22,33	0,08	0,78	0,10	35,75
	Atherinopsidae																					
<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey	0,39	0,35	0,19	59,76	0,29	0,04	0,07	22,40	0,09	0,01	0,02	0,43	0,14	0,03	0,01	2,98	0,08	0,05	0,02	2,71	
Stromateidae																						
<i>Stromateus brasiliensis</i>	Pampanito	0,14	0,09	0,04	5,31	0,16	0,02	0,11	14,28					0,17	0,04	0,03	6,86	0,12	0,01	0,05	3,84	
Congridae																						
<i>Conger orbignyanus</i>	Congrio	0,04	0,02	0,03	0,59	0,03	0,01	0,08	1,50													
Batrachoididae																						
<i>Porichthys porosissimus</i>	Lucerna	0,04	0,02	0,01	0,25																	
Serranidae																						
<i>Acanthistius brasilianus</i>	Mero					0,03	0,01	0,01	0,23	0,04	0,01	0,01	0,04									
Sparidae																						
<i>Pagrus pagrus</i>	Besugo					0,03	0,01	0,06	1,11													
Sciaenidae																						
<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla	0,07	0,05	0,08	2,51	0,16	0,02	0,10	12,59	0,13	0,01	0,12	3,83	0,06	0,01	0,02	0,96	0,04	0,01	0,13	2,97	
<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina	0,07	0,05	0,11	3,25					0,04	0,01	0,07	0,75	0,05	0,01	0,05	1,94	0,04	0,01	0,04	0,87	
Percophidae																						
<i>Percophis brasiliensis</i>	Pez palo	0,07	0,05	0,08	2,53					0,04	0,01	0,05	0,55	0,05	0,01	0,02	0,95					
Pinguipedidae																						
<i>Pseudoperca semifasciata</i>	Salmón					0,03	0,01	0,14	2,46					0,03	0,01	0,04	0,87	0,04	0,01	0,01	0,12	
<i>Pinguipes brasilianus</i>	Turco					0,03	0,01	0,04	0,70													
Paralichthyidae																						
	Lenguados																	0,08	0,01	0,02	1,35	
Teleósteos no ident.		0,25	0,19	0,10	20,43	0,32	0,04	0,04	18,15	0,26	0,01	0,09	6,76	0,17	0,04	0,02	5,75	0,29	0,05	0,06	16,46	

CHONDRICHTHYES																								
Squatinae																								
	<i>Squatina guggenheim</i>	Pez ángel											0,04	0,01	0,04	0,40	0,08	0,02	0,22	11,54	0,04	0,01	0,11	2,43
Triakidae																								
	<i>Mustelus schmitti</i>	Gatuzo	0,03	0,02	0,01	0,26	0,08	0,01	0,06	3,86	0,04	0,01	0,01	0,09	0,03	0,01	0,01	0,28	0,08	0,01	0,06	2,74		
Rajidae																								
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	Raya																		0,04	0,01	0,01	0,15	
	<i>Psammobatis</i> spp.	Raya													0,03	0,03	0,02	0,68						
	<i>Atlantoraja castelnaui</i>	Raya	0,04	0,02	0,11	1,31	0,03	0,01	0,06	1,13					0,03	0,01	0,12	1,90						
	Rajidae no ident.	Raya					0,05	0,01	0,06	2,23	0,04	0,01	0,02	0,19	0,11	0,05	0,08	8,27	0,04	0,01	0,02	0,70		
Myliobatidae																								
	<i>Myliobatis</i> spp.	Chucho	0,04	0,05	0,07	1,21	0,05	0,01	0,02	0,94	0,09	0,01	0,24	5,21	0,19	0,04	0,25	31,92	0,17	0,02	0,29	24,78		
Callorhynchidae																								
	<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	Pez gallo	0,04	0,02	0,04	0,63									0,03	0,01	0,01	0,20						
	Batoideo no ident.		0,04	0,02	0,12	1,49					0,13	0,01	0,04	1,40	0,08	0,02	0,01	1,19	0,12	0,01	0,03	2,60		
	Condriactios no ident.						0,03	0,01	0,01	0,11					0,08	0,02	0,01	1,27	0,12	0,01	0,01	1,41		
PORIFERA																								
	Esponja no ident.		0,03	0,02	0,01	0,23																		
CNIDARIA																								
	<i>Alcyonium</i> sp.														0,03	0,01	0,01	0,09						
MOLLUSCA																								
	<i>Buccinanops duartei</i>	Caracol					0,03	0,01	0,01	0,06	0,04	0,01	0,01	0,04						0,04	0,01	0,01	0,09	
	Calamar no ident.		0,03	0,02	0,01	0,23																		
UROCHORDATA																								
	Ascidia no ident.																			0,04	0,01	0,01	0,16	

Tabla 10.1. (Continuación).

Tabla 10.2. Índice de selectividad alfa de Manly (α_i) del tiburón *Carcharhinus brachyurus* en Bahía Anegada, Argentina; η_j : proporción de la presa j en el ambiente; f_j : proporción de la presa j en la dieta; H: hembras; M: machos; longitud es longitud total. Las presas con valores de α_i fuera del rango 0,267-0,4 fueron considerados consumidos en proporción diferente a la que se encuentran en el ambiente.

Presa	η_j	H <200 cm		H >200 cm		M juvenil		H adultas		M adultos	
		f_j	α_i								
Teleósteos pelágicos	0,297	0,595	0,636	0,789	0,819	0,693	0,710	0,333	0,327	0,452	0,451
Teleósteos demersales	0,419	0,251	0,190	0,140	0,103	0,115	0,083	0,039	0,027	0,070	0,049
Condrictios	0,284	0,154	0,173	0,071	0,077	0,192	0,206	0,628	0,646	0,478	0,500

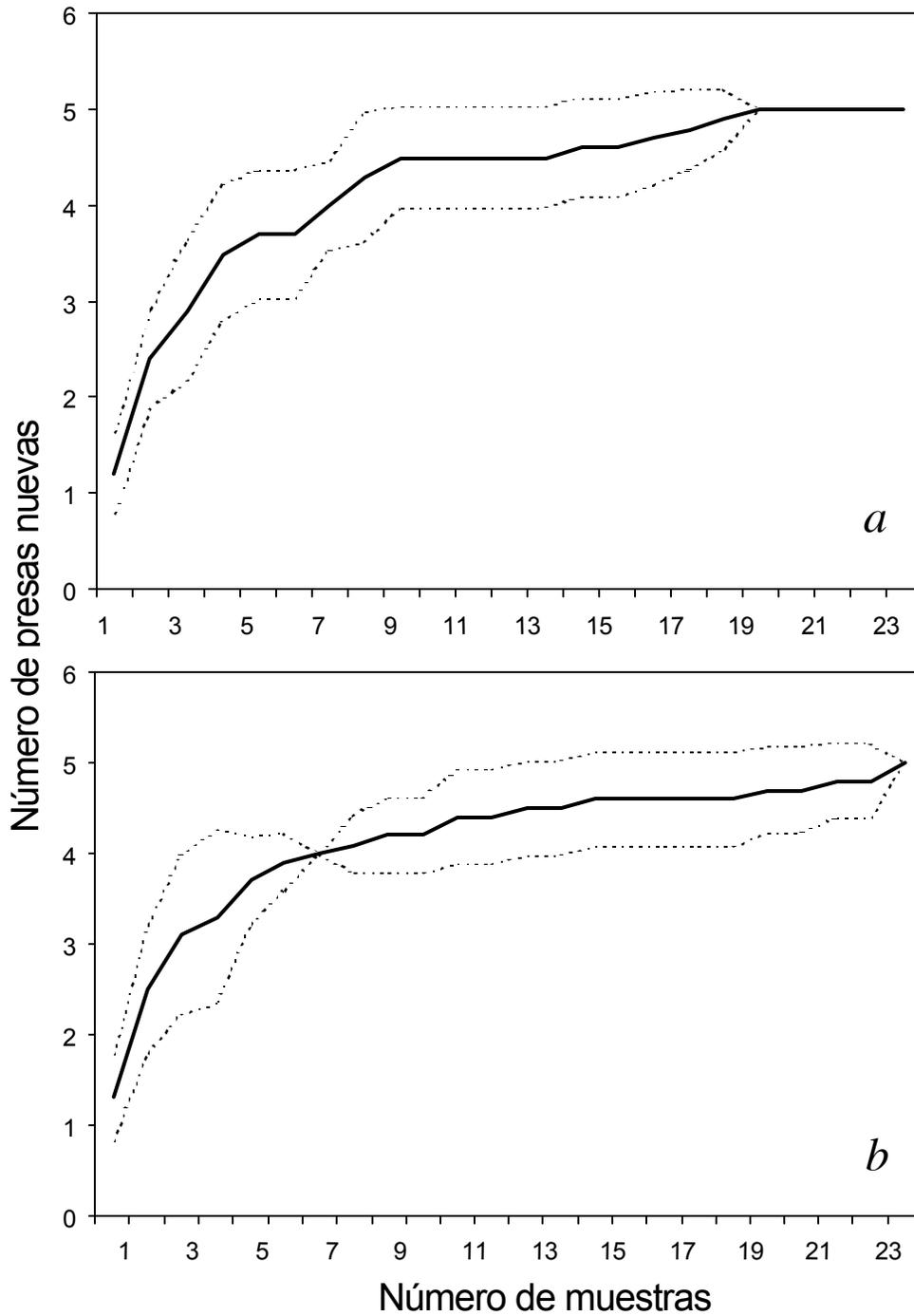
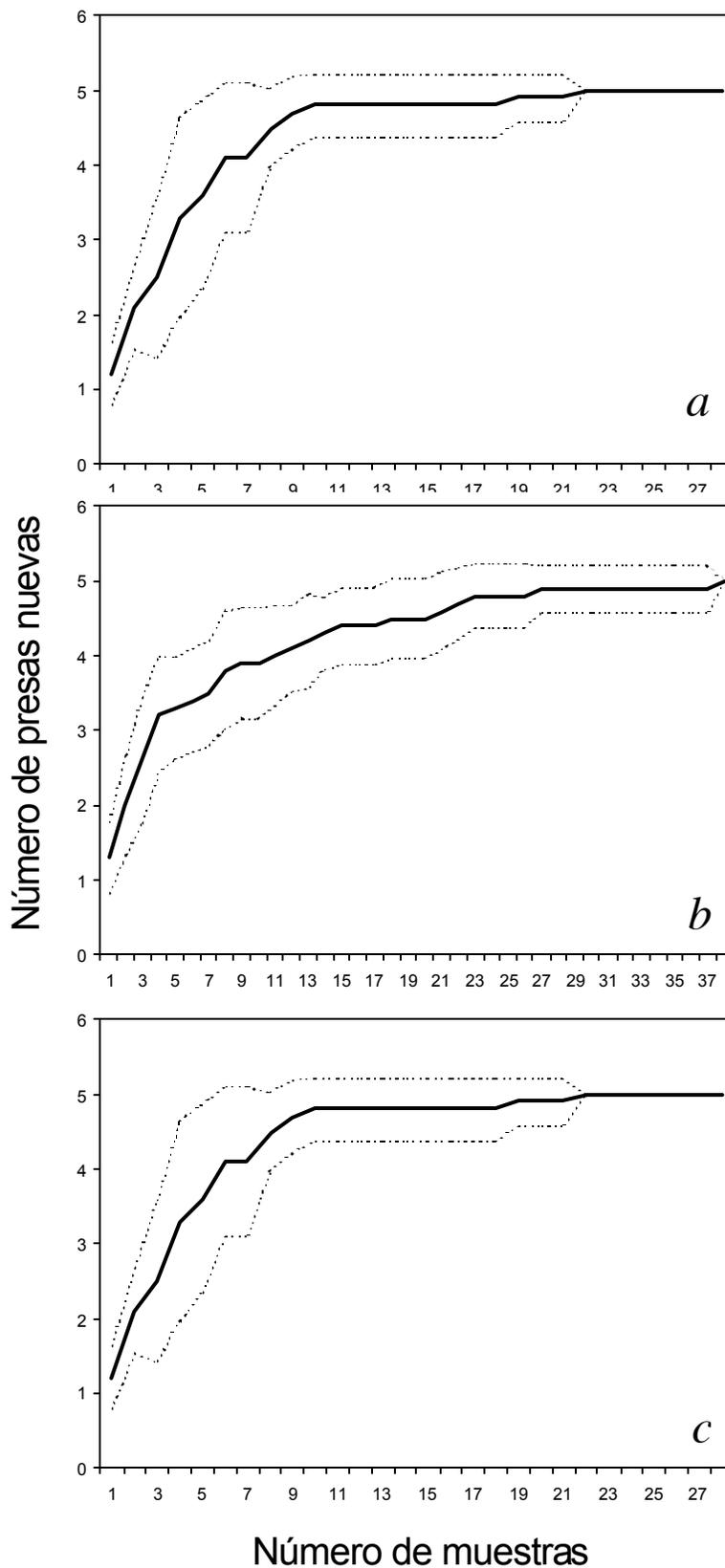


Figura 10.1. Curva acumulativa del número de presas encontradas en función del tamaño muestral, en machos del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) juveniles, (b) adultos. Línea negra: número medio de presas para cada tamaño muestral luego de aleatorizar el orden de las muestras 10 veces; líneas punteadas: desvío estándar.



Número de muestras

Figura 10.2. Curva acumulativa del número de presas encontradas en función del tamaño muestral, en hembras del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) juveniles <200 cm de LT, (b) juveniles >200 cm de LT, (c) adultas. Línea negra: número medio de presas para cada tamaño muestral luego de aleatorizar el orden de las muestras 10 veces; líneas punteadas: desvío estándar.

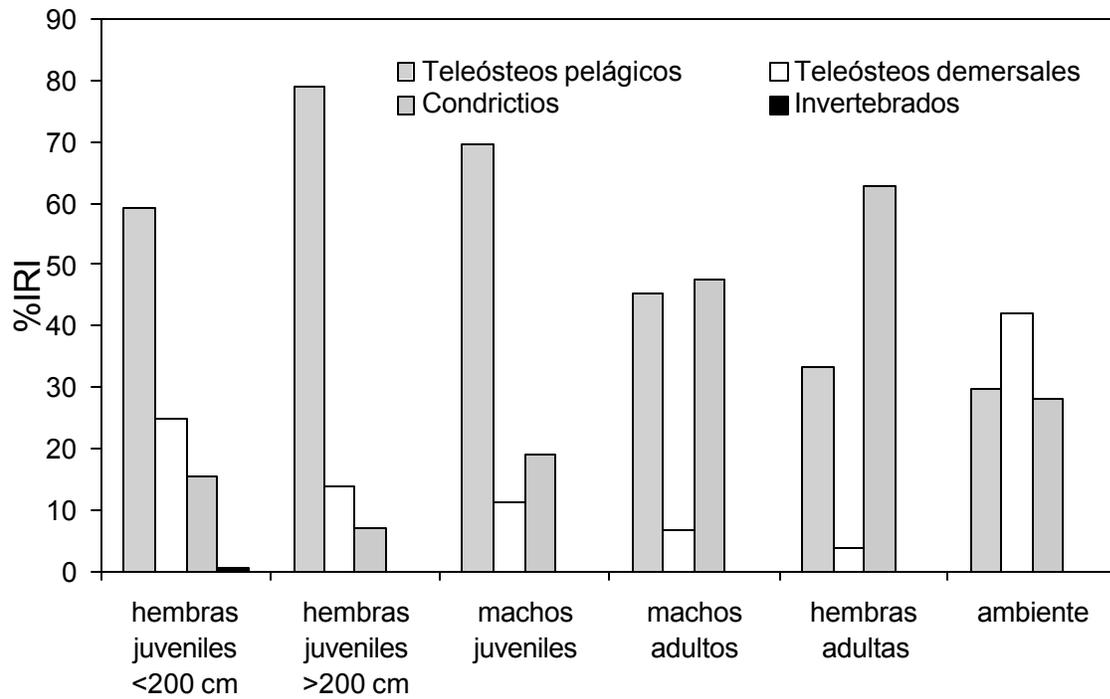


Figura 10.3. Composición dietaria del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina, y abundancia de cada tipo de presa en el ambiente. %IRI: índice de importancia relativa porcentual.

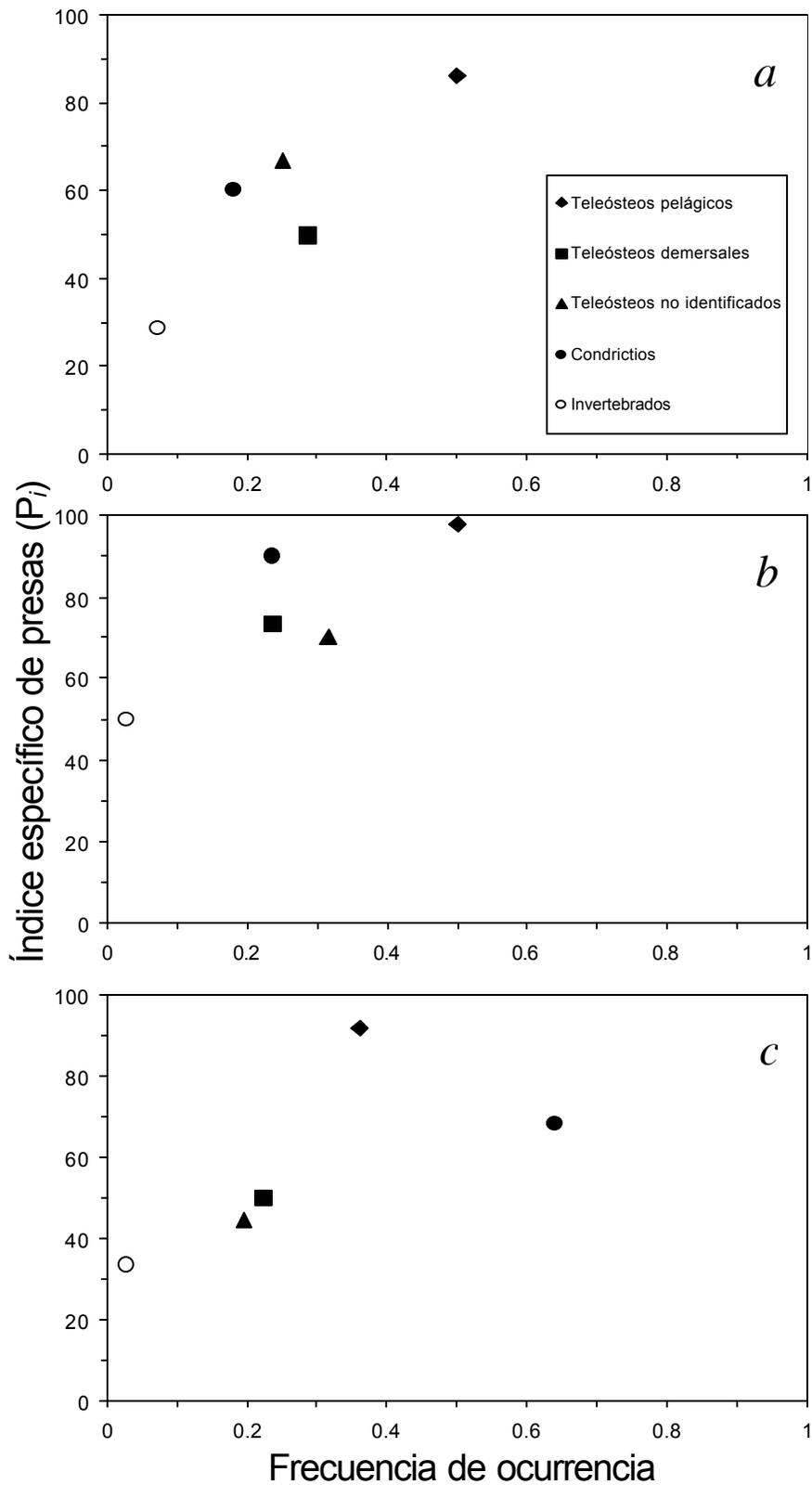


Figura 10.4. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia de hembras del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) juveniles <200 cm de LT, (b) juveniles >200 cm de LT, (c) adultas.

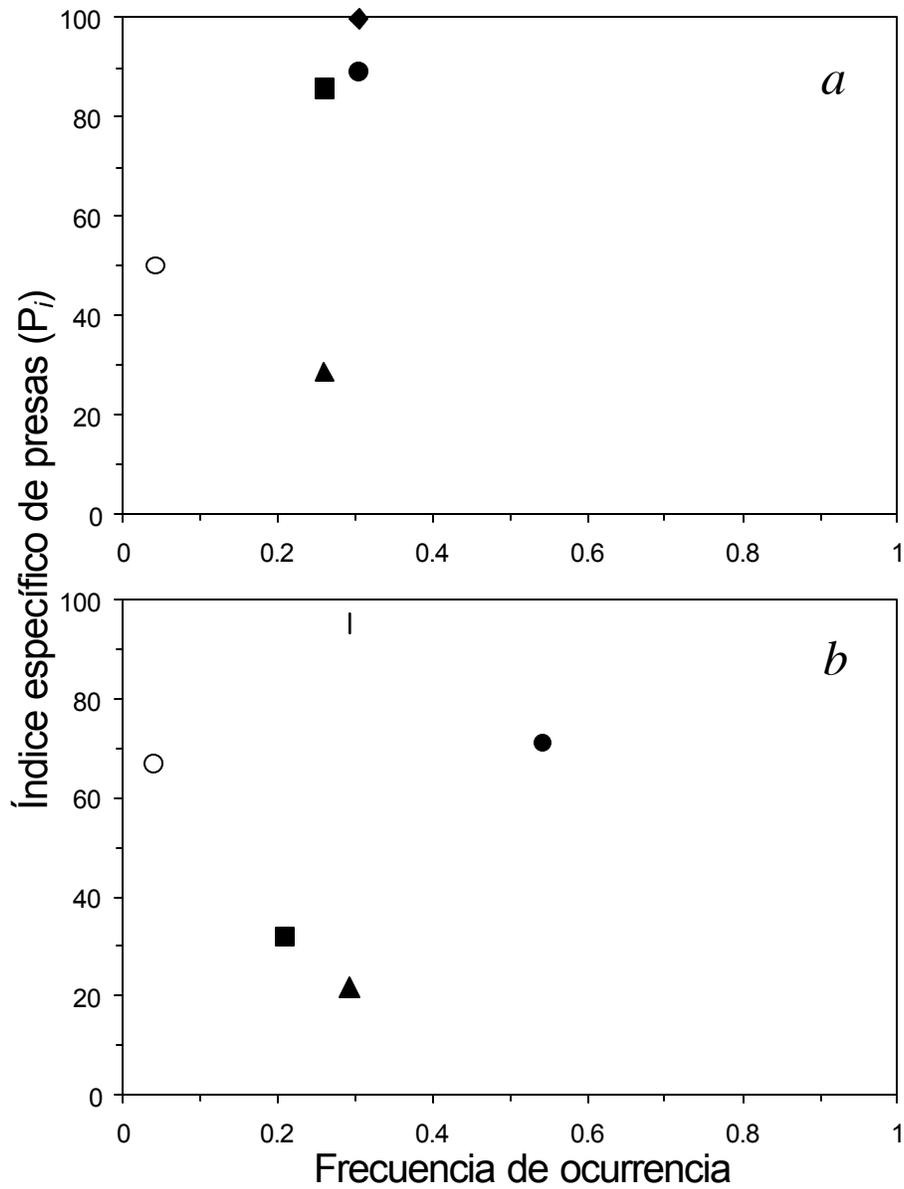


Figura 10.5. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia de machos del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) juveniles, (b) adultos. El significado de cada símbolo es el mismo que en la Fig. 10.4.

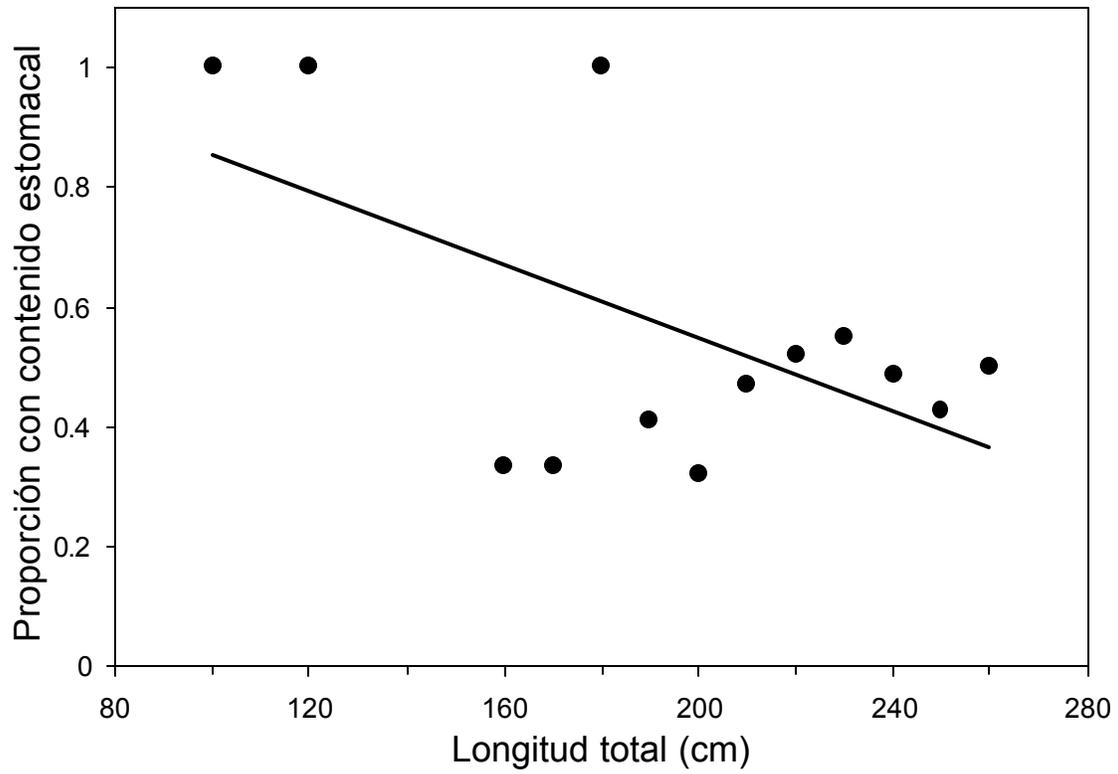


Figura 10.6. Proporción de estómagos con contenido por clase de talla del tiburón *Carcharhinus brachyurus* en Bahía Anegada, Argentina.

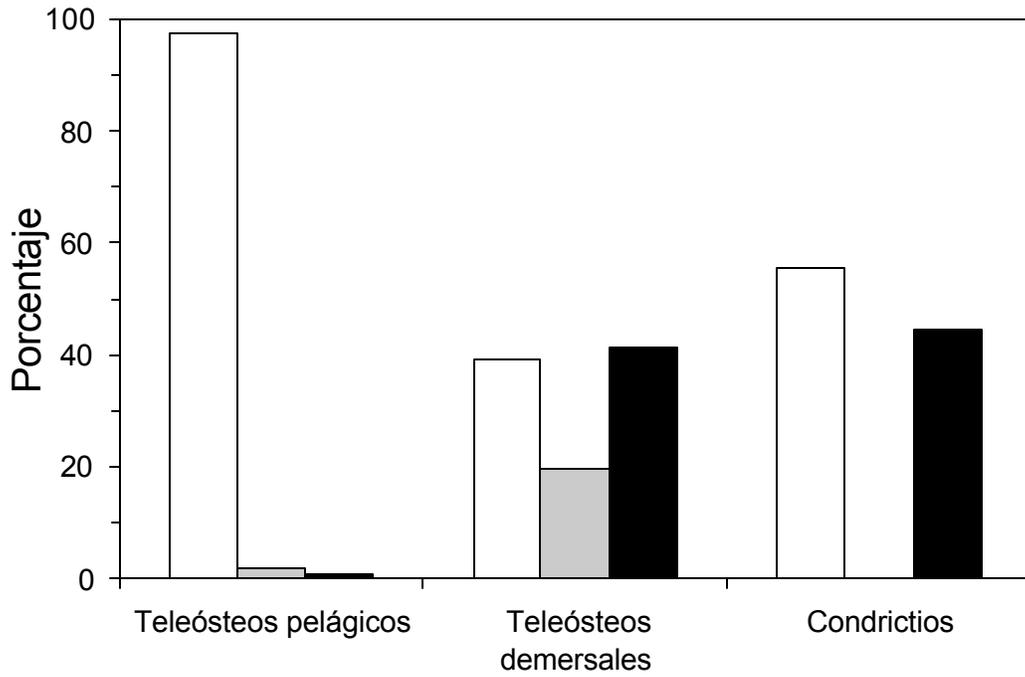


Figura 10.7. Proporción de presas consumidas enteras (barras blancas), sin cabeza (barras grises) y seccionadas (barras negras) en el tiburón *Carcharhinus brachyurus* en Bahía Anegada, Argentina.

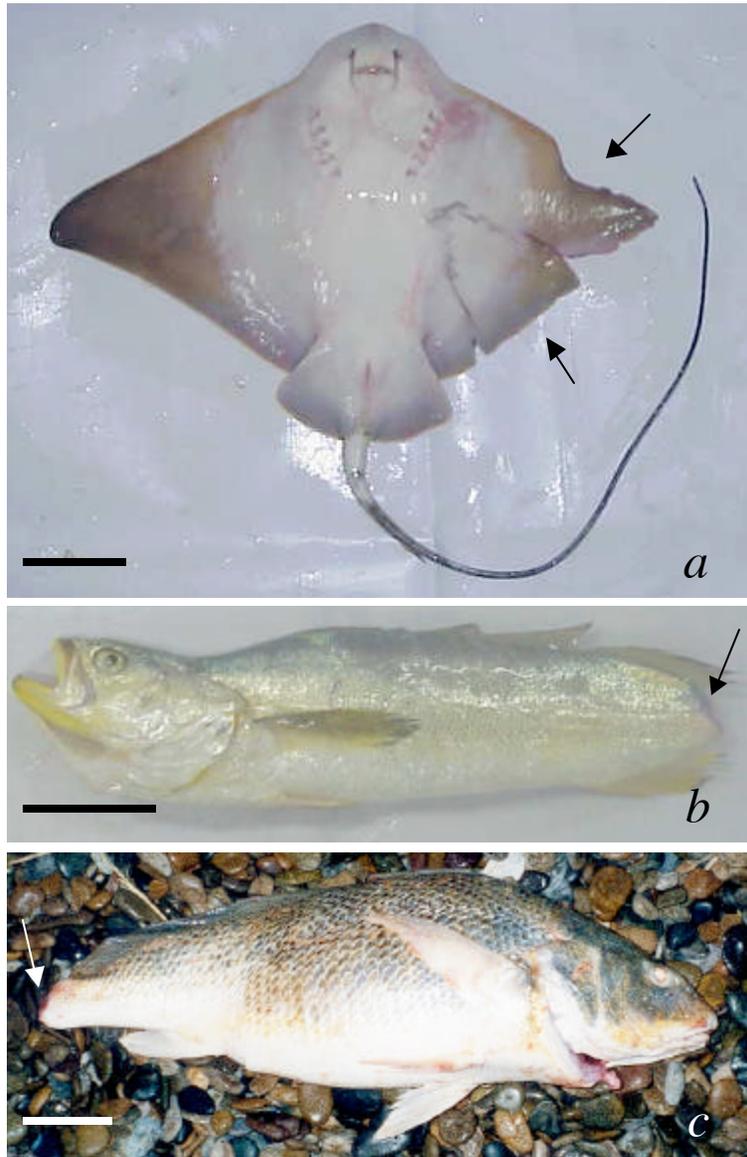


Figura 10.8. Condrictios y teleósteos demersales hallados en el litoral bonaerense con lesiones consistentes con los patrones de seccionamiento encontrados en las presas del tiburón *Carcharhinus brachyurus*. (a) *Myliobatis goodei*, (b) *Macrodon ancylodon* (ambos del norte de la Provincia de Buenos Aires) y (c) *Micropogonias furnieri* de Bahía Anegada. Escala: 5 cm. Las flechas marcan las lesiones.

Hábitos alimentarios de *Galeorhinus galeus*

Introducción

Galeorhinus galeus es considerado un predador casi exclusivamente ictiófago, aunque su dieta incluye también cefalópodos y, ocasionalmente, condrictios, crustáceos, poliquetos (Compagno 1984b, Olsen 1984, Menni 1985, Ellis et al. 1996, Morato et al. 2003), y en situaciones particulares, mamíferos marinos (Praderi 1985). Sus presas incluyen tanto teleósteos pelágicos como demersales y, según la región o la talla, sus presas predominantes son teleósteos pelágicos (Olsen 1984, Morato et al. 2003), demersales (Menni 1985, Ellis et al. 1996), o ambos (Roedel & Ripley 1950, Menni et al. 1986, Bulman et al. 2001). Una situación similar se da con los cefalópodos, ya que en ocasiones dominan los decápodos pelágicos (calamares; Ellis et al. 1996) y en otras los octópodos bentónicos (pulpos; Morato et al. 2003).

En el sur de Australia se observó que existen diferencias dietarias entre juveniles y adultos (Olsen 1984). Los juveniles consumen una menor proporción de teleósteos y una mayor proporción de invertebrados bentónicos (anélidos, moluscos y crustáceos) que los adultos (Olsen 1984).

Las diferencias regionales sugieren que *G. galeus* es un predador plástico, capaz de variar su dieta adaptándose a distintas situaciones. Sin embargo, el grado de plasticidad de su dieta y su estrategia alimentaria no han sido evaluados.

En este capítulo se describió y analizó la composición dietaria de *G. galeus* en Bahía Anegada, analizándose posibles variaciones ontogenéticas y estacionales en la dieta y en la estrategia alimentaria.

Materiales y Métodos

Se examinaron 412 individuos de *Galeorhinus galeus* (124 machos y 288 hembras). Para analizar posibles variaciones ontogenéticas en la dieta, los individuos con contenido estomacal fueron separados en cuatro grupos: machos juveniles (< 119 cm de LT), machos adultos (> 119 cm de LT), hembras juveniles (< 124 cm de LT) y hembras adultas (> 124 cm de LT). Debido a que *G. galeus* está presente en el área de estudio, como mínimo, desde octubre a abril (Capítulo 4), los individuos de ambos sexos fueron agrupados según la época de ocurrencia en el área de estudio. De esta manera, fueron divididos en: hembras adultas de octubre y noviembre; hembras adultas de diciembre, enero y febrero; hembras juveniles de marzo y abril; machos adultos de octubre y noviembre; machos adultos de marzo y abril; y machos juveniles de marzo y abril. En el análisis estacional no se incluyeron hembras juveniles de octubre y noviembre; hembras juveniles de diciembre, enero y febrero; hembras adultas de marzo y abril; machos juveniles de octubre y noviembre; machos juveniles de diciembre, enero y febrero; y machos adultos de diciembre, enero y febrero, debido a que el tamaño muestral no fue suficiente para describir su dieta adecuadamente.

Para el análisis ontogenético y estacional, las presas fueron divididas en 9 grupos: *Porichthys porosissimus*, *Cynoscion guatucupa*, teleósteos pelágicos, teleósteos demersales, teleósteos no identificados, condriictios, pulpos, calamares y otros invertebrados.

La proporción de cada uno de los grupos de presa consumidos por *G. galeus* fue comparada con la proporción disponible en el ambiente. En este análisis no se

consideraron los individuos de octubre y noviembre, debido a que la abundancia de presas en el ambiente fue estimada sólo para los meses de verano (diciembre-marzo).

El patrón de seccionamiento pudo ser evaluado sólo para teleósteos demersales. Se agruparon las presas en enteras, seccionadas y sin cabeza.

Resultados

De los 412 individuos examinados, 168 (40,7%) tuvieron algún contenido en el estómago. De los individuos con contenido, 49 fueron machos (39,5% con contenido) y 119 fueron hembras (41,3% con contenido). Tanto en el análisis ontogenético como en el estacional, el tamaño muestral de los grupos considerados fue suficiente para describir y comparar su dieta (Fig. 11.1 y 11.2), excepto el de las hembras juveniles de octubre y noviembre; hembras juveniles de diciembre, enero y febrero; hembras adultas de marzo y abril; machos juveniles de octubre y noviembre; machos juveniles de diciembre, enero y febrero; y machos adultos de diciembre, enero y febrero, que, por lo tanto, no fueron incluidos en los análisis.

La dieta de *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada estuvo compuesta casi exclusivamente por teleósteos, con muy poca proporción de condriictios, e invertebrados (Tabla 11.1). La dieta varió significativamente entre estadios ontogenéticos ($G = 105,09$; g.l. = 24; $P = 4,01 \times 10^{-12}$; Fig. 11.3). La dieta de las hembras juveniles y adultas difirió significativamente, ya que las hembras adultas consumieron *Porichthys porosissimus* en mayor proporción que las juveniles ($G = 40,36$; g.l. = 8; $P = 2,74 \times 10^{-6}$; Fig. 11.3). La dieta de los machos juveniles y adultos también difirió significativamente ($G = 19,90$; g.l. = 8; $P = 0,011$). Cuando se eliminó el efecto de *Cynoscion guatucupa* ($G = 4,06$; g.l. = 7; $P = 0,773$) y teleósteos demersales ($G = 13,19$; g.l. = 7; $P = 0,068$),

las diferencias dejaron de ser significativas, lo que indica que ambos grupos difirieron en el consumo de esas presas (Fig. 11.3). No se detectaron diferencias significativas entre la dieta de juveniles de ambos sexos ($G = 12,52$; g.l. = 8; $P = 0,129$; Fig. 11.3). La dieta de machos y hembras adultos difirió significativamente ($G = 26,16$; g.l. = 6; $P = 2,08 \times 10^{-4}$). Esta diferencia no fue detectada cuando se eliminó el efecto de *P. porosissimus* ($G = 7,09$; g.l. = 5; $P = 0,214$; Fig. 11.3).

La composición dietaria de *G. galeus* también difirió en forma significativa estacionalmente ($G = 306,91$; g.l. = 32; $P = 1,18 \times 10^{-46}$; Fig. 11.4). Las hembras tuvieron dietas significativamente diferentes entre estaciones ($G = 211,22$; g.l. = 16; $P = 4,23 \times 10^{-36}$; Fig. 11.4). Cuando se consideró sólo a las hembras adultas, se halló un cambio significativo de la dieta de octubre-noviembre a diciembre-enero-febrero ($G = 47,08$; g.l. = 8; $P = 1,48 \times 10^{-7}$; Fig. 11.4). Este cambio consistió en el mayor consumo de *P. porosissimus* en diciembre, enero y febrero, ya que cuando se eliminó el efecto de esta presa, no se hallaron diferencias significativas ($G = 5,14$; g.l. = 7; $P = 0,642$; Fig. 11.4). Entre los machos adultos, también se detectó un cambio significativo en la composición dietaria de octubre y noviembre a marzo y abril ($G = 16,58$; g.l. = 6; $P = 0,011$). Este cambio se debió al alto consumo de calamares (principalmente *Illex argentinus*) en marzo y abril, ya que cuando se eliminó el efecto de esta presa, no se detectaron diferencias significativas ($G = 3,08$; g.l. = 5; $P = 0,688$; Fig. 11.4). En octubre y noviembre, la dieta de machos y hembras adultos difirió significativamente ($G = 20,10$; g.l. = 6; $P = 0,003$). Esta diferencia no fue detectada cuando se eliminó el efecto de los condrictios ($G = 6,79$; g.l. = 5; $P = 0,237$; Fig. 11.4).

La estrategia alimentaria de hembras (Fig. 11.5) y machos (Fig. 11.6) no mostró grandes diferencias con la ontogenia. En todos los casos, los puntos tendieron a agruparse en el vértice superior izquierdo (i.e. P_i medio a alto y baja F_i), lo que indica

una especialización media, alta variación entre individuos y baja predominancia de una presa. En coincidencia con el IRI, los gráficos P_i vs. F_i mostraron que en las hembras juveniles la presa más importante fueron los teleósteos demersales, cambiando a *P. porosissimus* en las adultas (Fig. 11.5); y que en los machos juveniles los teleósteos demersales también predominaron, mientras que en los adultos *C. guatucupa* fue la presa principal y los calamares aumentaron su importancia (Fig. 11.6).

La estrategia alimentaria de los machos adultos no varió sustancialmente de octubre-noviembre a marzo-abril (Fig. 11.7). Sólo hubo diferencias en la importancia relativa de las distintas presas (*C. guatucupa* predominante en octubre y noviembre, y calamares predominantes en marzo y abril) y la estrategia mostró alta variación individual en la dieta y bajo predominio de ninguna presa (Fig. 11.7). Por el contrario, las hembras cambiaron radicalmente su estrategia alimentaria de octubre y noviembre a diciembre, enero, febrero y marzo (Fig. 11.8). En octubre y noviembre hubo una alta variación individual, alta especialización individual y bajo predominio de una presa particular (Fig. 11.8a); mientras que en diciembre, enero y febrero hubo un cambio hacia una dieta dominada por *P. porosissimus* con poca variación individual (Fig. 11.8b).

Entre diciembre y marzo, las proporciones de presas en la dieta de los distintos grupos de *G. galeus* difirieron significativamente de las proporciones de presas del ambiente ($G = 474,30$; g.l. = 15; $P = 1,51 \times 10^{-91}$; Fig. 11.4). Esta diferencia fue observada tanto en hembras ($G = 288,57$; g.l. = 10; $P = 4,04 \times 10^{-56}$; Fig. 11.4) como en machos ($G = 111,54$; g.l. = 5; $P = 1,93 \times 10^{-22}$; Fig. 11.4). Las hembras adultas consumieron *P. porosissimus* en mayor proporción que la hallada en el ambiente ($G = 63,75$; g.l. = 5; $P = 2,03 \times 10^{-12}$; Fig. 11.4). La composición de la dieta de las hembras juveniles también difirió significativamente de la proporción de presas del ambiente ($G = 61,02$; g.l. = 5; $P = 7,49 \times 10^{-12}$; Fig. 11.4). Estas diferencias no se detectaron cuando

se consideró únicamente el efecto de *P. porosissimus* y calamares ($G = 2,6 \times 10^4$; g.l. = 1; $P = 0,987$). Las diferencias entre la dieta de los machos y las proporciones de presas en el ambiente se debieron al consumo desproporcionado de teleósteos pelágicos, teleósteos demersales, condrictios y calamares, ya que cuando se eliminó el efecto de estas presas no se hallaron diferencias significativas ($G = 2,63$; g.l. = 1; $P = 0,105$; Fig. 11.4).

Los resultados del índice alfa de Manly (Tabla 11.2) coincidieron en algunos casos con los de la prueba G. Ambos métodos detectaron un consumo de *P. porosissimus* mayor al esperable por su abundancia en el ambiente por parte de las hembras adultas; un menor consumo que el esperado de *C. guatucupa*, teleósteos pelágicos y condrictios, por parte de las hembras juveniles; y un menor consumo que el esperado de teleósteos pelágicos, teleósteos demersales y condrictios por parte de los machos adultos.

La proporción de individuos con contenido estomacal estuvo negativamente correlacionada con la LT (r de Spearman = $-0,508$; $n = 20$; $t = 2,50$; $P = 0,022$; Fig. 11.9).

El patrón de seccionamiento de los teleósteos demersales fue significativamente diferente de una distribución homogénea de las tres categorías ($G = 18,28$; g.l. = 2; $P = 0,0001$; Fig. 11.10), lo que indica que estas presas son encontradas en los estómagos sin cabeza en menor proporción que la esperada.

Discusión

La proporción de estómagos con contenido encontrada en este trabajo (~40%) es de las más bajas hallada para *Galeorhinus galeus*, en trabajos con más 30 individuos examinados. En el sur de Australia, la proporción de estómagos con contenido es del

74% (Olsen 1984), en Uruguay del 52,6% (Praderi 1985), en el Mar de Irlanda del 95,7% (Ellis et al. 1996) y en las Islas Azores del 50,4% (Morato et al. 2003). Estas diferencias pueden ser ocasionadas por diferencias en el método de muestreo. En los dos trabajos con menor proporción de estómagos con contenido (Morato et al. 2003, este trabajo), los individuos examinados fueron capturados con anzuelos, mientras que en el resto se usaron redes de arrastre y trasmallos. La menor proporción de individuos con contenido en las muestras obtenidas con anzuelos se debe a que los anzuelos atraen predadores que se encuentran buscando alimento activamente, mientras que las redes de arrastre y trasmallos no son selectivas en relación al estado alimentario (Medved et al. 1985).

La variación significativa de la proporción de individuos con contenido estomacal con la talla coincide con las variaciones observadas en otras especies (Capítulos 9, 10, 12). Este patrón es esperable si los individuos más chicos consumen presas más asiduamente que los mayores o si la tasa metabólica de los individuos menores es menor que la de los más grandes. Sims (1996) mostró que la tasa metabólica de *Scyliorhinus canicula* disminuye con el tamaño corporal. A pesar de que *S. canicula* es el único condriactio en el cual se cuantificó la variación de la tasa metabólica con el tamaño corporal, el patrón hallado por Sims (1996) es el esperado en un vertebrado acuático ectotérmico y ha sido observado en muchos peces óseos ectotérmicos (Helfman et al. 1997). Esto indica que el patrón observado no se debe a una disminución de la tasa metabólica con el tamaño corporal. Además, Van Dykhuizen & Mollet (1992) mostraron que, en *Notorynchus cepedianus*, los individuos juveniles tienen tasas de consumo de presas mayores que los subadultos y adultos. El mismo patrón fue observado en individuos en cautiverio de *Carcharhinus plumbeus* (Janse 2003). Por lo tanto, es probable que los juveniles de *G. galeus* se alimenten menos

intermitentemente que los adultos, por lo que es esperable encontrar más individuos con contenido estomacal en las tallas menores. Este patrón es esperable como estrategia maximizadora de la tasa de adquisición de energía en la etapa juvenil, donde los individuos usan grandes cantidades de energía en el crecimiento. Es posible que también exista un sesgo en la muestra, ya que los individuos menores de 100 cm de LT fueron obtenidos mediante redes de arrastre de fondo, y los mayores con anzuelo. Esto podría hacer aparecer el patrón observado sólo por diferencias metodológicas. Es posible que las diferencias metodológicas hayan acentuado el patrón, pero éste es observable aún considerando solamente los individuos mayores de 100 cm de LT, que fueron capturados exclusivamente con anzuelos.

En general, la dieta de *G. galeus* está compuesta casi exclusivamente de peces óseos, lo que concuerda con todas las observaciones previas (Olsen 1984, Menni 1985, Praderi 1985, Menni et al. 1986, Ellis et al. 1996, Bulman et al. 2001, Morato et al. 2003). La composición dietaria no fue uniforme entre sexos y estadios ni estacionalmente. Los patrones más notables son el alto consumo de *Porichthys porosissimus* por parte de las hembras adultas, sobre todo durante los meses de verano, cuando las hembras adultas estuvieron altamente especializadas en el consumo de esta presa; y el alto consumo del calamar *Illex argentinus* por parte de los machos adultos, sobre todo en marzo y abril.

La alta especialización de las hembras adultas en el consumo de *P. porosissimus* es explicable por una combinación de la ecología de *P. porosissimus* y las variaciones temporales en la abundancia de las hembras adultas. Las hembras adultas tienen su máximo de abundancia en Bahía Anegada entre diciembre y marzo, mientras que los machos tienen su máximo de abundancia en octubre y abril (Capítulos 4 y 13). *P. porosissimus* pasa el invierno en zonas de fondos blandos donde permanece enterrado durante el día y forrajea durante la noche. En primavera y verano, los machos migran

hacia zonas rocosas o estructuradas donde establecen un territorio y emiten sonidos de baja frecuencia que atraen hembras (Lane 1967, Brantley & Bass 1994). Durante el cortejo de las especies de *Porichthys*, los machos producen destellos luminosos (Crane 1965). Luego que las hembras depositan los huevos, los machos cuidan los huevos y las crías en el nido durante 10-12 días hasta que los alevines son independientes. Existe evidencia circunstancial que sugiere que los machos son semélparos y mueren luego de que dejan de cuidar los alevines (Moore 1970). Esto indica que durante los meses de verano la vulnerabilidad a la predación y/o la disponibilidad a los predadores de *P. porosissimus* cambia. Estos cambios pueden ser debidos a un aumento en la exposición visual y/o auditiva de *P. porosissimus* relacionada con la luminiscencia y la emisión de sonidos de baja frecuencia durante el verano, respectivamente, lo que aumentaría su vulnerabilidad a la predación. Además, si *P. porosissimus* es una especie semélpara los individuos muertos luego de la reproducción podrían convertirse en una fuente adicional de alimento presente únicamente en verano, lo que aumentaría la disponibilidad de esta presa. En Bahía Anegada, *P. porosissimus* no es consumido en cantidades sustanciales por ninguna otra especie de tiburón (Capítulos 9, 10, 12). Esto sugiere que el consumo de *P. porosissimus* por parte de las hembras adultas de *G. galeus* se debe a un aumento en la vulnerabilidad a la predación, más que al consumo de individuos muertos luego del evento reproductivo (que estarían disponibles para todos los predadores). Esta hipótesis es también sustentada por la baja tendencia de *G. galeus* a consumir carroña (Compagno 1984b). En Florida, Estados Unidos, *Negaprion brevirostris* aumenta el consumo de *Opsanus beta* (un teleósteo de la misma familia y con las mismas características reproductivas de *P. porosissimus*) durante la época reproductiva de esta presa (Wetherbee et al. 1990), al igual que sucede entre *G. galeus* y *P. porosissimus*.

El consumo de calamares por parte de los machos adultos es máximo en marzo y abril. Más allá de que el consumo de calamares de los machos es mayor que el esperado por la abundancia de esta presa en el ambiente, el calamar más comúnmente consumido es *I. argentinus*, mientras que el calamar más abundante en el área de estudio en marzo y abril es *Loligo sanpaulensis*. Durante marzo y abril, *I. argentinus* se encuentra concentrado en aguas de la plataforma continental del norte de la Patagonia (Brunetti et al. 1998). Estos datos sugieren que los machos adultos que consumieron *I. argentinus* hallados en Bahía Anegada están en migración desde el norte de la Patagonia hacia las aguas de la Provincia de Buenos Aires donde pasan el invierno (Capítulo 4). Esta hipótesis está sustentada por el avanzado estado de digestión en el que se encontraban los calamares (muchas veces sólo picos y restos de tejidos blandos) encontrados en los estómagos, lo que sugiere una ingestión bastante anterior al momento de la captura; y el predominio de machos de *G. galeus* en aguas del norte de la Patagonia durante los meses de verano (Elías et al. 2001), lo que sugiere que los machos pasan el verano en aguas norpatagónicas en simpatria con *I. argentinus*. Los cefalópodos suelen ser items alimentarios de importancia para muchos tiburones costeros (Sauer & Smale 1991, Bello 1995, 1996, Santos & Haimovici 1998, Smale & Cliff 1998) que, mayoritariamente, los consumen cada vez que están disponibles (Smale 1996) e incluso modifican sus hábitos y tácticas de captura para usar el recurso cuando es abundante (Smale et al. 1995). Sólo algunas pocas especies de tiburones están especializadas en el consumo de cefalópodos (Stevens & Cuthbert 1983, Smale 1996, Simpfendorfer et al. 2001). *G. galeus* parece hacer un uso oportunista de este recurso, usándolo cuando está disponible (Olsen 1984, este trabajo), lo que muestra la plasticidad de sus hábitos alimentarios.

Los condriictios están muy poco representados en la dieta de *G. galeus*, en concordancia con resultados anteriores (Olsen 1984, Menni 1985, Ellis et al. 1996, Morato et al. 2003). Sin embargo, es destacable que las hembras adultas (que alcanzan un tamaño mayor que los machos) son las que los consumen en mayor proporción. Igualmente, los condriictios consumidos por *G. galeus* son especies de pequeño tamaño, como *Sympterygia acuta*, o juveniles de especies más grandes (e.g. *Myliobatis* spp.).

G. galeus consumió teleósteos demersales enteros y seccionados casi en igual proporción. Esto es similar a lo observado en *Carcharhinus brachyurus* (Capítulo 10) lo que es esperable debido a que ambas especies poseen dientes aserrados capaces de cortar partes de sus presas.

El cambio en la estrategia alimentaria de las hembras adultas entre octubre y marzo, muestra claramente la plasticidad en el forrajeo de *G. galeus*, que puede pasar de ser un predador poco especializado a ser un predador especializado casi exclusivamente en una presa (*P. porosissimus*). Con los datos existentes es imposible saber cuál es la causa de este cambio, pero es probable que el comportamiento de la presa (*P. porosissimus*) afecte el comportamiento del predador haciendo variar la estrategia de forrajeo (Sih 1989) (ver antes). Esta plasticidad es consistente con las variaciones observadas en las proporciones relativas en la dieta de teleósteos pelágicos, teleósteos demersales, pulpos y calamares (ver Introducción) y con el uso tanto del hábitat pelágico como demersal (West & Stevens 2001), lo que sugiere que *G. galeus* es capaz de hacer uso de recursos muy diferentes según las circunstancias.

Tabla 11.1. Composición dietaria del tiburón *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada, Argentina. H: hembras, M: machos, F_i: frecuencia de ocurrencia, N_i: frecuencia numérica, W_i: frecuencia en peso, IRI: índice de importancia relativa porcentual. En vertical se muestra composición de las agrupaciones no taxonómicas consideradas en el análisis cuantitativo.

	Grupo/Taxón	Nombre común	H juveniles				H adultas				M juveniles				M adultos			
			F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI	F _i	N _i	W _i	IRI
ACTINOPTERYGII																		
Teleósteos pelágicos	Clupeidae																	
	<i>Brevoortia aurea</i>	Saraca												0,03	0,01	0,05	0,43	
	Engraulidae																	
	<i>Engraulis anchoita</i>	Anchoíta	0,03	0,02	0,01	0,27				0,09	0,07	0,02	2,35	0,03	0,07	0,01	0,56	
	Atherinopsidae																	
	<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey					0,09	0,05	0,06	2,04								
	Pomatomidae																	
	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Anchoa de banco												0,03	0,01	0,01	0,16	
	Carangidae																	
	<i>Parona signata</i>	Palometa					0,01	0,01	0,03	0,08								
<i>Trachurus lathami</i>	Jurel	0,03	0,01	0,01	0,17													
Stromateidae																		
<i>Stromateus brasiliensis</i>	Pampanito					0,01	0,01	0,01	0,03									
<i>Peprilus paru</i>	Ñata	0,03	0,01	0,01	0,12													
Teleósteos demersales	Congridae																	
	<i>Conger orbignyanus</i>	Congrio					0,01	0,01	0,02	0,07								
	Ophidiidae																	
	<i>Raneya brasiliensis</i>		0,26	0,15	0,05	13,77					0,18	0,15	0,05	10,19				
	Serranidae																	
	<i>Acanthistius brasilianus</i>	Mero												0,03	0,01	0,01	0,15	
	<i>Dules auriga</i>	Cocherito	0,09	0,07	0,02	2,22					0,09	0,07	0,01	2,26				
	Mullidae																	
	<i>Mullus argentinus</i>	Trilla	0,03	0,01	0,01	0,15												
	Mugilidae																	
<i>Mugil sp.</i>	Lisa	0,03	0,01	0,06	0,54													
Percophididae																		
<i>Percophis brasiliensis</i>	Pez palo												0,03	0,01	0,03	0,28		
Pinguipedidae																		
<i>Pseudopercis semifasciata</i>	Salmón de mar												0,03	0,01	0,01	0,17		
<i>Pinguipes brasilianus</i>	Turco					0,02	0,01	0,01	0,13				0,05	0,04	0,06	1,36		
Paralichthyidae																		
<i>Paralichthys patagonicus</i>	Lenguado					0,01	0,01	0,01	0,05				0,03	0,01	0,06	0,51		

	Cynoglossidae																	
	<i>Symphurus</i> sp.	Lengüita				0,01	0,01	0,01	0,02					0,03	0,01	0,01	0,11	
	Lenguado no ident																	
	Sciaenidae																	
	<i>Umbrina canosai</i>	Pargo blanco	0,09	0,06	0,03	2,10				0,09	0,04	0,32	9,18					
	Sciaenidae no ident.		0,03	0,01	0,02	0,24												
	<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla común	0,18	0,09	0,51	27,00	0,22	0,14	0,33	20,15				0,32	0,21	0,44	51,38	
	Batrachoididae																	
	<i>Porichthys porosissimus</i>	Lucerna	0,09	0,07	0,08	3,46	0,46	0,39	0,34	65,11	0,18	0,15	0,26	20,97	0,16	0,12	0,14	10,18
	Teleósteos no ident		0,41	0,28	0,13	43,31	0,22	0,17	0,08	10,74	0,36	0,15	0,21	36,46	0,29	0,28	0,16	31,47
	CHONDRICHTHYES																	
	Triakidae																	
	<i>Mustelus schmitti</i>	Gatuzo	0,03	0,01	0,01	0,17	0,01	0,01	0,02	0,07								
	Rajidae																	
	<i>Sympterygia acuta</i>	Raya					0,01	0,01	0,03	0,08								
	Rajidae no ident.	Raya					0,02	0,01	0,01	0,09								
	Myliobatidae																	
	<i>Myliobatis</i> spp.	Chucho					0,01	0,01	0,01	0,04								
	Callorhynchidae																	
	<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	Pez gallo					0,01	0,01	0,01	0,02								
	Batoideo no ident.						0,03	0,02	0,02	0,28								
	Condrictios no ident.						0,03	0,02	0,01	0,16				0,03	0,01	0,01	0,10	
	MOLLUSCA																	
	Octopodidae																	
	<i>Octopus tehuelchus</i>	Pulpito	0,18	0,01	0,02	5,57	0,03	0,02	0,01	0,14	0,18	0,15	0,10	12,67				
	Pulpo no ident.						0,01	0,01	0,01	0,01								
	Loliginidae																	
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	Calamarete	0,06	0,02	0,02	0,63	0,02	0,02	0,01	0,09	0,09	0,07	0,01	1,88	0,05	0,03	0,01	0,40
	Ommastrephidae																	
	<i>Illex argentinus</i>	Calamar	0,03	0,01	0,01	0,09	0,06	0,05	0,01	0,60	0,09	0,04	0,01	0,95	0,08	0,08	0,01	1,49
	Calamar no ident.										0,09	0,04	0,01	0,98	0,08	0,04	0,02	1,24
	Gasterópodo no ident										0,09	0,04	0,01	0,95				
	CNIDARIA																	
	Cnidario colonial no ident.		0,03	0,02	0,01	0,24												
	CRUSTACEA																	
	Camarón no ident.		0,03	0,01	0,01	0,10	0,01	0,01	0,01	0,01								
	Cangrejo no ident.						0,01	0,01	0,01	0,01								
	ECHINODERMATA																	
	Holoturia no ident.						0,01	0,01	0,01	0,01								
	UROCHORDATA																	
	Ascidia no ident.										0,09	0,04	0,01	1,13				

Tabla 11.1. (Continuación).

Tabla 11.2. Índice de selectividad alfa de Manly (α_i) del tiburón *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada, Argentina; n_j : proporción de la presa j en el ambiente; r_j : proporción de la presa j en la dieta; H: hembras; M: machos. Las presas con valores de α_i fuera del rango 0,13-0,20 fueron considerados consumidos en proporción diferente a la que se encuentran en el ambiente.

Presa	n_j	H adultas		H juveniles		M adultos	
		r_j	α_i	r_j	α_i	r_j	α_i
<i>Porichthys porosissimus</i>	0,00001	0,776	0,999	0,002	0,978	0,044	0,967
<i>Cynoscion guatucupa</i>	0,158	0,110	9×10^{-7}	0,023	8×10^{-5}	0,395	6×10^{-5}
Teleósteos pelágicos	0,362	0,030	1×10^{-7}	0,008	1×10^{-5}	0,0001	6×10^{-9}
Teleósteos demersales	0,123	0,006	7×10^{-8}	0,633	0,003	0,067	1×10^{-5}
Condrictios	0,357	0,017	7×10^{-8}	0,002	3×10^{-6}	0,0001	7×10^{-9}
Calamares	0,0002	0,0001	2×10^{-6}	0,008	0,019	0,311	0,033

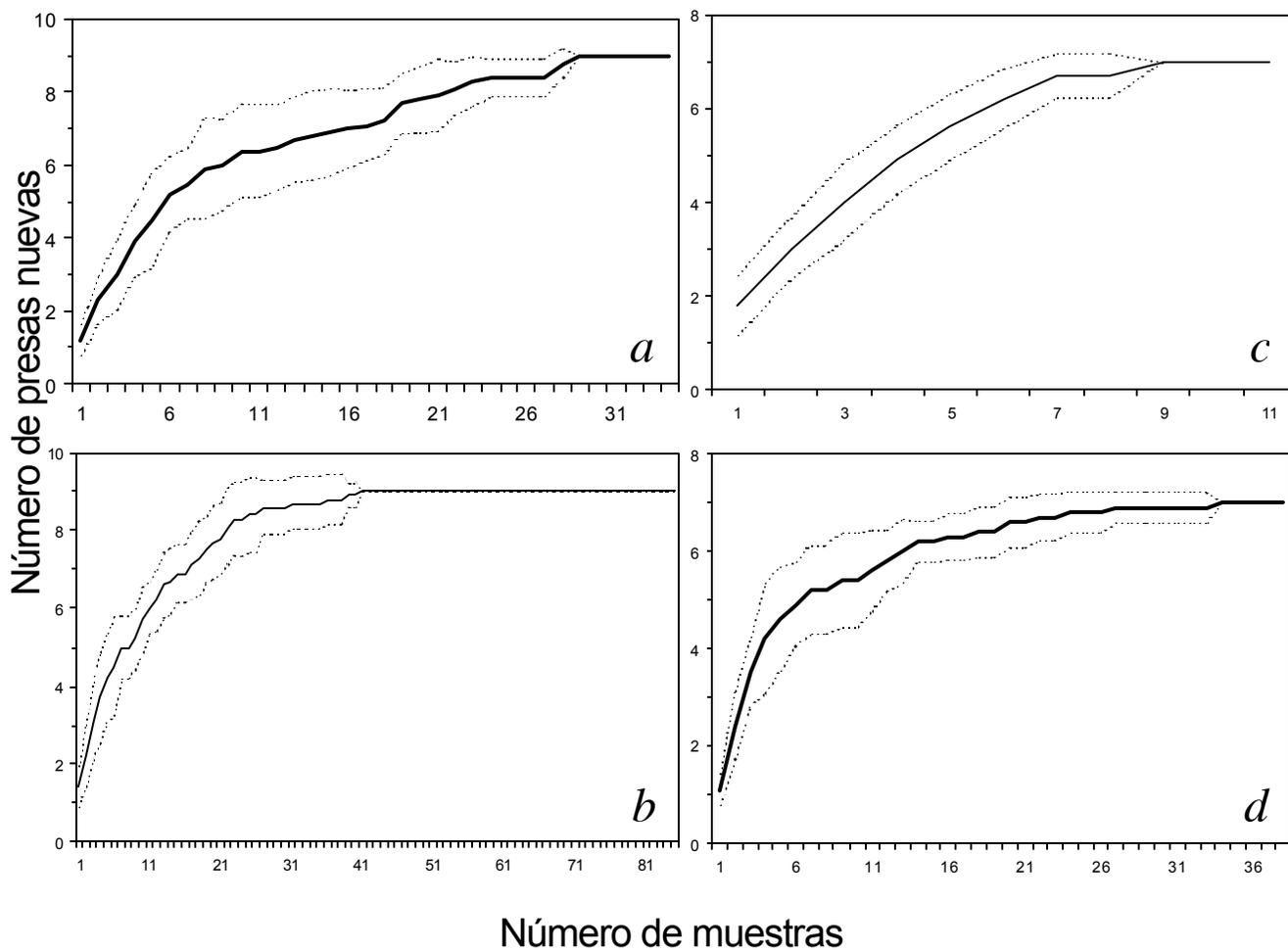


Figura 11.1. Curva acumulativa del número de presas encontradas en función del tamaño muestral, en distintos estadios ontogenéticos del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina; **(a)** hembras juveniles, **(b)** hembras adultas, **(c)** machos juveniles, **(d)** machos adultos. Línea negra: número medio de presas para cada tamaño muestral luego de aleatorizar el orden de las muestras 10 veces; líneas punteadas: desvío estándar.

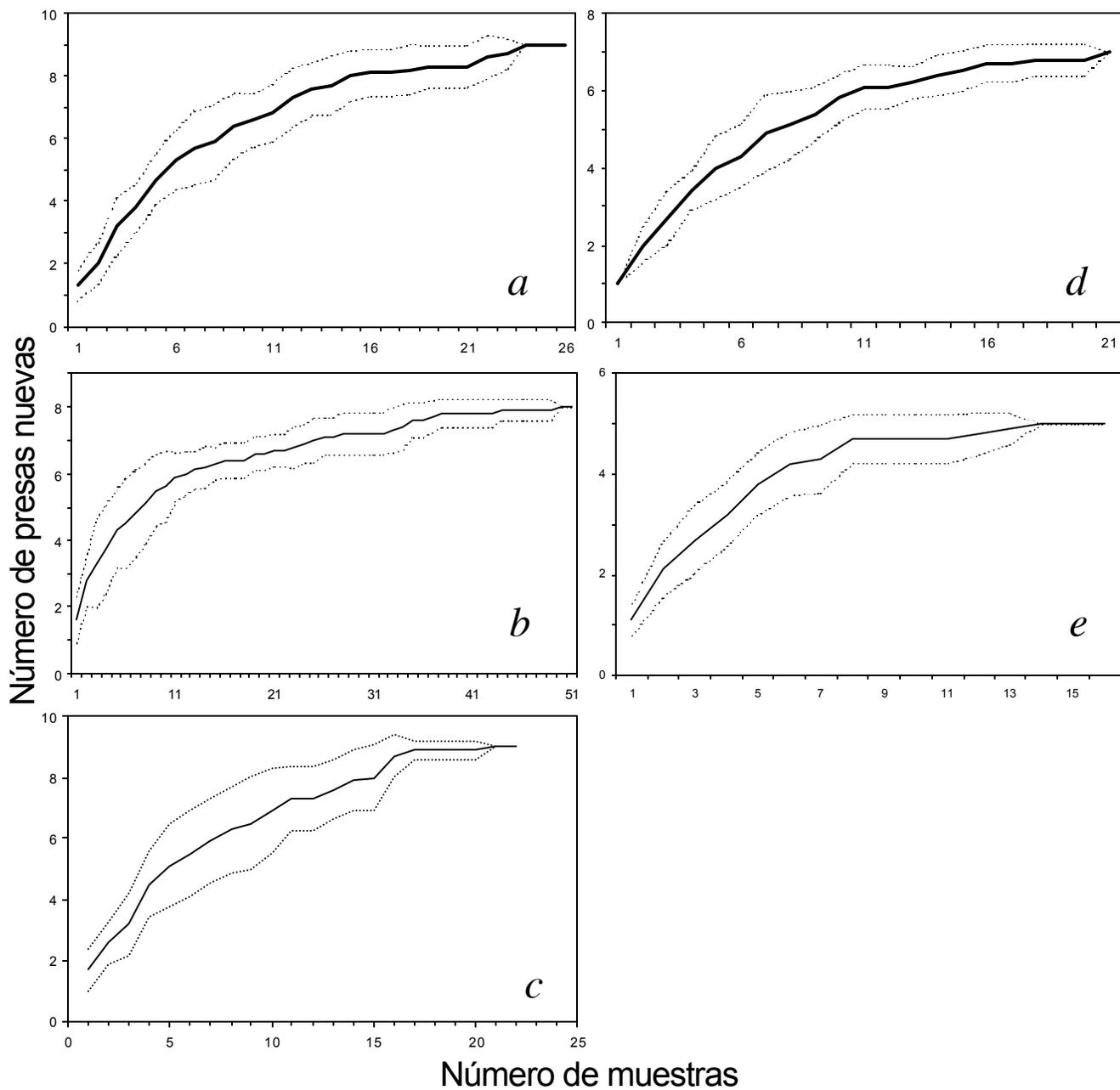


Figura 11.2. Curva acumulativa del número de presas encontradas en función del tamaño muestral, en distintos estadios ontogenéticos del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina, en distintos meses; **(a)** hembras adultas de octubre y noviembre, **(b)** hembras adultas de diciembre-febrero, **(c)** hembras juveniles de marzo y abril, **(d)** machos adultos de octubre y noviembre, **(e)** machos adultos de marzo y abril. Línea negra: número medio de presas para cada tamaño muestral luego de aleatorizar el orden de las muestras 10 veces; líneas punteadas: desvío estándar.

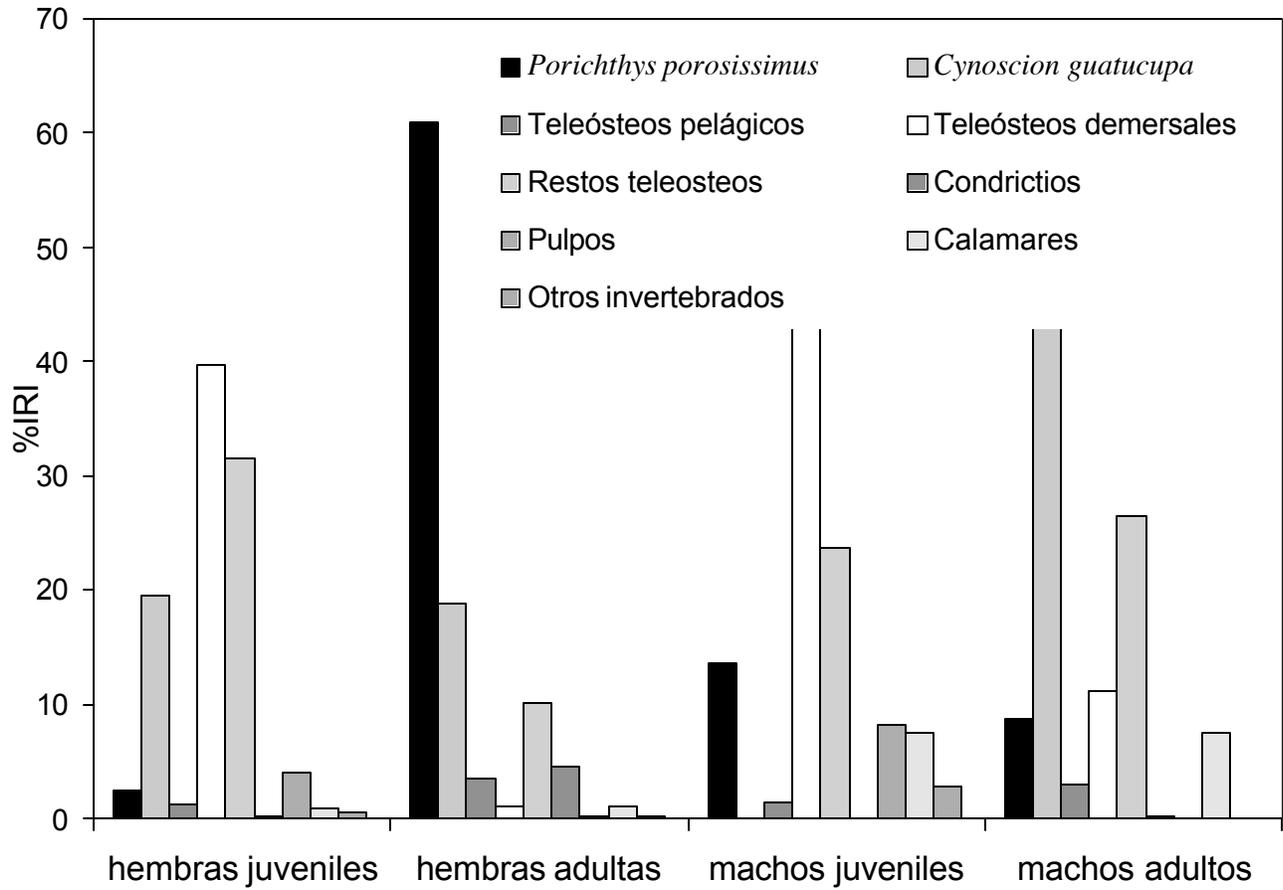


Figura 11.3. Composición dietaria del tiburón *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada, Argentina, expresada como índice de importancia relativa porcentual (%IRI).

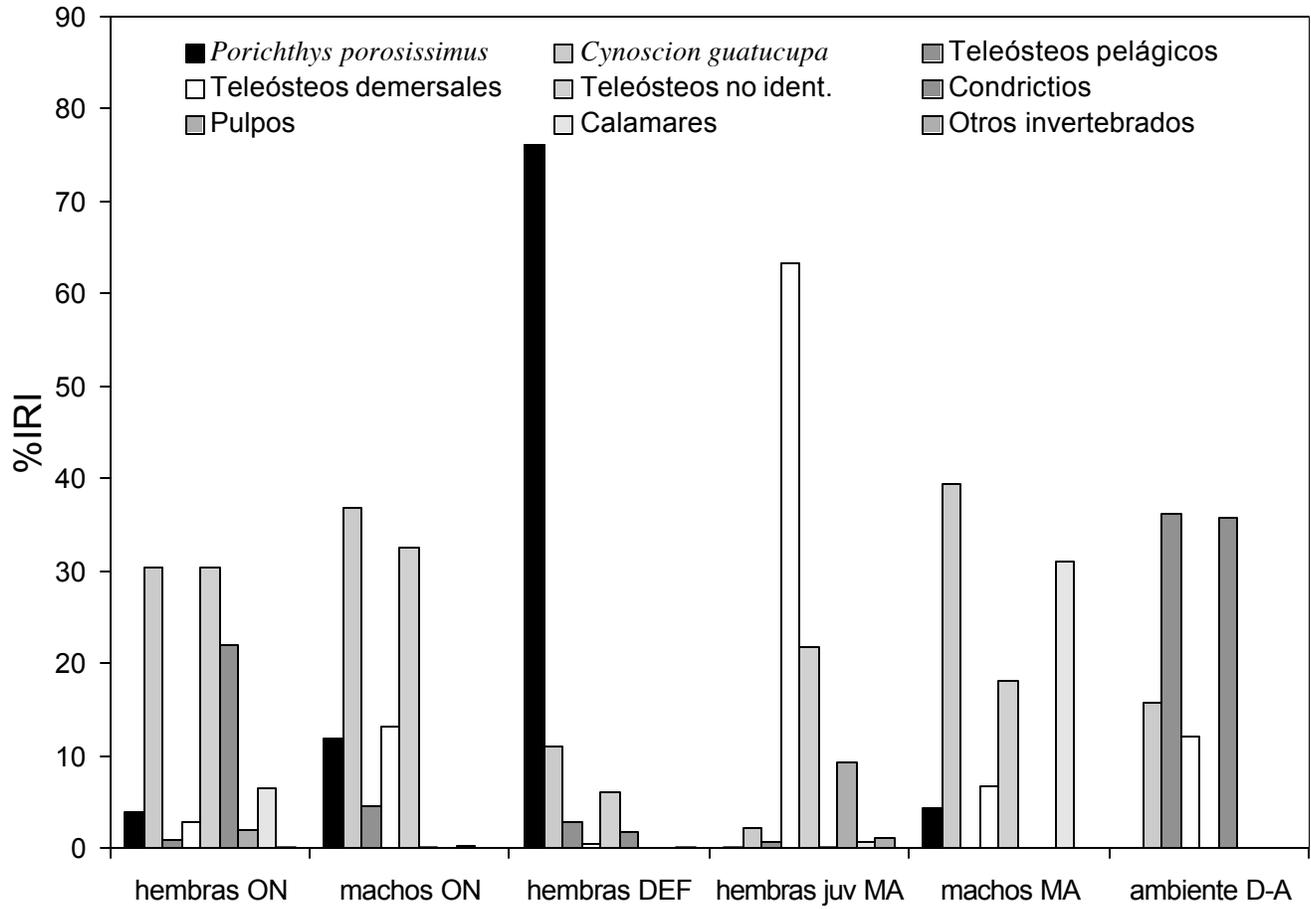


Figura 11.4. Composición dietaria estacional del tiburón *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada, Argentina, expresada como índice de importancia relativa porcentual (%IRI). Se muestra también la abundancia relativa de cada grupo de presas en el ambiente. O: octubre, N: noviembre, D: diciembre, E: enero, F: febrero, M: marzo, A: abril.

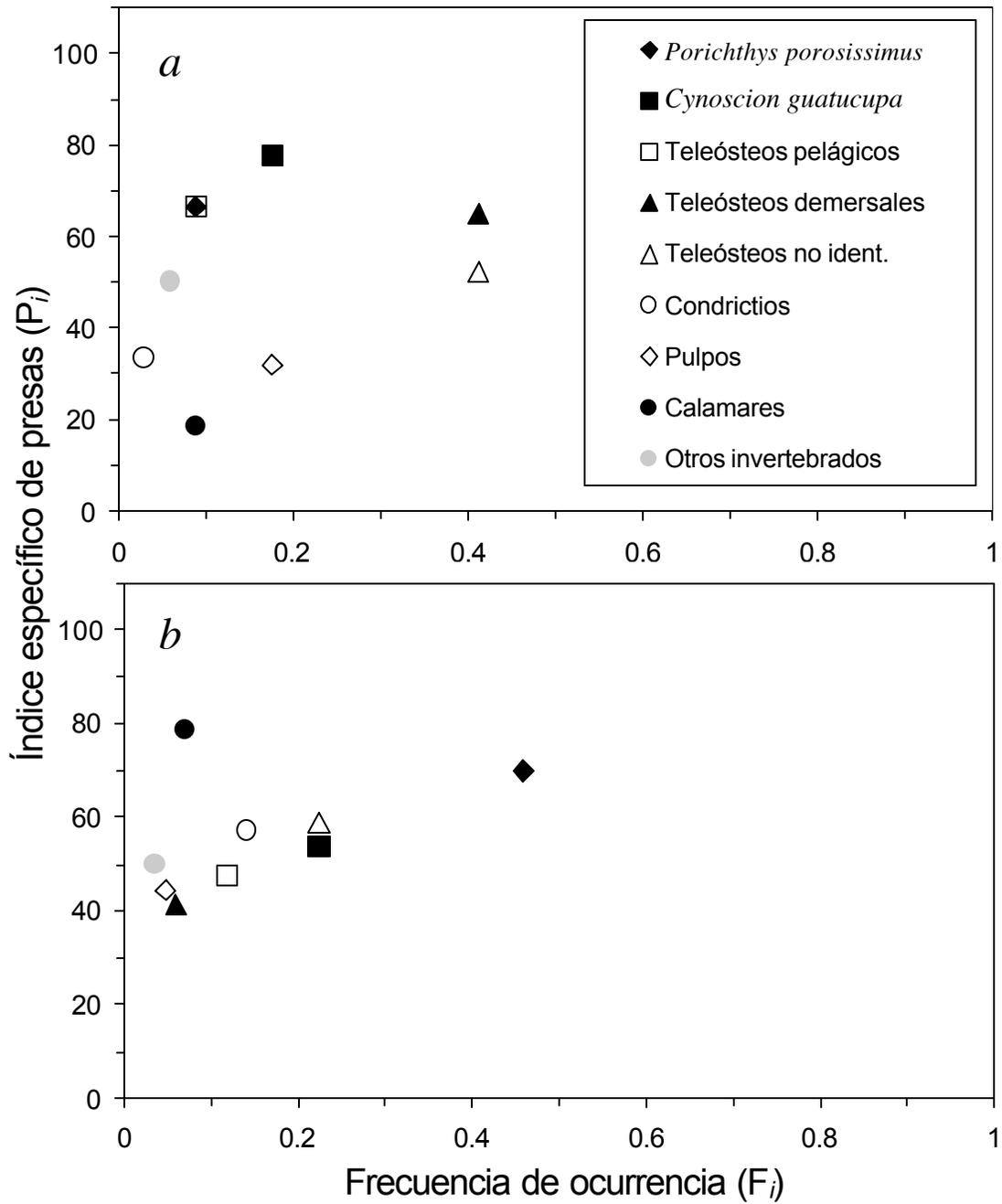


Figura 11.5. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia de hembras del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) juveniles, (b) adultas.

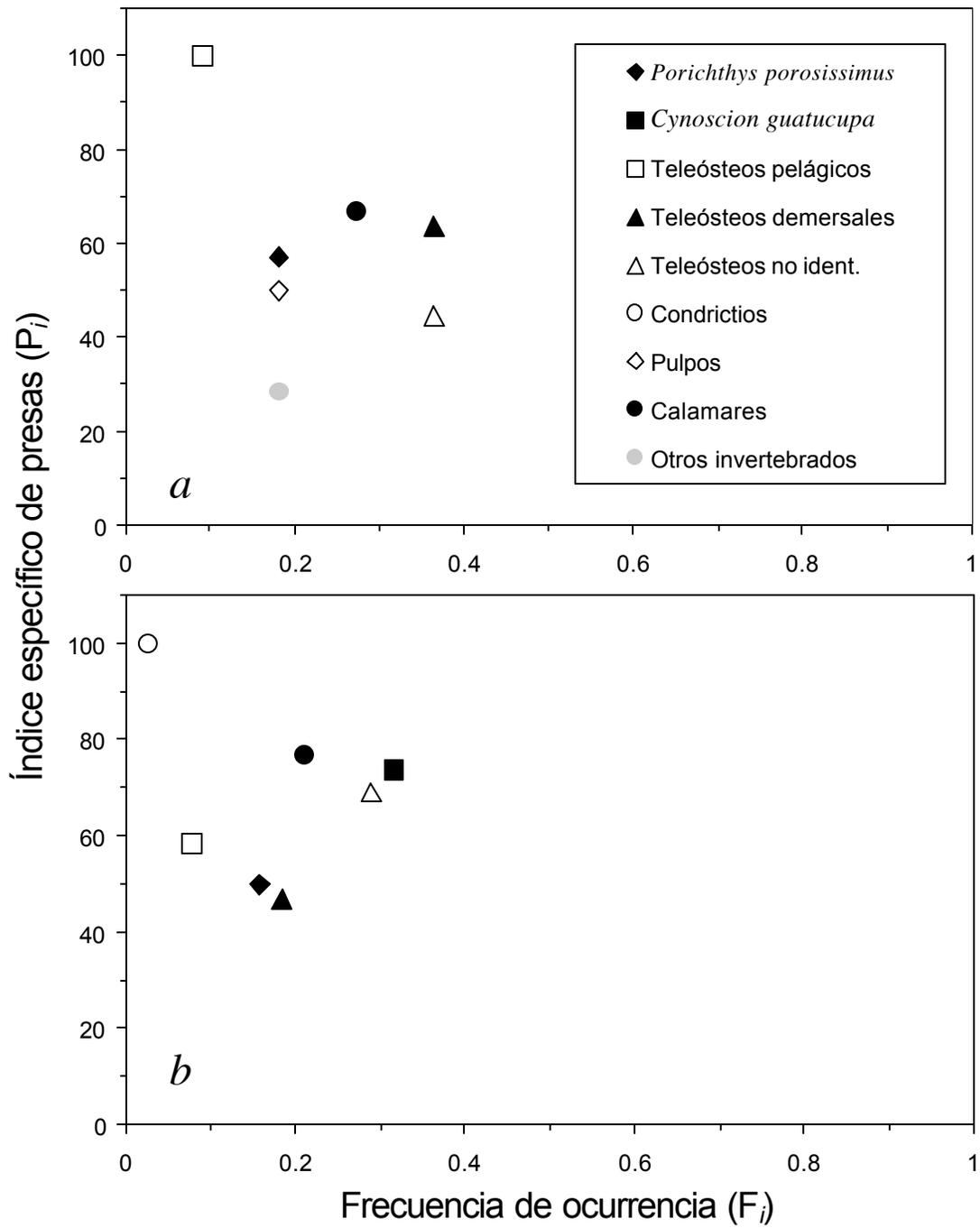


Figura 11.6. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia de machos del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) juveniles, (b) adultos.

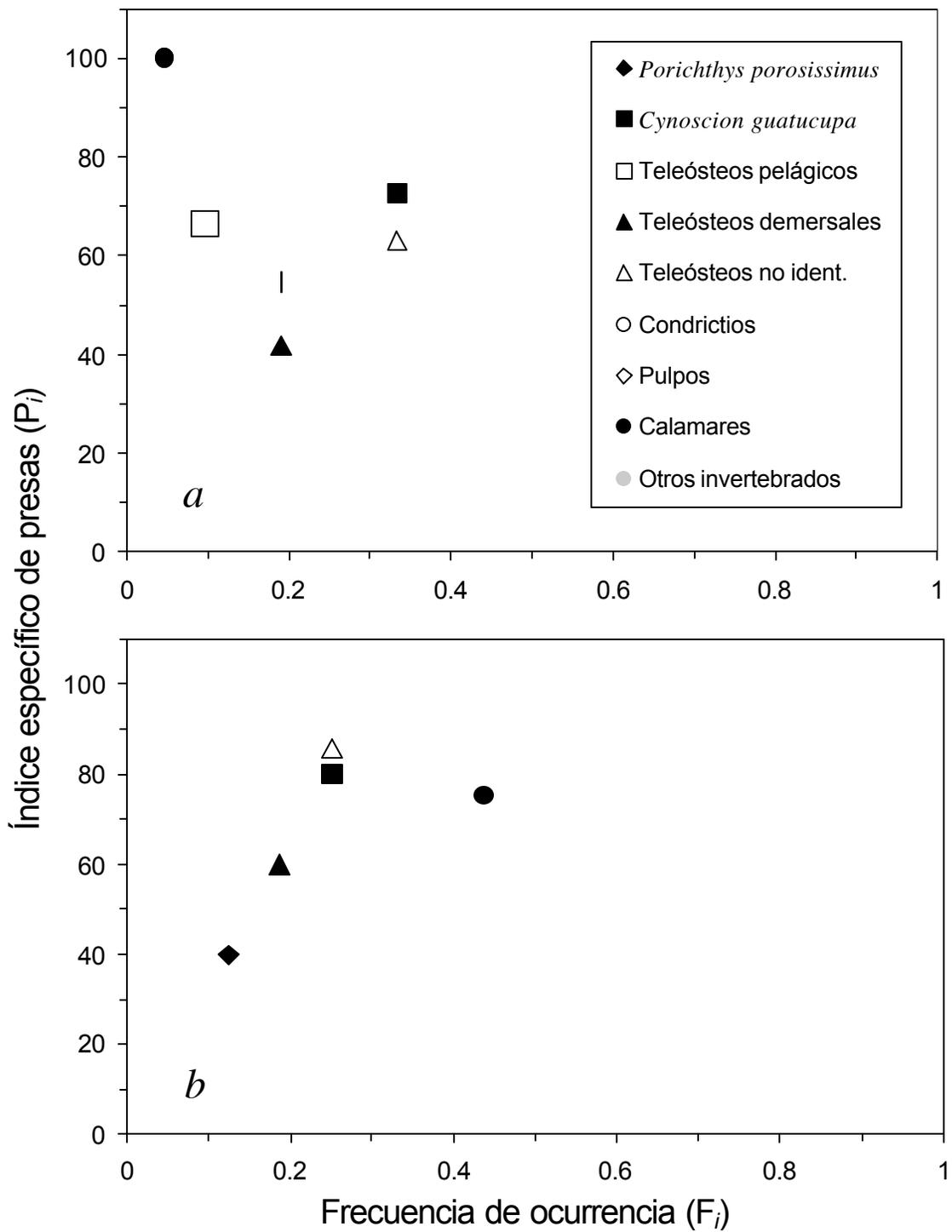


Figura 11.7. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia de machos adultos del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) octubre-noviembre, (b) marzo-abril.

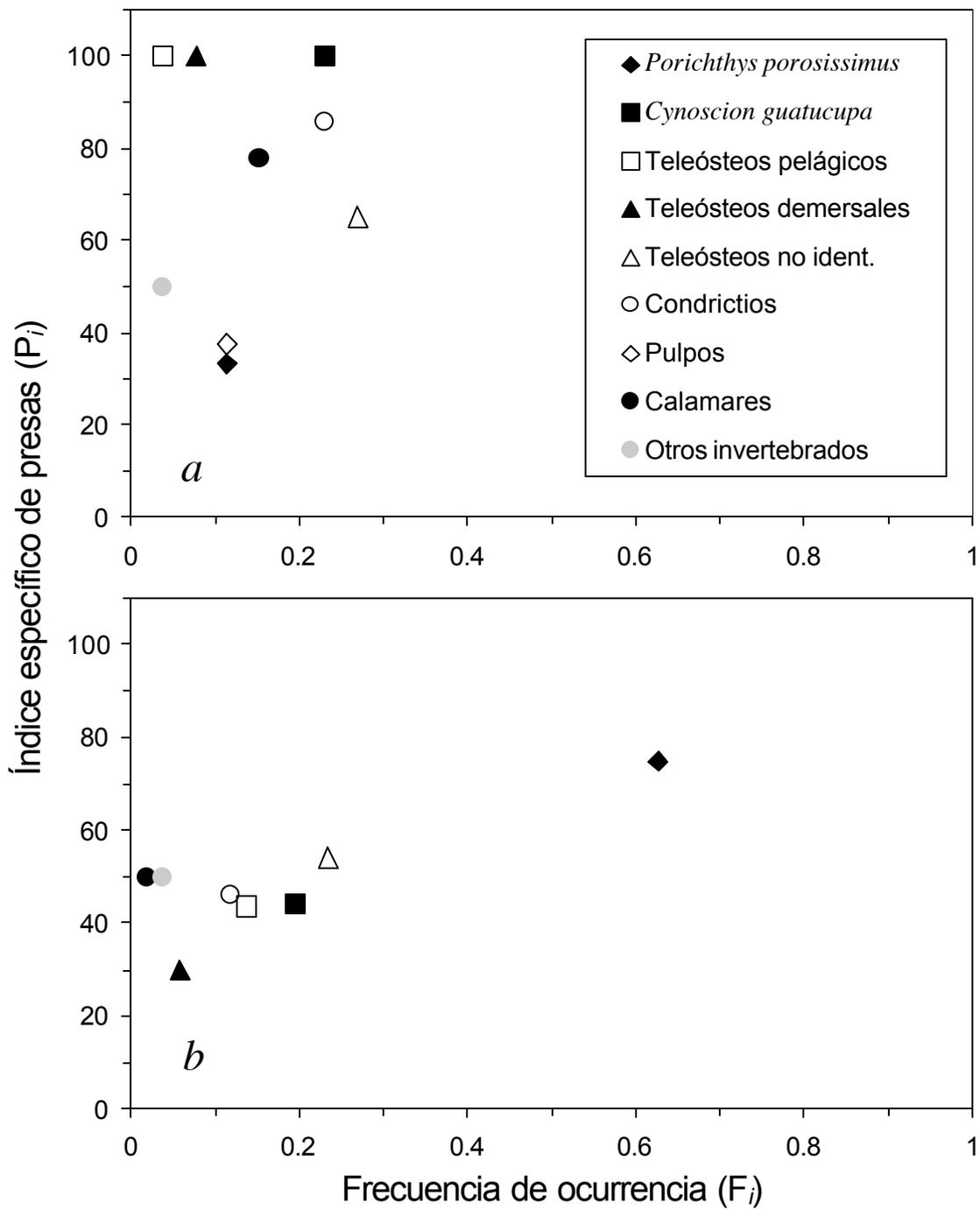


Figura 11.8. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia de hembras adultas del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) octubre-noviembre, (b) diciembre-febrero.

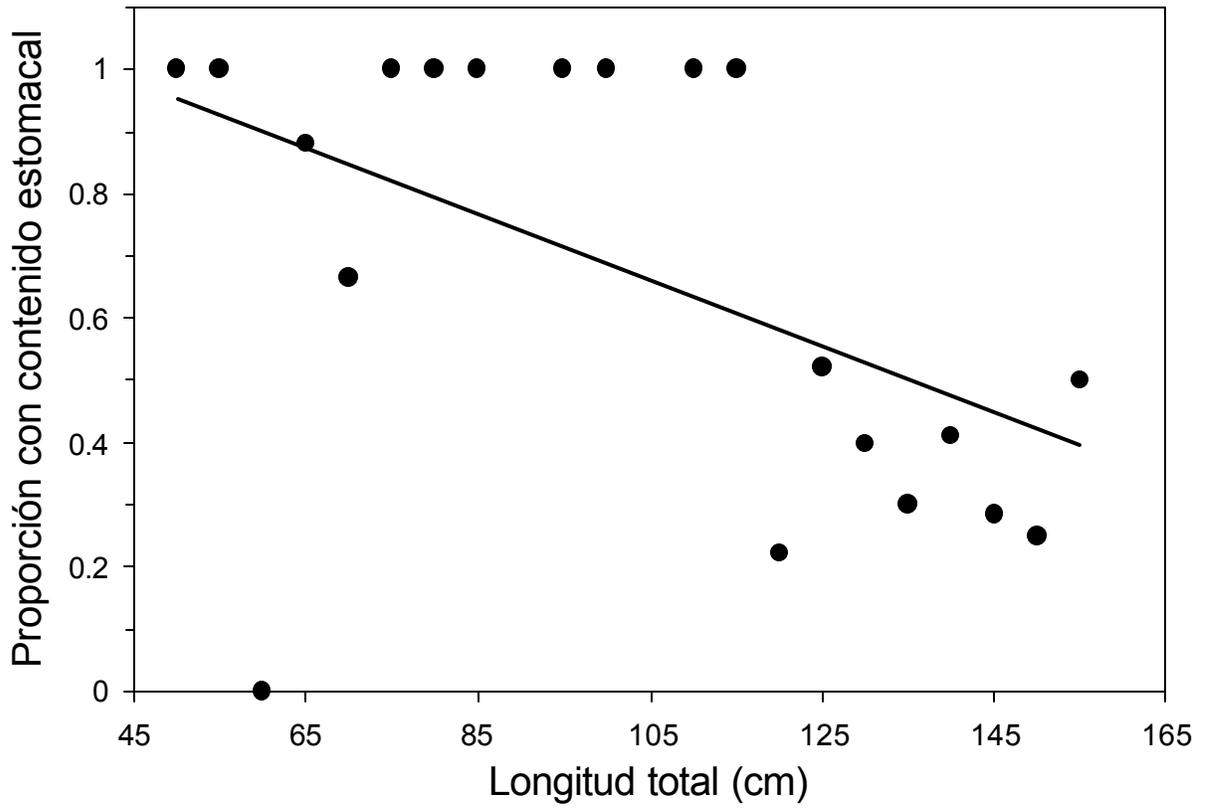


Figura 11.9. Proporción de estómagos con contenido por clase de talla del tiburón *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada, Argentina.

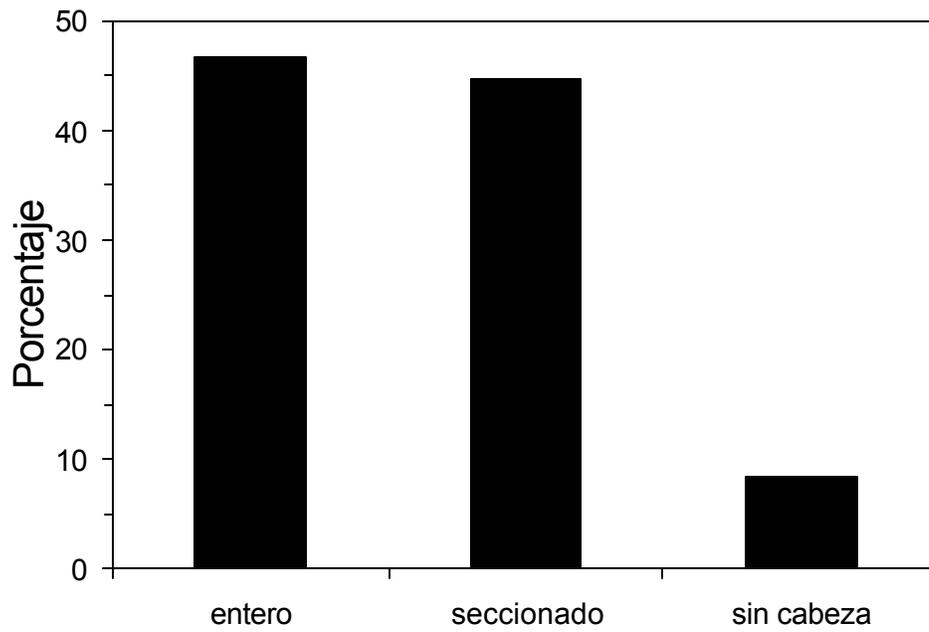


Figura 11.10. Proporción de teleósteos demersales consumidos enteros, sin cabeza y seccionados por el tiburón *Galeorhinus galeus* en Bahía Anegada, Argentina.

Hábitos alimentarios de *Notorynchus cepedianus*

Introducción

Notorynchus cepedianus es la única especie del orden Hexanchiformes que habita exclusivamente aguas costeras y de plataforma (Compagno 1984a). En esos ambientes, *N. cepedianus* es un predador apical capaz de preda sobre teleósteos, otros condriictios y mamíferos marinos (Compagno 1984b). De hecho, su nivel trófico (4,7) es comparable al del tiburón blanco, *Carcharodon carcharias* (4,5), el tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier* (4,1) y el tiburón toro, *Carcharhinus leucas* (4,3); tres especies consideradas predadores apicales (Cortés 1999a).

La dieta y hábitos alimentarios de *N. cepedianus* han sido investigados en California, Estados Unidos (Ebert 1986a, 1989) y sudoeste de África (Ebert 1991a). En California, la dieta está basada principalmente en teleósteos y condriictios, con un menor consumo de mamíferos marinos. En el sudoeste de África, la composición dietaria de *N. cepedianus* varía entre regiones (Ebert 1991a). En el oeste y sur de Sudáfrica y centro de Namibia, los condriictios constituyen la mayor parte de la dieta, mientras que en el sur de Namibia, la dieta está dominada por mamíferos marinos (Ebert 1991a). Esto es presumiblemente debido a las diferentes abundancias relativas de estas presas en cada región (Ebert 1991a). Esto sugiere que *N. cepedianus* es un predador plástico capaz de ajustar su dieta de acuerdo a las posibilidades que brinda cada ambiente.

La composición dietaria de *N. cepedianus* también varía con la ontogenia (Ebert 2002). Los juveniles de ambos sexos consumen principalmente teleósteos, y a medida

que aumentan de talla, aumenta el consumo de condrictios y mamíferos marinos y disminuye el de teleósteos (Ebert 2002). Estas diferencias son resultado de cambios en la capacidad de predación con el crecimiento y diferencias en el uso de hábitat de los distintos estadios (Ebert 2002). Estos cambios ontogenéticos fueron observados analizando en conjunto muestras provenientes de distintas regiones del sur de África y California, por lo que podría haber un efecto de las variaciones regionales enmascarando las variaciones ontogenéticas.

En este capítulo, se describen y analizan los hábitos alimentarios de *N. cepedianus* en Bahía Anegada con el objetivo de evaluar posibles cambios ontogenéticos en un mismo ambiente.

Materiales y Métodos

Se examinaron 137 individuos de *Notorynchus cepedianus*, que fueron divididos en tres grupos: menores de 100 cm de LT, entre 100 y 170 cm de LT y mayores de 170 cm de LT.

Además de las curvas de número de presas nuevas vs. número de muestras, se calculó el número mínimo de muestras necesario para detectar diferencias dietarias entre los tres grupos mediante la ecuación propuesta por Ferry & Cailliet (1996):

$$n = \frac{1570}{100 \times h^2}$$

Donde n es el tamaño muestral y h es la diferencia de las proporciones comparadas transformadas con la función arcoseno. El valor 1570 proviene de fijar los valores de α y β en 0,05 y 0,20 de acuerdo a la convención estadística (Ferry & Cailliet 1996).

Para el análisis cuantitativo, las presas fueron divididas en cuatro grupos: teleósteos, condrictios, mamíferos marinos e invertebrados.

Además del patrón de seccionamiento, se cuantificó el número de individuos con el anzuelo clavado en la boca y en órganos internos (i.e. esófago, estómago).

Resultados

Del total de individuos examinados, se encontró contenido estomacal en 44 individuos (12 individuos <100 cm de LT, 21 entre 100 y 170 cm de LT, y 11 >170 cm de LT), lo que representa el 32,1% del total de individuos muestreados.

Las curvas de determinación del tamaño muestral mínimo no alcanzaron una asíntota clara lo que indica que un mayor número de muestras es necesario (Fig. 12.1). Sin embargo, los resultados de la ecuación de Ferry & Cailliet (1996) indican que para comparar los grupos <100 cm de LT y 100-170 cm de LT fueron necesarios 16,9 muestras; el tamaño muestral mínimo para comparar los individuos <100 cm de LT y >170 cm de LT fue de 16,7; y para comparar los dos grupos de mayor talla el n mínimo fue de 10,2. Esto indica que la única comparación en la que ambos grupos comparados estuvieron por debajo del tamaño muestral mínimo fue la de los individuos <100 cm de LT vs. >170 cm de LT. En las otras dos comparaciones, ambos grupos estuvieron por encima del número mínimo de muestras (100-170 cm de LT vs. >170 cm de LT) o sólo uno de los grupos comparados estuvo apenas por debajo del número mínimo de muestras (<100 cm de LT vs. 100-170 cm de LT).

La dieta de *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada varió significativamente entre los tres grupos de talla ($G = 146,14$; g.l. = 6; $P = 5,06 \times 10^{-29}$; Fig. 12.2). Las presas que contribuyeron a esa diferencia fueron los teleósteos y los condrictios, ya que no se

detectaron diferencias significativas cuando se eliminó el efecto de ambas presas ($G = 3,55$; g.l. = 2; $P = 0,169$). Entre los dos grupos mayores de 100 cm de LT también se detectaron diferencias dietarias significativas ($G = 13,55$; g.l. = 3; $P = 0,0036$), debidas a la diferencia en el consumo de teleósteos, ya que cuando no se consideró el efecto de esta presa no se hallaron diferencias significativas ($G = 5,01$; g.l. = 2; $P = 0,081$). Es destacable que las tres clases de talla consideradas consumieron mamíferos marinos (Fig. 12.2, Tabla 12.1). *Otaria flavescens* fue consumido sólo por individuos mayores de 180 cm de LT, y, en cambio, se hallaron restos de cetáceos en individuos más pequeños, de hasta 86 cm de LT.

Los gráficos de P_i vs. F_i muestran que, en general, existió una especialización hacia un tipo de presa (un punto tendiente al extremo superior derecho) y varios grupos consumidos en menor proporción con una gran variación individual (puntos cercanos al extremo superior izquierdo del gráfico) (Fig. 12.3). Los dos grupos menores de 170 cm de LT tuvieron dietas tendientes a la especialización hacia algún tipo de presa (Fig. 12.3). Los individuos <100 cm de LT estuvieron especializados en el consumo de teleósteos, completando su dieta con las otras presas en proporción mucho menor (Fig. 12.3a). Los individuos entre 100 y 170 cm de LT estuvieron especializados en condrictios, pero consumieron teleósteos muy asiduamente (Fig. 12.3b). Los individuos >170 cm de LT estuvieron menos especializados en una presa en particular, pero se observa claramente que los condrictios son su presa más importante, los teleósteos son menos importantes y aumenta la importancia de los mamíferos marinos (Fig. 12.3c).

La proporción de estómagos con contenido disminuyó significativamente con la talla (r de Spearman = $-0,610$; $n = 13$; $t = 2,55$; $P = 0,027$; Fig. 12.4).

El patrón de seccionamiento de las presas halladas en los estómagos analizados indica que *N. cepedianus* seccionó a sus presas en mayor proporción y que las consumió

enteras en menor proporción que la esperada ($G = 12,86$; g.l. = 2; $P = 0,002$; Fig. 12.5a). Sólo un teleósteo, de un total de 8, fue encontrado entero; todos los mamíferos marinos fueron seccionados y 10 condrictios (de un total de 14) fueron seccionados. Todos los condrictios consumidos enteros fueron pequeños (*Mustelus schmitti*, *Sympterygia bonapartii* juvenil y *Myliobatis* sp. juvenil)

Se examinaron 74 individuos para determinar la ubicación del anzuelo. En 63 individuos el anzuelo estuvo ubicado en la boca, sin comprometer órganos internos; en 1 individuo el anzuelo se clavó en la boca, pero se alojó por detrás del ojo derecho entre el palatoc cuadrado y el neurocráneo, provocando lesiones mayores; y en 10 individuos el anzuelo fue engullido, clavándose en el interior del tracto digestivo y causando perforación de esófago y estómago y, en ocasiones, lesionando al corazón y/o hígado. La proporción de individuos con el anzuelo clavado en la boca y en el interior fue significativamente diferente de la relación 1 a 1 ($G = 22,91$; g.l. = 1; $P = 1,7 \times 10^{-6}$; Fig. 12.5b).

Discusión

Debido a que en algunos casos, el tamaño muestral no fue adecuado para realizar comparaciones y describir la dieta de *Notorynchus cepedianus*, los resultados obtenidos deben ser validados en trabajos posteriores. A pesar de esto, algunos patrones son suficientemente robustos y claros.

En el sudoeste de África la proporción de estómagos con contenido es de aproximadamente el 70% (Ebert 1991a) y en Uruguay del 94,1% (Praderi 1985), lo que es muy superior al valor obtenido en este trabajo (32,1%). En el sudoeste de África y en este trabajo, los individuos fueron capturados con anzuelos por lo que diferencias en el

método de captura no pueden explicar las diferencias halladas. Posiblemente, las diferencias en la proporción de estómagos con contenido estén relacionadas con diferencias en las poblaciones de *N. cepedianus* consideradas en cada estudio o en los ecosistemas de cada región. Los individuos de Uruguay fueron capturados en redes de enmalle (Praderi 1985) lo que explica, al menos en parte, las diferencias con este trabajo y con los del sudoeste de África, ya que las redes no son selectivas en lo referente al estado alimentario de los tiburones (ver Medved et al. 1985).

La dieta de *N. cepedianus* en Bahía Anegada sufre cambios ontogenéticos que coinciden con los reportados por Ebert (2002) empleando una mezcla de individuos de California y el sudoeste de África. Los teleósteos son la principal presa de los individuos menores de 100 cm de LT (Menni et al. 1986, este trabajo), pero desafortunadamente la mayor parte de ellos no pudieron ser identificados y la contribución relativa de teleósteos pelágicos y demersales no pudo ser evaluada. Sin embargo, de 6 especies de teleósteos identificadas en la dieta de *N. cepedianus* en la costa uruguaya, 5 fueron demersales (Praderi 1985), lo que sugiere que es probable que la mayor parte de los teleósteos consumidos en Bahía Anegada también lo sean.

A partir de los 100 cm de LT, la presa principal de *N. cepedianus* son los condriictios. Los individuos entre 100 y 170 cm de LT consumen especialmente *Mustelus schmitti*, que es muy abundante en la región (Cousseau 1986). *M. schmitti* también es consumido por *N. cepedianus* en Uruguay (Praderi 1985) y la Ría Deseado (Chiaramonte & Pettovello 2000). Es destacable que el consumo de condriictios mayores de 100 cm de LT (i.e. *Squatina guggenheim*, *Galeorhinus galeus*, *Atlantoraja castelnaui*, *Myliobatis* spp.) es máximo en los individuos mayores de 170 cm de LT, lo que sugiere una mayor capacidad de captura de este tipo de condriictios a medida que aumenta la talla. Estas tendencias son coincidentes con lo observado en California (Ebert 1986a, 1989) y

Sudáfrica (Ebert 1991a) y posiblemente estén relacionadas con la abundancia de condrictios en la región (Ebert 1991a).

Una diferencia destacable con el patrón descrito por Ebert (2002) es que, en Bahía Anegada, *N. cepedianus* consume mamíferos marinos desde tallas muy pequeñas (i.e. >80 cm de LT). Tanto en California como en el sudoeste de África, el consumo de mamíferos marinos comienza a partir de los 120 cm de LT (Ebert 2002). Esta diferencia puede ser explicada por el pequeño tamaño de los cetáceos presentes en Bahía Anegada, ya que los restos de mamíferos marinos consumidos por individuos menores de 100 cm de LT en Bahía Anegada corresponden a cetáceos. El cetáceo más común en Bahía Anegada es *Pontoporia blainvillei* (obs. pers.). *P. blainvillei* es uno de los cetáceos más pequeños del mundo con una talla de nacimiento de 75 cm de LT y una talla máxima de 160 cm de LT (Watson 1981, Jefferson et al. 1994). En Bahía Anegada los nacimientos de *P. blainvillei* están concentrados en primavera y verano (Bordino et al. 1999), lo que sugiere que hacia fines del verano (cuando la abundancia de *N. cepedianus* es máxima) aún están presentes algunos recién nacidos sobre los que individuos de *N. cepedianus* menores de 100 cm de LT pueden predar. Esta hipótesis es sustentada por la captura de individuos de *N. cepedianus* menores de 130 cm de LT en, exactamente, el mismo lugar visitado diariamente por grupos de *P. blainvillei* (obs. pers.). Es probable que el consumo de cetáceos por parte de individuos menores de 100 cm de LT se deba a la mayor disponibilidad de cetáceos muy pequeños en Bahía Anegada que en California y el sudoeste de África. Una situación similar ocurre con el tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier*, que normalmente consume cetáceos sólo después de alcanzar 200 cm de LT (Lowe et al. 1996). Sin embargo, en situaciones en las que cetáceos pequeños están disponibles, individuos menores de 200 cm de LT predan activamente sobre ellos (Mann & Barnett 1999).

El uso del hábitat de *P. blainvillei* en Bahía Anegada sufre variaciones estacionales, ya que durante primavera y verano (i.e. época de nacimientos) *P. blainvillei* usa las aguas someras de Bahía Anegada y durante el otoño e invierno se retira a aguas más profundas (Bordino et al. 1999). Este comportamiento es interpretado como una estrategia de defensa de la potencial predación de *Carcharias taurus* y *Carcharhinus brachyurus* que son abundantes en Bahía Anegada durante los meses de verano (Bordino et al. 1999). Sin embargo en Bahía Anegada, el único tiburón predador de *P. blainvillei* es *N. cepedianus* y ni *C. taurus* ni *C. brachyurus* incluyen mamíferos marinos en su dieta (Capítulos 9 y 10, respectivamente). Contrariamente a *C. taurus* y *C. brachyurus*, *N. cepedianus* tiene sus abundancias mínimas en Bahía Anegada durante el verano (Capítulo 5), lo que indica que *P. blainvillei* hace un uso extensivo de las aguas someras de Bahía Anegada en el momento que *N. cepedianus* está ausente, minimizando el riesgo de predación. Este tipo de cambios en el uso del hábitat como estrategia minimizadora del riesgo de predación ha sido comprobado en el delfín *Tursiops aduncus*, que deja de usar los hábitats someros más productivos en el momento de mayor abundancia de su predador, *G. cuvier* (Heithaus & Dill 2002). El riesgo por predación de tiburones también ha sido sugerido como un factor determinante del patrón de uso de hábitat de delfines pelágicos (Scott & Cattanach 1998).

En Bahía Anegada, *Otaria flavescens* es consumido sólo por los individuos mayores. Esto concuerda con observaciones realizadas en California, donde sólo los individuos más grandes consumen lobos marinos y focas (Ebert 1986a, 1989, Long & Spencer 1995). El consumo de lobos marinos y focas por parte de *N. cepedianus* puede ser debido tanto a predación como al consumo de animales muertos (Long & Spencer 1995). Sin embargo, existen evidencias que muestran que *N. cepedianus* es capaz de

cazar activamente lobos marinos sólo o en grupos, dependiendo del tamaño de la presa (Ebert 1991b). El consumo de *O. flavescens* por parte sólo de los individuos mayores sugiere que *O. flavescens* es activamente cazado, ya que sólo los individuos más grandes de *N. cepedianus* son capaces de cazar lobos marinos (Ebert 1991b).

La mayor proporción de individuos con contenido estomacal se da en las tallas más pequeñas de *N. cepedianus*. Esto es esperable, ya que los individuos más pequeños tienen tasas de consumo más altas que los juveniles grandes y adultos (Van Dykhuizen & Mollet 1992). Estos resultados coinciden con los hallados en las otras especies examinadas (Capítulos 9 a 11) y en *Carcharhinus plumbeus* (Janse 2003).

Los resultados obtenidos indican que, mayoritariamente, las presas no son consumidas enteras. Esto indica que, a pesar de tener un arco mandibular que no puede ser protruído considerablemente y con dientes aserrados sólo en el cartílago de Meckel, el aparato mandibular de *N. cepedianus* es altamente efectivo en el seccionamiento de sus presas (Moss 1972). Esto coincide con las tácticas de captura observadas (Ebert 1991b). Cuando ataca condriictios o mamíferos marinos, *N. cepedianus* normalmente secciona a su presa en varias partes (Ebert 1991b). Esto puede ser explicado por el tamaño relativo de la presa con respecto al predador, ya que sólo condriictios chicos son consumidos enteros. El patrón de ubicación de los anzuelos también es consistente con el uso del arco mandibular en el manipuleo de las presas, ya que un mayor número de anzuelos clavados en la boca es esperable en predadores que muerden varias veces a sus presas.

Tabla 12.1. Composición de la dieta del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina. F_i : frecuencia de ocurrencia, N_i : frecuencia numérica, W_i : frecuencia en peso, IRI: índice porcentual de importancia relativa. LT: longitud total.

Grupo/Taxón	Nombre común	<100 cm LT				100-170 cm LT				>170 cm LT				
		F_i	N_i	W_i	IRI	F_i	N_i	W_i	IRI	F_i	N_i	W_i	IRI	
ACTINOPTERYGII														
Atherinopsidae														
	<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey				0,05	0,03	0,10	2,24	0,09	0,08	0,01	3,50	
Carangidae														
	<i>Parona signata</i>	Palometa												
Sciaenidae														
	<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla				0,14	0,10	0,18	13,9					
Teleósteos no ident.														
			0,67	0,57	0,74	92,0	0,23	0,17	0,02	15,5	0,18	0,15	0,01	12,8
CHONDRICHTHYES														
Squatinae														
	<i>Squatina guggenheim</i>	Pez ángel								0,09	0,08	0,01	3,27	
Triakidae														
	<i>Mustelus schmitti</i>	Gatuzo				0,23	0,17	0,15	25,6	0,09	0,08	0,01	2,97	
	<i>Galeorhinus galeus</i>	Cazón								0,09	0,08	0,09	6,31	
Rajidae														
	<i>Sympterygia acuta</i>	Raya				0,05	0,03	0,03	1,08					
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	Raya								0,09	0,08	0,06	5,35	
	<i>Atlantoraja castelnaui</i>	Raya								0,09	0,08	0,08	6,03	
	Rajidae no ident.	Raya				0,09	0,07	0,08	4,91					
Myliobatidae														
	<i>Myliobatis</i> spp.	Chucho				0,14	0,10	0,22	15,8	0,09	0,08	0,38	17,5	
Condrictios no ident.														
			0,17	0,14	0,08	3,91	0,19	0,14	0,13	17,2				
Batoideo no ident.														
			0,08	0,07	0,12	1,67				0,09	0,08	0,06	5,29	
MAMMALIA														
Platanistidae														
	<i>Pontoporia blainvillei</i>	Franciscana				0,05	0,03	0,01	0,80					
Cetáceo no ident.														
			0,08	0,07	0,06	1,13	0,05	0,03	0,05	1,31				
Otariidae														
	<i>Otaria flavescens</i>	Lobo marino								0,18	0,15	0,29	34,0	
INVERTEBRADOS														
CNIDARIA														
Amphisbetiidae														
	<i>Amphisbetia operculata</i>		0,08	0,07	0,01	0,63								
Cnidario colonial no ident.														
			0,08	0,07	0,01	0,63								
MOLLUSCA														
	<i>Buccinanops duartei</i>	Caracol				0,05	0,10	0,01	1,70					
CRUSTACEA														
	Paguridae									0,09	0,08	0,01	2,95	

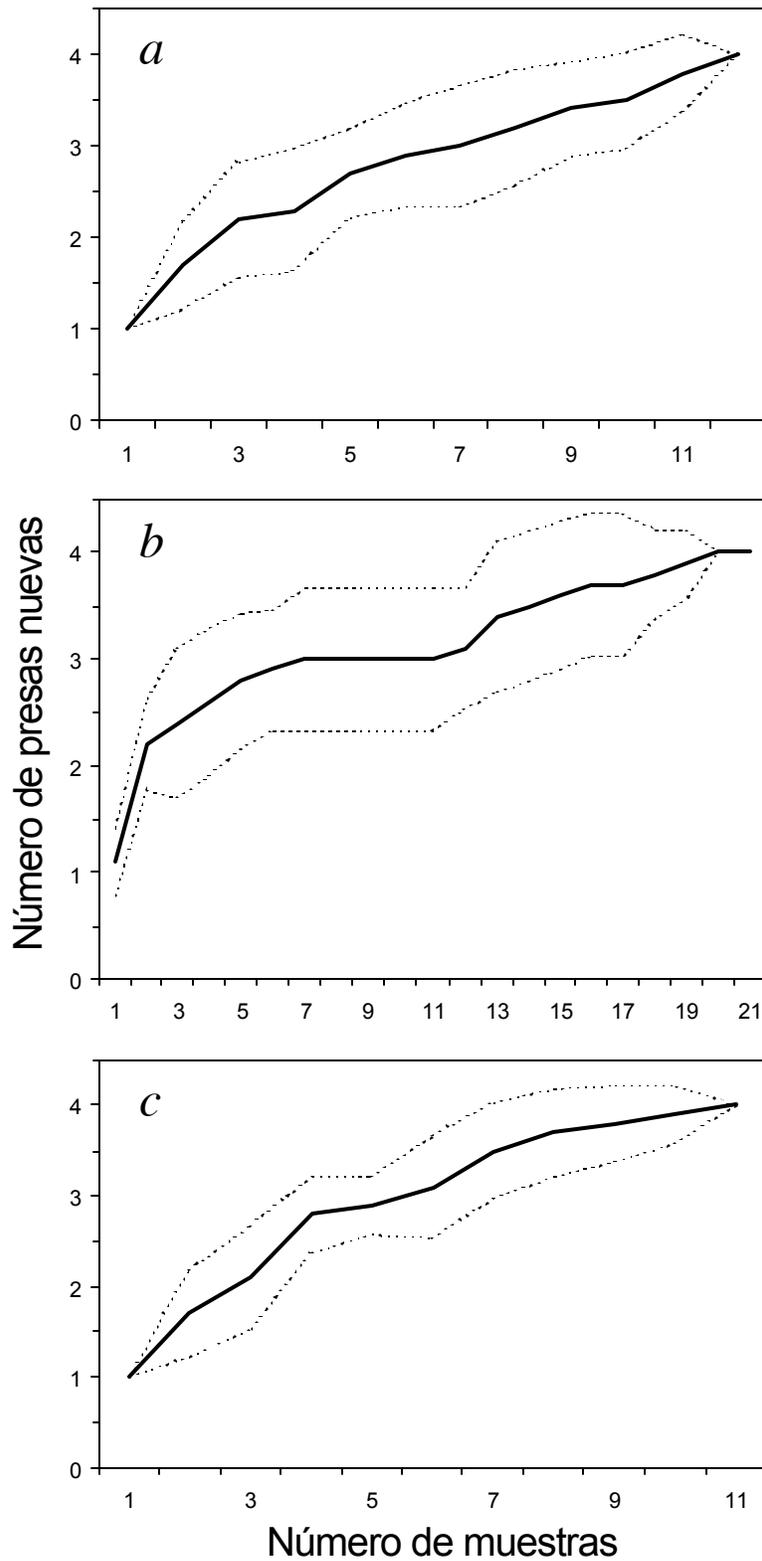


Figura 12.1. Curva acumulativa del número de presas encontradas en función del tamaño muestral, en el tiburón *Notorynchus cepedianus* de Bahía Anegada, Argentina; (a) individuos <100 cm de LT, (b) individuos 100-170 cm de LT, (c) individuos >170 cm de LT. Línea negra: número medio de presas para cada tamaño muestral luego de aleatorizar el orden de las muestras 10 veces; líneas punteadas: desvío estándar.

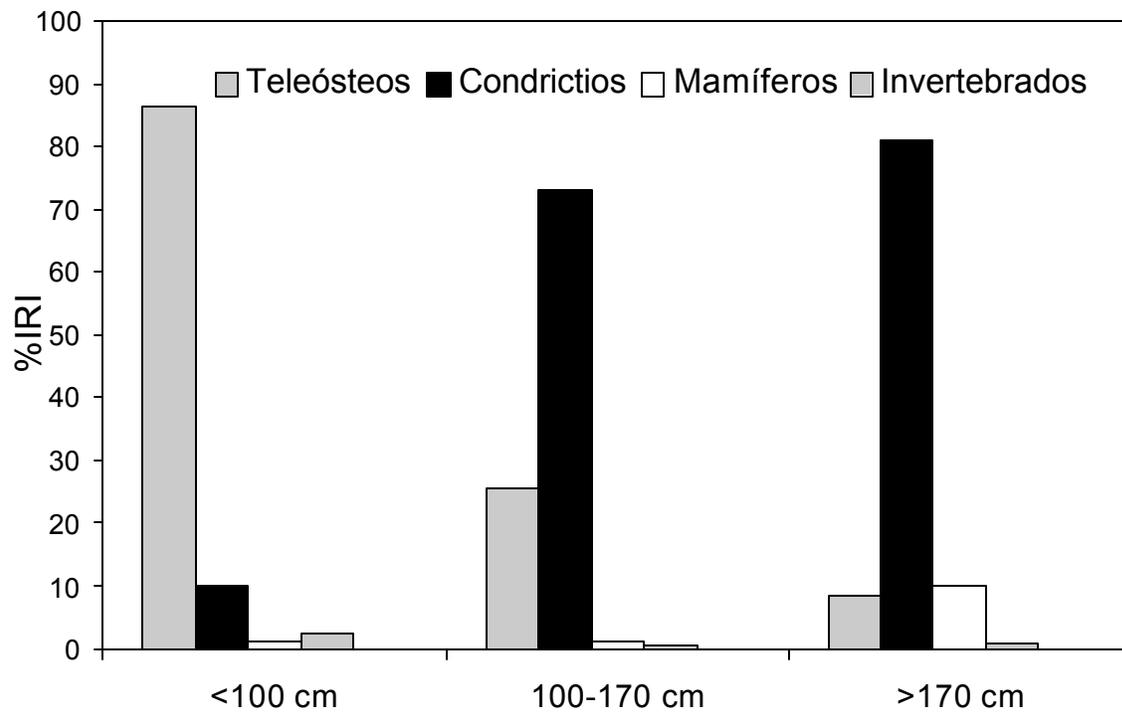


Figura 12.2. Composición dietaria del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina, divididos en tres clases de talla. %IRI: índice porcentual de importancia relativa.

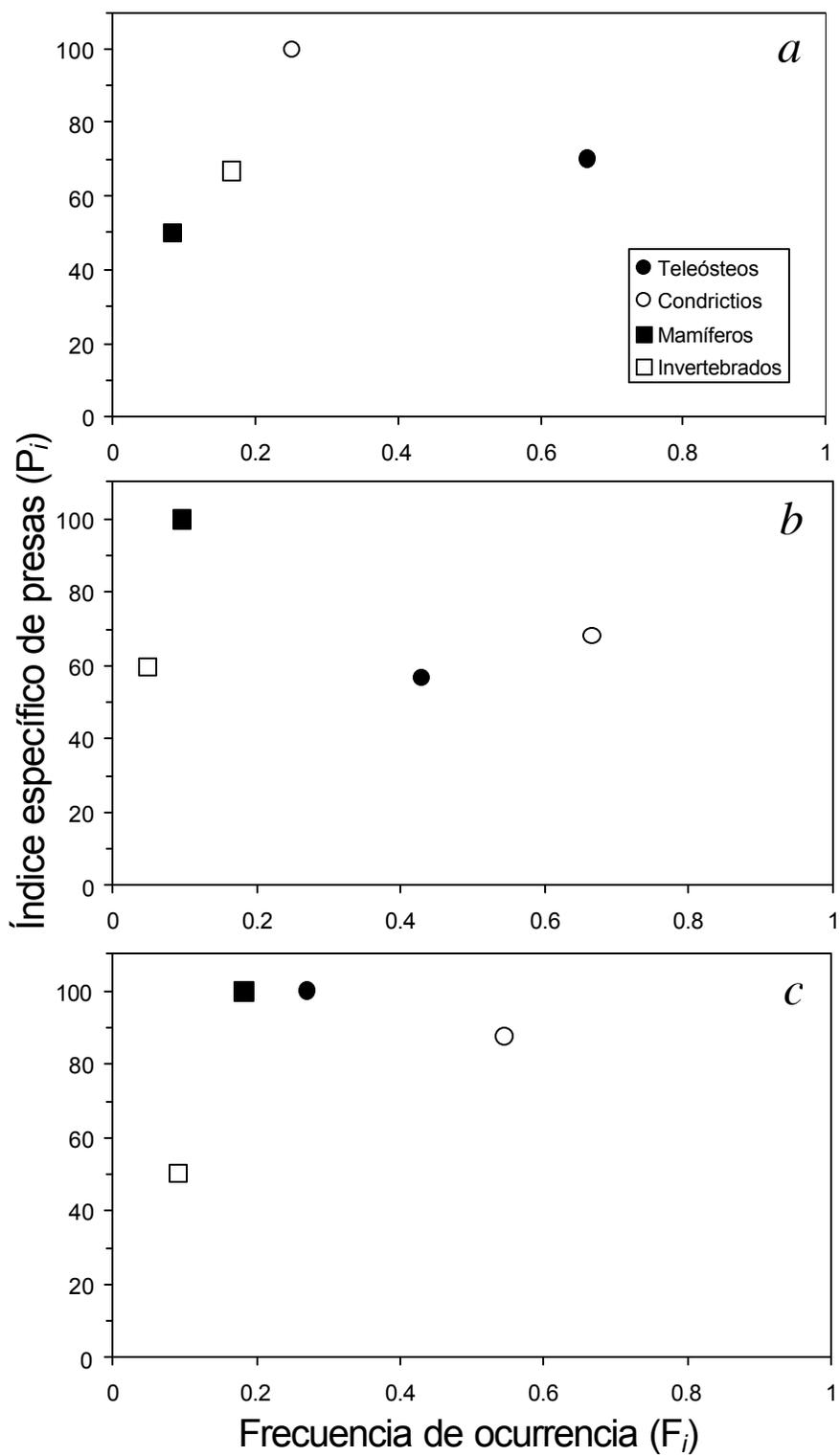


Figura 12.3. Gráfico de índice específico de presas vs. frecuencia de ocurrencia del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina; **(a)** <100 cm de LT, **(b)** 100-170 cm de LT, **(c)** >170 cm de LT.

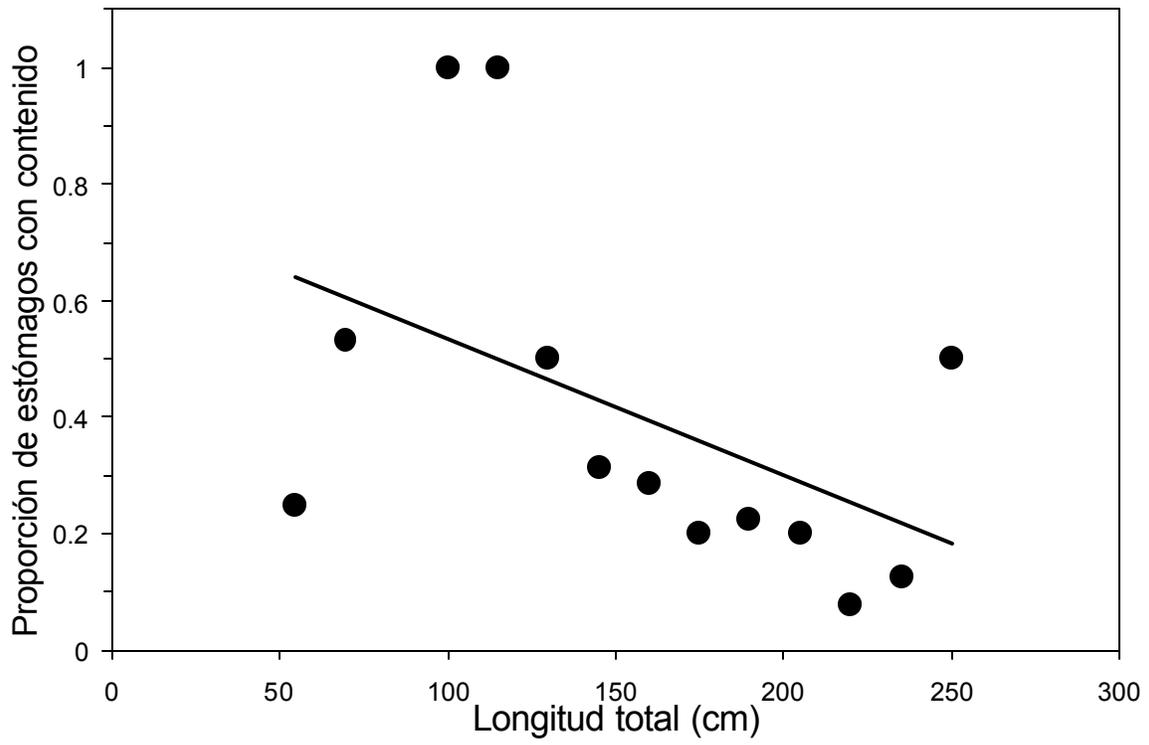


Figura 12.4. Proporción de estómagos con contenido por clase de talla del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Bahía Anegada, Argentina.

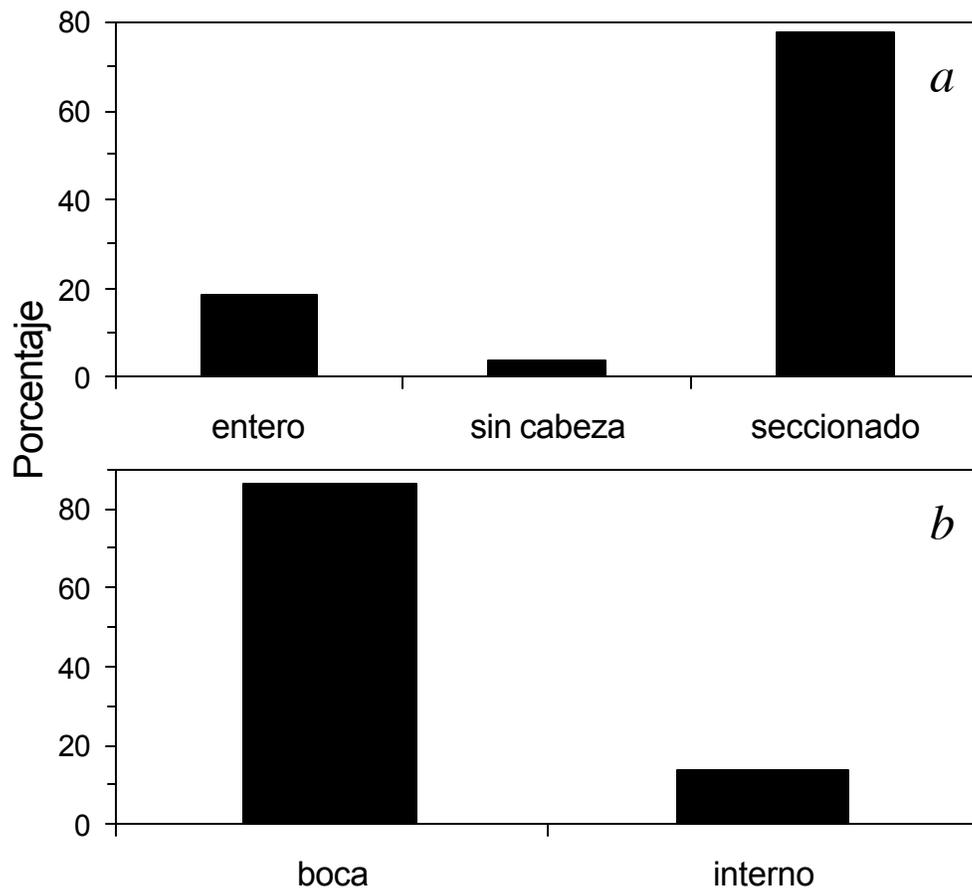


Figura 12.5. (a) Proporción de presas consumidas enteras, sin cabeza y seccionadas y (b) ubicación del anzuelo en el tiburón *Notorynchus cepedianus* de Bahía Anegada, Argentina.

Utilización de recursos y solapamiento trófico

Introducción

Aunque la composición específica de la fauna de condriktios de una región puede variar estacionalmente (Pristas & Trent 1978, Snelson & Williams 1981, Gray & Otway 1994, Krogh 1994, Lessa & Menni 1994, Blaber et al. 1995), es común que varias especies similares vivan en simpatría en alguna época del año (Mauchline & Gordon 1983, Ebert et al. 1991, 1992, 1996, Soares et al. 1992, Krogh 1994, Lessa & Menni 1994). Esto sugiere que podría existir un solapamiento trófico de especies simpátridas, lo que podría llevar a competencia interespecífica. El solapamiento trófico ha sido cuantificado en pocas oportunidades y siempre considerando especies pequeñas y medianas, que suelen tener espectros tróficos más estrechos que los tiburones más grandes. Por ejemplo, en aguas profundas del Atlántico Nororiental, 8 especies de tiburones menores de 115 cm de LT simpátridos se dividen claramente en dos grupos tróficos (consumidores de micronecton y consumidores de peces demersales) y, dentro de cada grupo trófico las distintas especies se segregan por profundidad, lo que disminuye su solapamiento en el uso de recursos (Mauchline & Gordon 1983). En la misma región ocurre lo mismo entre 3 especies de holocéfalos (Mauchline & Gordon 1983). Una segregación trófica similar se da en los tiburones de los géneros *Squalus*, *Etmopterus* (Ebert et al. 1992) y *Apristurus* (Ebert et al. 1996) del sur de África.

En ambientes costeros de Maranhão (norte de Brasil) la comunidad de condriktios está dominada por dos tiburones menores de 120 cm de LT de presencia constante

durante todo el año, *Carcharhinus porosus* y *Sphyrna tiburo*, que se segregan completamente en su nicho trófico (Lessa & Menni 1994).

En el ecosistema costero del sudoeste de Australia coexisten 4 especies de batoideos de la familia Urolophidae. Estas especies se diferencian en el uso del hábitat y de los recursos alimentarios, de manera que no existe solapamiento de nichos entre ellas (Platell et al. 1998).

En el Atlántico Noroccidental, las rayas *Leucoraja erinacea* y *L. ocellata* tienen dietas muy similares en alopatría, pero cuando coexisten se segregan en su nicho trófico, de manera que tienen un bajo solapamiento trófico (McEachran et al. 1976).

Los tiburones grandes (>150 cm de LT) de las familias Hexanchidae, Odontaspidae, Triakidae y Carcharhinidae se alimentan principalmente de teleósteos y condrictios, y suelen incluir en su dieta otros vertebrados acuáticos (Compagno 1984ab, 2001). La mayoría de estos tiburones son incluidos en el ecomorfotipo litoral, caracterizado por ser de forma subcilíndrica no deprimida, poseer bocas largas, con dientes poco diferenciados entre sí y ser nadadores activos (Compagno 1990a). Esto sugiere que este tipo de tiburones podría ocupar un nicho similar en áreas costeras de todo el mundo.

En Bahía Anegada coexisten 4 especies de tiburones litorales: *Notorynchus cepedianus*, *Carcharias taurus*, *Galeorhinus galeus* y *Carcharhinus brachyurus* (Capítulos 2 a 5). De estas cuatro especies, sólo *N. cepedianus* presenta una dieta y un modo de vida que, *a priori*, son diferentes a los de las otras especies. *N. cepedianus* es un tiburón euritrófico con una dieta amplia compuesta de teleósteos, condrictios y mamíferos marinos (Compagno 1990a, Ebert 1986a, 1991a, 1996), mientras que *C. taurus*, *G. galeus* y *C. brachyurus* se alimentan de teleósteos y, secundariamente, de condrictios (Compagno 1984ab, 2001). Esto sugiere que *N. cepedianus* podría

segregarse tróficamente de las otras especies, mientras que entre *C. taurus*, *G. galeus* y *C. brachyurus* podría existir una segregación temporal.

En este capítulo se analiza el patrón de abundancia temporal y el grado de solapamiento trófico de cada especie en Bahía Anegada. El principal objetivo es determinar el grado de diferenciación del nicho de las tres especies en sus diferentes estadios ontogenéticos, en los ejes trófico y de uso de hábitat, con el fin de evaluar el rol y posibles efectos de cada especie en el ecosistema de Bahía Anegada.

Materiales y Métodos

El nicho trófico de *Notorynchus cepedianus*, *Carcharias taurus*, *Galeorhinus galeus* y *Carcharhinus brachyurus* fue analizado empleando los datos de composición dietaria de los capítulos 9 a 12. Los individuos de cada especie fueron subdivididos en los siguientes grupos: *N. cepedianus* <100 cm de LT (Ncc), 100-170 cm de LT (Ncm) y >170 cm de LT (Ncg); *C. taurus* machos (CtM) y hembras (CtH); *G. galeus* machos juveniles (GgMj), machos adultos (GgMa), hembras juveniles (GgHj) y hembras adultas (GgHa); y *C. brachyurus* machos juveniles (CbMj), machos adultos (CbMa), hembras juveniles <200 cm de LT (CbHjc), hembras juveniles >200 cm de LT (CbHjg) y hembras adultas (CbHa).

La amplitud de nicho fue estimada mediante el índice de Levins (B_L) de la siguiente forma:

$$B_L = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

donde p_j es la proporción del recurso alimentario j en la dieta (Krebs 1989). B_L fue estandarizado, de manera que toma valores entre 0 y 1, de la siguiente manera:

$$B = \frac{B_L - 1}{n - 1}$$

Este índice fue seleccionado porque su varianza (σ_B^2) puede ser estimada como:

$$\sigma_B^2 = \frac{4B^4 [\sum_{j=1}^n (p_j^3 / (1/n)^3) - (1/B)^2]}{N}$$

donde n es el número de recursos alimentarios y N es el tamaño muestral (Krebs 1989).

Conociendo σ_B^2 es posible calcular los intervalos de confianza del 95% de B para cada especie.

La superposición dietaria entre los distintos grupos fue estimada mediante dos índices de solapamiento, el índice de solapamiento de Schoener o similitud porcentual (P_{jk}) y el índice de solapamiento de Horn (R_o) (Krebs 1989):

$$P_{jk} = [\sum_{i=1}^n (\text{mínimo}(p_{ij}, p_{ik}))] 100$$

donde p_{ij} es la proporción del recurso i que es usado por el predador j y p_{ik} es la proporción del recurso i usado por el predador k (Krebs 1989); y

$$R_o = \frac{\sum (p_{ij} + p_{ik}) \ln(p_{ij} + p_{ik}) - \sum p_{ij} \ln p_{ij} - \sum p_{ik} \ln p_{ik}}{2 \ln 2}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son definidos igual que anteriormente (Krebs 1989).

R_o es mucho menos afectado por el tamaño muestral y el número de recursos considerado que P_{jk} , pero P_{jk} es ampliamente usado en la literatura (Krebs 1989) por lo que su uso facilita la comparación con otros trabajos.

La similitud de la composición dietaria de cada grupo fue también analizada mediante el análisis de cluster (Manly 1994). El análisis de cluster permitió identificar gremios tróficos entre los distintos grupos de tiburones presentes en Bahía Anegada. La medida de distancia empleada fue la distancia de Manhattan (Krebs 1989) con un algoritmo de agrupamiento de ligamiento promedio (Manly 1994).

Además de la composición dietaria, se analizó el uso temporal de Bahía Anegada por cada especie. Se tomaron en cuenta datos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) como número de tiburones capturados por lancha por salida de pesca. Con estos datos se calculó la CPUE media de cada especie en cada período (i.e. octubre-noviembre, ON; diciembre, D; enero, E; febrero, F; marzo, M; y abril, A). Las CPUE medias fueron comparadas mediante un ANOVA de dos vías no paramétrico (Zar 1984), tomando como factores independientes al período y la especie. Para la realización de las comparaciones múltiples se empleó la prueba de Student-Newman-Keuls (Zar 1984).

La composición intraespecífica de la CPUE fue calculada como la CPUE de cada especie multiplicada por la proporción de cada grupo intraespecífico. Las estructuras de estadios de la CPUE fueron comparadas entre períodos mediante la prueba G (Zar 1984).

Resultados

En total, se reconocieron 51 tipos de recursos alimentarios (i.e. presas) entre los 14 grupos definidos en las 4 especies.

En *Carcharias taurus*, machos y hembras tuvieron una amplitud de nicho trófico similar (Fig. 13.1). En cambio, en las otras especies hubo marcadas diferencias en la amplitud de nicho entre los distintos grupos intraespecíficos. En *Carcharhinus brachyurus* y *Notorynchus cepedianus* se observó que, tanto en machos como en hembras, la amplitud de nicho aumentó de los individuos juveniles a los adultos (Fig. 13.1). En *Galeorhinus galeus* la tendencia fue opuesta, registrándose una mayor amplitud de nicho en juveniles de ambos sexos, con una disminución muy marcada en los adultos (Fig. 13.1).

Los dos índices de solapamiento mostraron las mismas tendencias (Fig. 13.2). Las únicas diferencias detectadas entre ambos índices fueron entre los grupos de mayor solapamiento: P_{jk} tomó valores mayores que R_o en los grupos que más se superpusieron. En el resto de las comparaciones ambos índices coincidieron en la magnitud del solapamiento. Las comparaciones en las que P_{jk} y R_o fueron diferentes, comprendieron aproximadamente el 15% y las tendencias de solapamiento fueron iguales en ambos índices (Fig. 13.2). Los mayores índices de solapamiento fueron hallados siempre en las comparaciones intraespecíficas, con los mayores valores para machos y hembras de *C. taurus*, adultos de ambos sexos de *C. brachyurus* y, secundariamente, machos adultos y hembras juveniles de *G. galeus* (Fig. 13.2). Estas fueron las únicas comparaciones que superaron el valor de significancia biológica de P_{jk} (i.e. 0,6; Scrimgeour & Winterbourn 1987). La especie con menor solapamiento intraespecífico fue *N. cepedianus* (Fig. 13.2).

Interespecíficamente, hubo niveles bajos de solapamiento dietario (<0,35). Ambos sexos de *C. taurus* tuvieron su máximo solapamiento con machos adultos de *G. galeus* y con individuos de *N. cepedianus* entre 100-170 cm de LT (Fig. 13.2). *C. brachyurus* tuvo, en general, un bajo solapamiento con las otras especies, pero dentro de estos bajos niveles, se observó un incremento en el solapamiento con *C. taurus* y *N. cepedianus* a medida que aumenta la talla (Fig. 13.2). *G. galeus* disminuyó su nivel de solapamiento con *N. cepedianus* a medida que aumenta la talla de este último (Fig. 13.2).

Al nivel de 70% de disimilitud, el análisis de cluster distinguió 7 gremios tróficos (Fig. 13.3). El primer gremio estuvo conformado por ambos sexos de *C. taurus* e individuos entre 100 y 170 cm de LT de *N. cepedianus*; el segundo por todos los grupos de *G. galeus*, excepto las hembras adultas; el tercero por los individuos <100 cm de LT de *N. cepedianus*; el cuarto por las hembras adultas de *G. galeus*; el quinto por las

hembras adultas y machos juveniles y adultos de *C. brachyurus*; el sexto por los individuos >170 cm de LT de *N. cepedianus*; y el séptimo por las hembras juveniles de *C. brachyurus*.

La hipótesis nula de no diferencias temporales en la abundancia de tiburones fue rechazada ($H = 12,20$; g.l. = 5; $P = 0,032$). Lo mismo ocurrió con la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de cada especie ($H = 48,74$; g.l. = 3; $P = 1,5 \times 10^{-10}$). La interacción entre los factores tiempo y especie también fue significativa ($H = 150,67$; g.l. = 15; $P = 1,8 \times 10^{-24}$), lo que indica que la abundancia de cada especie no fue independiente del tiempo (Fig. 13.4). Por este motivo, se realizaron comparaciones múltiples entre todas las especies de un mismo período de tiempo y entre distintos períodos de la misma especie. En octubre-noviembre la abundancia de *G. galeus* fue significativamente mayor que la de las otras especies ($P < 0,0001$). En diciembre, *G. galeus* continuó siendo el más abundante ($P < 0,002$), y *C. brachyurus* tuvo una abundancia significativamente diferente a la de *N. cepedianus* y *G. galeus* ($P < 0,03$). En enero se igualaron las abundancias de *G. galeus*, *C. taurus* y *C. brachyurus*, superando, cada uno de ellos, a la abundancia de *N. cepedianus* ($P < 0,004$). En febrero, la abundancia de *C. brachyurus* fue mayor que la de *G. galeus* y *N. cepedianus* ($P < 0,02$), y las abundancias de *G. galeus*, *N. cepedianus* y *C. taurus* fueron indistinguibles. En marzo no se hallaron diferencias significativas entre las cuatro especies y en abril la abundancia de *C. brachyurus* fue significativamente menor a la de las otras especies ($P < 0,001$), mientras que las abundancias de las otras tres especies fueron indistinguibles entre sí.

La abundancia de *N. cepedianus* de octubre-noviembre, diciembre y enero fue significativamente menor a la de abril ($P < 0,008$), aunque de febrero a abril la abundancia no varió significativamente (Fig. 13.4a).

La máxima abundancia de *G. galeus* se dio en octubre-noviembre ($P < 0,03$), a partir de allí disminuyó progresivamente, con la abundancia de diciembre significativamente mayor a las de enero, febrero y marzo ($P < 0,0001$). En enero, febrero y marzo, la abundancia de *G. galeus* tuvo su mínimo y se elevó nuevamente en abril ($P < 0,02$) llegando a los niveles de diciembre (Fig. 13.4b).

C. taurus tuvo sus menores abundancias en octubre-noviembre (cuando estuvo ausente) y diciembre ($P < 0,001$). De enero a abril su abundancia no varió significativamente (Fig. 13.4a).

La abundancia de *C. brachyurus* tuvo su mínimo en octubre-noviembre y abril ($P < 0,002$) y de diciembre a marzo no varió significativamente (Fig. 13.4a).

La composición intraespecífica de la abundancia varió significativamente entre períodos ($G = 943,66$; g.l. = 60; $P = 5 \times 10^{-159}$; Fig. 13.5). Las únicas dos comparaciones en las que la composición de la abundancia no varió significativamente fueron entre octubre-noviembre y abril ($G = 15,71$; g.l. = 12; $P = 0,204$) y entre enero y febrero ($G = 18,82$; g.l. = 12; $P = 0,093$).

Discusión

Los resultados obtenidos indican que *Notorynchus cepedianus*, *Carcharias taurus*, *Galeorhinus galeus* y *Carcharhinus brachyurus* en sus diferentes estadios sexuales y ontogenéticos utilizan el ecosistema de Bahía Anegada en forma sustancialmente diferente. Estas diferencias se deben tanto al distinto comportamiento trófico como a los distintos patrones de abundancia temporal de cada especie y resaltan la importancia de considerar distintos estadios sexuales y ontogenéticos cuando se analiza el rol ecológico de una especie.

Las tendencias opuestas en la amplitud del nicho trófico ejemplifican claramente los distintos comportamientos tróficos de cada especie. *N. cepedianus* y *C. brachyurus* amplían su espectro trófico mientras que *G. galeus* disminuye su amplitud trófica a medida que crece. La mayor amplitud de nicho trófico de *N. cepedianus* es el resultado del paso de una dieta basada casi exclusivamente en teleósteos a una dieta más diversa de condriictios y mamíferos marinos con menor importancia de teleósteos (Capítulo 12). En *C. brachyurus*, el aumento en la amplitud de nicho trófico se da como resultado del paso de una dieta basada en teleósteos pelágicos (principalmente *Odontesthes argentinensis* y *Engraulis anchoita*) en los juveniles, a una dieta que incluye teleósteos pelágicos, pero con mayor importancia de condriictios en los adultos (Capítulo 10). Esta ampliación del espectro trófico de subadultos y adultos con respecto a juveniles es, probablemente, el resultado de una mayor capacidad de predación sobre presas más grandes y más nutritivas que no están disponibles para los individuos más pequeños (Cortés & Gruber 1990, Wetherbee et al. 1990). En contraste, la disminución del espectro trófico de *G. galeus* se debe al cambio de una dieta basada en varias especies de teleósteos demersales pequeños de los juveniles, a dietas más especializadas en los adultos, ya que los machos adultos tienen una dieta dominada por *Cynoscion guatucupa* y las hembras adultas consumen principalmente *Porichthys porosissimus* (Capítulo 11). El cambio en los machos puede explicarse por el mayor tamaño y abundancia de *C. guatucupa* frente a las presas de los juveniles. *C. guatucupa* es más grande y rápido que las principales presas de los juveniles (i.e. *Raneya brasiliensis*, *Dules auriga*, juveniles de *Umbrina canosai* y *P. porosissimus*) y, por lo tanto, los juveniles pequeños pueden ser incapaces de predar sobre adultos de esta especie. Sin embargo, los machos adultos encontrarían en *C. guatucupa* una presa abundante cuando se acerca a la costa a reproducirse (Acha et al. 1999, López Cazorla 2000, Jaureguizar et al. 2003) y que está

dentro de sus posibilidades de captura. Alternativamente, es probable que los juveniles y los machos adultos difieran en el tipo de hábitat que usan, ya que muchas de las presas importantes en la dieta de los juveniles y ausentes o menos importantes en los machos adultos, son típicas de ambientes estructurados (e.g. *D. auriga*, *P. porosissimus* y *Octopus tehuelchus*). El alto grado de especialización de las hembras adultas en el consumo de *P. porosissimus* es explicable teniendo en cuenta que son el único estadio de *G. galeus* que coexiste con *P. porosissimus* durante el pico máximo de actividad reproductiva de este último (diciembre-marzo; Capítulo 11). Sin embargo, esto no explica las diferencias con *C. taurus* y *C. brachyurus*, que tienen sus máximas abundancias en verano y cuyo consumo de *P. porosissimus* es muy bajo (Capítulos 9, 10, 12). Estas diferencias podrían explicarse por el uso de diferentes estrategias de maximización de la tasa de adquisición de energía, ya que la principal presa demersal de *C. taurus* y *C. brachyurus* son condrictios (Capítulos 9 y 10) que pueden no estar disponibles para *G. galeus* por su menor tamaño (Capítulo 11). Esto hace que *G. galeus* focalice su actividad de forrajeo en una presa que puede resultar muy conspicua durante su época reproductiva (*P. porosissimus*), mientras que *C. taurus* y *C. brachyurus* centran su actividad sobre presas más redituables energéticamente por su mayor tamaño relativo con respecto al predador.

El mayor solapamiento trófico se da entre machos y hembras de *C. taurus*. Esto es esperable ya que la dieta de ambos sexos en Bahía Anegada no difiere significativamente (Capítulo 9). Los otros solapamientos mayores al 60% son también intraespecíficos y se dan entre adultos de ambos sexos de *C. brachyurus* y machos adultos y hembras juveniles de *G. galeus*. En el primer caso se debe al alto consumo de *E. anchoita* y al aumento en el consumo de los mismos condrictios por parte de adultos de ambos sexos (Capítulo 10). En el segundo caso se debe principalmente a la

coincidencia en el consumo de *C. guatucupa*, y secundariamente *P. porosissimus* y teleósteos no identificados.

Las tendencias al aumento leve del solapamiento entre *C. brachyurus* con *C. taurus* y *N. cepedianus* con el aumento en la talla se deben a que las tres especies confluyen hacia el consumo de condriictios a medida que crecen (Capítulos 9, 10, 12).

El bajo nivel de solapamiento trófico resulta en la identificación de 7 gremios tróficos con características propias. El primer gremio trófico está formado por tres grupos caracterizados por un alto consumo de condriictios y teleósteos demersales (ambos sexos de *C. taurus* y *N. cepedianus* entre 100 y 170 cm de LT; Capítulos 9 y 12). Exceptuando a las hembras adultas, que conforman un gremio por sí mismas especializado en el consumo de *P. porosissimus* (gremio nro. 4), todos los estadios de *G. galeus* conforman un gremio (gremio nro. 2) caracterizado por un alto consumo de teleósteos demersales, complementado con cefalópodos y muy escaso consumo de condriictios (Capítulo 11). Los individuos más chicos y más grandes de *N. cepedianus* se distinguen como dos gremios separados: los individuos <100 cm de LT consumen casi exclusivamente teleósteos, con una baja proporción de cetáceos e invertebrados bentónicos (gremio nro. 3); mientras que los >170 cm de LT consumen principalmente condriictios, complementados con lobos marinos y teleósteos (gremio nro. 6) (Capítulo 12). Las hembras juveniles de *C. brachyurus* constituyen un gremio caracterizado por el alto consumo de *O. argentinensis* y bajo consumo de teleósteos demersales y condriictios (gremio nro. 7) (Capítulo 10). A pesar de consumir principalmente teleósteos pelágicos y bajas cantidades de condriictios, los machos juveniles de *C. brachyurus* se agrupan con los adultos de ambos sexos en otro gremio, debido a que son similares a estos últimos en el alto consumo de *E. anchoita* (Capítulo 10).

El patrón de variación de la abundancia es prácticamente igual a las variaciones mensuales de abundancia de tiburones de la región costera templada de Nueva Gales del Sur, Australia (Krogh 1994). Allí, *C. taurus* está presente entre septiembre y abril, comienza a disminuir su abundancia en mayo y se ausenta en invierno (Krogh 1994), patrón muy similar al observado en Bahía Anegada. En Nueva Gales del Sur, la abundancia de *N. cepedianus* comienza a aumentar a partir de mayo, alcanzando las máximas abundancias en invierno y *C. brachyurus* está presente de septiembre a mayo, con las máximas abundancias entre febrero y abril (Krogh 1994). Estos resultados son similares a los de Bahía Anegada, excepto que *C. taurus* y *C. brachyurus* tienen un período de permanencia más prolongado en Nueva Gales del Sur que en Bahía Anegada. Esto puede deberse a diferencias oceanográficas y latitudinales entre ambas regiones (33-35°S en Nueva Gales del Sur, 40°S en Bahía Anegada), lo que podría retraer los períodos de permanencia de las especies templado-cálidas (*C. taurus* y *C. brachyurus*) y adelantar la aparición de especies templado-frías (*N. cepedianus*) en Bahía Anegada con respecto a Nueva Gales del Sur. Esto es ejemplificado muy claramente por la tardía aparición de *C. brachyurus* en Bahía Anegada con respecto a su presencia en latitudes menores de la Provincia de Buenos Aires (Capítulo 3).

Los resultados de bajo solapamiento interespecífico y baja amplitud de nicho obtenidos en este trabajo y el consumo de muchas de sus presas en proporciones diferentes a las del ambiente (Capítulos 9 a 11) indican que los grandes tiburones de Bahía Anegada tienen espectros tróficos relativamente estrechos y no concuerdan con la visión de los grandes tiburones como predadores generalistas (consumo de amplia variedad de presas) y oportunistas (consumo de presas en la misma proporción que la del ambiente) (Wetherbee et al. 1990, Motta & Wilga 2001). Resultados como estos han sido reportados anteriormente en otras regiones con varias especies de tiburones. Por

ejemplo, en aguas australianas *Hemigaleus microstoma* y *Furgaleus macki* tienen una dieta basada exclusivamente en pulpos (Stevens & Cuthbert 1983, Simpfendorfer et al. 2001; respectivamente); en el Pacífico nororiental, *Carcharodon carcharias* y *Prionace glauca* consumen preferencialmente el tejido graso subcutáneo de las ballenas, rechazando el tejido muscular (Long & Jones 1996); en el ecosistema costero de Maranhão (norte de Brasil), los tiburones en general conforman su dieta con sólo 22 de las 117 especies de teleósteos presentes en el área (Lessa & Menni 1994), y la dieta de *Sphyrna tiburo* está compuesta por dos especies de cangrejos del género *Callinectes* poco comunes en el área (Lessa & Almeida 1998); en una bahía somera de Australia Occidental, las variaciones estacionales en la abundancia de *Galeocerdo cuvier* (una especie comúnmente considerada oportunista y generalista) están correlacionadas positivamente con la disponibilidad de las dos presas energéticamente más provechosas para *G. cuvier* (dugongos, *Dugong dugon*, y serpientes marinas), lo que sugiere un cierto grado de preferencia por esas presas (Heithaus 2001). Aún los grandes tiburones planctófagos tienen comportamientos de forrajeo que resultan en el consumo de algunas presas planctónicas en proporción distinta a la del ambiente (Clark & Nelson 1997, Sims & Merrett 1997, Sims & Quayle 1998). Estos ejemplos sugieren que el consumo de un número acotado de presas en forma desproporcionada con respecto a su abundancia en el ambiente puede ser un patrón común entre los tiburones. Por este motivo, la descripción de los tiburones como predadores oportunistas y generalistas no parece ser muy adecuada. Una mejor categorización es la de predadores plásticos, ya que una misma especie puede variar la composición específica de su dieta entre regiones o estacionalmente, pero siempre predando sobre los mismos grandes grupos ecológicos de presas.

Esta clara diferenciación de nicho de los distintos grupos de tiburones presentes entre octubre y abril en Bahía Anegada, indica que la acción predatora de cada gremio afecta necesariamente a diferentes componentes de la comunidad de Bahía Anegada. Esto implica que, necesariamente, los efectos de cada gremio sobre la comunidad son diferentes. Estos resultados coinciden con las simulaciones de modelos de redes tróficas marinas que sugieren que diferentes especies (aunque similares) de tiburones costeros grandes afectan en forma radicalmente diferente el funcionamiento del ecosistema (Stevens et al. 2000).

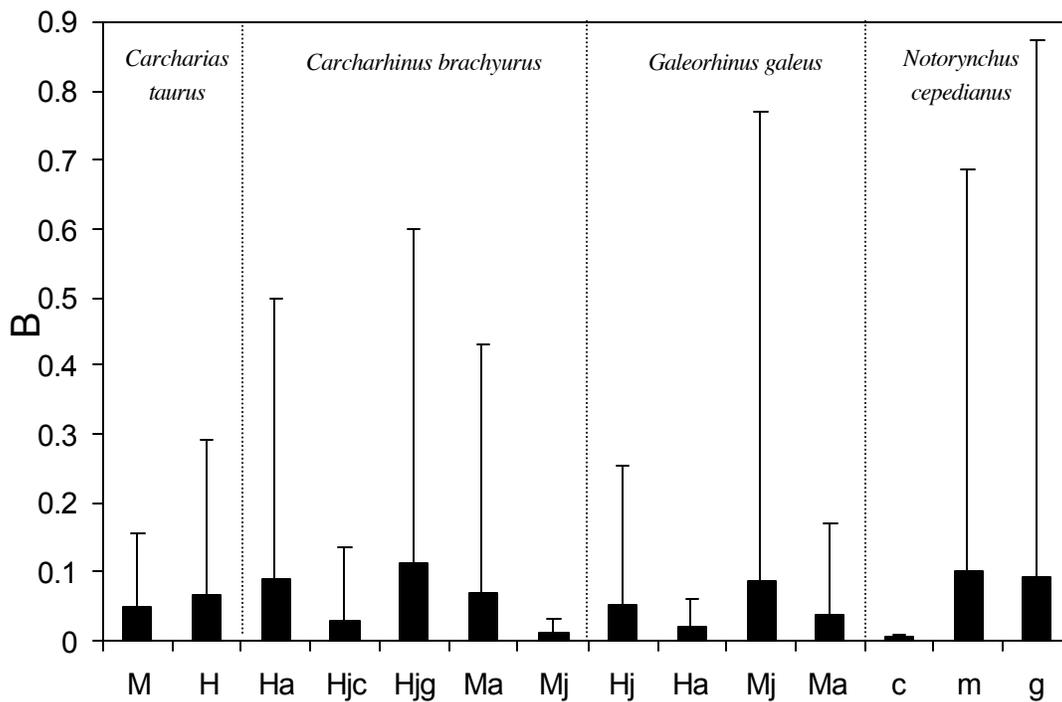


Figura 13.1. Índice de Levins de amplitud de nicho (B) de catorce estadios de cuatro especies de tiburones de Bahía Anegada, Argentina. M: machos, H: hembras, a: adultos, j: juveniles, c: chicos, m: medianos, g: grandes (ver límites de tallas en Materiales y Métodos).

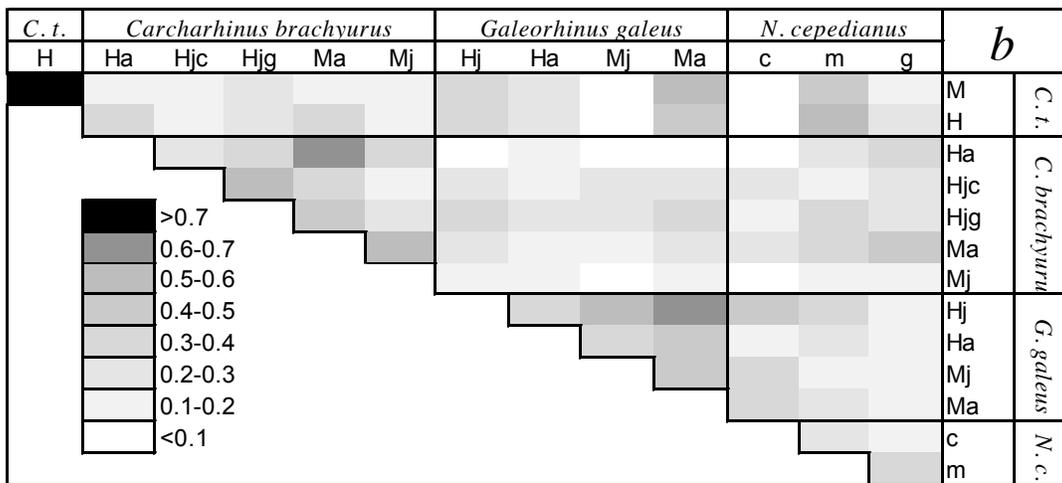
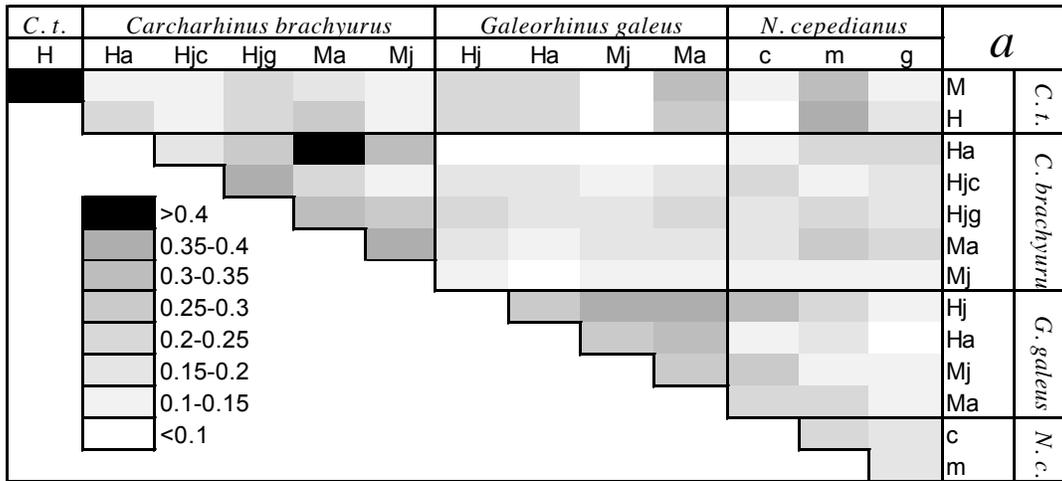


Figura 13.2. Solapamiento trófico entre catorce estadios de cuatro especies de tiburones de Bahía Anegada, Argentina. (a) Índice de solapamiento de Horn, (b) similitud porcentual. *C.t.*: *Carcharias taurus*, *N.c.*: *Notorynchus cepedianus*, M: machos, H: hembras, a: adultos, j: juveniles, c: chicos, m: medianos, g: grandes (ver límites de tallas en Materiales y Métodos).

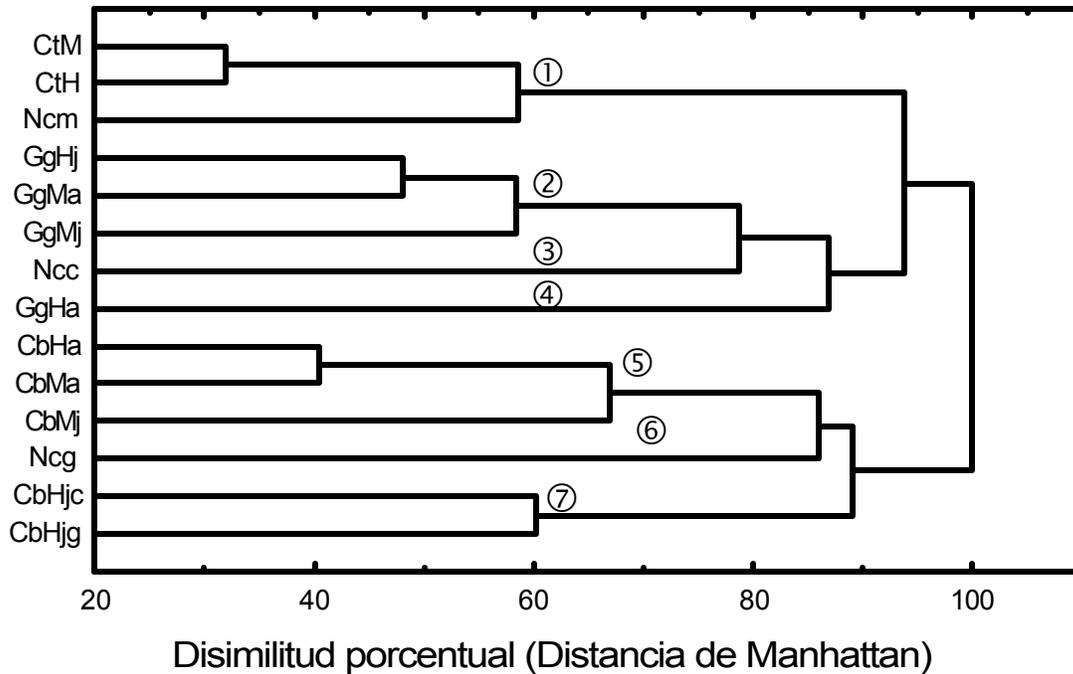


Figura 13.3. Análisis de clusters realizado sobre 51 recursos alimentarios de catorce estadios de cuatro especies de tiburones de Bahía Anegada, Argentina. Los números en los círculos corresponden a los gremios tróficos identificados al nivel de disimilitud del 70%. Ct: *Carcharias taurus*; Cb: *Carcharhinus brachyurus*; Gg: *Galeorhinus galeus*; Nc: *Notorynchus cepedianus*; M: machos, H: hembras, a: adultos, j: juveniles, c: chicos, m: medianos, g: grandes (ver límites de tallas en Materiales y Métodos).

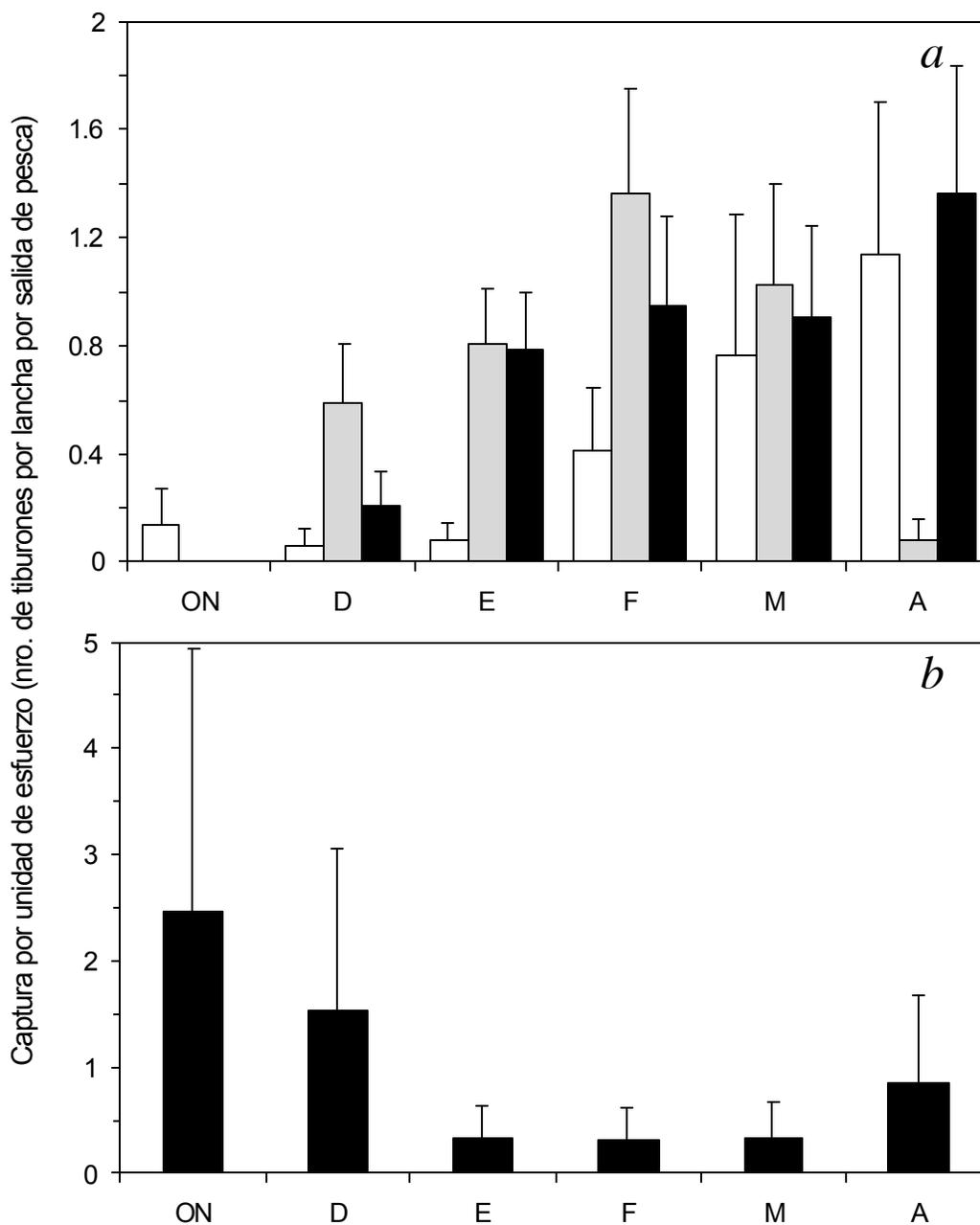


Figura 13.4. Captura por unidad de esfuerzo mensual media de cuatro especies de tiburones en Bahía Anegada, Argentina. (a) *Notorynchus cepedianus* (barras blancas), *Carcharhinus brachyurus* (barras grises) y *Carcharias taurus* (barras negras); (b) *Galeorhinus galeus*. Líneas: intervalo de confianza del 95%, ON: octubre noviembre, D: diciembre, E: enero, F: febrero, M: marzo, A: abril.

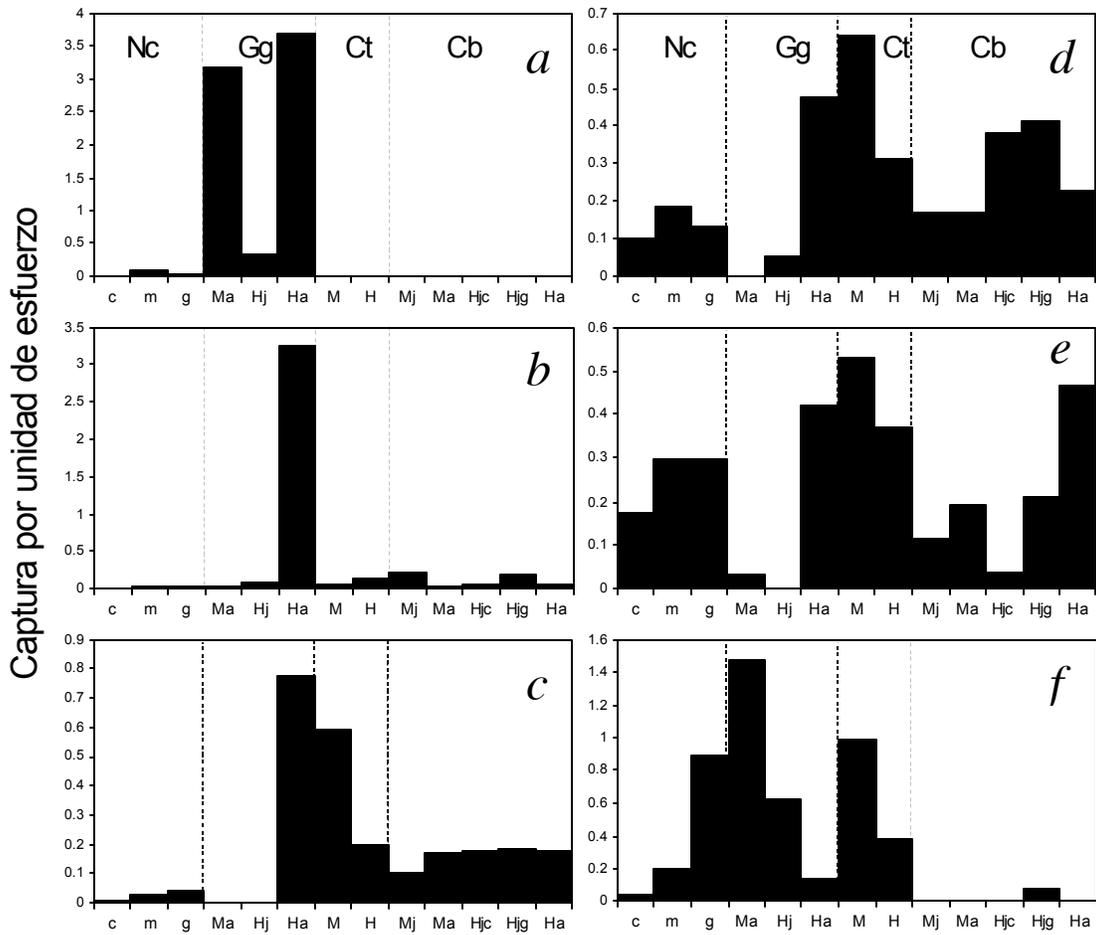


Figura 13.5. Captura por unidad de esfuerzo mensual de catorce estados de cuatro especies de tiburones de Bahía Anegada, Argentina. (a) octubre-noviembre, (b) diciembre, (c) enero, (d) febrero, (e) marzo, (f) abril. Nc: *Notorynchus cepedianus*; Gg: *Galeorhinus galeus*; Ct: *Carcharias taurus*; Cb: *Carcharhinus brachyurus*; M: machos; H: hembras; a: adultos; j: juveniles; c: chicos; m: medianos; g: grandes (ver límites de tallas en Materiales y Métodos).

DINÁMICA POBLACIONAL Y CONSERVACIÓN

Introducción

La idea que el mar es inagotable hizo pensar que las poblaciones de animales marinos eran inextinguibles. Esta idea perduró en el pensamiento científico hasta la actualidad (Roberts & Hawkins 1999). La hipótesis según la cual las especies marinas son más resistentes al impacto humano que las terrestres puede ser válida, pero sólo es una diferencia relativa y el hecho real es que se han detectado muchas extinciones de organismos marinos por causas antropogénicas (McKinney 1998, Roberts & Hawkins 1999, Dulvy et al. 2003).

La historia de vida de los peces cartilaginosos está caracterizada por un lento crecimiento, tardía edad de madurez sexual, baja fecundidad y alta longevidad, lo que hace que este grupo sea extremadamente vulnerable al impacto humano (Holden 1973, Hoenig & Gruber 1990, Camhi et al. 1998, Musick 1999, Roberts & Hawkins 1999). Los condrictios son afectados por la explotación pesquera, la contaminación y la modificación del ambiente marino (Camhi et al. 1998). La explotación pesquera es, sin dudas, la actividad humana que causa el mayor impacto sobre las poblaciones de condrictios (Camhi et al. 1998). Sin embargo, en algunos casos, la pérdida o modificación del hábitat es la principal causa de la disminución de algunas poblaciones. Esto es particularmente preocupante para muchas especies de condrictios que habitan aguas continentales de regiones tropicales, las que sufren altos niveles de deforestación con las consiguientes modificaciones ambientales (Bojsen & Barriga 2002). Algunas poblaciones de condrictios dulceacuícolas ya han sido seriamente impactadas y otras,

como el tiburón del Ganges, *Glyphis gangeticus*, pueden estar ya extinguidas a causa de la contaminación, el mal uso de las aguas continentales y la construcción de represas (Compagno 1997). Algunas especies de condrictios de aguas continentales pueden incluso desaparecer antes de ser conocidas por la ciencia, ya que los condrictios dulceacuícolas están entre los menos conocidos científicamente (Camhi et al. 1998).

Los condrictios costeros también son afectados por la degradación y pérdida de su hábitat. Por ejemplo la concentración de metales pesados en tiburones costeros ha llevado a la prohibición de la comercialización de tiburones mayores de 18 kg para consumo humano en Australia (Simpfendorfer 1999a, Walker 1999). En Argentina, los niveles de mercurio en *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus galeus* son superiores a los permitidos internacionalmente (Pérez et al. 1986). La contaminación con plásticos también afecta a los condrictios costeros. En Sudáfrica, la incidencia de individuos con plásticos enredados o incrustados en su cuerpo es menor al 1% (Cliff et al. 2002). Sin embargo, la tendencia de la incidencia de este fenómeno en la especie más impactada (*Carcharhinus obscurus*) es creciente y los individuos afectados tienen un peso y una condición física inferior a los normales, lo que indica un efecto negativo sobre la supervivencia (Cliff et al. 2002). El mismo impacto sobre la condición física fue observado en tres individuos de *Rhizoprionodon lalandii* con cintas plásticas incrustadas en la región branquial, en el sur de Brasil (Sazima et al. 2002). Esto indica que el problema puede ser de amplia distribución y afectar a muchas especies de tiburones costeros.

Las pesquerías son probablemente la mayor causa de mortalidad antropogénica que soportan los condrictios. Anualmente, las pesquerías mundiales matan alrededor de 1,35 millones de toneladas (Bonfil 1994) o 60 millones de individuos (Compagno 1990b) de distintas especies de condrictios. Esta presión es ejercida tanto por pesquerías dirigidas

como por capturas incidentales (Bonfil 1994, Camhi et al. 1998). Existen pocas pesquerías dirigidas a condriictios. La historia muestra que estas pesquerías son de poca duración y los indicadores de abundancia caen rápidamente. Esto es lo que ha pasado con las pesquerías dirigidas a *Lamna nasus* en el Atlántico Norte, *G. galeus* en California (Estados Unidos), *Squalus acanthias* en Columbia Británica (Canadá) y Mar del Norte, y *Cetorhinus maximus* en las Islas Británicas (Camhi et al. 1998). Actualmente, existen pocas pesquerías industriales de gran magnitud cuyo objetivo principal sea alguna especie o grupo de especies de condriictios. Entre éstas se encuentran la pesquería de tiburones del sur de Australia que está dirigida a *Mustelus antarcticus* y *G. galeus* (Stevens 1999, Walker 1999); la pesquería de tiburones de Australia Occidental cuyo objetivo son principalmente los neonatos y juveniles menores de 6 años de *C. obscurus*, pero que también captura otras especies (Simpfendorfer 1999a); la pesquería de tiburones de la costa atlántica de Estados Unidos que captura numerosas especies de tiburones costeros grandes (*Carcharhinus* spp., *Galeocerdo cuvier*, *Carcharias taurus* y otros) y chicos (*Rhizoprionodon terraenovae*, *Sphyrna tiburo*, *Mustelus canis*, *Carcharhinus* spp. y otros) (Musick et al. 1993) y la pesquería de especies de la familia Rajidae de las Islas Malvinas (Agnew et al. 1999, 2000).

Lo más común es que los condriictios sean capturados incidentalmente en pesquerías dirigidas a especies de mayor valor comercial y sean descartados a bordo o desembarcados como productos secundarios (e.g. Witzell 1985, Menezes de Mello et al. 1993, Russell 1993, Amorim et al. 1998, Buencuerpo et al. 1998, Hurley 1998, Marín et al. 1998, McKinnell & Seki 1998, Van der Molen et al. 1998, Matsunaga & Nakano 1999, De Zio et al. 2000, Dreyfus-León et al. 2000, Francis et al. 2001, Stobutzki et al. 2002, Carbonell et al. 2003, Massa & Hozbor 2003). Este fenómeno no es para nada secundario, ya que se estima que, globalmente, los descartes de condriictios igualan en

magnitud a las capturas desembarcadas (Bonfil 1994). El efecto de las capturas incidentales sostenidas en el tiempo sobre las poblaciones de organismos que no son objetivo de las pesquerías puede ser muy grande y nocivo. Por ejemplo, cuatro especies de rayas mayores de 150 cm de LT (*Rostroraja alba*, *Dipturus batis*, *D. oxyrinchus* y *D. laevis*) fueron llevadas casi a la extinción debido a las capturas incidentales en pesquerías multiespecíficas (Dulvy et al. 2000, Dulvy & Reynolds 2002). En el Atlántico Noroccidental, la captura incidental de tiburones pelágicos (*Alopias* spp., *L. nasus*, *Prionace glauca* y *Carcharhinus longimanus*) en las pesquerías dirigidas a atunes y pez espada causó una disminución de entre el 60 y 80% de su abundancia según la especie (Baum et al. 2003).

Es común que los peces cartilaginosos sean el blanco de pesquerías artesanales y recreativas (e.g. Okera 1978, Bonfil 1997, Villavicencio-Garayzar et al. 1997, Castillo-Géniz et al. 1998, Holts et al. 1998, Kroese & Sauer 1998, Gadig et al. 2002). En ocasiones, estas pesquerías tienen efectos importantes. Por ejemplo, los pescadores recreativos de la costa este de Estados Unidos capturan aproximadamente 230000 tiburones al año (Casey & Hoey 1985); en África, las capturas de condriictios de las pesquerías artesanales se estiman en 16000-24000 toneladas anuales (Kroese & Sauer 1998); y la población de *C. taurus* del sudeste de Australia fue casi eliminada por la pesca recreativa y la caza submarina (Pollard et al. 1996, Smith & Pollard 1999, Environment Australia 2000).

Otras actividades humanas que afectan las poblaciones de condriictios son los sistemas de redes protectoras de playas y las capturas destinadas al comercio de acuarios. Las redes protectoras de bañistas se usan en KwaZulu-Natal, Sudáfrica (Dudley & Cliff 1993a), Queensland (Dudley & Gribble 1999) y Nueva Gales del Sur (Krogh 1994), Australia y en la ciudad de Dunedin, Nueva Zelanda (Martinson &

Müller 1992). La pesca para acuarios afecta a algunas de las especies más amenazadas o menos conocidas, por ejemplo *Pristis microdon* (Ng & Tan 1997), *C. taurus* (Environment Australia 2000), especies de *Potamotrygon*, *Plesiotrygon iwamae* y *Paratrygon aiereba* (Ross & Schäfer 2000).

Debido a su historia de vida, la capacidad de las poblaciones de condriktios para sostener impactos humanos como los mencionados es muy baja (Hoenig & Gruber 1990, Smith et al. 1998, Cortés 2002). La dinámica poblacional de los condriktios está caracterizada, en general, por baja mortalidad en todas las edades, baja fecundidad y formación de una estructura de edad estable debido a la poca variación de supervivencia entre cohortes (Au & Smith 1997, Walker 1998, Xiao & Walker 2000). Esto produce una baja tasa intrínseca de crecimiento poblacional y, presumiblemente, una baja capacidad de compensación denso-dependiente (Holden 1973, Cortés 1999b). El resultado del impacto humano sobre poblaciones tan poco productivas es una disminución en la abundancia de las poblaciones impactadas, a veces a niveles extremadamente bajos. Por ejemplo, la abundancia de los grandes tiburones costeros del Atlántico Noroccidental disminuyó en un 60-80% entre 1974 y 1991 (Musick et al. 1993) y entre 1986 y 2000 cayó un 60% más (Baum et al. 2003); la abundancia de *S. acanthias* en el Mar del Norte cayó más del 90% durante el siglo XX (Rijnsdorp et al. 1996); en el Hemisferio Norte se produjo la extinción regional de 4 especies de rayas (Dulvy et al. 2000, Dulvy & Reynolds 2002); y en el Atlántico Sudoccidental, la abundancia de *Squatina* spp. y *Rhinobatos horkelii* disminuyeron el 85% entre 1985 y 1997 (Miranda & Vooren 2003). Entre 1950 y 1994 disminuyó el nivel trófico medio de los desembarques mundiales, como consecuencia de la sobreexplotación de predadores apicales (Pauly et al. 1998) y, globalmente, se estima que la comunidad de

grandes predadores pelágicos disminuyó el 90% entre 1952 y 1999 (Myers & Worm 2003).

Las consecuencias ecológicas de la disminución de la abundancia de predadores apicales pueden ser impredecibles (Stevens et al. 2000) y de gran escala (Baum et al. 2003). Estos efectos recién comienzan a conocerse. Dulvy et al. (2000) hallaron un aumento en la abundancia de rayas menores de 100 cm de LT máxima, y una disminución de la abundancia de las especies mayores de 100 cm de LT máxima en las Islas Británicas. Estos resultados fueron interpretados como una respuesta de las rayas pequeñas a la liberación de la competencia, como resultado de la menor capacidad de sostener la explotación por parte de las rayas grandes (Dulvy et al. 2000). Cambios similares en la comunidad de rayas han sido documentados en el Mar del Norte, donde las especies con mayor productividad aumentaron su abundancia, mientras que las especies menos productivas decrecieron (Walker & Hislop 1998). Los cambios en la estructura trófica de muchos ecosistemas marinos como consecuencia de la sobreexplotación de los niveles tróficos más altos podrían ser más agudos que los hallados por Pauly et al. (1998). En el Mar del Norte, se encontró que al tener en cuenta los cambios ontogenéticos en el nivel trófico de cada especie se descubren efectos que no se observan cuando se analiza el nivel trófico medio de todo el ecosistema (Jennings et al. 2002). Los efectos sobre el ecosistema podrían ser más grandes en las comunidades con mayor diversidad (por ejemplo ambientes arrecifales) debido a la poca similitud en los roles ecológicos de los organismos que componen el ecosistema (Bellwood et al. 2003). En varios arrecifes de coral indo-pacíficos, Bellwood et al. (2003) mostraron que la remoción por sobrepesca de sólo una de las 35 especies de peces loro (Scaridae) presentes modificó el funcionamiento del ecosistema de manera sustancial y que ninguna de las especies remanentes cumplió el rol de la removida. Esto

es similar a los resultados del modelo trófico del ecosistema arrecifal de French Frigate Shoals (Hawaii, Estados Unidos) (Stevens et al. 2000). En este modelo, se simularon los efectos de la remoción de tiburones tigre, *G. cuvier*, y de otros tiburones de arrecife por separado. Los resultados muestran que la remoción de *G. cuvier* tuvo consecuencias de gran magnitud para el funcionamiento del ecosistema, mientras que la remoción de los otros tiburones tuvo efectos distintos y de menor magnitud (Stevens et al. 2000). Esto muestra que es importante considerar el estado de las poblaciones de condriictios aún cuando no son parte de pesquerías comercialmente importantes.

En esta parte se analiza la dinámica poblacional de *C. taurus* (Capítulo 14), *Carcharhinus brachyurus* (Capítulo 15) y *G. galeus* (Capítulo 16) en el Atlántico Sudoccidental mediante modelos matriciales estructurados por estadios. Además, se cuantifican las capturas de cada especie por parte de la pesquería recreativa de Bahía San Blas.

Metodología General

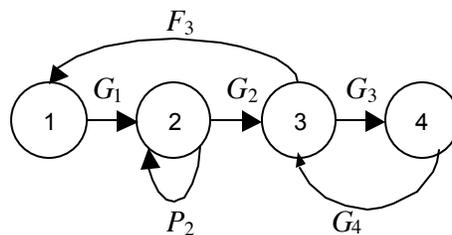
En la última década se ha generalizado el uso de modelos estructurados por edades o estadios para analizar la dinámica poblacional de especies de elasmobranquios sujetos a explotación (e.g. Hoenig & Gruber 1990, Cailliet 1992, Cortés 1995, 1998, 1999b, 2002, Cortés & Parsons 1996, Sminkey & Musick 1996, Au & Smith 1997, Márquez-Farias & Castillo-Géniz 1998, Márquez-Farias et al. 1998, Punt & Walker 1998, Smith et al. 1998, Walker & Hislop 1998, Heppell et al. 1999, Liu & Chen 1999, Simpfendorfer 1999b,c, Brewster-Geisz & Miller 2000, Punt et al. 2000, Simpfendorfer et al. 2000, Xiao & Walker 2000, Frisk et al. 2002, Mollet & Cailliet 2002, Beerkircher et al. 2003, Carlson et al. 2003). Estos modelos hacen uso de parámetros de historia de

vida y poblacionales (i.e. longevidad, edad de madurez sexual, fecundidad, y supervivencia por edad) para calcular la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), el tiempo generacional (G , i.e. el tiempo transcurrido entre el nacimiento de un individuo y el de sus crías), el número esperado de crías producido por individuo (R_0), el valor reproductivo de cada edad o estadio y la estructura de edad o estadios estable.

Existen varias alternativas para obtener estos parámetros que describen la dinámica poblacional. Pueden obtenerse a través de tablas de vida mediante la solución de la ecuación de Lotka (Krebs 1989), a través de modelos matriciales estructurados por edades (modelo matricial de Leslie) o a través de modelos matriciales estructurados por estadios (Caswell 1989). Los modelos matriciales de Leslie son equivalentes a un modelo matricial estructurado por estadios en el que la duración de cada estadio es de un año (Caswell 1989).

Los modelos estructurados por estadios fueron inicialmente desarrollados para analizar la dinámica poblacional de vegetales, debido a que las poblaciones vegetales son comúnmente divididas en clases de talla más que en clases de edad (Caswell 1989). Posteriormente, varios autores han mostrado que estos modelos describen la dinámica de poblaciones de vertebrados muy longevos mejor que los modelos estructurados por edades (e.g. tortugas marinas: Crouse et al. 1987, Heppell 1998, Heppell et al. 1999; tiburones: Cortés 1999b, Brewster-Geisz & Miller 2000, Mollet & Cailliet 2002; lechuzas: Hayward & McDonald 1997; félidos: Crooks et al. 1998; aves marinas: Russell 1999; osos: Hebblewhite et al. 2003). Mollet & Cailliet (2002) compararon los resultados de los tres tipos de modelos (tablas de vida, matrices de Leslie y modelos estructurados por estadios) en elasmobranchios y hallaron que la mejor opción es usar modelos estructurados por estadios ya que brindan mayores posibilidades computacionales para interpretar ciclos de vida complejos.

En este trabajo se emplearon modelos matriciales por estadios para obtener parámetros poblacionales y evaluar el estado actual de las poblaciones de *Carcharias taurus*, *Carcharhinus brachyurus* y *Galeorhinus galeus*. Cada población fue dividida en cuatro estadios: neonatos (duración = 1 año), juveniles (de duración variable según la especie), hembras adultas gestantes (duración = 1 año), y hembras adultas en reposo (duración variable según la especie). En los modelos de *C. brachyurus* y *G. galeus*, el estadio juvenil fue subdividido en juveniles chicos y juveniles grandes (o subadultos) y las hembras adultas gestantes fueron subdivididas en hembras adultas gestantes chicas y hembras adultas gestantes grandes. Esto se hizo para permitir la inclusión de variabilidad en la fertilidad de las hembras dependiente de la talla y la edad. En *C. taurus* la fertilidad es invariable debido al modo reproductivo adelfofágico de la especie (Gilmore et al. 1983). Además, este modelo tiene la ventaja de tener en cuenta la duración del ciclo reproductivo al incorporar el estadio de reposo sexual (Brewster-Geisz & Miller 2000, Mollet & Cailliet 2002). De esta manera, el ciclo de vida generalizado de las tres especies puede resumirse en el siguiente gráfico:



Donde 1, 2, 3 y 4 representa a neonatos, juveniles, hembras gestantes y hembras en reposo, respectivamente. G_1 , G_2 , G_3 y G_4 son las probabilidades de que un individuo pase de un estadio al siguiente. F_3 es la fertilidad de las hembras gestantes que son las únicas que aportan al estadio 1 (neonatos). Debido a que en este modelo la duración del

estadio juvenil es de más de un año, en la fecha de su cumpleaños un individuo juvenil puede permanecer en el estadio juvenil o pasar al estadio adulto. Por este motivo el estadio juvenil (2) tiene una probabilidad de aportar al estadio adulto (G_2) y otra de mantenerse en el mismo estadio (P_2) (Caswell 1989).

Este modelo puede formularse en forma matricial de la siguiente manera:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_3 & 0 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & 0 & G_4 \\ 0 & 0 & G_3 & 0 \end{pmatrix}$$

Donde A es llamada matriz de proyección. Los elementos de A son los parámetros de historia de vida y poblacionales descriptos anteriormente. G_i y P_i (donde i denota distintos estadios) fueron calculados de acuerdo a Crouse et al. (1987) de la siguiente manera:

$$G_i = \frac{p_i^{d_j}(1-p_i)}{1-p_i^{d_j}} \quad \text{y} \quad P_i = \left(\frac{1-p_i^{d_j-1}}{1-p_i^{d_j}} \right) p_i$$

Donde p_i es la supervivencia estimada para cada estadio y d_j es la duración (en años) de cada estadio. Los valores de fertilidad y duración del período de gestación y reposo reproductivo fueron tomados de los resultados de la Parte 2 y los de duración de cada estadio y edad de madurez sexual de los resultados de la Parte 3.

La supervivencia específica por estadio (p_i) debió ser estimada por métodos indirectos. Estos métodos son comúnmente usados en biología pesquera debido a las dificultades existentes para estimar la supervivencia por métodos directos (Vetter 1988).

En este trabajo se estimó la mortalidad natural (M) mediante tres métodos indirectos: la ecuación de Pauly (1980) que estima M a partir de una relación empírica entre M y los parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy K y L_∞ y la temperatura media del ambiente (16°C); la ecuación de Hoenig (1983) que estima M a partir de la longevidad, mediante una relación empírica; y la ecuación de Jensen (1996) que estima M a partir de K . Todos estos métodos producen estimaciones puntuales de M y no brindan información sobre la varianza del valor estimado de M (Pascual & Iribarne 1993, Gunderson et al. 2003). Este hecho, unido a la naturaleza determinística del modelo mismo (Cortés 2002), produce estimaciones de r puntuales con rangos de variación completamente desconocidos. Una estrategia para tratar de remediar en parte este problema es estimar M por varios métodos distintos y variar su valor en el modelo creando distintos escenarios posibles. Sin embargo, esta estrategia no brinda información sobre la varianza inherente de cada estimación, y en el caso que todos los métodos empleados produzcan valores semejantes pero con intervalos de confianza amplios, se puede arribar a la conclusión errónea de que se está estimando M con una precisión mayor a la real (Cailliet 1992). En este trabajo se estimó la varianza de cada estimación de M mediante el método propuesto por Pascual & Iribarne (1993). Se construyeron intervalos de confianza de 95% para cada estimación.

Además de estimar M por métodos indirectos, se estimó la mortalidad total (Z) que sufre cada población actualmente. Z es la suma de la mortalidad natural (M) y la mortalidad por pesca (F) (Sparre & Venema 1995). Se estimó Z mediante el método de análisis de la curva de captura. Este método ha sido aplicado anteriormente a tres especies de elasmobranquios (Cortés & Parsons 1996, Simpfendorfer 1999b, Beerkircher et al. 2003) y estima Z a partir de la distribución de frecuencia de ocurrencia en las capturas por edad. En este trabajo se convirtieron las distribuciones de

frecuencias de tallas de las hembras de cada especie en edades, obteniéndose la distribución de frecuencia por edades. Las frecuencias de ocurrencia por edades fueron transformadas en logaritmo natural y se estimó la ecuación de la recta de la rama descendente (derecha) de la relación entre las edades y los logaritmos naturales del número de individuos por grupo de edad. La pendiente de esta recta es $-Z$ (Sparre & Venema 1995, Cortés & Parsons 1996, Simpfendorfer 1999b, Beerkircher et al. 2003). Se estimó el intervalo de confianza de Z según Zar (1984).

Con estos datos se calcularon los autovalores y autovectores de la matriz de proyección. El autovalor dominante es λ . Si λ es 1 la población está en equilibrio, si es mayor de 1 la población crece y si es menor a 1 el tamaño poblacional disminuye. Esto es así porque $\lambda = e^r$ (Caswell 1989). A su vez, el autovector izquierdo de A es la estructura de estadios estable de la población y los elementos del autovector derecho son los valores reproductivos de cada estadio de la población (Caswell 1989).

Para evaluar la sensibilidad de r a los distintos elementos de la matriz A se realizó un análisis de elasticidad (Caswell 1989, de Kroon et al. 2000). En términos biológicos el análisis de elasticidad brinda información importante sobre una población ya que identifica los parámetros (poblacionales y de historia de vida) y los estadios que ejercen mayor influencia sobre el crecimiento de la población (Heppell et al. 1999, Cortés 2002). La elasticidad se define como la sensibilidad proporcional de r hacia un elemento de A y mide el cambio proporcional que se produce en λ cuando un parámetro dado sufre un cambio (Caswell 1989). Matemáticamente, la elasticidad (e_{ij}) se define de la siguiente forma (Caswell 1989):

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln a_{ij}}$$

Donde a_{ij} es un elemento de la matriz de proyección. Una importante propiedad de e_{ij} es que la suma de las elasticidades de una matriz es 1 (Caswell 1989, de Kroon et al. 2000), por lo que las e_{ij} de un determinado estadio pueden sumarse y así identificar los estadios que ejercen más influencia en la dinámica de una población (Heppell et al. 1999, Cortés 2002).

Se desarrollaron distintos análisis, de manera de obtener distintos escenarios posibles para evaluar diferentes posibilidades de manejo de cada especie. El número y las situaciones de los escenarios variaron entre las especies y se detallan en cada capítulo. No obstante, el escenario base que siempre se modeló fue la ausencia de impacto humano (i.e. $Z = M$).

Las capturas de la pesquería recreativa de Bahía San Blas de cada temporada de pesca fueron estimadas ponderando la captura diaria media por los días de duración de la temporada de pesca. La hipótesis nula de no diferencias entre las tres temporadas de pesca fue evaluada mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1984). Cuando se detectaron diferencias significativas, se llevó a cabo la prueba de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis para detectar cuáles temporadas fueron diferentes (Conover 1980).

En cada individuo examinado se observó la ubicación y el daño producido por el anzuelo. Se distinguió entre individuos en los que el anzuelo había perforado o dañado órganos internos (esófago, estómago, hígado, corazón, branquias) e individuos que tenían sólo daños superficiales (epidermis, dermis, tejido muscular subcutáneo). También se cuantificó el número de individuos con evidencias de haber tenido y sobrevivido a un encuentro anterior con un anzuelo.

Dinámica poblacional y conservación de *Carcharias taurus*

Introducción

Varias poblaciones de *Carcharias taurus* han sufrido importantes disminuciones en su tamaño durante los últimos 40 años (Compagno 2001). En Australia existen presumiblemente dos poblaciones de *C. taurus*: una con su centro de distribución en el extremo sudeste y otra con centro de distribución en el extremo sudoeste del país, separadas por la Gran Bahía Australiana (Pollard et al. 1996, Environment Australia 2000). La población sudeste ha sufrido niveles de extracción muy elevados desde 1960, debidos principalmente a la actividad de pesquerías recreativas como la caza submarina y la pesca con caña (Pollard et al. 1996, Smith & Pollard 1999, Environment Australia 2000, Compagno 2001). Durante las décadas de 1960 y 1970, 405 individuos de *C. taurus* fueron capturados por pescadores recreativos en 460 km de costa del Estado de Nueva Gales del Sur, Australia (Environment Australia 2000). Por otra parte, se estima que la caza submarina ha capturado un número varias veces mayor (Pollard et al. 1996, Environment Australia 2000). En 1979, los pescadores recreativos dejaron voluntariamente de pescar a la especie debido a la percepción de que su tamaño poblacional había disminuido drásticamente y en 1984 *C. taurus* se convirtió en el primer tiburón en el mundo en recibir protección legal cuando el Estado de Nueva Gales del Sur prohibió la captura de la especie en aguas bajo su jurisdicción (Pollard et al. 1996, Smith & Pollard 1999, Environment Australia 2000). Las últimas estimaciones indican que, en el sudeste de Australia, sobreviven actualmente menos de 1000 individuos y que posiblemente la población esté sufriendo el efecto Allee (i.e.

disminución del *fitness* a medida que la densidad o abundancia disminuyen; Liermann & Hilborn 2001) (Environment Australia 2000).

En el Atlántico Noroccidental la situación no es muy diferente. Musick et al. (1993) reportaron una disminución del 80% en la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de *C. taurus* entre 1974 y 1991 dentro y frente a la Bahía de Chesapeake. Además, la especie desapareció de regiones de los estados de Carolina del Norte y Florida (Estados Unidos) donde antes era común (Castro et al. 1999). Estas disminuciones llevaron a la prohibición de toda pesca dirigida (recreativa y comercial) a *C. taurus* en la costa atlántica de Estados Unidos (Castro et al. 1999).

En KwaZulu-Natal, Sudáfrica, la CPUE de *C. taurus* en las redes de protección de bañistas disminuyó aproximadamente un 32% entre 1966 y 1990 (Dudley & Cliff 1993). Los pescadores recreativos continúan buscando esta especie en las costas sudafricanas (Compagno 2001). Actualmente existen propuestas para no permitir la comercialización de productos de *C. taurus* en Sudáfrica como una medida para disminuir las capturas (Compagno 2001).

No existen datos de tendencias de capturas o evaluaciones de poblaciones en otras regiones del mundo, sin embargo *C. taurus* es explotado comercialmente en África Noroccidental, India, Pakistán y, especialmente en el Pacífico Noroccidental, donde es particularmente apreciado para consumo (Compagno 2001). Esto permite suponer que la situación de esas poblaciones puede ser similar a las de Australia y Estados Unidos.

En el Atlántico Sudoccidental, *C. taurus* soporta mortalidad por pesca en Brasil, Uruguay y Argentina. En Brasil, *C. taurus* es pescado tanto por pescadores artesanales (Charvet 1995a) como por la flota industrial (Nisa-Castro-Neto 2000), en los estados de São Paulo (Sadowsky 1971b), Paraná (Charvet 1995a,b), Santa Catarina (Grupo de Estudos Pesqueiros da Universidade do Vale do Itajaí 2001, 2002) y Rio Grande do Sul

(Haimovici & Mendonça 1996). Sadowsky (1971b) reportó que en las décadas de 1960 y 1970, *C. taurus* era el elasmobranquio con mayor demanda comercial y precio más alto en Cananéia, São Paulo. En esa región, *C. taurus* era común en las capturas de la pesca artesanal (Sadowsky 1970b, 1971b). Sin embargo en 1995 y 1996, las capturas de tiburones estuvieron mayormente compuestas por especies de los géneros *Carcharhinus*, *Mustelus*, *Rhizoprionodon* y *Sphyrna*, con muy bajas proporciones de *C. taurus* (Mendonça & Katsuragawa 1997). Esta disminución en las capturas de *C. taurus* está correlacionada con una importante disminución de la abundancia y diversidad de elasmobranquios en Cananéia, debida a la explotación pesquera (Gonzalez & Rotundo 1997). En el Estado de Santa Catarina se reportaron oficialmente 16066 y 35956 kg de *C. taurus* desembarcados en 2000 y 2001, respectivamente (Grupo de Estudos Pesqueiros da Universidade do Vale do Itajaí 2001, 2002).

En Uruguay, *C. taurus* es explotado casi exclusivamente por una flota artesanal cuyas capturas anuales entre 1979 y 1997 oscilaron entre 180 y 58798 kg (Nion 1999).

En Argentina, la flota costera bonaerense pesca *C. taurus* como captura incidental usando redes de arrastre de fondo y agalleras (Chiaramonte 1998a, Lagos 2001, obs. pers.). Además, la especie es explotada por pescadores recreativos a lo largo de toda la costa bonaerense (Lucifora 2001).

Está claro que la principal amenaza para la conservación de las distintas poblaciones de *C. taurus* es la explotación pesquera (Smith & Pollard 1999) y que, por lo menos en un caso (sudeste de Australia), la pesca recreativa llevó a una disminución acentuada del tamaño poblacional (Pollard et al. 1996, Environment Australia 2000, Compagno 2001). Por este motivo, el efecto de la pesca recreativa no puede ser descartado y debe ser estimado en cualquier evaluación de *C. taurus*.

En este capítulo se compara el efecto de la pesca recreativa sobre *C. taurus* en Bahía Anegada y se evalúa el estado actual de la población de *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental a través del análisis demográfico.

Materiales y Métodos

La dinámica poblacional de *Carcharias taurus* en el Atlántico Sudoccidental fue analizada a través de un modelo matricial estructurado por estadios (ver Metodología General de Dinámica Poblacional y Conservación). Los estadios considerados fueron: neonatos (duración: 1 año), juveniles (duración: 6 años), adultas gestantes (duración: 1 año) y hembras en reposo (duración: 1 año). Los valores de edades de los distintos estadios (empleados para asignar la duración de cada estadio) fueron tomados del Capítulo 6. La fecundidad empleada fue de 1 cría hembra producida en cada gestación (Gilmore et al. 1983).

La supervivencia fue considerada invariante entre estadios. Este supuesto es común en el análisis poblacional de condriictios. Algunos autores recomiendan multiplicar por dos el valor de mortalidad para el estadio de neonatos (Cortés 1998, Simpfendorfer 1999c). Sin embargo dado el gran tamaño de los neonatos de *C. taurus* (aproximadamente 100 cm de LT, Gilmore et al. 1983), la supervivencia de los neonatos puede ser muy similar a la de los juveniles.

Con los tres valores de mortalidad natural (M) obtenidos se construyeron tres escenarios básicos, i.e. sin impacto humano (escenarios 1, 2 y 3 con M_{Hoenig} , M_{Jensen} y M_{Pauly} , respectivamente). Con los valores de mortalidad total (Z) estimados mediante el análisis de la curva de captura se construyeron 4 escenarios posibles: en el escenario 4 se aplicó Z a todos los estadios, en el escenario 5 se aplicó Z a juveniles y adultos, en el

escenario 6 se aplicó Z sólo a adultos y en el escenario 7 se aplicó Z a juveniles y adultas en reposo.

En los escenarios 8, 9 y 10 se simularon distintas estrategias de conservación y manejo protegiendo distintos estadios, asumiendo una población estable (i.e. $r = 0$). En cada uno de estos escenarios se calculó la F crítica, es decir la F máxima aplicable sin hacer que la población decrezca (Brewster-Geisz & Miller 2000). En el escenario 8 se aplicó F sólo a los neonatos (equivalente a una talla máxima de captura de ~ 110 cm de LT); en el escenario 9 se aplicó F sólo a hembras adultas en reposo (equivalente a un cierre total de áreas de cría con talla mínima de captura de ~ 220 cm de LT); y en el escenario 10 se aplicó F a todos los estadios por igual (equivalente a aplicar una disminución del esfuerzo pesquero en toda el área de distribución de la población).

Las capturas de la pesquería artesanal de Uruguay fueron obtenidas de Nion (1999), quien reportó las capturas en kilogramos por año. Asumiendo que la estructura de tallas de los individuos de *C. taurus* capturados en Uruguay es similar a la de Bahía Anegada, se transformó la captura en peso de Nion (1999) a número de individuos considerando que el peso promedio de *C. taurus* en Bahía Anegada es de ~ 70 kg. El mismo razonamiento se aplicó a las capturas de la pesca industrial en Santa Catarina, Brasil (Grupo de Estudos Pesqueiros da Universidade do Vale do Itajaí 2001, 2002).

Resultados

Los valores de M calculados y sus intervalos de confianza del 95% (entre paréntesis) fueron: $M_{\text{Hoenig}} = 0,205$ (0,160-0,259); $M_{\text{Jensen}} = 0,211$ (0,044-0,377); $M_{\text{Pauly}} = 0,198$ (0,179-0,220). El valor de Z estimado a partir de la curva de captura fue de 0,476 (intervalo de confianza del 95%: 0,434-0,517). La Fig. 14.1 muestra la distribución de

frecuencia de tallas (Fig. 14.1a) de donde se obtuvo la distribución de frecuencia de edades (a partir de los datos de crecimiento del Capítulo 6) para realizar el análisis de la curva de captura (Fig. 14.1b).

Los tres escenarios básicos (1, 2 y 3) produjeron estimaciones de r menores a 0, lo que implica una población en disminución aún sin impacto humano. Sin embargo, los valores de r estimados para el límite superior e inferior de los intervalos de confianza de M_{hoenig} y M_{Jensen} incluyen al 0 (escenarios 1 y 2), por lo que lo más probable es que la población de *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental, en ausencia de explotación humana, esté en estado estacionario, i.e. $r = 0$ (Tabla 14.1).

Los valores de elasticidad indican que el estadio más influyente sobre r es el estadio juvenil ($e_{\text{juvenil}} = 37,89\%$), seguido de las hembras gestantes ($e_{\text{gestante}} = 31,05\%$) y hembras en reposo ($e_{\text{reposo}} = 22\%$). La elasticidad de neonatos fue la menor ($e_{\text{neonato}} = 9,06\%$; Fig. 14.2).

Los tres escenarios que recrean las posibles situaciones actuales (4, 5 y 6) muestran que la población de *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental no puede sostener los actuales niveles de mortalidad inducidos por el hombre (Tabla 14.1). El nivel actual de F implica una disminución de la supervivencia de los estadios juveniles y adultos del 35,6%. Según los valores de elasticidades obtenidos, para compensar este nivel de explotación la población debería incrementar la supervivencia de los neonatos o la fertilidad 3,6 veces (Tabla 14.1).

La estructura de estadios de la población también cambió notablemente con el nivel actual de explotación, aumentando considerablemente la proporción de individuos en el estadio juvenil y disminuyendo la proporción de individuos adultos (Figura 14.3a,b). En los escenarios que simulan una explotación sustentable, la estructura estable de la población es prácticamente igual a la de los escenarios sin explotación (Fig. 14.3a,c).

Los escenarios 8, 9 y 10 muestran que extracciones sustentables son posibles con valores de F sumamente bajos, menores a 0,05 (Fig. 14.4). El escenario 7 (explotación de neonatos exclusivamente) fue el que permitió el mayor nivel de F (0,0379; Fig. 14.4a) mientras que la explotación de todos los estadios (escenario 9) produjo el menor valor posible de F sustentable (0,0032; Fig. 14.4c). La explotación de adultas en reposo produjo un valor intermedio de F sustentable (0,0158; Fig. 14.4b).

Las estimaciones de captura de la pesca recreativa de Bahía San Blas indican que se capturaron 123 (intervalo de confianza de 95%: 56-191) individuos de *C. taurus* en la temporada 1998-99, 313 (233-379) individuos en 1999-2000, y 453 (336-570) individuos en 2000-01. Las diferencias en las capturas entre las tres temporadas fueron estadísticamente significativas (Prueba de Kruskal-Wallis; $H = 21,026$; g.l. = 2 y 154; $P < 0,0001$), con las mayores capturas en 2000-01, seguidas de 1999-00 y 1998-99 (Prueba de comparaciones múltiples de Kruskal Wallis; $P < 0,025$).

Según los datos de Nion (1999), las pesquerías artesanales uruguayas capturan un promedio de 247 individuos por año (rango = 19-840 individuos). La conversión de las capturas de peso a número de individuos mostró que en 2000 y 2001 la flota industrial de Santa Catarina capturó 229 y 513 individuos de *C. taurus*, respectivamente.

De 175 individuos examinados, en 153 (87,4%) el anzuelo había dañado órganos internos, causando oclusión y perforación esofágica o estomacal, y/o laceración del pericardio, corazón e hígado; en 1 (0,6%) el anzuelo se había alojado en las branquias, causando la destrucción parcial de varios arcos branquiales; en 20 (11,4%) el anzuelo se había clavado en la boca, sin causar daños a órganos importantes; y en 1 (0,6%) el anzuelo se clavó en la parte externa del vientre, sin perforar la pared del cuerpo y, por lo tanto, sin causar daños a los órganos internos. Sólo un individuo mostró indicios de haber tenido contacto previo con otro anzuelo, ya que en su estómago se halló un

anzuelo y parte de una línea de pesca variada (i.e. dirigida a teleósteos y pequeños condriktios).

Discusión

Los resultados de los escenarios básicos (i.e. sin F) son coincidentes con los análisis demográficos previos en que las poblaciones de *Carcharias taurus* tienen tasas de crecimiento poblacional muy cercanas a cero o incluso negativas. Mollet & Cailliet (2002) desarrollaron varios tipos de modelos demográficos y compararon sus resultados. Hallaron que, según el modelo usado, r varió entre -0,00396 y 0,006916, lo que sugiere una población en equilibrio (Mollet & Cailliet 2002). Además, encontraron que los modelos que no tienen en cuenta un estadio de reposo sexual subestiman el valor de r (Mollet & Cailliet 2002). Aún así, los valores de r que obtuvieron Mollet & Cailliet (2002) usando modelos que sí tienen en cuenta el estadio de reposo sexual (i.e. 0.004675-0.006916) fueron mayores a los obtenidos en este trabajo. Esto es debido a que Mollet & Cailliet (2002) calcularon M_{Hoenig} con un valor de longevidad de 25 años lo que produce valores de supervivencia mayores a los calculados en este trabajo. En cambio, Cortés (2002) con una longevidad variada aleatoriamente entre 17 (tomado como valor más probable) y 22 (máximo alcanzable) años obtuvo un valor medio de r de -0,0222 (intervalo de confianza 95%: -0,0440--0,0040). Estos valores son mucho más cercanos a los obtenidos en este trabajo con una longevidad similar. El uso de un valor de longevidad de 18 años preferentemente sobre 25 ó 35 años está basado en la comparación de las máximas edades registradas en cautiverio, de lecturas de vértebras y del cálculo de longevidad según Taylor (1958), las que confluyen todas en 16-18 años (ver Capítulo 6).

Si bien los valores de r estimados fueron todos negativos, cuando se tiene en cuenta la variabilidad propia de cada estimación de M , los valores de r estimados son indistinguibles de cero en dos de los tres escenarios base (Tabla 14.1). Esto indica que la población de *C. taurus*, en ausencia de impacto humano es estable.

El bajo valor de r de las distintas poblaciones de *C. taurus* (Cortés 2002, Mollet & Cailliet 2002, este trabajo) indica que la especie soporta bajos niveles de explotación. De hecho, las evidencias actuales apoyan esa baja capacidad de respuesta a la explotación (e.g. Musick et al. 1993, Pollard et al. 1996, Smith & Pollard 1999, Environment Australia 2000). Smith et al. (1998) propusieron que *C. taurus* tiene una capacidad de reconstrucción poblacional relativamente grande comparada con la de otros tiburones costeros grandes, sin embargo en sus cálculos usaron una edad de madurez sexual de 6 años (1 año menor a la usada en este trabajo); y una longevidad de 35 años (17 años mayor a la considerada aquí) que se traduce en una estimación de M_{Hoenig} menor que la de este trabajo. Estas diferencias pueden resultar en una tasa intrínseca de crecimiento poblacional mayor, ya que implican una menor mortalidad natural y mayor vida reproductiva (i.e. mayor producción de crías por hembra).

Los niveles de F sustentables calculados son muy bajos (menores a 0,04; Fig. 14.4). Estos valores son similares a los estimados para otros tiburones costeros longevos. Por ejemplo, solamente valores de F menores a 0,1 son sustentables para *Carcharhinus plumbeus* (Sminkey & Musick 1996, Cortés 1998, 1999b, Brewster-Geisz & Miller 2000), *Carcharhinus limbatus* (Cortés 1998) y *Carcharhinus obscurus* (Cortés 1998, Simpfendorfer 1999c).

El análisis de elasticidad no difirió de las elasticidades calculadas para otras poblaciones de *C. taurus* (Cortés 2002, Mollet & Cailliet 2002). Los tres análisis muestran que los estadios con las mayores elasticidades son adultos y juveniles, con la

elasticidad de los adultos un poco mayor que las de los juveniles. Esto es debido a que la mayoría de los individuos de la población se encuentran en el estadio juvenil, aunque los mayores valores reproductivos son los de los estadios adultos. Esta diferencia en valor reproductivo compensa la menor cantidad de individuos adultos en la población, aumentando la elasticidad de este estadio. Entre los vertebrados marinos longevos, este patrón es propio de especies con edad de madurez temprana y/o con altas supervivencias de adultos (Heppell et al. 1999). *C. taurus* tiene una edad de madurez temprana cuando se compara con otros tiburones costeros grandes (e.g. *Carcharhinus brachyurus*, Walter & Ebert 1991, Capítulo 7; *Carcharhinus obscurus*, Natanson et al. 1995, Natanson & Kohler 1996; *Carcharhinus leucas*, Wintner et al. 2002; *Carcharhinus plumbeus*, Casey et al. 1985, Sminkey & Musick 1995, Casey & Natanson 1992; *Negaprion brevirostris*, Gruber & Stout 1983) y su supervivencia es mayor a 0,80; por lo que se ajusta bien al patrón descrito por Heppell et al. (1999).

En todos los escenarios en que se aplicó el valor de Z calculado a partir del análisis de la curva de captura, r fue negativa con intervalos de confianza que no incluyen al cero (Tabla 14.1), lo que indica una población decreciente. El análisis de curva de captura para calcular Z asume que los grupos de edad empleados en el análisis tienen abundancias relativas constantes entre sí (Vetter 1988). Esto indica que, si existe migración diferencial, la relación entre edades puede ser cambiante y la estimación de Z puede no ser precisa. En este trabajo se calculó Z con las abundancias de las edades correspondientes a hembras adultas. Dado que no existen diferencias en las tallas de hembras adultas del área de estudio y otras zonas y que todas las tallas de hembras adultas están presentes en todas las zonas (Capítulo 2), el supuesto de abundancias relativas constantes entre hembras adultas parece no haber sido violado. Esto sugiere que el escenario más probable es el número 6, en el que se aplica Z sólo a hembras

adultas. Este escenario indica que la población disminuye a un ritmo de casi el 11% anual (Tabla 14.1). Aún así, este escenario no incluye la mortalidad por pesca artesanal sobre juveniles que ocurre en toda el área de distribución de la población (Charvet 1995b, Nion 1999, Nisa-Castro-Neto 2000, este trabajo) y sobre neonatos en las áreas de cría (Charvet 1995b, Nisa-Castro-Neto 2000), por lo que la tasa de crecimiento poblacional puede ser aún menor.

Los modelos estructurados por edades o estadios asumen que la población no tiene respuestas denso-dependientes al aumento en la mortalidad. Hasta el momento hay pocos datos sobre el funcionamiento de procesos de compensación denso-dependientes en elasmobranquios (Cortés 1998, 2002, Walker 1998). Aún así, las posibles respuestas denso-dependientes de los elasmobranquios son limitadas (Holden 1973). Los elasmobranquios vivíparos tienen una fecundidad restringida por el espacio corporal (Holden 1973), por lo que un aumento en la fecundidad como respuesta es poco probable (Cortés 2002). Más aún, en el caso de *C. taurus* la fecundidad es invariablemente de 2 crías por ciclo reproductivo debido al modo reproductivo adelfofágico de la especie (Gilmore et al. 1983). Otra posible respuesta es un aumento en la tasa de crecimiento debido a la mayor cantidad de alimento por individuo existente, al disminuir el tamaño poblacional (Holden 1973, Sminkey & Musick 1995). Una tercera posible respuesta denso-dependiente es un aumento en la supervivencia de neonatos y juveniles debido a la menor presión de predación por la disminución de la abundancia de tiburones grandes que son los potenciales predadores de neonatos y juveniles (Sminkey & Musick 1995, Walker 1998). Sminkey & Musick (1995) compararon el patrón de crecimiento de una población de *Carcharhinus plumbeus* antes y después de ser explotada comercialmente. El único indicio de compensación denso-dependiente que hallaron fue un leve aumento de la tasa de crecimiento de juveniles,

aunque este aumento no se tradujo en una disminución de la edad de madurez sexual (Sminkey & Musick 1995). Es posible también que, debido a la supervivencia naturalmente alta que tienen los estadios juveniles y adultos de *C. taurus*, existan pocas posibilidades de aumentar esa supervivencia hasta niveles que permitan soportar una mortalidad moderada o alta (Cortés 1999b).

El análisis de elasticidad puede ser usado como una aproximación de la respuesta compensatoria que debe ocurrir en un estadio para sostener un incremento de la mortalidad en otro estadio (Heppell et al. 1999, Cortés 2002, Mollet & Cailliet 2002). Para mantener una población estable con un aumento del 36% de la mortalidad (como el observado en este trabajo), la supervivencia de los neonatos debería aumentar más de 2 ó 3 veces dependiendo del escenario considerado (Tabla 14.1), lo que excede claramente la posibilidad de la población y es biológicamente imposible. Esto muestra que, aunque es posible, y esperable, que exista una respuesta denso-dependiente, es probable que esta sea de un nivel tan bajo que no alcance a compensar las pérdidas que ocasiona una explotación comercial (Sminkey & Musick 1995). Es posible que un nivel bajo de compensación denso-dependiente haya evolucionado en *C. taurus*, y en otros organismos longevos, como respuesta a altas supervivencias de adultos y juveniles, lo que lleva a tamaños poblaciones estables o poco variables.

El número de individuos capturados en la pesquería recreativa de Bahía San Blas indica que el efecto de esta pesquería es, al menos, comparable al de la pesquería artesanal de Uruguay y al de la pesca industrial de Santa Catarina, Brasil. Aunque la percepción popular es que la pesca recreativa tiene un efecto insignificante con respecto a la pesca industrial, a menudo este no es el caso en lo referente a elasmobranquios. Por ejemplo, la población de *C. taurus* del sudeste de Australia fue casi extirpada por la acción, principalmente, de actividades recreativas como la caza submarina y, en menor

medida, la pesca con caña (Pollard et al. 1996, Smith & Pollard 1999, Environment Australia 2000, Compagno 2001). En la costa de California (Estados Unidos), la presión de pesca recreativa sobre *Triakis semifasciata* es hasta 26 veces mayor que la de la pesca industrial (Smith & Abramson 1990). En toda la costa este de Estados Unidos los pescadores recreativos capturaron, durante 1977, más de 230000 tiburones (Casey & Hoey 1985) y desde 1971 a 1981 la pesca recreativa fue la actividad pesquera que extrajo la mayor biomasa de grandes tiburones en la costa atlántica y del Golfo de México de Estados Unidos (Anderson 1985). En Argentina, *C. taurus* es capturado por pescadores recreativos en toda la costa de la Provincia de Buenos Aires (Lucifora 2001). Aunque se liberen todos los individuos capturados, probablemente la mortalidad no disminuiría demasiado ya que, en los tres años de muestreo, se observó un sólo individuo de *C. taurus* conteniendo anzuelos o restos de líneas de pesca de tiburón que indiquen que sobrevive, al menos, una proporción de los individuos que escapan. Además, el 88% de los individuos capturados tenía órganos internos dañados por el anzuelo. Aunque no se hizo ninguna estimación de la mortalidad debida a las lesiones de los anzuelos en los individuos que escapan, existen evidencias que muestran que, en *Prionace glauca*, las heridas de anzuelos provocan traumas severos (Borucinska et al. 2002) que disminuyen notablemente las posibilidades de vida del individuo y pueden llevar a la muerte (Borucinska et al. 2001). Teniendo en cuenta estos resultados, aún si la pesquería se reconvirtiera a una pesquería de pesca y devolución, se deberían realizar cambios sustanciales en la operatoria de pesca para asegurar la supervivencia de algunos de los individuos liberados.

Actualmente, *C. taurus* está categorizada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como una especie globalmente vulnerable a la extinción, con la población del sudeste de Australia considerada como en peligro de

extinción (Camhi et al. 1998) (para una descripción detallada de las categorías de la UICN, ver IUCN 2001). La categorización de en peligro de extinción está basada en los criterios A1a,b y A2d, que establecen que se observó, estimó, infirió o sospechó una reducción poblacional en el pasado de al menos el 50% en 10 años o tres generaciones (A1) evidenciado por observación directa (a) o de índices de abundancia (b) y se proyecta o sospecha una disminución poblacional en el futuro de al menos el 50% en 10 años o tres generaciones (A2) debido a los actuales niveles de explotación (d) (Camhi et al. 1998). El análisis desarrollado en este trabajo revela que, en el escenario de explotación actual más probable, la población de *C. taurus* del Atlántico Sudoccidental disminuye a un ritmo de un 11% anual (Tabla 14.1). Esto indica que es posible que ocurra una reducción del tamaño poblacional de al menos el 80% en los próximos 10 años, criterio que es empleado por la UICN para categorizar a una población como en peligro crítico de extinción (IUCN 2001). Estas evidencias, sumadas a los ejemplos de declinación de las poblaciones del Atlántico Noroccidental y sudeste de Australia, indican que se debe disminuir sustancialmente o eliminar toda explotación de *C. taurus* en la región. Aún las presiones consideradas tradicionalmente como menores (i.e. pesca recreativa) deben ser limitadas, ya que su efecto sobre la población de *C. taurus* es comparable al de las pesquerías comerciales.

El carácter migratorio de la población y la ubicación de distintos eventos importantes del ciclo de vida en áreas que están bajo jurisdicción de tres países distintos (Brasil, Uruguay y Argentina; Capítulo 2) (lo que no ocurre en las poblaciones del sudeste de Australia y Atlántico Noroccidental), hace necesario un plan de manejo y conservación común para toda la región.

Tabla 14.1. Resultados del modelo estructurado por estadios de la población del tiburón *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental. λ = tasa de crecimiento poblacional anual, r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 = número esperado de crías hembras producido por cada hembra adulta, G = tiempo generacional. Los valores entre paréntesis son los valores mínimo y máximo del intervalo de confianza de 95%. La columna Compensación muestra el valor por el que debería multiplicarse la supervivencia de los neonatos, para compensar el incremento en F simulado en cada escenario. Las condiciones de cada escenario se describen en Materiales y Métodos.

Escenario	λ	r	R_0	G	Compensación
1	0,967 (0,912-1,016)	-0,034 (-0,092-0,016)	0,704 (0,135-8,605)	10,324 (8,920-15,466)	
2	0,961 (0,799-1,149)	-0,039 (-0,224-0,139)	0,666 (0,135-8,605)	10,324 (8,920-15,466)	
3	0,974 (0,952-0,995)	-0,026 (-0,049-0,005)	0,761 (0,604-0,946)	10,483 (10,211-10,764)	
4	0,714 (0,681-0,749)	-0,337 (-0,384-0,289)	0,058 (0,041-0,082)	8,445 (8,289-8,624)	3,61
5	0,728 (0,696-0,762)	-0,317 (-0,362-0,272)	0,076 (0,057-0,104)	8,121 (7,932-8,335)	3,61
6	0,891 (0,884-0,898)	-0,116 (-0,123-0,107)	0,386 (0,368-0,409)	8,207 (8,098-8,347)	2,11
7	0,780 (0,756-0,806)	-0,248 (-0,280-0,215)	0,095 (0,071-0,127)	9,506 (9,461-9,571)	2,38

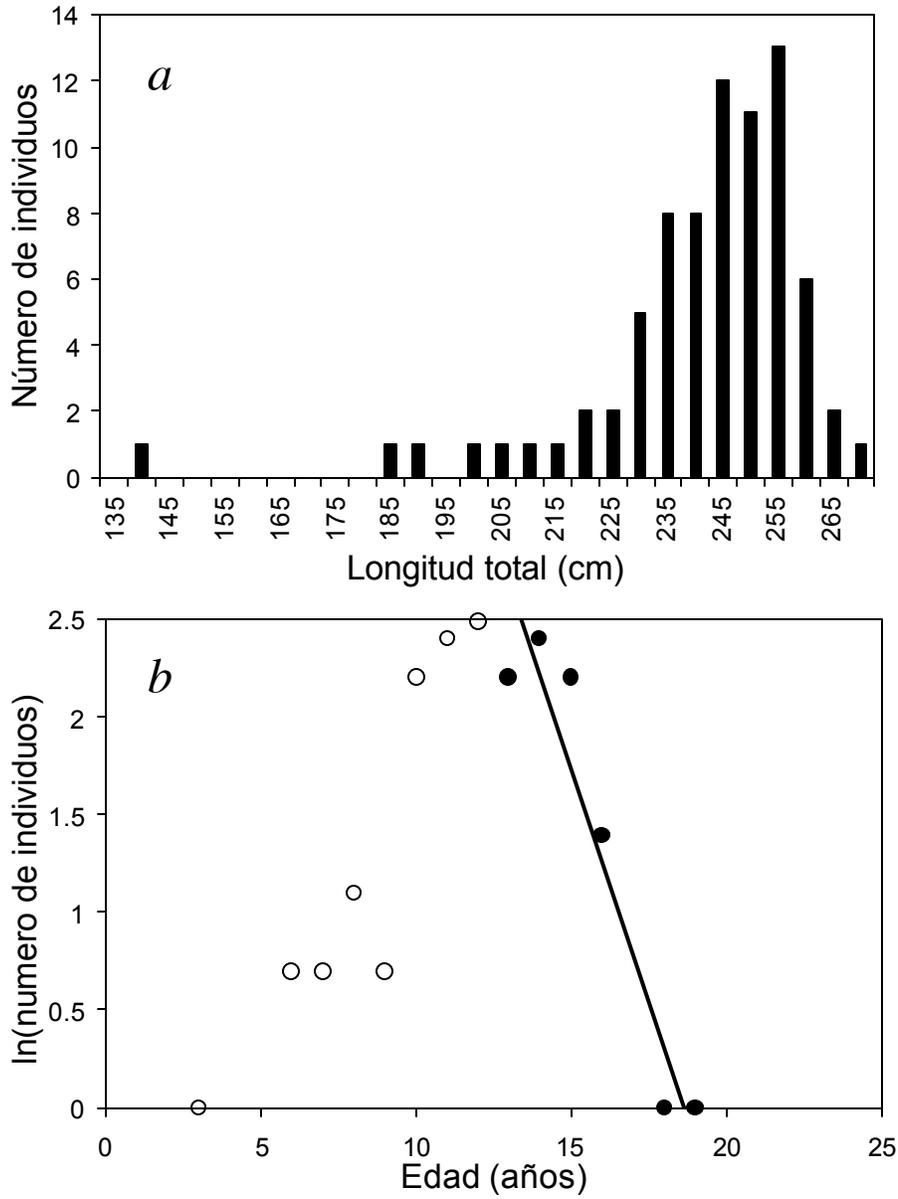


Figura 14.1. (a) Distribución de frecuencia de tallas del tiburón *Carcharias taurus* de Bahía Anegada, Argentina. (b) análisis de la curva de captura para calcular la mortalidad total (Z), los puntos negros son los incluidos en el análisis de regresión para estimar Z .

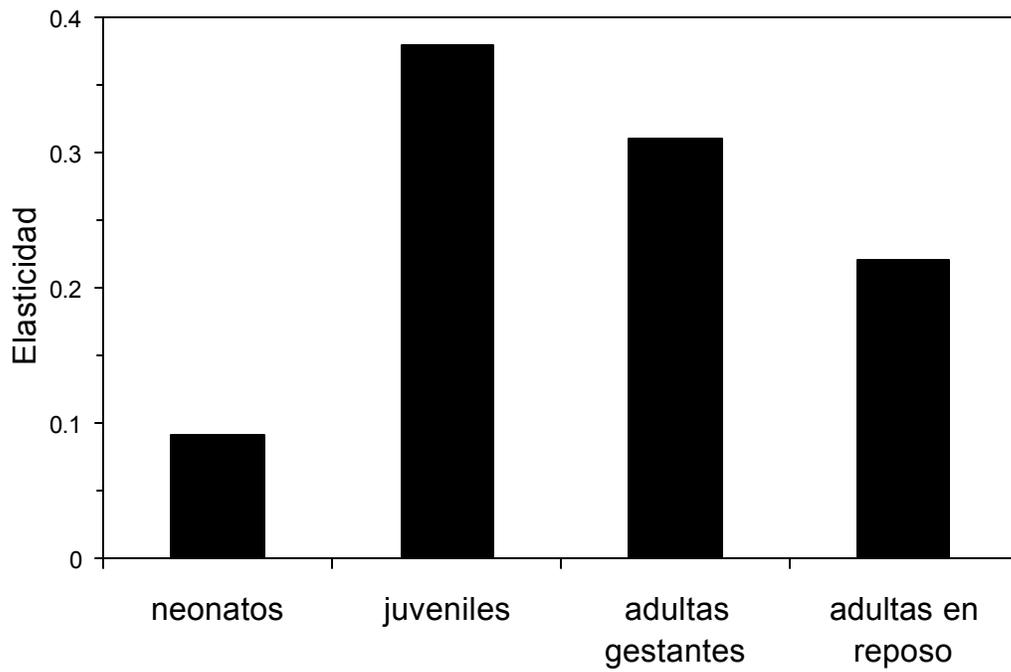


Figura 14.2. Elasticidad de cada estadio del tiburón *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental.

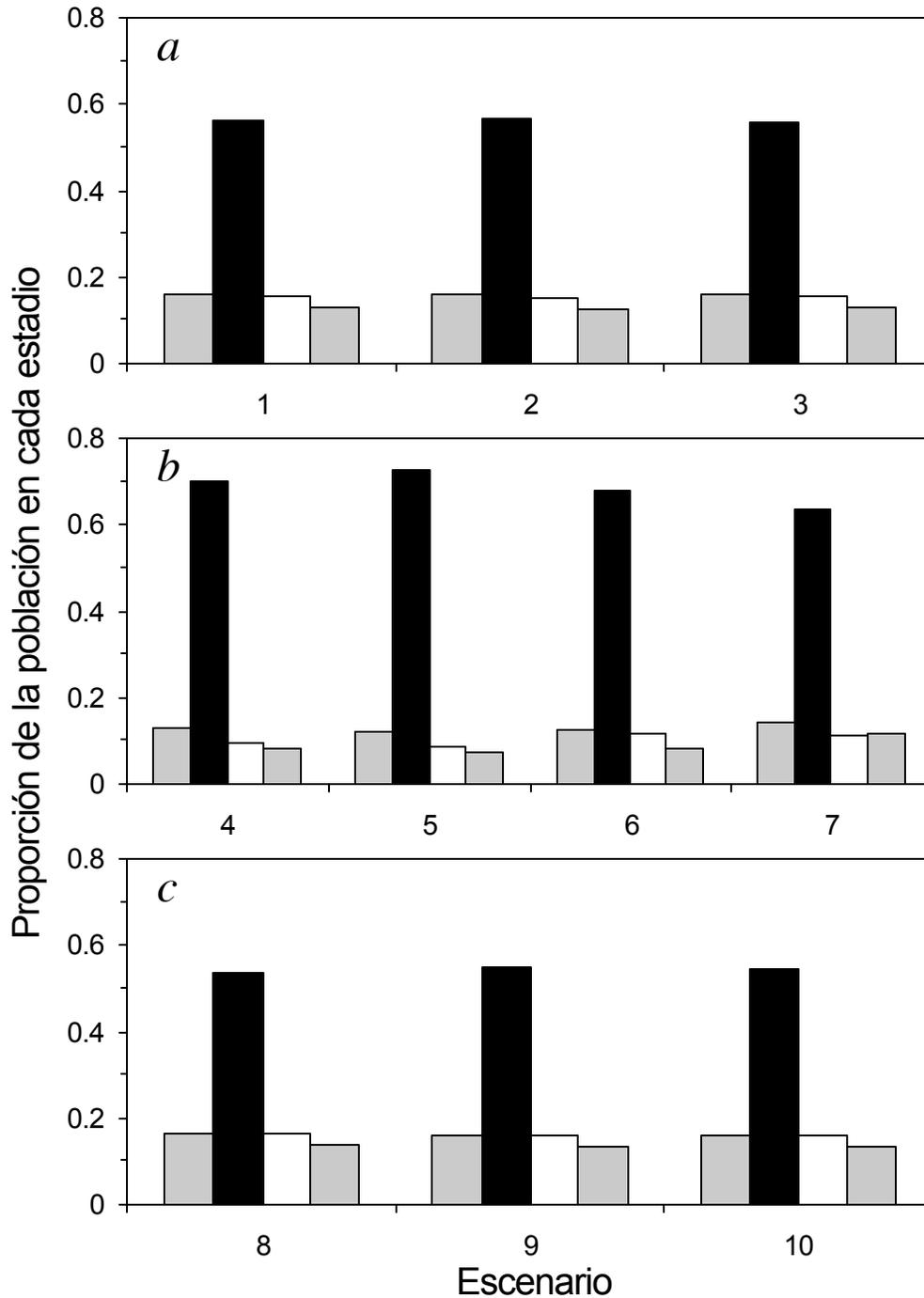


Figura 14.3. Estructura poblacional estable del tiburón *Carcharias taurus* del Atlántico Sudoccidental según distintos escenarios de mortalidad. (a) Población sujeta solamente a mortalidad natural; (b) escenarios incluyendo el nivel de mortalidad por pesca actual estimado a partir del análisis de la curva de captura; (c) escenarios con mortalidad por pesca sustentable. Los parámetros de cada escenario son descriptos en Materiales y Métodos. Barras grises: neonatos, barras negras: juveniles, barras blancas: adultas gestantes, barras rayadas: adultas en reposo.

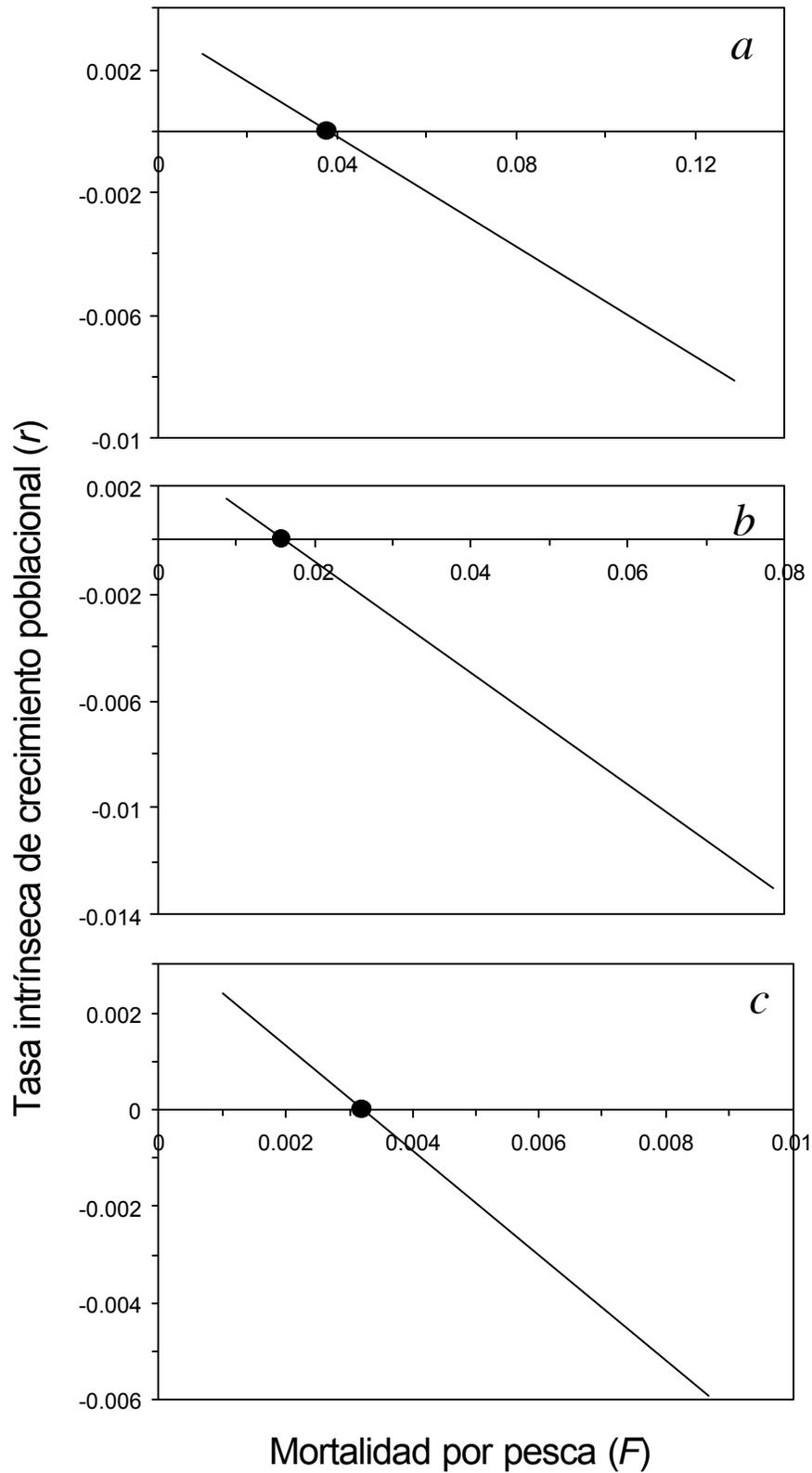


Figura 14.4. Nivel de mortalidad por pesca sustentable del tiburón *Carcharias taurus*, según tres estrategias de explotación. (a) explotación de neonatos exclusivamente; (b) explotación de adultos en reposo exclusivamente; y (c) explotación de todos los estadios.

Dinámica poblacional y conservación de *Carcharhinus*

brachyurus

Introducción

La historia de vida de *Carcharhinus brachyurus* es similar a la de otras especies grandes de su género, particularmente a la de *C. obscurus* (Capítulo 7). El patrón de historia de vida de *C. obscurus*, con elevada edad de madurez sexual, lento crecimiento (Natanson et al. 1995, Natanson & Kohler 1996), baja fecundidad (Clark & von Schmidt 1965, Bass et al. 1973, Villavicencio Garayzar 1996a), y baja mortalidad natural (Govender & Birnie 1997, Cortés 1998, Simpfendorfer 1999c) tiene como resultado una baja tasa de incremento poblacional y escasa capacidad de respuesta a la explotación (Cortés 1998, 2002, Smith et al. 1998, Simpfendorfer 1999c).

Las tendencias de la abundancia de las poblaciones explotadas de distintas especies de *Carcharhinus* confirman esta baja capacidad de respuesta a la explotación. Entre 1974 y 1991 las poblaciones de *C. obscurus* y *C. plumbeus* del Atlántico Noroccidental sufrieron una reducción de su abundancia de más del 90 y 60%, respectivamente (Musick et al. 1993). Desde esa fecha la situación no cambió sustancialmente y se estima que entre 1992 y 1998, la abundancia conjunta del grupo de especies grandes del género *Carcharhinus* de la misma región (*C. altimus*, *C. brevipinna*, *C. limbatus* y *C. obscurus* más las oceánicas *C. falciformis* y *C. signatus*) cayó el 61% (Baum et al. 2003). Esta sobreexplotación puede haber provocado la extinción ecológica de estos

predadores apicales, lo que puede llevar a cambios de grandes magnitudes en el ecosistema (Stevens et al. 2000, Baum et al. 2003).

C. brachyurus probablemente también tiene una reducida capacidad para sostener mortalidades inducidas por el hombre. Cortés (2002) realizó análisis demográficos de 41 poblaciones de 38 especies de tiburones incluyendo la población de *C. brachyurus* del Índico Sudoccidental. Esta población tuvo una de las tasas de crecimiento poblacional más bajas, similar a la de *C. obscurus* y *C. plumbeus* (Cortés 2002).

Existen pocos datos sobre los niveles de explotación que sufre *C. brachyurus* (Castro et al. 1999), pero se sabe que la especie es capturada en la mayor parte de su rango de distribución (Compagno 1984b). En Australia Occidental la especie es capturada en muy pequeña escala (Simpfendorfer 1999a), pero los desembarques comerciales de *C. brachyurus* en Australia Meridional aumentaron de menos de 5 toneladas en 1977 a 60 toneladas en 1990, con un máximo de 70 toneladas en 1988 (Castro et al. 1999). Además, la especie es capturada por pescadores recreativos en todo el sur de Australia (Stevens 1984) y por las redes de protección de playas en Nueva Gales del Sur (Krogh 1994) y, en menor proporción, en Queensland (Dudley & Gribble 1999). En Nueva Zelanda, entre 1986 y 1992, las flotas comerciales desembarcaron anualmente entre 16 y 24 toneladas de *C. brachyurus*, pero a partir de 1992, los desembarques aumentaron llegando a 51 toneladas en 1995 (Francis 1998, Francis & Shallard 1999). Menos de 50 individuos de *C. brachyurus* por año son capturados por pescadores recreativos en Nueva Zelanda (Francis 1998) y no se registran capturas de la especie en las redes de protección de playas de Dunedin, el único sistema de protección de playas de Nueva Zelanda (Martinson & Müller 1992). En Sudáfrica, el sistema de redes protectoras de KwaZulu-Natal capturó, entre 1978 y 1990, entre 9 y 421 individuos de *C. brachyurus* al año (Cliff & Dudley 1992). Allí, la especie también es capturada por pescadores

recreativos (Compagno et al. 1989, Smale 1991, Japp 1999). En el Mediterráneo Sudoccidental y Atlántico Nororiental, *C. brachyurus* es capturado incidentalmente por la flota comercial frente a las costas de Marruecos, sur de España y Portugal (Muñoz-Chápuli 1984), y Argelia (Hemida et al. 2002). En el Pacífico Nororiental, *C. brachyurus* es capturado por pescadores artesanales en la costa oeste de Baja California Sur, México (Villavicencio Garayzar 1996b), pero no en el interior del Golfo de California (Villavicencio Garayzar et al. 1997). En Japón, *C. brachyurus* es capturado por la flota atunera (Taniuchi 1990). La especie es capturada incidentalmente en otras partes de su área de distribución (Compagno 1984b).

En el Atlántico Sudoccidental, *C. brachyurus* sostiene la única pesquería dirigida a la especie en el mundo (Chiaramonte 1998a). Entre octubre y diciembre, la flota costera de Puerto Quequén captura unos 300 individuos de *C. brachyurus* por año (Chiaramonte 1998a). En el norte de la costa bonaerense, *C. brachyurus* es capturado, en bajas cantidades, en la pesquería multiespecífica costera (Lagos 2001). En todo el litoral bonaerense, *C. brachyurus* es buscado por pescadores recreativos (Chiaramonte 1998a, Lucifora 2001), aunque la cantidad de individuos capturados por la pesquería recreativa es desconocido (Lucifora 2001). En Uruguay existe una pesquería artesanal que captura anualmente entre 140 y 25000 toneladas de tiburones costeros del género *Carcharhinus* (Nion 1999). Parte de esta captura corresponde a *C. brachyurus*, aunque la proporción de esta especie en las capturas no se puede saber exactamente debido a la presencia de varias especies de *Carcharhinus* en el área de operación de la flota (Nion 1999). En el sur de Brasil, *C. brachyurus* es considerada una especie rara de presencia ocasional (Vooren 1997), aunque existen registros de capturas de esta especie por parte de la flota comercial (Soto 2000). *C. brachyurus* no es capturado en cantidades altas por las flotas

de palangreros que operan frente a las costas del sur de Brasil (Amorim et al. 1998), Uruguay y norte de Argentina (Marín et al. 1998).

Aunque las capturas de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental parecen escasas cuando se las compara con las de otros tiburones costeros, gran parte del volumen total de capturas se desconoce o no ha sido estimado. Esto impide evaluar en forma precisa el nivel de explotación y el estado de la población de *C. brachyurus* del Atlántico Sudoccidental. Teniendo en cuenta que la historia de vida de *C. brachyurus* es muy similar a la de especies con baja productividad (Cortés 2002, Capítulo 7), la población de *C. brachyurus* del Atlántico Sudoccidental podría ser afectada por niveles de pesca considerados bajos para otras especies. Por este motivo, en este capítulo se evalúa el estado de la población de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental a través de análisis demográficos, se calcula el máximo nivel de explotación sustentable posible de la población y se cuantifica la captura de esta especie en la pesquería recreativa de Bahía San Blas.

Materiales y Métodos

Para analizar la dinámica poblacional de *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental, se construyó un modelo matricial estructurado por estadios (ver Metodología General de Dinámica Poblacional y Conservación). El modelo constó de 7 estadios (Fig. 15.1): (1) neonatos (duración: 1 año), (2) hembras juveniles chicas (duración: 10 años), (3) hembras juveniles grandes o subadultas (duración: 11 años), (4) adultas gestantes chicas (222-241 cm de LT; duración: 9 años), (5) adultas gestantes grandes (241-258 cm de LT; duración: 1 año), (6) adultas chicas en reposo (duración: 1 año), (7) adultas grandes en reposo (duración: 1 año). La duración de cada estadio fue

tomada del patrón de crecimiento obtenido en el Capítulo 7. Este modelo permite tener en cuenta la correlación entre fecundidad y tamaño de las hembras, ya que la fertilidad de las hembras chicas y grandes puede ser diferente.

La mortalidad natural (M) de los neonatos fue considerada como 0,6. Este valor fue estimado por medio de marcado y recaptura para neonatos de *Negaprion brevirostris* (Manire & Gruber 1993), especie con una historia de vida similar a la de *C. brachyurus* (Cortés 2002). La mortalidad natural de los otros estadios fue considerada constante y se estimó mediante las ecuaciones de Hoenig (1983), Jensen (1996) y Pauly (1980). La mortalidad total (Z) fue estimada del análisis de la curva de captura. Se calculó el nivel de mortalidad por pesca que permite obtener el rendimiento máximo sostenible (F_{RMS}) según Cortés (1998) y Simpfendorfer (1999c) como $F_{RMS} = r/2$, donde r es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

Las fecundidades de los estadios 4 y 5 fueron 3,85 y 5,13 crías hembras por cada gestación, respectivamente (Cliff & Dudley 1992).

Se construyeron 3 escenarios básicos que incluyeron solamente M (i.e. la población no sufre mortalidad por pesca). En el escenario 1 se empleó M_{Hoenig} , en el 2 M_{Jensen} y en el 3 M_{Pauly} . En los escenarios 4, 5 y 6 se simularon las posibles situaciones actuales incluyéndose la mortalidad por pesca (F). En el escenario 4 se aplicó Z (estimada de la curva de captura) a todos los estadios, excepto los neonatos. Debido a que en el cálculo de Z se usaron individuos de edades mayores a 25 años (i.e. todos adultos), Z puede no ser aplicable a todos los estadios. Por este motivo, en el escenario 5 se aplicó Z a todos los estadios, excepto neonatos y hembras gestantes chicas y grandes, ya que las hembras gestantes no se encuentran en proporciones considerables en las capturas. En el escenario 6 se aplicó Z solamente a los estadios adultos. En los escenarios 7 a 11, se simularon distintas estrategias de conservación y manejo aplicándose F_{RMS} en cada

escenario. En el escenario 7 se protegieron las áreas de cría, por lo que no se aplicó F_{RMS} a los estadios neonatos y hembras gestantes chicas y grandes; en el escenario 8 se simuló una talla máxima de captura de 100 cm de LT, por lo que se aplicó F_{RMS} sólo a los neonatos; en el escenario 9 se simuló una talla mínima de captura de 240 cm de LT, por lo que se aplicó F_{RMS} sólo a hembras grandes gestantes y en reposo; en el escenario 10 se simuló una protección de las áreas de cría y talla mínima de captura de 240 cm de LT, por lo que se aplicó F_{RMS} sólo a las hembras grandes en reposo; y en el escenario 11 se aplicó F_{RMS} a todos los estadios.

La mortalidad natural de los estadios 2-7 empleada en los escenarios 4-11 fue M_{Hoenig} , por ser la más cercana a la M de una población en equilibrio.

Resultados

Las estimaciones de M (intervalo de confianza de 95% entre paréntesis) fueron: $M_{Hoenig} = 0,096$ (0,079-0,117); $M_{Jensen} = 0,096$ (0-0,263); $M_{Pauly} = 0,120$ (0,107-0,133). El análisis de la curva de captura produjo un valor de Z de 0,223 (0,200-0,247) (Fig. 15.2). Dos de los tres escenarios base (1 y 2) produjeron valores de r positivos (Tabla 15.1). Sin embargo, los valores de r correspondientes a los extremos de los intervalos de confianza de M incluyeron al 0 en los tres escenarios base. Por este motivo, se consideró que la población de *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental, en ausencia de explotación, está en estado estacionario (i.e. $r = 0$).

En el escenario 4 la población disminuye a un ritmo promedio del 12,9% anual, en el escenario 5 la disminución es del 10,7% anual y en el escenario 6 del 3% anual (Tabla 15.1). Además, la estructura de estadios estable de la población cambió notablemente con respecto a los escenarios base, mostrando un aumento de la proporción de juveniles

chicos a expensas de los estadios reproductivos, especialmente de las adultas chicas (Fig. 15.3a,b). El cambio es mucho menos marcado en el escenario 6 (Fig. 15.3a,b).

El F_{RMS} fue de 0,0124. El mayor valor de r bajo explotación sustentable fue obtenido en los escenarios 8 (explotación de neonatos; $r = 0,02419$) y 10 (talla mínima de captura de 240cm de LT y protección de áreas de cría; $r = 0,02418$), y el menor en el escenario 11 (explotación de todos los estadios; $r = 0,00836$). En el escenario 7 (protección de áreas de cría) r fue de 0,01141 y en el escenario 9 (talla mínima de captura de 240 cm de LT) fue de 0,02364.

Los estadios con las mayores elasticidades fueron los juveniles grandes y chicos (28,73 y 27,34%, respectivamente; Fig. 15.4). Entre las hembras adultas, las que tuvieron la mayor elasticidad fueron las adultas chicas tanto gestantes como en reposo (16,74 y 12,45%, respectivamente; Fig. 15.4). Las adultas grandes gestantes y en reposo tuvieron valores de elasticidad muy bajos (5,82 y 4,63%, respectivamente; Fig. 15.4). La elasticidad de los neonatos fue la menor (4,29%; Fig. 15.4). La elasticidad de la fecundidad de las hembras chicas fue de 3,10% y de las hembras grandes fue de 1,19%.

La pesquería recreativa de Bahía San Blas capturó 366 (intervalo de confianza de 95% = 197-535) individuos de *C. brachyurus* en la temporada 1998-99, 327 (232-422) en 1999-2000 y 471 (355-586) en 2000-01. Estas capturas fueron significativamente diferentes ($H = 7,77$; grados de libertad = 2; $n = 154$; $P = 0,021$), siendo la estimación de la temporada 2000-01 significativamente mayor a las otras dos (2000-01 vs. 1999-2000: $P < 0,005$; 2000-01 vs. 1998-99: $P < 0,025$; 1998-99 vs. 1999-2000: $P > 0,05$).

Se examinó el daño causado por el anzuelo en 144 individuos. En 79 ejemplares (54,9%) el anzuelo se había clavado en la boca, sin dañar órganos internos; en 64 (44,4%) el anzuelo había perforado el esófago o estómago, dañando en ocasiones el

hígado; en 1 individuo (0,7%) el anzuelo se alojó en la parte externa de la zona branquial izquierda.

Discusión

Los valores de r obtenidos en los escenarios sin explotación (1, 2 y 3) figuran entre los más bajos de los tiburones estudiados hasta el momento. Los tres escenarios produjeron valores de r (Tabla 15.1) similares al valor de 0,042 estimado para la población de *Carcharhinus brachyurus* del Índico Sudoccidental (Cortés 2002). Estos valores son también similares a los de otras especies costeras grandes del género *Carcharhinus*. *C. obscurus* es la especie más similar a *C. brachyurus* (Capítulo 7). La población de *C. obscurus* del Atlántico Noroccidental tiene una tasa intrínseca de crecimiento poblacional de 0,028-0,029 (Cortés 1998, 2002; respectivamente), muy similar a la estimada para *C. brachyurus* en este trabajo. Simpfendorfer (1999c) estimó r de la población de *C. obscurus* de Australia Occidental en 0,042, aunque en su tabla de vida empleó una mayor longevidad. Las estimaciones de r de *C. plumbeus* del Atlántico Noroccidental en ausencia de explotación también son similares a las de *C. brachyurus*: -0,001 a 0,05 (0,113 con una supervivencia alta de 95% para todas las edades) (Sminkey & Musick 1996); -0,019 y 0,03 (Cortés 1998); 0,013 (Cortés 1999b) y 0,022 (Cortés 2002).

Tanto *C. obscurus* como *C. plumbeus* son dos de las especies con menor capacidad de respuesta a la explotación pesquera (Smith et al. 1998), lo que es esperable entonces para *C. brachyurus*. De hecho, el nivel de F_{RMS} está entre los más bajos calculados, ya que es similar al obtenido por Cortés (1998) para *C. plumbeus* (0,0015), *C. obscurus* (0,014) y *C. limbatus* (0,011-0,036) en el Atlántico Noroccidental y es menor que el F

sustentable estimado para *C. plumbeus* (0,07) por Brewster-Geisz & Miller (2000). Usando un modelo similar al de este trabajo, Cortés (1999b) mostró que sólo F menores a 0,1 son posibles para asegurar una población estable de *C. plumbeus*.

El valor extremadamente bajo de F_{RMS} de *C. brachyurus* implica que el nivel de sustentabilidad es fácilmente alcanzable y superable, incluso por actividades pesqueras de pequeña escala. Este parece ser el caso de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental según los resultados de los escenarios 4-6 (Tabla 15.1). En estos escenarios se usó Z calculada a partir de la curva de captura. La situación actual real probablemente sea un punto entre las situaciones de los escenarios 4 y 6, ya que ninguno de los tres escenarios es completamente realista. En los escenarios 4 y 5 se aplicó Z a los estadios juveniles y adultos, lo que es una simplificación de la situación real ya que Z suele no ser constante para todos los estadios (Vetter 1988). En el escenario 6 se aplicó Z sólo a los estadios usados en la estimación de Z (i.e. adultos), pero las capturas están compuestas de un 50% de juveniles (Fig. 15.2a; Capítulo 3, Chiamonte 1998b), lo que indica que los estadios juveniles sufren F en algún nivel. De cualquier manera, los tres escenarios indican que la población está siendo sobreexplotada y que F debe ser disminuido.

Las estrategias que aseguran un mayor nivel de explotación sustentable son la explotación exclusiva de neonatos (escenario 8) y la protección total de las áreas de cría (protegiendo a los neonatos y hembras gestantes) asociada a un límite inferior de captura de 240 cm de LT (escenario 10). La estrategia del escenario 8 puede alcanzarse limitando la pesca a las áreas de cría con un límite máximo de talla de captura de 100 cm de LT. Esta estrategia ha demostrado ser viable en Australia Occidental donde neonatos y juveniles menores de 6 años de *C. obscurus* son explotados por la flota comercial sustentablemente (Simpfendorfer 1999c). Cortés (1999b) mostró también que

la estrategia de explotación de *C. plumbeus* con el mayor nivel de F sustentable es la explotación de neonatos. En el escenario 10, F_{RMS} se aplica solamente a las edades superiores a 31 años. Esto concuerda con los resultados de Sminkey & Musick (1996) quienes hallaron que mayores valores de F sustentables son posibles a medida que se aumenta la edad de primera captura de *C. plumbeus*. También Cortés (1998) halló que mayores valores de F son posibles aumentando la edad de primera captura de *C. obscurus* y *C. limbatus*. Esta estrategia es posible debido a que la elasticidad de las hembras en reposo mayores de 240 cm de LT es baja.

La estrategia del escenario 10 implica la protección de las áreas de cría de *C. brachyurus*. Aunque las áreas marinas protegidas (AMP) no son una herramienta de conservación fácilmente aplicable a los grandes tiburones neríticos migradores como *C. brachyurus* debido a que no protegen todos los estadios ontogenéticos, las AMP se pueden utilizar asociadas a otras medidas de conservación (Bonfil 1999). Por ejemplo, en el noroeste de Australia Occidental existe una gran AMP cerrada a la pesquería de tiburón que protege la población reproductiva de *C. obscurus* de la pesquería que se desarrolla más al sur (Bonfil 1999), la cual captura principalmente neonatos (Simpfendorfer 1999c). Esta estrategia permite que la pesquería sea sustentable (Simpfendorfer 1999c). Para poder aplicar la estrategia del escenario 10 se debe saber dónde se ubican las áreas de cría de *C. brachyurus* y los lugares hacia donde se dirige la especie en los meses de invierno, lo que hasta el momento es desconocido (Capítulo 3). Además, se debe monitorear muy de cerca la presión de pesca que actúa sobre las hembras gestantes mayores de 240 cm de LT cuando éstas se encuentran fuera de las áreas de cría, ya que esta estrategia de conservación no asegura la protección de este estadio en ese período. Esto exige un mayor conocimiento de la ecología e historia de

vida de *C. brachyurus* en el Atlántico Sudoccidental, lo que demanda un mayor esfuerzo de investigación.

Los valores de elasticidad obtenidos indican que el estadio juvenil es el que más influye sobre la tasa intrínseca de crecimiento poblacional. El mismo patrón fue hallado por Cortés (2002) y es característico de vertebrados longevos y de edad de madurez mayor a 10 años (Heppell et al. 1999, 2000). Esta distribución de elasticidades sugiere que la capacidad de respuesta denso-dependiente de *C. brachyurus* es limitada, ya que una disminución de la supervivencia de adultos del 10% (como la que indican los resultados del análisis de la curva de captura) debería ser compensado por un aumento del 91% en la supervivencia de los neonatos (la respuesta denso-dependiente más probable en elasmobranquios vivíparos; Sminkey & Musick 1996, Smith et al. 1998). Si esta disminución de la supervivencia se aplica a todos los estadios excepto los neonatos, el aumento en la supervivencia de los neonatos debería ser mayor al 200% (Tabla 15.1). Claramente, estos valores, muestran que esos niveles de explotación superan la capacidad de respuesta de la población. Esta baja capacidad de respuesta concuerda con la observada para *C. obscurus* y *C. plumbeus* (Smith et al. 1998).

Las capturas estimadas en la pesquería recreativa de Bahía San Blas (327-471 individuos por temporada) son mayores que las estimaciones de las capturas de la pesca comercial de Puerto Quequén (292-326 individuos por temporada; Chiaramonte 1998a). A estos valores se deben sumar las capturas de las pesquerías recreativas del resto de la Provincia de Buenos Aires (Lucifora 2001) y las de la pesca comercial de la flota costera bonaerense (Lagos 2001), uruguaya (Nion 1999) y brasileña (Soto 2000). Aunque sólo se conoce una parte minoritaria de las capturas de *C. brachyurus*, los datos existentes muestran que la presión de la pesca recreativa es de igual magnitud o mayor que la pesca industrial, como se ha observado en otros tiburones costeros como *Triakis*

semifasciata (Smith & Abramson 1990) y *Carcharias taurus* en Australia (Pollard et al. 1996, Smith & Pollard 1999, Environment Australia 2000) y en el Atlántico Sudoccidental (Capítulo 14).

Un poco más de la mitad de los individuos capturados por la pesquería recreativa de Bahía San Blas tienen daños causados por el anzuelo sólo en la boca. Asumiendo que los daños en las estructuras bucales infligen una menor mortalidad que daños sobre órganos internos como hígado, esófago, estómago, branquias o corazón (Borucinska et al. 2001), la mortalidad por pesca sería reducida sustancialmente si se devolvieran los individuos con el anzuelo en la boca. Estos daños podrían ser minimizados si se usaran anzuelos oxidables y sin rebaba (Borucinska et al. 2001).

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que se necesitan medidas de conservación para la población de *C. brachyurus* del Atlántico Sudoccidental y que estas medidas deben ser sustentadas por investigación científica adicional sobre la ecología de la especie.

Tabla 15.1. Resultados del modelo estructurado por estadios de la población del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental. λ = tasa de crecimiento poblacional anual, r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 = número esperado de crías hembras producido por cada hembra adulta, G = tiempo generacional. Los valores entre paréntesis son los valores mínimo y máximo del intervalo de confianza de 95%. La columna Compensación muestra el valor por el que debería multiplicarse la supervivencia de los neonatos, para compensar el incremento en F simulado en cada escenario. Las condiciones de cada escenario se describen en Materiales y Métodos.

Escenario	λ	r	R_0	G	Compensación
1	1,025 (0,998-1,047)	0,025 (-0,001-0,046)	1,799 (0,966-3,116)	23,731 (22,979-24,531)	
2	1,024 (0,829-1,157)	0,024 (-0,187-0,146)	1,777 (0,021-14058)	23,714 (20,508-65,315)	
3	0,994 (0,977-1,010)	-0,005 (-0,023-0,010)	0,881 (0,596-1,266)	22,879 (22,487-23,288)	
4	0,871 (0,846-0,897)	-0,138 (-0,167--0,108)	0,056 (0,032-0,101)	20,891 (20,649-21,188)	2,19
5	0,893 (0,873-0,914)	-0,113 (-0,135--0,089)	0,073 (0,043-0,128)	23,056 (22,931-23,253)	1,68
6	0,970 (0,965-0,975)	-0,030 (-0,035--0,025)	0,541 (0,497-0,596)	20,107 (19,861-20,435)	0,91

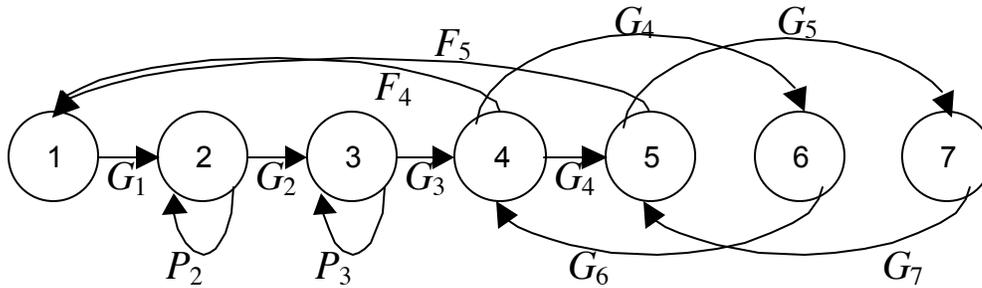


Figura 15.1. Ciclo de vida de la población del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental, representado en siete estadios; 1: neonatos, 2: hembras juveniles chicas (100-178 cm de longitud total (LT) y hasta 10 años de edad), 3: hembras juveniles grandes (178-222 cm de LT y hasta 21 años de edad), 4: hembras adultas chicas gestantes (222-241 cm de LT y hasta 30 años de edad), 5: hembras adultas grandes gestantes (mayores de 241 cm de LT y mayores de 30 años de edad), 6: hembras adultas chicas en reposo, 7: hembras adultas grandes en reposo; G : probabilidad de pasar de un estadio a otro; P : probabilidad de mantenerse en el mismo estadio; F : fertilidad.

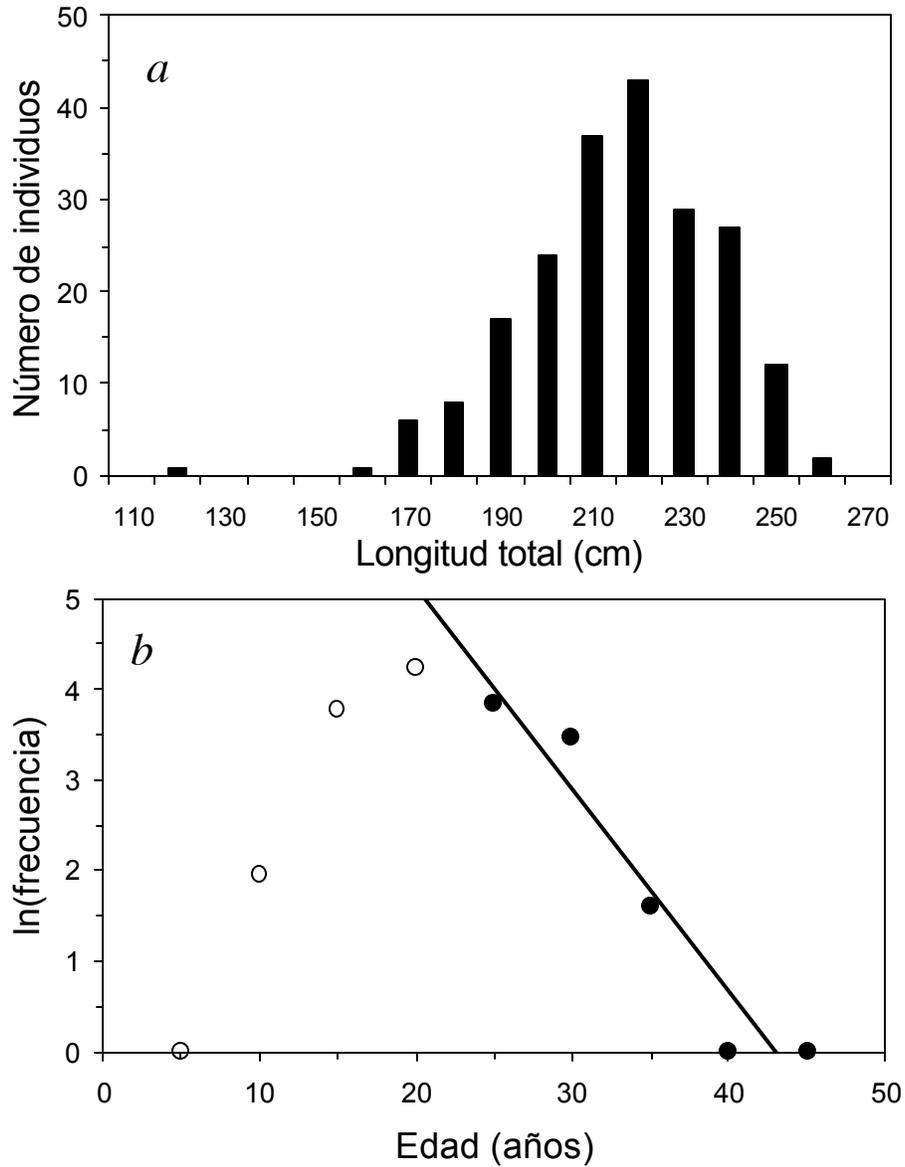


Figura 15.2. (a) Distribución de frecuencia de tallas del tiburón *Carcharhinus brachyurus* de Bahía Anegada, Argentina. (b) análisis de la curva de captura para calcular la mortalidad total (Z), los puntos negros son los incluidos en el análisis de regresión para estimar Z .

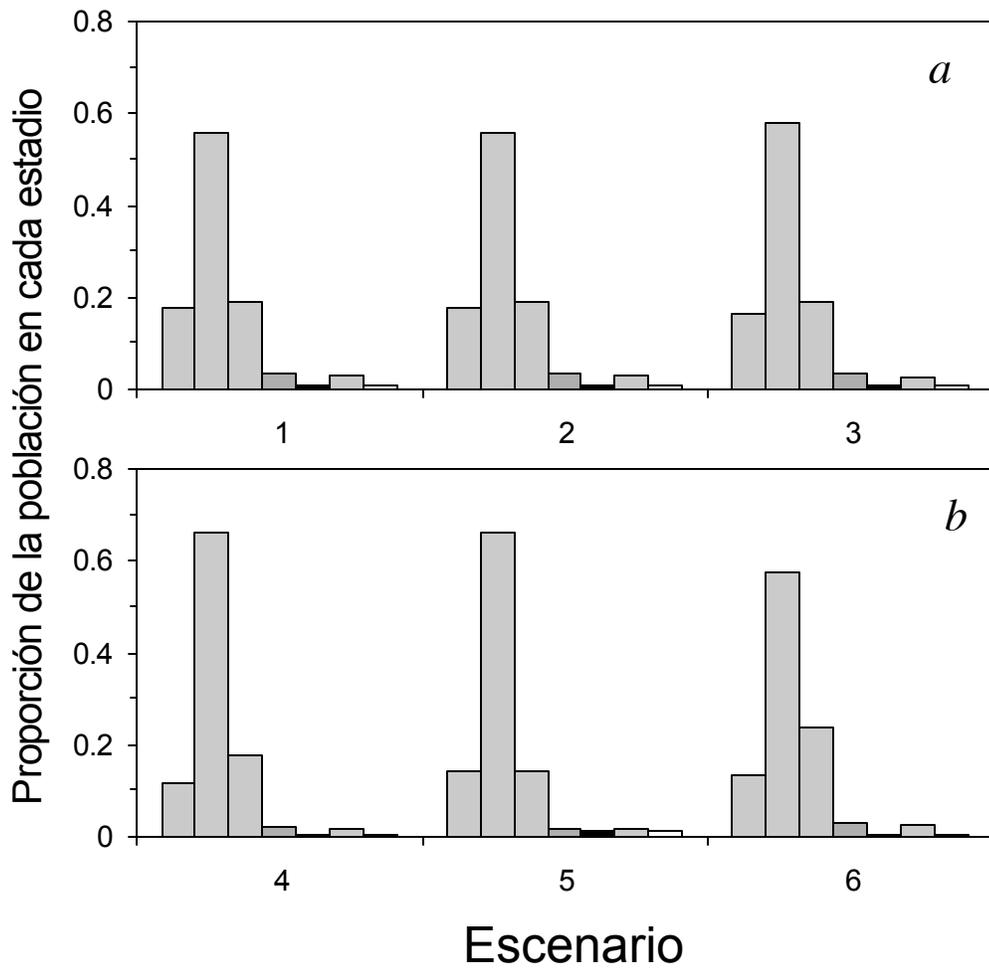


Figura 15.3. Estructura poblacional estable del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental según distintos escenarios de mortalidad. (a) Población sujeta solamente a mortalidad natural; (b) escenarios incluyendo el nivel de mortalidad por pesca actual estimado a partir del análisis de la curva de captura. Los parámetros de cada escenario son descritos en Materiales y Métodos. Barras rayadas en diagonal: neonatos, barras grises: juveniles chicas, barras rayadas horizontales: juveniles grandes, barras punteadas: adultas chicas gestantes, barras negras: adultas grandes gestantes, barras rayadas verticales: adultas chicas en reposo, barras blancas: adultas grandes en reposo.

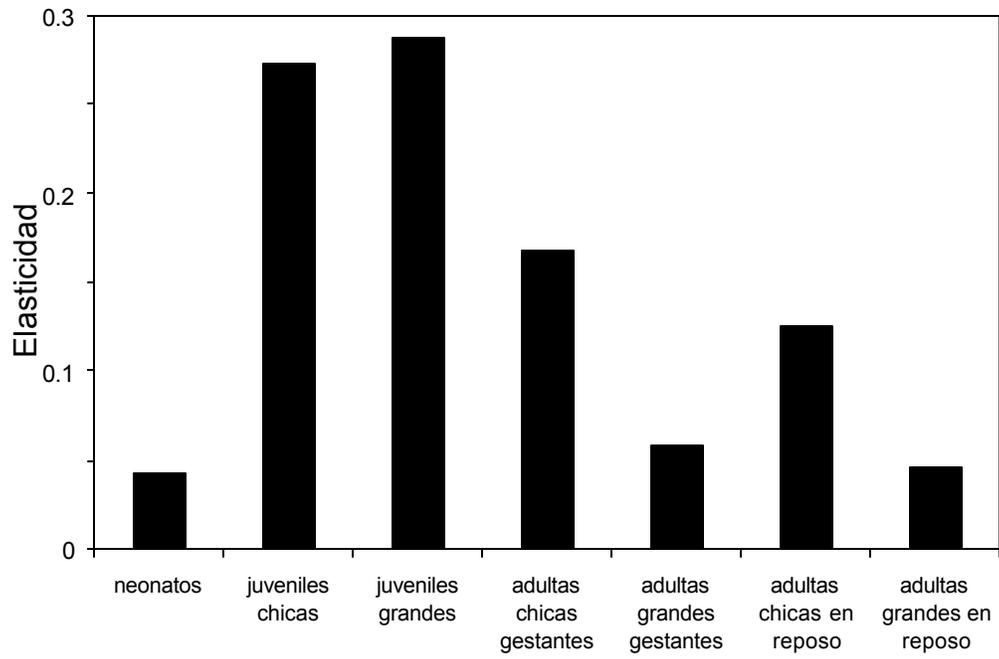


Figura 154. Elasticidad de cada estadio del tiburón *Carcharhinus brachyurus* del Atlántico Sudoccidental.

Dinámica poblacional y conservación de *Galeorhinus*

galeus

Introducción

Galeorhinus galeus es uno de los tiburones más explotados por la actividad pesquera en el mundo (Compagno 1990b). Pesquerías comerciales de gran escala sobre esta especie existen en California (Estados Unidos), Nueva Zelanda, sur de Australia, Sudáfrica, Europa y el Atlántico Sudoccidental (Compagno 1990b, Castro et al. 1999). Estas pesquerías comenzaron en los primeros años del siglo XX y tuvieron su auge en las décadas de 1930 y 1940 cuando la especie era buscada por el aceite y la vitamina A de su hígado (Walker 1999). Con el fin de la Segunda Guerra Mundial y el advenimiento de la síntesis artificial de vitamina A, la demanda de aceite de hígado de tiburón cayó y las pesquerías de *G. galeus* (y tiburones en general) perdieron importancia (Walker 1999).

G. galeus es impactado por la actividad pesquera en todas las regiones donde se distribuye (Compagno 1984b, Castro et al. 1999). En la costa oeste de Estados Unidos la especie se comenzó a pescar en grandes cantidades en 1937, cuando los desembarques pasaron de 270 toneladas en 1936 a más de 4000 en 1937 (Walker 1999, Roedel & Ripley 1950). En 1947, los desembarques de *G. galeus* de la costa oeste de Estados Unidos cayeron a 287 toneladas manteniéndose en esos niveles hasta la actualidad (Walker 1999). En la costa oeste de México, *G. galeus* es capturado por pescadores artesanales (Applegate et al. 1993, Villavicencio Garayzar 1996). En Chile,

los desembarques de *G. galeus* muestran una tendencia decreciente de 36 toneladas en 1980 a 4 en 1993 (Pequeño & Lamilla 1997).

En Nueva Zelanda, las capturas de *G. galeus* durante la década de 1940 se estiman en 2500 toneladas anuales (Francis 1998). Hasta 1979, los desembarques de *G. galeus* en Nueva Zelanda no superaron las 500 toneladas, pero a partir de 1984 comenzaron a aumentar superando las 3000 toneladas en 1995 y 1996 y convirtiéndose en la segunda especie de condricio en importancia comercial de Nueva Zelanda, después de *Squalus acanthias* (Francis 1998, Francis & Shallard 1999). Además de la pesca industrial, la pesca recreativa captura anualmente unos 58000 individuos (~175 toneladas) de *G. galeus* en Nueva Zelanda (Francis 1998); y el 31% de la captura de tiburones de las redes de protección de la ciudad de Dunedin son individuos de *G. galeus* (Martinson & Müller 1992).

En el sur de Australia existe una de las mayores y mejor conocidas pesquerías de *G. galeus* (Castro et al. 1999) que se inició a finales del siglo XIX y comienzos del siglo XX para la obtención de fertilizantes y cebos para otras pesquerías (Walker 1999). En esa época los desembarques eran de 4 toneladas anuales. En la década de 1940 los desembarques aumentaron hasta 2000 toneladas, con disminuciones de los índices de abundancia del 50-80% (Walker 1999). Actualmente, en todo el sur de Australia se desembarcan unas 1000 toneladas anuales de *G. galeus* (Walker 1999) y la especie se considera sobreexplotada (Punt & Walker 1998, Castro et al. 1999, Stevens 1999).

En Sudáfrica, los primeros registros del volumen de capturas de *G. galeus* son de 1947, cuando se capturaron 250000 individuos (~3750 toneladas) (Walker 1999). Luego, la pesquería fue fluctuante (Kroese & Sauer 1998): cayó en la década de 1950 y volvió a crecer en las dos décadas siguientes, llegando a desembarcarse 2000 toneladas por año (Walker 1999). Actualmente, la especie es objetivo de pesca (Japp 1999) y se

estima un desembarque promedio de 1000 toneladas anuales (Walker 1999). Adicionalmente, *G. galeus* es capturado en Sudáfrica por pescadores recreativos (Compagno et al. 1989).

En Europa, *G. galeus* es pescado comercialmente en Francia, España e Italia (Bonfil 1994). En Francia, *G. galeus* es el tercer tiburón en importancia comercial (después de *S. acanthias* y *Lamna nasus*), pero las capturas cayeron (Bonfil 1994) de 1100 toneladas en 1982 a 225 en 1992 (Castro et al. 1999).

En el Atlántico Sudoccidental, la pesquería de *G. galeus* sufrió las mismas fluctuaciones que en el resto del mundo, con un gran desarrollo durante la década de 1940, seguido de caídas en las capturas (Chiaramonte 1998a, 2000, Nion 1999). Actualmente, en esta región *G. galeus* es capturado en Brasil (Peres & Vooren 1991, Miranda & Vooren 2003), Uruguay (Nion 1999) y Argentina (Chiaramonte 1998a, 2000, Elías et al. 2001). En Brasil es capturado por la flota comercial, principalmente en la plataforma continental de Rio Grande do Sul (Haimovici 1998, Miranda & Vooren 2003). Allí, la captura por unidad de esfuerzo de *G. galeus* y *Mustelus schmitti* combinados disminuyó el 85% en 12 años, lo que sugiere una sobrepesca de gran magnitud (Miranda & Vooren 2003). En Uruguay, *G. galeus* es explotado por la flota comercial y artesanal y los desembarques tienen una tendencia decreciente cayendo de más de 1000 toneladas en 1977 a 158 en 1997 (Nion 1999). En Argentina, la especie es capturada durante primavera y verano por la flota costera bonaerense, principalmente en el área de Puerto Quequén-Necochea (Chiaramonte 1998a, 2000) y ocasionalmente en el norte de la Provincia de Buenos Aires (Lagos 2001). Recientemente, *G. galeus* comenzó a ser pescado con palangre de fondo en el Golfo Nuevo (Chubut) por una pequeña flota costera (Elías et al. 2001). *G. galeus* es capturado también por pescadores recreativos en toda la costa bonaerense (Lucifora 2001). Hasta el cierre de la pesquería

en 1999 (Chiaramonte 2000), la flota costera de Puerto Quequén capturó entre 252000 y 14170 individuos al año (Chiaramonte 1998a). En el Golfo Nuevo, la captura de la temporada 2000-01 fue de ~1,2 toneladas (Elías et al. 2001), las que, asumiendo un peso promedio de 10 kg por individuo, equivalen a 120 individuos. Las capturas de la pesca recreativa son desconocidas (Lucifora 2001). *G. galeus* es una de las especies más comunes de las capturas incidentales de la flota arrastrera en el norte de la Patagonia, junto a *M. schmitti* y *Squatina* spp. (Van der Molen et al. 1998).

G. galeus es uno de los tiburones con menor capacidad para sostener una pesquería (Smith et al. 1998, Cortés 2002). Prueba de esta baja capacidad son los ejemplos de abruptas disminuciones en la abundancia de las poblaciones explotadas (California, Castro et al. 1999; sur de Australia: Stevens 1999; Atlántico Nororiental: Bonfil 1994; Atlántico Sudoccidental: Miranda & Vooren 2003). La capacidad de recuperarse después de una explotación intensiva también es baja, ya que después de 50 años de haber disminuido sustancialmente el esfuerzo pesquero, no hay signos de recuperación de la población de *G. galeus* del Pacífico Nororiental (Castro et al. 1999). Esto hace necesario que se siga muy de cerca la dinámica de las poblaciones explotadas para evitar la sobreexplotación.

En este capítulo se analiza la dinámica de la población de *G. galeus* en el Atlántico Sudoccidental a través de un modelo matricial estructurado por estadios; y se estiman y evalúan las capturas de *G. galeus* de la pesquería recreativa de Bahía San Blas.

Materiales y Métodos

La dinámica poblacional de *Galeorhinus galeus* en el Atlántico Sudoccidental fue investigada a través de un modelo matricial de siete estadios, similar al empleado en el

Capítulo 15 para *Carcharhinus brachyurus*. Los siete estadios considerados fueron: (1) neonatos (30-50 cm de LT), (2) juveniles chicos (50-103 cm de LT), (3) juveniles grandes o subadultos (103-124 cm de LT), (4) adultas chicas en gestación (124-135 cm de LT), (5) adultas grandes en gestación (> 135 cm de LT), (6) adultas chicas en reposo y (7) adultas chicas en reposo (Fig. 16.1). Los parámetros de historia de vida empleados en el modelo variaron según el escenario considerado. Debido a que existen dos modelos de crecimiento diferentes para *G. galeus* en el Atlántico Sudoccidental (i.e. Ferreira & Vooren 1991, Capítulo 8), cada escenario fue considerado teniendo en cuenta ambos modelos de crecimiento. En los escenarios 1-9 se consideró el modelo de crecimiento obtenido en el Capítulo 8. En estos escenarios la duración de los estadios fue: estadio 1: 1 año, estadio 2: 4 años, estadio 3: 5 años, estadio 4: 3 años, estadio 5: 1 año, estadios 6 y 7: 2 años. Los parámetros de crecimiento usados en la estimación de M con las ecuaciones de Pauly (1980) (M_{Pauly}) y de Jensen (1996) (M_{Jensen}) fueron también tomados del Capítulo 8. M_{Hoenig} (calculada con la ecuación de Hoenig [1983]) fue calculada a partir del valor de longevidad de 41 años (Ferreira & Vooren 1991). La mortalidad total (Z) fue estimada mediante un análisis de curva de captura, transformando las tallas (en LT) a edades según el modelo de crecimiento del Capítulo 8. La mortalidad natural de los neonatos aplicada fue el valor máximo estimado por Manire & Gruber (1993) ($M = 0,94$) mediante marcado y recaptura para neonatos de *Negaprion brevirostris*.

En los escenarios 10-18 se consideró el modelo de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991), que tiene los siguientes parámetros: $K = 0,075$; $L_{\infty} = 159,8$; $t_0 = -3$; edad de madurez sexual de hembras = 17 años. Consiguientemente, en estos escenarios la duración de los estadios del modelo poblacional fue: estadio 1: 1 año, estadio 2: 10 años, estadio 3: 6 años, estadio 4: 4 años, estadio 5: 1 año, estadios 6 y 7: 2 años.

Excepto M_{Hoenig} (que se estimó igual que en los escenarios 1-9) y la mortalidad de neonatos (se usó la estimación de Manire & Gruber [1993]), todas las estimaciones de M y Z fueron realizadas con los parámetros de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991).

En los escenarios 1-3 y 10-12 se consideró una población sin impacto humano, es decir que solamente sufrió de mortalidad natural (M). En los escenarios 1 y 10 se aplicó M_{Hoenig} , en los escenarios 2 y 11 se usó M_{Jensen} y en los escenarios 3 y 12 se empleó M_{Pauly} . En estos escenarios se calculó el nivel de mortalidad por pesca que produce el mayor rendimiento máximo sostenible (F_{RMS}) según Cortés (1998) y Simpfendorfer (1999c).

En los escenarios 4-6 y 13-15 se simularon posibles situaciones actuales, aplicando Z estimada mediante el análisis de la curva de captura. Los escenarios 4 y 13 representaron la explotación de todos los estadios, excepto los neonatos. En los escenarios 5 y 14 se tuvo en cuenta que Z se calculó usando sólo las edades adultas y puede no ser aplicable a todos los estadios (Vetter 1988), por lo que se aplicó Z sólo a los estadios adultos. Finalmente, en los escenarios 6 y 15 se aplicó Z a adultos y juveniles grandes, debido a que los juveniles grandes están presentes en las capturas comerciales (Chiaromonte 2000) y recreativas (Capítulo 4) y tienen una talla no muy diferente a la de los adultos, por lo que Z podría ser aplicable a ellos.

En los escenarios 7-9 y 16-18 se aplicaron los F_{RMS} calculados en los escenarios base en distintas estrategias de conservación. En los escenarios 7 y 16 se aplicó una talla mínima de captura de 125 cm de LT, en los escenarios 8 y 17 la talla mínima de captura fue de 135 cm de LT y en los escenarios 9 y 18 se explotó sólo a los neonatos.

Resultados

Según el modelo de crecimiento del Capítulo 8, los valores de M estimados fueron (entre paréntesis el intervalo de confianza del 95%): $M_{\text{Jensen}} = 0,188$ (0,022-0,354); $M_{\text{Pauly}} = 0,215$ (0,194-0,238). El valor de Z fue de 0,423 (0,404-0,442) (Fig. 16.2). Según el modelo de crecimiento estimado por Ferreira & Vooren (1991) M_{Jensen} fue 0,120 (-0,046-0,286), M_{Pauly} fue 0,159 (0,143-0,177) y Z fue 0,271 (0,253-0,289) (Fig. 16.3). M_{Hoenig} fue de 0,100 (0,082-0,122).

El escenario 1 produjo una población en aumento (Tabla 16.1). En los escenarios 2-3 la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) fue positiva, pero los intervalos de confianza del 95% incluyeron al cero, por lo que no se pueden distinguir de una población en estado estacionario (i.e. $r = 0$) (Tabla 16.1). Los escenarios base 10-12 produjeron resultados más variables. El escenario 10 produjo una población en aumento a un ritmo promedio del 3,6% anual, en el escenario 11 la población estuvo en un estado estacionario con un r no diferenciable de 0, y el escenario 12 mostró una población decreciente a un ritmo del 4% anual (Tabla 16.2).

Todos los escenarios en los que se simularon posibles situaciones actuales mostraron poblaciones decrecientes con ambos modelos de crecimiento (escenarios 4-6 y 13-15; Tabla 16.1 y 16.2). Los escenarios 4 y 13 produjeron las mayores tasas de decrecimiento y los escenarios 5 y 14 las menores tasas de decrecimiento (Tabla 16.1 y 16.2).

En los escenarios 7-9 se aplicó el F_{RMS} calculado en el escenario 3 y en los escenarios 16-18 se aplicó el F_{RMS} calculado en el escenario 11. Esto fue debido a que los escenarios 3 y 11 produjeron las poblaciones más cercanas al estado estacionario. Las tres estrategias de conservación produjeron valores de r prácticamente iguales con ambos modelos de crecimiento, aunque con ambos modelos de crecimiento la

explotación de individuos mayores de 135 cm de LT tuvo el mayor r (escenario 8 = 0,00299; escenario 17 = 0,01015). La explotación de neonatos tuvo el segundo mayor valor de r (escenario 9 = 0,00288; escenario 18 = 0,00992) y la explotación de individuos mayores de 125 cm de LT produjo el menor valor de r (escenario 7 = 0,00280; escenario 16 = 0,00957).

La distribución de elasticidades varió poco entre ambos modelos de crecimiento. En ambos casos, los estadios juveniles sumaron aproximadamente el 70% de la elasticidad, los estadios adultos el 20% y el 10% restante correspondió a los neonatos (Fig. 16.4). La principal diferencia radica en que según el modelo de crecimiento del Capítulo 8, los juveniles grandes son el estadio con la mayor elasticidad (Fig. 16.4a), mientras que con los parámetros de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991) la mayor elasticidad corresponde a los juveniles chicos (Fig. 16.4b). Los niveles de compensación denso-dependiente posibles con estos valores de elasticidad son similares, independientemente de los parámetros de crecimiento empleados (Tabla 16.1 y 16.2).

La estructura estable de la población sin explotación fue variable según el valor de mortalidad y los parámetros de crecimiento empleados. Con los parámetros de crecimiento del Capítulo 8, la estructura estable fue similar entre los escenarios 2 y 3, pero diferente a la del escenario 1 (Fig. 16.5a). Con el modelo de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991), los tres escenarios base (10-12) tuvieron estructuras poblacionales similares (Fig. 16.6a). Cuando se tiene en cuenta la explotación pesquera, la estructura poblacional estable se desvía de la de los escenarios base (Fig. 16.5b y 16.6b).

En la temporada 1998-99 la pesquería recreativa de Bahía San Blas capturó 708 (229-1187) individuos de *Galeorhinus galeus*, en 1999-2000 la captura fue de 762 (438-1086) individuos y en 2000-01 la captura aumentó a 1401 (702-2099) individuos. Las

capturas fueron significativamente diferentes entre temporadas de pesca ($H = 14,445$; g.l. = 2; $n = 166$; $P = 0,0007$), siendo la captura de 2000-01 significativamente mayor que la de las otras dos temporadas (2000-01 vs. 1998-99: $P < 0,0005$; 2000-01 vs. 1999-2000: $P < 0,0005$). Las capturas de las temporadas 1998-99 y 1999-2000 no fueron significativamente diferentes ($P > 0,1$).

Se examinaron 226 individuos de *G. galeus* para evaluar la ubicación del anzuelo. El 96,02% (217 individuos) tuvo el anzuelo clavado en la boca sin daño sobre órganos internos, mientras que el 3,98% restante (9 individuos) tenía algún órgano interno dañado por el anzuelo.

Discusión

Las diferencias en los valores de M estimados entre los escenarios que asumen el patrón de crecimiento del Capítulo 8 y los que asumen el patrón estimado por Ferreira & Vooren (1991) se deben a los diferentes valores de los parámetros de crecimiento usados. Naturalmente, el modelo de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991) produjo menores valores de M debido a su menor valor de K (parámetro de crecimiento de Von Bertalanffy). También Z fue menor en los escenarios con el modelo de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991). En este caso se debe a que las distribuciones de edades estimadas a partir de distribuciones de frecuencia de tallas son radicalmente diferentes entre ambos modelos de crecimiento (Fig. 16.2a y 16.3a). Estas diferencias indican que es de suma importancia obtener un modelo que represente bien el crecimiento de *Galeorhinus galeus* en el Atlántico Sudoccidental (Capítulo 8). Xiao et al. (1999) estimaron, mediante un experimento de marcado y recaptura, la mortalidad natural de neonatos de *G. galeus* en un área de cría de Tasmania, Australia. Obtuvieron un valor de

3,3028, lo que se traduce en una supervivencia anual del 3,68% (Xiao et al. 1999). Este valor, no fue usado en el modelo aquí desarrollado, ya que posiblemente esté sobreestimando M , debido a que los individuos marcados tuvieron poco tiempo para mezclarse con toda la población de neonatos, y a que las estimaciones de los coeficientes de capturabilidad empleados pueden no ser reproducibles para otras áreas (Xiao et al. 1999). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que el valor de M estimado por métodos directos (Xiao et al. 1999) es muy superior al usado en este y otros trabajos de *G. galeus* (e.g. Smith et al. 1998, Cortés 2002), lo que indica que, posiblemente, la mortalidad de neonatos de tiburones vivíparos es superior a lo que se estima por métodos indirectos (Heupel & Simpfendorfer 2002).

Los modelos poblacionales matriciales son altamente influenciados por la edad de madurez sexual, debido a que este parámetro afecta la duración relativa de los estadios juveniles y adultos (Smith et al. 1998, Heppell et al. 2000, Cortés 2002). Por consiguiente, es esperable que las diferencias entre ambos modelos de crecimiento se traduzcan en diferentes resultados del modelo matricial. Sin embargo, a pesar de existir diferencias, las conclusiones generales no son divergentes entre los escenarios con ambos modelos, ya que indican una muy baja productividad, una situación actual de sobreexplotación y la misma estrategia de conservación óptima.

Los resultados de los escenarios 2-3 indican una población en estado estacionario en ausencia de explotación, mientras que el escenario 1 produjo una población en aumento (Tabla 16.1). Por el contrario, los escenarios 10-12 (con los parámetros de crecimiento de Ferreira & Vooren [1991]) fueron más variables, produciendo poblaciones en estado estacionario, en disminución y en aumento, dependiendo de la estimación de M empleada (Tabla 16.2). Esto ratifica la gran influencia de los parámetros de mortalidad sobre las estimaciones de r y otros parámetros poblacionales, y hace necesario obtener

estimaciones de mortalidad por métodos directos (Cortés & Parsons 1996, Cortés 1999b, 2002, Simpfendorfer 1999b, Beerkircher et al. 2003, Heupel & Simpfendorfer 2002). Las estimaciones de F_{RMS} también variaron entre los escenarios con distintos parámetros de crecimiento. Los escenarios con los parámetros de Ferreira & Vooren (1991) produjeron valores de F_{RMS} menores a los escenarios que asumieron el crecimiento del Capítulo 8, como resultado de una mayor edad de madurez sexual y menores niveles de M . Más allá de estas diferencias, el F_{RMS} fue siempre muy inferior a 0,1, no superando nunca el valor de 0,07. Independientemente del modelo de crecimiento asumido, estos valores de F_{RMS} son coincidentes con los niveles de mortalidad por pesca sustentables calculados para otros tiburones longevos con edades de madurez sexual superior a 10 años, que son siempre menores a 0,1 (Cortés 1998, 1999, Brewster-Geisz & Miller 2000, Simpfendorfer 1999c). *Triakis semifasciata* es un tiburón de la familia Triakidae con una historia de vida similar a la de *G. galeus* (Capítulo 8). Cailliet (1992) llevó a cabo un análisis demográfico de *T. semifasciata* y observó que con un nivel de F de 0,084, la edad de primera captura que permite una población estable es de 5 años, pero si F se duplica, la edad de primera captura debe aumentar a 13 años para permitir que la población no decrezca. Au & Smith (1997) incorporaron compensación denso-dependiente en su modelo y sus resultados muestran que el nivel de F sustentable para *T. semifasciata* es muy bajo. Similarmente, Smith et al. (1998) y Cortés (2002) mostraron que *T. semifasciata* tiene una muy baja productividad, parecida a la de *G. galeus*. Esta situación difiere de las especies del género *Mustelus* examinadas, que están entre las más productivas (Smith et al. 1998, Cortés 2002). Sin embargo, no se ha analizado la dinámica poblacional de las especies más grandes del género *Mustelus*, como *M. mustelus*, cuya edad de madurez sexual ha sido estimada en 12-15 años y su longevidad en no menos de 24 años (Goosen & Smale

1997). Esto indica que la alta productividad podría no ser común a todo el género *Mustelus*.

Las declinaciones poblacionales estimadas por los escenarios que simulan las posibles situaciones actuales son menores en los escenarios que asumieron el crecimiento de Ferreira & Vooren (1991). Esto es el resultado de un menor valor de Z obtenido con el patrón de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991). Más allá de esta diferencia, todos los escenarios, tanto con un modelo de crecimiento como con el otro, indican una población decreciente. Ambos modelos de crecimiento indican que la explotación de todos los estadios (escenarios 4 y 13) produce la mayor declinación, y la menor declinación es la de los escenarios 5 y 14 (explotación de adultos exclusivamente). La mayor diferencia entre escenarios fue la de los escenarios 6 y 15 (explotación de juveniles grandes y adultos). El escenario 6 (crecimiento del Capítulo 8) produjo una declinación aproximadamente dos veces mayor que la del escenario 15 (crecimiento de Ferreira & Vooren 1991). Esto se debe, principalmente, a que la elasticidad de los juveniles grandes fue mayor con el modelo de crecimiento del Capítulo 8, mientras que con el modelo de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991) la elasticidad de los juveniles grandes fue menor. La situación simulada en los escenarios 6 y 15 puede ser la más cercana a la situación actual, ya que las pesquerías que operan sobre *G. galeus* en el Atlántico Sudoccidental capturan principalmente subadultos y adultos (Chiaramonte 2000, Miranda & Vooren 2003, Capítulo 4). Estos escenarios indican que la población de *G. galeus* disminuye a un ritmo promedio anual de 6,7 (escenario 15) a 12,8% (escenario 6). Esta sobreexplotación concuerda con las estimaciones hechas en el sur de Australia donde la biomasa de *G. galeus* en 1995 fue estimada entre el 13 y 45% de la biomasa previa a la explotación (i.e. previa a 1927) y la población se considera sobreexplotada (Punt & Walker 1998). Punt & Walker (1998)

desarrollaron un modelo poblacional que tiene en cuenta compensación denso-dependiente en la supervivencia de neonatos y estimaron que F debe ser reducida en un 20% para tener una probabilidad del 50% de que la biomasa en 2011 no sea menor a la de 1996. Para que esta probabilidad sea del 80%, F debería ser reducido en un 42% (Punt & Walker 1998). Posteriormente, Punt et al. (2000) modelaron la dinámica poblacional de *G. galeus* en el sur de Australia teniendo en cuenta no sólo la estructura de edad y compensación denso-dependiente, sino también la estructura espacial y considerando la existencia de dos grupos con diferentes movimientos migratorios. Sus resultados indican que, en general, la biomasa de *G. galeus* en el sur de Australia es del 25% de su valor previo a la explotación y que en 1997 la biomasa de uno de los grupos migratorios con área de cría en el Estrecho de Bass era el 1,1% de su nivel pre-explotación (Punt et al. 2000).

Ambos modelos de crecimiento indican que la estrategia de conservación que permite un mayor aumento poblacional al aplicar el F_{RMS} es la explotación de adultos mayores de 135 cm de LT. Este resultado es similar al hallado para otras especies costeras longevas como, por ejemplo, *T. semifasciata* (Cailliet 1992), *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus* (Cortés 1998) y *C. brachyurus* (Capítulo 15). Sin embargo, es destacable que las diferencias entre las tres estrategias consideradas no fueron grandes, por lo que cualquiera de las tres podría ser aplicable. La explotación de neonatos se simuló por su valor comparativo, pero una pesquería basada en neonatos de *G. galeus* sería poco aceptada. El tamaño de los neonatos de *G. galeus* es de 30-35 cm de LT, lo que impide obtener rendimientos comerciales importantes. Además, *G. galeus* es capturado en la pesca recreativa, donde se buscan los individuos mayores. En Australia Occidental existe una pesquería basada principalmente en neonatos y juveniles chicos (menores a 6 años) de *C. obscurus* (Simpfendorfer 1999c). Sin embargo, esta pesquería es posible

debido a que los neonatos de *C. obscurus* tienen un tamaño de ~100 cm de LT, lo que garantiza un rendimiento comercial aceptable, y a que los ejemplares adultos de *C. obscurus* tienen elevados niveles de mercurio en sus tejidos, por lo que está prohibida su comercialización (Simpfendorfer 1999c).

El modelo de crecimiento de Ferreira & Vooren (1991) produjo una elasticidad levemente mayor en los estadios juveniles comparado con el modelo del Capítulo 8 (Fig. 16.4). Este resultado es esperable debido a que la elasticidad del estadio juvenil es cada vez mayor a medida que aumenta la edad de madurez sexual (Heppell et al. 1999, 2000, Cortés 2002). A pesar de estas leves diferencias, la distribución de elasticidades fue similar entre ambos modelos de crecimiento. El estadio juvenil fue el que tuvo la mayor elasticidad, igual a los resultados de Cortés (2002). Este patrón es característico de vertebrados con edad de madurez sexual superior a 10 años (Heppell et al. 1999, 2000, Cortés 2002). Los niveles de elasticidad calculados implican que los niveles de compensación en la supervivencia de neonatos para sostener una disminución de la supervivencia del 14-18% (como el sugerido por el análisis de la curva de captura) varían entre un 34 y un 170% y son remarcablemente similares entre ambos modelos de crecimiento (Tabla 16.1 y 16.2). Una compensación del 36-38% está dentro de los límites biológicamente posibles ya que, asumiendo ese nivel de compensación, la supervivencia de los neonatos sería del 64%, que es alta, pero está dentro del rango de supervivencias comúnmente asumido para neonatos de tiburones costeros vivíparos. Si la mortalidad de los neonatos es tan alta como han estimado Xiao et al. (2002), la posibilidad de compensación denso-dependiente en la supervivencia de neonatos es mayor. Además, no se deben descartar otras posibilidades de compensación denso-dependiente como el aumento de la tasa de crecimiento y (aunque menos probable) aumento de fertilidad (Sminkey & Musick 1996). Estos resultados indican que la

investigación sobre tasas de mortalidad edad-específica y mecanismos de compensación denso-dependientes son aspectos clave para el entendimiento de la dinámica poblacional de *G. galeus* y otros tiburones costeros.

Las estimaciones de la captura de la pesquería recreativa de Bahía San Blas muestran que, a diferencia de lo que sucede con *C. brachyurus* (Capítulo 15) y posiblemente *Carcharias taurus* (Capítulo 14), las capturas recreativas de *G. galeus* (700-1400 individuos por temporada) son mucho menores a la captura comercial (hasta 250000 individuos por temporada sólo en Puerto Quequén; Chiaramonte 1998a). El nivel total de extracción en todo el área de distribución de la población es desconocido, pero es sin duda de gran magnitud. A pesar de ser mucho menores que las capturas de Puerto Quequén, las capturas de *G. galeus* de Bahía San Blas son hasta 10 veces mayores que las de la flota artesanal del Golfo Nuevo (ver Introducción). Además, se debe tener en cuenta que no se conoce el número de individuos capturados por los pescadores recreativos en el resto de la costa, que en algunas zonas, puede ser alto.

Asumiendo que los daños provocados por el anzuelo en la región bucal causan una menor mortalidad que los provocados a órganos internos, la pesquería recreativa podría transformarse en una pesquería de captura y devolución con altas expectativas de éxito, ya que casi la totalidad de los individuos presentaron daños sólo en la boca. Esta transformación debería ser acompañada por un cambio a anzuelos oxidables y sin rebaba, que aumenten las posibilidades de supervivencia de los individuos capturados. El éxito de estas medidas debe ser validado mediante investigaciones para determinar la tasa de supervivencia de los individuos liberados.

Este trabajo muestra que la población de *G. galeus* del Atlántico Sudoccidental tiene una baja productividad y es altamente susceptible a la sobreexplotación, que la situación actual es de sobrepesca, que los parámetros de crecimiento individual son muy

influyentes, por lo que es necesario determinarlos con mayor exactitud y que las medidas de conservación y manejo de *G. galeus* deben ser definidas y aplicadas en conjunto entre Brasil, Uruguay y Argentina, debido a que la misma población habita y es explotada en los tres países.

Tabla 16.1. Resultados del modelo estructurado por estadios de la población del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental, teniendo en cuenta el modelo de crecimiento estimado en el Capítulo 8. Esc. = escenario, λ = tasa de crecimiento poblacional anual, r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 = número esperado de crías hembras producido por cada hembra adulta, G = tiempo generacional, F_{RMS} = mortalidad por pesca que permite el máximo rendimiento posible. Los valores entre paréntesis son los valores mínimo y máximo del intervalo de confianza de 95%. La columna Comp. muestra el valor por el que debería multiplicarse la supervivencia de los neonatos, para compensar el incremento en F simulado en cada escenario. Las condiciones de cada escenario se describen en Materiales y Métodos.

Esc.	λ	r	R_0	G	F_{RMS}	Comp.
1	1,137 (1,111-1,159)	0,128 (0,105-0,147)	3,546 (2,796-4,322)	9,844 (9,755-9,921)	0,0643 (0,0527-0,0738)	
2	1,033 (0,857-1,235)	0,033 (-0,154-0,211)	1,365 (0,248-8,676)	9,508 (9,036-10,218)	0,0164 (-0,0772--0,1057)	
3	1,003 (0,978-1,026)	0,003 (-0,022-0,026)	1,029 (0,811-1,279)	9,420 (9,348-9,487)	0,0015 (-0,0112-0,0129)	
4	0,791 (0,774-0,809)	-0,234 (-0,256--0,212)	0,125 (0,104-0,150)	8,885 (8,848-8,924)		1,58
5	0,978 (0,976-0,979)	-0,023 (-0,024--0,021)	0,813 (0,801-0,827)	9,126 (9,110-9,143)		0,38
6	0,871 (0,861-0,882)	-0,138 (-0,150--0,125)	0,287 (0,258-0,321)	9,052 (9,046-9,063)		1,02

Tabla 16.2. Resultados del modelo estructurado por estadios de la población del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental, teniendo en cuenta el modelo de crecimiento estimado por Ferreira & Vooren (1991). Esc. = escenario, λ = tasa de crecimiento poblacional anual, r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional, R_0 = número esperado de crías hembras producido por cada hembra adulta, G = tiempo generacional, F_{RMS} = mortalidad por pesca que permite el máximo rendimiento posible. Los valores entre paréntesis son los valores mínimo y máximo del intervalo de confianza de 95%. La columna Comp. muestra el valor por el que debería multiplicarse la supervivencia de los neonatos, para compensar el incremento en F simulado en cada escenario. Las condiciones de cada escenario se describen en Materiales y Métodos.

Esc.	λ	r	R_0	G	F_{RMS}	Comp.
10	1,036	0,036	1,648	13,970	0,0179	
	(1,008-1,060)	(0,008-0,058)	(1,117-2,275)	(13,886-14,047)	(0,0040-0,0293)	
11	1,010	0,010	1,154	13,893	0,0051	
	(0,815-1,246)	(-0,205-0,220)	(0,062-26,264)	(13,556-14,870)	(-0,1023-0,1099)	
12	0,960	-0,041	0,571	13,764		
	(0,938-0,980)	(-0,063-0,020)	(0,419-0,756)	(13,717-13,812)		
13	0,831	-0,185	0,081	13,566		1,77
	(0,812-0,851)	(-0,208-0,162)	(0,060-0,111)	(13,554-13,583)		
14	0,992	-0,007	0,908	13,735		0,33
	(0,991-0,995)	(-0,009-0,005)	(0,888-0,929)	(13,727-13,744)		
15	0,933	-0,070	0,367	14,349		0,95
	(0,925-0,941)	(-0,078-0,061)	(0,322-0,419)	(14,487-14,230)		

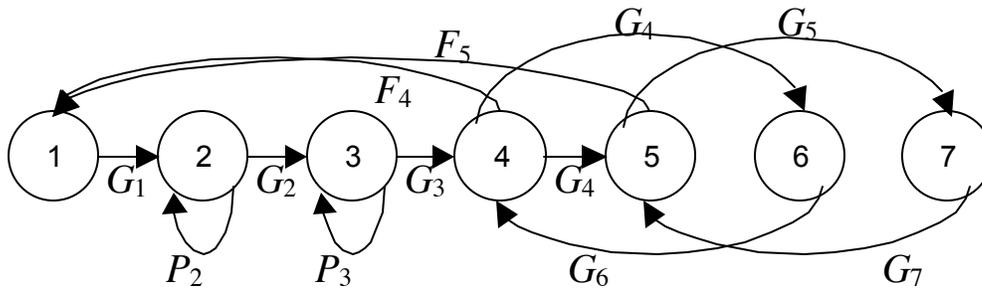


Figura 16.1. Ciclo de vida de la población del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental, representado en siete estadios; 1: neonatos (30-50 cm de longitud total [LT]), 2: hembras juveniles chicas (50-103 cm de LT), 3: hembras juveniles grandes (103-124 cm de LT), 4: hembras adultas chicas gestantes (124-135 cm de LT), 5: hembras adultas grandes gestantes (mayores de 135 cm de LT), 6: hembras adultas chicas en reposo, 7: hembras adultas grandes en reposo; G : probabilidad de pasar de un estadio a otro; P : probabilidad de mantenerse en el mismo estadio; F : fertilidad.

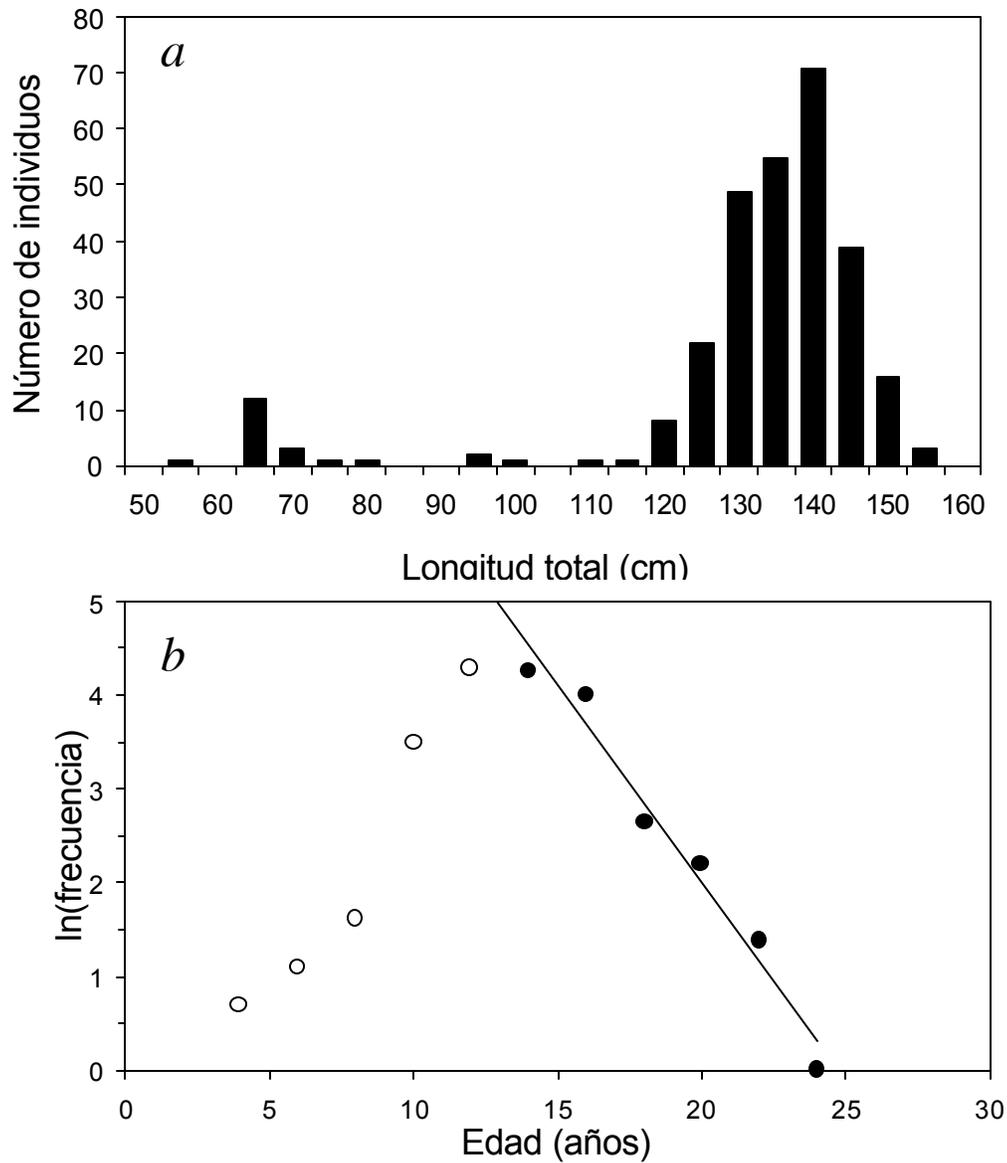


Figura 16.2. (a) Distribución de frecuencia de tallas del tiburón *Galeorhinus galeus* de Bahía Anegada, Argentina. (b) análisis de la curva de captura para calcular la mortalidad total (Z), asumiendo el patrón de crecimiento estimado en el Capítulo 8. Los puntos negros son los incluidos en el análisis de regresión para estimar Z .

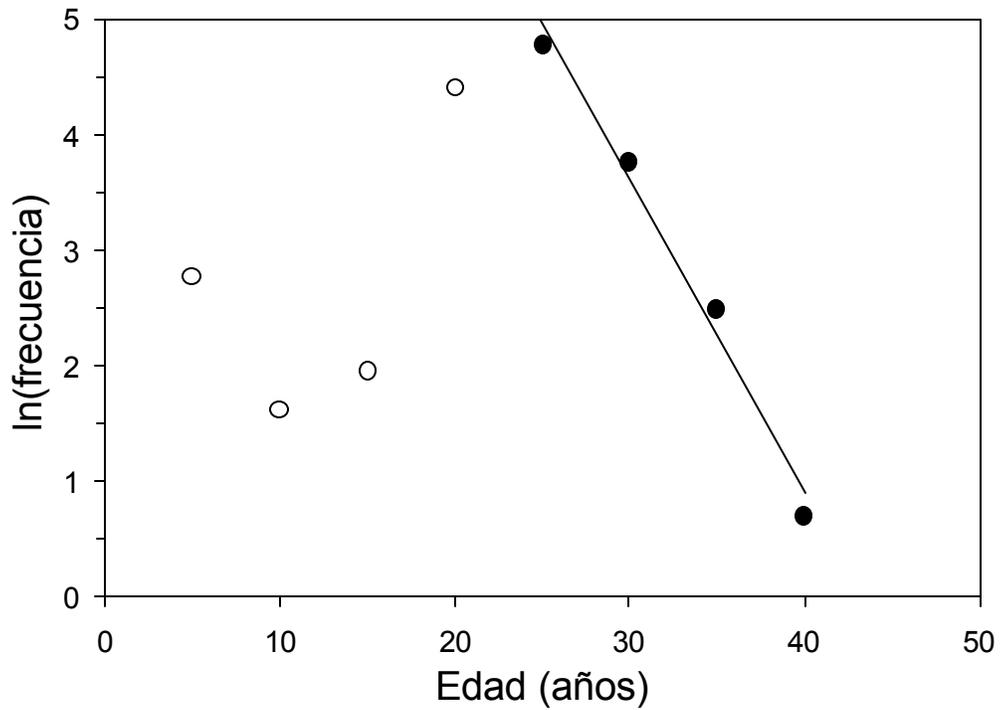


Figura 16.3. Análisis de la curva de captura para calcular la mortalidad total (Z) del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental, asumiendo el patrón de crecimiento estimado por Ferreira & Vooren (1991). Los puntos negros son los incluidos en el análisis de regresión para estimar Z . La curva de captura fue calculada a partir de la distribución de frecuencia de tallas de la Fig. 16.2a.

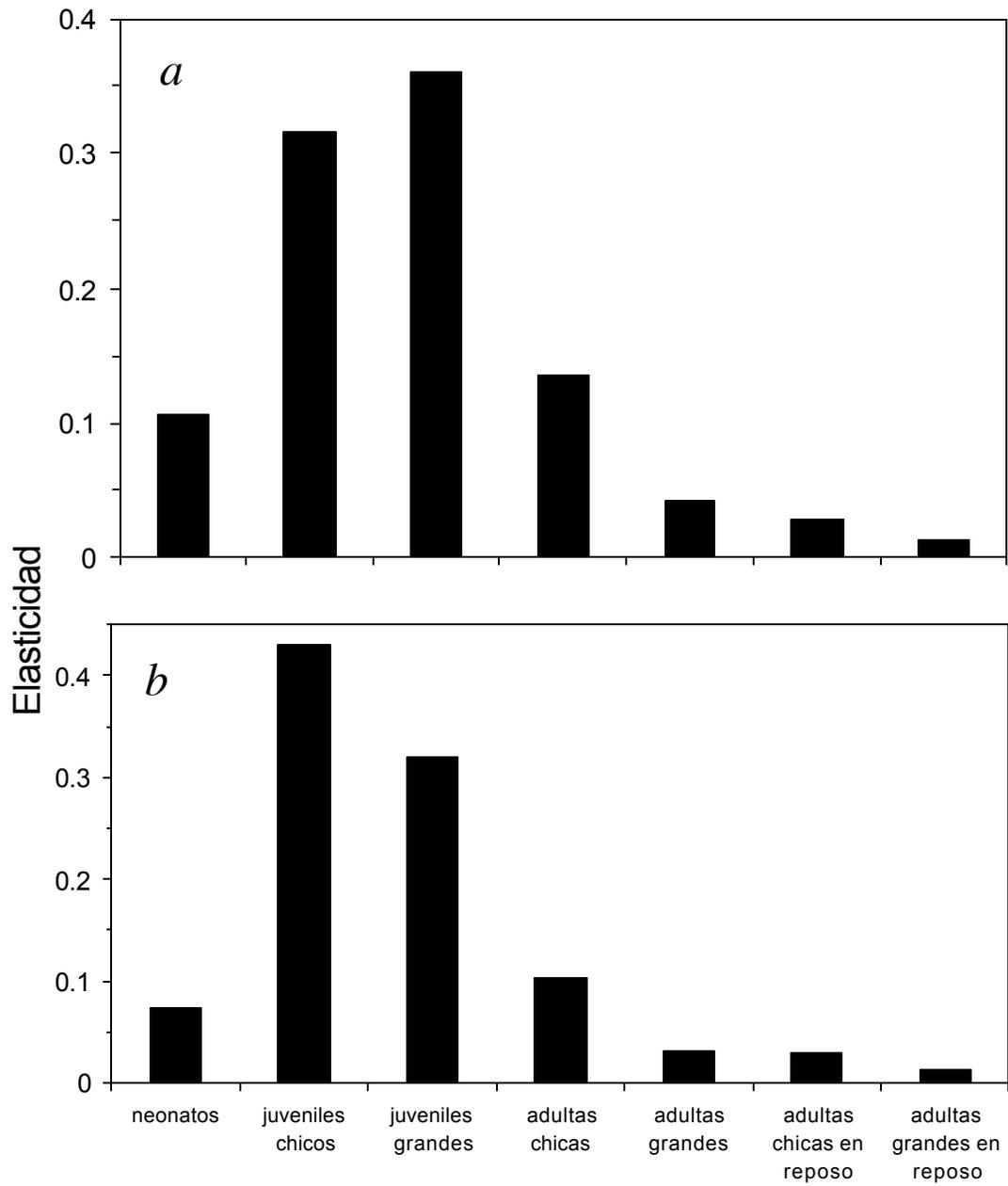


Figura 16.4. Elasticidad de cada estadio del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental, considerando el modelo de crecimiento estimado en el Capítulo 8 (a) y el estimado por Ferreira & Vooren (1991) (b).

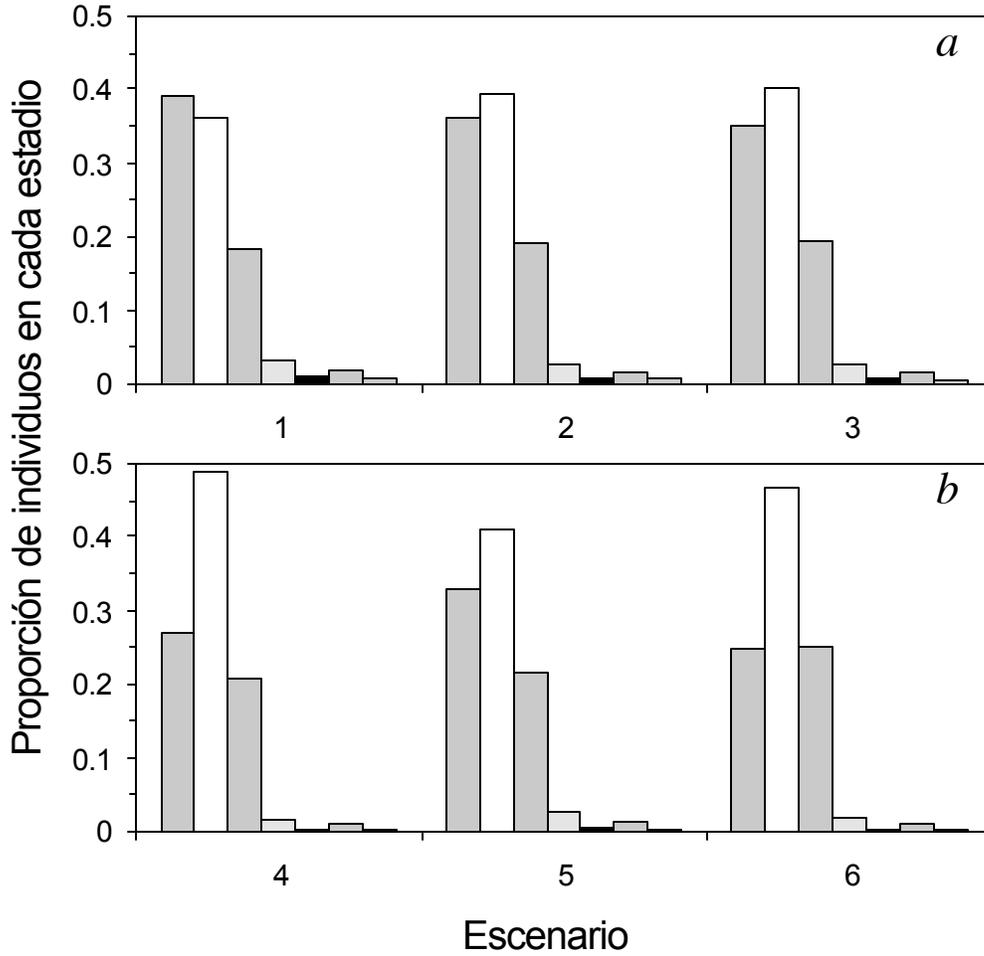


Figura 16.5. Estructura poblacional estable del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental asumiendo el modelo de crecimiento estimado en el Capítulo 8, según distintos escenarios de mortalidad. (a) Población sujeta solamente a mortalidad natural; (b) escenarios incluyendo el nivel de mortalidad por pesca actual estimado a partir del análisis de la curva de captura. Los parámetros de cada escenario son descritos en Materiales y Métodos. Barras rayadas en diagonal: neonatos, barras blancas: juveniles chicas, barras rayadas horizontales: juveniles grandes, barras punteadas: adultas chicas gestantes, barras negras: adultas grandes gestantes, barras rayadas verticales: adultas chicas en reposo, barras grises: adultas grandes en reposo.

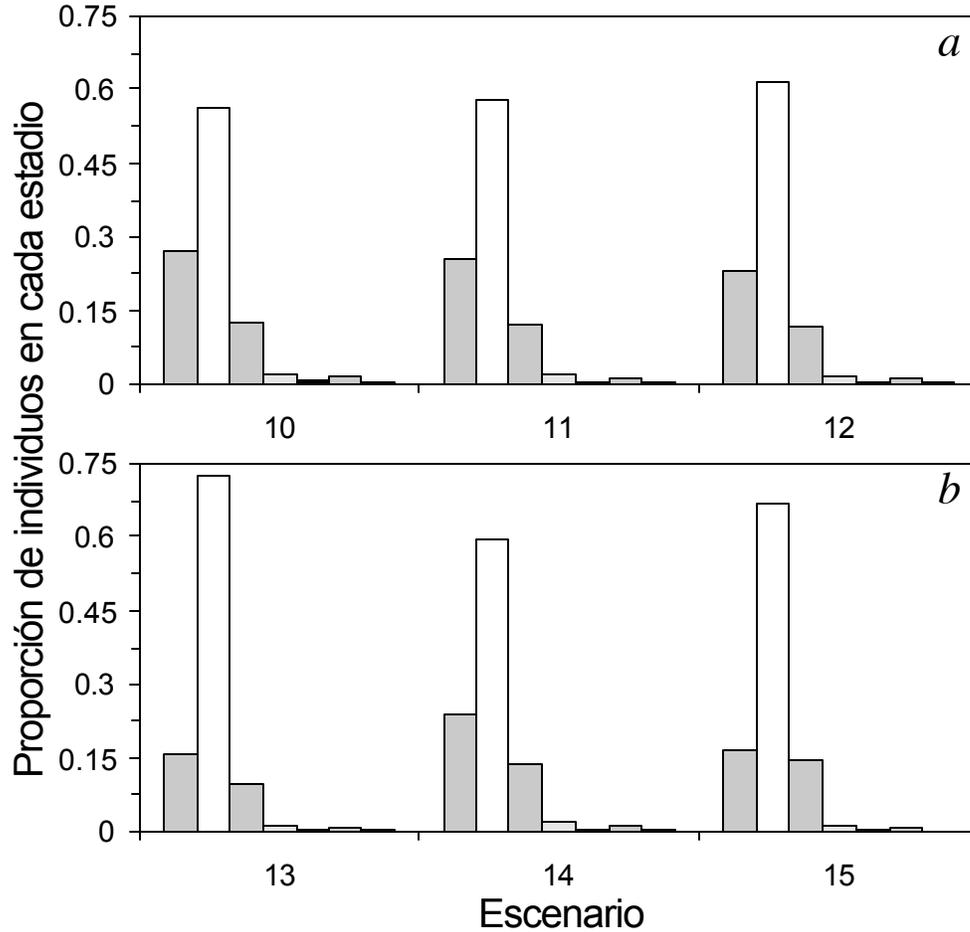


Figura 16.6. Estructura poblacional estable del tiburón *Galeorhinus galeus* del Atlántico Sudoccidental asumiendo el modelo de crecimiento estimado por Ferreira & Vooren (1991), según distintos escenarios de mortalidad. **(a)** Población sujeta solamente a mortalidad natural; **(b)** escenarios incluyendo el nivel de mortalidad por pesca actual estimado a partir del análisis de la curva de captura. Los parámetros de cada escenario son descritos en Materiales y Métodos. Barras rayadas en diagonal: neonatos, barras blancas: juveniles chicas, barras rayadas horizontales: juveniles grandes, barras punteadas: adultas chicas gestantes, barras negras: adultas grandes gestantes, barras rayadas verticales: adultas chicas en reposo, barras grises: adultas grandes en reposo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abella A. 1972. Hallazgo de una nueva especie de *Carcharhinus*, en las costas de Rocha, Uruguay. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay 2: 102-106.
- Acha E.M., H. Mianzan, C.A. Lasta & R.A. Guerrero. 1999. Estuarine spawning of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Pisces: Sciaenidae), in the Río 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.
- Agnew D.J., C.P. Nolan & J. Pompert. 1999. Management of the Falkland Islands skate and ray fishery. . En: *Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 268-284, FAO Fisheries Technical Paper 378.
- Allen B.R. & G. Cliff. 2000. Sharks caught in the protective gill nets off KwaZulu-Natal, South Africa. 9. The spinner shark *Carcharhinus brevipinna* (Müller & Henle). South African Journal of Marine Science 22: 199-215.
- Allen B.R. & S.P. Wintner. 2002. Age and growth of the spinner shark *Carcharhinus brevipinna* (Müller & Henle, 1839) off the KwaZulu-Natal coast, South Africa. South African Journal of Marine Science 24: 1-8.
- Amorim A.F., C.A. Arfelli & L. Fagundes. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off southern Brazil during 1974-97: an overview. Marine and Freshwater Research 49: 621-632.

- Amundsen P.-A., H.-M. Gabler & F.J. Staldvik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48: 607-614.
- Anderson E.D. 1985. Analysis of various sources of pelagic shark catches in the northwest and western central Atlantic Ocean and Gulf of Mexico with comments on catches of other large pelagics. NOAA Technical Report NMFS 31: 1-14.
- Anislado-Tolentino V. & C. Robinson-Mendoza. 2001. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Pacífico Central de México. *Ciencias Marinas* 27: 501-520.
- Applegate S.P., F. Soltelo-Macías & L. Espinosa-Arrubarrena. 1993. An overview of Mexican shark fisheries, with suggestions for shark conservation in Mexico. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs* (S. Branstetter, ed.). NOAA Technical Report NMFS 115: 31-37.
- Araújo M.L. 1998. Reproductive strategy of a freshwater stingray *Potamotrygon* sp. from the mid-Rio Negro Basin, Amazonas, Brazil. Abstracts of the 1998 American Elasmobranch Society Meeting, Guelph, Canadá, p. 1.
- Au D.W. & S.E. Smith. 1997. A demographic method with population density compensation for estimating productivity and yield per recruit of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 415-420.
- Ayling T. & G.J. Cox. 1982. *Collins Guide to the Sea Fishes of New Zealand*. Collins, Auckland, Nueva Zelanda, 343 p.
- Balech E. 1964. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. *Boletín del Instituto de Biología Marina* 7: 107-112.

- Bass A.J., J.D. D'Aubrey & N. Kistnasamy. 1973. Sharks of the east coast of southern Africa. I. The genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). Investigational Report of the Oceanographic Research Institute, Durban 33: 1-168.
- Bass A.J., J.D. D'Aubrey & N. Kistnasamy. 1975. Sharks of the east coast of southern Africa. IV. The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. Investigational Report of the Oceanographic Research Institute, Durban 39: 1-102.
- 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.
- Beerkircher L., M. Shivji & E. Cortés. 2003. A Monte Carlo demographic analysis of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*): implications of gear selectivity. *Fishery Bulletin* 101: 168-174.
- Bello G. 1995. Cephalopods in the stomach contents of *Galeus melastomus* (Selachii, Scyliorhinidae) from the Adriatic Sea. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 134: 33-40.
- Bello G. 1996. Teutophagous predators as collectors of oceanic cephalopods: the case of the Adriatic Sea. *Bollettino Malacologico* 32: 71-78.
- Bellwood D.R., A.S. Hoey & J.H. Choat. 2003. Limited functional redundancy in high-diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters* 6: 281-285.
- Benz G.W., J.D. Borucinska, L.F. Lowry & H.E. Whiteley. 2002. Ocular lesions associated with attachment of the copepod *Ommatokoita elongata* (Lernaeopodidae: Siphonostomatida) to corneas of Pacific sleeper sharks

- Somniosus pacificus* captured off Alaska in Prince William Sound. *Journal of Parasitology* 88: 474-481.
- Berestovskii E.G. 1994. Reproductive biology of skates of the family Rajidae in the seas of the Far North. *Journal of Ichthyology* 34(6): 26-37.
- Bernard D.R. 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 233-236.
- Bigelow H.B. & W.C. Schroeder. 1948. Sharks. En: *Fishes of the Western North Atlantic* (J. Tee-Van, C. M. Breder, S. F. Hildebrand, A. E. Parr & W. C. Schroeder, eds.): 59-546. *Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research* 1.
- Blaber S.J.M. 1986. Feeding selectivity of a guild of piscivorous fish in mangrove areas of north-west Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 37: 329-336.
- Blaber S.J.M., D.T. Brewer & J.P. Salini. 1995. Fish communities and the nursery role of the shallow inshore waters of a tropical bay in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40: 177-193.
- Boggs C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology* 6: 508-518.
- Bojsen B.H. & R. Barriga. 2002. Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology* 47: 2246-2260.
- Bonfil R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* 341: 1-119.
- Bonfil R. 1997. Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications for management. *Fisheries Research* 29: 101-117.

- Bonfil R. 1999. Marine protected areas as a shark fisheries management tool. En: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference* (B. Séret & J.-Y. Sire, eds.): 217-230, Société Française d'Ichtyologie, París, Francia.
- Bonfil R., R. Mena & D. de Anda. 1993. Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank, Mexico. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs* (S. Branstetter, ed.). NOAA Technical Report NMFS 115: 73-86.
- Bordino P., G. Thompson & M. Iñiguez. 1999. Ecology and behaviour of the franciscana (*Pontoporia blainvillei*) in Bahía Anegada, Argentina. *Journal of Cetacean Research and Management* 1: 213-222.
- Borucinska J.D., G.W. Benz & H.E. Whiteley. 1998. Ocular lesions associated with attachment of the parasitic copepod *Ommatokoita elongata* (Grant) to corneas of Greenland sharks, *Somniosus microcephalus* (Bloch & Schneider). *Journal of Fish Diseases* 21: 415-422.
- Borucinska J., J. Martin & G. Skomal. 2001. Peritonitis and pericarditis associated with gastric perforation by a retained fishing hook in a blue shark. *Journal of Aquatic Animal Health* 13: 347-354.
- Borucinska J., N. Kohler, L. Natanson & G. Skomal. 2002. Pathology associated with retained fishing hooks in blue sharks, *Prionace glauca* (L.), with implications for their conservation. *Journal of Fish Diseases* 25: 515-521.
- Boschi E.E., C.E. Fischbach & M.I. Iorio. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10: 7-94.
- Branstetter S. 1987a. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico. *Copeia* 1987: 964-974.

- Branstetter S. 1987b. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia* 1987: 291-300.
- Branstetter S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 17-28.
- Branstetter S. & J.A. Musick. 1994. Age and growth estimates for the sand tiger in the northwestern Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society* 123: 242-254.
- Branstetter S., J.A. Musick & J.A. Colvocoresses. 1987. A comparison of the age and growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvieri*, from off Virginia and from the northwestern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 85: 269-279.
- Brantley R.K. & A.H. Bass. 1994. Alternative male spawning tactics and acoustic signals in the plainfin midshipman, *Porichthys notatus* (Teleostei, Batrachoidiformes). *Ethology* 96: 213-232.
- Brewster-Geisz K.K. & T.J. Miller. 2000. Management of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*: implications of a stage-based model. *Fishery Bulletin* 98: 236-249.
- Brockmann F.W. 1975. An observation on mating behavior of the southern stingray, *Dasyatis americana*. *Copeia* 1975: 784-785.
- Bruce B.D. 1992. Preliminary observations on the biology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in South Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 1-11.

- Brunetti N.E., M.L. Ivanovic & B. Elena. 1998. Calamares ommastreífidos (Cephalopoda, Ommastrephidae). En: *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Tomo 2. Los Moluscos de Interés Pesquero. Cultivos y Estrategias Reproductivas de Bivalvos y Equinoideos* (E.E. Boschi, ed.): 37-68. INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Bruton M.N. 1990. Trends in the life-history styles of vertebrates: an introduction to the second ALHS volume. *Environmental Biology of Fishes* 28: 7-16.
- Buencuerpo V., S. Ríos & J. Morón. 1998. Pelagic sharks associated with the swordfish, *Xiphias gladius*, fishery in the eastern North Atlantic Ocean and the Strait of Gibraltar. *Fishery Bulletin* 96: 667-685.
- Bulman C., F. Althaus, X. He, N.J. Bax & A. Williams. 2001. Diets and trophic guilds of demersal fishes of the south-eastern Australian shelf. *Marine and Freshwater Research* 52: 537-548.
- Cailliet G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 157-165.
- Cailliet G.M. 1992. Demography of the central California population of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 183-193.
- Cailliet G.M., L.K. Martin, J.T. Harvey, D. Kusher & B.A. Welden. 1983a. Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. En: *Proceedings of the International Workshop on Age Determination*

- of *Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks* (E.D. Prince & L.M. Pulos, eds.). NOAA Technical Report NMFS 8: 179-188.
- Cailliet G.M., L.K. Martin, D. Kusher, P. Wolf & B.A. Welden. 1983b. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. En: *Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks* (E.D. Prince & L.M. Pulos, eds.). NOAA Technical Report NMFS 8: 157-165.
- Cailliet G.M., K.G. Yudin, S. Tanaka & T. Taniuchi. 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan based upon cross-readings of vertebral bands. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 167-176.
- Camhi M., S. Fowler, J. Musick, A. Bräutigam & S. Fordham. 1998. Sharks and their relatives: ecology and conservation. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission 20: 1-39.
- Campana S.E., M.C. Annand & J.I. McMillan. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 131-138.
- Capapé C. & J. Mellinger. 1988. Nouvelles données sur la biologie de la reproduction du milandre, *Galeorhinus galeus* (Linné, 1758), (Pisces, Triakidae) des côtes tunisiennes. *Cahiers de Biologie Marine* 29: 135-146.
- Carbonell A., F. Alemany, P. Merella, A. Quetglas & E. Román. 2003. The by-catch of sharks in the western Mediterranean (Balearic Islands) trawl fishery. *Fisheries Research* 61: 7-18.

- Carlson J.K. 1999. Occurrence of neonate and juvenile sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 97: 387-391.
- Carlson J.K., E. Cortés & D.M. Bethea. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 101: 281-292.
- Carlson J.K., E. Cortés & A.G. Johnson. 1999. Age and growth of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*, in the eastern Gulf of Mexico. *Copeia* 1999: 684-691.
- Casey J.G. & J.J. Hoey. 1985. Estimated catches of large sharks by U.S. recreational fishermen in the Atlantic and Gulf of Mexico. NOAA Technical Report NMFS 31: 15-19.
- Casey J.G. & L.J. Natanson. 1992. Revised estimates of age and growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the western North Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 1474-1477.
- Casey J.G., H.L. Pratt Jr. & C.E. Stillwell. 1985. Age and growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the western North Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 963-975.
- 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. 1993a. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes* 38: 37-48.
- Castro J.I. 1993b. The biology of the finetooth shark, *Carcharhinus isodon*. *Environmental Biology of Fishes* 36: 219-232.

- Castro J.I. 1996. Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science* 59: 508-522.
- Castro J.I., C.M. Woodley & R.L. Brudek. 1999. A preliminary evaluation of the status of shark species. *FAO Fisheries Technical Paper* 380: 1-72.
- Castro J.I. & J.P. Wourms. 1993. Reproduction, placentation, and embryonic development of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Journal of Morphology* 218: 257-280.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Estados Unidos, 328 p.
- Cervigón F. & R. Bastida. 1974. Contribución al conocimiento de la fauna ictiológica de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 197(1-3): 3-20.
- Chang W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208-1210.
- Charvet P. 1995a. Dados preliminares do levantamento da chondrofauna do litoral do Estado do Paraná. *Resumos da Sétima Reunião do Grupo de Trabalho sobre Pesca e Pesquisa de Tubarões e Raias no Brasil, Rio Grande, Brasil*, p. 27.
- Charvet P. 1995b. Pesca de elasmobranquios juvenis no litoral do Estado do Paraná: uma realidade. *Resumos da Sétima Reunião do Grupo de Trabalho sobre Pesca e Pesquisa de Tubarões e Raias no Brasil, Rio Grande, Brasil*, p. 29.
- Chen C.T., T.C. Leu, S.J. Joung & N.C.H. Lo. 1990. Age and growth of the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, in northeastern Taiwan waters. *Pacific Science* 44: 156-170.

- Chiaramonte G.E. 1996. Placentación en la “bacota”, *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae): tipificación, descripción macroscópica y otros aspectos reproductivos. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” Extra (Nueva Serie) 130-145: 1-7.
- Chiaramonte G.E. 1998a. Shark fisheries in Argentina. Marine and Freshwater Research 49: 601-609.
- Chiaramonte G.E. 1998b. The shark genus *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in Argentine waters. Marine and Freshwater Research 49: 747-752.
- Chiaramonte G.E. 2000. Biología y pesquería del tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 70 p.
- Chiaramonte G.E. & A.D. Pettovello. 2000. The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. Journal of Fish Biology 57: 930-942.
- Cione A.L. 1998. Record of a sleeper shark, *Somniosus* (Squaliformes), on the Argentinean coast. Neotrópica 44: 125-127.
- Clark E. & D.R. Nelson. 1997. Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, Mexico. Environmental Biology of Fishes 50: 63-73.
- Clark E. & K. von Schmidt. 1965. Sharks of the central Gulf coast of Florida. Bulletin of Marine Science 15: 13-83.
- Cliff G. & S.F.J. Dudley. 1991a. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 4. The bull shark *Carcharhinus leucas* Valenciennes. South African Journal of Marine Science 10: 253-270.

- Cliff G. & S.F.J. Dudley. 1991b. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 5. The Java shark *Carcharhinus amboinensis* (Müller & Henle). South African Journal of Marine Science 11: 443-453.
- Cliff G. & S.F.J. Dudley. 1992. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 6. The copper shark *Carcharhinus brachyurus* (Günther). En *Benguela Trophic Functioning* (A.I.L. Payne, K.H. Brink, K.H. Mann and R. Hilborn, eds.). South African Journal of Marine Science 12: 663-674.
- Cliff G., S.F.J. Dudley & B. Davis. 1988. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 1. The sandbar shark *Carcharhinus plumbeus* (Nardo). South African Journal of Marine Science 7: 255-265.
- Cliff G., S.F.J. Dudley & B. Davis. 1989. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 2. The great white shark *Carcharodon carcharias* (Linnaeus). South African Journal of Marine Science 8: 131-144.
- Cliff G., S.F.J. Dudley, P.G. Ryan & N. Singleton. 2002. Large sharks and plastic debris in KwaZulu-Natal, South Africa. Marine and Freshwater Research 53: 575-581.
- Compagno L.J.V. 1984a. FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 1 Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fisheries Synopsis 125: 1-249.
- Compagno L.J.V. 1984b. FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 2 Carcharhiniformes. FAO Fisheries Synopsis 125: 251-655.
- Compagno L.J.V. 1990a. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. Environmental Biology of Fishes 28: 33-75.

- Compagno L.J.V. 1990b. Shark exploitation and conservation. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 391-414.
- Compagno L.J.V. 1997. Threatened fishes of the world: *Glyphis gangeticus* (Müller & Henle, 1839) (Carcharhinidae). *Environmental Biology of Fishes* 49: 400.
- Compagno L.J.V. 1999. Checklist of living elasmobranchs. En: *Sharks, Skates and Rays: the Biology of Elasmobranchs Fishes* (W. C. Hamlett, ed.): 471-498, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- 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.
- Compagno L.J.V., D.A. Ebert & M.J. Smale. 1989. *Guide to the Sharks and Rays of Southern Africa*. Struik, Ciudad del Cabo, Sudáfrica, 160 p.
- Compagno L.J.V. & V.H. Niem. 1998. Carcharhinidae. En: *FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. Volume 2. Cephalopods, Crustaceans, Holothurians and Sharks* (K.E. Carpenter & V.H. Niem, eds.): 1312-1360. FAO, Roma, Italia.
- Conover W.J. 1980. *Practical Nonparametric Statistics, Second Edition*. John Wiley and Sons, Nueva York, Estados Unidos, 493 p.
- Conrath C.L., J. Gelsleichter & J.A. Musick. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100: 674-682.

- Cortés E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 93: 57-66.
- Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726-738.
- Cortés E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research* 39: 199-208.
- Cortés E. 1999a. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* 56: 707-717.
- Cortés E. 1999b. A stochastic stage-based population model of the sandbar shark in the western North Atlantic. En: *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals* (J.A. Musick, ed.): 115-136, American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Estados Unidos.
- Cortés E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16: 1048-1062.
- Cortés E. & S.H. Gruber. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia* 1990: 204-218.
- Cortés E., C.A. Manire & R.E. Hueter. 1996. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. *Bulletin of Marine Science* 58: 353-367.
- Cortés E. & G.R. Parsons. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 709-718.
- 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. Bastida. 1976. Nuevas citas para la ictiofauna argentina y comentarios sobre especies poco conocidas. *Physis* 35A: 235-252.
- Cousseau M.B. & R.G. Perrotta. 2000. *Peces Marinos de Argentina. Biología, Distribución, Pesca*. INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 167 p.
- Cowley P.D. 1997. Age and growth of the blue stingray *Dasyatis chrysonota chrysonota* from the south-eastern Cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* 18: 31-38.
- 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.
- Cox G. & M. Francis. 1997. *Sharks and Rays of New Zealand*. Canterbury University Press, Christchurch, Nueva Zelanda, 68 p.
- Crook K.R., M.A. Sanjayan & D.F. Doak. 1998. New insights on cheetah conservation through demographic modeling. *Conservation Biology* 12: 889-895.
- Crane J.M. 1965. Bioluminescent courtship display in the teleost *Porichthys notatus*. *Copeia* 1965: 239-241.
- Crouse D.T., L.B. Crowder & H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412-1423.
- Daly M. & M. Wilson. 1983. *Sex, Evolution and Behavior*. Willard Grant Press, Boston, Estados Unidos.

- Davenport S & J.D. Stevens. 1988. Age and growth of two commercially important sharks (*Carcharhinus tilstoni* and *C. sorrah*) from northern Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 39: 417-433.
- De Buen F. 1950. Contribuciones a la ictiología II. El tiburón vitamínico de la costa uruguaya, *Galeorhinus vitaminicus* nov. sp., y algunas consideraciones generales sobre su biología. Publicaciones Científicas del Servicio de Oceanografía y Pesca 4: 155-162.
- de Kroon H., J. van Groenendael & J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. Ecology 81: 607-618.
- De Zio V., A.M. Pastorelli & L. Rositani. 2000. Catture accesorie di *Prionace glauca* (L.) durante la pesca dei grandi pelagici nel basso Adriatico (1984-1998). Biologia Marina Mediterranea 7: 444-446.
- 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.
- Díaz de Astarloa J.M., A. Aubone & M.B. Cousseau. 1999. Asociaciones ícticas de la plataforma costera de Uruguay y norte de Argentina, y su relación con los parámetros ambientales. Physis 57A: 29-45.
- Didier D.A. 1995. Phylogenetic systematics of extant chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei). American Museum Novitates 3119: 1-86.
- Dreyfus-León M.J., J.G. Vaca-Rodríguez & G.A. Compeán-Jiménez. 2000. Descarte y captura incidental de la flota atunera mexicana menor de 363 tm de capacidad de acarreo en 1996. Hidrobiológica 10: 25-34.
- Dudley S.F.J. & G. Cliff. 1993a. Some effects of shark nets in the Natal nearshore environment. Environmental Biology of Fishes 36: 243-255.

- Dudley S.F.J. & G. Cliff. 1993b. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 7. The blacktip shark *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes). South African Journal of Marine Science 13: 237-254.
- Dudley S.F.J. & N.A. Gribble. 1999. Management of shark control programmes. En: *Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 819-859, FAO Fisheries Technical Paper 378.
- 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. & 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., Y. Sadovy & J.D. Reynolds. 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries* 4: 25-64.
- Dulvy N.K. & J.D. Reynolds. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology* 16: 440-450.
- Dunn K.A., J.D. McEachran & R.L. Honeycutt. 2003. Molecular phylogenetics of myliobatiform fishes (Chondrichthyes: Myliobatiformes), with comments on the effects of missing data on parsimony and likelihood. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 259-270.
- Ebert D.A. 1986a. Aspects on the biology of hexanchid sharks along the California coast. En: *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes* (T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi & K. Matsuura, eds.): 437-449, Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japón.

- Ebert D.A. 1986b. Observations on the elasmobranch assemblage of San Francisco Bay. *California Fish and Game* 72: 244-249.
- Ebert D.A. 1989. Life history of the sevengill shark, *Notorynchus cepedianus* Peron, in two northern California bays. *California Fish and Game* 75: 102-112.
- Ebert D.A. 1991a. Diet of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus* in the temperate coastal waters of southern Africa. *South African Journal of Marine Science* 11: 565-572.
- Ebert D.A. 1991b. Observations on the predatory behaviour of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *South African Journal of Marine Science* 11: 455-465.
- Ebert D.A. 1996. Biology of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus* (Peron, 1807) in the temperate coastal waters of southern Africa. *South African Journal of Marine Science* 17: 93-103.
- Ebert D.A. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). *Marine and Freshwater Research* 53: 517-523.
- Ebert D.A., L.J.V. Compagno & P.D. Cowley. 1992. A preliminary investigation of the feeding ecology of squaloid sharks off the west coast of southern Africa. En *Benguela Trophic Functioning* (A.I.L. Payne, K.H. Brink, K.H. Mann and R. Hilborn, eds.). *South African Journal of Marine Science* 12: 601-609.
- Ebert D.A., P.D. Cowley & L.J.V. Compagno. 1991. A preliminary investigation of the feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the west coast of southern Africa. *South African Journal of Marine Science* 10: 71-81.
- Ebert D.A., P.D. Cowley & L.J.V. Compagno. 1996. A preliminary investigation of the feeding ecology of catsharks (Scyliorhinidae) off the west coast of southern Africa. *South African Journal of Marine Science* 17: 233-240.

- Edwards R.R.C. 1980. Aspects of the population dynamics and ecology of the white spotted stingaree, *Urolophus paucimaculatus* Dixon, in Port Phillip Bay, Victoria. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 31: 459-467.
- Elías I., E. Hasan, F. Hidalgo, C. Santa Ana, A. Rodríguez, L. Loto, A. Cinti & R. Amoroso. 2001. La pesquería experimental con palangres en el Golfo Nuevo, Provincia del Chubut. Resultados del monitoreo de la temporada 2000-2001. Informe del LAPEMAR (CENPAT-CONICET) 12: 1-7.
- Ellis J.R., M.G. Pawson & S.E. Shackley. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 76: 89-106.
- Environment Australia. 2000. Draft recovery plan for grey nurse sharks, *Carcharias taurus*, in Australia. Recovery Team, Environment Australia, Canberra, Australia. 27 p.
- Esteves J.L., N.F. Ciocco, J.C. Colombo, H. Freije, G. Harris, O. Iribarne, I. Isla, P. Nabel, M.S. Pascual, P.E. Penchaszadeh, A.L. Rivas & N. Santinelli. 2000. The Argentine Sea: the southeast South American shelf marine ecosystem. En: *Seas at the Millenium: An Environmental Evaluation* (C.R.C. Sheppard, ed.): 749-771. Pergamon, Amsterdam, Países Bajos.
- Feldheim K.A., S.H. Gruber & M.V. Ashley. 2001. Multiple paternity of a lemon shark litter (Chondrichthyes: Carcharhinidae). Copeia 2001: 781-786.
- Ferreira B.P. & C.M. Vooren. 1991. Age, growth, and structure of vertebra in the school shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) from southern Brazil. Fishery Bulletin 89: 19-31.

- Ferry L.A. & G.M. Cailliet. 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? En: *Feeding Ecology and Nutrition in Fish. Symposium Proceedings* (D. MacKinlay & K. Shearer, eds.): 71-80. American Fisheries Society, San Francisco, Estados Unidos.
- Fouts W.R. & D.R. Nelson. 1999. Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia* 1999: 304-312.
- Francis M.P. 1981. Von Bertalanffy growth rates in species of *Mustelus* (Elasmobranchii: Triakidae). *Copeia* 1981: 189-192.
- Francis M.P. 1998. New Zealand shark fisheries: development, size and management. *Marine and Freshwater Research* 49: 579-591.
- Francis M.P., L.H. Griggs & S.J. Baird. 2001. Pelagic shark bycatch in the New Zealand tuna longline fishery. *Marine and Freshwater Research* 52: 165-178.
- Francis M.P. & C.Ó. Maolagáin. 2000. Age, growth and maturity of a New Zealand endemic shark (*Mustelus lenticulatus*) estimated from vertebral bands. *Marine and Freshwater Research* 51: 35-42.
- Francis M.P. & K.P. Mulligan. 1998. Age and growth of New Zealand school shark, *Galeorhinus galeus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 32: 427-440.
- Francis M.P. & B. Shallard. 1999. New Zealand shark fishery management. En: *Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 515-551, FAO Fisheries Technical Paper 378.
- Francis R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* 36: 883-902.

- Frazzetta T.H. 1988. The mechanics of cutting and the form of shark teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Zoomorphology* 108: 93-107.
- Frazzetta T.H. & C.D. Prange. 1987. Movements of cephalic components during feeding in some requiem sharks (Carcharhiniformes: Carcharhinidae). *Copeia* 1987: 979-993.
- 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.
- Gadig O.B.F., F.S. Motta & R.C. Namora. 2002. Projeto Cação: a study of sharks caught by artisanal fisheries in Sao Paulo, Southern Brazil. *Shark News* 14: 11.
- Garrick J.A.F. 1982. Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA Technical Report NMFS Circular 445: 1-193.
- Garrick J.A.F. 1985. Additions to a revision of the shark genus *Carcharhinus*: synonymy of *Aprionodon* and *Hypoprion*, and description of a new species of *Carcharhinus* (Carcharhinidae). NOAA Technical Report NMFS 34: 1-26.
- Gasparini J.L. & I. Sazima. 1996. A stranded melon-headed whale, *Peponocephala electra*, in southeastern Brazil, with comments on wounds from the cookiecutter shark, *Isistius brasiliensis*. *Marine Mammal Science* 12: 308-312.
- Gelsleichter J., J.A. Musick & S. Nichols. 1999. Food habits of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, and the sand tiger, *Carcharias taurus*, from the northwest Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 54: 205-217.
- 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.
- Gomes U.L. & M.A. Fernandes dos Reis. 1990. Observações sobre a heterodontia ontogenética em *Eugomphodus taurus* (Rafinesque, 1809) - (Lamniformes, Odontaspidae). Anais da Sociedade Nordestina de Zoologia 3: 315-330.
- Gonzalez M.M.B. & M.M. Rotundo. 1997. Análise do declínio populacional de elasmobrânquios do sistema estuarino lagunar de Cananéia. VII Congresso Latino-Americano sobre Ciências do Mar, Santos, Brasil, p. 391-392.
- 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.
- Goosen A.J.J. & M.J. Smale. 1997. A preliminary study of age and growth of the smooth-hound shark *Mustelus mustelus* (Triakidae). South African Journal of Marine Science 18: 85-91.
- Gordon I. 1993. Pre-copulatory behaviour of captive sandtiger sharks, *Carcharias taurus*. Environmental Biology of Fishes 38: 159-164.
- Gosztonyi A.E. 1981. Resultados de las investigaciones ictiológicas de la campaña I del B/I "Shinkai Maru" en el Mar Argentino (10.04-09.05.1978). En: Campañas de Investigación Pesquera Realizadas en el Mar Argentino por los B/I "Shinkai Maru" y "Walther Herwig" y el B/P "Marburg", Años 1978 y 1979. Resultados de la Parte Argentina (V. Angelescu, ed.): 254-266. Contribución INIDEP 383.
- Gould J.L. & C.G. Gould. 1997. *Sexual Selection: Mate Choice and Courtship in Nature*. Scientific American Library, Nueva York, Estados Unidos, 277 p.

- Govender A. & S.L. Birnie. 1997. Mortality estimates for juvenile dusky sharks *Carcharhinus obscurus* in South Africa using mark-recapture data. South African Journal of Marine Science 18: 11-18.
- Govender A., N. Kistnasamy & R.P. Van der Elst. 1991. Growth of spotted ragged-tooth sharks *Carcharias taurus* (Rafinesque) in captivity. South African Journal of Marine Science 11: 15-19.
- Gray C.A. & N.M. Otway. 1994. Spatial and temporal differences in assemblages of demersal fishes on the inner continental shelf off Sydney, south-eastern Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 45: 665-676.
- Gruber S.H. & R.G. Stout. 1983. Biological materials for the study of age and growth in a tropical marine elasmobranch, the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). En: *Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks* (E.D. Prince & L.M. Pulos, eds.). NOAA Technical Report NMFS 8: 193-205.
- Grupo de Estudos Pesqueiros da Universidade do Vale do Itajaí. 2001. Ações prioritárias ao desenvolvimento da pesca e aqüicultura no sul do Brasil. Boletim Estatístico da Pesca Industrial de Santa Catarina - Ano 2000.
- Grupo de Estudos Pesqueiros da Universidade do Vale do Itajaí. 2002. Ações prioritárias ao desenvolvimento da pesca e aqüicultura no sul do Brasil. Boletim Estatístico da Pesca Industrial de Santa Catarina - Ano 2001.
- Guerrero R.A. 1998. Oceanografía física del estuario del Río de la Plata y el sistema costero de El Rincón. Noviembre, 1994. En: *Resultados de una Campaña de Evaluación de Recursos Demersales Costeros de la Provincia de Buenos Aires* (C.A. Lasta, ed.). INIDEP Informe Técnico 21: 29-54.

- Gunderson D.R., M. Zimmermann, D.G. Nichol & K. Pearson. 2003. Indirect estimates of natural mortality rate for arrowtooth flounder (*Asteresthes stomias*) and darkblotched rockfish (*Sebastes crameri*). Fishery Bulletin 101: 175-182.
- Guzmán L. & I. Campodónico. 1976. *Notorynchus cepedianus* (Peron, 1807) en la entrada oriental del Estrecho de Magallanes (Elasmobranchii, Hexanchidae). Anales del Instituto de la Patagonia 7: 207-210.
- Haeseker S.L. & J.J. Cech Jr. 1993. Food habits of the brown smoothhound shark (*Mustelus henlei*) from two sites in Tomales Bay. California Fish and Game 79: 89-95.
- Haimovici M. 1998. Present state and perspectives for the southern Brazil shelf demersal fisheries. Fisheries Management and Ecology 5: 277-289.
- Haimovici M. & J.T. Mendonça. 1996. Descartes da fauna acompanhante na pesca de arrasto de tangones dirigida a linguados e camarões na plataforma continental do sul do Brasil. Atlântica 18: 161-177.
- Hairston Jr. N.G. & N.G. Hairston Sr. 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. The American Naturalist 142: 379-411.
- Halpin P.M. 2000. Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade-offs between predation and growth. Marine Ecology Progress Series 198: 203-214.
- Hamlett W.C. 1999. Male reproductive system. En: *Sharks, Skates, and Rays: the Biology of Elasmobranch Fishes* (W.C. Hamlett, ed.): 444-470, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Hamlett W.C. & T.J. Koob. 1999. Female reproductive system. En: *Sharks, Skates, and Rays: the Biology of Elasmobranch Fishes* (W.C. Hamlett, ed.): 398-443, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.

- Hart J.L. 1988. *Pacific Fishes of Canada*. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, Canadá, 740 p.
- Hart R.K., M.C. Calver & C.R. Dickman. 2002. The index of relative importance: an alternative approach to reducing bias in descriptive studies of animal diets. *Wildlife Research* 29: 415-421.
- Harvey-Clark C.J., W.T. Stobo, E. Helle & M. Mattson. 1999. Putative mating behavior in basking sharks off the Nova Scotia coast. *Copeia* 1999: 780-782.
- Hayward G.D. & D.B. McDonald. 1997. Matrix population models as a tool in development of habitat models. En: *Biology and Conservation of Owls of the Northern Hemisphere: Second International Symposium* (J.R. Duncan, D.H. Johnson & T.H. Nicholls, eds.): 205-212. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experimental Station, Saint Paul, Estados Unidos.
- Hebblewhite M., M. Percy & R. Serrouya. 2003. Black bear (*Ursus americanus*) survival and demography in the Bow Valley of Banff National Park, Alberta. *Biological Conservation* 112: 415-425.
- Heithaus M.R. 2001. The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet, and seasonal changes in catch rates. *Environmental Biology of Fishes* 61: 25-36.
- Heithaus M.R. & L.M. Dill. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83: 480-491.
- Heithaus M.R., A. Frid & L.M. Dill. 2002. Shark-inflicted injury frequencies, escape ability, and habitat use of green and loggerhead turtles. *Marine Biology* 140: 229-236.

- Helfman G.S., B.B. Collette & D.E. Facey. 1997. *The Diversity of Fishes*. Blackwell Science, Malden, Estados Unidos. 528 p.
- Hemida F., R. Seridji, N. Labidi, J. Bensaci & C. Capapé. 2002. Records of *Carcharhinus* spp. (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from off the Algerian coast (southern Mediterranean). *Acta Adriatica* 43: 83-92.
- Heppell S.S. 1998. Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. *Copeia* 1998: 367-375.
- Heppell S.S., H. Caswell & L.B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654-665.
- Heppell S.S., L.B. Crowder & T.R. Menzel. 1999. Life table analysis of long-lived marine species with implications for conservation and management. En: *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals* (J.A. Musick, ed.): 137-148, American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Estados Unidos.
- 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.R. & C.A. Simpfendorfer. 2002. Estimation of mortality of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, within a nursery area using telemetry data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 624-632.
- Hilborn R. & M. Mangel. 1997. *The Ecological Detective: Confronting Models with Data*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos, 315 p.
- Hoenig J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 82: 898-903.

- 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* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 1-16.
- 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. & R.G. Horrod. 1979. The migrations of tope, *Galeorhinus galeus* (L), in the eastern North Atlantic as determined by tagging. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 38: 314-317.
- Holts D.B., A. Julian, O. Sosa-Nishizaki & N.W. Bartoo. 1998. Pelagic shark fisheries along the west coast of the United States and Baja California, Mexico. *Fisheries Research* 39: 115-125.
- Hurley P.C.F. 1998. A review of the fishery for pelagic sharks in Atlantic Canada. *Fisheries Research* 39: 107-113.
- IUCN. 2001. *IUCN Red List Categories: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission, Gland, Suiza y Cambridge, Gran Bretaña. 23 p.
- Ivanovic M.L. & N.E. Brunetti. 1997. Description of *Illex argentinus* beaks and rostral length relationships with size and weight of squids. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 11: 135-144.
- Janse M. 2003. Considerations on the diet composition and feeding rate of demersal sharks in 15 European public aquaria. *Zoo Biology* 22: 203-226.

- Japp D.W. 1999. Management of elasmobranch fisheries in South Africa. En: *Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 199-217, FAO Fisheries Technical Paper 378.
- Jarre-Teichmann A., L.J. Shannon, C.L. Moloney & P.A. Wickens. 1998. Comparing trophic flows in the southern Benguela to those in other upwelling ecosystems. En: *Benguela Dynamics* (S.C. Pillar, C.L. Moloney, A.I.L. Payne & F.A. Shillington, eds.). South African Journal of Marine Science 19: 391-414.
- Jaureguizar A.J., R. Menni, R. Guerrero & C. Lasta. 2003. Environmental factors structuring fish communities of the Rio de la Plata estuary. Fisheries Research (en prensa).
- Jefferson T.A., S. Leatherwood & M.A. Webber. 1994. *FAO Species Identification Guide. Marine Mammals of the World*. FAO, Roma, Italia. 320 p.
- Jennings S., S.P.R. Greenstreet, L. Hill, G.J. Piet, J.K. Pinnegar & K.J. Warr. 2002. Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Marine Biology* 181: 1085-1097.
- Jensen A.L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 820-822.
- Jiménez C. 1997. Coral colony fragmentation by whitetip reef sharks at Coiba Island National Park, Panamá. *Revista de Biología Tropical* 45: 698-700.
- Johnson R.H. & D.R. Nelson. 1978. Copulation and possible olfaction-mediated pair formation in two species of carcharhinid sharks. *Copeia* 1978: 539-542.
- Joyce W.N., S.E. Campana, L.J. Natanson, N.E. Kohler, H.L. Pratt Jr. & C.F. Jensen. 2002. Analysis of stomach contents of the porbeagle shark (*Lamna nasus*

- Bonnaterre) in the northwest Atlantic. ICES Journal of Marine Science 59: 1263-1269.
- Kajiura S.M. & T.C. Tricas. 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. Journal of Experimental Biology 199: 2297-2306.
- Klimley A.P. 1980. Observations of courtship and copulation in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. Copeia 1980: 878-882.
- Klimley A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. Environmental Biology of Fishes 18: 27-40.
- Koen Alonso M., E.A. Crespo, N.A. García, S.N. Pedraza, P.A. Mariotti, B. Berón Vera & N.J. Mora. 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. ICES Journal of Marine Science 58: 288-297.
- Koen Alonso M., E.A. Crespo, N.A. García, S.N. Pedraza, P.A. Mariotti & N.J. Mora. 2002. Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. Environmental Biology of Fishes 63: 193-202.
- Kohler N.E., J.G. Casey & P.A. Turner. 1998. NMFS cooperative shark tagging program, 1962-93: an atlas of shark tag and recapture data. Marine Fisheries Review 60: 1-87.
- 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.
- Krebs C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins, Nueva York, Estados Unidos. 654 p.

- Kroese M. & W.H.H. Sauer. 1998. Elasmobranch exploitation in Africa. *Marine and Freshwater Research* 49: 573-577.
- Krogh M. 1994. Spatial, seasonal, and biological analysis of sharks caught in the New South Wales protective beach meshing programme. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45: 1087-1106.
- Kusher D.I., S.E. Smith & G.M. Cailliet. 1992. Validated age and growth of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, with comments on reproduction. *Environmental Biology of Fishes* 35: 187-203.
- Kyne P.M. & M.B. Bennett. 2002a. Reproductive biology of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794), from Moreton Bay, Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research* 53: 583-589.
- Kyne P.M. & M.B. Bennett. 2002b. Diet of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794), from Moreton Bay, Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Research* 53: 679-686.
- Lagler K.L., J.E. Bardach, R.R. Miller & D.R. May Passino. 1977. *Ichthyology, Second Edition*. John Wiley and Sons, Nueva York, Estados Unidos, 506 p.
- 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, Mar del Plata, Argentina, 48 p.
- Lane E.D. 1967. A study of the Atlantic midshipmen, *Porichthys porosissimus*, in the vicinity of Port Aransas, Texas. *Contributions in Marine Science University of Texas* 12: 1-53.
- Last P.R. & J.D. Stevens. 1994. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO, Melbourne, Australia, 513 p + 84 láminas.

- Le Boeuf B.J., J.E. McCosker & J. Hewitt. 1987. Crater wounds on northern elephant seals: the cookiecutter shark strikes again. *Fishery Bulletin* 85: 387-392.
- Lessa R. & Z. Almeida. 1997. Analysis of stomach contents of the smalltail shark *Carcharhinus porosus* from northern Brazil. *Cybiurn* 21: 123-133.
- Lessa R.P. & Z. Almeida. 1998. Feeding habits of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northern Brazil. *Cybiurn* 22: 383-394.
- Lessa R.P. & R.C. Menni. 1994. The chondrichthyan community off Maranhao (northeastern Brazil). En: Proceedings of the Fourth Indo-Pacific Fish Conference: 138-172, Kasetart University, Bangkok, Thailandia.
- Lessa R. & F.M. Santana. 1998. Age determination and growth of the smalltail shark, *Carcharhinus porosus*, from northern Brazil. *Marine and Freshwater Research* 49: 705-711.
- Lessa R., F.M. Santana, V. Batista & Z. Almeida. 2000. Age and growth of the daggernose shark, *Isogomphodon oxhyrhyinchus*, from northern Brazil. *Marine and Freshwater Research* 51: 339-347.
- Lessa R., F. Santana, R. Menni & Z. Almeida. 1999a. Population structure and reproductive biology of the smalltail shark (*Carcharhinus porosus*) off Maranhão (Brazil). *Marine and Freshwater Research* 50: 383-388.
- Lessa R., F.M. Santana & R. Paglerani. 1999b. Age, growth and stock structure of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, from the southwestern equatorial Atlantic. *Fisheries Research* 42: 21-30.
- Liao H., C.L. Pierce & J.G. Larscheid. 2001. Empirical assessment of indices of prey importance in the diets of predacious fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 583-591.

- Liermann M. & R. Hilborn. 2001. Depensation: evidence, models and implications. *Fish and Fisheries* 2: 33-58.
- Liu K.-M. & C.-T. Chen. 1999. Demographic analysis of the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, in the Northwestern Pacific. *Fisheries Science* 65: 218-223.
- Loefer J.K. & G.R. Sedberry. 2003. Life history of the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) (Richardson, 1836) off the southeastern United States. *Fishery Bulletin* 101: 75-88.
- Lombardi J. 1998. *Comparative Vertebrate Reproduction*. Kluwer Academic Publishers, Boston, Estados Unidos, 469 p.
- Long D.J. & R.E. Jones. 1996. White shark predation and scavenging on cetaceans in the eastern North Pacific Ocean. En: *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias* (A.P. Klimley & D.G. Ainley, eds.): 293-307. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Long D.J. & C.L. Spencer. 1995. Cowsharks (Hexanchidae) as predators on the harbor seals (*Phoca vitulina richardsi*) in San Francisco Bay, California. *Chondros* 6: 9.
- López R.B. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. *Boletín del Instituto de Biología Marina* 7: 57-63.
- López Cazorla A. 2000. Age structure of the population of weakfish *Cynoscion guatucupa* (Cuvier) in the Bahía Blanca waters, Argentina. *Fisheries Research* 46: 279-286.
- Lowe C.G., B.M. Wetherbee, G.M. Crow & A.L. Tester. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes* 47: 203-211.

- Lucifora L.O. 2001. Tiburones y pesca de tiburones en Mar Chiquita. En: *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas* (O. Iribarne, ed.): 205-206. UNESCO - Universidad Nacional de Mar del Plata - Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Lucifora, L.O., A.L. Cione, R.C. Menni & A.H. Escalante. 2003. Tooth counts, vicariance, and the distribution of the sand tiger shark, *Carcharias taurus* Rafinesque. *Ecography* 26: en prensa.
- Lucifora L.O. & R.C. Menni. 1998. First record of a porbeagle shark, *Lamna nasus*, in brackish waters of Mar Chiquita lagoon, Argentina. *Cybius* 22: 87-88.
- Lucifora L.O., R.C. Menni & A.H. Escalante. 2001. Analysis of dental insertion angles in the sand tiger shark, *Carcharias taurus* (Chondrichthyes: Lamniformes). *Cybius* 25: 23-31.
- Lucifora L.O., J.L. Valero, C.S. Bremec & M.L. Lasta. 2000. Feeding habits and prey selection by the skate *Dipturus chilensis* (Elasmobranchii: Rajidae) from the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 953-954.
- 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.
- 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., 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.
- Macchi G. & M. Acha. 1998. Aspectos reproductivos de las principales especies de peces en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay y en El Rincón. En: *Resultados de una Campaña de Evaluación de Recursos Demersales Costeros de la Provincia de Buenos Aires* (C.A. Lasta, ed.). INIDEP Informe Técnico 21: 67-89.
- Manire C.A. & S.H. Gruber. 1993. A preliminary estimate of natural mortality of age-0 lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs* (S. Branstetter, ed.). NOAA Technical Report NMFS 115: 65-71.
- Manly B.F.J. 1994. *Multivariate Statistical Methods: A Primer. Second Edition*. Chapman & Hall-CRC, Boca Raton, Estados Unidos. 215 p.
- Mann J. & H. Barnett. 1999. Lethal tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) attack on bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) calf: defense and reactions by the mother. *Marine Mammal Science* 15: 568-575.
- Marín Y.H., F. Brum, L.C. Barea & J.F. Chocca. 1998. Incidental catch associated with swordfish longline fisheries in the south-west Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 49: 633-639.
- Márquez-Farías J.F. & J.L. Castillo-Géniz. 1998. Fishery biology and demography of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the southern Gulf of Mexico. *Fisheries Research* 39: 183-198.

- Márquez-Farias J.F., J.L. Castillo-Géniz & M.C. Rodríguez de la Cruz. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del Golfo de México. *Ciencias Marinas* 24: 13-34.
- Martin L.K. & G.M. Cailliet. 1988. Age and growth determination of the bat ray, *Myliobatis californica* Gill, in central California. *Copeia* 1988: 762-773.
- Martinsohn J.T. & M. Müller. 1992. Sharks of Otago region. Diploma de Postgraduación en Ciencias Marinas, University of Otago, Dunedin, Nueva Zelanda. 175 p.
- Martos P. & M.C. Piccolo. 1988. Hydrography of the Argentine continental shelf between 38° and 42°S. *Continental Shelf Research* 8: 1043-1056.
- Massa A. & N. Hozbor. 2003. Peces cartilaginosos de la plataforma argentina: explotación, situación y necesidades para un manejo pesquero adecuado. *Frente Marítimo* 19: 199-206.
- Matsunaga H. & H. Nakano. 1999. Species composition and CPUE of pelagic sharks caught by Japanese longline research and training vessels in the Pacific Ocean. *Fisheries Science* 65: 16-22.
- Mauchline J. & J.D.M. Gordon. 1983. Diets of the sharks and chimaeroids of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Marine Biology* 75: 269-278.
- McCourt R.M. & A.L. Kerstitch. 1980. Mating behavior and sexual dimorphism in dentition in the stingray *Urolophus concentricus* from the Gulf of California. *Copeia* 1980: 900-901.
- McEachran J.D., D.F. Boesch & J.A. Musick. 1976. Food division within two sympatric species-pairs of skates (Pisces: Rajidae). *Marine Biology* 35: 301-317.
- McEachran J.D., K.A. Dunn & T. Miyake. 1996. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). En: *Interrelationships of Fishes* (M.L.J. Stiassny,

- L.R. Parenti & G.D. Johnson, eds.): 63-84. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- McKinnell S. & M.P. Seki. 1998. Shark bycatch in the Japanese high seas squid drifnet fishery in the North Pacific Ocean. *Fisheries Research* 39: 127-138.
- McKinney M.L. 1998. Is marine biodiversity at less risk? Evidence and implications. *Diversity and Distributions* 4: 3-8.
- Medved R.J. & J.A. Marshall. 1981. Feeding behavior and biology of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus* (Pisces, Carcharhinidae), in Chincoteague Bay, Virginia. *Fishery Bulletin* 79: 441-447.
- Medved R.J., C.E. Stillwell & J.J. Casey. 1985. Stomach contents of young sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in Chincoteague Bay, Virginia. *Fishery Bulletin* 83: 395-403.
- Mendonça J.T. & M. Katsuragawa. 1997. Desembarque da pesca costeira em Cananéia (São Paulo), Brasil, durante 1995 e 1996. *Nerítica* 11: 165-190.
- 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 Investigación Pesquera* (G. Arena & M. Rey, eds.): 38-73. INAPE-PNUD, Montevideo, Uruguay.
- Menezes de Mello R., T. Vaske Jr. & J.P. Castello. 1993. Pesquería de atunes y pez espada por la flota arrendada de Rio Grande, Brasil. *Frente Marítimo* 14: 125-133.
- Menni R.C. 1981. Sobre la distribución de los peces marinos de la Argentina. *Symposia 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 vitaminicus* en el Mar Argentino en agosto-setiembre de 1978 (Chondrichthyes). *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie) Zoología* 13: 151-182.
- Menni R.C. 1986. Shark biology in Argentina: a review. En: *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes* (T Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi & K. Matsuura, eds.): 425-436. Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japón.
- 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. & 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* 5: 1-10.
- Menni R.C. & R.P. Lessa. 1998. The chondrichthyan community off Maranhão (northeastern Brazil) II. Biology of species. *Acta Zoológica Lilloana* 44(1): 69-89.
- Menni R.C. & H.L. López. 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis* 42A: 71-85.
- Menni R.C., R.A. Ringuelet & R.H. Arámburu. 1984. *Peces Marinos de la Argentina y Uruguay*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina, 359 p.
- Michael S.W. 1993. *Reef Sharks and Rays of the World: a Guide to their Identification, Behavior, and Ecology*. Sea Challengers, Monterey, Estados Unidos, 107 p.

- Michael S.W. 2001. *Aquarium Sharks and Rays: an Essential Guide to their Selection, Keeping, and Natural History*. Microcosm & T.F.H. Publications, Charlotte & Neptune City, Estados Unidos, 256 p.
- Miranda L.V. de & 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.M. Cailliet. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine and Freshwater Research* 53: 503-516.
- 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 lamnoids. *Fishery Bulletin* 98: 299-318.
- Mollet H.F., J.M. Ezcurra & J.B. O'Sullivan. 2002. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832). *Marine and Freshwater Research* 53: 531-541.
- Moore R.H. 1970. Observations on the nest guarding activities of the male Atlantic midshipman, *Porichthys porosissimus*. *Copeia* 1970: 196-197.
- Morato T., E. Solà, M.P. Grós & G. Menezes. 2003. Diets of thornback ray (*Raja clavata*) and tope shark (*Galeorhinus galeus*) in the bottom longline fishery of the Azores, northeastern Atlantic. *Fishery Bulletin* 101: 590-602.
- Morte S., M.J. Redon & A. Sanz-Brau. 1997. Feeding habits of juvenile *Mustelus mustelus* (Carcharhiniformes, Triakidae) in the western Mediterranean. *Cahiers de Biologie Marine* 38: 103-107.
- Moss S.A. 1972. The feeding mechanism of sharks of the family Carcharhinidae. *Journal of Zoology* 167: 423-436.

- Motta P.J. & C.D. Wilga. 2001. Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. *Environmental Biology of Fishes* 60: 131-156.
- Moulton P.L., T.I. Walker & S.R. Saddler. 1992. Age and growth studies of gummy shark, *Mustelus antarcticus* Günther, and school shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus), from southern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 1241-1267.
- Muñoz-Chápuli R. 1984. Ethologie de la reproduction chez quelques requins de l'Atlantique Nord-Est. *Cybius* 8: 1-14.
- 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* (J.A. Musick, ed.): 1-10, American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Estados Unidos.
- Musick J.A., S. Branstetter & J.A. Colvocoresses. 1993. Trends in shark abundance from 1974 to 1991 for the Chesapeake Bight region of the U.S. mid-Atlantic coast. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs* (S. Branstetter, ed.). NOAA Technical Report NMFS 115: 1-18.
- Myers R.A. & B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280-283.
- Nagasawa K. 1998. Predation by salmon sharks (*Lamna ditropis*) on Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin* 1: 419-433.
- 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.
- Natanson L.J., J.G. Casey & N.E. Kohler. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 93: 116-126.
- Natanson L.J., J.G. Casey, N.E. Kohler & T. Colket IV. 1999. Growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic based on tag returns and length frequencies; and a note on the effects of tagging. *Fishery Bulletin* 97: 944-953.
- Natanson L.J. & N.E. Kohler. 1996. A preliminary estimate of age and growth of the dusky shark *Carcharhinus obscurus* from the south-west Indian Ocean, with comparisons to the western North Atlantic population. *South African Journal of Marine Science* 17: 217-224.
- Natanson L.J., J.J. Mello & S.E. Campana. 2002. Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100: 266-278.
- Naylor G.J.P. 1992. The phylogenetic relationships among requiem and hammerhead sharks: inferring phylogeny when thousands of equally most parsimonious trees result. *Cladistics* 8: 295-318.
- Ng P.K.L. & H.H. Tan. 1997. Freshwater fishes of Southeast Asia: potential for the aquarium fish trade and conservation issues. *Aquarium Sciences and Conservation* 1: 79-90.
- Nion H. 1999. La pesquería de tiburones en Uruguay con especial referencia al cazón (*Galeorhinus galeus* Linnaeus 1758). En: *Case Studies of the Management of*

- Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 218-267, FAO Fisheries Technical Paper 378.
- Nisa-Castro-Neto W. 2000. A pesca demersal de *Carcharias taurus* e demais elasmobrânquios. Resumos da Segunda Reunião da Sociedade Brasileira para o Estudo de Elasmobrânquios, Santos, Brasil, p. 4.
- Nishida K. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* 37: 1-108.
- Officer R.A., A.S. Gason, T.I. Walker & J.G. Clement. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1765-1777.
- Officer R.A., R.W. Day, J.G. Clement & L.P. Brown. 1997. Captive gummy sharks, *Mustelus antarcticus*, form hypermineralised bands in their vertebrae during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2677-2683.
- Okera W. 1978. Fishes taken by the beach seines fishing at Lumley, Freetown (Sierra Leone). *Journal of Fish Biology* 12: 81-88.
- Olsen A.M. 1984. Synopsis of biological data on the school shark *Galeorhinus australis* (Macleay 1881). FAO Fisheries Synopsis 139: 1-42.
- Orlov A.M. 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka. *Alaska Fishery Research Bulletin* 5: 1-17.
- Orlov A.M. & S.I. Moiseev. 1999. Some biological features of Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus* (Bigelow et Schroeder 1944) (Squalidae) in the northwestern Pacific Ocean. *Oceanological Studies* 28: 3-16.

- Oshitani S., H. Nakano & S. Tanaka. 2003. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean. *Fisheries Science* 69: 456-464.
- Otake T. 1990. Classification of reproductive modes in sharks with comments on female reproductive tissues and structures. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 111-130.
- Otero O.H., S.I. Bezzi, M.A. Renzi & G.A. Verazay. 1982. Atlas de los recursos pesqueros demersales del Mar Argentino. *Contribuciones INIDEP* 423: 1-248.
- Paesch L. 2000. Hábitos alimentarios de algunas especies de elasmobranquios en el frente oceánico del Río de la Plata. *Frente Marítimo* 18: 71-90.
- Parsons G.R. 1983. The reproductive biology of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson). *Fishery Bulletin* 81: 61-73.
- Parsons G.R. 1993. Geographic variation in reproduction between two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 25-35.
- Pascual M.A. & O.O. Iribarne. 1993. How good are empirical predictions of natural mortality? *Fisheries Research* 16: 17-24.
- Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 39: 175-192.
- Pauly D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese & F. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860-863.

- Pequeño G. & J. Lamilla. 1997. Las pesquerías de condrictios en Chile: primer análisis. *Biología Pesquera* 26: 13-24.
- 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.
- Pérez A., V.J. Moreno, J.E.A. de Moreno & A.M. Malaspina. 1986. Distribución del mercurio total en pescados y mariscos del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 6: 103-115.
- Peterson C.H., F.J. Fodrie, H.C. Summerson & S.P. Powers. 2001. Site-specific and density-dependent extinction of prey by schooling rays: generation of a population sink in top-quality habitat for bay scallops. *Oecologia* 129: 349-356.
- Pineda S.E., A. Aubone & N.E. Brunetti. 1996. Identificación y morfometría comparada de las mandíbulas de *Loligo gahi* y *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda, Loliginidae) del Atlántico Sudoccidental. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10: 85-99.
- Pinkas L., M.S. Oliphant & I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *California Fish and Game Fishery Bulletin* 152: 1-105.
- Platell M.E., I.C. Potter & K.R. Clarke. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Marine Biology* 131: 719-734.
- Pollard D.A., M.P. Lincoln Smith & A.K. Smith. 1996. The biology and conservation status of the grey nurse shark (*Carcharias taurus* Rafinesque 1810) in New South Wales, Australia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 6: 1-20.

- Power M.E., D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco & R.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Praderi R. 1985. Relaciones entre *Pontoporia blainvillei* (Mammalia: Cetacea) y tiburones (Selachii) de aguas uruguayas. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 151: 1-19.
- 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.
- Pristas P.J. & L. Trent. 1978. Seasonal abundance, size, and sex ratio of fishes caught with gill nets in St. Andrew Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science* 28: 581-589.
- Punt A.E., F. Pribac, T.I. Walker, B.L. Taylor & J.D. Prince. 2000. Stock assessment of school shark, *Galeorhinus galeus*, based on a spatially explicit population dynamics model. *Marine and Freshwater Research* 51: 205-220.
- Punt A.E. & T.I. Walker. 1998. Stock assessment and risk analysis for the school shark (*Galeorhinus galeus*) off southern Australia. *Marine and Freshwater Research* 49: 719-731.
- Punzón A. & M.A. Herrera. 2000. Feeding habits of *Centroscyllium fabricii* and the influence of discards on its diet in Flemish Pass (north-west Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 755-756.
- Pyle P., M.J. Schramm, C. Keiper & S.D. Anderson. 1999. Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of competitive displacement. *Marine Mammal Science* 15: 563-568.

- Qualls C.P. & R. Shine. 1998. *Lerista bougainvillii*, a case study for the evolution of viviparity in reptiles. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 63-78.
- Ré M.E. 1998. Pulpos octopódidos (Cephalopoda, Octopodidae). En: *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Tomo 2: Los Moluscos de Interés Pesquero. Cultivos y Estrategias Reproductivas de Bivalvos y Equinoideos* (E. Boschi, ed.): 99-114. INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Reynolds J.D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68-72.
- Reynolds J.D., S. Jennings & N.K. Dulvy. 2001. Life histories of fishes and population responses to exploitation. En: *Conservation of Exploited Species* (J.D. Reynolds, G.M. Mace, K.H. Redford & J.G. Robinson, eds.): 147-168. Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.
- Rijnsdorp A.D., P.I. van Leeuwen, N. Daan & H.J.L. Heessen. 1996. Changes in abundance of demersal fish species in the North Sea between 1906-1909 and 1990-1995. *ICES Journal of Marine Science* 53: 1054-1062.
- 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.
- Roberts C.M. & J.P. Hawkins. 1999. Extinction risk in the sea. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 241-245.
- Roedel P.M. & W.M. Ripley. 1950. California sharks and rays. *California Fish Bulletin* 75: 1-88.
- Ross R.A. & F. Schäfer. 2000. *Freshwater Rays*. Aqualog Verlag, Rodgau, Alemania, 192 p.

- 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(4): 785-790.
- Russell R.W. 1999. Comparative demography and life-history tactics of seabirds: implications for conservation and marine monitoring. En: *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals* (J.A. Musick, ed.): 51-76, American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Estados Unidos.
- Russell S.J. 1993. Shark bycatch in the northern Gulf of Mexico tuna longline fishery, 1988-91, with observations on the nearshore directed shark fishery. En: *Conservation Biology of Elasmobranchs* (S. Branstetter, ed.). NOAA Technical Report NMFS 115: 19-29.
- Sadowsky V. 1967. The adult stage of the shark *Carcharhinus remotus* (Dumeril, 1865). *Senckenbergiana Biologica* 48: 327-334.
- Sadowsky V. 1970a. First record of broad-snouted seven-gilled shark from Cananéia, coast of Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo* 18: 33-35.
- Sadowsky V. 1970b. On the dentition of the sand shark, *Odontaspis taurus*, from the vicinity of Cananéia, Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo* 18: 37-44.
- Sadowsky V. 1971a. Notes on the bull shark *Carcharhinus leucas* in the lagoon region of Cananéia, Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo* 20: 71-78.
- Sadowsky V. 1971b. Estudio económico sobre los elasmobranquios de la zona litoral paulista. Documento Técnico de la Comisión Asesora Regional de Pesca para el Atlántico Sudoccidental 5: 1-11.

- Santos R.A. & M. Haimovici. 1998. Trophic relationships of the long-finned squid *Loligo sanpaulensis* on the southern Brazilian shelf. En: *Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution* (A.I.L. Payne, M.R. Lipiński, M.R. Clarke & M.A.C. Roeleveld, eds.). South African Journal of Marine Science 20: 81-91.
- Sauer W.H.H. & M.J. Smale. 1991. Predation patterns on the inshore spawning grounds of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Loliginidae) off the south-eastern Cape, South Africa. South African Journal of Marine Science 11: 513-523.
- Sazima I., O.B.F. Gadig, R.C. Namora & F.S. Motta. 2002. Plastic debris collars on juvenile carcharhinid sharks (*Rhizoprionodon lalandii*) in southwest Atlantic. Marine Pollution Bulletin 44: 1147-1149.
- Schirripa M.J. 2002. An evaluation of back-calculation methodology using simulated otolith data. Fishery Bulletin 100: 789-799.
- Scott M.D. & K.L. Cattanch. 1998. Diel patterns in aggregations of pelagic dolphins and tunas in the eastern Pacific. Marine Mammal Science 14: 401-428.
- Scrimgeour G.J. & M.J. Winterbourn. 1987. Diet, food resource partitioning and feeding periodicity of two riffle-dwelling fish species in a New Zealand river. Journal of Fish Biology 31: 309-324.
- Seki T., T. Taniuchi, H. Nakano & M. Shimizu. 1998. Age, growth and reproduction of the oceanic whitetip shark from the Pacific Ocean. Fisheries Science 64: 14-20.
- Shirai S. 1996. Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). En: *Interrelationships of Fishes* (M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti & G.D. Johnson, eds.): 9-34. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.

- Siccardi E.M. 1960. *Cetorhinus* en el Atlántico Sur. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 6: 61-101.
- Siccardi E., A.E. Gosztonyi & R.C. Menni. 1981. La presencia de *Carcharodon carcharias* e *Isurus oxyrinchus* en el Mar Argentino (Chondrichthyes, Lamniformes). Physis 39A: 55-62.
- Sih A. 1989. Effects of ecological interactions on forager diets: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. En: *Behavioural Mechanisms of Food Selection* (R. Highes, ed.): 182-208. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Silva T.C. & R.P. Lessa. 1991. Sexual development of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758) in northern Brazil (Maranhão). Revista Brasileira de Biologia 51(4): 747-754.
- Simpfendorfer C. 1999a. Management of shark fisheries in Western Australia. En: *Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 425-455, FAO Fisheries Technical Paper 378.
- Simpfendorfer C.A. 1999b. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. Fishery Bulletin 97: 978-986.
- Simpfendorfer C.A. 1999c. Demographic analysis of the dusky shark fishery in southwestern Australia. En: *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals* (J.A. Musick, ed.): 149-160, American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Estados Unidos.
- Simpfendorfer C. 2000. Growth rates of juvenile dusky sharks, *Carcharhinus obscurus* (Lesueuer, 1818), from southwestern Australia estimated from tag-recapture data. Fishery Bulletin 98: 811-822.

- Simpfendorfer C.A., K. Donohue & N.G. Hall. 2000. Stock assessment and risk analysis for the whiskery shark (*Furgaleus macki* (Whitley)) in south-western Australia. *Fisheries Research* 47: 1-17.
- Simpfendorfer C.A., A. Goodreid & R.B. McAuley. 2001. Diet of three commercially important shark species from Western Australian waters. *Marine and Freshwater Research* 52: 975-985.
- Simpfendorfer C. & P. Unsworth. 1998. Reproductive biology of the whiskery shark, *Furgaleus macki*, off south-western Australia. *Marine and Freshwater Research* 49: 687-693.
- 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. & D.A. Merrett. 1997. Determination of zooplankton characteristics in the presence of surface feeding basking sharks *Cetorhinus maximus*. *Marine Ecology Progress Series* 158-297-302.
- Sims D.W. & V.A. Quayle. 1998. Selective foraging behaviour of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* 393: 460-464.
- Sims D.W. & P.C. Reid. 2002. Congruent trends in long-term zooplankton decline in the north-east Atlantic and basking shark (*Cetorhinus maximus*) fishery catches off west Ireland. *Fisheries Oceanography* 11: 59-63.
- Skjæraasen J.E. & O.A. Bergstad. 2000. Distribution and feeding ecology of *Raja radiata* in the northeastern North Sea and Skagerrak (Norwegian Deep). *ICES Journal of Marine Science* 57: 1249-1260.
- Skomal G.B. & L.J. Natanson. 2003. Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 101: 627-639.

- Smale M.J. 1991. Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyrna zygaena*, on the eastern Cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* 11: 31-42.
- Smale M.J. 1996. Cephalopods as prey. IV. Fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1067-1081.
- Smale M.J. & G. Cliff. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from KwaZulu-Natal, South Africa. En: *Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution* (A.I.L. Payne, M.R. Lipiński, M.R. Clarke & M.A.C. Roeleveld, eds.). *South African Journal of Marine Science* 20: 241-253.
- Smale M.J., W.H.H. Sauer & R.T. Hanlon. 1995. Attempted ambush predation on spawning squids *Loligo vulgaris reynaudii* by benthic pyjama sharks, *Poroderma africanum*, off South Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75: 739-742.
- Sminkey T.R. & J.A. Musick. 1995. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia* 1995: 871-883.
- Sminkey T.R. & J.A. Musick. 1996. Demographic analysis of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in the western North Atlantic. *Fishery Bulletin* 94: 341-347.
- Smith A.K. & D.A. Pollard. 1999. Threatened fishes of the world: *Carcharias taurus* (Rafinesque, 1810) (Odontaspidae). *Environmental Biology of Fishes* 56: 365.

- 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.
- Smith, J.W. & J.V. Merriner. 1985. Food habits and feeding behavior of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 8: 305-310.
- Smith J.W. & J.V. Merriner. 1987. Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. *Estuaries* 10: 153-164.
- Smith S.E. & N.J. Abramson. 1990. Leopard shark *Triakis semifasciata* distribution, mortality rate, yield, and stock replenishment estimates based on a tagging study in San Francisco Bay. *Fishery Bulletin* 88: 371-381.
- Smith S.E., D.W. Au & C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Marine and Freshwater Research* 49: 663-678.
- Smith S.E., R.A. Mitchell & D. Fuller. 2003. Age-validation of a leopard shark (*Triakis semifasciata*) recaptured after 20 years. *Fishery Bulletin* 101: 194-198.
- Snelson Jr. F.F., T.J. Mulligan & S.E. Williams. 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science* 34: 71-80.
- Snelson Jr. F.F. & S.E. Williams. 1981. Notes on the occurrence, distribution, and biology of elasmobranch fishes in the Indian River Lagoon system, Florida. *Estuaries* 4: 110-120.
- Soares L.S.H., C.L.D.B. Rossi-Wongtschowski, L.M.C. Alvares, E.Y. Muto & M.A. Gasalla. 1992. Grupos tróficos de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil. I. Chondrichthyes. *Boletim do Instituto Oceanografico, São Paulo* 40: 79-85.

- Soto J.M.R. 2000. Marine leech, *Stibarobdella macrothela* (Schmarda, 1861) (Hirudinea, Piscicolidae), parasitic on the whaler shark, *Carcharhinus brachyurus* (Günther, 1870) (Chondrichthyes, Carcharhinidae), in southern Brazilian waters. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 713-714.
- Sparre P. & S.C. Venema. 1995. *Introducción a la Evaluación de Recursos Pesqueros Tropicales. Parte 1 - Manual*. FAO Documento Técnico de Pesca 306/1, Roma, Italia. 420 p.
- Springer S. 1967. Social organization of shark populations. En: *Sharks, Skates, and Rays* (P.W. Gilbert, R.F. Mathewson & D.P. Rall, eds.): 149-174. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Stamps J. & V.V. Krishnan. 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary Ecology* 11: 21-39.
- Stearns S.C. 1994. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos, 249 p.
- Stevens J.D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55: 657-665.
- Stevens J.D. 1984. Biological observations on sharks caught by sport fishermen off New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 573-590.
- Stevens J.D. 1999. Variable resilience to fishing pressure in two sharks: the significance of different ecological and life history parameters. En: *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-lived Marine Animals* (J.A. Musick, ed.): 11-15. American Fisheries Society Symposium 23, Bethesda, Estados Unidos.

- 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.
- Stevens J.D. & G.J. Cuthbert. 1983. Observations on the identification and biology of *Hemigaleus* (Selachii: Carcharhinidae) from Australian waters. *Copeia* 1983: 487-497.
- Stevens J.D. & K.J. McLoughlin. 1991. Distribution, size and sex composition, reproductive biology and diet of sharks from northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 42: 151-199.
- Stevens J.D. & P.D. Wiley. 1986. Biology of two commercially important carcharhinid sharks from northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 37: 671-688.
- Stillwell C.E. & N.E. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 407-414.
- 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.
- Stone R.B., C.M. Bailey, S.A. McLaughlin, P.M. Mace & M.B. Schulze. 1998. Federal management of US Atlantic shark fisheries. *Fisheries Research* 39: 215-221.
- Strong Jr. W.R., F.F. Snelson Jr. & S.H. Gruber. 1990. Hammerhead shark predation on stingrays: an observation of prey handling by *Sphyrna mokarran*. *Copeia* 1990: 836-840.
- Tanaka S., G.M. Cailliet & K.G. Yudin. 1990. Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: technique or population? En: *Elasmobranchs as Living*

- Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 177-187.
- Taniuchi T. 1988. Aspects of reproduction and food habits of the Japanese swellshark *Cephaloscyllium umbratile* from Choshi, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54: 627-633.
- Taniuchi T. 1990. The role of elasmobranchs in Japanese fisheries. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 415-426.
- 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.
- Taylor C.C. 1958. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 23: 366-370.
- Thorson T.B. & E.J. Lacy Jr. 1982. Age, growth rate and longevity of *Carcharhinus leucas* estimated from tagging and vertebral rings. *Copeia* 1982: 110-116.
- Tomo A.E. 1976. Descripción y comparación de los otolitos de algunas familias de peces de la plataforma argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 12: 1-19.
- Tregenza T. 2000. Evolutionarily dynamic sperm. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 85-86.
- Tricas T. 1980. Courtship and mating-related behaviors in myliobatid rays. *Copeia* 1980: 553-556.

- Tricas T. & E.M. Le Feuvre. 1985. Mating in the reef white-tip shark *Triaenodon obesus*. *Marine Biology* 84: 233-237.
- Tricas T.C., J.E. McCosker & T.I. Walker. 1997. Sharks field guide. En: *Sharks & Rays: The Ultimate Guide to Underwater Predators* (L.R. Taylor, ed.): 132-199. Harper Collins, Londres, Gran Bretaña.
- Van der Elst R.P. 1979. A proliferation of small sharks in the shore-based Natal sport fishery. *Environmental Biology of Fishes* 4: 349-362.
- 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.
- Van Dykhuizen G. & H.F. Mollet. 1992. Growth, age estimation and feeding of captive sevengill sharks, *Notorynchus cepedianus*, at the Monterey Bay Aquarium. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 297-318.
- Van Dykhuizen G., H.F. Mollet & J.M. Ezcurra. 1998. Homing behavior of a sevengill shark released from the Monterey Bay Aquarium. *California Fish and Game* 84: 180-181.
- VanBlaricom G.R. 1982. Experimental analyses of structural regulation in a marine sand community exposed to oceanic swell. *Ecological Monographs* 52: 283-305.
- Vetter E.F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. *Fishery Bulletin* 86: 25-43.

- Vianna M., C.A. Arfelli & A.F. de Amorim. 2000. Feeding of *Mustelus canis* (Elasmobranchii, Triakidae) caught off south-southeast coast of Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo* 26: 79-84.
- Villavicencio Garayzar C.J. 1996a. Reproducción de *Carcharhinus obscurus* (Pisces: Carcharhinidae), en el Pacífico Nororiental. *Revista de Biología Tropical* 44: 287-289.
- Villavicencio Garayzar C.J. 1996b. Pesquería de tiburón y cazón. En: *Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur* (M. Casas Valdez & G. Ponce Díaz, eds.): 305-316. SEMARNAP - FAO - CICIMAR, La Paz, México.
- Villavicencio Garayzar C.J., E.M. Meléndez & C. Downton Hoffmann. 1997. Tiburones capturados comercialmente en la Bahía de La Paz, B.C.S. En: *La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación* (J. Urbán & M. Ramírez, eds.): 189-200. Universidad Autónoma de Baja California Sur - Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar - Scripps Institution of Oceanography, La Paz, México.
- Volpedo A.V. & D.D. Echeverría. 2000. *Catálogo y Claves de Otolitos para la Identificación de Peces del Mar Argentino*. Editorial Dunken, Buenos Aires, Argentina, 88 p.
- Vooren C.M. 1997. Demersal elasmobranchs. En: *Subtropical Convergence Environments: The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic* (U. Seeliger, C. Odebrecht & J. P. Castello.): 141-146. Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania.
- Waessle J.A., C.A. Lasta & M. Favero. 2003. Otolith morphology and body size relationships for juvenile Sciaenidae in the Río de la Plata estuary (35-36°S). *Scientia Marina* 67: 233-240.
- 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.
- Walker, T.I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49: 553-572.
- Walker T. 1999. *Galeorhinus galeus* fisheries of the world. En: *Case Studies of the Management of Elasmobranch Fisheries* (R. Shotton, ed.): 728-773. FAO Fisheries Technical Paper 378/2.
- Walter J.P. & D.A. Ebert. 1991. Preliminary estimates of age of the bronze whaler *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from southern Africa, with a review of some life history parameters. *South African Journal of Marine Science* 10: 37-44.
- Watson G. & M.J. Smale. 1998. Reproductive biology of shortnose spiny dogfish, *Squalus megalops*, from the Agulhas Bank, South Africa. *Marine and Freshwater Research* 49: 695-703.
- Watson L. 1981. *Whales of the World*. Hutchinson and Co., Londres, Gran Bretaña. 302 p.
- Webber J.D. & J.J. Cech Jr. 1998. Nondestructive diet analysis of the leopard shark from two sites in Tomales Bay, California. *California Fish and Game* 84: 18-24.
- Wenbin Z. & Q. Shuyuan. 1993. Reproductive biology of the guitarfish, *Rhinobatos hynnicephalus*. *Environmental Biology of Fishes* 38: 81-93.
- West G.J. & J.D. Stevens. 2001. Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. *Environmental Biology of Fishes* 60: 283-298.

- Wetherbee B.M., G.L. Crow & C.G. Lowe. 1996. Biology of the Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, in Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes* 45: 299-310.
- Wetherbee B.M., G.L. Crow & C.G. Lowe. 1997. Distribution, reproduction and diet of the gray reef shark *Carcharhinus amblyrhynchos* in Hawaii. *Marine Ecology Progress Series* 151: 181-189.
- Wetherbee B.M., S.H. Gruber & E. Cortés. 1990. Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. En: *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.). NOAA Technical Report NMFS 90: 29-47.
- Widder E.A. 1998. A predatory use of counterillumination by the squaloid shark, *Isistius brasiliensis*. *Environmental Biology of Fishes* 53: 267-273.
- Wintner S.P. 2000. Preliminary study of vertebral growth rings in the whale shark, *Rhincodon typus*, from the east coast of South Africa. *Environmental Biology of Fishes* 59: 441-451.
- Wintner S.P. & G. Cliff. 1996. Age and growth determination of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. *Fishery Bulletin* 94: 135-144.
- Wintner S.P. & S.F.J. Dudley. 2000. Age and growth estimates for the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from the east coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research* 51: 43-53.
- Wintner S.P., S.F.J. Dudley, N. Kistnasamy & B. Everett. 2002. Age and growth estimates for the Zambezi shark, *Carcharhinus leucas*, from the east coast of South Africa. *Marine and Freshwater Research* 53: 557-566.

- Witzell W.N. 1985. The incidental capture of sharks in the Atlantic United States Fishery Conservation Zone by the Japanese tuna longline fleet. NOAA Technical Report NMFS 31: 21-22.
- Xiao Y., J.D. Stevens & G.J. West. 2002. Estimation of fishing and natural mortalities from tag experiments with exact or grouped times at liberty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 868-874.
- Xiao Y. & T.I. Walker. 2000. Demographic analysis of gummy shark (*Mustelus antarcticus*) and school shark (*Galeorhinus galeus*) off southern Australia by applying a generalized Lotka equation and its dual equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 214-222.
- Yamaguchi A., S. Huang, C.T. Chen & T. Taniuchi. 1999. Age and growth of the starspotted smooth-hound, *Mustelus manazo* (Chondrichthyes: Triakidae) in the waters of north-eastern Taiwan. En: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference* (B. Séret & J.-Y. Sire, eds.): 505-513. Société Française d'Ichtyologie, Paris, Francia.
- Yamaguchi A. & T. Taniuchi. 2000. Food variations and ontogenetic dietary shift of the starspotted-dogfish *Mustelus manazo* at five locations in Japan and Taiwan. *Fisheries Science* 66: 1039-1048.
- Yamaguchi A., T. Taniuchi & M. Shimizu. 1996. Age and growth of the starspotted dogfish *Mustelus manazo* from Tokyo Bay, Japan. *Fisheries Science* 62: 919-922.
- 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.
- Yano K., F. Sato & T. Takahashi. 1999. Observations of mating behavior of the manta ray, *Manta birostris*, at the Ogasawara Islands, Japan. *Ichthyological Research* 46: 289-296.
- Young R.F. 1993. Observation of the mating behavior of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis*. *Copeia* 1993: 879-880.
- Yudin K.G. & G.M. Cailliet. 1990. Age and growth of the gray smoothhound, *Mustelus californicus*, and the brown smoothhound, *M. henlei*, sharks from central California. *Copeia* 1990: 191-204.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis, Second Edition*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Estados Unidos, 718 p.