

**Autorización para Publicar en un E-Repositorio de Acceso Abierto**

Apellido y nombres: **ZAVATTERI, Anabela**

DNI: 30.967.546

Correo electrónico: ana\_zavatteri@hotmail.com

AUTORIZO por la presente a la Biblioteca y Servicio de Documentación INIDEP a publicar en texto completo el trabajo final de Tesis/Monografía/Informe de mi autoría que se detalla, permitiendo la consulta de la misma por Internet, así como la entrega por Biblioteca de copias unitarios a los usuarios que lo soliciten con fines de investigación y estudio.

Título del trabajo: **“ESTUDIO DE EDAD Y CRECIMIENTO DE LA RAYA HOCICUDA DIPTURUS CHILENSIS (GUICHENOT, 1848) EN EL ATLÁNTICO SUDOCCIDENTAL (34°-55°LS Y 52°-69°LW)”**

Año: 2010

Título y/o grado que opta: Tesis (licenciatura).

Cátedra:

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

Firma: 

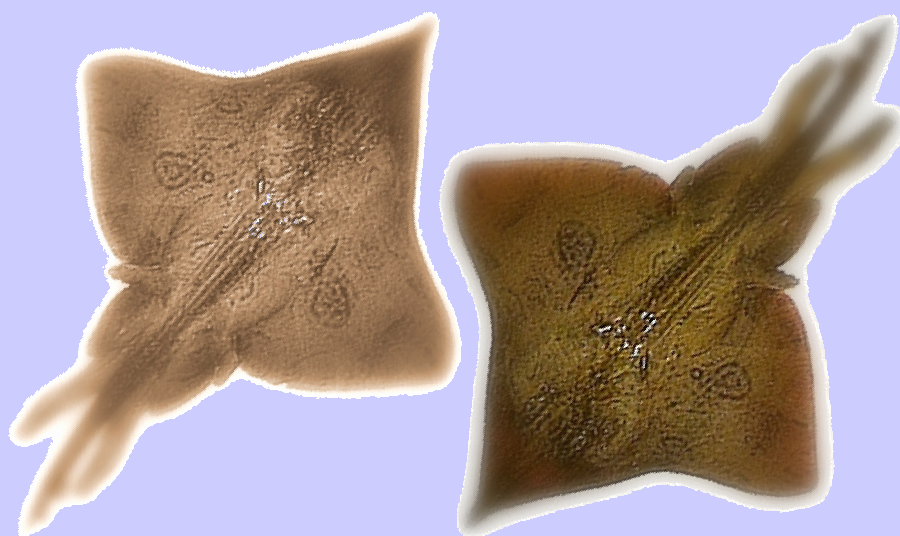
Fecha: 01-07-10

ASFA AN:  
OceanDocs:

TESIS DE GRADO  
LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESTUDIO DE EDAD Y CRECIMIENTO DE LA RAYA HOCICUDA  
*DIPTURUS CHILENSIS* (GUICHENOT, 1848) EN EL ATLÁNTICO  
SUDOCCIDENTAL (34°-55°LS Y 52°-69°LW)**

**ANABELA ZAVATTERI**



**DIRECTOR: Dr. Jorge Hansen**

**SUBDIRECTOR: Lic. Natalia Hozbor**

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA, FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS y NATURALES



INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIÓN Y DESARROLLO PESQUERO



**2010**



*“El secreto de la creatividad está en dormir bien y abrir la mente a las posibilidades infinitas... ¿que es un hombre sin sueños?”*

*Albert Einstein*

## **AGRADECIMIENTOS**

No hubiera sido sencillo llegar hasta acá sin la ayuda incondicional de la gente que, sin esperar nada a cambio, estuvo presente en este camino que decidí transitar, y que recién comienza. Gracias...

A mis directores, Dr. Jorge Hansen y Lic. Natalia Hozbor por su compromiso y sus enseñanzas, que fueron muchas. Gracias a ambos por su buena voluntad al afrontar la dirección de esta tesis, por su confianza y dedicación durante todo este tiempo. Gracias Nata por la paciencia que me tuviste desde el comienzo, cuando no sabía ni como empezar.

A los jurados, Dr. Analía Giussi, Dr. Marcelo Acha y Dr. Daniel Figueroa, por la buena predisposición y su mirada crítica hacia este trabajo.

A Ana Massa por brindarme un espacio dentro del Programa de Pesquerías de Condrictios. Gracias por haber confiado en mí y haberme hecho partícipe dentro del grupo de trabajo. Me sentí muy cómoda durante el desarrollo de esta tesis y eso sin dudas te lo debo a vos y a los chicos que integran el programa.

A Claudio Buratti, simplemente gracias!! por ser partícipe de cada momento desde el inicio de esta etapa. Con vos empecé y aprendí a trabajar, me ofreciste tu ayuda, tu disponibilidad, tus conocimientos y te preocupaste todo el tiempo en que siguiera adelante, brindándome siempre palabras de aliento. Tus consejos y tu apoyo constante fueron y serán un pilar importante para mí.

A los chicos del laboratorio: Mauro, Nati, Jorge, Jime, Fede y Pablo, por haber compartido mates y en ocasiones facturas. Gracias por la ayuda en los muestreos y los consejos; aprendí mucho de ustedes. Gracias Nati por preocuparte siempre en saber si necesitaba algo y por haberme dado una mano en varias ocasiones. Gracias Pablo por haberme ayudado en los inicios de esta tesis con el desarrollo de las técnicas mientras tomamos varios litros de mate. A Ceci, gracias por tu ayuda durante la primera etapa de este trabajo, fue lindo compartir experiencias y un "casi-embarque" de campaña.

A mis amigas Luce, Vicky, Agus, Belén, Gaby y Colo. Gracias por haber compartido conmigo estos años de carrera. Sin su compañía y amistad no hubiera sido lo mismo transitar esta etapa de la vida. Por siempre estarán grabados en mi corazón tantos recuerdos y emociones que aún nos restan compartir. A mi hermana de la vida, Luce, gracias!! vos más que nadie conoces el camino que recorrimos juntas desde el inicio. Supiste estar en cada momento

y lo seguís haciendo. Compartimos cada logro y fracaso, y tu manera especial de ser permitió que pudiéramos comenzar y terminar juntas nuestra carrera. Este logro también es tuyo!. Gracias a Nico y José, dos grandes amigos que también hicieron especiales estos años de carrera. A mis amigos marplatenses Pablo, Roma, David, Jesús y Matías por estar siempre compartiendo tantos momentos, haciéndome reír todo el tiempo. Pabli, gracias por ser incondicional; por haberme brindado tu alegría constante, esa que contagia. Siempre fue y sigue siendo de gran ayuda y soporte. A todos gracias por haber sido el gran pilar que me sostuvo estando lejos de casa.

A mis amigos de Río Colorado Tani, Andrea, Luly, Eugenia, Caro, Gucho y el Ruso. Gracias por compartir la vida conmigo y por haberme bancado todos estos años desde lejos. Gracias por haber sido partícipes de tantos logros y descontentos. Es lindo que la vida nos mantenga unidos. Gracias Ruso por compartir conmigo tantas horas de café y charlas en cada encuentro en el pueblo, como así también las eternas charlas por teléfono. Sos un gran amigo, de los verdaderos. Te dedico este logro de corazón. Gracias a Tani, mi hermana y amiga por haberme regalado todos esos días de convivencia durante siete años, en los cuales compartimos uno de los momentos más importantes de nuestras vidas. Fue bueno tenerte cerca desde el comienzo, crecimos juntas y te debo mucho de lo que hoy soy. Gracias a mis primas Mari y Vale y a mi cuñada Majo, por haber compartido conmigo el transcurso de la carrera. Es bueno sentirlos siempre cerca. Son tres grandes amigas.

A Seba, gracias!! por bancarme absolutamente en todo, y sobre todo en este último tiempo de tanta ansiedad. Con vos al lado fue más fácil transitar esta instancia, llena de dudas pero también de emociones. Gracias por tu mirada crítica a mi trabajo, por tu forma siempre sincera de actuar, por tus firmes ideales. Gracias mi amor por ser mi compañero en la vida y volar conmigo. Con el corazón, te dedico este logro tan especial.

A mi familia... a mis viejos, es a ellos a quienes dedico este trabajo. Hubiera sido imposible concluirlo sin su apoyo constante e incondicional y su firme confianza de que podía llegar a estar hoy donde estoy. Gran parte de lo que soy se los debo a ustedes, y simplemente no me va a alcanzar la vida para devolverles todo lo que me dieron y me dan cada día para que pueda cumplir mis locos deseos. A Matías, mi hermano, por estar siempre desde la distancia; se que en todo momento creyó en mí. Este logro también es para ustedes que son el pilar de mi vida; hoy nos recibimos los cuatro.

A todos... **GRACIAS!!!**

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	2
<b>RESUMEN</b> .....	6
<b>ABSTRACT</b> .....	7
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	8
Aspectos generales.....	8
Interés pesquero .....	10
Implicancias de los estudios de edad y crecimiento en peces .....	11
Objetivo general .....	12
Objetivos particulares .....	12
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	13
Área de estudio.....	13
Características oceanográficas .....	13
Área de recolección de los ejemplares.....	14
Procesamiento de los ejemplares .....	15
Procesamiento de las vértebras .....	15
Limpieza de las vértebras .....	16
Técnicas aplicadas en la determinación de la edad .....	17
Técnica de tostado .....	18
Tinciones .....	19
Análisis estadísticos realizados .....	22
Precisión .....	22
Validación .....	24
Modelos de crecimiento.....	25
Comparación entre sexos de las curvas de crecimiento.....	27
Longevidad .....	28
Edad y longitud de primera madurez.....	29
<b>RESULTADOS</b> .....	30
Variables morfométricas .....	30
Técnica aplicada para la determinación de la edad .....	30

Análisis estadísticos realizados .....	31
Relación longitud-peso y longitud-ancho de disco .....	31
Relación longitud del ejemplar-radio vertebral .....	31
Validación .....	33
Precisión .....	34
Modelos de crecimiento.....	35
Comparación de las curvas de crecimiento entre sexos.....	37
Longevidad .....	38
Edad y longitud de primera madurez.....	40
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>42</b>
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>50</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>51</b>

## RESUMEN

En este trabajo se estimaron la edad y crecimiento de *Dipturus chilensis* como así también algunos aspectos relacionados con la biología reproductiva de la especie.

Los especímenes analizados fueron obtenidos entre 34°55'S y 52°69'W, a partir de campañas de investigación realizadas por los buques de investigación del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) como así también del muestreo de desembarque realizado en el puerto de Mar del Plata.

El estudio de crecimiento se llevó a cabo mediante el análisis de secciones vertebrales de 414 ejemplares (211 hembras y 203 machos) cuyo rango de longitudes fueron 24-110 cm y 24-115 cm en machos y hembras, respectivamente. Las secciones vertebrales fueron teñidas con cloruro de cobalto. Los índices de Porcentaje de Error Medio (APE=5,94) y de Precisión (D=5,89) calculados sugieren que éste fue un método preciso para estimar la edad de *D. chilensis*. El análisis de incremento marginal (MIA) permitió comprobar que el proceso de depósito mineral, que resulta en la formación de los anillos de crecimiento, se produce anualmente.

Las máximas edades observadas en machos y hembras fueron 21 y 25 años, respectivamente. La estimación de los parámetros de crecimiento mediante los modelos de von Bertalanffy y de Gompertz permitió reconocer este último como el más apropiado en la descripción del crecimiento de la especie. Los parámetros estimados mediante el mismo fueron, en machos:  $L_{\infty}=114,32$  cm;  $k=0,10$  años<sup>-1</sup>;  $t_0=4,95$  años y en hembras:  $L_{\infty}= 149,05$  cm;  $k=0,07$  años<sup>-1</sup>;  $t_0=-8,11$  años. Los valores de  $L_{\infty}$  fueron biológicamente más cercanos a los observados que los estimados por el modelo de von Bertalanffy. El crecimiento fue significativamente diferente entre sexos, alcanzando las hembras una longitud mayor que los machos.

El estudio de los aspectos reproductivos se llevó a cabo mediante el análisis de los estadios gonadales. Los parámetros de longitud ( $LT_{50\%}$ ) y edad ( $T_{50\%}$ ) de primera madurez fueron estimados en 94,04 cm y 17,7 años en hembras y 84,04 cm y 14,6 años en machos. Estos resultados indican que *D. chilensis* es una especie longeva, de crecimiento lento y de madurez sexual tardía, características que la hacen vulnerable frente a la presión pesquera y susceptible de caer en situaciones de sobreexplotación.

## **ABSTRACT**

This paper deals with the age and growth parameters of the Southwest Atlantic beaked skate *Dipturus chilensis*, as well as with some reproductive features of the species.

Samples of individuals inhabiting 34°-55°S and 52°- 69°W were analyzed. They were taken during surveys carried out by the National Institute for Fisheries Research and Development (INIDEP) research vessels, as well as by a landing sampling at Mar del Plata port.

The fish age was determined by counting growth rings from thin sections of the vertebral centra of 414 fish ranging 24-110 cm (203 males) and 24-115 cm (211 females) total length. The vertebral sections were stained using cobalt chloride. Both average per cent error (APE=5.94) and precision (D=5.89) indexes suggested that the method used for estimating age in *D. chilensis* was precise enough. The marginal increment analysis (MIA) supported the hypothesis of an annual deposition of a pair of bands, which ended during the autumn months.

The maximum ages observed in males and females were 21 and 25 years, respectively. After fitting the von Bertalanffy and the Gompertz growth models, the last one appeared to be the most appropriated to describe the growth of the species, whose parameters were estimated to be:  $L_{\infty}=114.32$  cm;  $k=0.10$  years<sup>-1</sup>;  $t_0=4.95$  years (males), and  $L_{\infty}= 149.05$  cm;  $k=0.07$  years<sup>-1</sup>;  $t_0=-8.11$  years (females). The asymptotic length estimates of both males and females were closer to the observed values than those derived from the von Bertalanffy model. Growth differences between sexes were significant, the females reaching a larger size than males.

On the basis of macroscopic examinations of the gonad development, age and length at 50% maturity were estimated to be 94.04 cm and 17.7 years (females) and 84.04 cm and 14.6 (males).

These results indicate that *D. chilensis* is a long-living, slow growing and delayed maturing species, and therefore it is particularly vulnerable to suffer overexploitation if facing heavy fishing pressure.

## INTRODUCCIÓN

### Aspectos generales

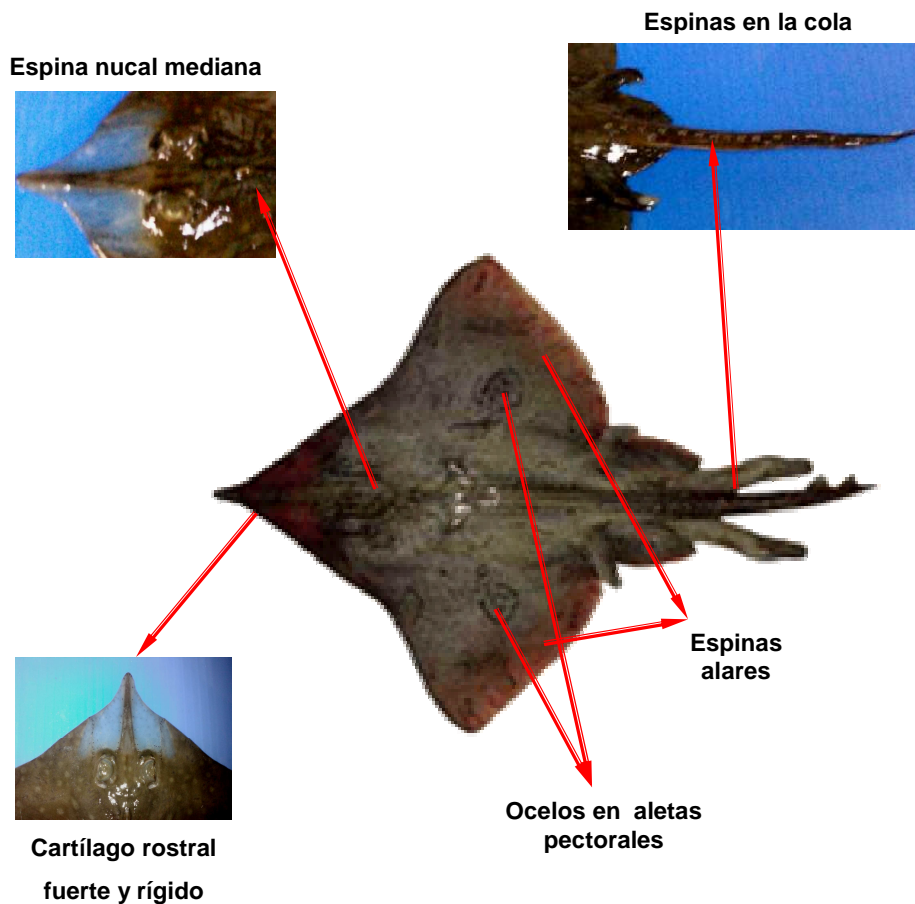
Las rayas (familia Rajidae) habitan principalmente ambientes marinos desde la zona sublitoral hasta 3000 m de profundidad. Conforman el grupo más diverso de los batoideos, con aproximadamente 245 especies en todo el mundo (Ebert y Compagno, 2007), lo que representa alrededor del 25% del total de condriictios, que incluye a tiburones, batoideos y quimeras (Compagno, 2005). Es el único taxón de peces cartilagosos que exhibe gran diversidad de especies en altas latitudes y en aguas profundas (McEachran y Miyake, 1990; Ebert y Compagno, 2007).

De los 26 géneros que comprende esta familia (Mc Eachran y Miyake, 1990), siete (*Amblyraja*, *Atlantoraja*, *Bathyraja*, *Dipturus*, *Psammobatis*, *Rioraja* y *Sympterygia*) se encuentran presentes en el Mar Argentino (Cousseau *et al.*, 2007). Dentro del género *Dipturus*, se pueden mencionar seis especies que se distribuyen en el Atlántico Sudoccidental: *D. chilensis*, *D. trachyderma*, *D. leptocauda*, *D. argentinensis*, *D. mennii* y *D. diehli* (Díaz de Astarloa *et al.*, 2008). En el Mar Argentino y la Zona Común de Pesca Argentino Uruguaya (ZCPAU) se ha registrado la presencia de las cuatro primeras (Menni y Lucifora, 2007; Díaz de Astarloa *et al.*, 2008).

*Dipturus chilensis* presenta distribuciones geográficas que incluyen tanto la región costera como la de profundidad (Massa *et al.*, 2004a). Se la cita desde el paralelo 37°S hacia el sur, a lo largo de la plataforma continental argentina, incluidas aguas circundantes a las Islas Malvinas y parte superior del talud, encontrándose también en los golfos San Matías y San Jorge (García de la Rosa *et al.*, 2004).

Morfológicamente, posee un hocico puntiagudo, con un cartílago rostral fuerte y rígido. El disco es liso, tanto en su faz ventral como dorsal, si bien en los ejemplares adultos está cubierto de pequeñas espinas en ambas caras. Presenta espinas en el borde anterior e interno de los ojos, una próxima a cada espiráculo, una única espina nugal, como así también espinas en la línea media de la cola, y otras laterales a lo largo de los bordes de la misma. El resto de disco es liso en las hembras, en tanto que los machos presentan espinas alares en la faz dorsal. El disco tiene una coloración oscura, siendo la coloración ventral blanca y manchada de

gris. Los ejemplares presentan también un ocelo en cada pectoral (García de la Rosa *et al.*, 2004) (Fig. 1).



**FIGURA 1:** Ejemplar macho de *Dipturus chilensis*.

Es una especie ovípara, de hábitos demersal-bentónicos, euritérmica, relacionada con temperaturas entre 3,9° y 14°C y salinidades entre 32,15 y 34,30 ups, lo que confirma su carácter cosmopolita y el éxito en la colonización de diversos ambientes. En profundidad se distribuye entre 25 m aproximadamente, hasta 350 m, con la mayor incidencia entre 50 y 150 m (García de la Rosa, 1998). Se alimenta de presas integrantes tanto del necton como del bentos. Consume principalmente peces y secundariamente crustáceos tales como múnidos, estomatópodos y cangrejos (García de la Rosa, 1998; Koen Alonso *et al.*, 2001; Cousseau y Perrotta, 2004; Cousseau *et al.*, 2007).

Esta especie es una de las rayas más grandes de la región. En la plataforma argentina se han observado hembras con una longitud máxima de 133 cm y machos de hasta 124 cm de longitud total (Sánchez y Prenski, 1996; García de la Rosa, 1998; Cousseau y Perrotta., 2004).

## Interés pesquero

Las características de historia de vida de los elasmobranquios, tales como alta longevidad, madurez sexual tardía y baja fecundidad (Holden y Vince, 1973; Cailliet, 1990; Hoening y Gruber, 1990), dan como resultado un bajo potencial reproductivo y lenta capacidad de incremento de la población (Hoening y Gruber, 1990). Algunos trabajos indican que las especies de la familia Rajidae muestran una reducción persistente en el tamaño poblacional incluso a niveles bajos de explotación (Dulvy y Reynolds, 2002; Frisk *et al.*, 2002). Estas investigaciones sugieren que las rayas son presumiblemente los elasmobranquios más vulnerables, mostrando altos niveles de riesgo de sobreexplotación (Frisk *et al.*, 2001 y 2002).

La explotación comercial de los peces cartilagosos tuvo una tendencia creciente en todo el mundo a partir de los años 80 (Bonfil, 1994; Camhi *et al.*, 1998). A pesar de que son afectados en parte por la contaminación y la modificación del ambiente marino, es la explotación pesquera la actividad antropogénica que causa mayor impacto sobre las poblaciones de condriactos (Camhi *et al.*, 1998).

Las rayas, tradicionalmente, no han sido sometidas a un esfuerzo de pesca dirigido. En el pasado estas especies eran objeto de capturas incidentales siendo descartadas o destinadas a la harina de pescado, pero con el tiempo esta situación cambió, siendo en su mayoría objeto de explotación debido a la apertura de nuevos e importantes mercados (Massa *et al.*, 2001).

Hasta el año 1994, los desembarques de rayas en Argentina (denominación bajo la cual se agrupa las 30 especies de la familia Rajidae que habitan la región) no superaban las 1.000 toneladas (t) (Massa *et al.*, 2004b). A partir de entonces, son objeto de una presión pesquera cada vez más intensa, siendo uno de los principales ítems de la flota del conjunto de especies demersales costeras de la provincia de Buenos Aires (Carozza *et al.*, 2001), como así también integrantes de la fauna acompañante de los principales recursos pesqueros de Argentina, como merluza común *Merluccius hubbsi*, corvina *Micropogonias furnieri* y langostino *Pleoticus muelleri* (Rivera Gómez y Pettovello, 2000; Cousseau y Perrotta, 2004). En la actualidad, según la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos de la Nación, se declararon un total de 21.847 t de rayas en el año 2009.

Dentro de este conjunto de especies, *D. chilensis* conocida comercialmente como “raya roja” y comúnmente como “raya hocicuda”, es la especie de raya con mayor valor económico (Massa *et al.*, 2004b), la cual se comercializa entera y es muy apreciada en el mercado asiático

(Massa *et al.*, 2004a). Entre los años 2000 y 2008, fue objeto de pesca dirigida llevada a cabo por un buque de altura que operó con palangre (Massa y Hozbor, 2003).

### **Implicancias de los estudios de edad y crecimiento en peces**

Conocer la estructura por edades y la modalidad del crecimiento individual es fundamental para aconsejar medidas efectivas tendientes a la conservación y manejo de una población sujeta a explotación. La información que se obtiene a partir de estos estudios es crucial para estimar su poder de recuperación y predecir cómo cambiará su abundancia. Las tasas de crecimiento y mortalidad, edad de primera madurez y longevidad (Campana, 2001; Goldman, 2005), se consideran entre las variables más importantes para estimar el estado de una población (Sulikowski *et al.*, 2007) y son igualmente relevantes para cálculos de tasas vitales incorporadas en modelos demográficos (Hoenig y Gruber, 1990; Officer *et al.*, 1996; Campana, 2001).

En la vida de organismos iteróparos como los elasmobranquios, el patrón de crecimiento determina la rapidez con la cual un individuo comenzará a reproducirse, el lapso de tiempo durante el cual se reproducirá y el número de veces que será capaz de hacerlo. 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).

Por estos motivos, determinar con un aceptable grado de confianza la edad de los individuos a partir del examen de estructuras anatómicas, siempre ha sido un tema de gran importancia en la investigación pesquera (Hoenig y Gruber, 1990; Officer *et al.*, 1996; Campana, 2001; Goldman, 2005). Evaluar apropiadamente la edad de los ejemplares en diferentes períodos del ciclo de vida de una especie (madurez, migraciones), puede ser determinante y útil en la evaluación de stocks y modelos poblacionales (Gallagher y Nolan, 1999).

Por esto, la información básica sobre la dinámica poblacional de la raya hocicuda es esencial para evaluar su respuesta ante una explotación significativa. El Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (tiburones, rayas y quimeras) de la República Argentina considera de suma importancia potenciar las investigaciones sobre edad y crecimiento, que son indispensables para entender la dinámica de poblaciones (Argentina. Resol. CFP N°06/09).

Con anterioridad al presente estudio, se han descrito algunas características de la historia de vida de *D. chilensis*, como la reproducción y aspectos poblacionales (Quiroz *et al.*, 2007; Paesch y Oddone, 2008) y la ecología trófica (García de la Rosa, 1998; Koen Alonso *et al.*, 2001). La edad y crecimiento de esta especie fueron previamente investigadas en las regiones chilenas del centro (Fuentealba, 1989) y del sur (Gili *et al.*, 1999; Licandeo *et al.*, 2006), como así también en el norte de la patagonia argentina (Aversa, 2004).

En relación con las consideraciones efectuadas anteriormente, se plantean los objetivos de este trabajo:

**OBJETIVO GENERAL:**

Estimar los parámetros de crecimiento de *Dipturus chilensis* en el Mar Argentino.

**OBJETIVOS PARTICULARES:**

- I) Evaluar distintos métodos y poner a punto una técnica para la determinación de edad a partir del análisis de vértebras.
- II) Verificar y validar las edades determinadas.
- III) Estimar los parámetros de crecimiento a partir de los datos observados.
- IV) Estimar la talla y edad de primera madurez.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

#### **Características oceanográficas**

La Plataforma Continental Argentina (34°-55°S) es una de las más extensas del mundo y se encuentra cubierta por aguas de origen subantártico, diluidas por la descarga continental y modificadas por intercambios de masa y calor con la atmósfera (Piola y Rivas, 1997; Lucas *et al.*, 2005).

La temperatura está fuertemente influenciada por el flujo de calor atmosférico, por lo que muestra una gran variabilidad anual (Rivas y Langer, 1996). Durante todo el año la temperatura superficial presenta una cuña de aguas frías a lo largo del borde exterior de la plataforma continental, asociada a la penetración hacia el norte de la Corriente de Malvinas. Al norte y al este de dicha región se encuentran aguas cálidas, de origen subtropical, asociadas a la Corriente de Brasil, con más de 17°C. En general, sobre la plataforma las temperaturas superficiales decrecen hacia el sur y en algunos sectores también cerca de la costa, debido a la mayor mezcla vertical en esas regiones por la interacción de las corrientes con el fondo marino, que lleva aguas más frías hasta la superficie (Rivas y Piola, 2002).

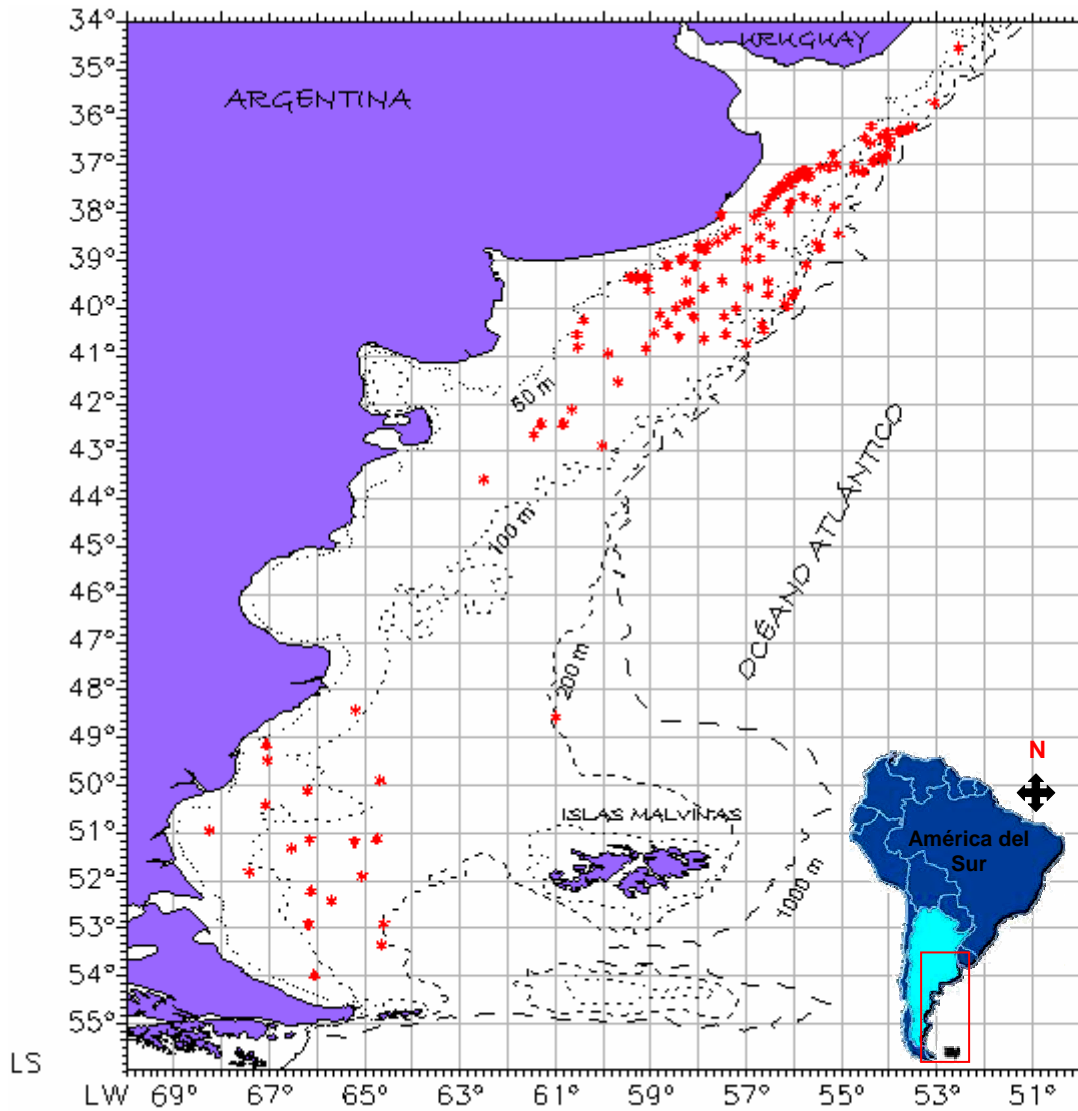
La salinidad aumenta desde la costa hacia el talud y de sur a norte entre 50° y 36°S, presentándose máximos relativos de salinidad en el Golfo San Matías y, en la Provincia de Buenos Aires, en el área denominada El Rincón (Guerrero y Piola, 1997).

La interacción entre las descargas fluviales y el mar adyacente genera dos sistemas frontales. Uno resulta del encuentro de las aguas de plataforma con las del Río de la Plata, que con una marcada variabilidad espacial aporta aguas diluidas tanto hacia el noreste como hacia el sur. En esta región, dada su escasa profundidad, la distribución de propiedades está controlada por los vientos y en menor medida por la descarga del Río de la Plata (Guerrero *et al.*, 1997). El otro frente se extiende paralelo a la línea de costa, desde la boca del Río Negro hacia Bahía Blanca, y es generado por el contraste de salinidad entre las aguas aportadas por los ríos Negro y Colorado y las aguas de plataforma (Guerrero y Piola, 1997; Guerrero, 1998).

En suma, la región presenta una serie de ambientes con características oceanográficas particulares, y amplios rangos de salinidad y temperatura que hacen propicia la presencia de *Dipturus chilensis* en la zona descrita.

### Área de recolección de los ejemplares

El área de donde fueron obtenidas las muestras estuvo comprendida entre los 34°55' LS y 52°69' LW. Los lances de pesca se encontraron distribuidos en dos zonas definidas, una hacia el norte (34°-44° LS) y otra hacia el sur (48° -55° LS) (Fig. 2).



**FIGURA 2:** Área de estudio y posición de los lances de pesca (\*) de los cuales se obtuvieron los ejemplares de *Dipturus chilensis*.

Los ejemplares analizados fueron obtenidos en diferentes campañas realizadas por los buques de investigación pesquera (BIP), Dr. E. Holmberg (EH), Cap. Oca Balda (OB) y Cap. Cánepa (CC) pertenecientes al Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) (Tabla 1), como así también de buques pertenecientes a la flota comercial.

**TABLA 1:** Origen y fecha de obtención los ejemplares.

<b>DENOMINACIÓN</b>	<b>FECHA DE REALIZACIÓN</b>	<b>Nº DE LANCES</b>
EH-03/03	26/08-04/10/2003	127
OB-09/03	25/08-30/09/2003	85
EH-01/04	25/01-2/02/2004	67
EH-02/08	04/10-21/10/2008	99
EH-03/09	15/03-31/03/2009	66
EH-04/09	17/05-1/06/2009	67
CC-12/09	10/08-20/08/2009	48

### **Procesamiento de los ejemplares**

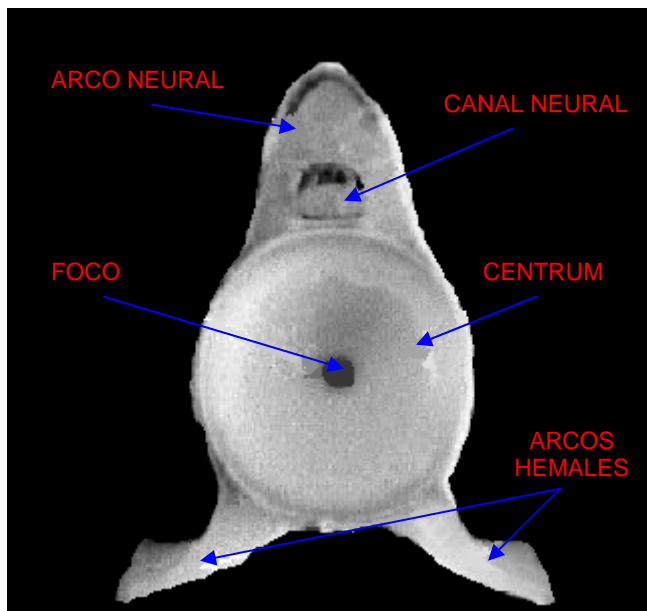
Las mediciones y disecciones de los ejemplares fueron realizadas en el INIDEP, registrándose de cada ejemplar datos de longitud total (LT), ancho de disco (AD), peso total (P), sexo y estadio de madurez gonadal (según la escala de madurez sexual propuesta por Colonello *et al.* (2007)).

### **Procesamiento de las vértebras**

La edad y crecimiento de los peces óseos es estimada mediante la interpretación de marcas de crecimiento en estructuras calcificadas en otolitos y otras estructuras, tales como las escamas (Cailliet, 1990; Campana, 2001). Los elasmobranchios carecen de este tipo de estructuras, por lo cual para determinar su edad se suelen analizar, como en este trabajo, centros vertebrales (Cailliet *et al.*, 1983a; Gallagher *et al.*, 2004; McFarlane y King, 2006; Sulikowski *et al.*, 2007). También pueden ser empleadas al efecto otras estructuras tales como espinas de aletas dorsales (Templeman, 1944; Bonham *et al.*, 1949; Aasen, 1963; Holden y Meadows, 1962; Ketchen, 1975; Campana *et al.*, 2006), espinas caudales (Gallagher y Nolan, 1999; Davis *et al.*, 2007) y arcos neurales (McFarlane *et al.*, 2002).

Para el presente estudio se extrajo de cada ejemplar una sección de la columna vertebral de la región media (sinarcual), la cual contenía entre 5 a 10 vértebras, que fueron rotuladas y congeladas para su posterior análisis. Con el fin de evitar que se produjeran errores estadísticos significativos, todas las vértebras fueron extraídas de la misma región.

Para llevar a cabo la limpieza de las vértebras, éstas fueron descongeladas y sometidas a un proceso que facilitó la remoción de los arcos neural y hemales y los restos de tejido muscular de cada centro vertebral (Fig. 3).

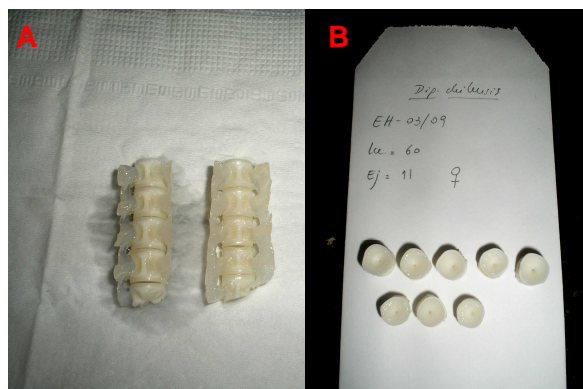


**FIGURA 3:** Fotografía de una vértebra mostrando los arcos neural y hemales, el canal neural, foco y *centrum* (tomado de Goldman, 2005).

### **Limpieza de las vértebras**

Se utilizó una solución enzimática (endopeptidasa) al 1% preparada a partir de 10 ml de enzima Protex 6 L, 1000 ml de agua destilada y 2,3 ml de NaOH (1N) (pH= 8-9). Las vértebras fueron colocadas en frascos conteniendo dicha solución y estos fueron sumergidos en agua destilada dentro de un baño termostático, a una temperatura de 65°C, el cual fue cubierto para evitar la pérdida de calor.

Se dejaron transcurrir aproximadamente 75 min para lograr una correcta limpieza de las vértebras. Finalizado el proceso, fueron enjuagadas en agua corriente para retirar los restos de tejido. Luego fueron secadas en papel absorbente y colocadas dentro de un sobre rotulado (Fig. 4).

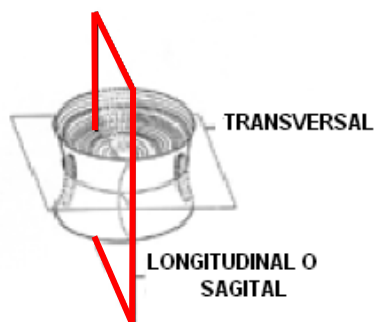


**FIGURA 4:** Centros vertebrales: A) con arcos hemales adheridos; B) sin restos de tejidos.

### **Técnicas aplicadas en la determinación de la edad**

En este estudio se pusieron a prueba diferentes técnicas o combinaciones de éstas para facilitar la lectura de los anillos de crecimiento de *D. chilensis*.

Se utilizaron tanto vértebras enteras, como cortes sagitales y secciones delgadas (de 0,25 mm de espesor) obtenidas a nivel del foco a partir de los cortes sagitales (Fig. 5). Para ello, se utilizó una cortadora equipada con una única hoja de filo de diamante.



**FIGURA 5:** Corte sagital a nivel del foco vertebral (tomado de Goldman, 2005)

Los cortes sagitales y secciones delgadas se realizaron utilizando como soportes: masilla epoxy sobre una base de cartón rectangular y resina poliéster náutica, preparada con catalizador al 2%. En el último caso se utilizaron moldes circulares en los cuales se añadió papel vegetal con una línea recta dibujada, la cual fue posteriormente utilizada como guía para colocar las vértebras centradas en el foco.

Se utilizó masilla epoxy, ya que es un material no inflamable y resistente a altas temperaturas, lo que permitió tostar las vértebras enteras y los cortes sagitales.

En los cortes sagitales obtenidos a partir de resina, los anillos fueron visualizados sobre el *centrum* vertebral (Fig. 6A), mientras que en los obtenidos a partir de masilla, fue posible visualizarlos sobre el *corpus calcareum* (Fig. 6C).

En todos los casos, los preparados fueron observados bajo lupa con un aumento de 15X. Los cortes sagitales y vértebras enteras fueron examinados con luz reflejada, mientras que las secciones delgadas se observaron bajo luz transmitida con la ayuda de aceite de inmersión que permitió mejorar el contraste visual.

Las distancias desde el foco a cada uno de los anillos y el radio total de cada vértebra (medido sobre el *corpus calcareum*, desde el foco hasta el borde de cada sección vertebral), fueron medidas con un software analizador de imágenes digitales Otoli32 versión 3.10 (Ratoc System Engineering Co. Ltd., Japón).

### **Técnica de tostado**

Como una extensión de la técnica de tostado utilizada para llevar a cabo la determinación de edad a partir del examen de otolitos (Christensen, 1964), se procedió al tostado de vértebras enteras y secciones vertebrales. Esta técnica tiene como finalidad que las bandas con mayor concentración de materia orgánica, al entrar en contacto con el calor, se tuesten brindando un tono café oscuro que contrasta con la tonalidad clara de las bandas de bajo contenido proteico (Gili *et al.*, 1999).

Se utilizó un mechero de bunsen sobre el cual se dispuso una plancha metálica, donde fueron recostadas las vértebras enteras, que era calentada hasta lograr una coloración de las piezas propia del tostado, desde el borde hacia el foco. De esta manera se logró la visualización de los anillos de crecimiento en el *centrum* de cada vértebra (Fig. 6B). Los cortes sagitales (Fig. 6C) y secciones delgadas (Fig. 6D) fueron tostados con el mismo criterio, exponiéndolos al calor por cortos períodos de tiempo para evitar que se quemaran. De esta forma fue posible visualizar los anillos sobre el *corpus calcareum*.

## Tinciones

Las tinciones se llevaron a cabo tanto en vértebras enteras como en secciones delgadas.

Se pusieron a prueba tres métodos de tinción, dos de los cuales ya han sido descritos en otras especies de rayas. Estos son: tinción con rojo de alizarina (La Marca, 1966; Springer y Johnson, 2000) y tinción con nitrato de plata (Cailliet *et al.*, 1983b). El tercer método se llevó a cabo siguiendo el protocolo de Duarte *et al.* (2001), basado en la técnica de tinción con nitrato de cobalto desarrollada por Hoenig y Brown (1988), pero con algunas modificaciones.

En este estudio se emplearon además otros tiempos de inmersión y un diferente agente de tinción (Tabla 2). Originalmente, la técnica se basa en la tinción con una sal de cobalto, pero aquí en vez de nitrato de cobalto se utilizó cloruro de cobalto,  $\text{CoCl}_2$  (Fig. 6D) ya que también reacciona con alta afinidad a las sales de calcio (Duarte *et al.*, 2001).

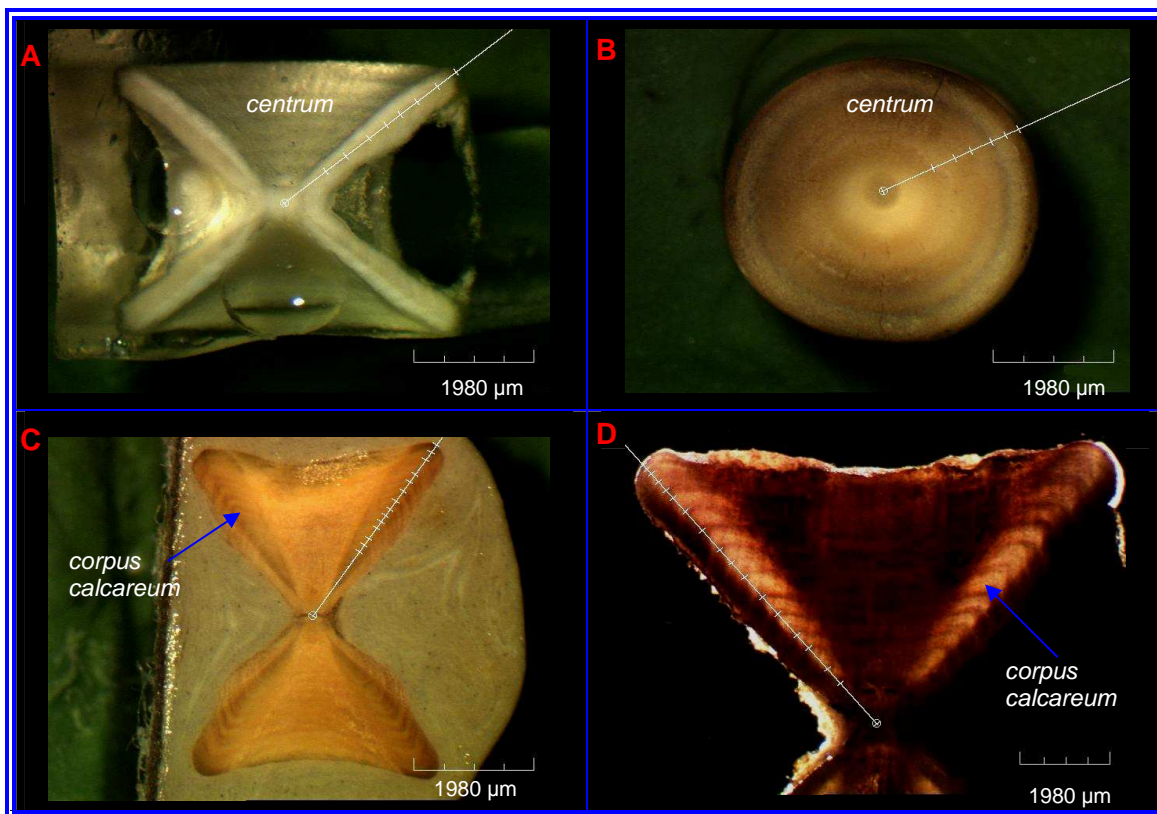
**TABLA 2:** Protocolo modificado de la técnica de tinción propuesta por Duarte *et al.* (2001)

	<b>Agente de tinción</b>	<b>Inmersión en el agente de tinción</b>	<b>Inmersión en hipoclorito de sodio</b>
<b>Duarte <i>et al.</i>, 2001</b>	Nitrato de cobalto	1-15 min, dependiendo del tamaño de la vértebra	3-30 seg, dependiendo del tamaño de la vértebra y de la velocidad de oscurecimiento
<b>Este estudio</b>	Cloruro de cobalto	1 h	1-2 min, dependiendo del tamaño de la vértebra

Los tiempos de inmersión en  $\text{CoCl}_2$  y en hipoclorito de sodio ( $\text{NaClO}$ ) fueron modificados debido a que los descriptos por Duarte *et al.* (2001) no resultaron óptimos para lograr una correcta visualización de los anillos en las vértebras de *D. chilensis*. Por lo tanto, se hicieron pruebas empleando diferentes tiempos, con secciones delgadas de vértebras de individuos de diferentes longitudes y de ambos sexos (Tabla 3).

**TABLA 3:** Pruebas de tiempos de inmersión en diferentes grupos de tallas (P: pequeña, M: mediana, G: grande) y para ambos sexos (1=macho; 2=hembra). Un resultado positivo (+) indica los tiempos óptimos.

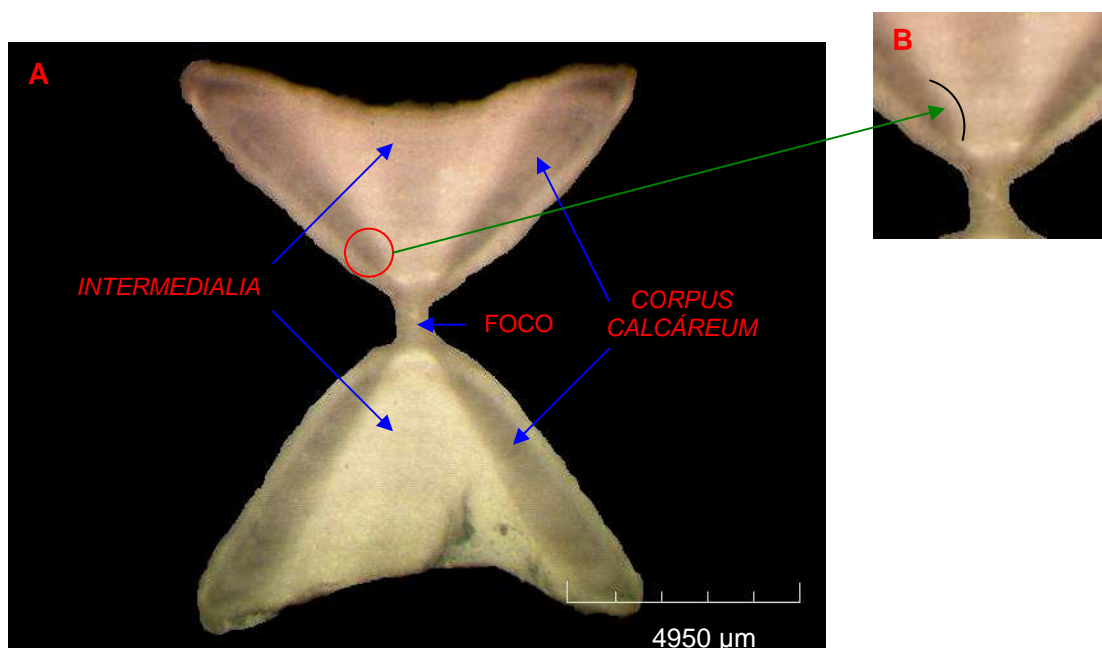
Grupo de talla	Lt (cm)	Sexo	Tiempo de inmersión en CoCl <sub>2</sub>	Tiempo de inmersión en NaClO	Resultado
P1	440	2	10 min	5 seg	-
P2	458	1	10 min	5 seg	-
P3	586	2	15 min	5 seg	-
P4	550	1	15 min	5 seg	-
P5	658	2	20 min	30 seg	-
P6	685	1	20 min	30 seg	-
M7	720	2	25 min	50 seg	-
M8	724	1	25 min	50 seg	-
M9	820	2	35 min	1 min	+/-
M10	850	1	35 min	1 min	+/-
G11	901	2	50 min	1 min	+/-
G12	936	1	50 min	1 min	+/-
G13	1030	2	1 h	1-2 min	+
G14	1100	1	1 h	1-2 min	+



**FIGURA 6:** Técnicas aplicadas: A) corte sagital de un centro vertebral montado en resina náutica (macho, 80 cm de LT y 6 años de edad); B) vértebra entera tostada (hembra, 69,5 cm de LT y 5 años de edad); C) corte sagital tostado (hembra, 82 cm de LT y 12 años de edad); D) sección vertebral con tinción de CoCl<sub>2</sub>, (macho, 85 cm de LT y 15 años de edad).

Una vez determinada la técnica que permitió visualizar mejor los anillos, se procedió a la “lectura” de las vértebras y a la asignación de las edades.

En las secciones vertebrales de elasmobranquios, cada *anillo* formado por un par de bandas (opaca y traslúcida), se extiende desde un brazo del *corpus calcareum*, a través de la *intermedialia* hasta el brazo opuesto del *corpus calcareum* y es considerado como un ciclo anual de crecimiento (Fig. 7A).



**FIGURA 7:** Sección vertebral perteneciente a un ejemplar hembra de 90,1 cm de LT: A) zonas de crecimiento vertebral (*intermedialia* y *corpus calcareum*); B) cambio de ángulo.

El primer año se determinó a partir de la presencia de una constricción o cambio de ángulo con un anillo asociado, en la interfase *intermedialia-corporis calcareum* (Fig. 7B). Este cambio en el proceso de depósito del anillo de crecimiento es el resultado del paso de la fase intrauterina a la de vida libre en tiburones (Walter y Ebert, 1991) y la eclosión del huevo o nacimiento en rayas (Francis *et al.*, 2001; Sulikowski *et al.*, 2003). La banda contigua a dicha constricción se consideró como el primer año de edad.

Se realizaron dos lecturas por el mismo observador y separadas en el tiempo. Se observaron todas las secciones vertebrales, sin previo conocimiento de la longitud total (LT) y el sexo de los ejemplares a fin de evitar que estos influyan sobre el lector al asignar la edad a cada ejemplar.

### **Análisis estadísticos realizados**

Los ejemplares obtenidos de las zonas norte y sur de la Plataforma Argentina fueron analizados en conjunto, debido a que el número de individuos de esta última zona no fue suficiente para realizar comparaciones válidas entre áreas.

La relación longitud total (LT)-peso total (P) y LT-ancho de disco (AD) fue estimada discriminando entre ambos sexos. Asimismo, se calculó el coeficiente de correlación y se estimó la mejor función de regresión entre el radio vertebral (Rv) y la longitud total (LT) de cada individuo, para determinar si el crecimiento de la vértebra era proporcional al crecimiento corporal y si las vértebras resultaban apropiadas para estimar los parámetros de crecimiento.

Con el fin de determinar posibles diferencias entre sexos se utilizó un ANCOVA, poniendo a prueba la hipótesis nula de igualdad de pendientes. Los datos usados para ajustar las relaciones LT-P fueron transformados utilizando sus logaritmos naturales. En cambio, debido a ser lineales las relaciones LT-AD y LT-Rv, no fue necesario transformar estos datos para estimar los parámetros correspondientes y proceder a la comparación entre sexos.

### **Precisión**

Obviamente, se obtienen confiables estimaciones de edad si los anillos de crecimiento pueden ser identificados y contados. En la práctica, es probable que exista alguna variabilidad entre diferentes asignaciones de edad a partir de un mismo ejemplar, sea que tal discrepancia se produzca entre distintas instancias de “lectura” o al examinar distintas estructuras.

Se analizó la precisión en nuestras determinaciones de edad en *D. chilensis*, comparando las lecturas realizadas, mediante gráficos de sesgo de edad y mediante el cálculo de tres medidas estadísticas:

- Porcentaje del error medio, APE (Beamish y Fournier, 1981):

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

- Coeficiente de variación, CV (Chang, 1982):

$$CV_j = 100\% \times \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{R-1}}}{X_j}$$

- Índice de precisión, D (Chang, 1982):

$$D_j = \frac{CV_j}{\sqrt{R}}$$

donde  $N$  es el número de ejemplares,  $R$  es el número de veces que ha sido leída la muestra,  $X_{ij}$  es la  $i$ -ésima determinación de edad del  $j$ -ésimo ejemplar,  $X_j$  es la edad promedio calculada para el  $j$ -ésimo ejemplar (Chang, 1982).

El APE es uno de los métodos más comunes para evaluar la precisión de las lecturas (número de incrementos que identifica cada lector).

El índice propuesto por Chang (1982) se utilizó como test de reproducibilidad en la estimación de la edad (Campana, 2001) porque ha demostrado ser una medida de precisión robusta en este tipo de estudios (Cubillos *et al.*, 2009). Representa una modificación del índice de precisión de Beamish y Fournier (1981), ya que utiliza la raíz cuadrada de la suma de las desviaciones al cuadrado, en lugar de la suma de los valores absolutos.

No hay *a priori* un valor de precisión que pueda ser designado como nivel objetivo para estudios de edad, dado que la precisión es influenciada tanto por la especie y la naturaleza de la estructura que se estudia, como por el lector que la interpreta. Sobre la base de la bibliografía, la mayoría de los estudios de edad son llevados a cabo con un APE de 5,5% y un CV menor a 7,6% (Campana, 2001).

## Validación

El concepto de validación hace referencia a la determinación de la frecuencia de formación de los incrementos de crecimiento en los peces (Campana, 2001). Existe una variedad de métodos para validar la interpretación de la edad en elasmobranquios, entre los cuales se pueden mencionar: radiometría (Cailliet *et al.*, 1983a; Gili *et al.*, 1999), marcado y recaptura combinando marcas externas con inyecciones de oxitetraciclina (Walker *et al.*, 2001; Goldman *et al.*, 2006), análisis de incremento marginal (MIA) (Joung *et al.*, 2004; Licandeo *et al.*, 2006; Natanson *et al.*, 2007), y radiocarbono (Campana *et al.*, 2002; Campana *et al.*, 2006; McPhie y Campana, 2009), entre otros.

El análisis de incremento marginal (MIA, por sus siglas en inglés) incluye la medición de las bandas en el margen de las estructuras de crecimiento y es uno de los métodos de validación más usados en elasmobranquios para establecer la periodicidad de formación de las bandas (Campana, 2001).

Cuando los pares de bandas son formados anualmente (patrón general de crecimiento de los elasmobranquios), el gráfico del incremento marginal en función del tiempo resulta ser un ciclo sinusoidal. La proporción de incremento alcanza valores cercanos a uno cuando la banda está completamente formada, y cercanos a cero cuando una nueva banda comienza a formarse (Lessa *et al.*, 2006).

Según Natanson (1995), el MIA puede calcularse de la siguiente forma:

$$MIA = \frac{(VR - R_n)}{(R_n - R_{n-1})}$$

donde  $VR$  es el radio de la vértebra,  $R_n$  es la distancia medida desde el foco hasta la última banda completa y  $R_{n-1}$  es la distancia medida desde el foco hasta la ante-última banda completa.

Así, con el objetivo de comprobar si el proceso de depósito mineral que resulta en la formación de los anillos de crecimiento se produce anualmente, se llevó a cabo el análisis de los incrementos marginales. Se analizaron diferentes grupos de edades (2-6; 8-11; 11-14 y 20-25 años), pero finalmente se consideró el grupo de 11-14 años, ya que se contó con muestras

durante casi todos los meses (excepto abril, junio y diciembre) y fue el que mejor describió las diferencias en el incremento marginal durante las distintas estaciones.

La mediana de los MIA y sus desvíos estándar (SD) fueron graficados en función de los meses de los cuales se obtuvieron las muestras. Para el análisis se consideró la mediana debido a que es una medida sólo influida por los valores centrales de la distribución y que no se ve afectada tan intensamente por los valores extremos, como en cambio ocurre con la media.

Se realizó un test de Kruskal-Wallis para verificar la existencia de diferencias significativas en las medianas de los incrementos marginales en los diferentes meses durante el transcurso del año.

### **Modelos de crecimiento**

Para describir el crecimiento de *D. chilensis*, dos modelos fueron ajustados al conjunto de datos: von Bertalanffy (1938) y Gompertz (1925), que son los más comúnmente utilizados para estimar los parámetros de crecimiento en peces (Cailliet y Goldman, 2004).

El modelo de crecimiento de von Bertalanffy se describe con la siguiente ecuación:

$$L_t = L_{\infty} \cdot \left(1 - e^{(-k \cdot (t - t_0))}\right)$$

donde  $L_t$  es la longitud a la edad  $t$ ;  $L_{\infty}$  es la longitud asintótica;  $k$  es el coeficiente de crecimiento o parámetro de curvatura que determina la rapidez con que el pez alcanza  $L_{\infty}$ ;  $t$  representa la edad de los peces generalmente medida en años y  $t_0$  llamado "parámetro de condición inicial", determina el punto en el tiempo en el que el pez hipotéticamente tiene una longitud igual a cero, pero que no tiene significado biológico (Chen *et al.*, 1992). Esta ecuación describe un patrón de crecimiento en el cual, a medida que aumenta la longitud decrece la tasa de crecimiento (Kaufmann, 1981). Es el modelo más ampliamente utilizado para explicar el crecimiento en peces. Está basado en el hecho de que la longitud de un organismo depende del resultado de dos fuerzas opuestas: anabolismo (síntesis) y catabolismo (degradación) (von Bertalanffy, 1938).

La ecuación de crecimiento de Gompertz puede ser escrita de la siguiente forma (Ricker, 1975):

$$Lt = L_{\infty} \cdot e\left(-e^{-k \cdot (t+t_0)}\right)$$

En este modelo, la tasa de crecimiento disminuye en proporción directa con el logaritmo natural de la longitud. La forma de la curva es sigmoidea, asimétrica y también los valores de longitud se aproximan gradualmente a una asíntota a medida que aumenta la edad (Kaufmann, 1981). Se ajusta adecuadamente a elasmobranchios ovíparos (Goldman, 2005), por lo que es aplicado comúnmente en rayas (Mollet *et al.*, 2002).

Además de aplicarse estos modelos a la totalidad de los datos disponibles, se analizó también el crecimiento sin considerar los individuos de la zona sur, para determinar si los parámetros resultaban diferentes.

El ajuste de los modelos de von Bertalanffy y de Gompertz se realizó mediante la subrutina “Solver” de una hoja de cálculo *Microsoft Office Excel 2003*. Esta emplea un algoritmo no lineal para determinar los estimadores que minimizan las sumas de cuadrados residuales (SCR):

$$SCR = \sum_{i=1}^n \left[ Lt_i - \hat{Lt}_i \right]^2$$

donde  $Lt_i$  es la longitud total observada del ejemplar  $i$ -ésimo, y  $\hat{Lt}_i$  es el valor teórico calculado para el mismo de acuerdo con el modelo en cuestión.

Se dispuso de dos “lecturas” o asignaciones de edad, coincidentes o no entre sí, por cada individuo examinado. Por esta causa, a los efectos de incorporar la variabilidad entre las mismas, el procedimiento de estimación de parámetros se realizó por medio de remuestreos con reposición (o *bootstrap*) no paramétricos. En cada una de 400 realizaciones efectuadas con la serie  $j$ -ésima representada por  $n_j$  datos ( $j$  = totales, machos, hembras, zona norte) se hicieron  $n_j$  extracciones aleatorias de individuos, sorteándose también si se consideraba la primera o segunda de las lecturas de edad efectuada sobre las vértebras del ejemplar en cuestión. Con los pares ( $Lt$ , edad) sorteados se efectuó el ajuste correspondiente a dicha realización. Las 400 estimaciones de parámetros y de sumas de cuadrados residuales fueron promediadas, y se determinaron los percentiles de los niveles 0,025% y 0,975% como

aproximaciones de los límites de los intervalos de confianza correspondientes al 95% de probabilidad.

Debido a que las formulaciones utilizadas de las funciones de von Bertalanffy y de Gompertz tienen el mismo número de parámetros (tres) el menor valor medio de SCR resultante de ambos modelos se consideró suficiente para evaluar cuál de los dos explicó mejor las observaciones.

Debido a que el parámetro  $t_0$  carece de significado biológico, algunos investigadores sugieren utilizar una estimación de la longitud al momento de nacer ( $L_0$ ) como un método más robusto (Goosen y Smale, 1997; Carlson *et al.*, 2003; Goldman, 2005). Por lo tanto, la  $L_0$  fue obtenida a partir de ambos modelos considerando un valor del parámetro de condición inicial  $t=0$ .

### **Comparación entre sexos de las curvas de crecimiento**

Las curvas de crecimiento fueron comparadas entre sexos mediante el estadístico  $T^2$  de Hotelling que tiene la siguiente forma (Bernard, 1981):

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

donde  $N$  indica los tamaños muestrales,  $\vec{P}$  es un vector vertical compuesto por  $L_\infty$ ,  $k$  y  $t_0$  (parámetros del modelo de crecimiento),  $S^{-1}$  es la matriz inversa de la matriz de varianza-covarianza agrupada y los subíndices  $h$  y  $m$  indican hembras y machos, respectivamente (Hansen *et al.*, 1991).

La regla de decisión del estadístico  $T^2$  considera como hipótesis la igualdad de los vectores de parámetros de crecimiento. Este se rechaza si el  $T^2$  calculado iguala o supera el valor crítico  $T_0^2$  proveniente de la distribución  $F$  y se acepta en caso contrario (Hansen *et al.*, 1991). El valor crítico se calcula de la siguiente forma:

$$T_0^2 = 3 \frac{N_h + N_m - 6}{N_h + N_m - 8} F_{\alpha(3, N_h + N_m - 6)}$$

donde el  $F$  indicado es el percentil de la distribución de Fisher con 3 y  $N_1 + N_2 - 6$  grados de libertad.

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

$$(ph_j - pm_j) \pm \sqrt{\frac{N_h + N_m}{N_h N_m}} T_0^2$$

donde  $p$  es el  $j$  parámetro de crecimiento a comparar entre machos y hembras. Si el intervalo no incluye al cero, el parámetro evaluado afecta significativamente las diferencias en crecimiento encontradas (Bernard, 1981).

### **Longevidad**

Si bien la determinación de la edad máxima a partir de la lectura de vértebras provee una estimación inicial de la longevidad, este valor se encuentra por lo general subestimado, debido a la dificultad de tener acceso a los individuos de mayores longitudes de una población. Por lo tanto, como indicador de la longevidad en años, se calculó la edad en que los ejemplares teóricamente alcanzarían el 95% de  $L_\infty$  (Natanson *et al.*, 2007). Para ello se resolvieron la ecuación de von Bertalanffy y de Gompertz para  $t$  y se reemplazó  $Lt$  con  $0,95L_\infty$ . Así se obtuvo (Taylor, 1958) con von Bertalanffy:

$$Longevidad = \left(\frac{1}{k}\right) \ln \left[ \frac{(L_\infty - L_0)}{L_\infty (1 - X)} \right]$$

y con Gompertz:

$$Longevidad = \left(\frac{1}{k}\right) \ln \left[ \frac{\ln\left(\frac{L_0}{L_\infty}\right)}{\ln(X)} \right]$$

donde  $k$  es el coeficiente de crecimiento,  $L_0$  representa la longitud del organismo en el tiempo  $t$  igual a cero y  $X$  es igual a  $L_t/L_\infty = 0,95$ .

### **Edad y longitud de primera madurez**

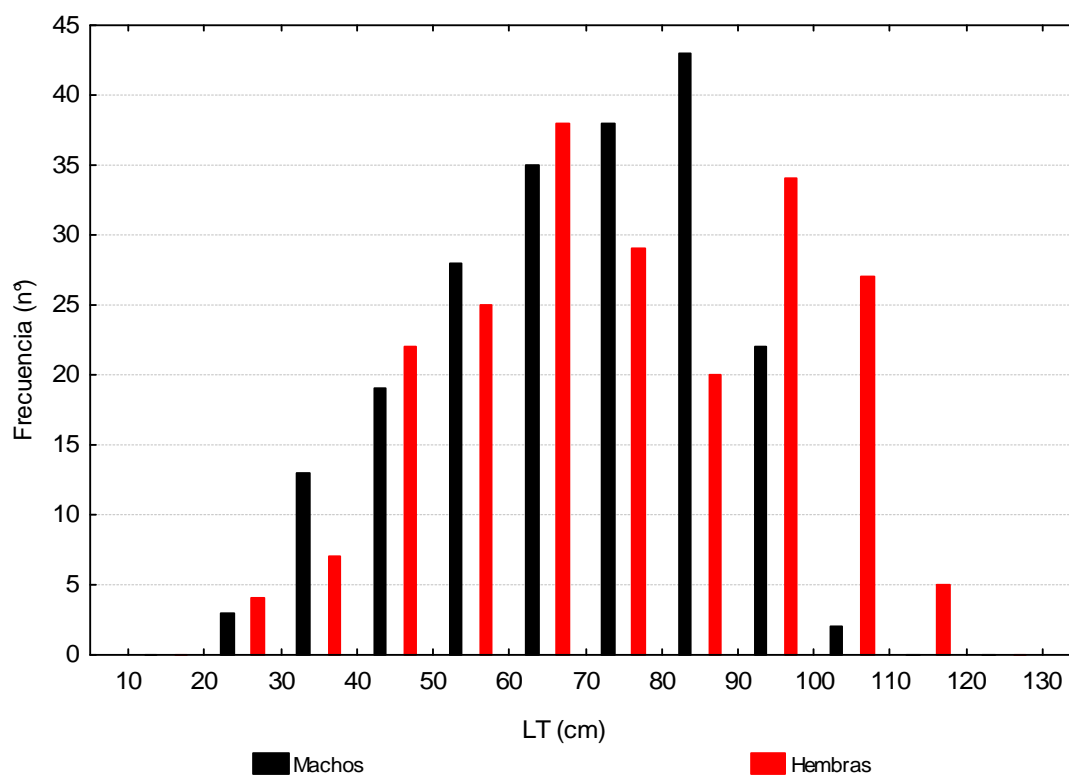
La escala de madurez gonadal utilizada se compone de 4 estadios (2 juveniles y 2 adultos) para hembras ovíparas y 3 estadios básicos (2 juveniles y 1 adulto) para machos. La asignación de los estadios se realizó mediante el análisis macroscópico de los ovarios, las glándulas oviductales y los úteros en las hembras, y sobre la base del desarrollo de las vesículas espermáticas en los testículos, los epidídimos, los ductos deferentes y los *claspers*, en machos. En ambos sexos, el estadio 3 marca el comienzo de la etapa adulta de los individuos. En hembras, es posible diferenciarlo debido a la presencia de ovarios con ovocitos vitelados de diversos tamaños y color amarillo, como así también por glándulas oviductales completamente desarrolladas. En los machos se observan las vesículas desarrolladas, el órgano epigonal circundante, los ductos deferentes y epidídimos contorneados y los *claspers* calcificados. La presencia de espermatozoides en los epidídimos y/o ductos deferentes es exclusiva de los individuos adultos (Colonello *et al.*, 2007).

De esta forma, se estimó la edad ( $T_{50\%}$ ) y longitud total ( $LT_{50\%}$ ) en la cual el 50% de los individuos alcanzó la madurez sexual, ajustando una curva logística a la proporción de individuos sexualmente maduros por intervalos de edad y longitud. Las curvas fueron ajustadas minimizando los errores mínimos cuadrados mediante técnicas de máxima verosimilitud. Se utilizó un test de chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) para determinar posibles diferencias en la  $LT_{50\%}$  entre sexos (Aubone y Wöhler, 2000).

## RESULTADOS

### Variables morfométricas

Las hembras analizadas (n=215) presentaron un rango de longitud total (LT) entre 24 y 115 cm (media  $\bar{x} = 74,67$  y desvío estándar SD= 18,11), encontrándose las longitudes más representadas en el intervalo de 60 a 70 cm. La longitud total de los machos (n=211) varió entre 24 y 110 cm ( $\bar{x} = 69,20$  y SD= 18,11), y las longitudes más representadas se registraron entre los 80 y 90 cm (Fig. 8).

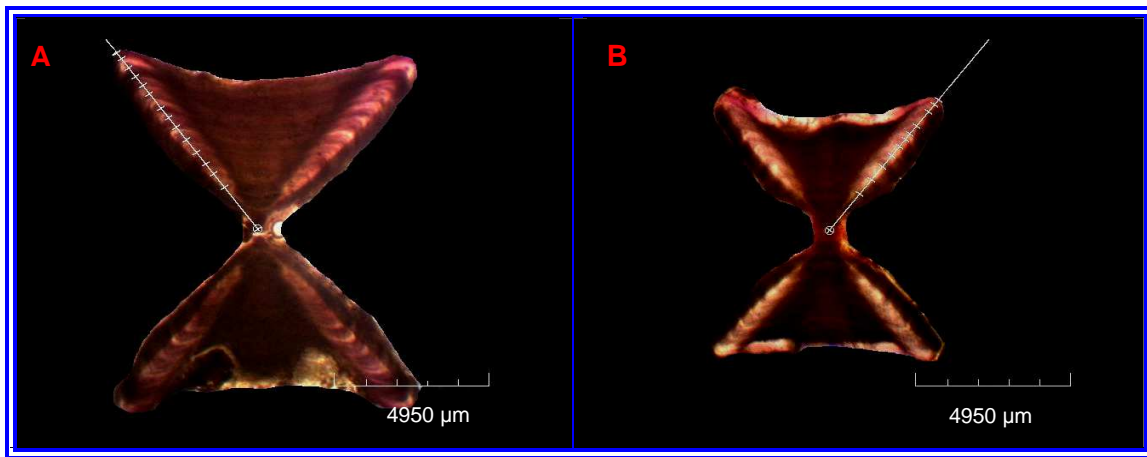


**FIGURA 8:** Distribuciones de frecuencia de las longitudes totales (LT) de machos y hembras de *D. chilensis*.

### Técnica aplicada para la determinación de la edad

El método de tinción con cobalto, según el protocolo de Duarte *et al.* (2001), fue el que permitió una mejor diferenciación de los anillos de crecimiento. Se observó claramente el patrón de bandeo característico de las secciones de centros vertebrales, representado por bandas anchas, opacas, separadas por bandas delgadas, translúcidas (Fig. 9 A y B).

Para determinar edades se procesaron 426 vértebras, de las cuales se obtuvieron 414 lecturas válidas (211 hembras y 203 machos), descartándose 12 por errores en la tinción.



**FIGURA 9:** Secciones delgadas de un ejemplar A) hembra de 76,7cm de LT y 12 años de edad y B) macho de 64,1 cm de LT y 9 años de edad. La línea blanca indica la zona en que se midió el radio vertebral; las marcas transversales sobre la misma indican la posición de los anillos de crecimiento.

### **Análisis estadísticos realizados**

#### **Relación longitud-peso y longitud-ancho de disco**

Las relaciones LT-P ajustadas fueron las siguientes (Fig. 10A):

Hembras:  $P=2,6 \times 10^{-3} \times LT^{3,22}$ ,  $r^2=0,94$ ,  $n=194$

Machos:  $P=2,3 \times 10^{-3} \times LT^{3,26}$ ,  $r^2=0,96$ ,  $n=186$

Mientras que las relaciones LT-AD resultaron ser (Fig. 10B):

Hembras:  $AD=0,75 \times LT + 12,52$ ,  $r^2=0,97$ ,  $n=211$

Machos:  $AD=0,72 \times LT + 21,44$ ,  $r^2=0,98$ ,  $n=203$

Ambas relaciones mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sexos (ANCOVA:  $P<0,001$ ) que se acentuaron en los individuos adultos.

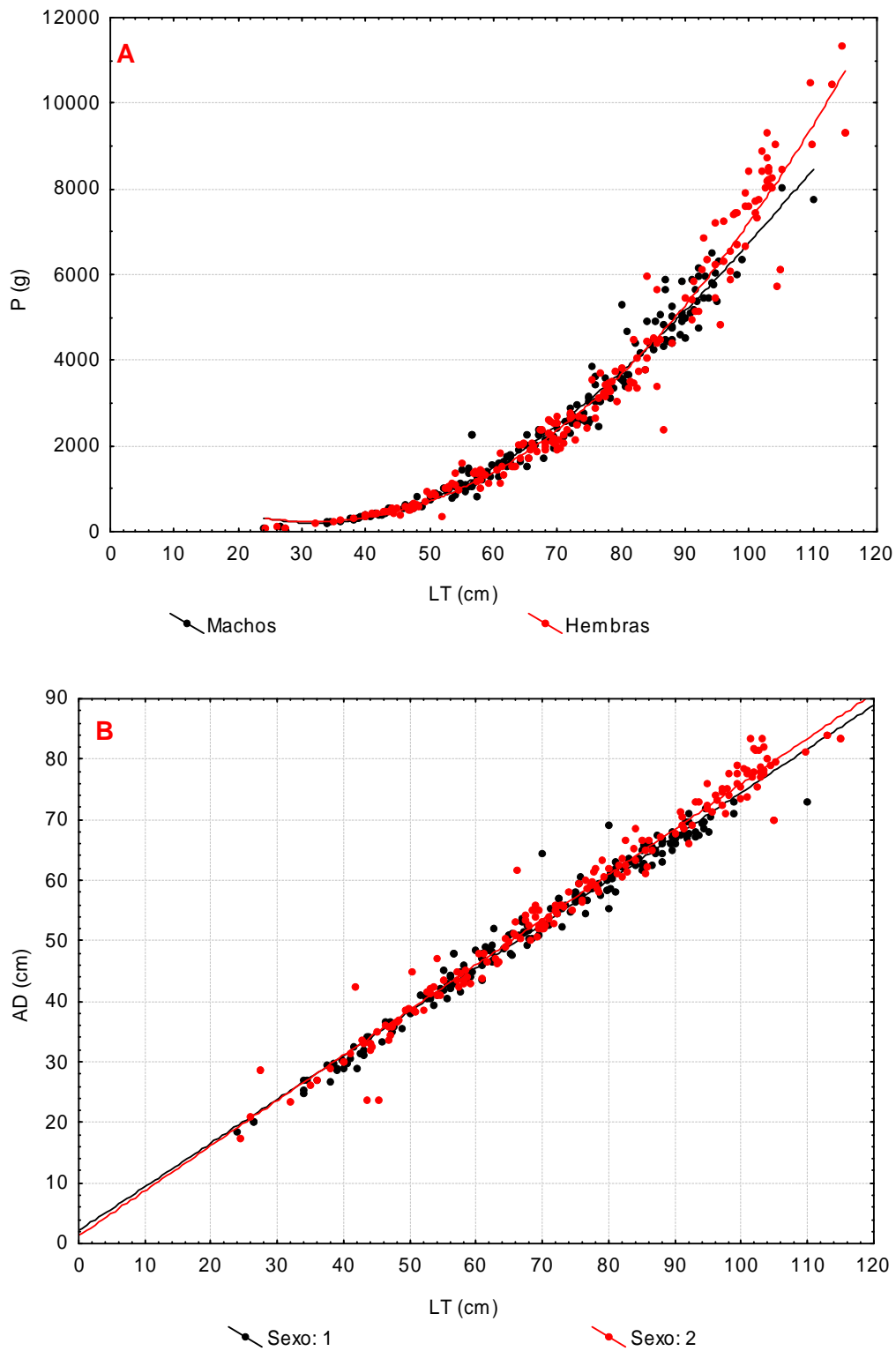
#### **Relación longitud del ejemplar-radio vertebral**

La relación lineal entre la longitud total (LT) de cada individuo y el radio vertebral (Rv) tuvo un buen ajuste. Estas relaciones fueron (Fig.11):

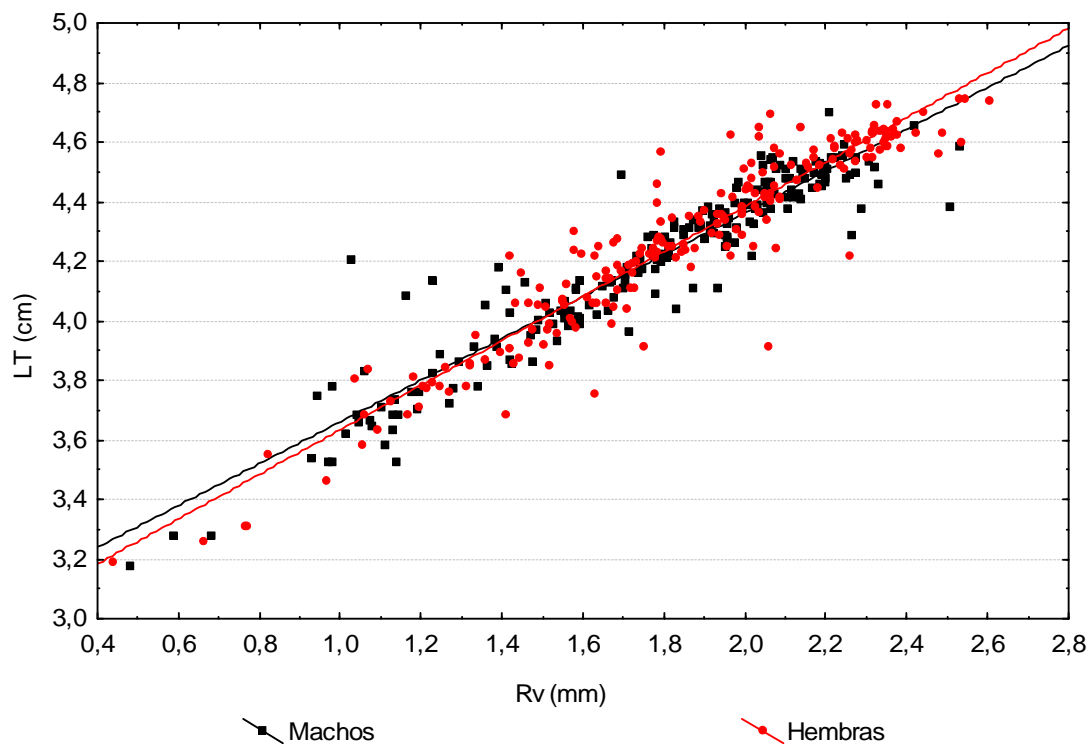
Machos:  $LT= 7,44 \times Rv + 22,38$ ,  $r^2=0,891$ ,  $n=211$

Hembras:  $LT= 7,89 \times Rv + 21,02$ ,  $r^2=0,896$ ,  $n=215$

Tanto el intercepto como la pendiente variaron significativamente (ANCOVA,  $P<0,001$ ), por lo que ambos sexos fueron tratados independientemente.



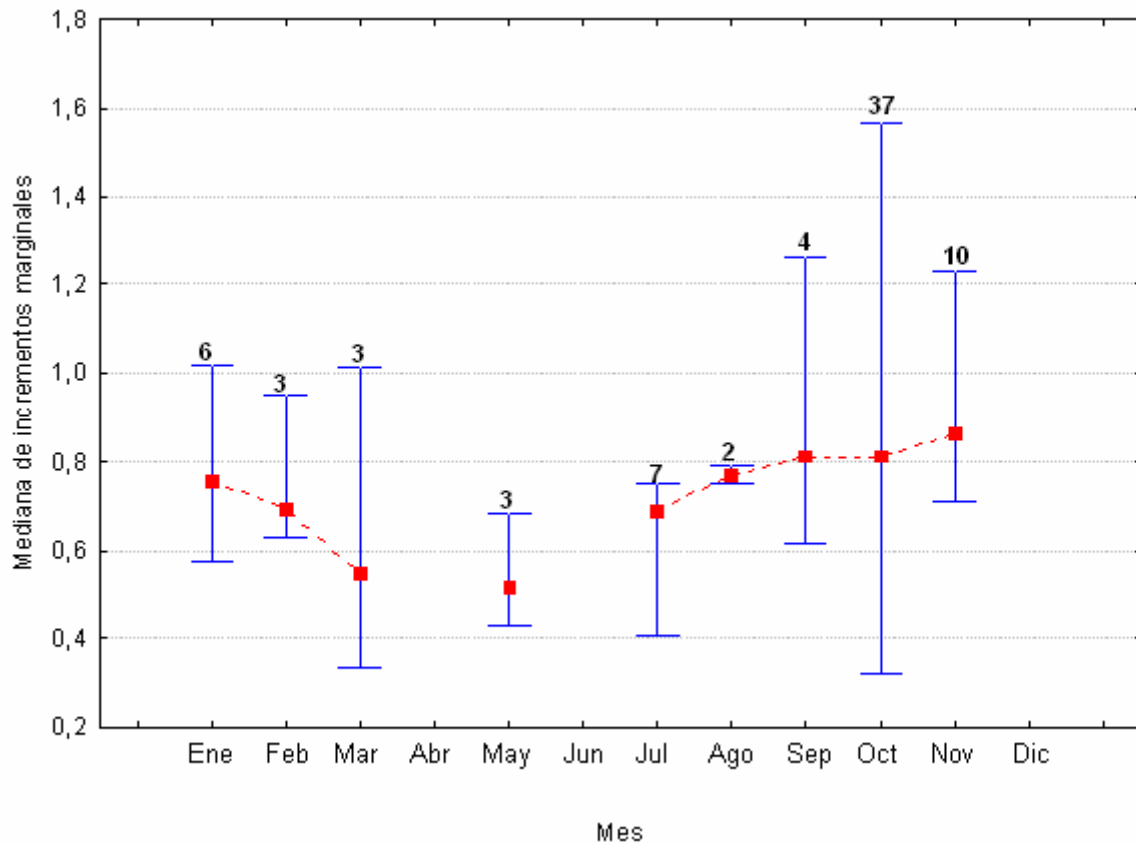
**FIGURA 10:** Variables morfométricas: A) Relación longitud total (LT)-peso total (P); B) LT-ancho de disco (AD) en machos y hembras de *D. chilensis*.



**FIGURA 11:** Relación entre la longitud total (LT) y el radio vertebral (Rv) en machos y hembras de *D. chilensis*.

### Validación

Los incrementos marginales en los grupos de edades analizadas fueron significativamente diferentes entre meses ( $H=11,143$ ;  $P=0,04$ ), observándose una disminución entre los meses de enero y marzo. El mínimo incremento se registró en mayo, indicando que el inicio de la formación de la banda opaca comienza a formarse. A partir del invierno tardío (julio-agosto), se detectó un aumento en los incrementos marginales, observándose el máximo en primavera (noviembre), cuando una banda completa se ha formado. De esta forma, la Figura 12 sugiere que el ciclo de depósito de los anillos de crecimiento es anual, y que estos completarían su formación entre marzo y junio, momento a partir del cual el nuevo material comienza a formarse.

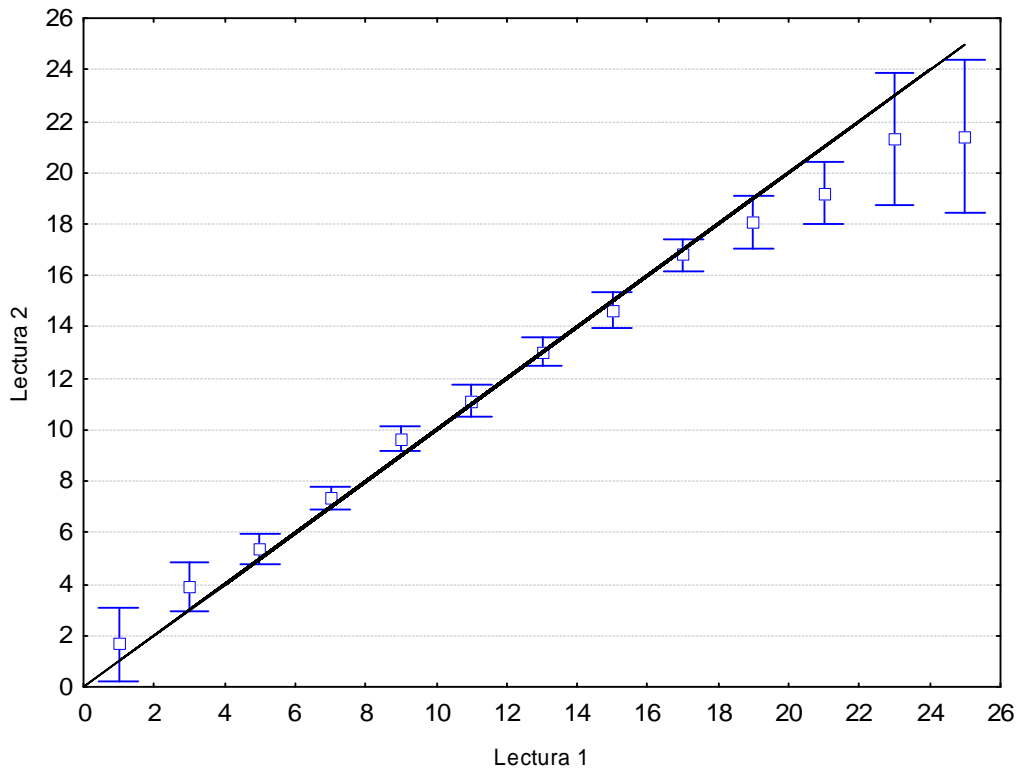


**FIGURA 12:** Mediana y SD de los incrementos marginales analizados. Los valores en negrita indican el número de ejemplares analizados en cada mes.

### Precisión

La regresión lineal ajustada a los pares de valores de edad resultantes de las dos lecturas realizadas sobre cada pieza tuvo un coeficiente de correlación  $r^2=0,844$ , sugiriendo una alta correspondencia entre ambas series de observaciones. Se observó un incremento en la dispersión y alejamiento de la bisectriz teórica en la lectura de las edades mayores, demostrando que resulta más dificultosa la determinación de la edad en los individuos más viejos (Fig. 13).

El error porcentual promedio (%APE=5,94), el coeficiente de variación (%CV=8,33) y el índice de precisión (%D=5,89) indicaron que la determinación de la edad fue consistente y las lecturas reproducibles.



**FIGURA 13:** Gráfico sesgo-edad de los pares de lecturas realizadas. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95%, para la media de las lecturas. La línea representa la relación 1 a 1.

**Modelos de crecimiento**

El valor medio de SCR fue menor en el modelo Gompertz, tanto en machos (SCR=10.979) como en hembras (SCR=16.291), como así también en el ajuste de los datos de ambos sexos combinados (SCR=28.040), en comparación con el modelo de von Bertalanffy (machos: SCR=11.203; hembras: SCR=16.389; combinados: SCR=28.184). De esta forma, se consideró a Gompertz como el mejor modelo para explicar las observaciones (Tabla 4).

A su vez, los valores de  $L_{\infty}$  calculados mediante el modelo de von Bertalanffy, tanto en machos ( $L_{\infty}$ =157,94 cm) como en hembras ( $L_{\infty}$ =332,90 cm), seguramente constituyen sobreestimaciones, ya que superan en gran medida a la longitud máxima observada (machos: 110 cm; hembras: 115 cm). Por su parte, con el modelo de Gompertz se calcularon longitudes asintóticas más razonables, siendo  $L_{\infty}$ = 114,32 cm en machos y  $L_{\infty}$ = 149,05 cm en hembras (Tabla 4).

Los valores de  $k$  y  $t_0$  estimados, fueron menores en hembras. Esto se observó tanto al ajustar el modelo de von Bertalanffy como el de Gompertz (Tabla 4).

**TABLA 4:** Parámetros de crecimiento estimados con los modelos de von Bertalanffy y Gompertz en machos y hembras de *D. chilensis*. SCR: suma de cuadrado de los residuales.

	Modelo	$L_{\infty}$ (cm)	K (1/año)	$t_0$ (años)	$L_0$ (cm)	SCR
Machos	<b>von Bertalanffy</b>	157,94	0,04	-3,22	19,09	11.203,8
	Límite Inf. Interv. Conf. 95%	226,71	0,06	-1,47		13.504,5
	Límite Sup. Interv. Conf. 95%	121,87	0,02	-4,75		8.857,1
	<b>Gompertz</b>	114,32	0,10	-4,95	22,2	10.978,83
	Límite Inf. Interv. Conf. 95%	132,17	0,13	-4,00		13.409,70
	Límite Sup. Interv. Conf. 95%	102,93	0,08	-6,31		8.752,77
Hembras	<b>von Bertalanffy</b>	332,90	0,02	-4,81	30,53	16.388,9
	Límite Inf. Interv. Conf. 95%	878,27	0,03	-3,17		20.181,3
	Límite Sup. Interv. Conf. 95%	182,10	0,00	-6,63		13.173,9
	<b>Gompertz</b>	149,05	0,07	-8,11	24	16.290,82
	Límite Inf. Interv. Conf. 95%	187,96	0,09	-6,13		20.034,66
	Límite Sup. Interv. Conf. 95%	128,93	0,05	-11,92		12.653,93

Considerando que los valores de  $t_0$  obtenidos no tienen significado biológico, se estimó la longitud de machos y hembras al nacer ( $L_0$ ). Según el modelo de von Bertalanffy los machos presentarían al nacer una longitud de 19 cm y las hembras de 30 cm. Este último valor podría constituir una sobreestimación, ya que se observó una hembra de edad cero de 24 cm, que fue justamente el valor de  $L_0$  estimado en ese sexo a partir del modelo de Gompertz. En cambio, la longitud teórica de los machos al nacer resultó menor a la observada (Tabla 5).

**TABLA 5:** Valores de  $L_0$  estimados (a partir del modelo de Gompertz) y observados en machos y hembras de la raya hocicuda *D. chilensis*.

Sexo	$L_0$ calculado (cm)	$L_0$ observado (cm)
Machos	22,2	26
Hembras	24	24

La estimación de los parámetros de crecimiento de la especie cuando se excluyeron los datos de los individuos de la zona sur, arrojó valores muy similares (hembras:  $L_\infty=148,06$ ,  $k=0,07$ ,  $t_0=-8$ ; machos:  $L_\infty=114,46$ ,  $k=0,10$ ,  $t_0=-4,97$ ) a los parámetros estimados mediante el modelo de Gompertz con el total de las observaciones disponibles. Los límites máximo y mínimo también fueron muy similares.

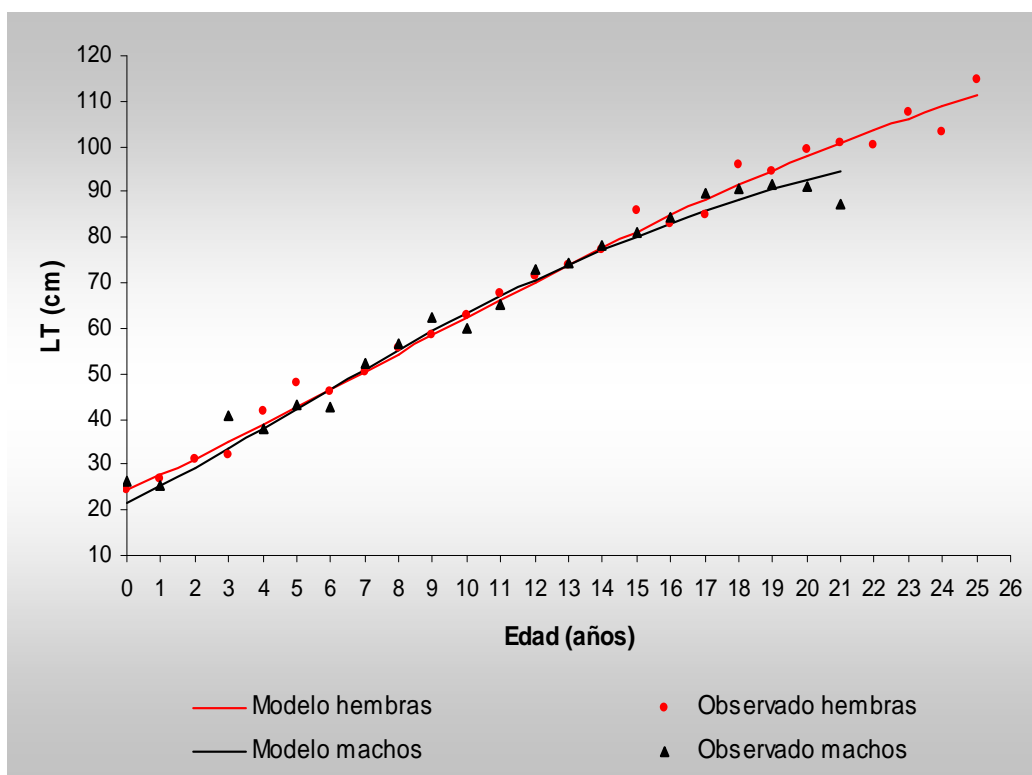
#### Comparación de las curvas de crecimiento entre sexos

El estadístico  $T^2$  de Hotelling, indicó que las curvas de crecimiento correspondientes al modelo de Gompertz fueron significativamente diferentes entre sexos ( $T^2=6,61$  y  $T^2_{crit}=4,89$ ).

Los intervalos de confianza simultáneos (Roy-Bose, 99%) mostraron que los parámetros que más aportaron a esa diferencia fueron  $L_\infty$  y  $t_0$  (Tabla 6). Las curvas de crecimiento de machos y hembras fueron diferentes hasta una edad de 5 años, a partir de la cual se solapan, indicando tasas de crecimiento que no difieren entre sí (Fig.14). Aún así, el valor de  $k$  de las hembras (0,07) fue levemente inferior al de los machos (0,10). A partir de los 14 años, el crecimiento de ambos sexos difirió nuevamente, alcanzando las hembras una longitud asintótica superior a los machos (Fig. 14).

**TABLA 6:** Intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose (99%) para las diferencias entre sexos de los tres parámetros de crecimiento de Gompertz.

Parámetros	Diferencia	Límite inferior	Límite superior
$L_\infty$	34,73	33,95	35,51
$K$	-0,03	-0,81	0,75
$t_0$	-3,16	-3,94	-2,38

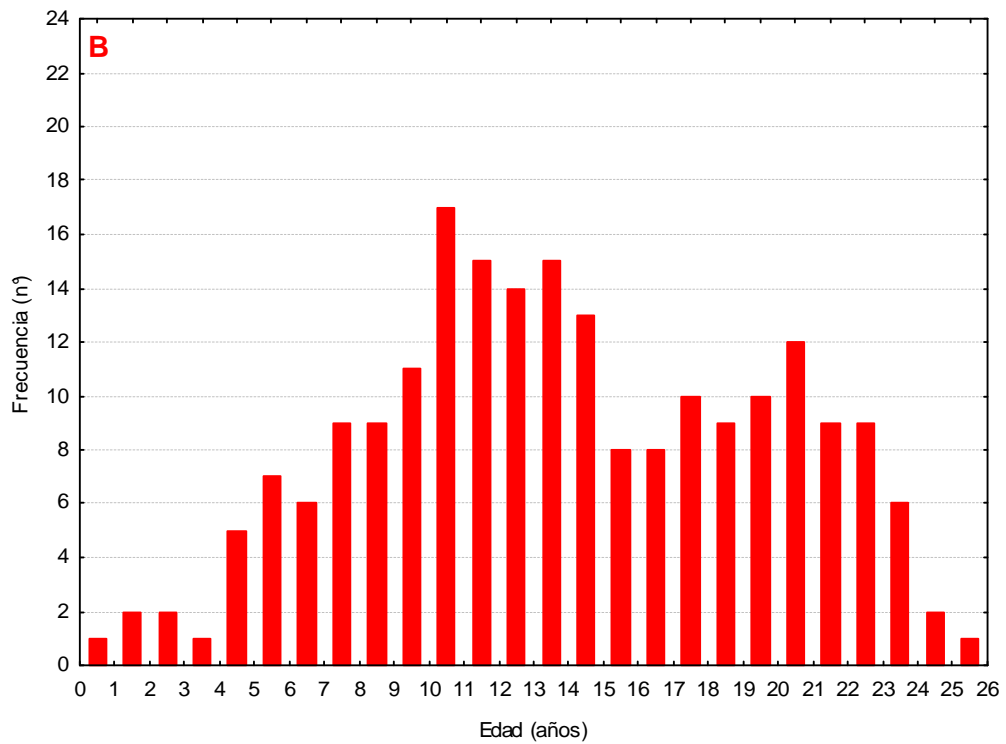
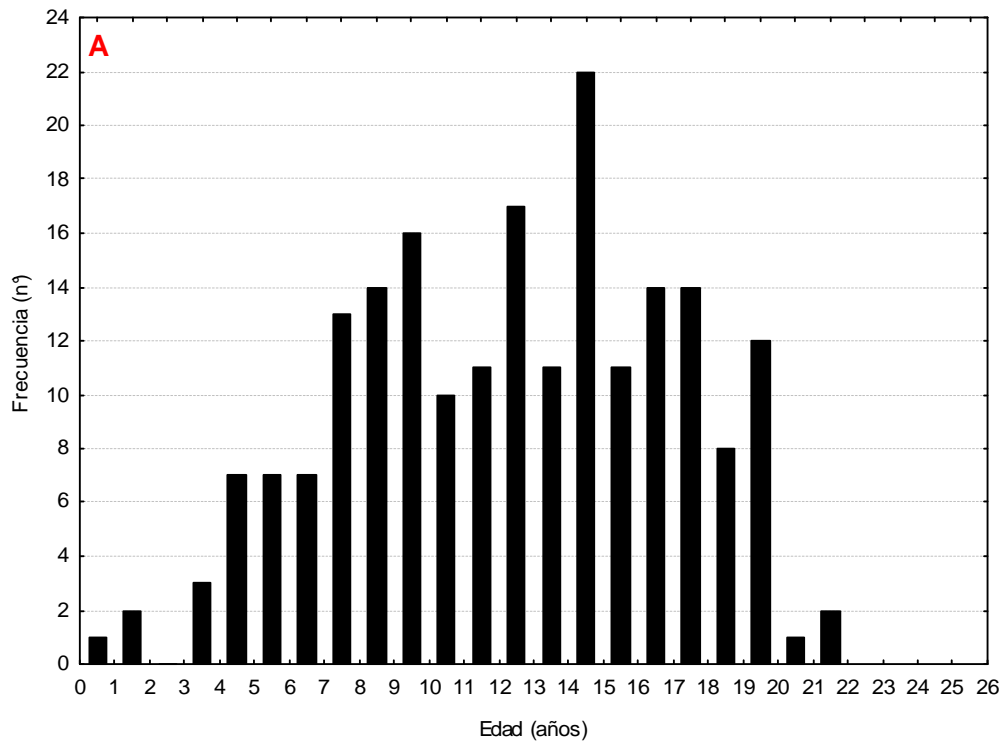


**FIGURA 14:** Curva de crecimiento de Gompertz en machos y hembras de *D. chilensis*.

### Longevidad

Se observaron diferencias en las edades máximas determinadas en machos y hembras, ya que los primeros alcanzaron 21 años, y las hembras 25, mientras que la edad mínima observada fue 1 año en ambos sexos (Fig. 15).

La longevidad estimada mediante la ecuación de von Bertalanffy fue de 72 años en machos y 145 años en hembras. Por el contrario, mediante la ecuación de Gompertz se obtuvieron estimaciones más plausibles, de 34 y 50 años, respectivamente.



**FIGURA 15:** Distribuciones de frecuencias de edad en (A) machos y (B) hembras de *D. chilensis*.

### Edad y longitud de primera madurez

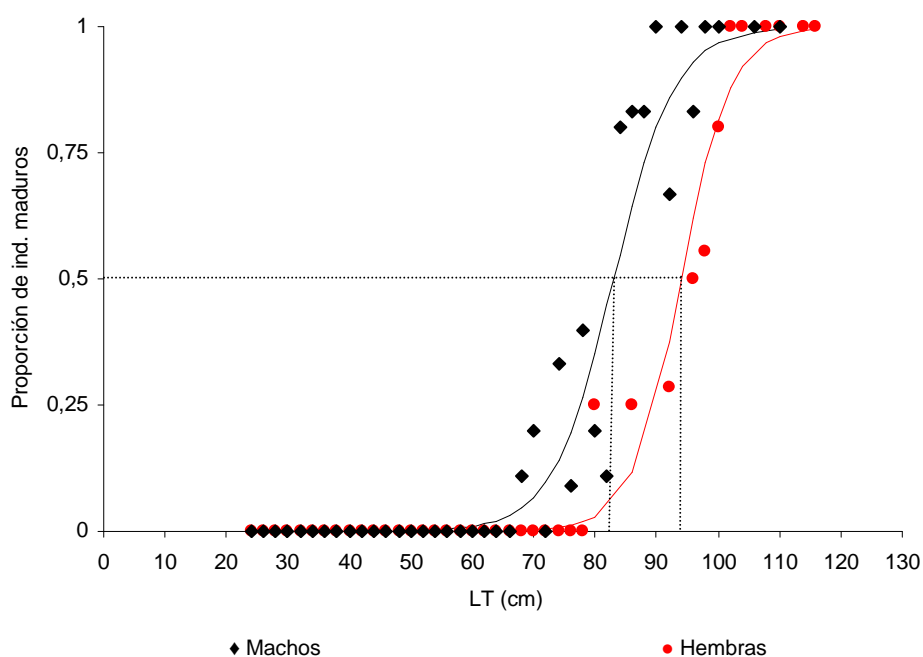
La condición reproductiva se analizó en 375 ejemplares de *D. chilensis* (175 hembras y 200 machos), ya que en el resto de los ejemplares no fue posible determinar el estadio gonadal. Del total, se observaron 43 (24,6%) y 56 (28%) hembras y machos maduros, respectivamente.

La longitud total de madurez sexual ( $LT_{50\%}$ ) estimada en hembras fue 94,04 cm de LT, la cual fue alcanzada a una edad de madurez sexual ( $T_{50\%}$ ) de 17,8 años (Fig. 16 y 17). A partir del análisis de estadios gonadales, se determinó que el rango de longitudes entre la hembra adulta más pequeña y la juvenil más grande fue 80-100 cm de LT.

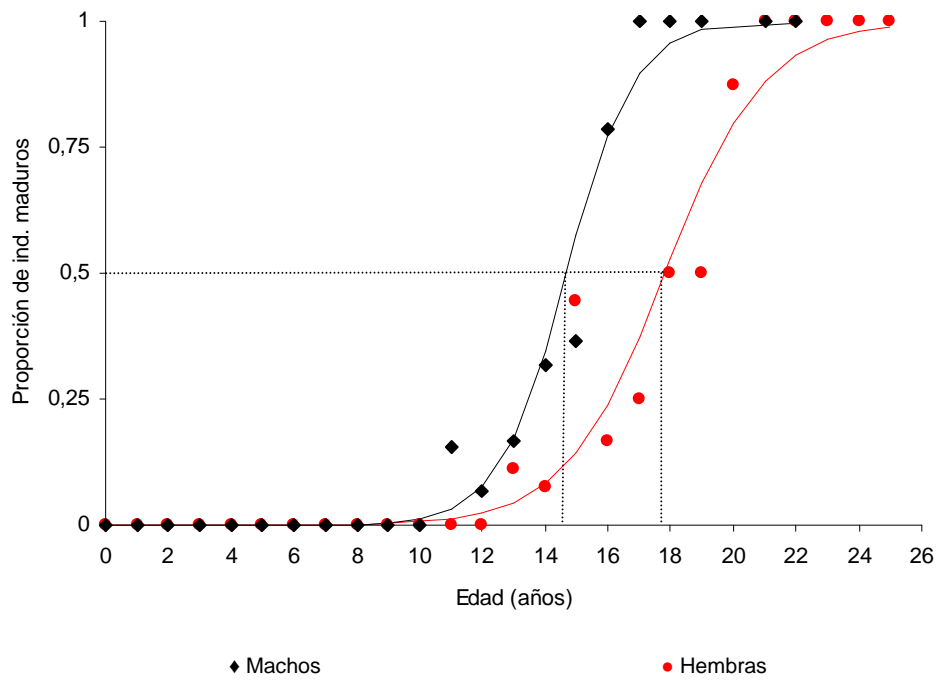
La longitud total de madurez sexual ( $LT_{50\%}$ ) estimada en los machos fue 83,04 cm de LT, alcanzada a una edad ( $T_{50\%}$ ) de 14,7 años (Fig. 16 y 17), observándose un rango de longitudes entre el macho adulto más pequeño y el juvenil más grande de 68-96 cm de LT.

Las diferencias entre las longitudes de madurez sexual de ambos sexos fueron significativas ( $t=487,95$ ;  $gl=1$ ;  $P<0,001$ ).

La hembra y el macho inmaduros de mayor edad, tuvieron 12 y 10 años, respectivamente, mientras que las edades de la hembra y macho maduros más jóvenes fueron 13 y 11 años, respectivamente.



**FIGURA 16:** Longitud total de madurez sexual ( $LT_{50\%}$ ) en machos y hembras de *D. chilensis*. Las líneas continuas representan las curvas logísticas ajustadas; las líneas punteadas marcan la longitud en la cual el 50% de los individuos son maduros.



**FIGURA 17:** Edad de madurez sexual ( $T_{50\%}$ ) en machos y hembras de *D. chilensis*. Las líneas continuas indican las curvas logísticas ajustadas; las líneas punteadas marcan la edad en la cual el 50% de los individuos son maduros.

## DISCUSIÓN

Las hembras de *Dipturus chilensis* analizadas en el presente estudio fueron más grandes que los machos. Los rangos de longitudes totales (LT) a partir de los cuales se estimaron los parámetros de crecimiento fueron similares a los examinados por García de la Rosa (1998) en ejemplares de la misma especie distribuidos en aguas del Mar Argentino entre los 34°-55° LS. Asimismo, Aversa (2004) observó rangos de longitudes totales de 19-101 cm en machos y de 19-134 cm en hembras de raya hocicuda al norte de la Patagonia. Tanto el tamaño de la muestra (414 individuos) como así también la representatividad de los sexos (211 hembras y 203 machos) fueron adecuados para realizar el análisis de crecimiento de la especie.

Los ejemplares de *D. chilensis* mostraron diferencias significativas entre sexos en las relaciones LT-peso total (P) y LT-ancho de disco (AD). Para una longitud total determinada, las hembras presentaron mayor peso corporal y mayor ancho de disco que los machos, por lo cual, si se acepta que los individuos más pesados han alcanzado una mejor condición física, las hembras afrontarían mejor los costos energéticos derivados de la reproducción (Colonello, 2009a).

Las vértebras de los elasmobranquios acumulan material calcificado a medida que el individuo crece, produciendo áreas concéntricas que a menudo presentan características que reflejan la estación del año en la cual el material ha sido depositado. En general, la formación de bandas opacas en verano (crecimiento rápido) y traslúcidas en invierno (crecimiento lento), estaría relacionada con hábitos alimenticios y con cambios fisiológicos inducidos por parámetros medioambientales tales como la temperatura y el fotoperíodo (Natanson, 1993; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005).

A lo largo del tiempo se han utilizado tanto vértebras enteras como así también secciones de centros vertebrales obtenidos mediante cortes transversales y sagitales (Goldman, 2005). En esta especie, la regresión entre la LT y el radio vertebral (Rv), obtenida a partir del análisis de las secciones vertebrales, mostró un buen ajuste tanto en machos como en hembras, indicando que las vértebras crecen proporcionalmente con la longitud de cada individuo y que son estructuras adecuadas para la determinación de la edad. Este mismo resultado, también fue observado por Aversa (2004) y Licandeo *et al.* (2006) para ejemplares de la misma especie en la Patagonia Argentina y Chile, respectivamente. Asimismo, se observó

lo propio en otras especies de rayas (Sulikowski *et al.*, 2003; Gedamke, 2005; Davis *et al.*, 2007; McPhie y Campana, 2009) y de tiburones (Lessa *et al.*, 1999; Joung *et al.*, 2004; Ribot-Carballal *et al.*, 2005; Gennari y Scacco, 2007). Sin embargo, la relación entre la LT y el Rv no siempre es lineal. En algunos estudios realizados en *Mustelus canis* (Conrath *et al.*, 2002), *Carcharhinus brachyurus* (Lucifora, 2003), *Galeorhinus galeus* (Lucifora, 2003), *Malacoraja senta* (McPhie y Campana, 2009), esta relación fue curvilínea, describiendo un crecimiento de tipo alométrico, en el cual las vértebras crecen a un ritmo diferente al de la longitud del organismo.

Las variaciones específicas en la depositación de los anillos han impulsado el desarrollo de diferentes técnicas y métodos de tinción para facilitar la determinación de la edad (Gelsleichter *et al.*, 1998). La Marca (1966) postuló que la tinción con rojo de alizarina fue la técnica más exitosa para la visualización de los anillos de crecimiento en el tiburón *Carcharias taurus*. Por su parte, Cailliet *et al.* (1983b) expusieron que la tinción con nitrato de plata resultó óptima para la determinación de la edad en elasmobranquios. Fuentealba y Leible (1990) y Licandeo *et al.* (2006), realizaron la observación directa bajo microscopio de secciones delgadas de vértebras de *D. chilensis*. Por su parte, Aversa (2004), utilizó hematoxilina de Mayer como agente de tinción para diferenciar los anillos. En este estudio las tinciones con rojo de alizarina y nitrato de plata no fueron adecuadas para lograr una correcta observación de los anillos de crecimiento. En ambos casos se obtuvieron secciones uniformemente teñidas, sin diferenciación de las bandas típicas de cada uno. La tinción con cobalto permitió lograr una mejor diferenciación de los anillos, facilitando la lectura de edad en un gran número de vértebras. Las bandas de crecimiento fueron contadas sobre el *corpus calcareum*, siendo esta la zona donde mejor se diferenciaron, ya que en las secciones delgadas las bandas de crecimiento fueron generalmente difíciles de ver sobre la *intermedialia*.

De esta manera, la técnica llevada a cabo (tinción con cobalto de secciones delgadas) permitió realizar correctamente las lecturas, cuya comparación indicó que son reproducibles. Esto se vio reflejado en el análisis de precisión (APE y D) el cual, también sugirió que el método de interpretación de los anillos de crecimiento es apropiado para determinar la edad de *D. chilensis*. Los resultados obtenidos coinciden con Gili *et al.* (1999) y Licandeo *et al.* (2006), quienes obtuvieron valores similares de APE y D en ejemplares de la misma especie distribuidos en aguas chilenas. Además, este índice se asemeja al de otros estudios en los cuales se ha determinado la edad utilizando secciones delgadas obtenidas a partir de cortes

sagitales, tales como Sulikowski *et al.* (2003), quienes estimaron un índice de APE de 5,6% en *Leucoraja ocellata*. Sin embargo, Francis *et al.* (2001) obtuvieron un índice de CV muy alto (entre 18 y 19,8%) utilizando radiografías en la determinación de la edad a partir de secciones delgadas de vértebras de *D. innominatus* (Garrick y Paul) y *D. nasatus* (Muller y Henle). Esto podría deberse a una baja calcificación de la vértebra (Licandeo *et al.*, 2006).

Mediante el análisis de incremento marginal (MIA) de las secciones vertebrales de ejemplares de *D. chilensis* del Mar Argentino, se encontraron diferencias significativas en los incrementos marginales entre meses. Se observaron mínimos de crecimiento entre marzo y mayo (otoño) y un máximo entre noviembre y enero (primavera tardía), indicando que se formaría un anillo cada año, coincidiendo con lo señalado por Licandeo *et al.* (2006) en *D. chilensis* del centro-sur de Chile. Este resultado es comparable con los obtenidos en otras especies de rayas cuya depositación anual ha sido validada mediante la utilización de oxytetraciclina (OTC) (Holden y Vince 1973; Ryland y Ajayi, 1984; Natanson, 1993), MIA (Walmsley-Hart, 1999; Neer y Thompson, 2005; Licandeo, *et al.*, 2006; Licandeo *et al.*, 2007) y radiocarbono (McPhie y Campana, 2009). De esta forma, el análisis de incremento marginal provee un primer paso para la validación de edad en *D. chilensis*.

Existen varios modelos con distintas variaciones, que permiten describir el crecimiento en peces, de los cuales el modelo de von Bertalanffy y el de Gompertz han sido los más aplicados (Ricker, 1979; Cailliet y Goldman, 2004; Goldman, 2005). A pesar de que el primero ha sido el más utilizado para describir el crecimiento en peces óseos, no siempre provee un buen ajuste a los datos en condriictios (Sulikowski *et al.*, 2007). La curva de crecimiento estimada a partir de este modelo está fuertemente determinada por los valores de  $L_{\infty}$  y  $t_0$ , los cuales se encuentran en los extremos de la curva, donde la cantidad de datos por lo general, es menor (Sainsbury, 1980).

En estudios de edad y crecimiento realizados en Chile sobre ejemplares de *D. chilensis* (Fuentealba y Leible, 1990; Gili *et al.*, 1999; Licandeo *et al.*, 2006) se aplicó el modelo de von Bertalanffy en la estimación de los parámetros de crecimiento. Sin embargo, en este trabajo se encontró que claramente sobreestimó los valores de longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) de ambos sexos, a juzgar por los máximos valores de LT observados. A su vez, presentó mayores valores de suma de cuadrados residuales (SCR) que el modelo de Gompertz, que explicó mejor las observaciones. Habiéndose obtenido con el mismo un buen ajuste a los datos y estimaciones

con mayor sentido biológico de los parámetros, se pudo concluir que éste fue el modelo más apropiado para describir el crecimiento de la especie. Estudios recientes indicaron que el modelo de Gompertz describe mejor el crecimiento de animales que continúan creciendo en peso y volumen, una vez alcanzada la longitud máxima (Cailliet y Goldman, 2004), como sería el caso de los batoideos.

Mollet *et al.* (2002) han indicado que el modelo de Gompertz también describió mejor el crecimiento de *Dasyatis violacea*, y resultó en estimaciones más realistas de  $t_0$  y  $k$  que el modelo de von Bertalanffy. A la misma conclusión han llegado investigaciones sobre la raya eléctrica del Pacífico, *Torpedo californica* (Neer y Cailliet, 2001) y sobre la raya *Rhinoptera bonasus* (Neer y Thompson, 2005).

Winsor (1932) postuló que el modelo de Gompertz es adecuado en el ajuste de aquellos datos de crecimiento que presentan un punto de inflexión en un momento temprano del ciclo, cuando aproximadamente el 35% del crecimiento total ha sido realizado. La curva de crecimiento ajustada con los datos muestra un punto de inflexión, aproximadamente en 40 cm de LT, indicando un crecimiento diferencial de los ejemplares mayores respecto de aquellos de edades más tempranas, que podría deberse a cambios en la composición de la dieta, en la cual la importancia de los crustáceos disminuye, mientras que se acentúa el grado de ictiofagia (Sánchez y Prenski, 1996, García de la Rosa, 1998). Otro cambio importante en la curva de crecimiento se observó entre los 14-17 años (80-90 cm de LT), coincidiendo con la longitud a la cual los individuos alcanzan la madurez sexual. La disminución en la tasa de crecimiento de las rayas, como otros elasmobranquios ovíparos, está relacionada con el momento en el que alcanzan la madurez sexual, debido a que concentran su energía en la reproducción. Como consecuencia, muchas especies no maduran sino hasta alcanzar entre el 60-90% de su longitud máxima (Holden, 1973; Dulvy *et al.*, 2000; Ebert, 2005; Ebert *et al.*, 2008; Colonello, 2009a), como ha sido el caso tanto de machos como hembras de *D. chilensis*.

El coeficiente de crecimiento estimado en las hembras de *D. chilensis* ( $k=0,07$  por año) fue más bajo que en los machos ( $k= 0,10$ ) indicando que aquellas crecen más lentamente, como es común en los batoideos (Brander, 1981; Waring, 1984; Ryland y Ajayi, 1984; Walmsley y Hart *et al.*, 1999; Sulikowski *et al.*, 2003). Los mencionados valores de coeficiente de crecimiento están en el orden de los estimados al estudiar otras especies de rayas de grandes tamaños como *D. chilensis* (Gili *et al.*, 1999; Aversa, 2004; Licandeo *et al.*, 2006).

Varios autores concuerdan con el supuesto de que los batoideos de mayor tamaño máximo como lo son *D. chilensis*, *Leucoraja ocellata* (Sulikowski *et al.*, 2003), *D. trachyderma* (Licandeo *et al.*, 2007), *Raja binoculata* y *Raja rhina* (McFarlane y King, 2006), crecen a una tasa menor que las especies de menor tamaño (Sulikowski *et al.*, 2005). Por ejemplo, *Leucoraja erinacea* de 53 cm de LT, alcanza una edad máxima de 12 años y un valor de  $k$  de 0,32, mientras que *Malacoraja senta* de 54 cm de LT, alcanza una edad máxima de 15 años y un valor de  $k$  de 0,22 (McPhie y Campana, 2009).

Los valores de  $L_{\infty}$  y  $k$  estimados en este estudio difieren considerablemente de los reportados por Aversa (2004), que fueron en las hembras:  $L_{\infty}=153,35$  y  $k=0,133$  y en los machos:  $L_{\infty}=143,69$  y  $k=0,135$ . En cambio, son similares a los reportados por Gili *et al.* (1999) en la misma especie en aguas del Océano Pacífico (hembras:  $L_{\infty}=143,8$ ,  $k=0,073$  y  $t_0=-2,545$ ; machos:  $L_{\infty}=131,9$ ,  $k=0,079$  y  $t_0=-3,175$ ).

Los parámetros de crecimiento mostraron en *D. chilensis* diferencias significativas entre machos y hembras, también observadas en la misma especie por Gili *et al.* (1999) y Licandeo *et al.* (2006) en Chile. Los parámetros que más aportaron a estas diferencias fueron  $L_{\infty}$  y  $t_0$ .

Habiendo contado con pocos ejemplares procedentes de la zona sur del Mar Argentino, las estimaciones efectuadas exclusivamente de los individuos de la zona norte (hembras:  $L_{\infty}=142,25$ ,  $k=0,077$ ,  $t_0=-7,20$ ; machos:  $L_{\infty}=113,12$ ,  $k=0,107$ ;  $t_0=-4,63$ ), arrojaron valores muy similares a los obtenidos mediante el análisis de los ejemplares en su conjunto. Se debe tener en cuenta que el número de ejemplares australes quizás haya sido insuficiente para modificar sustancialmente los estimados derivados de incluir una gran mayoría de datos correspondientes al grupo del norte. Debido a estos tamaños de muestra tan diferentes, tampoco se ha podido someter a prueba la significación de posibles diferencias de crecimiento entre las rayas hocicuda de una y otra procedencia, cuestión que esperamos pueda resolverse en futuras investigaciones.

En concordancia con los respectivos cálculos de las constantes de crecimiento, las estimaciones de longevidades derivadas de los mismos fueron menos razonables al emplear el modelo de von Bertalanffy (72 y 145 años en machos y hembras, respectivamente) que el de Gompertz (32 y 50 años, respectivamente). Aunque aún estas últimas superaron en gran medida a las edades máximas observadas (21 y 25 años en machos y hembras,

respectivamente), estos valores no necesariamente deben coincidir, sino que constituyen otro indicio de que realmente se trata de una especie muy longeva. Gili *et al.* (1999) también encontraron valores de longevidad altos (38 y 35 años en machos y hembras, respectivamente), al trabajar con individuos de la misma especie, cuyo rango de longitudes totales fue similar al analizado en el presente trabajo. Las especies del género *Dipturus* parecen ser las más longevas de la familia Rajidae (Licandeo *et al.*, 2006). Walmsley-Hart *et al.* (1999) estimaron 39 años para *D. pullopunctata*, mientras que Francis *et al.* (2001), estimaron la de *D. innominatus* en 33 años y Du Buit (1977) (en Licandeo *et al.*, 2006), la de *D. batis* en 40 años utilizando datos de ambos sexos combinados.

Hubo una mayor variabilidad en la estimación de la edad de los ejemplares longevos. Esto podría relacionarse con la sucesiva acumulación de los anillos cercanos al borde como consecuencia de una disminución en la tasa de crecimiento luego de alcanzada la madurez sexual, por lo que se generan incrementos más pequeños, haciendo más difícil su discriminación.

En relación con los valores observados, las estimaciones de longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) indicaron que las hembras alcanzan mayores longitudes que los machos. A su vez, el sexo con mayor valor de  $L_{\infty}$  madura a una longitud mayor que el sexo opuesto (Stamps, 1993). Este dimorfismo sexual en la LT máxima y de madurez sexual es variable en condriictios, dependiendo de la modalidad reproductiva (oviparismo, viviparismo lecitotrófico o matrotrofico). En algunas especies de rayas, las hembras maduran a una LT media mayor (Ebert, 2005; Gedamke, 2005; Paesch y Oddone, 2008; Ebert *et al.*, 2008; Arkhipkin *et al.*, 2008), menor (Nottage y Perkins, 1983; Ebert, 2005; Sulikowski *et al.*, 2005) o igual a la de los machos (Ebert, 2005; Ruocco *et al.*, 2006; Ebert *et al.*, 2008). En la mayoría de los tiburones vivíparos las hembras alcanzan una LT máxima y de madurez mayor que la de los machos. Un tamaño corporal grande en las hembras, será seleccionado siempre que las más grandes produzcan más y/o mayores crías (Lombardi, 1998 en Colonello, 2009a). Las cápsulas de huevos de *D. chilensis* presentan una LC promedio (longitud de la cápsula excluyendo los cuernos) de 131,5 mm, mientras que las cápsulas de huevos generadas por *D. trachyderma* presentan una LC promedio de 226 mm (Mabragaña *et al.*, 2009), indicando que ante una LT mayor, los huevos presentarían mayor tamaño.

En efecto, las hembras de *D. chilensis* presentaron longitud y edad de madurez sexual mayores que los machos, característica que fue observada también por Colonello (2009b), en ejemplares de la misma especie en el Mar Argentino. De esta forma, si la fecundidad se relaciona positivamente con el tamaño corporal, las hembras maduran sexualmente más tarde y/o con un mayor tamaño que los machos (Stearns, 1992). Dentro de los elasmobranquios, la familia Rajidae se encuentra entre las más fecundas, dependiendo dicha fecundidad tanto del número de huevos producidos en cada puesta, como de la frecuencia de las puestas (Holden, 1973). Se considera que la fecundidad promedio de los elasmobranquios es baja comparada con la de los peces óseos (García de la Rosa, 1998), sin embargo, las estimaciones de fecundidad en rayas y otros elasmobranquios ovíparos son poco conocidas.

Los rangos de longitudes en que se alcanza la madurez (machos: 68-96 cm de LT; Hembras: 80-100 cm de LT hembras) y los valores de  $L_{50\%}$  estimados (machos: 83,04 cm; hembras: 94,04 cm) son consistentes con los expuestos por Colonello (2009b) como así también por Lucifora y Valero (1998).

Los resultados indican que *D. chilensis* presenta una extensa etapa juvenil hasta lograr la madurez sexual, a partir de la cual el crecimiento disminuye. Tanto machos como hembras alcanzan la  $L_{\infty}$  luego de los 20 años. Evidentemente, se trata de una **especie longeva y de crecimiento lento, que dista de reproducirse precozmente.**

Licandeo *et al.* (2006) y Dulvy *et al.* (2000), coinciden en opinar que cuando están sujetas a una alta mortalidad debida a causas pesqueras, las especies que presentan mayores longitudes y madurez sexual tardía son sustituidas por especies de menores longitudes que maduran más temprano. Las especies que alcanzan grandes longitudes son menos resistentes a la explotación, ya que, al madurar tardíamente, la tasa de incremento poblacional es baja (Dulvy *et al.*, 2000; Stevens *et al.*, 2000; Frisk *et al.*, 2001; Francis *et al.*, 2001; Dulvy y Reynolds, 2002). No todas las especies son igualmente sensibles al impacto de las pesquerías y aquellas precoces para reproducirse serían más resistentes (Brander, 1981).

Cabe enfatizar que el único caso documentado que sugiere la potencial extinción de un pez marino por efecto de la pesca es el de una especie del mismo género que la estudiada en el presente trabajo. Se trata de *Dipturus laevis*, el miembro más grande (longitud máxima de 152 cm) perteneciente a la familia Rajidae encontrada en el norte del Atlántico (Casey y Myers, 1998), la cual es extraída por buques arrastreros como fauna acompañante de otras especies.

Estimaciones de su abundancia indican que la especie pasó de 600.000 individuos en el año 1950 a 500 individuos en 1998, en toda el área geográfica de su distribución (del Monte Luna y Lluch Belda, 2004).

Paralelamente, Agnew *et al.* (2000), en un estudio sobre pesquerías multiespecíficas en aguas circundantes a las Islas Malvinas, notaron que *D. chilensis* fue la especie que mostró la reducción más consistente de su longitud media y máxima durante un corto período de pesca. La pesca comercial de esta especie ha sufrido un incremento en los últimos años, principalmente por ser de preferencia en el mercado asiático de rayas (Massa *et al.*, 2004b).

La información obtenida a partir de este tipo de estudios es requerida para desarrollar e implementar prácticas de manejo sustentables (Ebert *et al.*, 2007). El lento crecimiento, baja fecundidad y alta longevidad que caracteriza a los elasmobranquios, causa que las especies pertenecientes a este orden presenten baja productividad, haciéndolas vulnerables a la presión pesquera y susceptibles de caer en situaciones de sobreexplotación.

## **CONCLUSIONES**

Este trabajo ha permitido arribar a las siguientes conclusiones:

- ⊕ Las vértebras resultaron estructuras adecuadas para la determinación de la edad en ejemplares de *D. chilensis*.
- ⊕ Entre distintas técnicas que se pusieron a prueba, aquella adoptada finalmente para el examen de las vértebras de *D. chilensis* permitió asignar edades de una forma que se considera aceptable. Tanto los cortes en secciones delgadas, como la tinción con cobalto favorecieron la discriminación de los anillos de crecimiento.
- ⊕ El modelo de Gompertz resultó el más apropiado para describir el crecimiento de la raya hocicuda, observándose diferencias significativas entre machos y hembras. Se trata de una especie de lento crecimiento y alta longevidad.
- ⊕ Las edades de los ejemplares al alcanzar la madurez sexual fueron 14,6 y 17,7 años en machos y hembras, respectivamente, mientras que las longitudes correspondientes estimadas fueron 83,04 cm en machos y 94,04 cm en hembras. Por lo tanto, se ha confirmado que ambos sexos alcanzan tardíamente la madurez sexual.
- ⊕ Las edades máximas observadas fueron 19 y 25 años en machos y hembras, respectivamente.
- ⊕ Las características biológicas estudiadas sugieren que la especie posee una baja resiliencia y es potencialmente susceptible de caer en situaciones de sobreexplotación.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- AASEN, O. 1963. Length and growth of the portbeagle (*Lamna nasus*, Bonnaterre) in the North West Atlantic. Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders, 13: 20-37.
- AGNEW, D.J., C.P. NOLAN, J. R. BEDDINGTON y R. BARANOWSKI. 2000. Approaches to the assessment and management of multispecies skate and ray fisheries using the Falkland Islands fishery as an example. Can. J. Fish. Aquatic Sci., 57: 429–440.
- ARGENTINA. MINISTERIO DE LA PRODUCCIÓN. SUBSECRETARÍA DE PESCA Y ACUICULTURA. 2009. Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (Tiburones, rayas y quimeras) en la República Argentina. Buenos Aires: Consejo Federal Pesquero. CFP, 64p.
- ARKHIPKIN, A.I., N. BAUMGARTNER, P. BRICKLE, V.V., LAPTIKHOVSKY, J.H.W. POMPERT y Z.N. SHCHERBICH. 2008. Biology of the skates *Bathyraja brachyurops* and *B. griseocauda* in waters around the Falkland Islands, Southwest Atlantic. J. Mar. Sci., 65: 560-570.
- AUBONE, A. Y O.C. WOHLER. 2000. Aplicación del método de máxima verosimilitud a la estimación de parámetros y comparación de curvas de crecimiento de Von Bertalanffy. INIDEP. Inf. Téc. Nº 37: 21pp.
- AVERSA, M.I. 2004. Determinación de edad y crecimiento de la raya picuda *Dipturus chilensis* en el norte de Patagonia. Tesis de Licenciatura, Facultad de Cs. Naturales, Sede Puerto Madryn, Argentina, 47 pp.
- BEAMISH, R.J. y D.A. FOURNIER. 1981. A Method for Comparing the Precision of a Set of Age Determinations. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 982-983.
- BERNARD, D.R. 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. Can. J. Fish. Aquatic Sci., 38: 233-236.
- BONFIL, R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 341, 119 pp.
- BONHAM, K.F.B., W. STANDFORD, G.C. CLEGG y BUCHER. 1949. Biological and vitamin A studies of dogfish landed in the State of Washington (*Squalus suckleyi*). Wash. Dep. Fish., Biol. Rep., 49: 83-114.
- BRANDER, K. 1981. Disappearance of common skate *Raja batís* from the Irish Sea. Nature, 290: 48-49.

- CAILLIET, G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an update review. In: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics and Status of the Fisheries. Eds. H.L. Pratt, J. R., S. H. Gruber, and T. Taniuchi. NOAA Tech. Rept., 90: 157-165.
- CAILLIET, G.M., L.K. MARTIN, J.T. HARVEY, D. KUSHER y B.A. WELDEN. 1983a. Preliminary Studies on the Age and Growth of the Blue, *Prionace glauca*, Common Thresher, *Alopias vulpinus*, and Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus*, Sharks from California Waters. En: Prince, E. D. y Pulos, L. M. (Eds). Proceedings International Workshop an Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, Sharks. NOAA Tech. Rep. NMFS, 8: 179-188.
- CAILLIET, G.M., L.K. MARTIN, D. KUSHER, P. WOLF y B.A. WELDEN. 1983b. Techniques for Enhancing Vertebral Bands in Age Estimation of California Elasmobranchs. En: Prince, E. D. y Pulos, L. M. (Eds). Proceedings International Workshop an Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, Sharks. NOAA Tech. Rep. NMFS, 8: 157-165.
- CAILLIET, G. y K.J. GOLDMAN. 2004. Age Determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. En: Carrier, J. C., Musick, J. A. y Heithaus, M. A. (Eds.). Biology of Sharks and Their Relatives. CRC Press, 398-447.
- CAILLIET, G.M., W.D. SMITH, H.F. MOLLET y K.J. GOLDMAN. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need of consistency in terminology, verification, validation and growth of function fitting. Environ. Biol Fish, 77: 211-228.
- CAMHI, M., S. FOWLER, J. MUSICK, A. BRÄUTIGAM, y S. FOEDHAM. 1998. Sharks and their relatives: ecology and conservation. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission, 20: 1-63.
- CAMPANA, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. J. Fish Biol. 59: 197-242.
- CAMPANA, S.E., L. NATANSON y S. MYKLEVOLL. 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. Can. J. Fish Aquat. Sci., 59: 450-455.
- CAMPANA, S.E., C. JONES, G. A. MCFARLANE y S. MYKLEVOLL. 2006. Bomb dating and age validation using the spines of spiny dogfish (*Squalus acanthias*). Environ. Biol. Fish, 77: 327-336.

- CASEY, J.M. y R.A. MYERS. 1998. Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science*, 281: 690-692.
- CARLSON, J.K., CORTÉS, E. y BETHEA, D. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 101: 281-292.
- CAROZZA, C. R., L. NAVARRO, A. JAUREGUIZAR, C. LASTA Y M.I. BERTOLOTTI. 2001. Asociación íctica costera bonaerense "Variado Costero" Informe I. *Inf. Téc. Int. INIDEP* N°38, 28pp.
- CHANG, W.Y.B. 1982. A Statistical Method for Evaluating the Reproducibility of Age Determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:1208-1210.
- CHEN, Y., D.A. JACKSON y H.H. HARVEY. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1228-1235.
- CHRISTENSEN, J. 1964. Burning of otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 29: 73-81.
- COLONELLO, J.H., H.E. CHRISTIANSEN, y G.J. MACCHI. 2007. Escala de madurez sexual para peces cartilaginosos de la Plataforma Continental Argentina. *Inf. Téc. INIDEP* N° 74, 15 pp.
- COLONELLO, J.H. 2009a. Ecología reproductiva de tres batoideos (Chondrichthyes): *Atlantoraja castelnaui* (Rajidae), *Rioraja agassizi* (Rajidae) y *Zapteryx brevirostris* (Rhinobatidae). Implicancias de distintas estrategias adaptativas en un escenario de explotación comercial intensiva. Tesis doctoral, Facultad de Cs. Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 194 pp.
- COLONELLO, J.H. 2009b. Estimación de la longitud media de madurez sexual para la raya hocicuda, *Dipturus chilensis*. *Inf. Téc. INIDEP* N°38, 7 pp.
- COMPAGNO, L.J.V. 2005. Checklist of living chondrichthyes. En: Hamlet WC (ed) *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids, and chimaeras*. Science Publishers, Inc., pp 501-548.
- CONRATH C.L., J. GELSLEICHTER Y J.A. MUSICK. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fish. Bull.*, 100: 674-682.
- COUSSEAU, M.B. y R.G. PERROTTA. 2004. Peces Marinos de Argentina. *Biología, Distribución, Pesca*. Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata, 167 pp.

- COUSSEAU, M.B., D.E. FIGUEROA, J.M. DÍAZ DE ASTARLOA, E. MABRAGAÑA, y L.O. LUCIFORA. 2007. Rayas, chuchos, y otros batoideos del Atlántico Sudoccidental (34°-55°S). Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata, 102 pp.
- CUBILLOS, L.A., M. AGUAYO, M. NEIRA, E. SANHUEZA y C. CASTILLO-JORDÁN. 2009. Verificación de la edad y crecimiento de besugo *Epigonus crassicaudus* (de Buen, 1959) admitiendo error en la determinación de la edad. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 44: 417-427.
- DAVIS, C.D., G.M. CAILLIET, y D.A. EBERT. 2007. Age and growth of the roughtail skate *Bathyraja trachura* (Gilbert 1892) from the eastern North Pacific. Environ. Biol. Fish., 80: 325-336.
- DEL MONTE LUNA, P. Y D. LLUCH BELDA. 2004. Reflexiones sobre la explotación, recuperación y extinción de poblaciones naturales. Interciencia, 29: 158-162.
- DÍAZ DE ASTARLOA, J.M., E. MABRAGAÑA, R. HANNER, y D.E. FIGUEROA. 2008. Morphological and molecular evidence for a new species of longnose skate (Ragiformes: Rajidae: *Dipturus*) from Argentinean waters based on DNA barcoding. Zootaxa 1924: 35-46.
- DUARTE, P.N., A.A. SILVA, G.M. MENEZES y M.R. PINHO. 2001. Staining techniques for ageing tope shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758), from the Azores: a comparison based on precision analysis. Arquipélago. Life and Marine Sciences. 18A: 65-74.
- DULVY, N.K. y J.D. REYNOLDS. 2002. Predicting extinction vulnerability in skates. Conserv. Biol., 16: 440-450.
- DULVY, K.N., D.J. METCALFE, J. GLANVILLE, G.M. PAWSON, y D.J. REYNOLDS. 2000. Fishery Stability, Local Extinctions, and Shifts in Community Structure in Skates. Cons. Biol., 14: 283-293.
- EBERT, D.A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope. J. Fish Biol., 66: 618-649.
- EBERT, D.A. y L.J.V. COMPAGNO. 2007. Biodiversity and systematics of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). Environ Biol. Fishs., 80:111-124.
- EBERT, D.A., L.J.V. COMPAGNO y P.D. COWLEY. 2007. Aspects of the reproductive biology of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from Southern Africa. ICES, J. Mar. Sci., 65: 81-102.

- EBERT, D.A., W.D. SMITH y G.M. CAILLIET. 2008. Reproductive biology of two commercially exploited skates, *Raja binoculata* and *R. rhina*, in the western Gulf of Alaska. *Fish. Res.*, 94: 48-57.
- FRANCIS, M., C. MAOLAGÁIN, y D. STEVENS. 2001. Age, growth and sexual maturity of two New Zealand endemic skates, *Dipturus nasatus* and *D. innominatus*. *New Zealand J. Mar. and Freshw. Res.*, 35: 831-842.
- FRISK, M.G., T.J. MILLAR, y M.J. FOGARTY. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 969-981.
- FRISK, M.G., T.J. MILLER y 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 J. Mar. Sci.*, 59:576-586.
- FUENTEALBA, M. 1989. Aspectos biológicos de *Raja (Dipturus) flavirostris*, Philippi, 1892 en el litoral de la zona central chilena (Elasmobranchii, Rajiformes, Rajidae). Thesis BS, Pontificia Universidad Católica de Chile, Talcahuano, Chile.
- FUENTEALBA, C. y M.D. LEIBLE. 1990. Perspectivas de la pesquería de raya volantín *Raja (Dipturus) flavirostris*: Estudio de edad, crecimiento y algunos aspectos reproductivos. En: Barbieri, M. A. (Ed.). *Perspectivas de la actividad pesquera en Chile*. Valparaíso: Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso, 227-236 pp.
- GALLAGHER, M., y C.P. NOLAN. 1999. A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 1590-1599.
- GALLAGHER, M.J., C.P. NOLAN y F. JEAL. 2004. Age, Growth and Maturity of the Comercial Ray Species from the Irish Sea. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, V35, art 10
- GARCÍA DE LA ROSA, S.B. 1998. Estudio de las interrelaciones tróficas de dos elasmobranquios del Mar Argentino, en relación con las variaciones espacio-temporales y ambientales *Scualus acanthias* (Squalidae) y *Raja flavirostris* (Rajidae). Tesis Doctoral, Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina, 215 pp.
- GARCÍA DE LA ROSA, S.B., F. SÁNCHEZ, y B. PRENSKI, 2004. Caracterización biológica y estado de explotación de la raya (*Dipturus chilensis*). En: Sánchez, R. P. y Bezzi, S. I.

- (Eds.). El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Publicaciones Especiales INIDEP, 4: 53: 66.
- GEDAMKE, T., W.D. DUPAUL y J.A. MISICK. 2005. Observations on the Life History of the Bandoor Skate, *Dipturus laevis*, on Georges Bank (Western North Atlantic). J. Northw. Atl. Fish. Sci., 35: 67-79.
  - GELSLEICHTER, A., A. PIERCY y J.A. MUSICK. 1998. Evaluation of copper, iron and lead substitution techniques in elasmobranch age determination. J. Fish Biol., 53: 465-470.
  - GENNARI, E. y U. SCACCO. 2007. First age and growth estimates in the deep water shark, *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758), by deep coned vertebral analysis. Mar. Biol., 152:1207-1214.
  - GILI, R., M. DONOSO, V. OJEDA, A. LÓPEZ, y H. MIRANDA. 1999. Parámetros poblacionales de raya volantín VIII a X Regiones y métodos de asignación de edades. Instituto de Fomento Pesquero Informe técnico N\_ 97-20. Valparaíso: IFOP.
  - GOLDMAN, K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En: Musick, J. A. y Bonfil, R. (Eds). Management techniques for elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper N°474. ISSN 0429-9345.
  - GOLDMAN, K.J., S. BRANSTETTER y J. A. MUSICK, 2006. A re-examination of the age and growth of sand tiger sharks, *Carcarias taurus*, in the western North Atlantic: the importance of ageing protocols and use of multiple back-calculation techniques. Environ. Biol. Fish, 77:241-252.
  - GOMPERTZ, B. 1925. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. Phil. Trans. Royal Soc. London, 115: 513-585.
  - GOOSEN, A.J.J. y M.J. SMALE. 1997. A preliminary study of the age and growth of the smoothhound shark *Mustelus mustelus* (Triakidae). S. Afr. J. Mar. Sci., 18: 85-91.
  - GUERRERO, R.A. y A.R. PIOLA. 1997. Masas de agua de la Plataforma Continental. En: Boschi, E. E. (Ed.). El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Antecedentes históricos de las exploraciones en mar y las características ambientales. Publicaciones Especiales INIDEP, 1:107-118.
  - GUERRERO, R.A., E.M. ACHA, M.B. FRAMIÑAN, y C.A. LASTA. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. Cont. Shelf. Res. 17: 727-742.

- GUERRERO, R.A. 1998. Oceanografía Física del estuario del Río de la Plata y el sistema costero de El Rincón. INIDEP, Inf. Téc., 21, Mar del Plata: 29-54.
- HANSEN, J.E., D. HERNÁNDEZ y H.D. CORDO. 1991. Simulaciones de comparación de curvas de crecimiento en peces. Frente Marítimo, 9: 37-45.
- HELFMAN, G.S., B.B. COLLETTE y D.E. FACEY. 1997. The Diversity of Fishes. Blackwell Science, Malden, Estados Unidos. 525p.
- HOENIG, J.M. y C.A. BROWN. 1988. A simple technique for staining growth bands in elasmobranch vertebrae. Bulletin of Marine Science, 42: 334-337.
- HOENIG, J.M. y S.H. GRUBER, 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. In Elasmobranchs as Living Resources: Advances in Biology, Ecology, Systematics, and the Status of Fisheries (Pratt, H. L., Jr, Gruber, S. H. y Taniuchi, T., eds, pp. 1-6). NOAA Technical Report NMFS 90.
- 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. y M.R. VINCE. 1973. Age validation studies on the centra of *Raja clavata* using tetracycline. Journal du Conseil, 35: 13-17.
- HOLDEN, M.J., y P.S. MEADOWS. 1962. The structure of the spine of spur dogfish (*Squalus acanthias* L.) and its use for age determination. J. mar. biol. Ass. UK. 42: 179-197.
- JOUNG, S., Y. LIAO y C. CHEN. 2004. Age and growth of sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in northeastern Taiwan waters. Fish. Res., 70: 83-96.
- KAUFMANN, K.W. 1981. Fitting and using growth curves. Oecología, 49: 293-299.
- KETCHEN, K.S. 1975. Age and growth of dogfish *Squalus acanthias* in British Columbia waters. J. Fish. Res. Board Can., 32: 43-59.
- KOEN ALONSO, M., E.A. CRESPO, N.A. GARCÍA, S.N. PEDRAZA, P.A. MARIOTTI, B. BERÓN VERA y N.J. MORA. 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. ICES J. Fish. Sci., 58: 288-297.
- LA MARCA, M.J. 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. Copeia, 2: 351-352.
- LESSA, R., F. MARCANTE SANTANA y P. DUARTE-NETO. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. Environ. Biol. Fish, 77: 309-315.

- LESSA, R., F.M. SANTANA, R. MENNI y Z. ALMEIDA. 1999. Population structure and reproductive biology of the smalltail shark (*Carcharhinus porosus*) off Maranhão. Mar. Freshwater Res., 50:383-388.
- LICANDEO, R., F. CERNA Y R. CÉSPEDES. 2007. Age, growth and reproduction of the roughskin skate, *Dipturus trachyderma*, from the southeastern Pacific. J. Mar. Sci., 64: 141-148.
- LICANDEO, R.R., J.G. LAMILLA, P.G. RUBILAR y R.M. VEGA. 2006. Age, growth and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. J. Fish Biol., 68: 488-506.
- LUCAS, A.J., R.A. GUERRERO, H.W. MIANZAN, M.E. ACHA, y C.A. LASTA. 2005. Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine Continental Shelf (34-43° S). Estuarine Coastal And Shelf Science, 1-16 pp.
- LUCIFORA, L.O. 2003. Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 410 pp.
- LUCIFORA, L.O. y J.L. VALERO. 1998. Reproducción de Raja (*Dipturus*) *chilensis* (Elasmobranchii, Rajidae) en el norte de la Patagonia. XIII Simposio Científico-Tecnológico. Comisión Técnica Mixta Del Frente Marítimo, Mar del Plata- Argentina, Noviembre, 23-25.
- MABRAGAÑA, E.; D.E. FIGUEROA; L.B. SCENNA; J.M. DÍAZ DE ASTARLOA; J.H. COLONELLO y A.M. MASSA. 2009. Clave de identificación de cápsulas de huevos de condrictios del Mar Argentino. Inf. Téc. INIDEP N° 77: 1-14.
- MASSA, A.M., N. HOZBOR. 2003. Peces cartilaginosos de la plataforma Argentina: explotación, situación y necesidades para un manejo pesquero adecuado. Frente Marítimo, 19 (Sec. B): 199-206.
- MASSA, A.M., N. HOZBOR Y C. LASTA. 2001. Explotación de rayas en la Plataforma Argentina. Inf. Téc. INIDEP N°53: 7pp.
- MASSA, A.M., N. HOZBOR, y J. COLONELLO. 2004 a. Situación actual y avances en el estudio de los peces cartilaginosos. Inf. Téc. INIDEP N° 57, 18pp.
- MASSA, A.M., L.O. LUCIFORA y N.M. HOZBOR. 2004 b. Condrictios de las regiones costeras bonaerenses y uruguayas. En Sánchez, R. P. y S. I. Bezzi. (Eds). El Mar Argentino y

- sus recursos pesqueros, T4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. INIDEP. Pp: 85-99
- McEACHRAN, J.D. y T. MIYAKE. 1990. Zoogeography and Bathymetry of skates (Chondrichthyes, Rajoidei). NOAA Technical Report NMFS, 90: 305-326.
- McFARLANE, G.A., J.R. KING y M.W. SOUNDERS. 2002. Preliminary study on the use of neural arches in the age determination of bluntnose sixgill sharks (*Hexanchus griseus*). Fish. Bull., 100: 861-864.
- McFARLANE, G.A. y J.R. KING. 2006. Age and growth of big skate (*Raja binoculata*) and longnose skate (*Raja rhina*) in British Columbia waters. Fish. Res., 78: 169-178.
- McPHIE, R.P. y S. E. CAMPANA. 2009. Bomb dating and age determination of skates (family Rajidae) off the eastern coast of Canada. ICES, J. Mar. Sci., 66: 546-560.
- MENNI, R.C. y L.O. LUCIFORA. 2007. Condrictios de la Argentina y Uruguay. Lista de Trabajo. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica-Didáctica, La Plata, Argentina, 11:1-15.
- MOLLET, H.F., J.M. EZCURRA y J.B. O'SULLIVAN. 2002. Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1830). Mar. Freshw. Res., 53: 531-541.
- NATANSON, L.J. 1993. Effect of temperature on band deposition in little skate *Raja ericacea*. Copeia, 199-206.
- 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. Fish Bull 93:116-126.
- NATANSON, L.J., J.A. SULIKOWSKI, J.R. KNEEBONE y P.C. TSANG. 2007. Age and growth estimates for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. Environ. Biol. Fish, 2: 293-308.
- NEER, J.A. y G.M. CAILLIET. 2001. Aspects of the life history of the pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayres). Copeia, 842-847.
- NEER, J.A. Y B.A. THOMPSON. 2005. Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the Northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in life history traits. Env. Biol. Fish., : 73: 321- 331.
- NOTTAGE, A.S. y E. J. PERKINS. 1983. Growth and maturation of roker *Raja clavata* L. in the Solway Firth. J. Fish. Biol., 23: 43-48.

- OFFICER, R.A., A.S GASON., T.I. WALKER, y 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. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 53: 1765-1777.
- PAESCH, L. y M.C. ODDONE. 2008. Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. Neotropical Ichthyology, 6: 223-230.
- PIOLA, R.A. y A.L. RIVAS. 1997. Corrientes en la Plataforma Continental. En: Boschi, E. E. (Ed.). Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata, 1: 119-132.
- QUIROZ, J.C., R. WIFF y R. CÉSPEDES. 2007. Reproduction and population aspects of the yellownose skate, *Dipturus chilensis* (Pises, Elasmobranchii: Rajidae), from southern Chile. J. Appl. Ichthyol. 1-6.
- RIBOT-CARBALLAL, M.C., F. GALVÁN-MAGAÑA y C. QUIÑÓNEZ-VELAZQUEZ. 2005. Age and growth of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, from the western coast of Baja California Sur, México. Fish. Res., 76: 14-21.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can., 191.
- RICKER, W.E. 1979. Growth rates and models. En: W.S. Hoar, D.J. Randall y J.R. Brett (Eds.). Fish Physiology, Vol 8. Academic Press, N.Y., 677-738.
- RIVAS, A.L. y A.F. LANGER. 1996. Mass and heat transport in the Argentine Continental Shelf. Cont. Shelf Res., 16: 1283-1295.
- RIVAS, A.L. y A.R. PIOLA. 2002. Vertical Stratification at the Shelf off Northern Patagonia. Conti. Shelf Res., 22: 1549-1558.
- RIVERA GÓMEZ, M. y A. PETTOVELLO. 2000. Las rayas como fauna acompañante del langostino patagónico *Pleoticus muellieri* en el Golfo San Jorge. En: IV Jorn. Cienc. Mar, Puerto Madryn, Argentina, Resúmenes: 107.
- RUOCCO, N.L., L.O. LUCIFORA, J.M DÍAZ DE ASTARLOA Y O.C WÓHLER. 2006. Reproductive biology and abundante of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. ICES J. Mar. Sci., 63: 105-116.

- RYLAND, J.S. y T.O. AJAYI. 1984. Growth and population dynamics of three *Raja* species (Batoidei) in Carmarthen Bay, British Isles. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 41: 111-120.
- SAINSBURY, K.J. 1980. Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 241-247.
- SÁNCHEZ, F. y L.B. PRENSKI. 1996. Ecología trófica de peces demersales en el Golfo San Jorge. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 10: 57-71.
- SPRINGER, V.G. y G.D. JOHNSON. 2000. Use and Advantages of Ethanol Solution of Alizarin Red S Dye for Staining Bone in Fishes. *Copeia*, 300-301 pp.
- STAMPS, J.A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linnean Soc.*, 50: 123-145.
- STEARNS, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos, 249p.
- STEVENS, J.D., R. BONFIL, N.K. DULVY y P.A. WALKER. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES. J. Mar. Sci.*, 57: 476-494.
- SULIKOWSKI, J.A., M.D. MORIN, S.H. SUK y W. HUNTTING HOWELL. 2003. Age and growth estimates of the winter skate (*Leucoraja ocellata*) in the western Gulf of Maine. *Fish. Bull.*, 101: 405-413.
- SULIKOWSKI, J.A., J. KNEEBONE, S. ELZEY, J. JUREK, P.D. DANLEY, W. HUNTTING HOWELL Y P.C.W. TSANG. 2005. Age and growth estimates of the thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the western Gulf of Maine. *Fish. Bull.*, 103: 161-168.
- SULIKOWSKI, J.A., S.B. IRVINE, y K.C. DEVALERIO. 2007. Age, growth and maturity of the roundel skate, *Raja texana*, from the Gulf of Mexico, USA. *Mar. Freshw. Res.*, 58: 41-53.
- TAYLOR, C.C. 1958. Cod Growth and Temperature. *J. Con. Inter. l'Explor. Mer.*, 23: 366-370.
- TEMPLEMAN, N.W. 1944. The history of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and the vitamin A values of dogfish liver oil. Newfoundland Dep. Nat. Resour. Res. Bull. 15, 102p.
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10: 181-213.
- WALKER, T.I., L.P. BROWN, y J.G. CLEMENT. 2001. Age Validation from Tagged School and Gummy Sharks Injected with Oxytetracycline, FRDC Project No. 97/110, Final Report to Fisheries Research and Development Corporation, 25 pp.

- WALMSLEY-HART, S.A., W.H.H. SAUER y C.D. BUXTON. 1999. The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the agulhas bank, South Africa. S. Afr. J. mar. Sci., 21: 165-179.
- WARING, G.T. 1984. Age, growth and mortality of little skate of the northeast coast of the United States. Trans. Amer. Fish. Soc., 113: 314-321.
- WINSOR, C.P. 1932. The Gompertz curve as a growth curve. Proceedings of the National Academy of Sciences, 18: 1-7.