



TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Biodiversidad, abundancia relativa y estructura poblacional de los tiburones capturados por la flota de palangre pelágico en aguas uruguayas durante 1998-2009



Federico Mas Bervejillo

Orientadores:

Dr. Omar Defeo / Unidad de Ciencias del Mar (UNDECIMAR), Facultad de Ciencias

Andrés Domingo / Laboratorio de Recursos Pelágicos, Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA)

Lugar donde se desarrolló la pasantía: Laboratorio de Recursos Pelágicos, DINARA

Tribunal: Omar Defeo, Andrés Domingo, Inés Lorenzo

Marzo 2012

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis tutores Omar Defeo y Andrés Domingo por aceptarme como pasante y darme la posibilidad de realizar el trabajo final de la licenciatura, por su apoyo a largo del proceso, su orientación y por todo su tiempo. En Particular, agradezco a Andrés por abrirme las puertas de su oficina e introducirme a un grupo de investigadores excepcional y muy humano, del cual es bueno sentirse parte y con el cual espero seguir creciendo tanto como científico e investigador, así como persona. Doy gracias también a este grupo por la ayuda y el apoyo brindado durante la realización de la tesis, y al PNOFA por hacer posible la base de datos de este trabajo. Agradezco a mi familia en general y a mi novia Luciana por el apoyo incondicional, el aliento y la fe depositada en mi durante toda la carrera.

Agradezco a la ANII por la financiación de este trabajo.

Dedico este trabajo final a mis padres, pilares fundamentales de mi convicción y perseverancia por perseguir mi sueño, y a mi abuelo Bilo, quien si bien lamentablemente no llegó a ver el final de este camino, sé que estaría, o está, sumamente orgulloso.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN	5
1. INTRODUCCIÓN.....	6
1.1. Las pesquerías de palangre y los tiburones pelágicos	6
1.2. La flota palangrera y los tiburones en aguas jurisdiccionales uruguayas	7
1.3. El estado actual del conocimiento y el Programa Nacional de Observadores en Uruguay	8
1.4. Objetivos	9
1.4.1. Objetivo general.....	9
1.4.2. Objetivos específicos:	9
2. MATERIALES Y MÉTODOS	10
2.1. El PNOFA y la flota palangrera	10
2.2. Determinación específica de individuos no identificados	11
2.3. Biodiversidad.....	11
2.4. Abundancia relativa (CPUE) y estructura poblacional	11
3. RESULTADOS	13
3.1. Variación espacial y temporal del esfuerzo y la CPUE	13
3.2. Riqueza y Biodiversidad	14
3.3. Abundancia relativa y estructura Poblacional	19
3.3.1. <i>Prionace glauca</i>	19
3.3.1.1. CPUE.....	19
3.3.1.2. Estructura poblacional	20
3.3.2. <i>Isurus oxyrinchus</i>	25
3.3.2.1. CPUE	25
3.3.2.2. Estructura poblacional	26
3.3.3. <i>Carcharhinus brachyurus</i>	30
3.3.3.1. CPUE.....	30
3.3.3.2. Estructura Poblacional	31
3.3.4. <i>Sphyrna zygaena</i>	35
3.3.4.1. CPUE.....	35
3.3.4.2. Estructura Poblacional	37
3.3.5. <i>Carcharhinus signatus</i>	40
3.3.5.1. CPUE.....	40
3.3.5.2. Estructura Poblacional	42
3.3.6. <i>Lamna nasus</i>	46
3.3.6.1. CPUE.....	46

3.3.6.2. Estructura Poblacional	47
4. DISCUSIÓN	52
4.1. CPUE.....	52
4.2. Riqueza y diversidad	53
4.3. <i>Prionace glauca</i>	55
4.4. <i>Isurus oxyrinchus</i>	59
4.5. <i>Carcharhinus brachyurus</i>	62
4.6. <i>Sphyrna zygaena</i>	66
4.7. <i>Carcharhiuns signatus</i>	70
4.8. <i>Lamna nasus</i>	74
4.9. Limitaciones del estudio	78
5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	79
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	80
ANEXO	93

RESUMEN

Los tiburones suelen ser capturados en grandes números, principalmente en forma incidental, por flotas palangreras alrededor del globo, constituyendo en ocasiones un porcentaje sustancial de la captura total. Este grupo de especies presenta en su mayoría un conjunto de rasgos de historia de vida, tales como una baja fecundidad, crecimiento lento y madurez tardía que los vuelven particularmente vulnerables frente a la presión pesquera.

En el presente trabajo se presenta información de captura, esfuerzo, diversidad y captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de los tiburones capturados por la flota uruguaya de palangre pelágico de deriva dentro de la Zona Económica Exclusiva Uruguaya (ZEEU). Asimismo, se analiza la CPUE y estructura poblacional de las 6 especies de tiburones más frecuentemente capturadas por dicha flota. Los resultados se desprenden del análisis de datos obtenidos por el Programa Nacional de Observadores de la Flota Atunera uruguaya (PNOFA) durante el período 1998-2009, correspondientes a 686 lances de pesca y a un esfuerzo total de 810.200 anzuelos.

*La dinámica y complejidad de las características oceanográficas de la ZEEU hacen de la misma una región muy productiva y cambiante, permitiendo la existencia de una gran diversidad de tiburones con distintas preferencias ambientales a lo largo del año. Durante el período de estudio se capturó un total de 36.604 tiburones pertenecientes a 3 órdenes (Carcharhiniformes, Lamniformes y Squaliformes), 7 familias (Alopiidae, Carcharhinae, Lamnidae, Odontaspidae, Sphyrnidae, Squalidae y Triakidae) y al menos 18 especies. El 95% de la captura total de tiburones correspondió a 6 especies, siendo en orden decreciente: *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Sphyrna zygaena*, *Carcharhinus signatus* y *Lamna nasus*.*

Del total de especies capturadas por la flota, las 6 más abundantes se encuentran consideradas por la UICN a nivel global como vulnerables o incluso dentro de categorías más críticas. Más aún, 4 de estas estuvieron representadas en las capturas por más de un 75% de juveniles, indicando que el área de estudio podría tener un gran importancia ecológica como sitio de alimentación para varias especies de tiburones. Esta realidad, en conjunto con la conocida susceptibilidad de las poblaciones de tiburones a la remoción de juveniles, vuelve necesaria la evaluación del estado actual de las distintas poblaciones y la elaboración de medidas que contribuyan a su conservación y manejo. Sin embargo, el escaso conocimiento sobre la biología y ecología, en mayor o menor medida, en todas las especies de tiburones analizadas, impide en repetidas ocasiones terminar de comprender y ponderar la importancia de la región para las distintas especies y el impacto que la pesquería representa sobre las mismas.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Las pesquerías de palangre y los tiburones pelágicos

Desde el surgimiento y posterior expansión de las pesquerías industriales de alta mar a finales de la década del 50, numerosas especies de tiburones pelágicos son capturadas en grandes cantidades en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (e.g. Baum et al. 2003; Sibert et al. 2006; Camhi et al. 2008a). Si bien existen pesquerías dirigidas a los tiburones (e.g. Campana et al. 2008; Clarke et al. 2008), la gran mayoría de ellos son capturados incidentalmente por flotas palangreras de diversas naciones que dirigen su esfuerzo a la pesca de especies de mayor valor comercial como atunes (Scombridae) y peces de pico (Xiphiidae e Istiophoridae) (Bonfil 1994; Musick et al. 2000; Camhi 2008; Gilman et al. 2008; Petersen et al. 2008). Por esta razón, pese a representar en ocasiones una considerable o incluso dominante proporción de la captura total de estas flotas (Camhi et al. 2008b), a menudo los tiburones son descartados (vivos o muertos) debido a su bajo valor de mercado y/o por el espacio limitado para su almacenamiento en las bodegas (Bonfil 1994). No obstante, cambios en la demanda del mercado (Domingo et al. 1997; Hazin et al. 2008), o bajos niveles de captura de las especies a las cuales dirigen su esfuerzo durante ciertos períodos del año (Domingo et al. 1997; Amorim et al. 2002; Aires-da-Silva et al. 2008a), convierten a los tiburones en especies objetivo para las pesquerías. A principios de los 90, el incremento en precio y demanda de aletas de tiburón por parte del mercado asiático incentivó a las pesquerías a la extracción de las aletas y posterior descarte de las carcasas (“aleteo”), generando así un aumento en la captura total y mortalidad a nivel mundial de muchas especies de tiburones pelágicos (Musick et al. 2000; Dulvy et al. 2008; Gilman et al. 2008).

Las especies pelágicas de tiburones son altamente migratorias y viven en la columna de agua sin estar estrechamente relacionadas al fondo marino (Compagno 2008). Dentro de éstas se pueden distinguir dos grupos principales, las especies semipelágicas y las oceánicas. Las primeras suelen concentrarse sobre la provincia nerítica, aunque son capaces de adentrarse eventualmente en aguas oceánicas. Varias especies de la familia Carcharhinidae (e.g. *Galeocerdo cuvier*, *Carcharhinus plumbeus*, *C. obscurus*) así como las especies más grandes de tiburones martillo (*Sphyrna mokarran*, *S. lewini* y *S. zygaena*) son ejemplos de este grupo. Por su parte, las especies oceánicas pasan gran parte de su ciclo de vida en el océano abierto, aunque pueden acercarse a los bordes continentales o incluso a las costas por diversos motivos (alimentación, reproducción; e.g. *Isurus oxyrinchus*, *Lamna nasus*, *Prionace glauca*). Del total de especies de elasmobranchios (Rajiformes y tiburones), sólo el 2.7% y 2.8% son oceánicas y semipelágicas, respectivamente (Compagno 2008), siendo varias de ellas capturadas en grandes cantidades en forma accidental o dirigida por flotas palangreras de diversas naciones, tanto en aguas exclusivas como internacionales (Amorim et al. 1998; Beerkircher et al. 2002; Camhi et al. 2008b; Hazin et al. 2008; Petersen et al. 2008). En particular, 8 especies oceánicas del orden Lamniformes pertenecientes a las familias Alopiidae (*Alopias superciliosus*, *A. vulpinus* y *A. pelagicus*) y Lamnidae (*Isurus oxyrinchus*, *I. paucus*, *Lamna nasus*, *L. ditropis* y *Carcharodon carcharias*), y 3 del orden Carcharhiniformes pertenecientes a la familia Carcharhinidae (*Prionace glauca*, *Carcharhinus falciformis* y *C. longimanus*) son pescadas y comercializadas en el mercado mundial por sus aletas, carne, aceite o piel (Camhi et al. 2008b). A su vez, algunas especies semipelágicas de la familia Carcharhinidae (e.g. *Carcharhinus leucas*, *C. obscurus*, *C. plumbeus*), y en particular las 3 grandes especies de tiburones martillo (*S. mokarran*, *S. lewini* y *S. zygaena*), suelen ser explotadas por el elevado valor de sus aletas en el mercado asiático (Abercrombie et al. 2005; Clarke et al. 2006).

Como grupo, los tiburones presentan una serie de rasgos de historia de vida que los hacen altamente vulnerables a la sobrepesca (Cortés 2002, 2008; Field et al. 2009). En comparación a los peces óseos, la baja fecundidad, el crecimiento lento, la madurez tardía y los largos ciclos reproductivos hacen a las poblaciones de tiburones sumamente susceptibles a la sobreexplotación y propensas al colapso (Hoenig & Gruber 1990; Musick et al. 2000; Stevens et al. 2000; Cortés 2002;

Campana et al. 2008; Cortés 2008; Snelson et al. 2008). Más aún, sus bajas tasas de crecimiento poblacional sugieren que estos organismos exhiben respuestas compensatorias lentas, lo que hace que su recuperación requiera largos períodos de tiempo (Smith et al. 1998, 2008; Campana et al. 2008). A su vez, debido a su gran capacidad migratoria, la mayoría de las especies pelágicas de tiburones presentan distribuciones espaciales que se extienden más allá de las zonas económicas exclusivas (ZEE). Esta realidad dificulta la administración apropiada y manejo sostenible de los recursos haciendo necesaria la implementación de regulaciones tanto a nivel nacional como internacional (Domingo et al. 2008; OCEANA 2010; Herndon et al. 2010). La pesca excesiva y sostenida de tiburones durante varias décadas, bajo nula o poca regulación, ha despertado la preocupación dentro de la comunidad científica acerca del impacto a largo plazo de la sobrepesca en las poblaciones de tiburones. Numerosos estudios han tratado de evaluar el estado actual de estas poblaciones en diversas regiones del mundo (Baum et al. 2003; Baum & Myers 2004; Campana et al. 2008; Dulvy et al. 2008; Ferretti et al. 2008; Cortés et al. 2010), así como de comprender y predecir las consecuencias a nivel ecosistémico del colapso de las mismas (Stevens et al. 2000; Kitchel et al. 2002; Myers et al. 2007; Ferretti et al. 2010).

En el Océano Atlántico, *P. glauca* es la especie de tiburón capturada en mayor número por las flotas palangreras, seguida *I. oxyrinchus* y en menor medida de *L. nasus*, *C. falciformis* y *C. longimanus* (Camhi et al. 2008b). Cortés et al. (2010) evaluaron el estado de 10 especies pelágicas de tiburones a fin de determinar su vulnerabilidad frente a la pesca de palangre de deriva en el Atlántico. Su estudio concluyó que *I. oxyrinchus*, *C. falciformis* y *A. superciliosus*, así como *I. paucus* y *C. longimanus* se encontraban en un estado altamente vulnerable. *P. glauca* mostró niveles intermedios, mientras que *S. lewini*, *S. zygaena*, *L. nasus* y *A. vulpinus* presentaron los valores más bajos. No obstante, las evaluaciones acerca del estado de las poblaciones de tiburones suelen ser difíciles de abordar. Prácticamente toda la información que se utiliza en las evaluaciones se recaba a partir de cuadernos de pesca y en menor medida de los observadores a bordo. Sin embargo, por lo general los cuadernos de pesca no reportan los descartes y suelen agrupar a varias de las especies retenidas bajo una misma categoría, imposibilitando la identificación de las mismas y por ende la determinación de sus abundancias relativas (Bonfil 1994; ICCAT 2005, 2007, 2009; Camhi et al. 2008b; Clarke et al. 2008). Estos vacíos de información son a su vez fuentes de incertidumbre que dificultan las evaluaciones generales de las especies.

1.2. La flota palangrera y los tiburones en aguas jurisdiccionales uruguayas

Dentro del océano Atlántico, la zona económica exclusiva uruguaya (ZEEU) y aguas adyacentes exhiben una alta productividad y biodiversidad, principalmente como consecuencia de la influencia de la confluencia Brasil-Malvinas y de la descarga del Río de la Plata (Acha et al. 2004; Martínez & Ortega 2007; Ortega & Martínez 2007). El encuentro de masas de agua de distinta naturaleza y características fisicoquímicas promueve la formación de frentes, los cuales suelen cumplir un rol ecológico de suma relevancia al promover el incremento de la producción primaria y secundaria, y constituir sitios favorables para la alimentación y/o reproducción de muchas especies de peces (Acha et al. 2004). A su vez, la alta producción secundaria proporciona un sustento para niveles tróficos superiores como algunas aves marinas, mamíferos y otros peces. Domingo et al. (2008) mencionan la presencia de un total de 50 especies de tiburones, ocurriendo ya sea en aguas costeras, sobre la plataforma continental, talud o en aguas abiertas. De éstas, algunas especies oceánicas y semipelágicas e incluso algunas especies demersales son frecuente u ocasionalmente capturadas, en forma dirigida o incidental, por la flota uruguaya de palangre pelágico (e.g. Domingo 2003a, b; Berrondo et al. 2007; Domingo et al. 2008; Hazin et al. 2008).

En Uruguay, el inicio de la pesca con palangre de deriva se remonta a 1969 con la adquisición de un único barco atunero que operó hasta 1974 (Nion 1999), fecha a partir de la cual la pesquería cesó hasta su reinicio en 1981 (Ríos et al. 1986). Posteriormente la flota fue variando en número de buques hasta llegar a contar con uno solo nuevamente en 1991 (Mora 1992). Hasta esta fecha, los

barcos utilizados eran congeladores que empleaban principalmente sistemas operativos japoneses y dirigían sus esfuerzos a la pesca del atún ojo grande (*Thunus obesus*) y pez espada (*Xiphias gladius*) (Hazin et al. 2008). Además, algunos barcos con sistemas operativos chinos tuvieron al albacora (*Thunus alalunga*) como especie objetivo durante 1984 y 1985 (Ríos et al. 1986). A partir de 1992 cesan las actividades de estos buques y comienza la incorporación a la flota de palangreros de origen americano y español (Domingo et al. 1997). En la actualidad los barcos que operan son casi en su totalidad fresqueros que utilizan un palangre de deriva de monofilamento tipo americano dirigido a la pesca de pez espada utilizando luces químicas y calamar (*Illex argentinus*) como carnada (Hazin et al. 2008). Dada la menor autonomía y capacidad de preservación de la captura en comparación con los congeladores, las mareas de los buques fresqueros se extienden por menos días, a menudo obligando a los pescadores a retener especies de menor valor comercial (Domingo et al. 2002). Esta realidad hace que los desembarques de dichos buques cuenten con un mayor número de especies que los congeladores, así como con un mayor número de tiburones (Domingo et al. 1997).

Hasta 1991, los desembarques de tiburones se encontraban representados en su mayoría por las especies comúnmente llamadas moro (*I. oxyrinchus*) y pinocho (*L. nasus*) (Ríos et al. 1986; Domingo et al. 1997, 2002). En 1991 los desembarques del tiburón azul (*P. glauca*) comienzan a ser regulares, convirtiéndose en la especie más frecuente y abundantemente capturada a partir de 1992 (Domingo et al. 2002). No obstante, Domingo (2003a) sugiere que probablemente esta especie de tiburón también haya sido pescada en años anteriores, pero descartada sin quedar registrada debido a su bajo valor comercial. A diferencia de ésta, los ejemplares de *I. oxyrinchus* y *L. nasus* eran retenidos debido al valor de su carne y a la existencia de un mercado para la misma. En la actualidad, 2 de estas especies (*P. glauca* y *I. oxyrinchus*) constituyen la gran mayoría de la captura total de tiburones de la flota uruguaya (Domingo et al. 2002; Domingo 2003a; Hazin et al. 2008). Hazin et al. (2008) mencionan 9 especies capturadas con mayor o menor frecuencia por la flota uruguaya de palangre pelágico: *P. glauca*, *I. oxyrinchus*, *I. paucus*, *L. nasus*, *C. falciformis*, *C. longimanus*, *A. vulpinus*, *A. superciliosus* y *Pseudocarcharias kamoharai* (Pseudocarchariidae). Sin embargo, otros trabajos (Domingo 2003a, b; Domingo et al. 2008) mencionan la presencia de 14 especies más, representando un total de 8 familias: *Carcharhinus brachyurus*, *C. brevipinna*, *C. plumbeus*, *C. obscurus*, *C. signatus*, *G. cuvier* (Carcharhinidae); *Galeorhinus galeus* (Triakidae); *S. lewini*, *S. zygaena* (Sphyrnidae); *Carcharodon carcharias* (Lamnidae); *Carcharias taurus* (Odontaspidae); *Squaliolus laticaudus* (Dilatiidae); *Squalus acanthias*, *S. mitsukurii* (Squalidae); y *Notorynchus cepedianus* (Hexanchidae). Estas especies incluyen a las capturadas tanto frecuente como ocasionalmente, e incluso alguna como *C. carcharias* de la cual no se tiene registros al menos desde la última década. Ninguno de estos últimos trabajos menciona la presencia de *I. paucus* y *P. kamoharai*.

1.3. El estado actual del conocimiento y el Programa Nacional de Observadores en Uruguay

No obstante la lista relativamente extensa de las especies de tiburones capturadas por la flota palangrera uruguaya, existe un gran déficit de información respecto a los volúmenes capturados para las distintas especies, así como de la información biológica de las mismas (Domingo et al. 2008). En Uruguay, el conocimiento acerca de estas especies sólo se extiende a unas pocas de ellas, específicamente al tiburón azul, moro y pinocho (Domingo et al. 2002; Hazin et al. 2008; Pons & Domingo 2008a, b, 2009a, b, 2010), y en menor medida a *A. superciliosus*, *A. vulpinus* y *C. longimanus* (Domingo 2004; Berrondo et al. 2007; Domingo et al. 2007). La mayoría de las especies del género *Carcharhinus* son difíciles de identificar y por lo general se agrupan bajo el nombre de "marrones", imposibilitando en repetidas ocasiones conocer los números de captura por especie (Domingo et al. 2002; Domingo et al. 2008; Hazin et al. 2008). Además, muchos ejemplares son descartados vivos o muertos, habiéndoles extraído las aletas o no, sin quedar registrados en las partes de pesca. Por estos motivos, la información parcial o incompleta y hasta poco confiable de estas últimas, hace difícil la construcción de series temporales de CPUE para las diferentes especies de tiburones. A nivel global y según la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), al menos 4 especies de tiburones presentes en aguas uruguayas y capturadas por la

flota de palangre se encuentran categorizadas como casi amenazadas (“near threatened”) en su estado de conservación (e.g. *P. glauca*, *C. brachyurus*), alrededor de 12 son categorizadas como vulnerables (e.g. *I. oxyrinchus*, *L. nasus*, *S. lewini*, *S. zygaena*, *C. signatus*), y una se encuentra en estado crítico (*C. taurus*) (<http://www.iucnredlist.org>, consultado en febrero del 2011).

En 1998, el Instituto Nacional de Pesca (ahora Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, DINARA) creó el Programa Nacional de Observadores a bordo de la Flota Atunera uruguaya (PNOFA). Desde entonces, observadores científicos realizan regularmente embarques para recabar de forma sistemática información biológica acerca de los tiburones (entre otras especies) capturados por esta flota, la cual es a su vez sustento básico para el manejo y administración de estos recursos (Hall et al. 2000; Domingo et al. 2008). La creciente preocupación mundial a cerca del estado de los stocks de tiburones llevó a Uruguay en el año 2005 a iniciar la elaboración de un “Plan de Acción Nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas” (PAN – Condrictios Uruguay) (Domingo et al. 2008). En dicho plan, al menos 6 especies capturadas por los buques de palangre pelágico se encuentran clasificadas como de alta prioridad (*C. taurus*, *C. brachyurus*, *C. obscurus*, *C. plumbeus*, *G. galeus* y *L. nasus*) mientras que otras 5 figuran con prioridad media (*C. signatus*, *I. oxyrinchus*, *P. glauca*, *S. lewini* y *S. zygaena*). A su vez, como país miembro de CICAA (Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico), la flota de palangre pelágico uruguaya debe actuar en conformidad con las recomendaciones de dicha organización para la conservación de los tiburones, por las cuales ya desde el año 2010 se prohíbe la retención y cualquier tipo de comercialización de ciertas especies (*A. superciliosus*, *C. longimanus*, *S. lewini* y *S. zygaena*). Sin embargo, la realidad expresada en el PAN manifiesta las diferencias en el estado actual del conocimiento de las distintas especies de condrictios. De acuerdo con el mismo, alrededor del 66% del total de especies de condrictios carecen de series temporales de CPUE y de evaluaciones de abundancia o biomasa dentro de la ZEEU (Domingo et al. 2008). Por tales razones, resulta necesario ampliar el conocimiento acerca de la biodiversidad y variaciones espacio-temporales de las comunidades de tiburones afectadas por las pesquerías, así como de la estructura poblacional y abundancia relativa de las especies presentes, a fin de poder generar medidas eficientes de manejo y conservación. En el marco de esta iniciativa, el presente trabajo se plantea los siguientes objetivos:

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

Estudiar la composición de la captura, diversidad de especies, abundancia relativa (CPUE) y estructura poblacional de los tiburones pelágicos capturados por la flota palangrera uruguaya dentro de la ZEEU durante el período 1998-2009.

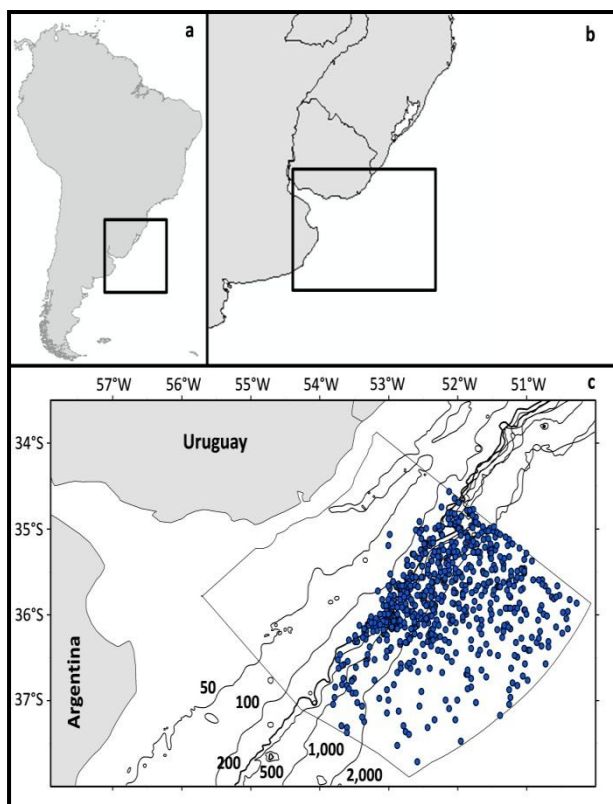
1.4.2. Objetivos específicos:

- Describir la composición, riqueza y diversidad de tiburones capturados por la flota de palangre pelágico uruguaya dentro del área de estudio.
- Estimar la abundancia relativa del total de tiburones, así como de las especies más abundantes, en base a la CPUE.
- Comparar la CPUE del total de tiburones, así como de las especies más abundantes a nivel espacial (región de plataforma y talud y región oceánica).
- Evaluar variaciones en la CPUE para el total de tiburones, así como para las especies más abundantes a distintas escalas temporales (anual, trimestral, mensual y según un calendario lunar).
- Evaluar las variaciones de la CPUE en relación a las fases lunares (oscura e iluminada) y a la temperatura superficial media del mar.
- Evaluar la variación temporal de la estructura poblacional de las especies más abundantes en cuanto a su distribución de tallas, proporción de sexos y proporción de componentes poblacionales (adultos y juveniles).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. El PNOFA y la flota palangrera

Se utilizó la información obtenida a través del PNOFA dentro de la ZEEU (Figura 1) durante el período comprendido entre marzo de 1998 y noviembre del 2009. Se analizaron un total de 78 mareas, correspondientes a 686 lances de pesca y un esfuerzo total de 810.200 anzuelos calados. La mayoría de los buques pesqueros fresqueros utilizaron un palangre tipo americano (línea madre de monofilamento), mientras que algunos buques congeladores utilizaron el palangre tipo español (línea madre de multifilamento). El arte operó en los primeros 100 m de profundidad, siendo el calamar (*Illex argentinus*) la carnada más frecuentemente utilizada. El tipo de anzuelo varió según el arte (Mustad N° 9/0 de 43 mm de abertura y Áncora N° 17/0 de 44 mm de abertura, para el palangre americano y español respectivamente). Una descripción detallada de ambos artes de pesca, así como de la operativa durante la calda y virada, puede ser encontrada en Domingo et al. (2005) y Jiménez et al. (2009).



A partir de la base de datos del PNOFA se obtuvo la siguiente información para cada lance: fecha, ubicación geográfica (latitud y longitud), hora de la calada y virada, temperatura superficial del mar (en °C) durante el inicio y fin de la calada y virada, esfuerzo (número de anzuelos), número de individuos capturados por especie y fase lunar. Siempre que fue posible, los observadores midieron y sexaron a los individuos capturados, y esta información fue analizada para las 6 especies más abundantes. Las tres medidas utilizadas fueron el largo de horquilla (desde la punta de la trompa hasta la horquilla de la aleta caudal, FL), largo precaudal (desde la punta de la trompa hasta el pedúnculo caudal, LPC) y el largo del lóbulo superior de la aleta caudal (LD). De acuerdo con Sadowsky (1986) se consideró como largo total (LT) a la suma de LPC y LD.

La velocidad de la maniobra en la virada y el número de individuos capturados, impide frecuentemente a los observadores lograr un nivel de cobertura del 100% de los ejemplares. Además, en ocasiones, los pescadores descartan algunos tiburones antes de que el observador pueda verlos, o bien éstos se sueltan del arte durante la maniobra, imposibilitando así la identificación a nivel específico. Particularmente, varias especies pertenecientes a la familia Carcharhinidae son difíciles de distinguir, y en el caso de observadores no muy familiarizados, su identificación requiere de la apreciación de varios rasgos morfológicos (aletas, ojos, dientes, etc.) que demandan más tiempo del que le pueden dedicar a un único ejemplar. En todos estos casos, los observadores suelen registrar a los individuos al nivel taxonómico de familia (e.g. Carcharhinidae).

2.2. Determinación específica de individuos no identificados

En la medida de lo posible, se buscó lograr la mayor resolución taxonómica posible en base a observaciones, fotos y muestras tomadas a bordo por los observadores. En otros casos, donde no se contó con ningún tipo de información adicional, la asignación de individuos a una especie u otra se basó en las frecuencias de captura de las especies posibles dentro de cada marea. Este método de aproximación es razonable para el caso de las familias Alopiidae y Sphyrnidae, debido a que cada una de ellas cuenta con sólo dos especies citadas para esta zona que además interactúan con este arte de pesca (*A. vulpinus* y *A. superciliosus*, *S. zygaena* y *S. lewini*, respectivamente). En el caso de la familia Carcharhinidae, esta aproximación no fue considerada como válida debido al número de especies que ocurren en la región. Por tal motivo, al referirse a esta familia en el presente estudio, se lo hace en forma acotada, refiriéndose en particular a las especies *C. brachyurus*, *C. brevipinna*, *C. obscurus*, *C. plumbeus* y *C. signatus*.

2.3. Biodiversidad

La composición específica de la captura fue abordada a nivel mensual agrupando los doce años de estudio. Se analizó la variación de la riqueza en base a la presencia/ausencia de especies para los distintos meses. Los índices de Shannon-Weiner (H' , eq. 1) y de equidad de Pielou (J , eq. 2) fueron utilizados para evaluar variaciones temporales y espaciales de la diversidad de tiburones.

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad (\text{eq. 1})$$

$$J = H'/H'_{\max} \quad (\text{eq. 2})$$

Donde S representa el número total de especies, p_i el número de individuos en la i -ésima especie, y H'_{\max} el número máximo del índice de Shannon-Weiner (cuando todas las especies cuentan con el mismo número de individuos).

A partir del total de lances considerados durante el período de estudio (1998-2009), se construyó una curva de rarefacción a fin de evaluar la representatividad del muestreo con respecto a la diversidad total de tiburones en la zona (Gotelli & Colwell 2001; Moreno & Halffter 2000; Thompson & Thompson 2007). Se construyeron curvas adicionales para cada trimestre, las cuales fueron comparadas entre sí en busca de variaciones estacionales de la riqueza.

2.4. Abundancia relativa (CPUE) y estructura poblacional

La Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) fue utilizada como índice de abundancia relativa, y calculada como el número de tiburones cada 1.000 anzuelos. La misma fue comparada a nivel espacial y temporal. Desde el punto de vista espacial, el área de estudio se dividió en dos zonas: una correspondiente a la región de plataforma continental y talud (RPT), y una región oceánica (RO), correspondiente a las aguas más allá del quiebre de plataforma por fuera de la isobata de 2.000 m. Desde el punto de vista temporal, la CPUE fue analizada a escala anual, mensual, trimestral y en base al calendario lunar. Debido a que el PNOFA no cuenta con registros para todos los meses de cada año dentro del período de estudio, la información correspondiente a cada mes de los distintos años fue agrupada. Dos versiones distintas de trimestres fueron consideradas en el estudio: 1) la convencional (verano: enero-febrero-marzo, otoño: abril-mayo-junio, invierno: julio-agosto-setiembre y primavera: octubre-noviembre-diciembre); y 2) una alternativa (verano: diciembre-enero-febrero, otoño: marzo-abril-mayo, invierno: junio-julio-agosto y primavera: setiembre-octubre-noviembre). El calendario lunar se construyó en base a los eventos de luna llena, de forma tal que el período entre una luna llena y la siguiente corresponda a una unidad de tiempo (o mes lunar), y a su vez 12 o 13 lunas llenas consecutivas (dependiendo del año) equivalgan a un año lunar. El calendario comprendió un total de 145 lunas, correspondientes al período desde marzo de 1998 hasta noviembre del 2009. Para ninguno de los 4 años con 13 lunas llenas (1999, 2001, 2004 y 2007) se contó con información para las lunas número 13. Debido a la limitada cantidad de lunas para las

que existe información en cada año, se agruparon las lunas correspondientes a los mismos intervalos de tiempo de distintos años. Adicionalmente, se relacionó la CPUE con las distintas fases lunares considerando dos períodos: iluminado (de cuarto creciente a cuarto menguante) y oscuro (de cuarto menguante a cuarto creciente). Para este último abordaje no fueron considerados los lances en los cuales se dejó reposar el arte durante el día.

Finalmente, se determinó la estructura poblacional de las especies más abundantes, considerando la distribución de frecuencia de tallas, proporción de sexos y proporción de componentes poblacionales (adultos y juveniles). Se construyeron índices de conversión entre las medidas consideradas en el estudio (FL, LPC Y LT) mediante regresiones lineales y no lineales, eligiéndose aquellas con mayor bondad de ajuste. La talla utilizada para cada especie en los análisis se determinó en base al tipo de talla más recurrido por los observadores en cada caso, convirtiéndose el resto mediante las regresiones anteriormente mencionadas, siempre que fuese posible. La talla de madurez de las distintas especies fue obtenida de la bibliografía existente, utilizando dentro de lo posible información para el hemisferio Sur y particularmente del Océano Atlántico. Para cada especie se realizaron histogramas de tallas (en clases de a 10 cm) estacionales, considerando ambos sistemas trimestrales (convencional y alternativo). Las proporciones de machos y hembras, y de adultos y juveniles, fueron analizadas a nivel mensual y trimestral. En ambos casos, los desvíos significativos de la proporción de base 1:1 fueron evaluados según el test de chi-cuadrado (χ^2). Se evaluó además la frecuencia de ocurrencia de machos y hembras de las distintas especies en función de la TSM (promedio de las temperaturas registradas durante el inicio y fin de la calada y virada). Mediante el test de correlación de rangos de Spearman se determinó la relación entre la talla de las distintas especies y la TSM. Por último, se analizó la variación de la CPUE de machos y hembras a nivel trimestral (considerando ambos sistemas) y su relación con la TSM.

3. RESULTADOS

3.1. Variación espacial y temporal del esfuerzo y la CPUE

Durante el período 1998-2009 el esfuerzo total de la flota de palangre pelágico uruguayo fue de aproximadamente 5.888.654 anzuelos, de los cuales el PNOFA cubrió un total de 810.200 anzuelos (13,8% del total) en 686 lances. El promedio (\pm desvío estándar) de anzuelos por lance fue de 1.181 ± 446 . El esfuerzo total anual dentro de la ZEEU varió a lo largo de los años (Tabla 1). Luego de alcanzar el valor mínimo en 1999 (3.760 anzuelos), el mismo fue aumentando continuamente, salvo durante el 2006, hasta alcanzar su máximo durante el 2007 con un total 204.084 anzuelos. Luego de éste se observó una tendencia decreciente. A nivel mensual, el esfuerzo acumulado aumentó desde enero hasta julio, donde se observó el máximo de 142.675 anzuelos calados. A partir de julio, el esfuerzo disminuyó progresivamente hasta diciembre, con la excepción de noviembre (Tabla 1). Durante mayo, junio, julio, agosto y setiembre se realizó el 61,7% del total de lances ($n = 423$) y se caló el 63,7% del total de anzuelos ($n = 515.934$). Los meses de menor esfuerzo fueron enero y febrero, con un total de 16.304 y 19.869 anzuelos calados, respectivamente, para todo el período de estudio (4,5% del total). Del total de lances considerados en el área de estudio, 324 (47,2%) ocurrieron en la RO (425.501 anzuelos) y 362 (52,8%) en la RPT (384.699 anzuelos) (Figura 1). La distribución espacial del esfuerzo total mostró una concentración del mismo más hacia el Norte del área de estudio y principalmente sobre la RPT (Figura 2a). Por su parte, la distribución de la CPUE promedio del total de tiburones se encontró mejor distribuida a lo largo del área de estudio, aunque los niveles de CPUE más elevados ocurrieron generalmente dentro de la RO (Figura 2b).

Tabla 1. Número total de lances y esfuerzo (n° anzuelos) durante cada año y mes (acumulado) del período de estudio cubierto por el PNOFA.

Año	Nº lances	%	Esfuerzo	%	Mes	Nº lances	%	Esfuerzo	%
1998	29	4,2	29.375	3,6	En	14	2,0	16.304	2,0
1999	5	0,7	3.76	0,5	Fe	17	2,5	19.869	2,5
2000	11	1,6	8.77	1,1	Ma	37	5,4	33.499	4,1
2001	13	1,9	12.15	1,5	Ab	53	7,7	65	8,0
2002	47	6,9	33.74	4,2	May	69	10,1	71.325	8,8
2003	40	5,8	32.087	4,0	Ju	85	12,4	102.55	12,7
2004	77	11,2	74.463	9,2	Jul	95	13,8	142.675	17,6
2005	91	13,3	101.304	12,5	Ag	103	15,0	132.838	16,4
2006	42	6,1	39.41	4,9	Se	71	10,3	66.546	8,2
2007	152	22,2	204.084	25,2	Oc	46	6,7	47.217	5,8
2008	110	16,0	155.91	19,2	No	66	9,6	72.286	8,9
2009	69	10,1	115.147	14,2	Di	30	4,4	40.091	4,9
Totales	686	100,0	810.2	100,0	Totales	686	100,0	810.2	100,0

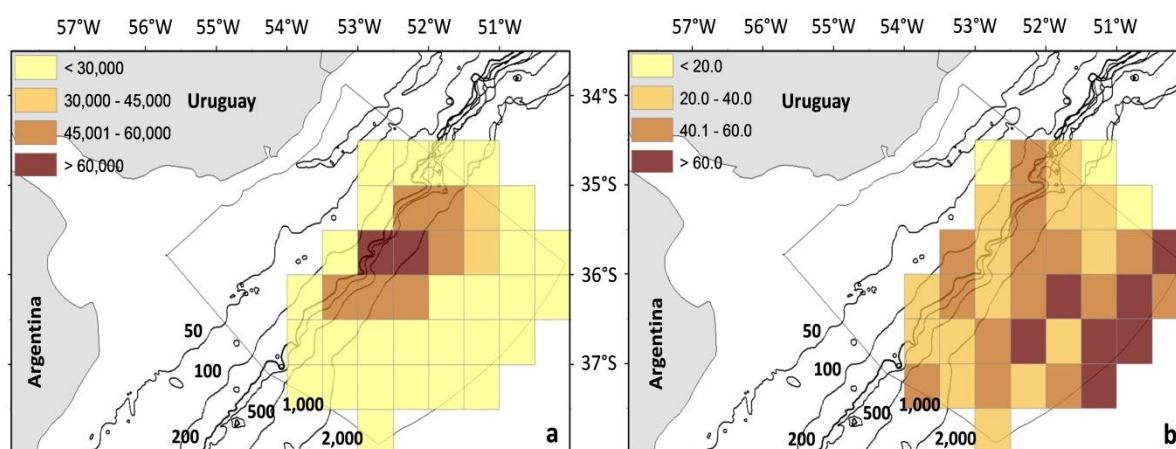


Fig. 2. Distribución espacial de (a): esfuerzo total en n° de anzuelos y (b): CPUE promedio del total de tiburones (individuos/1.000 anzuelos) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009. El área del polígono señala la extensión de la Zona Económica Exclusiva uruguayo (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

La CPUE interanual promedio para el total de tiburones fue de $43,77 \pm 12,21$ ind./1.000 anz., alcanzando su máximo en el 2003 ($61,93$ ind./1.000 anz.) y su mínimo en 1998 ($27,34$ ind./1.000 anz.) (Figura 3a). Mensualmente, la CPUE aumentó en forma continua desde enero hasta julio, llegando a los $76,61$ ind./1.000 anz., y disminuyó a partir de éste hasta diciembre (Figura 3b). Tanto para el sistema trimestral convencional como para el alternativo, las capturas más bajas se dieron en verano y las más altas en invierno (Figura 3c). En base al calendario lunar, la CPUE aumentó desde la primera luna hasta alcanzar su máximo durante la séptima ($63,98$ ind./1.000 anz.), y disminuyó desde ésta hasta el fin del año lunar (Figura 3d).

A excepción de la CPUE anual y trimestral, tanto la CPUE mensual como la lunar mostraron un correlación significativa con el esfuerzo ($r_s = 0,92$, $p << 0,01$; $r_s = 0,95$, $p << 0,01$; respectivamente). Para ambos sistemas trimestrales, a pesar de haberse observado una correlación positiva con el esfuerzo (Figura 3c), la misma no fue significativa ($p > 0,05$).

Durante las fases lunares oscura e iluminada la CPUE promedio fue de $51,03 \pm 16,08$ ind./1.000 anz. y $40,13 \pm 13,09$ ind./1.000 anz., respectivamente. La CPUE del total de tiburones fue mayor cuando el arte se dejó reposar durante la noche en comparación con el día ($46,68$ y $38,16$ ind./1.000 anz., respectivamente).

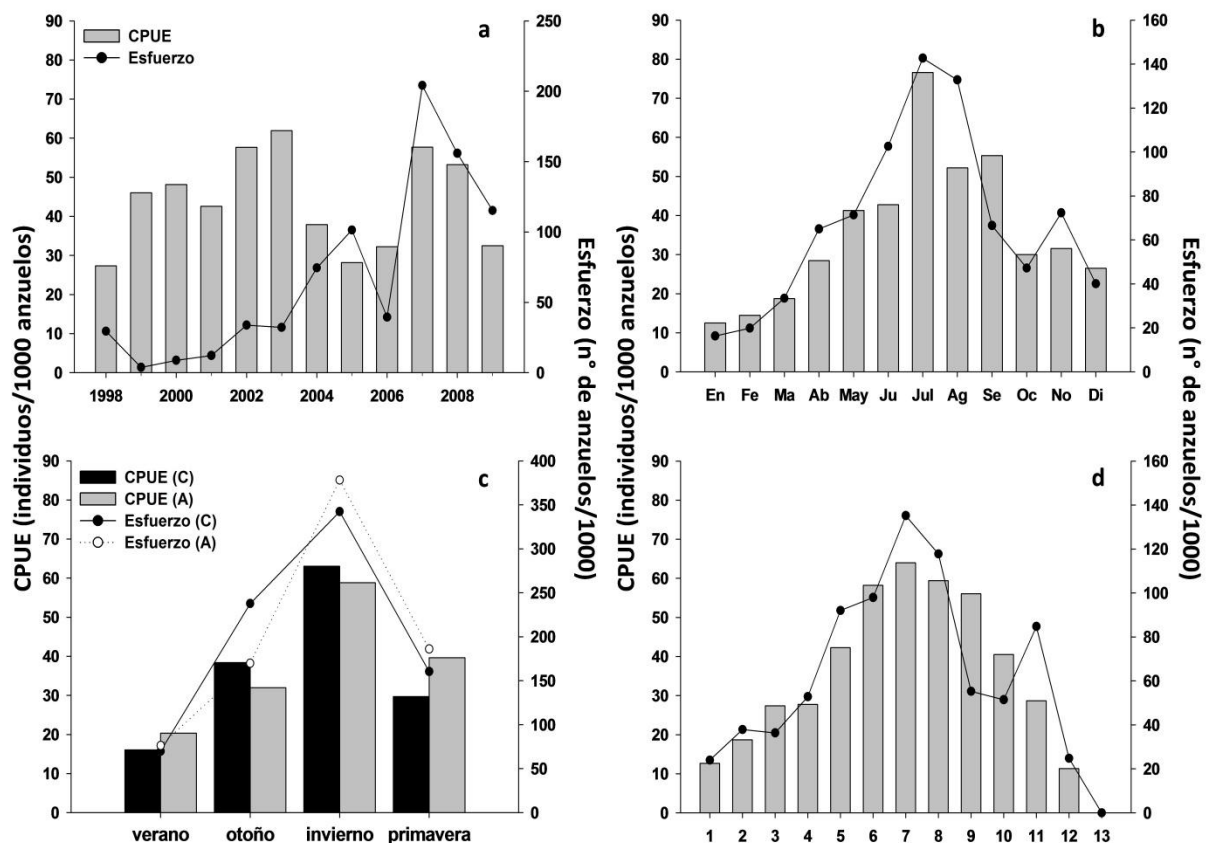


Fig. 3. CPUE del total de tiburones a distintas escalas temporales: anual (a), mensual (b), trimestral (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestrales convencional “(C)” y alternativo “(A)”. En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos)

3.2. Riqueza y Biodiversidad

Durante el período 1998-2009 se capturaron un total 36.604 tiburones pertenecientes a 3 órdenes, 7 familias y al menos 18 especies, representando en conjunto el 57,9% de la captura total (considerando tanto ejemplares retenidos como descartados y perdidos). Los taxa de tiburones registrados, número de ejemplares por especie y porcentajes de ocurrencia se detallan en la Tabla 2.

Para la totalidad del período de estudio, la curva de rarefacción presentó una asíntota a la altura de las 18 especies (Figura 4a). A nivel espacial, las curvas para RPT y RO no alcanzaron un asíntota, pero la primera se ubicó considerablemente por encima de la segunda, incluso considerando los intervalos de confianza, y presentó una forma casi idéntica a la curva correspondiente al período 1998-2009 (Figura 4b). No obstante y a pesar del esfuerzo, para los distintos trimestres la asíntota sólo fue evidente en otoño del sistema convencional y en la primavera del sistema alternativo, en ambos casos llegando a 14 especies (Figura 4c, d, e, f). Entre sistemas, las curvas de las diferentes estaciones fueron similares sólo en invierno.

El número de especies registrado por el PNOFA varió entre años (Figura 5). Debido a que en algunas ocasiones no fue posible la identificación a nivel específico del 100% de los individuos, se estimó en forma conservativa el límite inferior del número de taxa para cada año. Por este motivo es probable que en algunos casos el número de taxa se encuentre subestimado. Incluso considerando el número mínimo posible de taxa por año, la riqueza específica mostró una correlación positiva con el esfuerzo ejercido sobre la RPT ($r_s = 0,68$, $p < 0,05$), mientras que no se halló correlación entre la misma y el esfuerzo ejercido en la RO ($p > 0,05$).

Tabla 2. Lista de taxa registrados por el PNOFA dentro de la ZEEU durante el período 1998-2009. N: número total de ejemplares; N_r : total de ejemplares; N_{RPT} : total de ejemplares de la especie hallados en la RPT; N_{RO} : total de ejemplares de la especie hallados en la RO; O_{TL} : ocurrencia en el total de lances; O_{RPT} : ocurrencia en el total de lances efectuados dentro de la RPT; O_{RO} : ocurrencia en el total de lances efectuados dentro de la RO. RPT: región de plataforma y salud; RO: región oceánica. *: posibles *C. brachyurus* o *C. obscurus*. Códigos según la clasificación de la FAO.

Taxón	Código	N	N_r (%)	N_{RPT} (%)	N_{RO} (%)	O_{TL} (%)	O_{RPT} (%)	O_{RO} (%)
Carcharhiniformes								
<u>Carcharhinidae</u>								
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	BRO	1.565	4,275	97,4	2,6	19,8	27,9	10,8
<i>Carcharhinus brevipinna</i>	CCB	8	0,022	100,0	0,0	0,7	1,4	0,0
<i>Carcharhinus falciformis</i>	FAL	1	0,003	100,0	0,0	0,1	0,3	0,0
<i>Carcharhinus longimanus</i>	OCS	1	0,003	100,0	0,0	0,1	0,3	0,0
<i>Carcharhinus obscurus</i>	DUS	104	0,284	97,1	2,9	1,5	2,5	0,3
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	CCP	29	0,079	75,9	24,1	2,5	3,3	1,5
<i>Carcharhinus signatus</i>	CCS	809	2,210	97,0	3,0	16,3	26,8	4,6
<i>Carcharhinus sp*</i> .	BRO/DUS	485	1,325	99,4	0,6	1,0	1,7	0,3
<i>Carcharhinus spp.</i>	RSK	435	1,188	95,1	4,9	11,7	18,2	4,3
<i>Prionace glauca</i>	BSH	28.425	77,655	26,6	73,4	90,7	82,6	99,7
<u>Sphyrnidae</u>								
<i>Sphyrna lewini</i>	SPL	75	0,205	92,0	8,0	6,1	9,9	1,9
<i>Sphyrna zygaena</i>	SPZ	1.314	3,590	91,2	8,8	17,5	28,7	4,9
<u>Triakidae</u>								
<i>Galeorhinus galeus</i>	GAG	291	0,795	100,0	0,0	3,2	6,1	0,0
Lamniformes								
<u>Lamnidae</u>								
<i>Isurus oxyrinchus</i>	SMA	1.989	5,434	61,1	38,9	72,3	69,6	75,3
<i>Isurus paucus</i>	LMA	17	0,046	0,0	100,0	1,3	0,0	2,8
<i>Lamna nasus</i>	POR	786	2,147	45,8	54,2	19,1	18,0	20,4
<u>Odontaspidae</u>								
<i>Carcharias taurus</i>	CCT	18	0,049	88,9	11,1	2,3	4,1	0,3
<u>Alopiidae</u>								
<i>Alopias superciliosus</i>	BTH	58	0,158	58,6	41,4	6,3	6,4	6,2
<i>Alopias vulpinus</i>	ALV	168	0,459	96,4	3,6	6,9	11,3	1,9
<i>Alopias sp.</i>	THR	22	0,060	31,8	68,2	2,6	1,7	3,7
Squaliformes								
<u>Squalidae</u>								
<i>Squalus spp.</i>	DGX	4	0,011	100,0	0,0	0,4	0,8	0,0

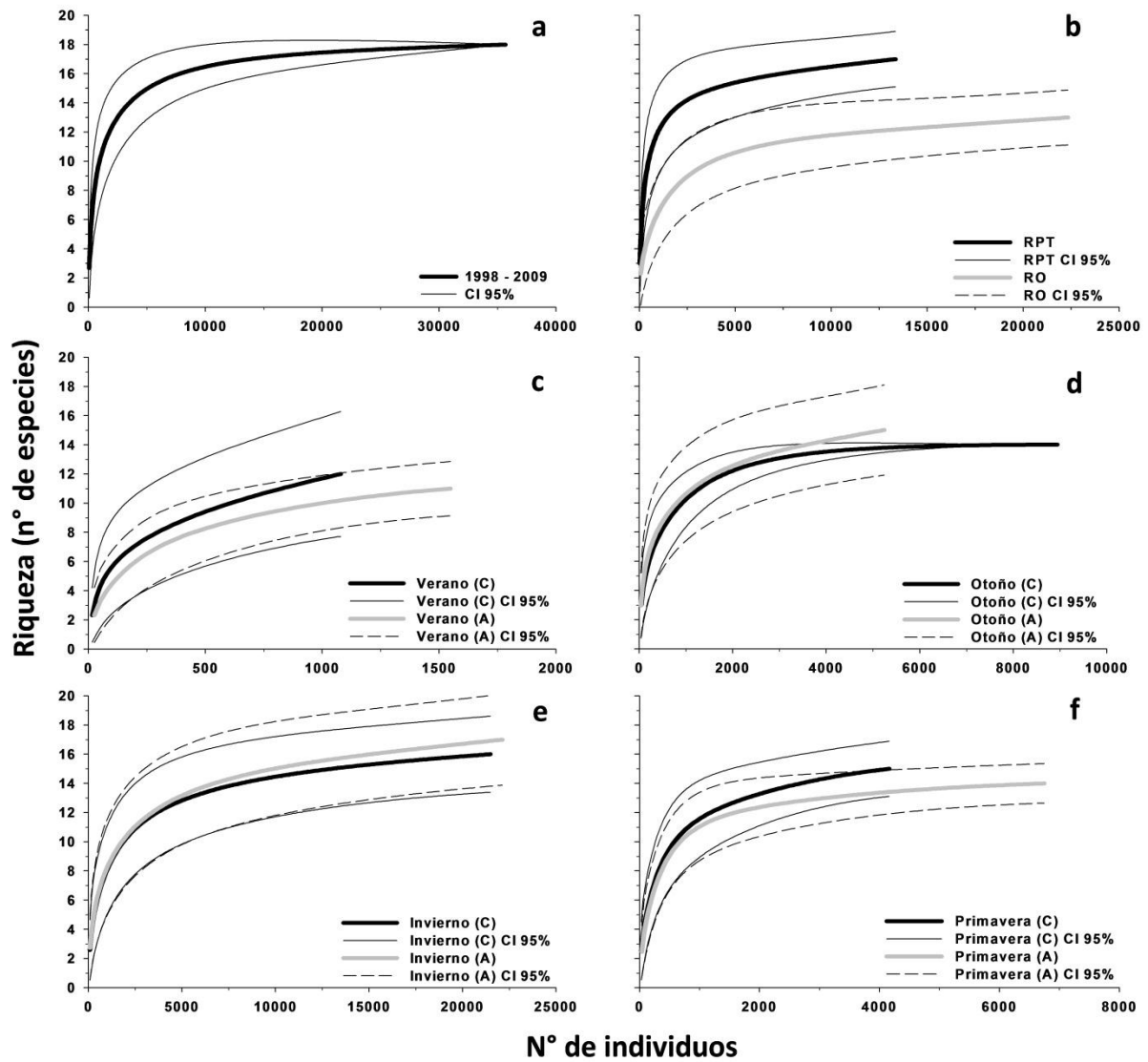


Fig. 4. Curvas de rarefacción e intervalos de confianza al 95% (CI 95%) para: la totalidad del período de estudio (a), la región oceánica (RO) y de plataforma y talud (RPT) (b), verano (c), otoño (d), invierno (e) y primavera (f) según los sistemas trimestrales convencional (C) y alternativo (A). Nótese que la escala en el eje de las X es distinta en cada figura.

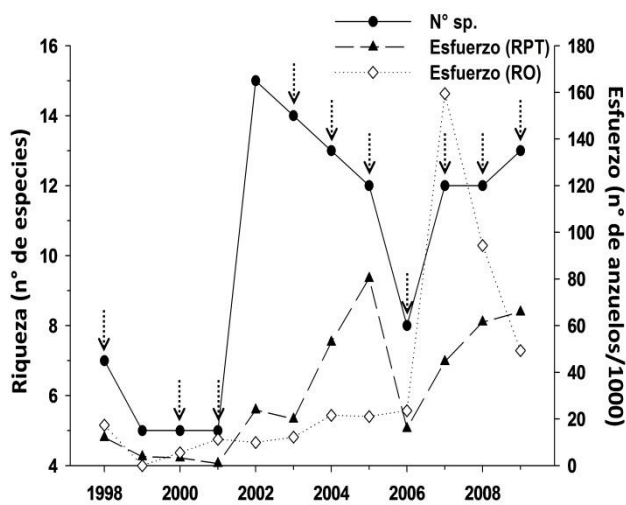


Fig. 5. Variación anual de la riqueza total y el esfuerzo pesquero para las regiones de plataforma y talud (RPT) y oceánica (RO). Para los años donde la identificación específica del 100% de los individuos no fue posible, se presenta en forma conservativa el número mínimo posible de taxa (flechas punteadas).

Del total de ejemplares registrados, el 95,3% ($n = 34.888$) correspondió a 6 especies siendo en orden decreciente: *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Sphyrna zygaena*, *Carchrhinus signatus* y *Lamna nasus* (Tabla 2). Por sí solo, el tiburón azul representó el 77,6% del total de tiburones registrados y el 45,0% de la captura total (considerando tanto ejemplares retenidos como descartados y perdidos). El porcentaje de ocurrencia de las distintas especies para el total de lances varió entre 90,7% (*P. glauca*) y 0,1% (*C. falciformis* y *C. longimanus*) (Tabla 2). La mayoría de las especies fueron encontradas tanto en la RO como en la RPT, aunque el número de

ejemplares por especie varió entre ambas regiones. En total, al menos 17 especies fueron registradas en la RPT y 13 en la RO. *I. paucus* fue la única especie para la cual sólo se tuvo registros en la RO, mientras que *C. brevipinna*, *C. falciformis*, *C. longimanus*, y *G. galeus* fueron hallados sólo en la RPT. A escala temporal, también fueron visibles diferencias en la ocurrencia de las distintas especies, algunas fueron observadas durante todos los meses del año, otras sólo durante meses particulares del mismo, y algunas sólo en forma ocasional (Tabla 3).

En base a la presencia/ausencia de especies, enero y febrero presentaron el menor número de especies, mientras que durante agosto se observó el máximo con al menos 17 especies (Tabla 3). Al igual que a nivel anual, para los meses en los que no fue posible la identificación a nivel específico del 100% de los individuos, se estimó en forma conservativa el límite inferior del número posible de taxa. Por este motivo es probable que en algunos casos el número de taxa se encuentre subestimado. La estación con el mayor número de taxa fue invierno con al menos 17 especies para ambos sistemas trimestrales, mientras que el menor número de especies fue hallado en verano con 12 especies según el sistema convencional y al menos 12 según el alternativo.

Tabla 3. Presencia/ausencia a nivel mensual de los taxa registrados por el PNOFA dentro de la ZEEU en el período 1998-2009. Las referencias de los códigos se encuentran en la Tabla 2. En la línea final de la tabla se presenta el número total de taxa para cada mes. Como en algunas ocasiones no fue posible la identificación a nivel específico del 100% de los individuos, los números en gris representan en forma conservativa el límite inferior del número posible de taxa en el mes. Nótese que los valores en gris podrían estar subestimados.

Taxa	En	Fe	Ma	Ab	May	Ju	Jul	Ag	Se	Oc	No	Di
BSH												
SMA												
BRO												
SPZ												
CCS												
POR												
GAG												
ALV												
DUS												
SPL												
BTH												
CCP												
CCT												
LMA												
CCB												
DGX												
FAL												
OCS												
BRO/DUS												
RSK												
THR												
	4	5	13	11	12	13	12	17	13	12	14	12

Los índices de Shannon (H') y Equidad (J) variaron en las distintas escalas temporales estudiadas. A nivel anual, H' y J alcanzaron el máximo en 2004 y el mínimo en 1999 (Figura 6a). Mensualmente, los valores más elevados se hallaron en marzo y febrero para H' y J , respectivamente; mientras que los valores mínimos ocurrieron en julio (Figura 6b). Los valores máximos a nivel trimestral variaron entre sistemas, ocurriendo en el verano en el sistema convencional y en el otoño en el alternativo (Figura 6c y d). En ambos sistemas los valores más bajos fueron hallados en invierno. A nivel espacial, la RPT presentó valores considerablemente más elevados tanto en H' (1,69) como en J (0,58) en comparación con la RO (0,35 y 0,13, para H' y J , respectivamente). Del mismo modo, integrando las

variaciones de estos índices a nivel espacio-temporal, los valores de H' y J correspondientes a la RPT fueron en todos los casos y a todas las escalas temporales abordadas mayores a los correspondientes a la RO (Figura 7).

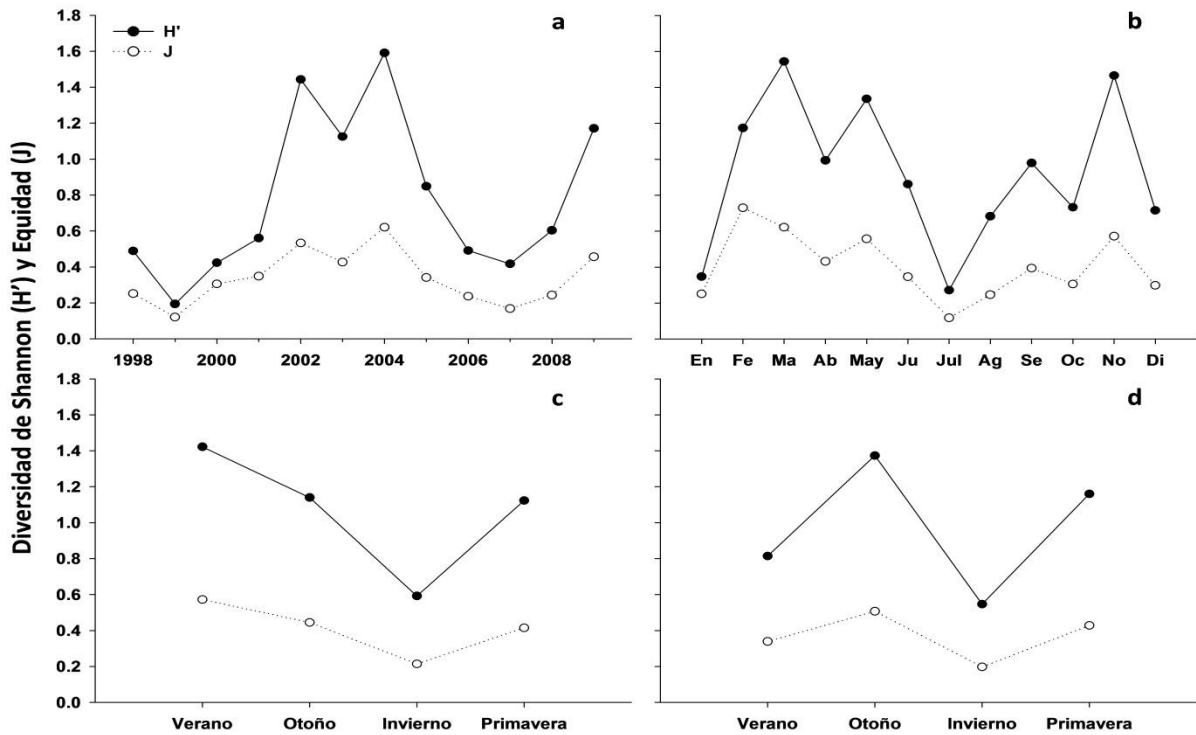


Fig. 6. Índices de Shannon (H') y Equidad (J) a nivel anual (a), mensual (b) y trimestral según los sistemas convencional (c) y alternativo (d).

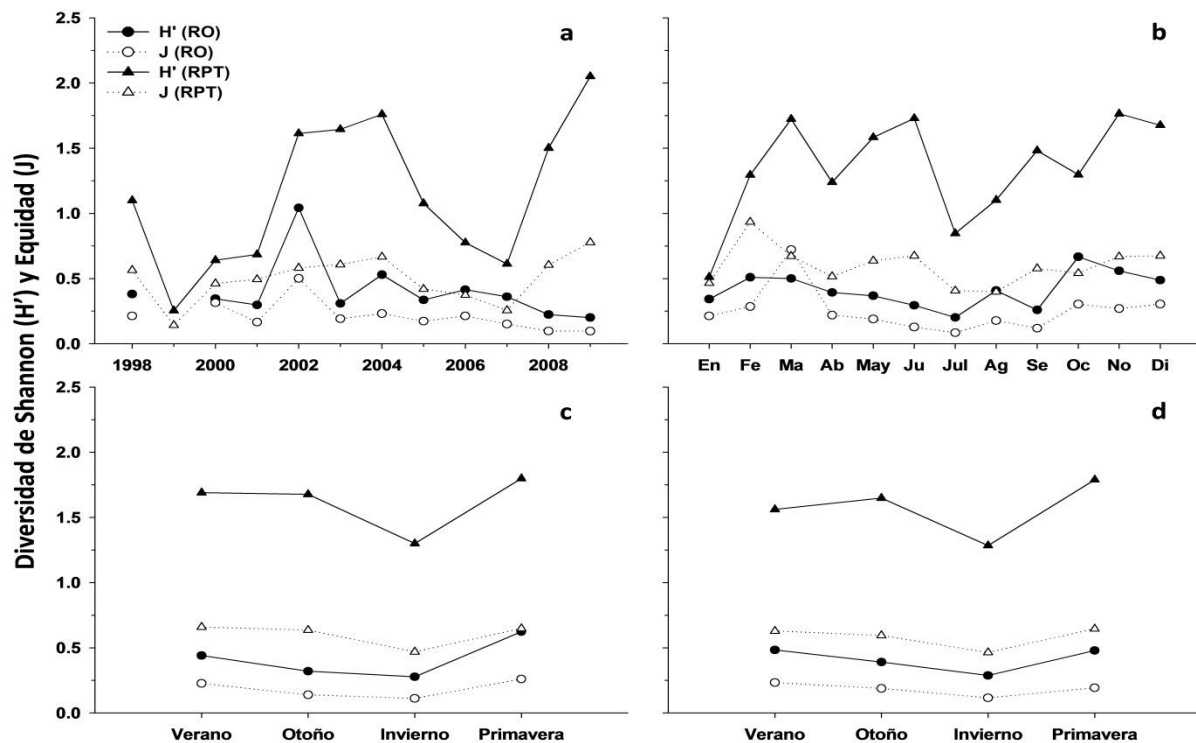


Fig. 7. Índices de Shannon (H') y Equidad (J) a nivel anual (a), mensual (b) y trimestral según los sistemas convencional (c) y alternativo (d). "(RO)": Región Oceánica; "(RPT)": Región de Plataforma y Talud.

3.3. Abundancia relativa y estructura Poblacional

Los índices de conversión FL-LT, FL-LPC y LT-LPC para las seis especies más abundantes (BSH, SMA, BRO, SPZ, CCS y POR) se presentan en el Anexo (Tablas A1 a A6). Las tallas de madurez de machos y hembras consideradas en el presente estudio para estas especies se resumen en la Tabla 4. En los casos en que se presentan rangos de tallas, se tomó el límite inferior del rango como la talla de madurez para la especie en cuestión.

Tabla 4. Tallas de madurez consideradas en el estudio para machos y hembras de las seis especies más abundantes. Las referencias de los códigos se encuentran en la Tabla 2. LT: largo total; FL: largo horquilla.

Especie	Medida	Talla de madurez (cm)		Referencia	Región
		♂	♀		
BSH	LT	225	228	Lessa et al. (2004)	Atlántico Sur
SMA	FL	180 - 185	275 - 285	Francis & Duffy (2005)	Nueva Zelanda
BRO	LT	200 - 220	215 - 223	Lucifora et al. (2005)	Atlántico Sur
SPZ	LT	250 - 260	265	Stevens (1984)	Este de Australia
CCS	LT	185 - 190	200 - 205	Hazin et al. (2000)	Atlántico Sur
POR	FL	140 - 150	170 - 180	Francis & Duffy (2005)	Nueva Zelanda

3.3.1. *Prionace glauca*

3.3.1.1. CPUE

El tiburón azul fue la especie dominante en la composición de captura de tiburones, con un total de 28.425 ejemplares registrados (77,7% del total) y un porcentaje de ocurrencia del 90,7% en el total de lances (Tabla 2). En la Figura 8a se muestra la ubicación geográfica del total de lances positivos para esta especie, así como la distribución espacial de la CPUE promedio para todo el período de estudio. Del total de ejemplares registrados, el 73,4% ocurrió en la RO y el restante 26,6% en la RPT. Los valores más elevados de la CPUE promedio ocurrieron dentro de la RO (Figura 8b).

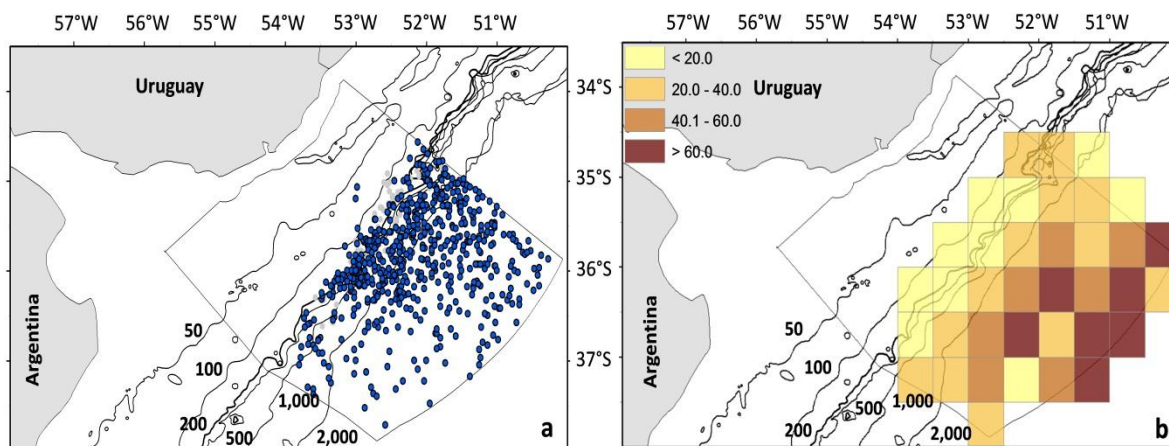


Fig. 8. Ubicación geográfica inicial de los lances positivos para *Prionace glauca* (a) y distribución espacial del promedio de la CPUE (ind./1.000 anz.) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009 (b). Los puntos azules y grises refieren, respectivamente, a los lances positivos y negativos para la especie. El polígono señala la Zona Económica Exclusiva uruguaya (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

La CPUE anual no mostró una tendencia evidente durante el período de estudio. Los niveles más bajos de captura fueron obtenidos durante el 2004 con 10,45 ind./1.000 anz., mientras que los más altos ocurrieron durante el 2007 con 52,85 ind./1.000 anz. (Figura 9a). El promedio interanual fue de $32,25 \pm 12,67$ ind./1.000 anz. Mensualmente, la CPUE disminuyó durante los primeros 3 meses llegando a su mínimo en marzo, a partir del cual se observó un incremento de la CPUE hasta llegar a los 72,23 ind./1.000 anz. en el mes de julio (Figura 9b). Durante los meses siguientes la CPUE disminuyó hasta aumentar nuevamente en diciembre. En ambos sistemas trimestrales los valores de

mayor y menor CPUE se correspondieron con el invierno y verano, respectivamente, aunque para el sistema alternativo la CPUE durante el otoño fue similar a la del verano (Figura 9c).

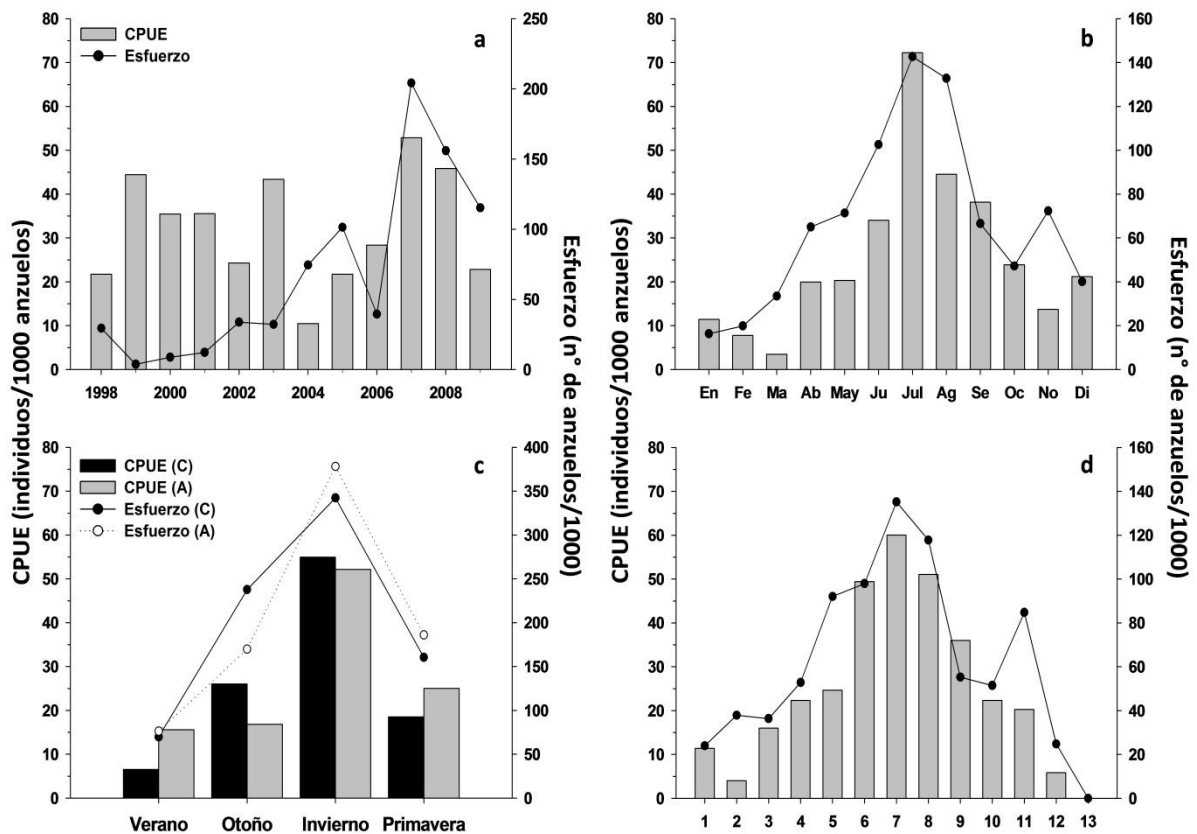


Fig. 9. CPUE para *Prionace glauca* a distintas escalas temporales: anual (a), mensual (b), trimestral (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestrales convencional “(C)” y alternativo “(A)”. En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos).

Para el calendario lunar, la CPUE mostró un patrón unimodal similar al mensual, alcanzando los máximos valores durante las lunas 6, 7 y 8 (Figura 9d). Durante las fases lunares oscura e iluminada la CPUE promedio fue $29,41 \pm 19,85$ ind./1.000 anz. y $32,32 \pm 13,54$ ind./1.000 anz., respectivamente. Considerando únicamente los lances positivos, la CPUE fue $35,37 \pm 16,73$ ind./1.000 anz. durante la fase oscura y $33,61 \pm 12,82$ ind./1.000 anz. durante la fase iluminada.

A excepción de la CPUE anual y trimestral, tanto la CPUE mensual como la lunar mostraron un correlación significativa con el esfuerzo ($r_s = 0,77$, $p < 0,01$; $r_s = 0,91$, $p < 0,01$; respectivamente). Para ambos sistemas trimestrales, a pesar de haberse observado una correlación positiva con el esfuerzo (Figura 9c), la misma no fue significativa ($p > 0,05$).

3.3.1.2. Estructura poblacional

A partir de los datos del PNOFA y las conversiones morfométricas realizadas se contó con información de la talla (en LT) del 73,3% de los machos ($n = 6.469$) y del 67,7% de las hembras ($n = 10.814$). A lo largo de este trabajo y para esta especie, siempre que se haga mención de la talla se lo hace en base al LT, a menos que se especifique lo contrario.

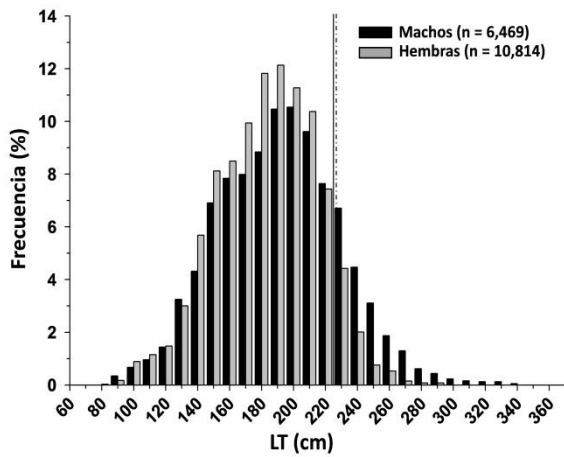


Fig. 10. Histograma de tallas (LT, cm) para machos y hembras de *Prionace glauca*. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Lessa et al. 2004) de machos (225 cm) y hembras (228 cm), respectivamente.

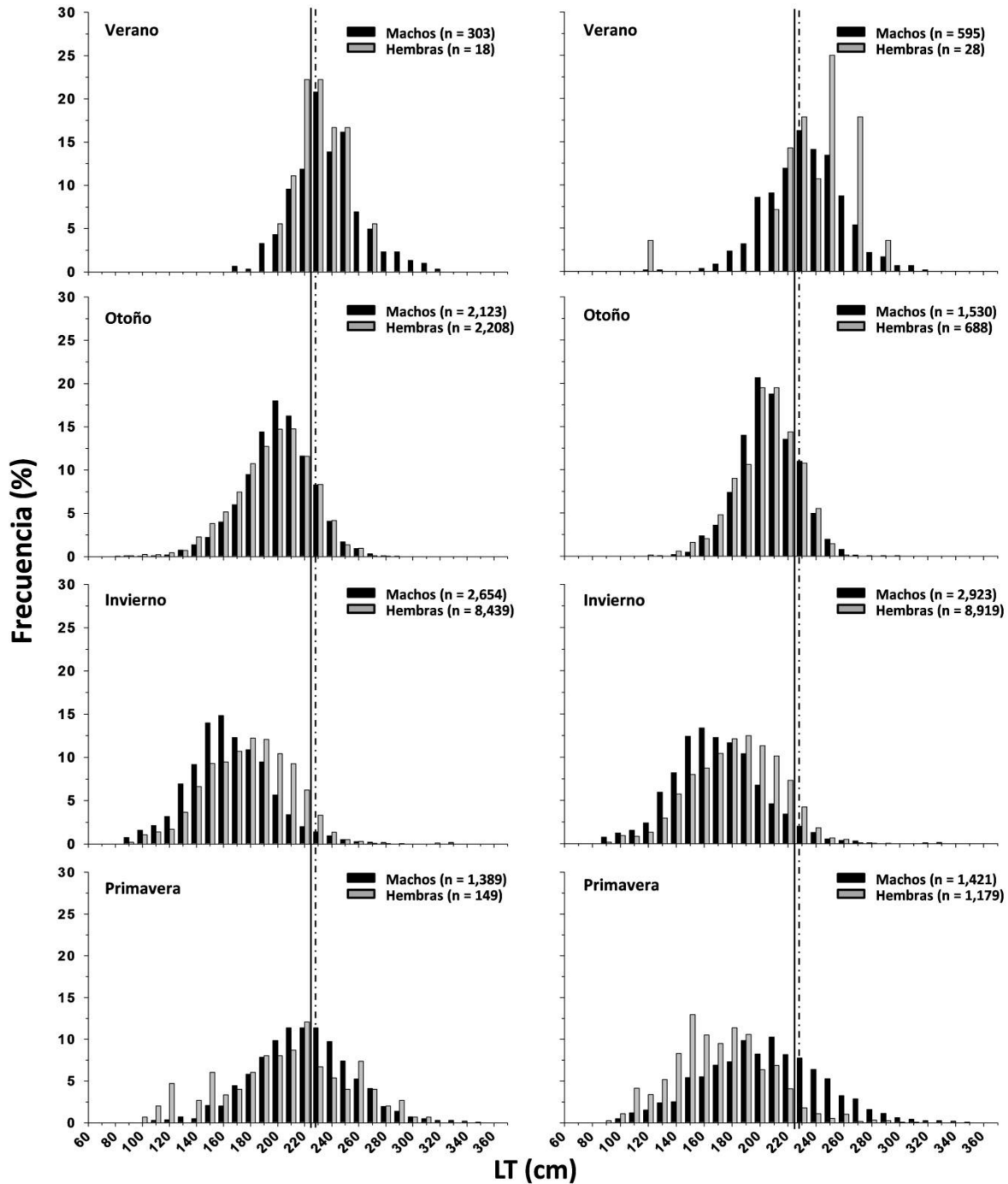


Fig. 11. Histograma de tallas (LT, cm) para *Prionace glauca*. A la izquierda y derecha se muestran las distribuciones de tallas de machos y hembras para los distintos trimestres en base al sistema convencional y alternativo, respectivamente. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Lessa et al. 2004) de machos (225 cm) y hembras (228 cm), respectivamente.

La talla de los machos varió entre los 81 y 344 cm, siendo 190 y 200 cm las clases de talla más frecuentes en los 12 años de estudio (Figura 10). Según el sistema trimestral convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 230 cm en verano, 200 cm en otoño, 160 cm en invierno, y de 210 a 230 cm en primavera (Figura 11). En base al sistema trimestral alternativo, las clases más frecuentes para verano, otoño, invierno y primavera fueron 230, 200, 160 y 210 cm, respectivamente (Figura 11). Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de los machos varió significativamente entre estaciones (Kruskall-Wallis $p < 0,01$, Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de las comparaciones pareadas (prueba de Mann-Whitney) del promedio de tallas entre estaciones para machos (con sombra) y hembras (sin sombra) de *Prionace glauca* según los sistemas trimestrales convencional y alternativo. Las diferencias significativas se muestran en negrita.

	Sistema Convencional				Sistema Alternativo			
	V	O	I	P	V	O	I	P
V		$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$	V	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$
O	$p < 0.01$		$p < 0.01$	$p < 0.01$	O	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$
I	$p < 0.01$	$p < 0.01$		$p < 0.01$	I	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$
P	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$		P	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$

Durante los 12 años de estudio, la proporción de machos adultos fue inferior a la de juveniles (adultos:juveniles, 1:5,1; $\chi^2 = 2.937,2$, $p < 0,01$), representando el 16,3% (n = 1.056) del total de individuos medidos. A nivel mensual, la proporción de juveniles aumentó continuamente de enero a julio, con la excepción de marzo, y luego disminuyó de julio a diciembre (Figura 12a). La proporción de adultos fue superior a la de juveniles únicamente durante enero y febrero. No se hallaron diferencias entre las proporciones durante los meses de marzo y diciembre. Para ambos sistemas trimestrales la proporción de adultos fue inferior a la de los juveniles durante todas las estaciones a excepción del verano, donde la proporción de adultos fue superior. Para el sistema convencional la relaciones fueron 1:0,6 ($\chi^2 = 20,6$, $p < 0,01$) en verano, 1:7,7 ($\chi^2 = 1.259,2$, $p < 0,01$) en otoño, 1:33,0 ($\chi^2 = 2.351,2$, $p < 0,01$) en invierno y 1:1,6 ($\chi^2 = 66,9$, $p < 0,01$) en primavera. Para el sistema alternativo la relaciones fueron 1:0,8 ($\chi^2 = 12,1$, $p < 0,01$) en verano, 1:6,0 ($\chi^2 = 782,3$, $p < 0,01$) en otoño, 1:25,3 ($\chi^2 = 2.495,9$, $p < 0,01$) en invierno y 1:2,7 ($\chi^2 = 296,4$, $p < 0,01$) en primavera.

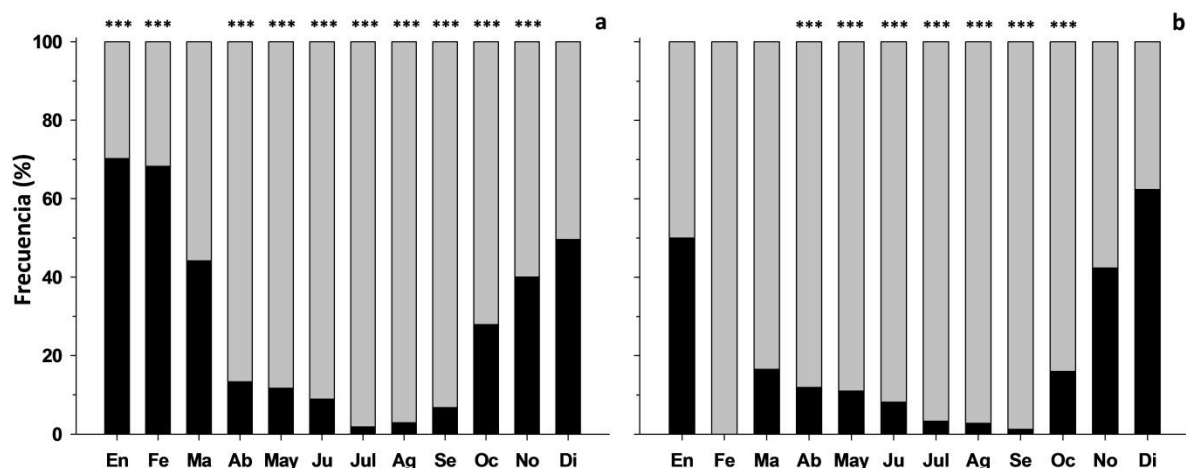


Fig. 12. Proporción de juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) de *Prionace glauca* a escala mensual para machos (a) y hembras (b). ***: $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N (machos;hembras) en cada mes: En (114;10), Fe (85;2), Ma (77;6), Ab (864;199), May (581;439), Ju (684;1.585), Jul (1.388;4.866), Ag (859;2.512), Se (401;1.046), Oc (405;93), No (615;40) y Di (369;16) .

Los machos de esta especie fueron registrados dentro del rango de temperatura de 9,9 a 25,0°C, siendo las clases de temperatura entre 18,5 y 21,5°C las más frecuentes (64,2% del total) (Figura 13). Estas últimas se corresponden a su vez con los niveles más elevados de esfuerzo. El LT de los machos mostró una correlación positiva con la TSM ($r_s = 0,39$, $p < 0,01$) (Figura 14a).

La talla de las hembras varió entre 72 y 314 cm, siendo 180 y 190 cm las clases de talla más frecuentes (Figura 10). Según el sistema trimestral convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 220 y 230 cm en verano, 200 y 210 cm en otoño, 180 y 190 cm en invierno, y 220 cm en primavera (Figura 11). En base al sistema trimestral alternativo, las clases más frecuentes fueron 250 cm en verano, 200 y 210 cm en otoño, 180 y 190 cm en invierno, y 150 cm en primavera (Figura 11). En ambos sistemas trimestrales la talla promedio varió significativamente entre estaciones (Kruskall-Wallis $p < 0,01$, Tabla 5).

Durante el período de estudio, la proporción de hembras adultas fue ampliamente inferior a la de juveniles ($1:20,3$; $\chi^2 = 8.877,5$, $p < 0,01$), representando el 4,7% ($n = 509$) del total de individuos medidos. A nivel mensual, la proporción de juveniles aumentó continuamente desde abril hasta setiembre y disminuyó durante octubre. En los meses restantes no se hallaron diferencias significativas entre las proporciones de juveniles y adultos (Figura 12b). La proporción de hembras adultas fue significativamente inferior a la de juveniles para ambos sistemas trimestrales durante todas las estaciones a excepción del verano, donde no se hallaron diferencias. Para el sistema convencional la relaciones fueron $1:1,6$ ($\chi^2 = 0,9$, $p > 0,05$) en verano, $1:9,9$ ($\chi^2 = 1.473,9$, $p < 0,01$) en otoño, $1:31,8$ ($\chi^2 = 7.442,3$, $p < 0,01$) en invierno y $1:2,5$ ($\chi^2 = 28,3$, $p < 0,01$) en primavera. Para el sistema alternativo la relaciones fueron $1:0,8$ ($\chi^2 = 0,6$, $p > 0,05$) en verano, $1:7,8$ ($\chi^2 = 411,4$, $p < 0,01$) en otoño, $1:23,2$ ($\chi^2 = 7.507,7$, $p < 0,01$) en invierno y $1:24,6$ ($\chi^2 = 1.002,2$, $p < 0,01$) en primavera.

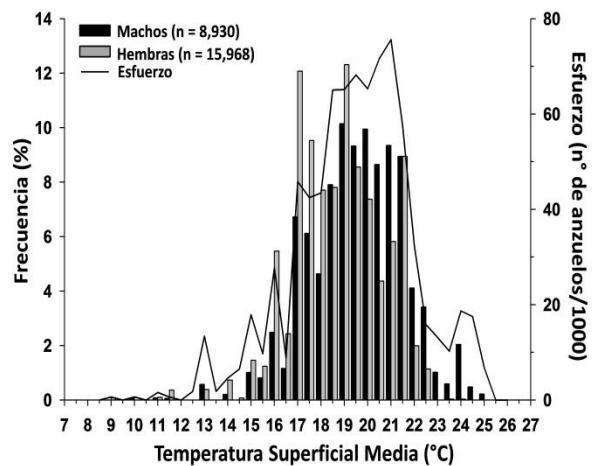


Fig. 13. Esfuerzo y frecuencia de ocurrencia para machos y hembras de *Prionace glauca* en función de la temperatura superficial media del mar.

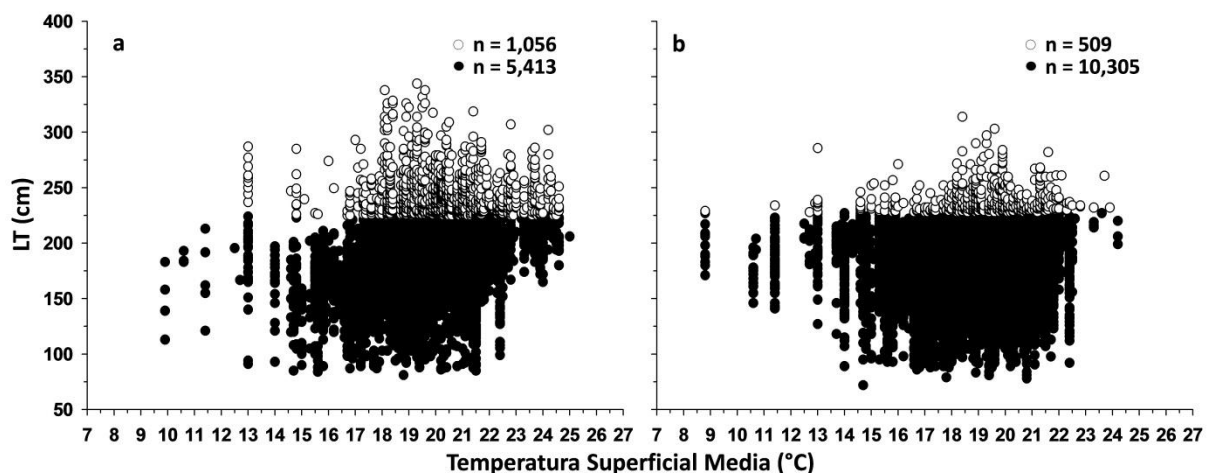
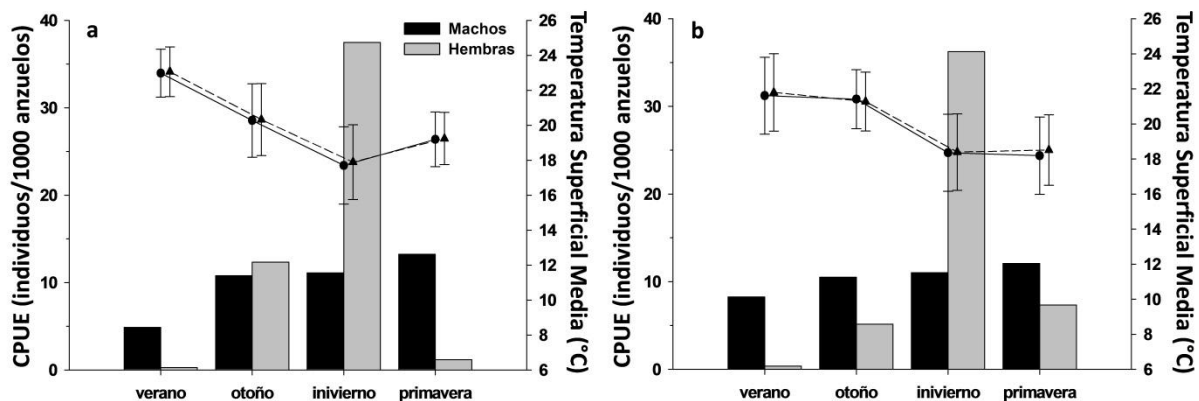
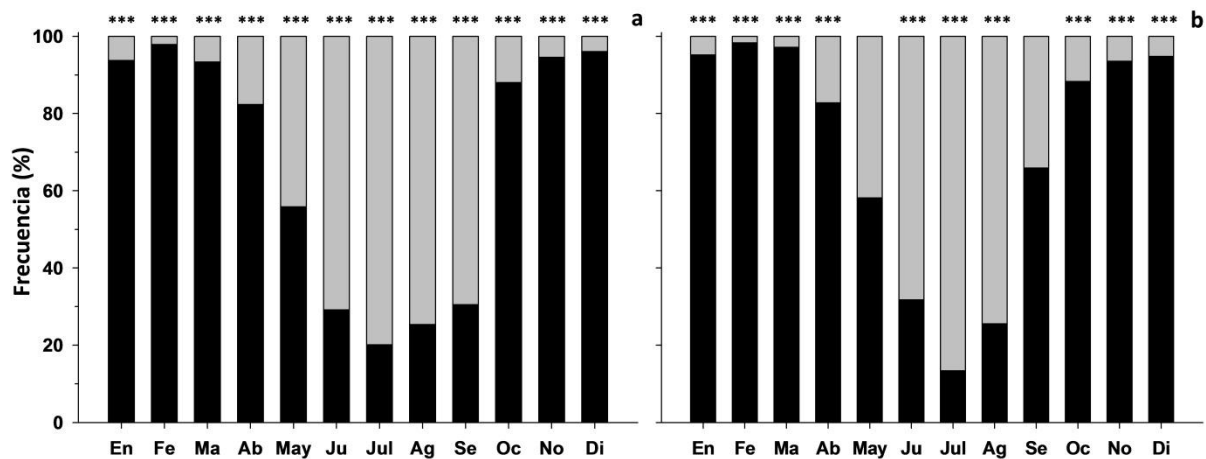


Fig. 14. Temperatura superficial media del mar vs. largo total (LT) de machos (a) y hembras (b) de *Prionace glauca*. Los círculos negros y blancos corresponden a juveniles y adultos, respectivamente. Tallas de madurez sexual de machos (225 cm) y hembras (228 cm) según Lessa et al. (2004).

Las hembras fueron registradas dentro del rango de temperatura de 8,8 a 24,2°C, siendo 17,0 y 19,0°C las clases de temperatura más frecuentes (10,1 y 11,5% del total, respectivamente) (Figura 13), las cuales coincidieron a su vez con los niveles más elevados de esfuerzo. El LT de las hembras mostró una correlación positiva débil, aunque significativa, con la TSM ($r_s = 0,14$, $p < 0,01$) (Figura 14b).

Del total de 28.425 individuos observados durante el período de estudio 24.798 fueron sexados, de los cuales 8.830 (35,6%) fueron machos y 15.968 (64,4%) hembras. La proporción sexual (machos:hembras) para el período 1998-2009 fue de 1:1,8 ($\chi^2 = 2.054,6$, $p << 0,01$). A nivel mensual, la proporción de machos fue superior a la de las hembras entre enero y mayo, y entre octubre y diciembre (Figura 15a). El mismo patrón general fue observado considerando únicamente a los adultos de cada sexo, aunque no se hallaron diferencias durante mayo y setiembre (Figura 15b). Según el sistema trimestral convencional, la proporción de machos fue significativamente superior a la de las hembras durante el verano (1:0,06; $\chi^2 = 286,0$, $p << 0,01$) y la primavera (1:0,09; $\chi^2 = 1.615,6$, $p << 0,01$), ocurriendo lo contrario en otoño (1:1,1; $\chi^2 = 24,6$, $p << 0,01$) e invierno (1:3,4; $\chi^2 = 4.889,6$, $p << 0,01$). En el sistema alternativo la proporción de machos fue superior durante el verano (1:0,04; $\chi^2 = 550,7$, $p << 0,01$), primavera (1:0,6; $\chi^2 = 215,4$, $p << 0,01$) y otoño (1:0,5; $\chi^2 = 312,9$, $p << 0,01$), e inferior durante el invierno (1:3,3; $\chi^2 = 5.086,6$, $p << 0,01$). Considerando únicamente a los individuos adultos de cada sexo, la proporción de machos fue inferior a la de hembras sólo durante el invierno en ambos sistemas trimestrales.



La CPUE de los machos mostró un patrón muy similar para ambos sistemas trimestrales, aumentando sensiblemente de verano a primavera (Figura 16a). La tendencia de las hembras también resultó ser similar en ambos sistemas, aumentando de verano a invierno y luego

disminuyendo en primavera. La temperatura superficial media del mar pareció no afectar la CPUE de ninguno de los sexos durante las distintas estaciones a lo largo del período de estudio, aunque los mayores valores se dieron a temperaturas más bajas. Para ambos sistemas, la TSM de los lances positivos fue prácticamente igual a la TSM del total de lances durante todas las estaciones (Figura 16b).

3.3.2. *Isurus oxyrinchus*

3.3.2.1. CPUE

Durante el período de estudio se observaron un total de 1.989 ejemplares, el equivalente al 5,4% del total de tiburones. El moro fue la segunda especie más abundante en la composición de captura presentando un porcentaje de ocurrencia del 72,3% en el total de lances (Tabla 2). La distribución geográfica de los lances positivos para esta especie se muestra en la Figura 17a. Del total de ejemplares registrados, el 38,9% ocurrió en la RO y el restante 61,1% en la RPT. A nivel espacial, los valores más elevados de la CPUE promedio ocurrieron dentro de la RPT (Figura 17b).

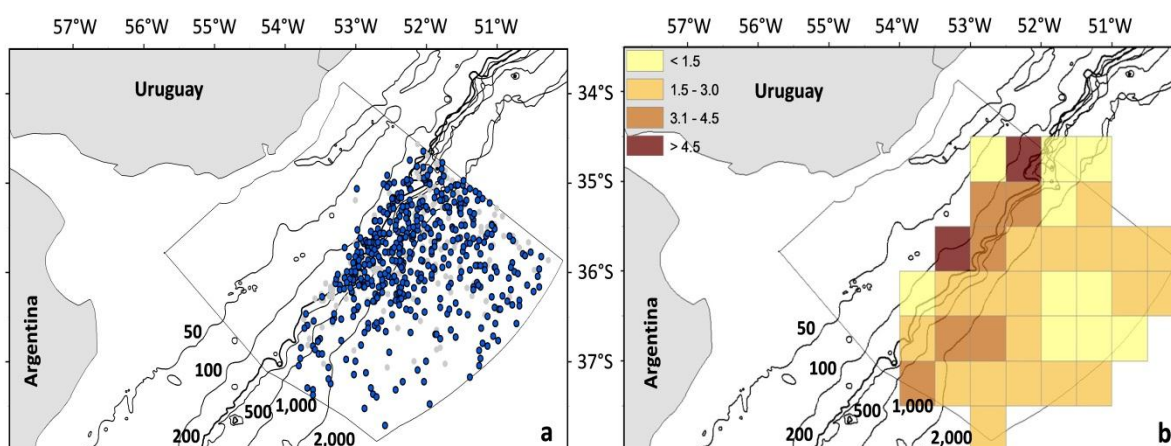


Fig. 17. Ubicación geográfica inicial de los lances positivos para *Isurus oxyrinchus* (a) y distribución del promedio de la CPUE (ind./1.000 anz.) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009 (b). Los puntos azules y grises refieren respectivamente a los lances positivos y negativos. El polígono señala la Zona Económica Exclusiva uruguaya (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

La CPUE interanual mostró una tendencia general creciente entre 1998 y 2004, y decreciente desde este último hasta el 2009 (Figura 18a). El promedio interanual fue $2,34 \pm 1,22$ ind./1.000 anz. A escala mensual, la CPUE mostró una tendencia creciente de enero a mayo, y se mantuvo relativamente estable en los meses restantes a excepción de diciembre (Figura 18b). Tanto en el sistema trimestral convencional como en el alternativo, los patrones de la CPUE fueron muy similares, ocurriendo los mayores niveles de captura durante el verano y otoño, y los menores durante el invierno y primavera (Figura 18c).

En base al calendario lunar, la CPUE pareció dividirse en un período de elevados niveles de CPUE entre las lunas 2 y 5, y otro de niveles bajos a intermedios durante la luna 1 y entre la 6 y 12 (Figura 18d). Durante las fases lunares oscura e iluminada la CPUE promedio fue $2,70 \pm 1,47$ ind./1.000 anz. y $2,33 \pm 1,34$ ind./1.000 anz., respectivamente. Considerando únicamente los lances positivos, la CPUE promedio fue $3,98 \pm 2,27$ ind./1.000 anz. para la fase oscura y $3,10 \pm 1,51$ ind./1.000 anz. para la fase iluminada.

Para esta especie, la CPUE no mostró una correlación significativa ($p > 0,05$) con el esfuerzo a ninguna de las escalas temporales estudiadas.

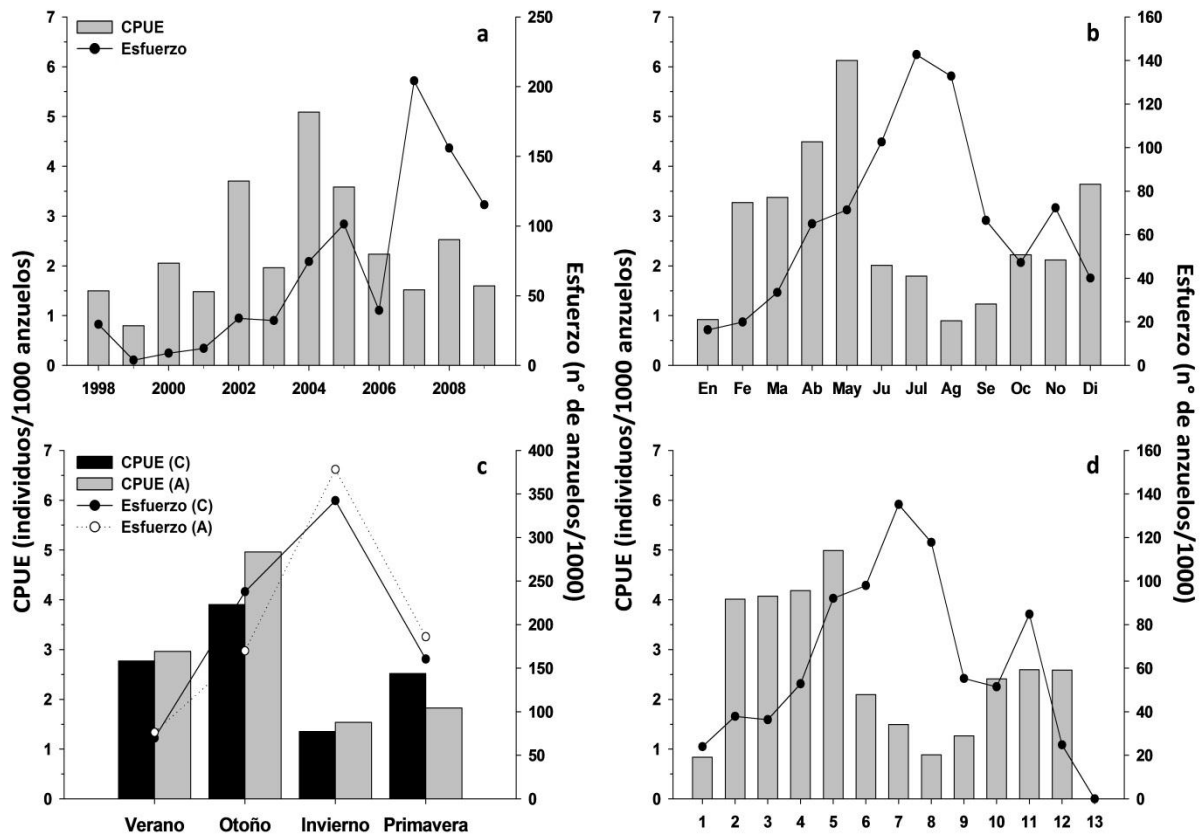


Fig. 18. CPUE de *Isurus oxyrinchus* a distintas escalas temporales: anual (a), mensual (b), trimestral (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestrales convencional “(C)” y alternativo “(A)”. En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos).

3.3.2.2. Estructura poblacional

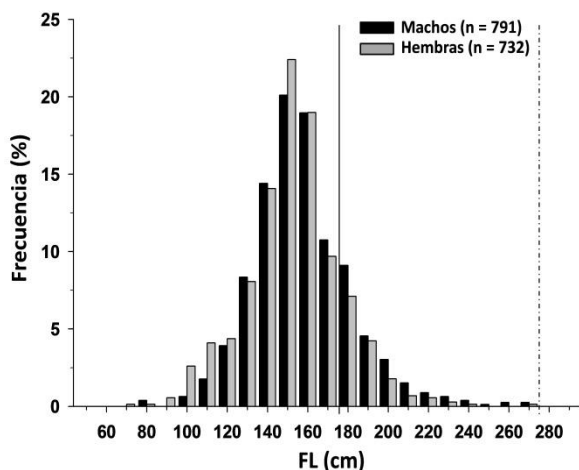


Fig. 19. Histograma de tallas (FL, cm) para machos y hembras de *Isurus oxyrinchus*. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Francis & Duffy 2005) de machos (180 cm) y hembras (275 cm), respectivamente.

verano, 150 cm en otoño y 160 cm durante el invierno y la primavera (Figura 20). Para ambos sistemas trimestrales, la talla promedio de los machos varió significativamente entre estaciones (Kruskal-Wallis $p < 0,01$, Tabla 6).

A partir de los datos del PNOFA y las conversiones morfométricas realizadas se contó con información de la talla (en FL) del 90,6% de los machos ($n = 791$) y del 91,3% de las hembras ($n = 732$). A lo largo de este trabajo y para esta especie, siempre que se haga mención de la talla se lo hace en base al FL, a menos que se especifique lo contrario.

La talla de los machos varió entre los 75 y 264 cm, siendo 150 cm la clase de talla más frecuente en los 12 años de estudio (Figura 19). Según el sistema trimestral convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 150 cm en verano y otoño, 160 cm en invierno y 170 cm en primavera (Figura 20). Según el sistema trimestral alternativo, las clases de talla más frecuentes para los machos fueron 180 cm en

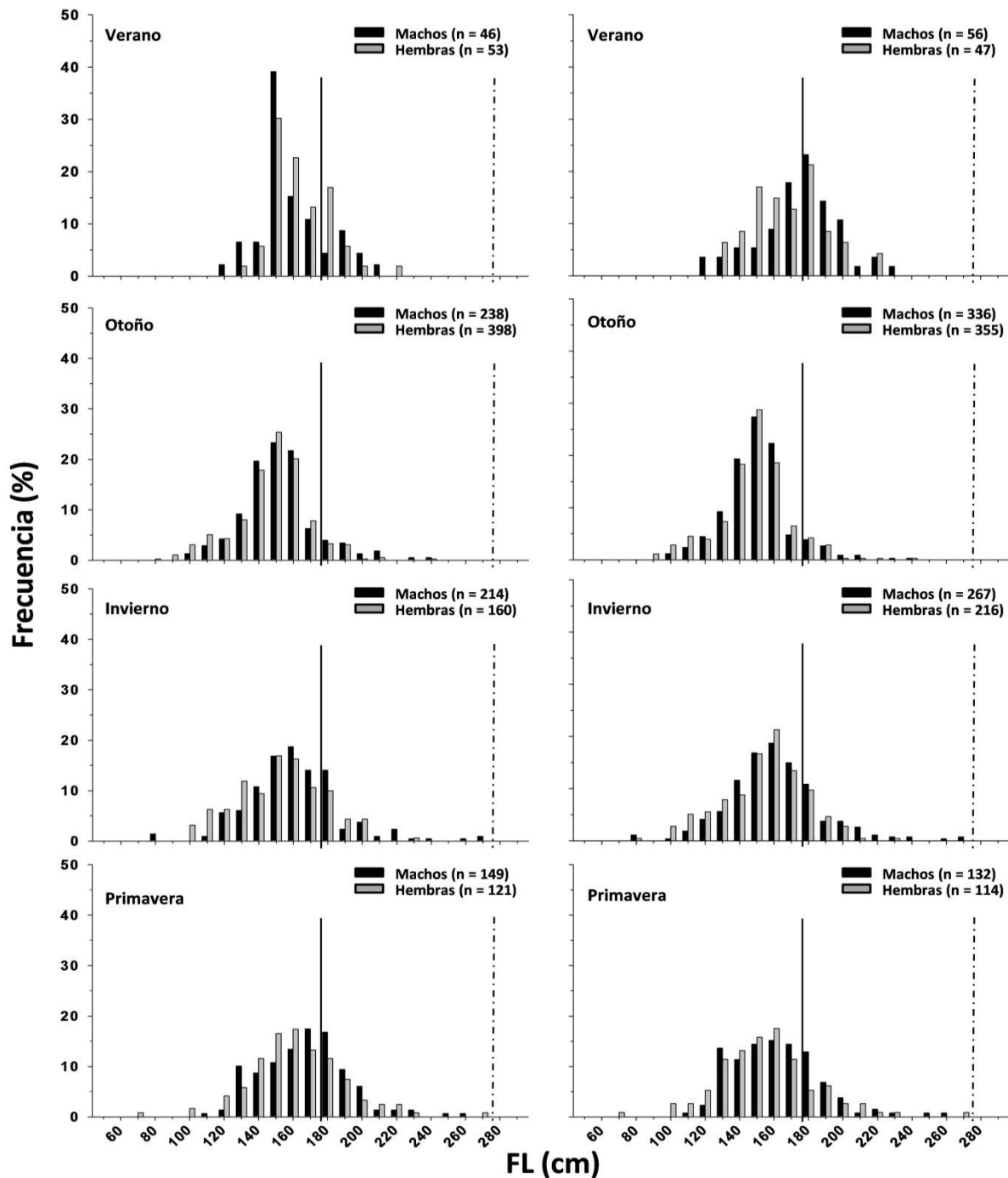


Fig. 20. Histograma de tallas en (FL, cm) para *Isurus oxyrinchus*. A la izquierda y derecha se muestran las distribuciones de tallas de machos y hembras para los distintos trimestres en base al sistema convencional y alternativo, respectivamente. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Francis & Duffy 2005) de machos (180 cm) y hembras (275 cm), respectivamente.

Tabla 6. Resumen de las comparaciones pareadas (prueba de Mann-Whitney) del promedio de tallas entre estaciones para machos (con sombra) y hembras (sin sombra) de *Isurus oxyrinchus* según los sistemas trimestrales convencional y alternativo. Las diferencias significativas se muestran en negrita.

	Sistema Convencional				Sistema Alternativo			
	V	O	I	P	V	O	I	P
V		p < 0.05	p > 0.05	p < 0.05	V	p << 0.01	p << 0.01	p << 0.01
O	p << 0.01		p << 0.01	p << 0.01	O	p << 0.01	p << 0.01	p << 0.01
I	p < 0.01	p < 0.05		p < 0.01	I	p << 0.01	p << 0.01	p > 0.05
P	p > 0.05	p << 0.01	p << 0.01		P	p < 0.05	p < 0.05	p > 0.05

Durante los 12 años de estudio, la proporción de machos adultos fue inferior a la de juveniles (1:6,9; $\chi^2 = 441,6$, $p < 0,01$), representando el 12,6% ($n = 100$) del total de individuos medidos. A nivel mensual, la proporción de adultos fue inferior a la de juveniles de marzo a noviembre (Figura 21a), mientras que no se hallaron diferencias durante los meses restantes. Para ambos sistemas trimestrales la proporción de adultos fue inferior a la de juveniles durante todas las estaciones. Para el sistema convencional las relaciones fueron 1:5,6 ($\chi^2 = 22,3$, $p < 0,01$) en verano, 1:10,6 ($\chi^2 = 261,4$, $p < 0,01$) en otoño, 1:7,2 ($\chi^2 = 122,6$, $p < 0,01$) en invierno y 1:3,4 ($\chi^2 = 44,0$, $p < 0,01$) en primavera. Para el sistema alternativo las relaciones fueron 1:1,8 ($\chi^2 = 4,6$, $p < 0,05$) en verano, 1:15,8 ($\chi^2 = 260,8$, $p < 0,01$) en otoño, 1:6,0 ($\chi^2 = 136,6$, $p < 0,01$) en invierno y 1:5,0 ($\chi^2 = 58,7$, $p < 0,01$) en primavera.

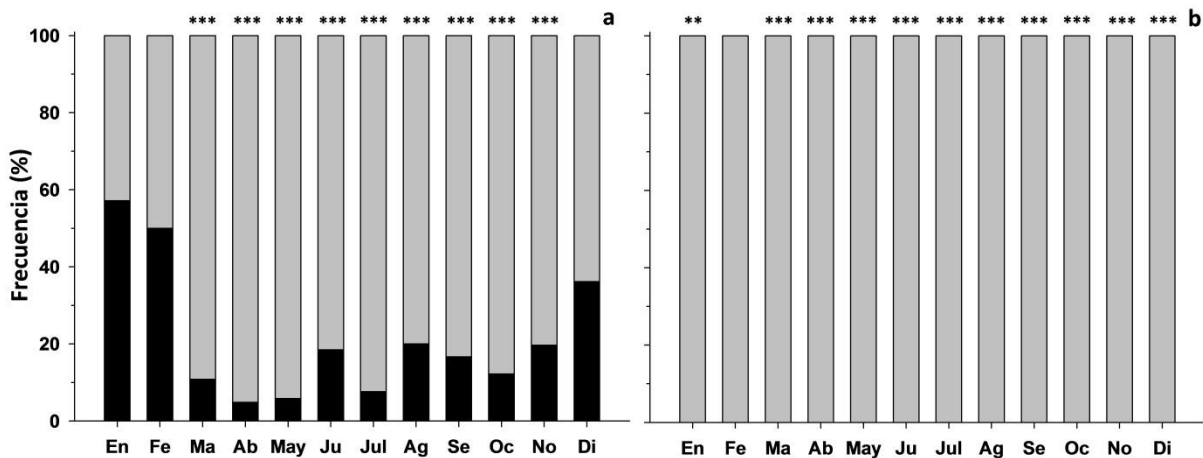


Fig. 21. Proporción de juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) de *Isurus oxyrinchus* a escala mensual para los machos (a) y hembras (b). **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N (machos;hembras) en cada mes: En (7;8), Fe (2;2), Ma (37;43), Ab (124;135), May (172;177), Ju (92;87), Jul (118;96), Ag (60;33), Se (30;30), Oc (41;22), No (61;62) y Di (47;37).

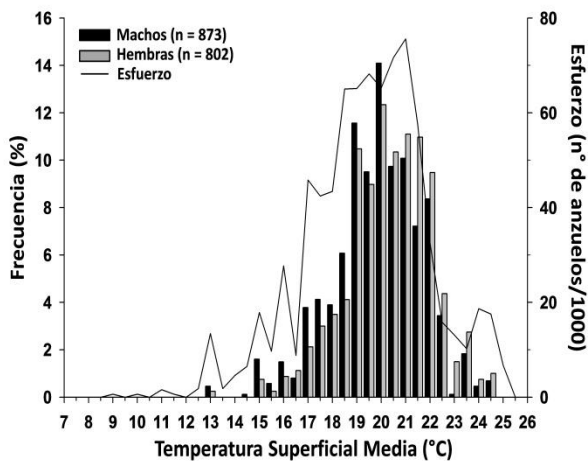


Fig. 22. Esfuerzo y frecuencia de ocurrencia para machos y hembras de *Isurus oxyrinchus* en función de la temperatura superficial media del mar.

Los machos de esta especie fueron registrados dentro del rango de temperatura de 13,0 a 24,5°C, habiéndose encontrado al 70,6% de ellos entre los 19,0 y los 22,0°C (Figura 22). El FL de los machos mostró una correlación negativa baja, aunque significativa, con la TSM ($r_s = -0,082$, $p < 0,05$) (Figura 23a).

La talla de las hembras varió entre 70 y 270 cm, siendo 150 cm la clase de talla más frecuente (Figura 19). Según el sistema trimestral convencional, la clase de talla más frecuente fue 150 cm en verano, otoño e invierno, mientras que en primavera fue 160 cm (Figura 20). Según el sistema trimestral alternativo, las clases de talla más frecuentes fueron 180 cm en verano, 150 cm en otoño y 160 cm en invierno y

primavera (Figura 20). Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de las hembras varió significativamente entre estaciones (Kruskal-Wallis $p < 0,01$, Tabla 6).

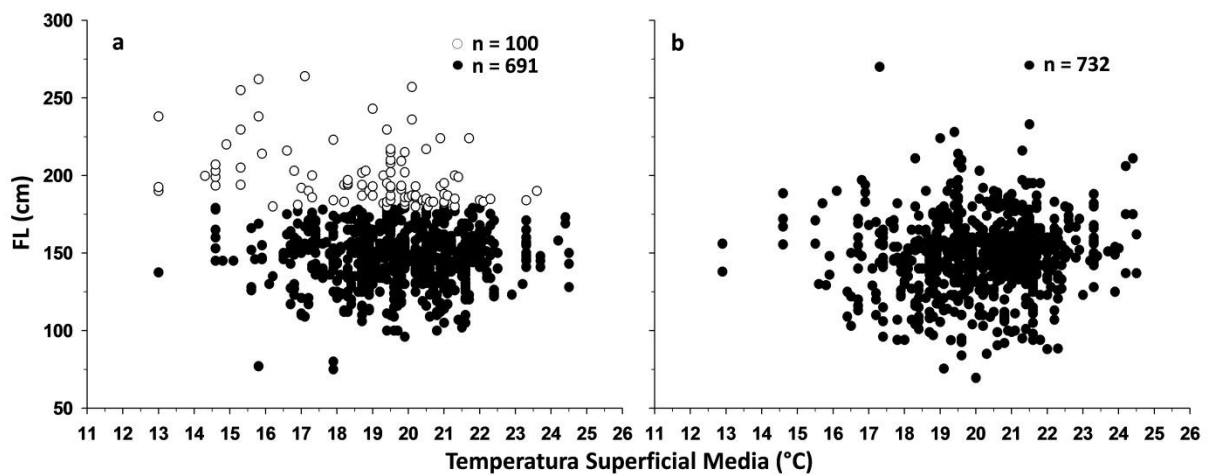


Fig. 23. Temperatura superficial media del mar vs. largo de horquilla (FL) de machos (a) y hembras (b) de *Isurus oxyrinchus*. Los círculos negros y blancos corresponden a juveniles y adultos, respectivamente. Tallas de madurez sexual de machos (180 cm) y hembras (275 cm) según Francis & Duffy (2005).

En base a la talla de madurez sexual considerada (275 cm), la totalidad de las hembras registradas dentro del área de estudio fueron juveniles (Figura 21b).

Las hembras fueron registradas dentro del rango de temperatura de 12,9 a 24,5°C, habiéndose encontrado al 73,7% de ellas entre los 19,0°C y los 22,0°C (Figura 22). No se encontró una correlación entre la TSM y el FL de las hembras durante el período de estudio ($r_s = 0,05$, $p > 0,05$) (Figura 23b).

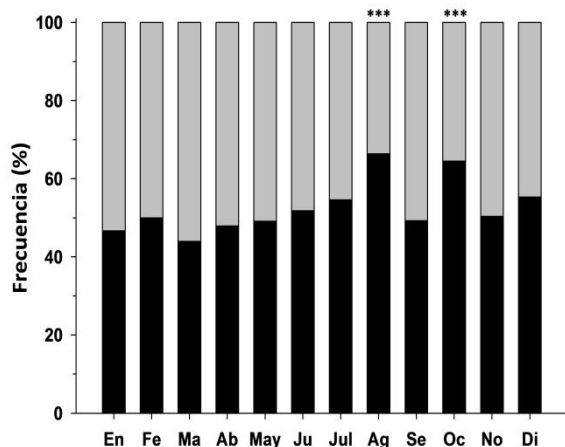


Fig. 24. Proporción de machos (barras negras) y hembras (barras grises) de *Isurus oxyrinchus* a escala mensual. *** = $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N para cada mes: En (15), Fe (4), Ma (91), Ab (265), May (387), Ju (193), Jul (227), Ag (113), Se (65), Oc (93), No (137) y Di (85).

Del total de 1.989 individuos observados durante el período de estudio 1.675 fueron sexados, de los cuales 873 (52,1%) fueron machos y 802 (47,9%) hembras. La proporción sexual (machos:hembras) para la totalidad del período de estudio no mostró un desvío significativo de la relación 1:1 ($\chi^2 = 3,0$, $p > 0,05$). A escala mensual, la proporción sexual se mantuvo estadísticamente equitativa salvo en los meses de agosto y octubre, en donde la proporción de machos fue superior (Figura 24). En base al sistema trimestral convencional, la proporción sexual se mantuvo en forma equitativa durante el verano y el otoño ($\chi^2 = 1,3$, $p > 0,05$; $\chi^2 = 0,3$, $p > 0,05$; respectivamente), mientras que durante el invierno y la primavera la relación fue 1:0,7 ($\chi^2 = 16,2$, $p < 0,01$) y 1:0,8 ($\chi^2 = 4,3$, $p < 0,05$), respectivamente. En base al sistema alternativo, sólo durante el Invierno la proporción sexual (1:0,8) mostró un desvío significativo de la relación 1:1 ($\chi^2 = 7,0$, $p < 0,01$).

La CPUE de los machos y hembras mostraron un patrón muy similar entre sí y para ambos sistemas trimestrales, exhibiendo un máximo durante el otoño (Figura 25). La CPUE, tanto de machos como de hembras, durante el verano, invierno y primavera fueron muy similares para el sistema alternativo, mientras que para el sistema convencional fueron más variables. La temperatura superficial media del mar pareció no afectar la CPUE de ninguno de los sexos durante las distintas estaciones en el período de estudio. Para ambos sistemas, la TSM de los lances positivos fue sensiblemente mayor a la TSM del total de lances durante el invierno y primavera, y menor durante el verano (Figura 25).

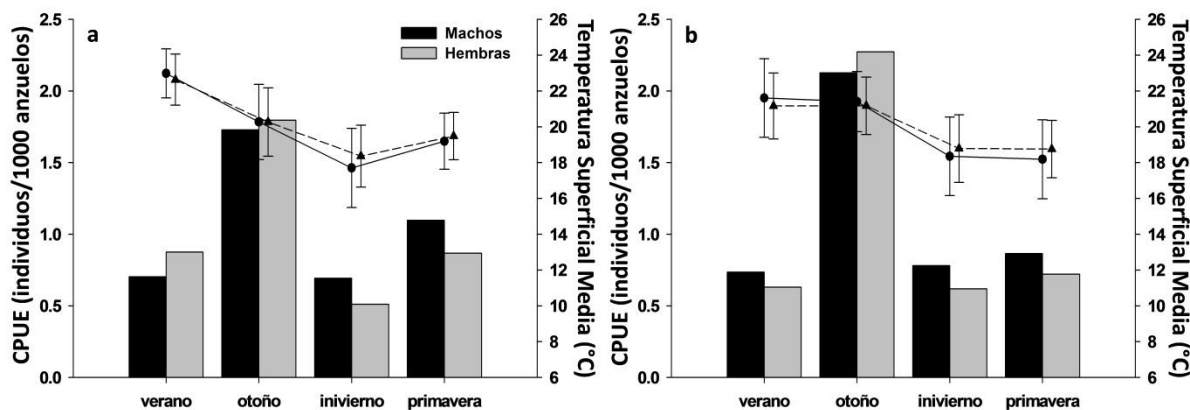


Fig. 25. CPUE trimestral para machos y hembras de *Isurus oxyrinchus* según los sistemas trimestrales convencional (a) y alternativo (b). Se muestran los valores medios (\pm desvío estándar) de la temperatura superficial del mar para el total de lances en cada trimestre (\bullet), así como la temperatura superficial del mar para el total de lances positivos de la (\blacktriangle).

3.3.3. *Carcharhinus brachyurus*

3.3.3.1. CPUE

Durante el período de estudio se observaron un total de 1.565 ejemplares, el equivalente al 4,2% del total de tiburones registrados (Tabla 2). Esta especie fue la tercera tanto en abundancia dentro de la composición de captura como en el porcentaje de ocurrencia en el total de lances (19,8%). La distribución geográfica de los lances positivos para la misma se muestra en la Figura 26a. Del total de ejemplares registrados, el 2,6% ocurrió en la RO y el restante 97,4% en la RPT. La distribución espacial de la CPUE promedio para los 12 años de estudio mostró los niveles más elevados sobre la RPT y niveles inferiores a los 1,00 ind./1.000 anz. en la RO (Figura 26b).

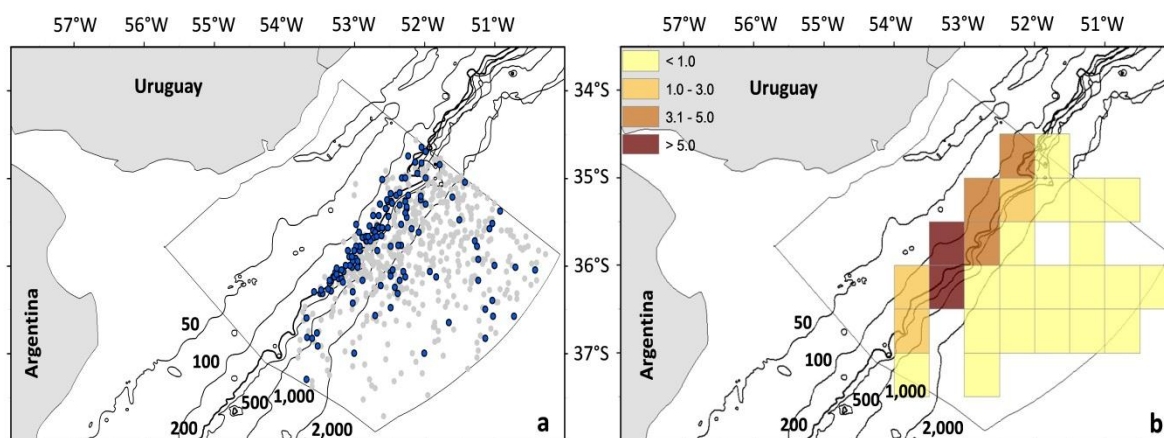


Fig. 26. Ubicación geográfica inicial de los lances positivos para la especie *Carcharhinus brachyurus* (a) y distribución del promedio de la CPUE (ind./1.000 anz.) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009 (b). Los puntos azules y grises refieren respectivamente a los lances positivos y negativos. El polígono señala la Zona Económica Exclusiva uruguaya (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

La CPUE interanual mostró una tendencia relativamente constante, con valores manteniéndose por debajo de los 1,50 ind./1.000 anz. durante todos los años a excepción del 2003 y 2004, en donde los valores alcanzaron los 6,98 y 12,70 ind./1.000 anz., respectivamente (Figura 27a). El valor promedio de CPUE fue de $1,92 \pm 3,91$ ind./1.000 anz. No hubo registros de esta especie durante los primeros 4 años de estudio (1998-2001). A escala mensual se observó un pico durante setiembre, alcanzando los 11,48 ind./1.000 anz. Mayo, junio, agosto y noviembre presentaron valores intermedios, mientras que durante abril, julio, octubre y diciembre la CPUE no superó los 0,30 ind./1.000 anz. (Figura 27b). Ningún ejemplar fue capturado en enero, febrero y marzo durante el período de estudio. Para el sistema trimestral convencional el valor máximo de CPUE se registró durante el

invierno, mientras que durante el verano no se capturó ningún ejemplar. En el sistema alternativo el valor máximo correspondió a la primavera y el mínimo al verano (Figura 27c).

En base al calendario lunar, la CPUE mostró un patrón casi idéntico al mensual. Se observó un máximo durante la luna 9 y valores intermedios durante las lunas 5, 6, 8 y 11. No se capturaron ejemplares durante las primeras 2 lunas, mientras que la CPUE fue menor a los 0,3 ind./1.000 anz. durante las lunas 3, 4, 7 y 12 (Figura 27d). Durante las fases lunares oscura e iluminada la CPUE promedio fue $1,68 \pm 3,33$ ind./1.000 anz. y $1,61 \pm 4,14$ ind./1.000 anz., respectivamente. Considerando únicamente los lances positivos, la CPUE promedio fue $10,39 \pm 10,89$ ind./1.000 anz. para la fase oscura y $9,13 \pm 16,65$ ind./1.000 anz. para la fase iluminada.

Para esta especie, la CPUE no mostró una correlación significativa ($p > 0,05$) con el esfuerzo a ninguna de las escalas temporales estudiadas.

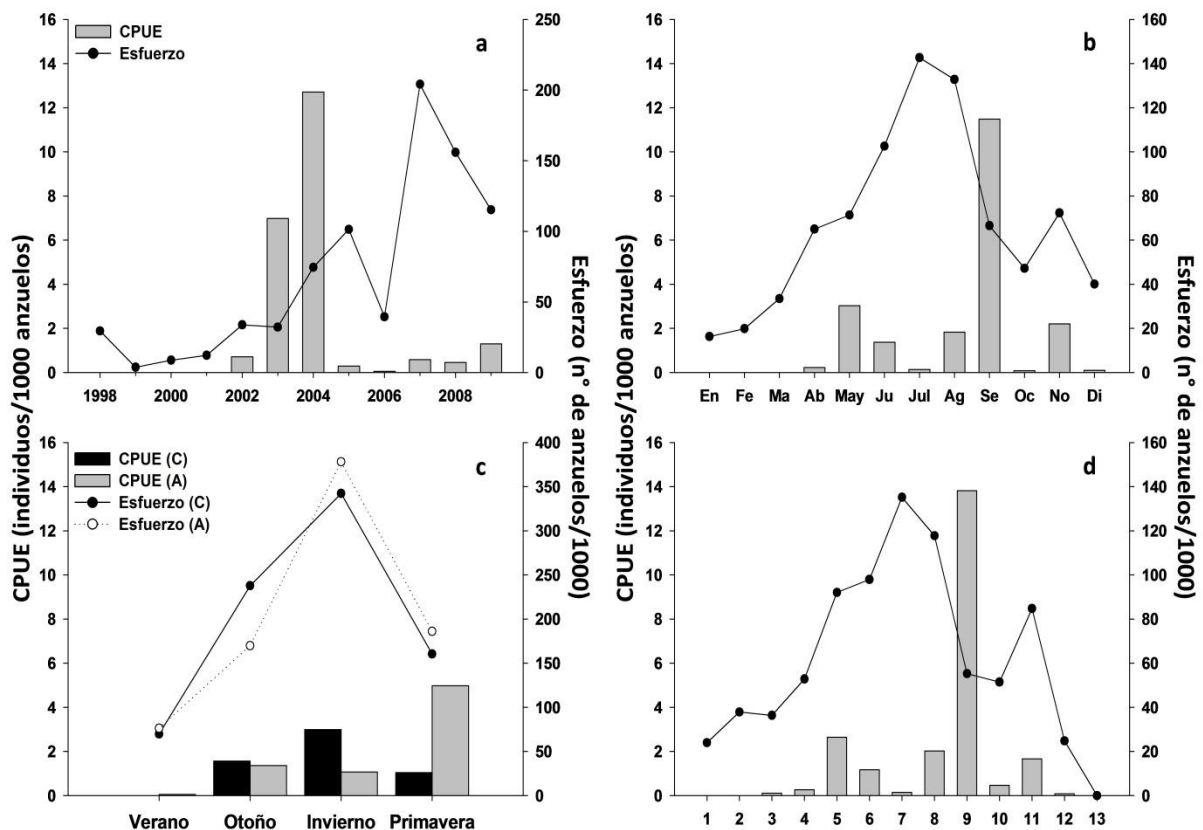


Fig. 27. CPUE de *Carchiarhinus brachyurus* a distintas escalas temporales: anual (a), mensual (b), trimestral (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestrales convencional "(C)" y alternativo "(A)". En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos).

3.3.3.2. Estructura Poblacional

A partir de los datos del PNOFA y las conversiones morfométricas realizadas se contó con información de la talla (en LT) del 72,9% de los machos ($n = 639$) y del 63,0% de las hembras ($n = 302$). A lo largo de este trabajo y para esta especie, siempre que se haga mención de la talla se lo hace en base al LT, a menos que se especifique lo contrario.

La talla de los machos varió entre los 123 y 277 cm, siendo 240 cm la clase de talla más frecuente en los 12 años de estudio (Figura 28). Debido a la ausencia de individuos durante enero, febrero y marzo, y al registro de sólo 4 ejemplares (sexo y talla desconocido) en diciembre, para ambos sistemas trimestrales se presentan sólo los histogramas de tallas para otoño, invierno y primavera (Figura 29). Dentro del sistema convencional, la clase de talla más frecuente fue 240 cm en otoño,

invierno y primavera. Para el sistema alternativo las clases más frecuentes fueron 230 y 240 cm en otoño, y 240 cm en invierno y primavera. Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de los machos varió significativamente entre estaciones (Kruskall-Wallis $p < 0,01$, Tabla 7).

Fig. 28. Histograma de tallas (LT, cm) para machos y hembras de *Carcharhinus brachyurus*. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Lucifora et al. 2005) de machos (200 cm) y hembras (215 cm), respectivamente.

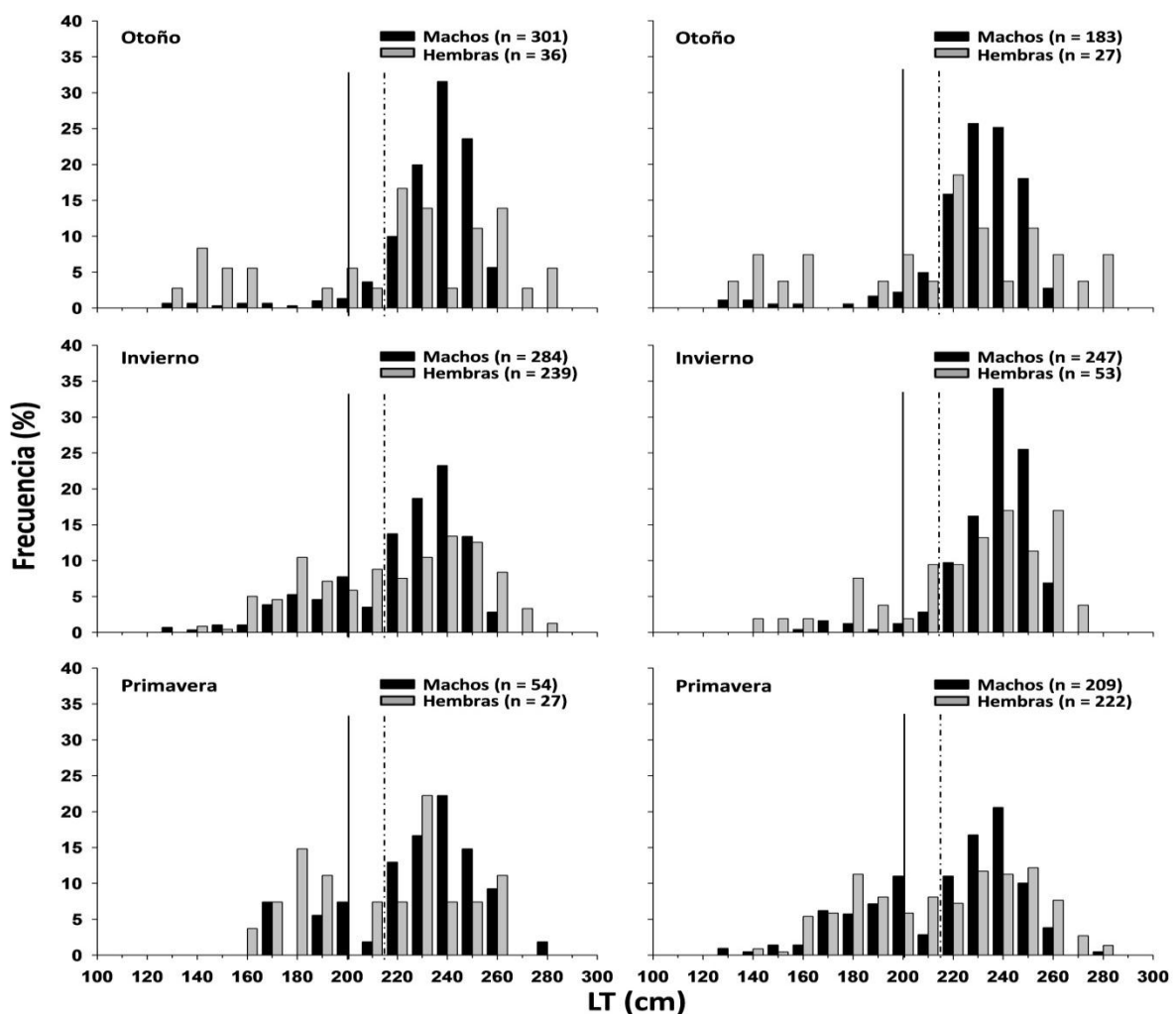
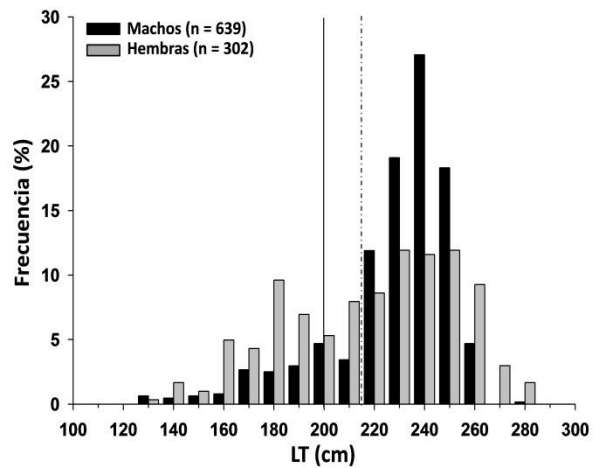


Fig. 29. Histograma de tallas (LT, cm) para *Carcharhinus brachyurus*. A la izquierda y derecha se muestran las distribuciones de tallas de machos y hembras para los distintos trimestres en base al sistema convencional y alternativo, respectivamente. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Lucifora et al. 2005) de machos (200 cm) y hembras (215 cm), respectivamente.

Tabla 7. Resumen de las comparaciones pareadas (prueba de Mann-Whitney) del promedio de tallas entre estaciones para machos (con sombra) y hembras (sin sombra) de *Carcharhinus brachyurus* según los sistemas trimestrales convencional y alternativo. Las diferencias significativas se muestran en negrita.

Sistema Convencional					Sistema Alternativo				
	V	O	I	P		V	O	I	P
V		-	-	-	V		-	-	-
O	-		p << 0.01	p > 0.05	O	-		p << 0.01	p << 0.01
I	-	p > 0.05		p > 0.05	I	-	p > 0.05		p << 0.01
P	-	p > 0.05	p > 0.05		P	-	p > 0.05	p < 0.05	

Durante los 12 años de estudio, la proporción de machos adultos fue ampliamente superior a la de juveniles (1:0,17; $\chi^2 = 326,8$, $p << 0,01$), representando el 85,8% (n = 548) del total de individuos medidos. A escala mensual, la proporción de adultos fue superior a la de juveniles desde mayo a setiembre y durante noviembre (Figura 30), mientras que no se hallaron diferencias significativas durante abril y octubre. Para ambos sistemas trimestrales la proporción de adultos fue superior a la de juveniles durante todas las estaciones a excepción del verano, en donde no se registraron machos de esta especie. Para el sistema convencional las relaciones fueron 1:0,06 ($\chi^2 = 240,4$, $p << 0,01$) en otoño, 1:0,3 ($\chi^2 = 81,3$, $p << 0,01$) en invierno y 1:0,2 ($\chi^2 = 24,0$, $p < 0,01$) en primavera. Para el sistema alternativo la relaciones fueron 1:0,08 ($\chi^2 = 134,7$, $p << 0,01$) en otoño, 1:0,05 ($\chi^2 = 201,3$, $p << 0,01$) en invierno y 1:0,5 ($\chi^2 = 28,4$, $p << 0,01$) en primavera.

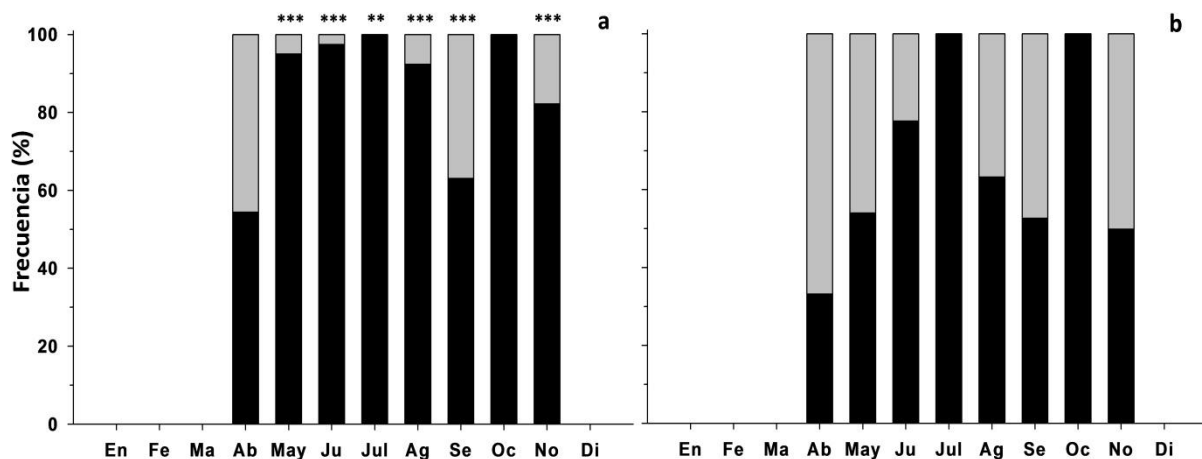


Fig. 30. Proporción de juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) de *Carcharhinus brachyurus* a escala mensual para los machos (a) y hembras (b). *: $p < 0,05$, ***: $p << 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N (machos;hembras) en cada mes: Ab (11;3), May (166;24), Ju (124;9), Jul (9;3), Ag (120;41), Se (155;195), Oc (3;1), No (51;26).

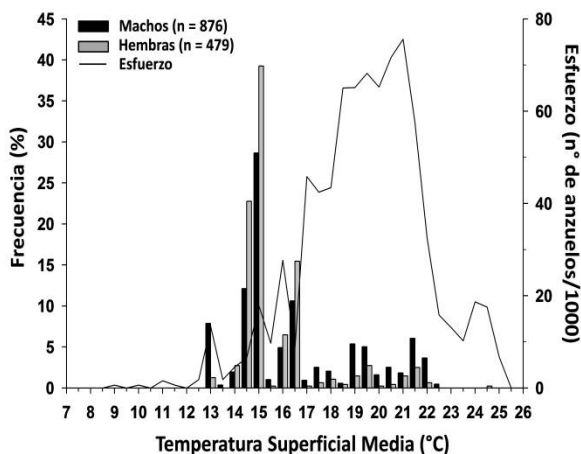


Fig. 31. Esfuerzo y frecuencia de ocurrencia para machos y hembras de *Carcharhinus brachyurus* en función de la temperatura superficial media del mar.

Los machos de esta especie fueron registrados dentro del rango de temperatura de 12,7 a 24,2°C, siendo 14,5 y 15,0°C las clases de temperatura más frecuentes (40,8% del total) (Figura 31). Las clases de 13,0 y 16,6°C también mostraron frecuencias relativamente elevadas (7,9% y 10,6% del total, respectivamente). No se encontró una correlación aparente entre la TSM y el LT de los machos durante el período de estudio ($r_s = -0,03$, $p > 0,05$) (Figura 32a).

La talla de las hembras varió entre 126 y 280 cm, siendo de 230, 240 y 250 cm las clases de talla más frecuentes durante el período de estudio

(Figura 28). Dentro del sistema trimestral convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 220 cm en otoño, 240 y 250 cm en invierno y 230 cm en primavera. Para el sistema alternativo las clases más frecuentes fueron 220 cm en otoño, 240 y 260 cm en invierno y 250 cm en primavera. La talla promedio de las hembras varió significativamente entre estaciones sólo en base al sistema alternativo (Kruskall-Wallis $p << 0,01$, Tabla 7).

Durante el período de estudio, la proporción de hembras adultas no fue significativamente distinta a la de juveniles ($\chi^2 = 3,4$, $p > 0,05$), representando el 55,3% ($n = 167$) del total de individuos medidos. Dichas proporciones tampoco mostraron diferencias significativas a escala mensual (Figura 30b), ni trimestral en base a ninguno de los dos sistemas trimestrales.

Las hembras de esta especie fueron registradas dentro del rango de temperatura de 13,0 a 24,2°C, siendo 14,5 y 15,0°C las clases de temperatura más frecuentes (62,0% del total) (Figura 31). La clase de 16,5°C también mostró una frecuencia relativamente elevada (15,4% del total). No se encontró una correlación entre la TSM y el LT de las hembras durante el período de estudio ($r_s = -0,08$, $p > 0,05$) (Figura 32b).

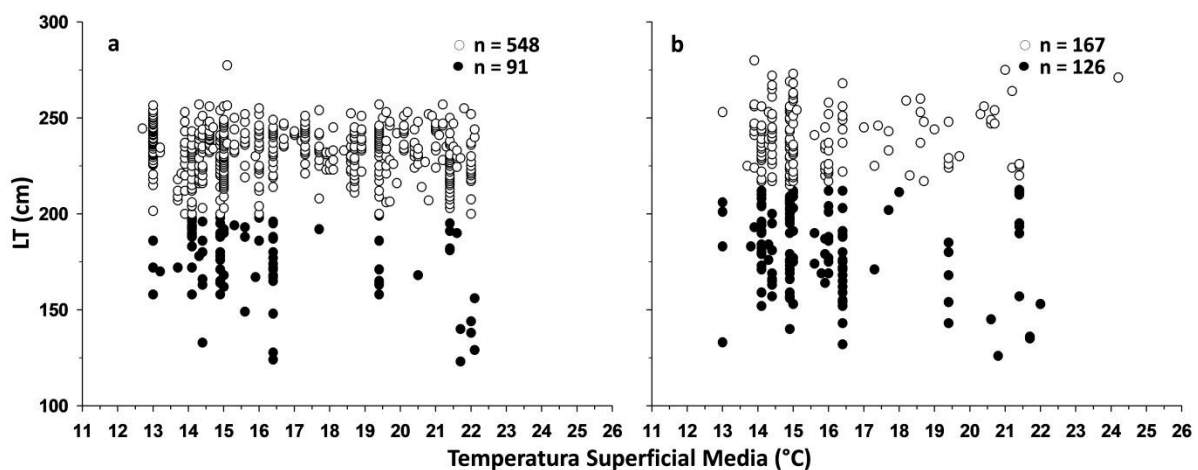


Fig. 32. Temperatura superficial media del mar vs. largo total (LT) de machos (a) y hembras (b) de *Carcharhinus brachyurus*. Los círculos negros y blancos corresponden a juveniles y adultos, respectivamente. Tallas de madurez sexual de machos (200 cm) y hembras (215 cm) según Lucifora et al. (2005).

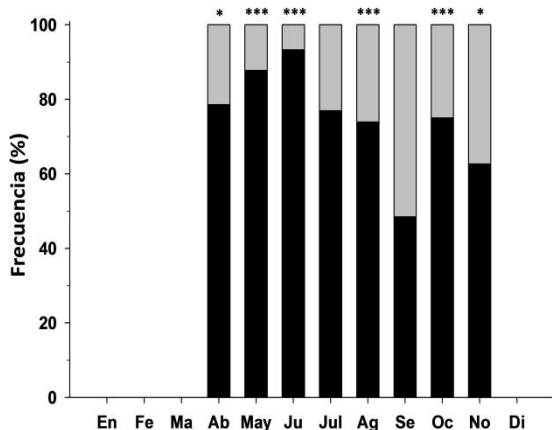


Fig. 33. Proporción de machos (barras negras) y hembras (barras grises) de *Carcharhinus brachyurus* a escala mensual. *: $< 0,05$, p***: $p << 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N para cada mes: Ab (2), May (13), Ju (154), Jul (101), Ag (333), Se (37), Oc (4), No (17) y Di (2).

Del total de 1,565 individuos observados durante el período de estudio 1,355 fueron sexados, de los cuales 876 (64,6%) fueron machos y 479 (35,4%) hembras. La proporción sexual (machos:hembras) para el período 1998-2009 fue de 1:0,5 ($\chi^2 = 116,3$, $p << 0,01$). A escala mensual, la proporción de machos fue significativamente superior a la de hembras de abril a junio, en agosto, octubre y noviembre, no encontrándose diferencias significativas durante los meses restantes (Figura 33). No se observaron individuos de ningún sexo entre enero y marzo. Los únicos cuatro individuos hallados en diciembre no fueron sexados. Según

el sistema trimestral convencional, la proporción de machos fue significativamente superior a la de hembras durante el otoño (1:0,1; $\chi^2 = 219,7$, $p << 0,01$), invierno (1:0,8; $\chi^2 = 10,1$, $p << 0,01$) y

primavera (1:0,6; $\chi^2 = 6,1$, $p < 0,05$). En el sistema alternativo la proporción de machos fue superior durante el otoño (1:0,1; $\chi^2 = 126,0$, $p \ll 0,01$) e invierno (1:0,2; $\chi^2 = 138,9$, $p \ll 0,01$), mientras que no se hallaron diferencias durante la primavera ($\chi^2 = 0,005$, $p > 0,05$).

La CPUE de los machos mostró un patrón distinto en cada sistema trimestral. En el convencional los niveles más elevados ocurrieron durante el otoño e invierno, mientras que para el sistema alternativo ocurrieron durante la primavera (Figura 34). La CPUE de las hembras también varió entre sistemas trimestrales. Los niveles máximos se dieron durante el invierno y la primavera para el sistema convencional y alternativo, respectivamente. La temperatura superficial del mar pareció no afectar la CPUE de ninguno de los sexos durante las distintas estaciones en el período de estudio, aunque los mayores valores se dieron a temperaturas más bajas. Para ambos sistemas, la TSM de los lances positivos fue menor a la TSM del total de lances durante todas las estaciones (Figura 34).

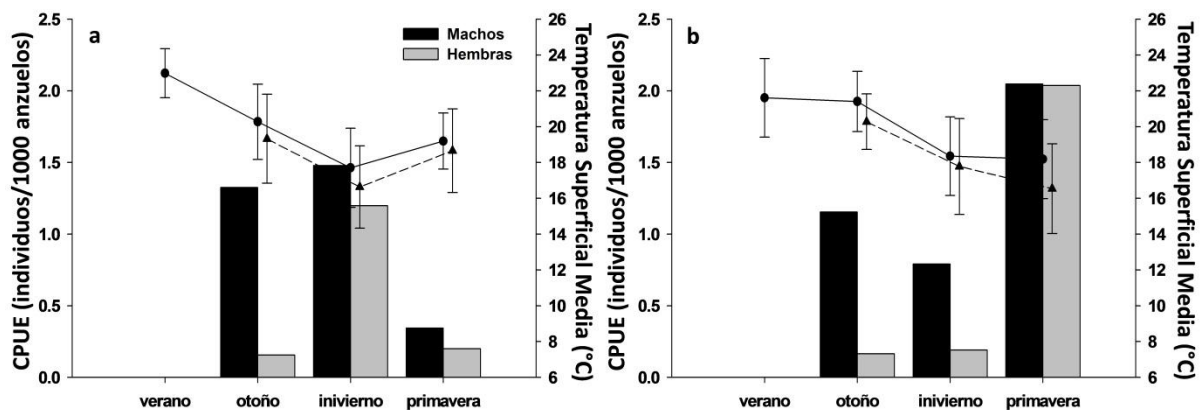


Fig. 34. CPUE trimestral para machos y hembras de *Carcharhinus brachyurus* según los sistemas trimestrales convencional (a) y alternativo (b). Se muestran los valores medios (\pm desvío estándar) de la temperatura superficial del mar para el total de lances en cada trimestre (\bullet), así como la temperatura superficial del mar para el total de lances positivos de la (\blacktriangle).

3.3.4. *Sphyrna zygaena*

3.3.4.1. CPUE

Durante el período de estudio se observaron un total de 1.314 ejemplares, el equivalente al 3,6% del total de tiburones registrados (Tabla 2). *S. zygaena* fue la cuarta especie en cuanto a abundancia dentro de la composición de captura y la quinta en cuanto al porcentaje de ocurrencia en el total de lances (17,5%). La distribución geográfica de los lances positivos para esta especie se muestra en la Figura 35a. Del total de ejemplares registrados, el 8,8% ocurrió en la RO y el restante 91,2% en la RPT, donde a su vez se encontraron los valores más elevados de CPUE en promedio (Figura 35b).

La CPUE interanual presentó un patrón muy irregular a lo largo del período de estudio. El promedio interanual fue $1,90 \pm 2,17$ ind./1.000 anz., con valores fluctuando entre 0,00 y 5,78 ind./1.000 anz. (Figura 36a). A escala mensual la CPUE se mantuvo por debajo de los 2,00 ind./1.000 anz. en la totalidad de los meses a excepción de mayo, en donde se observó un valor aproximadamente 4 veces superior (Figura 36b). En ambos sistemas trimestrales, los mayores niveles de CPUE se observaron durante el otoño, mientras que los niveles más bajos ocurrieron durante el invierno en el sistema convencional y durante el verano en el alternativo (Figura 36c).

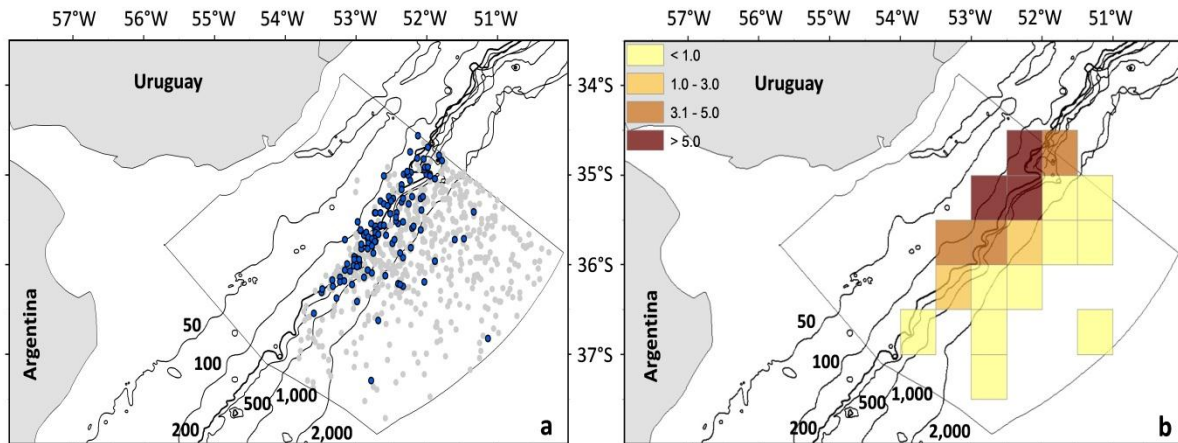


Fig. 35. Ubicación geográfica inicial de los lances positivos para la especie *Sphyrna zygaena* (a) y distribución del promedio de la CPUE (ind./1.000 anz.) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009 (b). Los puntos azules y grises refieren respectivamente a los lances positivos y negativos. El polígono señala la Zona Económica Exclusiva uruguaya (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

El patrón de la CPUE a lo largo del calendario lunar fue similar al mensual, mostrando un pico máximo en la luna 5 y dos otros de menor magnitud durante las lunas 2-3 y 10-11 (Figura 36d). Durante el período de estudio, los niveles de captura durante la fase oscura e iluminada fueron 7.11 ± 17.67 ind./1.000 anz. y 1.63 ± 2.15 ind./1.000 anz., respectivamente. Considerando únicamente los lances positivos, la CPUE promedio fue 15.16 ± 17.71 ind./1.000 anz. para la fase oscura y 10.29 ± 14.13 ind./1.000 anz. para la fase iluminada.

La CPUE no mostró una correlación significativa ($p > 0.05$) con el esfuerzo a ninguno de los niveles temporales estudiados.

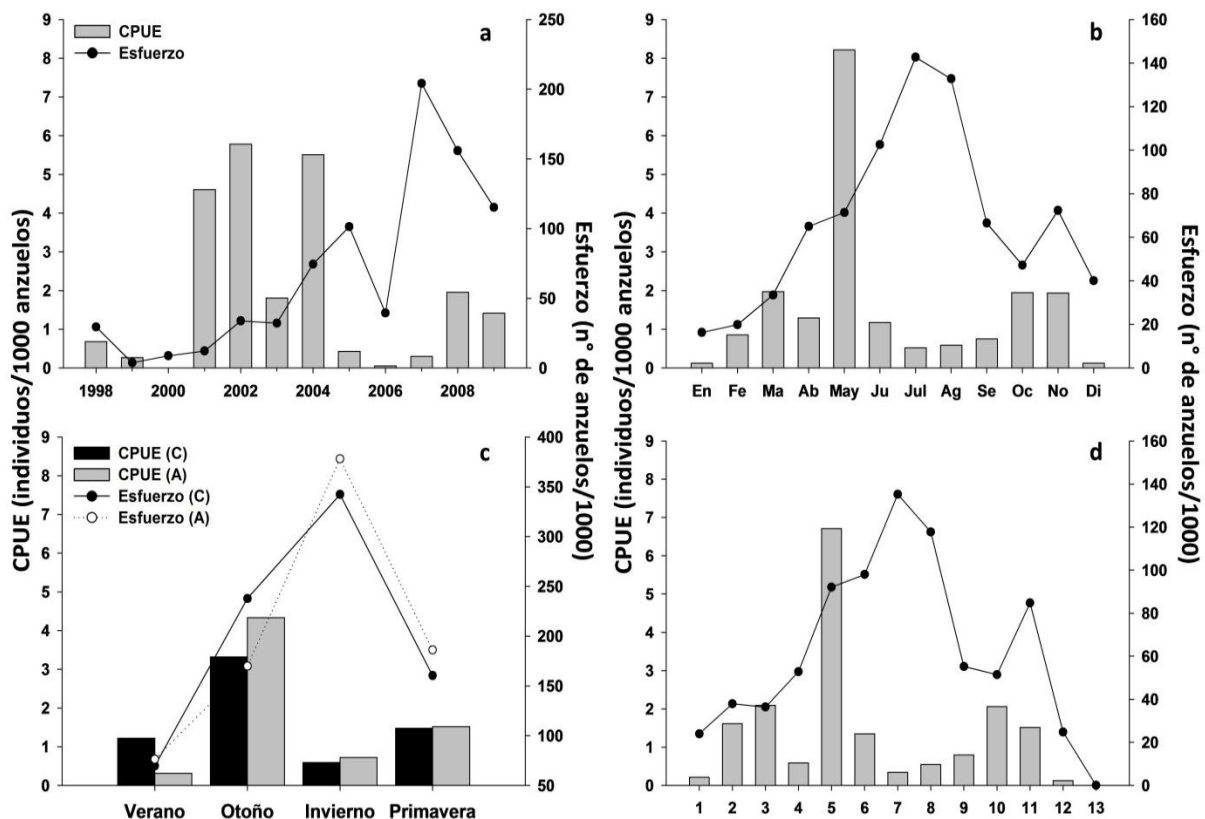


Fig. 36. CPUE para *Sphyrna zygaena* a distintas escalas temporales: anual (a), mensual (b), trimestrial (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestriales convencional "(C)" y alternativo "(A)". En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos).

3.3.4.2. Estructura Poblacional

A partir de los datos del PNOFA y las conversiones morfométricas realizadas se contó con información de la talla (en LT) del 75,8% de los machos (n = 322) y del 79,6% de las hembras (n = 572). A lo largo de este trabajo y para esta especie, siempre que se haga mención de la talla se lo hace en base al LT, a menos que se especifique lo contrario.

La talla de los machos varió entre los 100 y 315 cm, siendo 160, 170 y 180 cm las clases de talla más frecuentes en los doce años de estudio (Figura 37).

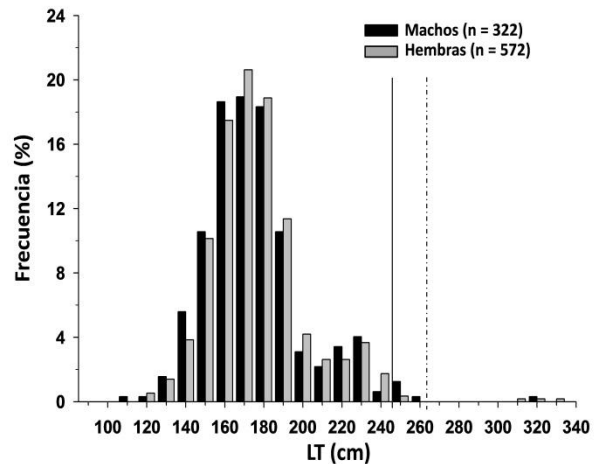


Fig. 37. Histograma de tallas (LT, cm) para machos y hembras de *Sphyrna zygaena*. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Stevens 1984) de machos (250 cm) y hembras (265 cm), respectivamente.

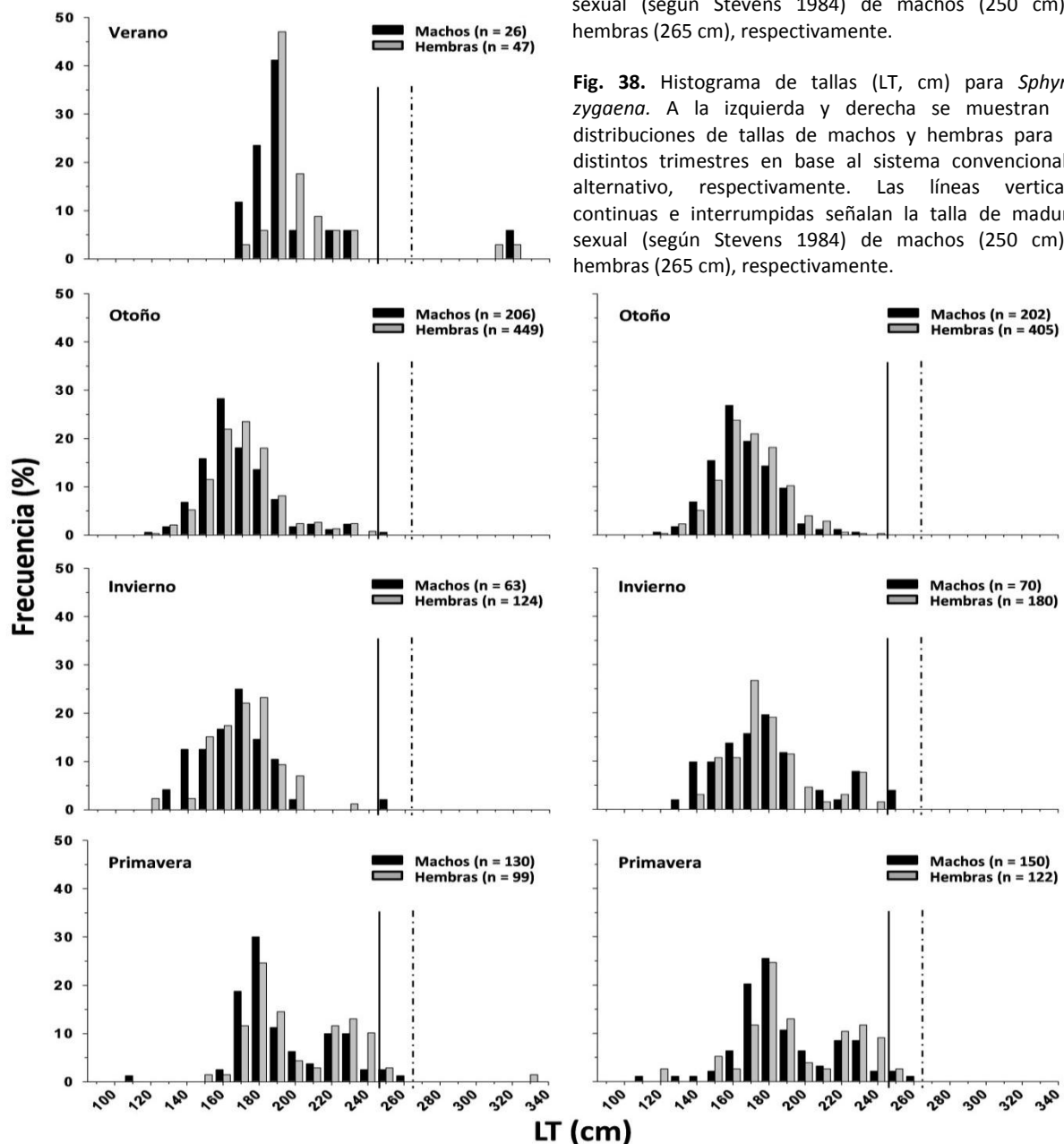


Fig. 38. Histograma de tallas (LT, cm) para *Sphyrna zygaena*. A la izquierda y derecha se muestran las distribuciones de tallas de machos y hembras para los distintos trimestres en base al sistema convencional y alternativo, respectivamente. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Stevens 1984) de machos (250 cm) y hembras (265 cm), respectivamente.

Dentro del sistema convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 190 cm en verano, 160 cm en otoño, 170 cm en invierno y 180 cm en primavera (Figura 38). Debido al escaso número de ejemplares ($n = 2$) con los que se contó con información durante el verano, para el sistema trimestral alternativo sólo se presentan los histogramas de tallas para otoño, invierno y primavera (Figura 38). Para estas tres estaciones, las clases de talla más frecuentes fueron 160 cm en otoño y 180 cm en invierno y primavera. Las tallas de los dos individuos observados durante el verano fueron de 186 y 315 cm. Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de los machos varió significativamente entre estaciones (Kruskal-Wallis $p < 0,01$, Tabla 8).

Tabla 8. Resumen de las comparaciones pareadas (prueba de Mann-Whitney) del promedio de tallas entre estaciones para machos (con sombra) y hembras (sin sombra) de *Sphyrna zygaena* según los sistemas trimestrales convencional y alternativo. Las diferencias significativas se muestran en negrita.

Sistema Convencional				Sistema Alternativo				
	V	O	I	P	V	O	I	P
V		$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p > 0.05$	V	$p < 0.05$	$p > 0.05$	$p > 0.05$
O	$p < 0.01$		$p > 0.05$	$p < 0.01$	O	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$
I	$p < 0.01$	$p > 0.05$		$p < 0.01$	I	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.05$
P	$p > 0.05$	$p < 0.01$	$p < 0.01$		P	$p < 0.05$	$p < 0.01$	$p < 0.01$

Durante los 12 años de estudio, los machos capturados fueron casi en su totalidad juveniles, representando el 99,4% ($n = 320$) del total de individuos medidos. Únicamente dos machos adultos de 256 y 315 cm fueron registrados, ocurriendo durante octubre y febrero, respectivamente. A escala mensual, los machos juveniles estuvieron presentes de febrero a noviembre (Figura 39a).

Los machos de esta especie fueron registrados dentro del rango de temperatura de 13,0 a 24,5°C, siendo las clases de temperatura entre 18,5 y 22,0°C las más frecuentes (78,6% del total) (Figura 40). No se encontró una correlación aparente entre la TSM y el LT de los machos durante el período de estudio ($r_s = 0,05$, $p > 0,05$) (Figura 41a).

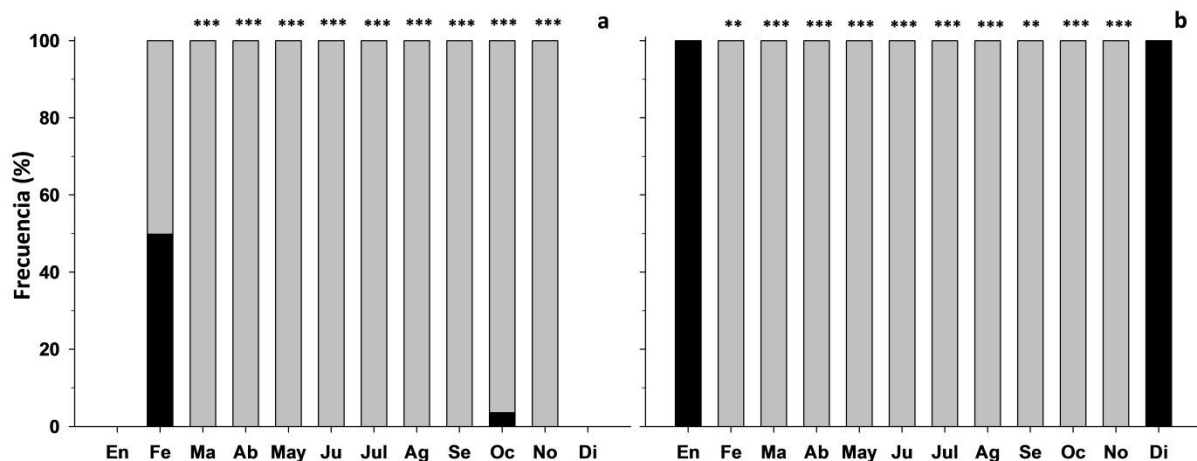


Fig. 39. Proporción de juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) de *Sphyrna zygaena* a escala mensual para los machos (a) y hembras (b). **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N (machos;hembras) en cada mes: En (0;2), Fe (2;8), Ma (15;24), Ab (29;50), May (129;276), Ju (19;57), Jul (15;35), Ag (19;42), Se (14;9), Oc (27;29), No (53;39) y Di (0;1).

La talla de las hembras varió entre 114 y 330 cm, siendo 170 cm la clase de talla más frecuente durante el período de estudio (Figura 37). Dentro del sistema trimestral convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 190 cm en verano, 170 cm en otoño, y 180 cm en invierno y primavera (Figura 38). Debido al escaso número de hembras ($n = 11$) con las que se contó con información durante el verano, para el sistema trimestral alternativo sólo se presentan los histogramas de tallas para otoño, invierno y primavera. Las clases de talla más frecuentes fueron 160 cm en otoño, 170 cm en invierno y 180 cm en primavera (Figura 38). La talla de las hembras registradas en verano varió

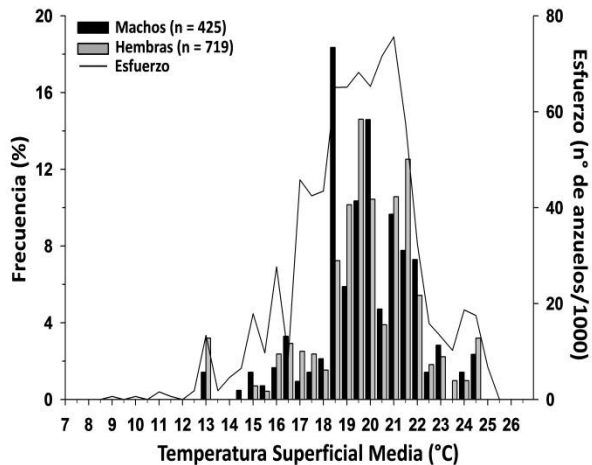


Fig. 40. Esfuerzo y frecuencia de ocurrencia para machos y hembras de *Sphyrna zygaena* en función de la temperatura superficial media del mar.

entre 182 y 330 cm. Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de las hembras varió significativamente entre estaciones (Kruskall-Wallis $p < 0,01$, Tabla 8).

Durante el período de estudio, las hembras capturadas fueron casi en su totalidad juveniles, representando el 99,5% ($n = 569$) del total de individuos medidos. Sólo fueron registradas tres hembras adultas de 301, 314 y 330 cm, ocurriendo las dos primeras en enero y la restante en diciembre. Resulta destacable que dichas hembras hayan sido los únicos ejemplares de esta especie observados durante tales meses. Al igual que para los machos, las hembras juveniles estuvieron presentes de febrero a noviembre (Figura 39b).

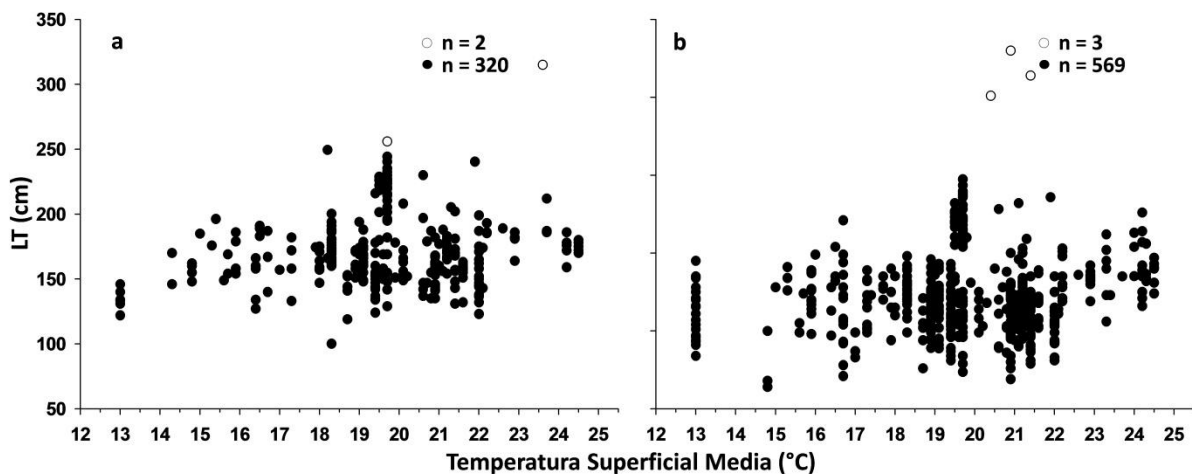


Fig. 41. Temperatura superficial media del mar vs. largo total (LT) de machos (a) y hembras (b) de *Sphyrna zygaena*. Los círculos negros y blancos corresponden a juveniles y adultos, respectivamente. Tallas de madurez sexual de machos (250 cm) y hembras (265 cm) según Stevens (1984).

Las hembras de esta especie fueron registradas dentro del rango de temperatura de 13,0 a 24,5°C, siendo las clases de temperatura entre 18,5 y 22,0°C las más frecuentes (74,8% del total) (Figura 40). No se encontró una correlación aparente entre la TSM y el LT de las hembras durante el período de estudio ($r_s = 0,08$, $p > 0,05$) (Figura 41b).

Del total de 1,314 individuos observados durante el período de estudio 1.144 fueron sexados, de los cuales 425 (37,2%) fueron machos y 719 (62,8%) hembras. La proporción sexual (machos:hembras) para el período 1998-2009 fue de 1:1,7 ($\chi^2 = 75,5$, $p < 0,01$). A nivel mensual, la proporción de machos fue significativamente inferior a la de hembras entre abril y agosto, y superior durante noviembre, no se encontrándose diferencias entre proporciones para los meses restantes (Figura 42). Según el sistema trimestral convencional, la proporción de machos fue significativamente inferior a la de hembras durante el verano (1:1,8; $\chi^2 = 6,0$, $p < 0,05$), otoño (1:2,2; $\chi^2 = 90,1$, $p < 0,01$) e invierno (1:2,0; $\chi^2 = 19,9$, $p < 0,01$), mientras que durante la primavera la proporción de machos fue superior (1:0,8; $\chi^2 = 4,2$, $p < 0,05$). Según el sistema alternativo la proporción de machos fue inferior durante el verano (1:4,0; $\chi^2 = 5,4$, $p < 0,05$), otoño (1:2,0; $\chi^2 = 67,9$, $p < 0,01$), e invierno (1:2,6; $\chi^2 = 48,4$, $p < 0,01$), mientras que no se hallaron diferencias durante la primavera ($\chi^2 = 2,9$, $p > 0,05$).

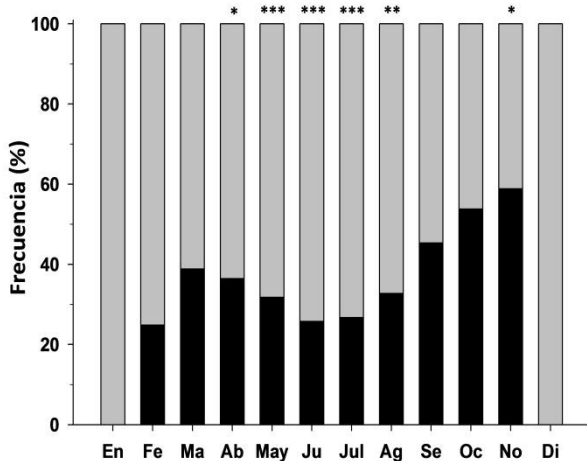


Fig. 42. Proporción de machos (barras negras) y hembras (barras grises) de *Sphyrna zygaea* a nivel mensual. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N para cada mes: En (2), Fe (12), Ma (59), Ab (82), May (461), Ju (112), Jul (67), Ag (76), Se (44), Oc (89), No (139) y Di (1).

La CPUE de los machos fue mayor durante el otoño y la primavera para ambos sistemas trimestrales, aunque las diferencias con los valores de verano e invierno fueron más notorias en el sistema convencional (Figura 43). Los valores más elevados de CPUE de las hembras se observaron durante el otoño en ambos sistemas, mientras que los niveles más bajos ocurrieron en verano e invierno según del sistema convencional y alternativo, respectivamente. La temperatura superficial del mar pareció no afectar la CPUE de ninguno de los sexos durante las distintas estaciones en el período de estudio. Para el sistema convencional, la TSM de los lances positivos fue sensiblemente menor a la TSM del total de lances durante el invierno, mientras que prácticamente no se observaron diferencias en el resto de las estaciones. En el sistema alternativo las diferencias fueron

apreciables durante todas las estaciones salvo en verano (Figura 43).

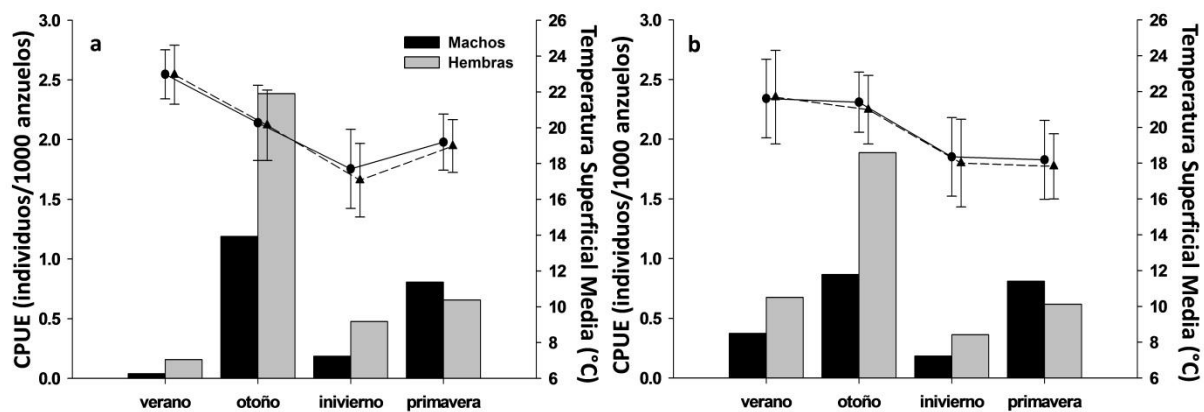


Fig. 43. CPUE trimestral para machos y hembras de *Sphyrna zygaea* según los sistemas trimestrales convencional (a) y alternativo (b). Se muestran los valores medios (\pm desvío estándar) de la temperatura superficial del mar para el total de lances en cada trimestre (●), así como la temperatura superficial del mar para el total de lances positivos de la (▲).

3.3.5. *Carcharhinus signatus*

3.3.5.1. CPUE

Durante el período de estudio se observaron un total de 809 ejemplares, el equivalente al 2,2% del total de tiburones registrados (Tabla 2). *C. signatus* fue la quinta especie en cuanto a abundancia dentro de la composición de captura y la sexta en cuanto al porcentaje de ocurrencia en el total de lances (16,3%). La distribución geográfica de los lances positivos para esta especie se muestran en la Figura 44a. Del total de ejemplares registrados, el 3,0% ocurrió en la RO y el restante 97,0% en la RPT. La distribución espacial de la CPUE promedio para los 12 años de estudio se concentró prácticamente sobre la RPT o en aguas oceánicas próximas (Figura 44b). No se registraron individuos de esta especie en la porción más al Sur del área de estudio.

Posterior al acentuado descenso en el nivel de captura entre 2002 y 2003, la CPUE anual mostró una tendencia general creciente hasta el fin del período de estudio con la excepción del 2007 (Figura 45a). El valor promedio interanual fue $0,81 \pm 0,95$ ind./1.000 anz. No hubo registros de esta especie entre 1999 y 2001, mientras que durante 1998 la CPUE no superó los 0,01 ind./1.000 anz. Mensualmente la CPUE alcanzó su máximo durante marzo (7,46 ind./1.000 anz.) y descendió

progresivamente desde éste hasta julio, mes a partir del cual se observó una tendencia creciente hasta noviembre (Figura 45b). No se hallaron ejemplares durante enero. En base al sistema trimestral convencional, los niveles máximos y mínimos de captura se correspondieron con verano e invierno, respectivamente (Figura 45c). Para el sistema alternativo los niveles máximos y mínimos ocurrieron durante el otoño e invierno, respectivamente.

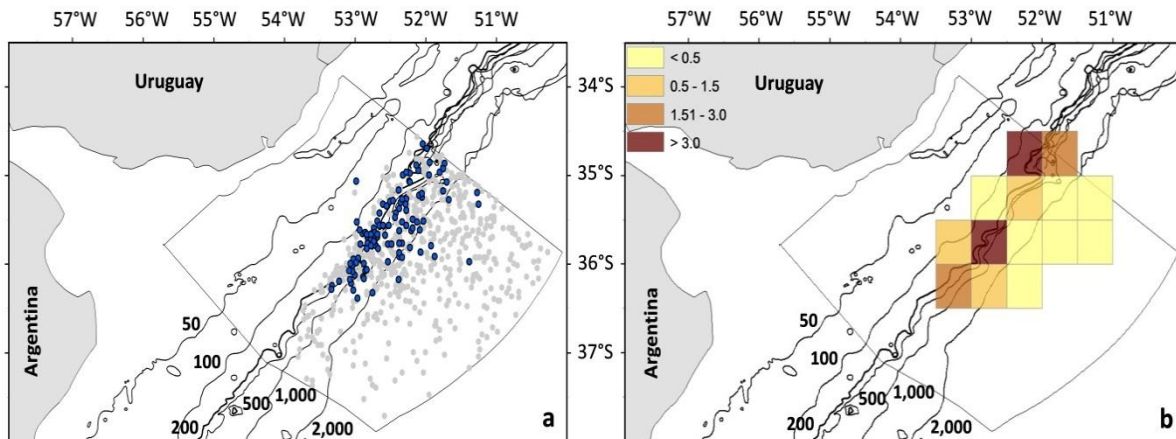


Fig. 44. Ubicación geográfica inicial de los lances positivos para la especie *Carcharhinus signatus* (a) y distribución del promedio de la CPUE (ind./1.000 anz.) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009 (b). Los puntos azules y grises refieren respectivamente a los lances positivos y negativos. El polígono señala la Zona Económica Exclusiva uruguaya (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

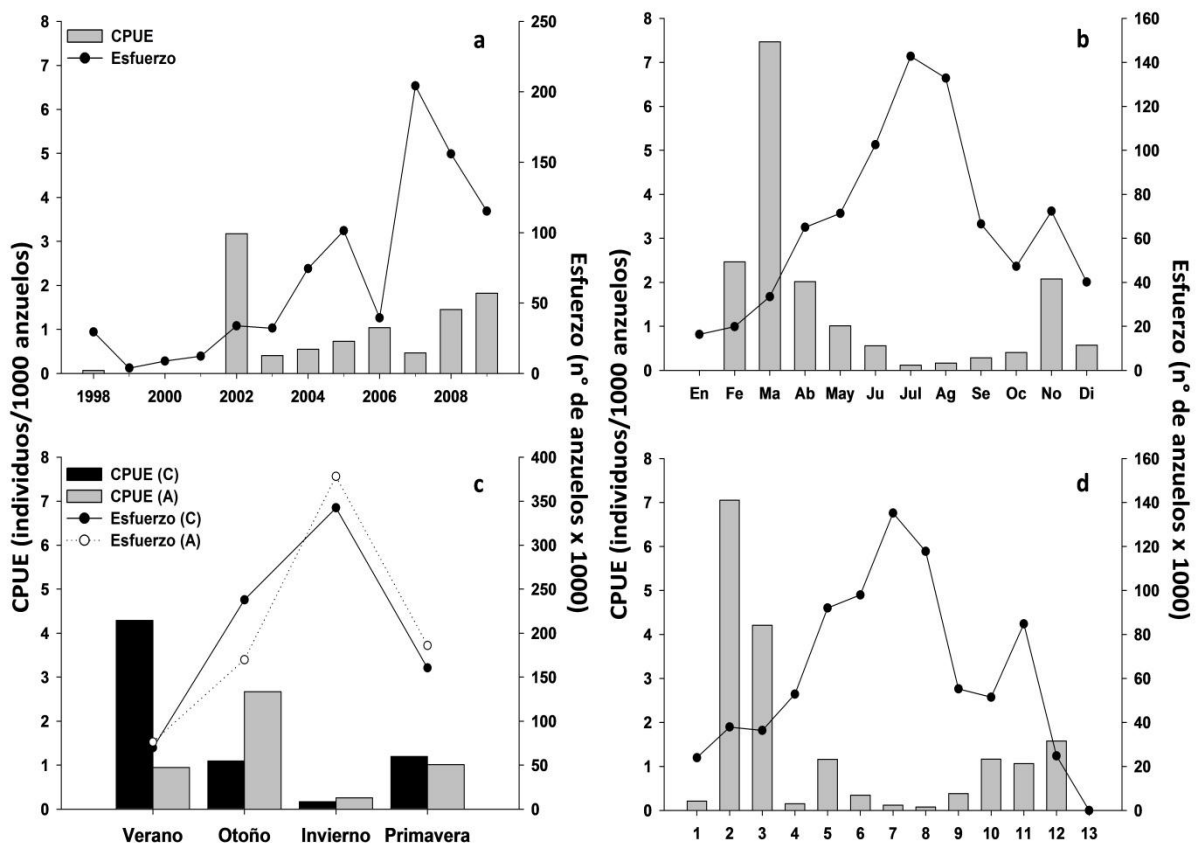


Fig. 45. CPUE de *Carcharhinus signatus* a distintos niveles temporales: anual (a), mensual (b), trimestral (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestrales convencional "(C)" y alternativo "(A)". En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos).

En base al calendario lunar, la CPUE mostró los valores más elevados durante las lunas 2 y 3 (7,05 y 4,21 ind./1.000 anz., respectivamente), y se mantuvo por debajo de los 1,6 ind/1.000 anz. durante las lunas restantes (Figura 45d). Durante las fases lunares oscura e iluminada la CPUE promedio fue

0,98 ± 1,86 ind./1.000 anz. y 0,54 ± 0,91 ind./1.000 anz., respectivamente. Considerando únicamente los lances positivos, la CPUE promedio fue 5,39 ± 4,55 ind./1.000 anz. para la fase oscura y 5,59 ± 5,63 ind./1.000 anz. para la fase iluminada.

Para esta especie, la CPUE no mostró una correlación significativa ($p > 0,05$) con el esfuerzo a ninguna de las escalas temporales estudiadas.

3.3.5.2. Estructura Poblacional

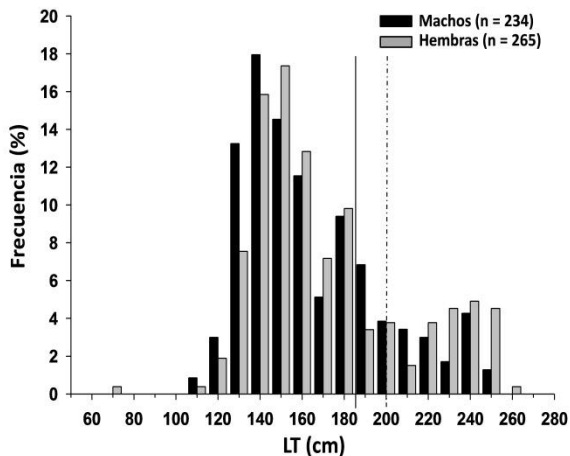


Fig. 46. Histograma de tallas (LT, cm) para machos y hembras de *Carcharhinus signatus*. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Hazin et al. 2000) de machos (185 cm) y hembras (200 cm), respectivamente.

A partir de los datos del PNOFA y las conversiones morfométricas realizadas se contó con información de la talla (en LT) del 79,1% de los machos ($n = 234$) y del 81,3% de las hembras ($n = 265$). A lo largo de este trabajo y para esta especie, siempre que se haga mención de la talla se lo hace en base al LT, a menos que se especifique lo contrario.

La talla de los machos varió entre los 107 y 243 cm, siendo 140 cm la clase de talla más frecuente en los 12 años de estudio (Figura 46). Dentro del sistema convencional, las clases de talla más frecuentes fueron de 180 y 240 cm en verano, 130, 140 y 150 cm en otoño, y 140 cm en invierno y primavera (Figura 47). Debido al bajo número de individuos registrados durante el verano ($n = 8$), para el sistema trimestral

alternativo se presentan sólo los histogramas de tallas para otoño, invierno y primavera. Las tallas más frecuentes fueron 150 cm en otoño y 140 cm en invierno y primavera (Figura 47). La talla de los individuos capturados en verano varió entre 116 y 207 cm.

Durante el período de estudio, la proporción de machos adultos fue inferior a la de juveniles (1:3,8; $\chi^2 = 79,0$, $p << 0,01$), representando el 20,9% ($n = 49$) del total de individuos medidos. A escala mensual, la proporción de adultos no superó en ningún caso a la de juveniles, mientras que esta última fue superior de abril a agosto y durante octubre y noviembre (Figura 48a). No hubo diferencias significativas entre proporciones durante febrero, marzo, setiembre y diciembre, mientras que no ocurrieron capturas de machos adultos durante los meses de enero, febrero, mayo, julio y octubre. Para ambos sistemas trimestrales la proporción de adultos fue inferior a la de juveniles durante todas las estaciones a excepción del verano, donde no se hallaron diferencias significativas. Para el sistema convencional la relaciones fueron 1:1,1 ($\chi^2 = 0,12$, $p > 0,05$) en verano, 1:9,4 ($\chi^2 = 74,2$, $p << 0,01$) en otoño, 1:10,5 ($\chi^2 = 15,7$, $p << 0,01$) en invierno y 1:5,4 ($\chi^2 = 15,1$, $p << 0,01$) en primavera. Para el sistema alternativo la relaciones fueron 1:3,0 ($\chi^2 = 0,16$, $p > 0,05$) en verano, 1:3,0 ($\chi^2 = 40,5$, $p << 0,01$) en otoño, 1:27,0 ($\chi^2 = 24,1$, $p << 0,01$) en invierno y 1:7,0 ($\chi^2 = 18,0$, $p << 0,01$) en primavera.

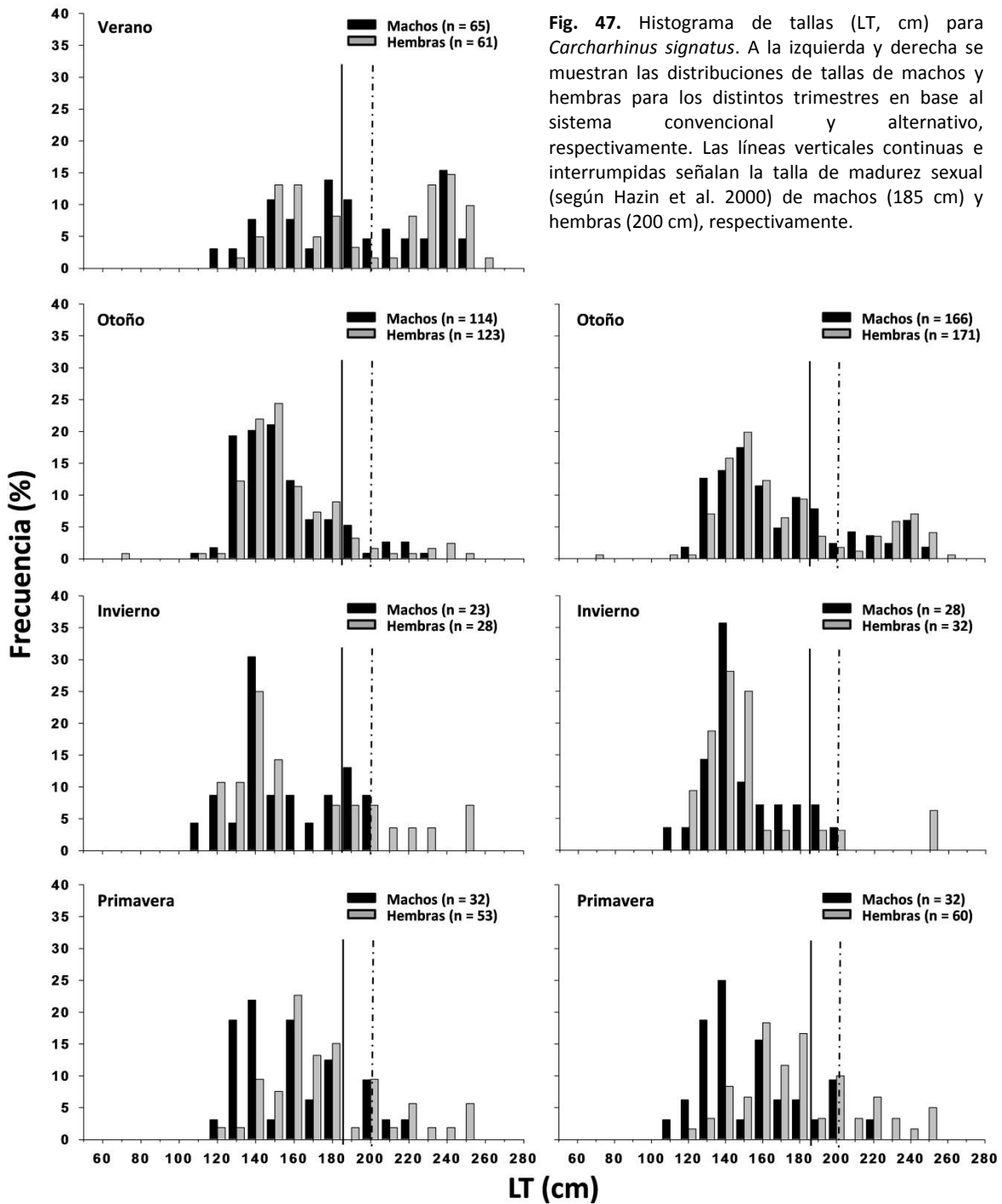


Tabla 9. Resumen de las comparaciones pareadas (prueba de Mann-Whitney) del promedio de tallas entre estaciones para machos (con sombra) y hembras (sin sombra) de *Carcharhinus signatus* según los sistemas trimestrales convencional y alternativo. Las diferencias significativas se muestran en negrita.

	Sistema Convencional				Sistema Alternativo			
	V	O	I	P	V	O	I	P
V		p << 0.01	p << 0.01	p << 0.01		p > 0.05	p > 0.05	p > 0.05
O	p << 0.01		p > 0.05	p > 0.05	p > 0.05		p < 0.01	p < 0.05
I	p << 0.01	p > 0.05		p > 0.05	p > 0.05	p << 0.01		p > 0.05
P	p < 0.01	p << 0.01	p > 0.05		p > 0.05	p < 0.05	p << 0.01	

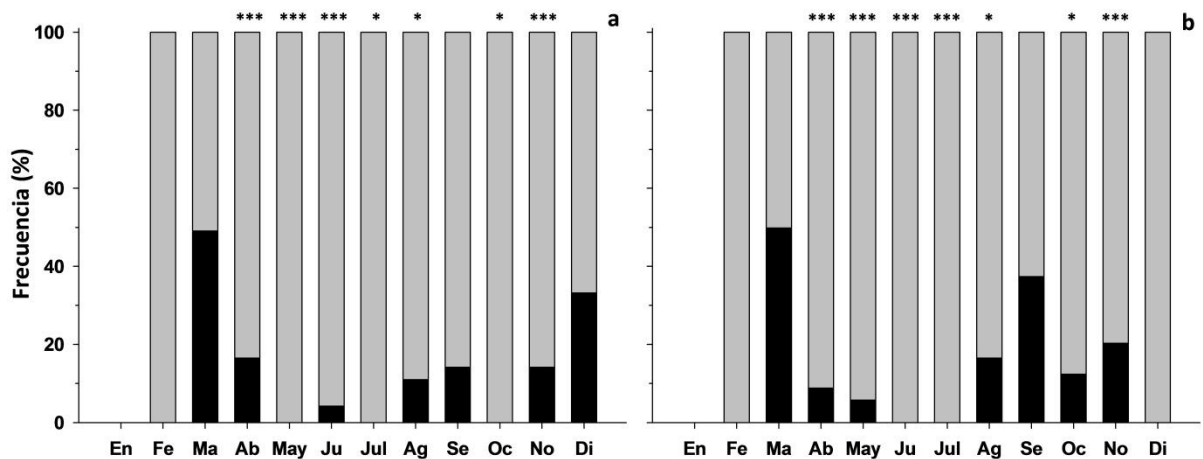


Fig. 48. Proporción de juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) de *Carcharhinus signatus* a escala mensual para los machos (a) y hembras (b). *: $p < 0,05$, ***: $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N (machos;hembras) en cada mes: Fe (2;1), Ma (63;60), Ab (60;67), May (31;34), Ju (23;22), Jul (7;8), Ag (9;12), Se (7;8), Oc (5;8), No (21;44) y Di (6;1).

Los machos de esta especie fueron registrados dentro del rango de temperatura de 13,0 a 24,5°C, siendo 21,5 y 24,5°C las clases de temperatura más frecuentes (22,3% y 16,2% del total, respectivamente) (Figura 49). El LT de los machos mostró una correlación positiva con la TSM ($r_s = 0,42$, $p < 0,01$) (Figura 50a).

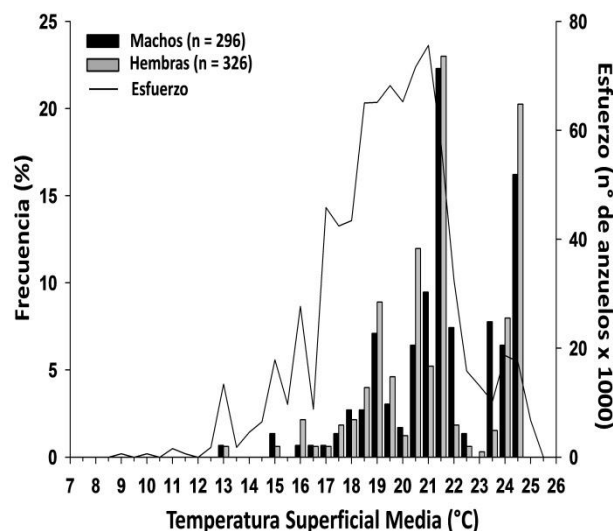


Fig. 49. Esfuerzo y frecuencia de ocurrencia para machos y hembras de *Carcharhinus signatus* en función de la temperatura superficial media del mar.

La talla de las hembras varió entre 68 y 256 cm, siendo de 150 cm la clase de talla más frecuente durante el período de estudio (Figura 46). Dentro del sistema trimestral convencional, las clases de tallas más frecuentes fueron 240 cm en verano, 150 cm en otoño, 140 cm en invierno y 160 cm en primavera (Figura 47). Debido al bajo número de individuos durante el verano ($n = 2$), para el sistema trimestral alternativo se presentan sólo los histogramas de tallas para otoño, invierno y primavera. Las clases más frecuentes fueron 150 cm en otoño, 140 cm en invierno y 160 cm en primavera (Figura 47). Las tallas de las únicas dos hembras registradas en verano fueron 135 y 156 cm.

Durante el período de estudio, la proporción de hembras adultas fue inferior a la de

juveniles (1:4,0; $\chi^2 = 95,4$, $p < 0,01$), representando el 20,0% ($n = 53$) del total de individuos medidos. A escala mensual, al igual que para los machos, la proporción de adultos no superó en ningún caso a la de juveniles, mientras que esta última fue superior de abril a agosto y durante octubre y noviembre (Figura 48b). No ocurrieron capturas de hembras adultas durante los meses de enero, febrero, junio, julio y diciembre. Trimestralmente, la proporción de hembras juveniles fue superior a la de adultos para ambos sistemas trimestrales durante todas las estaciones a excepción del verano, en donde no se hallaron diferencias significativas. Para el sistema convencional la relaciones fueron 1:1,6 ($\chi^2 = 0,9$, $p > 0,05$) en verano, 1:9,9 ($\chi^2 = 1.473,9$, $p < 0,01$) en otoño, 1:31,8 ($\chi^2 = 7.442,3$, $p < 0,01$) en invierno y 1:2,5 ($\chi^2 = 28,3$, $p < 0,01$) en primavera. Para el sistema alternativo no se hallaron hembras adultas durante el verano. Durante las estaciones restantes, la relación fue 1:3,5 ($\chi^2 = 52,8$, $p < 0,01$) en otoño, 1:15,0 ($\chi^2 = 24,5$, $p < 0,01$) en invierno y 1:3,6 ($\chi^2 = 19,3$, $p < 0,01$) en primavera.

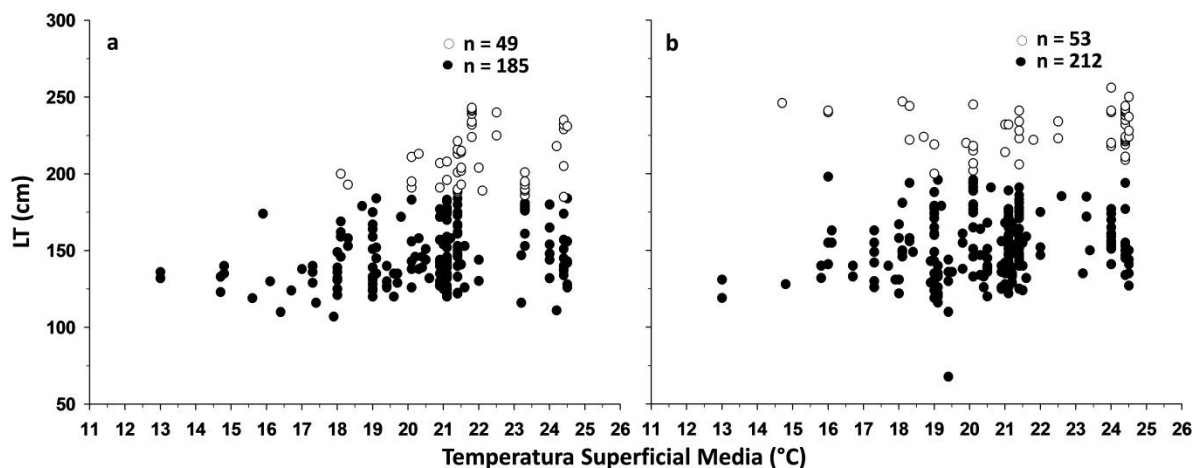


Fig. 50. Temperatura superficial media del mar vs. largo total (LT) de machos (a) y hembras (b) de *Carcharhinus signatus*. Los círculos negros y blancos corresponden a juveniles y adultos, respectivamente. Tallas de madurez sexual de machos (185 cm) y hembras (200 cm) según Hazin et al. (2000).

Las hembras de esta especie fueron registradas dentro del rango de temperatura de 13,0 a 24,5°C, siendo 21,5 y 24,5°C las clases de temperatura más frecuentes (23,0 y 20,2% del total) (Figura 49). El LT de las hembras mostró una correlación positiva con la TSM ($r_s = 0,28$, $p < 0,01$) (Figura 50b).

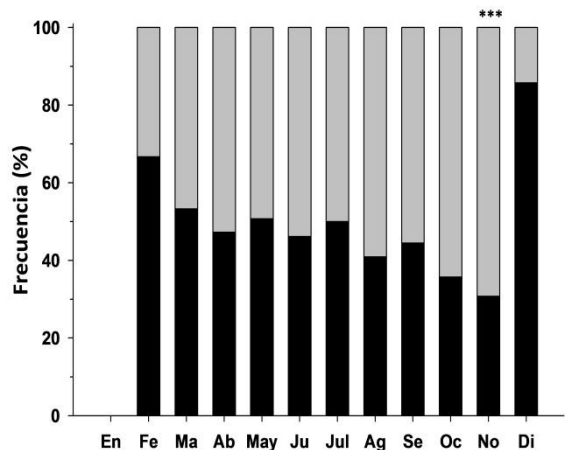


Fig. 51. Proporción de machos (barras negras) y hembras (barras grises) de *Carcharhinus signatus* a nivel mensual. ***: $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N para cada mes: Fe (3), Ma (214), Ab (127), May (71), Ju (52), Jul (16), Ag (22), Se (18), Oc (14), No (78) y Di (7).

Del total de 809 individuos registrados durante el período de estudio 622 fueron sexados, de los cuales 296 (47,6%) fueron machos y 326 (52,4%) hembras. La proporción sexual (machos:hembras) para el período 1998-2009 no mostró un desvío de la relación 1:1 ($\chi^2 = 1,4$, $p > 0,05$). A nivel mensual, la proporción de machos y hembras fue significativamente distinta de la relación 1:1 únicamente durante el mes de noviembre (Figura 51). No se observaron machos ni hembras durante el mes de enero. Según el sistema trimestral convencional, la proporción de sexos se mantuvo equitativa a excepción de la primavera, en donde la proporción de hembras fue mayor (1:1,8; $\chi^2 = 8,5$, $p < 0,01$). Lo mismo ocurrió para el sistema alternativo (1:2; $\chi^2 = 12,6$, $p < 0,01$).

La CPUE de los machos mostró un patrón distinto en cada sistema trimestral. En el convencional, los niveles más elevados se encontraron durante el verano, descendieron progresivamente hasta el invierno y aumentaron en primavera (Figura 52a). En el sistema alternativo, el máximo ocurrió durante el otoño, mientras que los valores durante el resto de las estaciones fueron similares (Figura 52b). La CPUE de las hembras también varió entre sistemas trimestrales observándose el mismo comportamiento que para los machos, aunque dentro del sistema alternativo los valores durante la primavera fueron mayores a los observados durante el verano y el invierno. La temperatura superficial media del mar, tanto para el total de lances como para los lances positivos, pareció relacionarse con el comportamiento de la CPUE dentro del sistema convencional (Figura 52a), pero no dentro del sistema alternativo. En el sistema convencional, la TSM de los lances positivos fue sensiblemente mayor a la TSM del total de lances durante el verano y primavera, y menor durante el otoño e invierno. Un patrón similar se observó para el sistema alternativo, aunque en este caso prácticamente no hubo diferencias entre el promedio de la TSM de los lances positivos y el del total de lances durante el otoño (Figura 48).

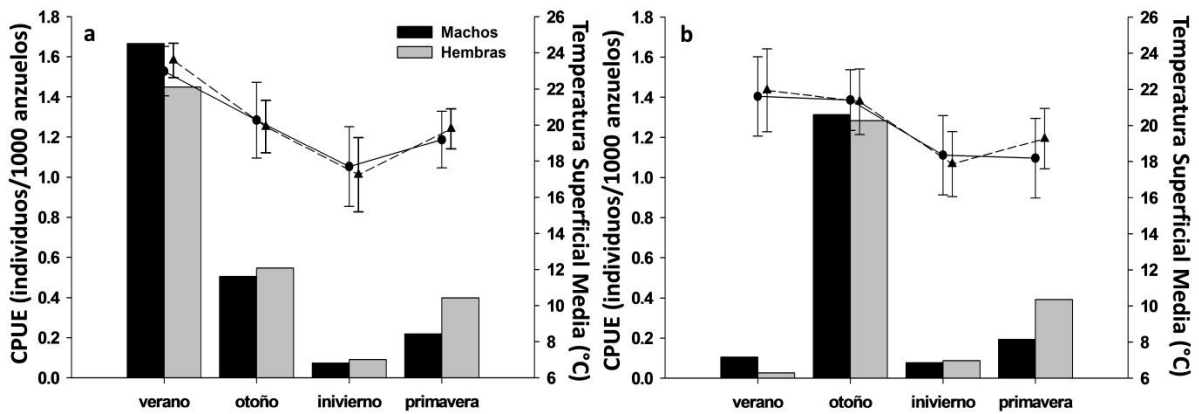


Fig. 52. CPUE trimestral para machos y hembras de *Carcharhinus signatus* según los sistemas trimestrales convencional (a) y alternativo (b). Se muestran los valores medios (\pm desvío estándar) de la temperatura superficial del mar para el total de lances en cada trimestre (●), así como la temperatura superficial del mar para el total de lances positivos de la (▲).

3.3.6. *Lamna nasus*

3.3.6.1. CPUE

El pinocho fue la sexta especie más abundante en la composición de captura de tiburones con un total de 768 ejemplares (2,1% del total), y la cuarta en cuanto al porcentaje de ocurrencia en el total de lances (19,1%) (Tabla 2). La ubicación geográfica de los lances positivos para esta especie se muestra en la Figura 53a. Del total de ejemplares registrados, el 54,2% ocurrió en la RO y el restante 45,8% en la RPT. La distribución espacial de la CPUE promedio para los 12 años de estudio mostró dos regiones distintivas con valores elevados de captura: uno hacia el Sur del área de estudio y sobre la RPT y otro más al Norte y sobre la RO (Figura 53b).

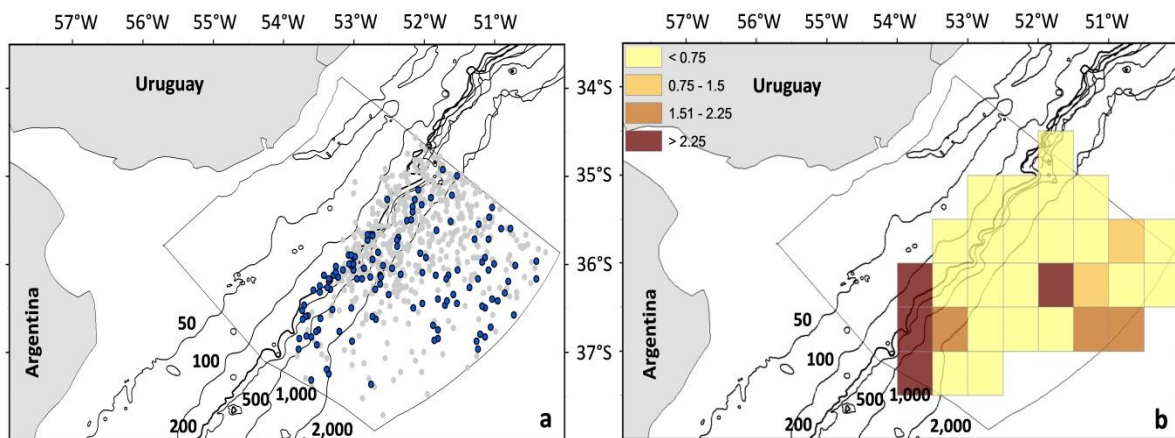


Fig. 53. Ubicación geográfica inicial de los lances positivos para la especie *Lamna nasus* (a) y distribución del promedio de la CPUE (ind./1.000 anz.) en grillas de 30'x30' para el período 1998-2009 (b). Los puntos azules y grises refieren respectivamente a los lances positivos y negativos. El polígono la Zona Económica Exclusiva uruguaya (ZEEU, área de estudio). Se presentan además las isobatas de 50, 100, 200, 500, 1.000 y 2.000 metros.

A escala anual, el promedio de la CPUE fue $0,74 \pm 0,77$ ind./1.000 anz. El valor máximo fue alcanzado en el año 2000 (2,05 ind./1.000 anz.) y el mínimo en los años 1999 y 2006 en los cuales no hubo registros de captura para la especie (Figura 54a). Mensualmente, los valores más altos de CPUE ocurrieron en junio, julio y agosto, alcanzándose el máximo en este último (2,57 ind./1.000 anz.). Setiembre presentó valores intermedios, mientras que los meses restantes mostraron valores inferiores a los 0,30 ind./1.000 anz (Figura 54b). Ningún ejemplar fue capturado en enero, febrero y marzo durante el período 1998-2009. Comparando ambos sistemas trimestrales se observó que los mayores valores de CPUE ocurren durante el invierno y los menores durante el verano en ambos casos (Figura 54c). A diferencia del sistema alternativo, no hubo registros de captura durante el verano en el sistema convencional.

La variación de la CPUE en base al calendario lunar mostró un patrón muy similar al mensual, alcanzando un pico máximo en la luna 8 y manteniéndose por debajo de los 0,50 ind./1.000 anz. entre las lunas 1-5 y 10-12 (Figura 54d). Durante las fases lunares oscura e iluminada la CPUE promedio fue $0,79 \pm 1,03$ ind./1.000 anz. y $0,71 \pm 0,79$ ind./1.000 anz., respectivamente. Considerando únicamente los lances positivos, la CPUE promedio fue $3,33 \pm 2,24$ ind./1.000 anz. para la fase oscura y $3,08 \pm 2,83$ ind./1.000 anz. para la fase iluminada.

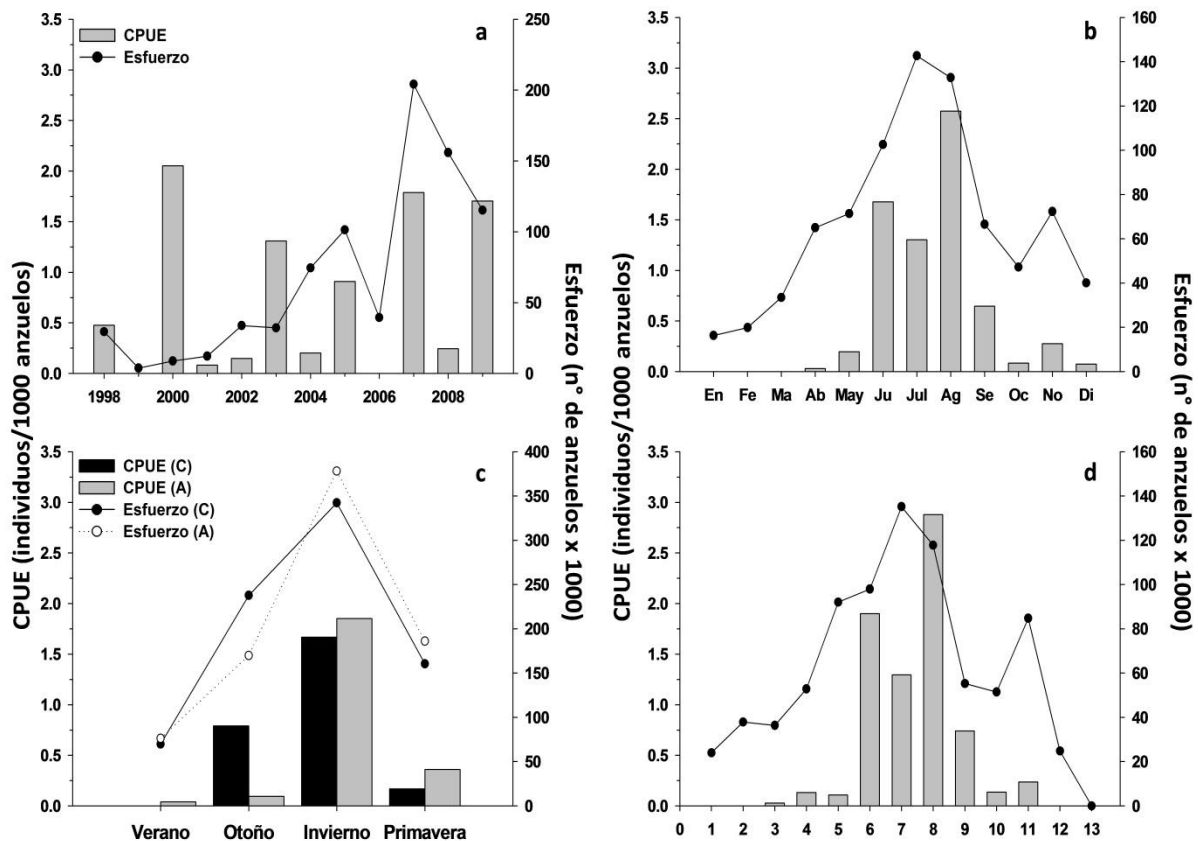


Fig. 54. CPUE de *Lamna nasus* a distintas escalas temporales: anual (a), mensual (b), trimestral (c) y en base al calendario lunar (d). En (c), la CPUE y esfuerzo se muestran para los sistemas trimestrales convencional “(C)” y alternativo “(A)”. En (d), el eje de las X corresponde a las sucesivas lunas llenas de un año lunar (ver materiales y métodos).

A excepción de la CPUE anual y trimestral, tanto la CPUE mensual como la lunar mostraron un correlación significativa con el esfuerzo ($r_s = 0,93$, $p < 0,01$; $r_s = 0,89$, $p < 0,01$; respectivamente). Para ambos sistemas trimestrales, a pesar de haberse observado una relación positiva con el esfuerzo (Figura 54c), la misma no fue significativa ($p > 0,05$).

3.3.6.2. Estructura Poblacional

A partir de los datos del PNOFA y las conversiones morfométricas realizadas se contó con información de la talla (en FL) del 84,2% de los machos ($n = 374$) y del 83,1% de las hembras ($n = 182$). A lo largo de este trabajo y para esta especie, siempre que se haga mención de la talla se lo hace en base al FL, a menos que se especifique lo contrario.

La talla de los machos varió entre los 74 y 226 cm, siendo 180 cm la clase de talla más frecuente en los doce años de estudio (Figura 55). Debido al escaso número de ejemplares con los que se contó con información durante la primavera ($n = 9$) y la ausencia de individuos durante el verano, para el sistema trimestral convencional sólo se presentan los histogramas de tallas de otoño e invierno (Figura 56). De forma similar, para el sistema alternativo, sólo se presentan los histogramas para el invierno y la primavera. Dentro del sistema convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 180 y 190 cm en otoño, y 180 cm en invierno. La talla de los individuos capturados en primavera

varió entre 122 y 162 cm. Para el sistema alternativo las clases más frecuentes fueron 180 y 160 cm en invierno y primavera, respectivamente (Figura 56). La talla de los individuos capturados en otoño varió entre 166 y 196 cm ($n = 12$). Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de los machos varió significativamente entre estaciones (Kruskal-Wallis $p < 0,01$, Tabla 10).

Fig. 55. Histograma de tallas (FL, cm) para machos y hembras de *Lamna nasus*. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Francis & Duffy 2005) de machos (140 cm) y hembras (170 cm), respectivamente.

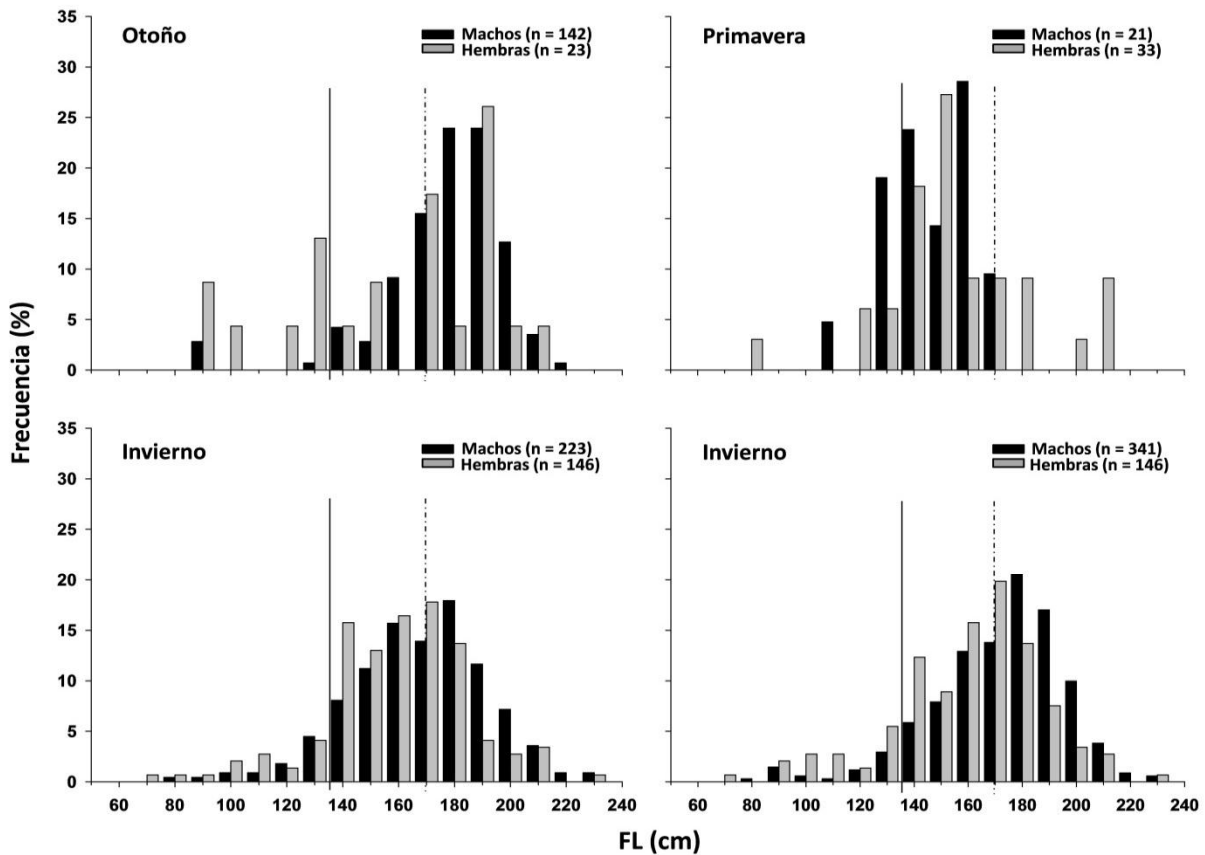


Fig. 56. Histograma de tallas en (FL, cm) para *Lamna nasus*. A la izquierda y derecha se muestran las distribuciones de tallas de machos y hembras para los distintos trimestres en base al sistema convencional y alternativo, respectivamente. Las líneas verticales continuas e interrumpidas señalan la talla de madurez sexual (según Francis & Duffy 2005) de machos (140 cm) y hembras (170 cm), respectivamente.

Tabla 10. Resumen de las comparaciones pareadas (prueba de Mann-Whitney) del promedio de tallas entre estaciones para machos (con sombra) y hembras (sin sombra) de *Lamna nasus* según los sistemas trimestrales convencional y alternativo. Las diferencias significativas se muestran en negrita.

	Sistema Convencional				Sistema Alternativo			
	V	O	I	P	V	O	I	P
V		-	-	-	V	-	-	-
O	-		$p < 0.01$	$p < 0.01$	O	$p > 0.05$	$p > 0.05$	$p < 0.01$
I	-	$p > 0.05$		$p < 0.05$	I	$p > 0.05$	$p > 0.05$	$p < 0.01$
P	-	$p > 0.05$	$p > 0.05$		P	$p > 0.05$	$p > 0.05$	$p > 0.05$

Durante los 12 años de estudio, la proporción de machos adultos fue ampliamente superior a la de juveniles (1:0,1; $\chi^2 = 209,6$, $p < 0,01$), representando el 87,4% (n = 327) del total de individuos medidos. A nivel mensual, los adultos dominaron de mayo a agosto, no hallándose diferencias durante los meses restantes (Figura 57a). No se registraron machos adultos entre diciembre y marzo, mientras que los juveniles ocurrieron de junio a setiembre y durante noviembre. Para el sistema trimestral convencional, la proporción de adultos fue superior a la de los juveniles durante todas las estaciones a excepción de la primavera, donde no se hallaron diferencias significativas. Las relaciones fueron 1:0,08 ($\chi^2 = 101,4$, $p < 0,01$) en otoño, 1:0,17 ($\chi^2 = 110,5$, $p < 0,01$) en invierno, y 1:0,5 ($\chi^2 = 1,0$, $p > 0,05$) en primavera. Para el sistema alternativo los adultos dominaron únicamente durante el invierno (1:0,13; $\chi^2 = 202,8$, $p < 0,01$). No se registraron juveniles durante el otoño, y durante la primavera las proporciones no mostraron diferencias significativas.

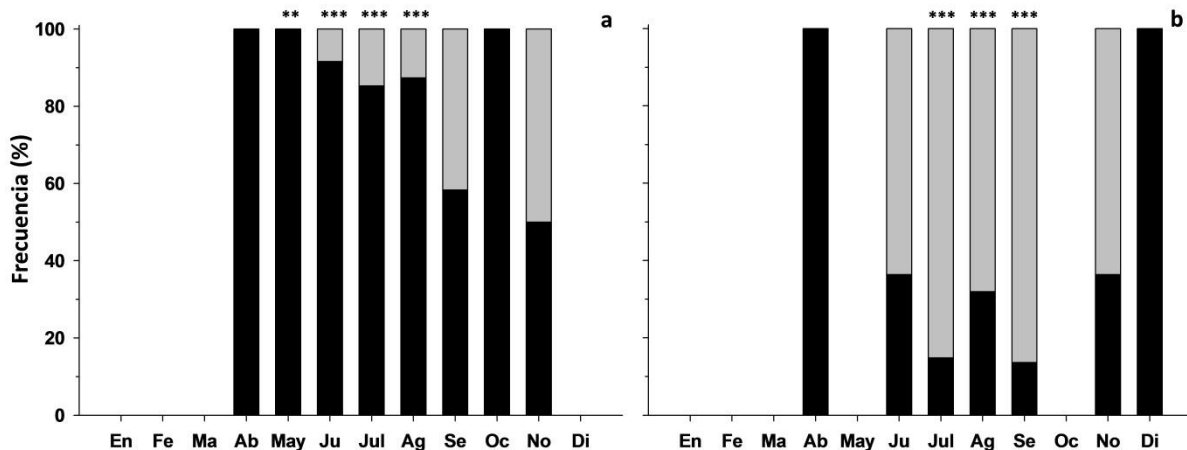


Fig. 57. Proporción de juveniles (barras grises) y adultos (barras negras) de *Lamna nasus* a escala mensual para los machos (a) y hembras (b). **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N (machos;hembras) en cada mes: Ab (1;1), May (10;0), Ju (131;22), Jul (61;27), Ag (150;97), Se (12;22), Oc (3;0), No (6;11) y Di (0;2).

Los machos de esta especie fueron registrados dentro del rango de temperatura de 10,7 a 21,7°C (Figura 58). La mayoría de las capturas ocurrieron a temperaturas $\leq 17,5^\circ\text{C}$ (85,1%), siendo 17,0°C la clase de temperatura más frecuente (31,5%). Las capturas a 13,0, 15,0, 15,5 y 17,5°C también fueron frecuentes (11,0%, 15,1%, 9,5% y 10,4% del total, respectivamente). El FL de los machos mostró una correlación negativa débil, aunque significativa, con la TSM ($r_s = -0,12$, $p < 0,05$) (Figura 59a).

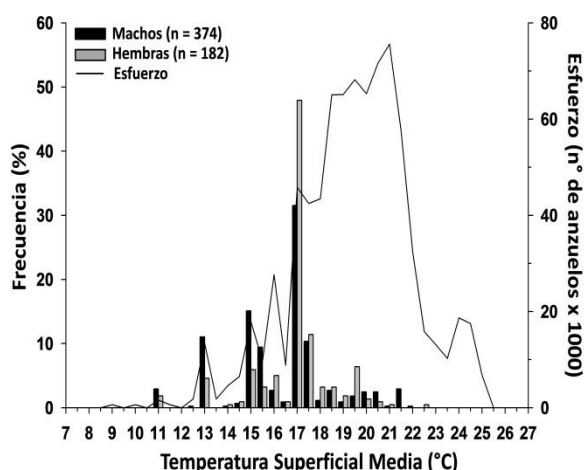


Fig. 58. Frecuencia de ocurrencia para machos y hembras de *Lamna nasus* en función de la temperatura superficial media del mar.

La talla de las hembras varió entre 68 y 221 cm, siendo 170 cm la clase de talla más frecuente durante el período de estudio (Figura 55). Debido al escaso número de ejemplares con los que se contó con información durante la primavera (n = 13) y la ausencia de individuos durante el verano, para el sistema trimestral convencional sólo se presentan los histogramas de tallas para otoño e invierno (Figura 56). De forma similar, debido al escaso número de ejemplares durante el verano (n = 2) y otoño (n = 1), para el sistema alternativo sólo se presentan los histogramas correspondientes a invierno y primavera. Dentro del sistema trimestral convencional, las clases de talla más frecuentes fueron 190 y 170 cm para el otoño e invierno, respectivamente. La talla de los individuos capturados en primavera varió entre 115 y 214 cm. Para el sistema alternativo las clases más frecuentes fueron 170 en invierno y 150 cm en primavera (Figura 56). Las tallas de los dos

individuos observados durante el verano fueron de 193 y 214 cm, mientras que la talla del único individuo capturado en otoño fue de 190 cm. Para ambos sistemas trimestrales la talla promedio de las hembras no varió significativamente entre estaciones (Kruskall-Wallis $p > 0.05$).

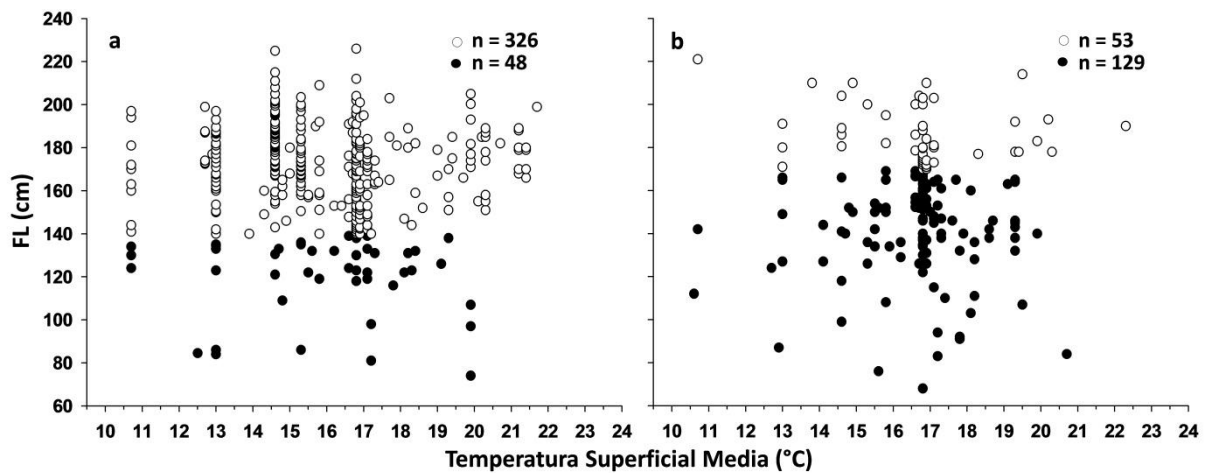


Fig. 59. Temperatura superficial media del mar vs. largo horquilla (FL) de machos (a) y hembras (b) de *Lamna nasus*. Los círculos negros y blancos corresponden a juveniles y adultos, respectivamente. Tallas de madurez sexual de machos (140 cm) y hembras (170 cm) según Francis & Duffy (2005).

Durante el período de estudio, la proporción de hembras adultas fue inferior a la de juveniles (1:2,4; $\chi^2 = 31,7$, $p < 0,01$), representando el 29,1% ($n = 53$) del total de individuos medidos. A nivel mensual, la proporción de juveniles fue superior a la de adultos entre julio y setiembre, no hallándose diferencias significativas durante los meses restantes (Figura 57b). No se registraron hembras adultas entre enero y marzo, y durante mayo y octubre, mientras que las hembras juveniles estuvieron ausentes entre diciembre y mayo, y durante octubre. En base al sistema trimestral convencional, la proporción de hembras juveniles fue superior a la de adultos únicamente durante el invierno, mientras que según el sistema alternativo esto también ocurrió durante la primavera. Para el sistema convencional las relaciones fueron 1:0,6 ($\chi^2 = 1,1$, $p > 0,05$) en otoño, 1:2,9 ($\chi^2 = 33,6$, $p < 0,01$) en invierno y 1:1,2 ($\chi^2 = 0,08$, $p > 0,05$) en primavera. Para el sistema alternativo las relaciones fueron 1:2,4 ($\chi^2 = 24,7$, $p < 0,01$) en invierno, y 1:3,7 ($\chi^2 = 10,9$, $p < 0,01$) en primavera. No se registraron hembras juveniles durante el verano y otoño de este sistema trimestral.

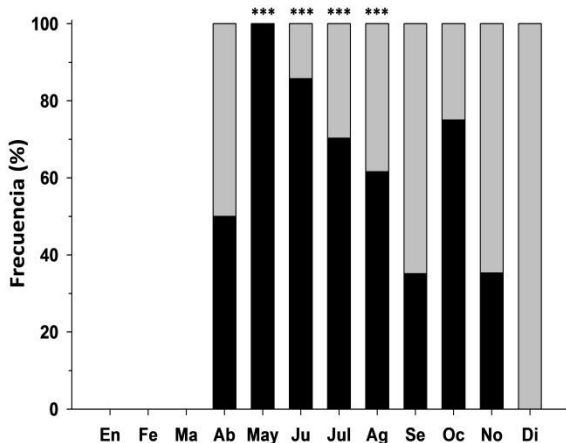


Fig. 60. Proporción de machos (barras negras) y hembras (barras grises) de *Lamna nasus* a nivel mensual. ***. $p < 0,01$ para el test de chi-cuadrado (χ^2). N para cada mes: Ab (2), May (13), Ju (154), Jul (101), Ag (333), Se (37), Oc (4), No (17) y Di (2).

Las hembras fueron registradas dentro del rango de temperatura de 10,6 a 22,3°C, habiéndose encontrado al 59,4% de ellas entre los 17,0 y 17,5°C (Figura 58). No se encontró una correlación aparente entre la TSM y el FL de las hembras durante el período de estudio ($r_s = -0,08$, $p > 0,05$) (Figura 59b).

Del total de 786 individuos observados durante el período de estudio 663 fueron sexados, de los cuales 444 (67,0%) fueron machos y 219 (33,0%) hembras. La proporción sexual (machos:hembras) para el período 1998-2009 fue de 1:0,5 ($\chi^2 = 76,3$, $p < 0,01$). A escala mensual, la proporción de machos fue significativamente superior a la de hembras entre mayo y agosto, no encontrándose diferencias significativas entre proporciones para los meses restantes (Figura 60). No se

observaron individuos de ningún sexo entre enero y marzo, mientras que durante el mes de mayo sólo se registraron machos y durante diciembre sólo hembras. Según el sistema trimestral convencional, la proporción de machos fue significativamente superior a la de hembras durante el otoño (1:0,2; $\chi^2 = 89,5$, $p << 0,01$) e invierno (1:0,6; $\chi^2 = 24,3$, $p << 0,01$), mientras que durante la primavera no se hallaron diferencias ($\chi^2 = 1,1$, $p > 0,05$). En el sistema alternativo la proporción de machos fue superior durante el otoño (1:0,07; $\chi^2 = 12,3$, $p << 0,01$), e invierno (1:0,4; $\chi^2 = 87,8$, $p << 0,01$), mientras que no se hallaron diferencias durante el verano ($\chi^2 = 2,0$, $p > 0,05$) y la primavera ($\chi^2 = 3,4$, $p > 0,05$).

La CPUE de los machos mostró los mayores valores durante el invierno y el otoño en base al sistema convencional y únicamente durante el invierno en base al sistema alternativo (Figura 61). En el caso de las hembras la CPUE fue máxima durante el invierno y considerablemente menor durante el resto de las estaciones según ambos sistemas trimestrales (Figura 56), aunque no hubo capturas durante el verano del sistema convencional. La temperatura superficial del mar pareció no afectar la CPUE de ninguno de los sexos durante las distintas estaciones en el período de estudio. Para ambos sistemas, la TSM de los lances positivos fue menor a la TSM del total de lances durante todas las estaciones.

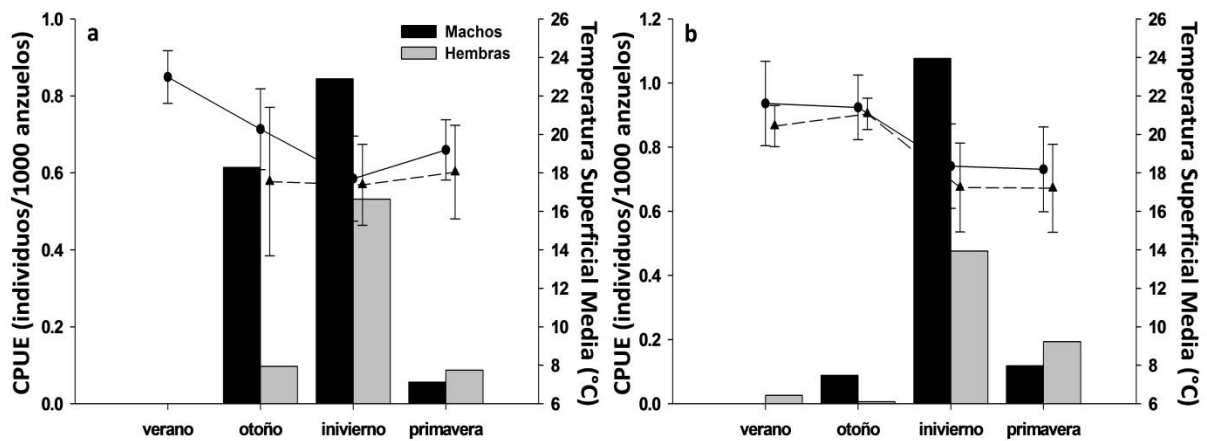


Fig. 61. CPUE trimestral para machos y hembras de *Prionace glauca* según los sistemas trimestrales convencional (a) y alternativo (b). Se muestran los valores medios (\pm desvío estándar) de la temperatura superficial del mar para el total de lances en cada trimestre (\bullet), así como la temperatura superficial del mar para el total de lances positivos de la (\blacktriangle).

4. DISCUSIÓN

4.1. CPUE

Numerosas especies de tiburones son capturadas mayoritariamente en forma incidental por buques palangreros a nivel mundial (Bonfil 1994; Buencuerpo et al. 1998; Francis 2001; Beerkircher et al. 2002; Megalofonou et al. 2005; Basson et al. 2007; Cortés et al. 2007; Camhi et al. 2008; Gilman et al. 2008; Hazin et al. 2008; Mandelman et al. 2008; Petersen et al. 2008). La proporción relativa del total de tiburones dentro de la captura total de los buques de palangre varía según la pesquería y la región, llegando a representar en ocasiones menos del 5% (Megalofonou et al. 2005), o hasta incluso más del 85% durante ciertos períodos del año (Aires-da-Silva et al. 2008a). En el presente trabajo, la captura de tiburones correspondió casi al 58% de la captura total de la flota. Este valor es muy similar al reportado por Amorim et al. (1998) sobre una región al Norte del área de estudio durante 1993, donde los tiburones constituyeron alrededor del 60% de la captura total. Al igual que en otras pesquerías alrededor del globo, este porcentaje está sujeto a grandes variaciones debido a cambios en los precios del mercado y/o en la abundancia de las especies de mayor valor comercial a lo largo de los años, lo cual a su vez se traduce en un tasa variable de descarte y en la existencia de un esfuerzo dirigido a la pesca de tiburones durante al menos ciertos períodos de tiempo (Domingo et al. 1997; Amorim et al. 1998, 2002; Aires-da-Silva et al. 2008a; Pons & Domingo 2009). Dado que en este trabajo el número total de tiburones incluye al descarte, es poco probable que éste se encuentre influenciando la serie temporal de la CPUE. Por su parte, el esfuerzo no mostró correlación con la variación interanual de la CPUE del total de tiburones salvo a partir del 2006 (Figura 3a). Parte de esta variación probablemente sea producto de un mayor o menor esfuerzo dirigido a los tiburones durante los distintos años. Contrariamente a lo observado a nivel anual, tanto la serie mensual como las trimestrales mostraron una clara relación con el esfuerzo, observándose un aumento en la CPUE de verano a invierno, y un descenso en la primavera (Figura 3b, c). Dado que el tiburón azul constituyó en promedio el 74% de la captura total por año, el patrón general de la CPUE del total de tiburones se halló fuertemente influenciado por la presencia de esta especie y su variación temporal. Del mismo modo, a pesar de haberse observado un mayor esfuerzo sobre la RPT, la gran abundancia y carácter propiamente oceánico de esta especie (Nakano & Seki 2003; Nakano & Stevens 2008) explican los valores más elevados de la CPUE sobre la RO.

La intención de analizar el patrón de variación temporal de la CPUE en base al calendario lunar surge del hecho de que éste, a diferencia del calendario gregoriano, se divide según los ciclos lunares, los cuales presentan la potencialidad de ser percibidos por los organismos. Durante 1998-2009 el patrón de la CPUE descrito en base al calendario lunar mostró gran similitud con el basado en el calendario gregoriano (Figura 3b, d), aunque en el primero el mismo parece más suavizado. La influencia de la luna en el comportamiento de ciertas especies de peces, incluyendo a los tiburones, ha sido contemplada por varios investigadores en relación al efecto de la iluminación de la misma sobre la abundancia y la distribución vertical de los organismos (Bigelow et al. 1999; West & Stevens 2001; Lowry et al. 2007; Petersen et al. 2008; Poisson et al. 2010; Campana et al. 2011). Muchas especies de tiburones exhiben comportamientos diferenciales entre el día y la noche, efectuando migraciones verticales más profundas y prolongadas durante el día (e.g. West & Stevens 2001; Vetter et al. 2008; Stevens et al. 2010; Campana et al. 2011). Estos patrones verticales del movimiento son generalmente explicados como una respuesta comportamental de los depredadores frente a las migraciones verticales que efectúan sus presas en función de la intensidad de la luz (Hays 2003 y referencias allí citadas). El mismo razonamiento puede realizarse al comparar la intensidad de luz entre una noche con luna llena y otra con luna nueva y, de hecho, algunos estudios de telemetría han demostrado que durante eventos de luna llena, algunas especies de tiburones se encuentran a profundidades significativamente mayores que las observadas durante otras fases lunares (West & Stevens 2001; Campana et al. 2011). Sin embargo, los valores de CPUE calculados en el presente estudio fueron muy similares entre fases. Esto podría ser producto de que aun existiendo una diferencia comportamental, las especies no alcancen profundidades lo suficientemente grandes

como para quedar por fuera del alcance del arte de pesca, o bien el tiempo que permanecen a mayores profundidades no sea lo suficientemente prolongado como para generar una diferencia en la CPUE. El efecto de las fases lunares sobre la captura en buques palangreros ha sido evaluado por Bigelow et al. (1999) y Poisson et al. (2010). Estos trabajos demuestran el efecto de las fases lunares sobre la CPUE del pez espada (*Xiphias gladius*; Bigelow et al. 1999 y Poisson et al. 2010) y atún ojo grande (*Thunnus obesus*; Poisson et al. 2010), pero no hallan diferencias para los tiburones. En forma similar, Petersen et al. (2008) no hallaron un efecto considerable de la luna sobre la CPUE de *P. glauca* y *I. oxyrinchus*. Si bien en el presente trabajo tampoco se hallaron diferencias aparentes, la demostración de que ciertas especies de tiburones presentan respuestas comportamentales frente a las distintas fases lunares (West & Stevens 2001; Campana et al. 2011) vuelve necesario un estudio más detallado del proceso. Dado que la abundancia de las especies varía en el tiempo, los niveles de captura bajo luna llena durante períodos en los que la abundancia de la especie es baja podrían estar enmascarando el efecto real de la luna. En forma similar, la no captura de una especie en un sitio específico durante una u otra fase lunar podría ser producto de la distribución no al azar de la especie, y por lo tanto no un reflejo verdadero del efecto de la luna. Por otro lado, es probable que el porcentaje de cobertura del cielo durante la fase de luna llena se encuentre afectando los resultados. La consideración de estos y otros factores a la hora de analizar el efecto de las fases lunares sobre la captura de tiburones y otros peces, podría brindar nueva información acerca de la interacción de estas especies con el arte de pesca bajo condiciones ambientales particulares.

En general no hubo grandes diferencias en la CPUE al comparar ambos sistemas trimestrales. Dado que en realidad el sistema alternativo simplemente consiste en cambiar un de los tres meses del trimestre por otro, una diferencia entre el sistema convencional y el alternativo para un trimestre dado dependería básicamente del grado de similitud en los niveles de abundancia de los meses que se estarían intercambiando. No obstante, si consideramos la TSM, el sistema alternativo es un mejor descriptor de las condiciones oceanográficas de la región, separando al verano y otoño en un período cálido, en cuanto a la TSM, y al invierno y primavera en un período frío. Esta separación temporal en un período más cálido y otro más frío concuerda con la dinámica de la confluencia subtropical sobre la región propuesta por Ortega & Martínez (2007).

4.2. Riqueza y diversidad

En el presente trabajo se halló un total de al menos 18 especies capturadas con mayor o menor frecuencia por la flota de palangre pelágico uruguayo dentro de la ZEEU entre 1998 y el 2009 (Tabla 2). Este número de especies, es superior al presentado por otros investigadores en distintas regiones del Atlántico. Basson et al. (2007) reportaron al menos 11 especies capturadas por la flota de palangre sudafricana durante el período 2000-2005, y al menos 6 especies capturadas por palangreros en aguas namibianas entre el 2000 y el 2004 (los autores no especifican las especies dentro de los géneros *Isurus* y *Sphyrna*). Un año más tarde, Petersen et al. (2008) reportaron un total de 19 especies capturadas por la flota palangrera sudafricana entre 1985 y 2005. Dai et al. (2009) mencionan 8 especies capturadas por palangreros chinos entre 5-12°N y 29-36°W durante el período 2007-2008, mientras que Megalofonou et al. (2005) reportaron un total de 8 especies capturadas al Este del Mar Mediterráneo entre 1998 y 2001. Sin embargo, otros trabajos reportan composiciones de captura más diversas. Entre 1994 y el 2000, Arocha et al. (2002) reportaron 22 especies capturadas por las pesquerías venezolanas dirigidas al pez espada y atunes, mientras que Tavares & Arocha (2008) mencionan 25 especies capturadas entre 1994 y el 2003 para el Mar Caribe y Atlántico centro-occidental. Beerkircher et al. (2002) mencionan un total de 20 especies capturadas por las pesquerías de palangre del Sur-este de Estados Unidos entre 1992 y el 2000, mientras que dentro del Atlántico Sur, Amorim et al. (1998) reportaron 33 especies capturadas por la flota de palangre pelágico de Santos dentro de la región 17-35°S y 27-52°W entre 1974 y 1997. No obstante, considerando el acotado marco espacial cubierto en el presente trabajo (ZEEU) y las mayores latitudes a las que se ubica el área de estudio en comparación con otros trabajos, la diversidad de tiburones capturada por la flota uruguayo de palangre es relativamente alta. Esto podría ser

producto de las características propias de la región. Por un lado, diversas características oceanográficas como la extensa plataforma continental, la descarga del Río de la Plata, los sistemas de frentes y la confluencia Brasil-Malvinas, otorgan a la región cierta dinámica y heterogeneidad que favorecen una elevada producción primaria, proporcionando a su vez, un sustento para niveles tróficos superiores (Acha et al. 2004; Martínez & Ortega 2007; Ortega & Martínez 2007). Por otro lado, el encuentro de la corriente cálida de Brasil y la corriente fría de las Malvinas en la región, en conjunto con la descarga de agua dulce del Río de la Plata, permiten la existencia de un amplio y dinámico gradiente de temperaturas y salinidades a lo largo del año (Martínez & Ortega 2007; Ortega & Martínez 2007; Guerrero et al. 2010) y, por lo tanto, la posibilidad de encontrar especies con distintas preferencias ambientales. Según Compagno et al. (2005), al menos 6 especies (*A. superciliosus*, *I. paucus*, *C. brevipinna*, *C. falciformis*, *C. obscurus* y *S. lewini*) presentan el límite Sur de su distribución sobre o próximo al área de estudio, mientras que otras 3 (*C. brachyurus*, *G. galeus* y *S. mitsukurii*) presentan el límite Norte de su distribución sobre la misma.

Para los 12 años de estudio, la curva de rarefacción mostró una clara asíntota a la altura de 18 especies (Figura 4a), sugiriendo que la base de datos es representativa de la diversidad total de especies de tiburones que ocurren y son capturadas por la flota uruguaya de palangre pelágico dentro de la ZEEU (Moreno & Halffter 2000). En relación a las regiones consideradas (RPT y RO), si bien ninguna de las curvas alcanzó una asíntota, la curva correspondiente a la RPT presentó valores de riqueza considerablemente mayores en comparación con la RO, y fue casi idéntica a la curva general para la totalidad del período de estudio (Figura 4b). Este resultado es lógico considerando que de las 18 especies registradas aquí, sólo una (*I. paucus*) no fue hallada dentro de la RPT (Tabla 2). Muchas de las especies de tiburones halladas en el área presentan sus límites de distribución acotados a las regiones de la plataforma continental y/o talud, siendo poco comunes en aguas oceánicas (Compagno et al. 2005). En contraste, las especies propiamente oceánicas suelen hallarse sobre la plataforma y quiebre continental durante al menos ciertos períodos del año, como se demuestra en algunos estudios de telemetría para *I. oxyrinchus* (Rogers et al. 2009), *L. nasus* (Pade et al. 2009; Campana et al. 2010) y *P. glauca* (Campana et al. 2011). Basson et al. (2007) demostraron para el Atlántico Sur-este que *I. oxyrinchus*, otra especie considerada oceánica, fue más abundante sobre la plataforma y quiebre continental que en aguas oceánicas en el período 2000-2005. Esta realidad, dada por la distribución geográfica de algunas especies y la gran capacidad migratoria de otras, hace que la RPT sea más diversa en cuanto a número de especies de tiburones en comparación con la RO. Por otro lado, las diferencias en diversidad probablemente estén relacionadas con la mayor productividad de las regiones de plataforma continental en comparación con el océano abierto (Martínez & Ortega 2007). En un estudio similar, Tavares & Arocha (2008) hallaron una mayor diversidad de tiburones sobre la costa de Venezuela en comparación con aguas más distantes, sugiriendo también que las diferencias podrían ser producto de la mayor productividad de las costas.

Entre sistemas trimestrales, las curvas de rarefacción de las diferentes estaciones mostraron mayores diferencias entre sí en verano, otoño y primavera (Figura 4c, d, f), mientras que en invierno las curvas mostraron una mayor similitud, incluso en los intervalos de confianza (Figura 4e). Salvo en otoño del sistema alternativo y primavera del sistema convencional, ninguna de las curvas restantes pareció alcanzar una asíntota. Esto impide por un lado la comparación entre estaciones y entre sistemas, y sugiere por otro que aún no han sido registradas la totalidad de especies que podrían ocurrir durante cada estación (Gotelli & Colwell 2001).

Los índices de diversidad exhibieron una gran variabilidad a todas las escalas temporales estudiadas, pero alcanzaron siempre valores mayores dentro de la RPT en comparación con la RO. Debido a que ambos índices dependen de la abundancia relativa de las especies presentes (Gray 2000), la diferencia en la abundancia del tiburón azul entre una y otra región probablemente sea responsable de este resultado. Los valores más bajos de H' y J en la RO tienen sentido al considerar que todas las especies fueron más abundantes en la RPT, salvo *I. paucus* y *P. glauca*, y que esta última es por lejos

la especie más abundante (77,7% del total). La sensibilidad de los índices frente al carácter dominante del tiburón azul se vuelve particularmente evidente durante el período en que esta especie alcanza su máxima abundancia. Independientemente de la región, el valor de ambos índices decayó particularmente en julio a nivel mensual, y durante el invierno según ambos sistemas trimestrales. El descenso menos acentuado de H' y J en la RO oceánica probablemente se deba a la ocurrencia de un menor número de especies y en menor abundancia en comparación con la RPT (Tabla 2).

De las especies halladas en el presente estudio (Tabla 2), todas, a excepción de *I. paucus*, han sido previamente reportadas en la captura de buques palangreros de bandera uruguaya dentro de la ZEEU (Domingo et al. 2008). En particular, el conocimiento acerca de *I. paucus* es escaso y su ocurrencia en las pesquerías es poco común. Compagno et al. (2005) sugieren que el límite Sur de esta especie se encontraría al Norte del área de estudio, en el Sur de Brasil. Los 17 ejemplares registrados entre los 36-37°S y 53-50°W sugieren que su distribución se extiende un poco más al Sur de lo previamente especulado. Otras dos especies, *G. cuvier* y *N. cepedianus*, reportadas como captura ocasional en palangreros por Domingo et al. (2008) y *P. kamoharai* reportada por Hazin et al. (2008), no fueron encontradas dentro de la ZEEU durante el período de estudio. Los 4 galludos (Squalidae) no identificados en el trabajo probablemente pertenezcan a la especie *S. mitsukurii*, la cual es ocasionalmente capturada por la flota de palangre (Domingo et al. 2008). Si bien en la actualidad se encuentran citadas para la zona al menos 5 especies de esta familia (Nion et al. 2002; Domingo et al. 2008), dos de ellas (*S. blainvillei* y *S. megalops*) son dudosas, no existiendo referencias específicas de su ocurrencia en la región. *S. cubensis* no ha sido reportada hasta la fecha como captura fortuita en palangreros operando en la región (Domingo et al. 2008); mientras que el patrón de coloración distintivo de *S. acanthias*, con sus manchas blancas dispersas por el cuerpo (Compagno et al. 2005), hacen poco probable su confusión con el resto de las especies citadas. La baja ocurrencia de otras especies de tiburones se debe probablemente a la preferencia por aguas más tropicales (*C. brevipinna*, *C. falciformis*, *C. longimanus*, *C. obscurus*, *C. plumbeus* y *S. lewini*) y/ o a su distribución más costera (*C. brevipinna*, *C. plumbeus* y *C. obscurus*, *C. Taurus* y *G. galeus*). La mayor ocurrencia de *A. vulpinus* sobre *A. superciliosus* concuerda con lo hallado por Berrondo et al. (2007), quienes reportaron que las capturas de *A. vulpinus* ocurrieron principalmente sobre la plataforma externa y talud, mientras que *A. superciliosus* fue más comúnmente capturado en aguas oceánicas.

4.3. *Prionace glauca*

El tiburón azul es considerado como la especie más abundante y ampliamente distribuida entre los tiburones, encontrándose en todos los océanos entre los 60°N y los 50°S (Compagno et al. 2005; Nakano & Stevens 2008), aunque su abundancia aumenta a mayores latitudes (Stevens & Wayte 2008; Carvalho et al. 2011). Presenta un modo de reproducción vivípara placentaria y con un tamaño promedio de 30 embriones por camada y un período de gestación de entre 9 y 12 meses, es una de las especies de tiburones más productivas del mundo (Cortés 2002; Aires da Silva & Gallucci 2007; Cortés 2008). No obstante, debido a su gran abundancia y amplia distribución, también suele ser la especie de tiburón mayormente capturada por diversas pesquerías alrededor del mundo, llegando a representar niveles sustanciales de la captura total de tiburones, e incluso de la captura total (Bonfil 1994; Buencuerpo et al. 1998; Basson et al. 2007; Aires da Silva et al. 2008a; Mandelman et al. 2008; Stevens & Wayte 2008; Mejuto et al. 2009a). Esta realidad es consistente con los resultados de este estudio, en donde la misma representó el 77,7% de la captura total de tiburones y el 45,0% de la captura total de la flota.

Debido a su alta frecuencia de ocurrencia en las pesquerías y a sus elevados números de captura, el tiburón azul es probablemente la especie de tiburón más ampliamente estudiada, existiendo numerosos trabajos enfocados a diversos aspectos de su ecología e historia de vida (e.g. Pratt 1979; Hazin et al. 1994a; Nakano & Seki 2003; Kohler & Turner 2008; Nakano & Stevens 2008;

Montealegre-Quijano & Vooren 2010; Stevens et al. 2010; Campana et al. 2011), así como a su interacción con diversas pesquerías (e.g. Hazin et al. 1994b; Aires da Silva et al. 2008a, b; Mandelman et al. 2008; Petersen et al. 2008; Pons & Domingo 2008a, 2009a; Carvalho et al. 2011). Esta especie se encuentra actualmente clasificada como casi amenazada dentro de la lista roja de la UICN (Stevens 2005).

La distribución espacial de la CPUE del tiburón azul entre 1998-2009 dentro de la ZEEU mostró valores claramente mayores por fuera de la RPT (Figura 8b), lo cual es consistente con el hábito propiamente oceánico de la especie (Nakano & Stevens 2008), y concuerda con lo reportado por otros investigadores (Hazin et al. 1990; Basson et al. 2007; Montealegre-Quijano & Vooren 2010; Dias 2011).

A nivel anual, la CPUE no mostró una tendencia clara salvo en los últimos 3 años, donde se observó un aparente descenso de la misma (Figura 9a). La CPUE fue muy similar al comienzo y fin de la serie temporal (21,72 y 21,84 ind./1.000 anz. para 1998 y 2009, respectivamente), y las variaciones a lo largo de los años probablemente hayan sido producto de un mayor o menor esfuerzo dirigido a la pesca de tiburones entre los distintos años. La serie temporal anual no permite la apreciación de una tendencia creciente ni decreciente en los niveles de abundancia de la especie dentro de la región, pero debido a la variabilidad de la flota en cuanto a las especies objetivo, región de pesca y período del año, una estandarización de la serie temporal sería necesaria para corroborar el aparente patrón estable de la abundancia. Tanto la especie objetivo como el área, el año y el trimestre, son factores responsables de un alto porcentaje de la variabilidad de la CPUE (e.g. Mourato et al. 2008; Pons & Domingo 2008a, b; Carvalho et al. 2009; Pons & Domingo 2009a, b). Para una porción del Atlántico Sur, Pons & Domingo (2008a, 2009a) estandarizaron la serie temporal de la CPUE del tiburón azul en base a los datos provenientes de los cuadernos de pesca de la flota de palangre uruguayo. Su análisis mostró una cierta estabilidad en la CPUE entre 1999 y el 2006, y un aparente aumento en el 2007. Dado el distinto origen de los datos analizados por estos investigadores y los del presente trabajo, los mismos no son necesariamente comparables, pero en ambos casos se observa un aumento de la CPUE durante el 2007 en comparación con años anteriores. El porcentaje de ocurrencia en el total de lances hallado en este trabajo (90,7%) cae dentro del rango reportado por Pons & Domingo (2009a) entre 1998 y el 2007 (55%-95%).

A escalas temporales menores (mensual y trimestral), el patrón de la CPUE fue más claro, observándose los más altos valores durante junio-setiembre, y principalmente durante julio (Figura 9b, c). Considerando que durante todas las estaciones del año la CPUE de los machos fue relativamente similar (Figura 16a, b), el patrón general mensual de la CPUE del tiburón azul respondería al comportamiento migratorio de las hembras. A diferencia de los machos, la CPUE de las hembras alcanzó un pico durante el invierno y se mantuvo a niveles considerablemente menores durante el resto de las estaciones, incluso siendo relativamente poco frecuentes durante la primavera del sistema convencional y el verano de ambos sistemas trimestrales (Fig. 16a, b). Este resultado, en cuanto a la abundancia de las hembras, difiere de lo reportado por otros autores dentro del Atlántico Sur. Hazin et al. (1994a) reportaron las mayores abundancias de hembras durante la primavera y el verano, y durante el verano y el otoño para el Sur-este y Nor-este de Brasil, respectivamente. Basson et al. (2007) señalaron las mayores abundancias durante la primavera en aguas sudafricanas, y durante el verano en aguas namibianas, aunque en ningún caso diferenciaron la abundancia por sexo. Petersen et al. (2008) hallaron los mayores niveles de CPUE en Sudáfrica (sin discriminar entre sexos) entre julio y noviembre, ocurriendo un pico durante setiembre.

El conocimiento acerca de las migraciones del tiburón azul dentro del Atlántico sudoccidental es escaso, y las rutas migratorias de las hembras aún no son claras. La aparición puntual de una gran abundancia de hembras (en su mayoría juveniles, ver más adelante) entre junio y setiembre en comparación con el resto de los meses, genera la pregunta de dónde se encuentran durante el resto del año. La opción más parsimoniosa sería que las hembras migrasen en dirección Norte hacia territorio brasileño, lo cual estaría de acuerdo con el modelo del ciclo reproductivo propuesto por

Hazin et al. (1994a, 2000a). No obstante, la evidencia de que esta especie es capaz de realizar migraciones transatlánticas (Aires da Silva et al. 2005; Queiroz et al. 2005; Campana et al. 2006; Kohler & Turner 2008; da Silva et al. 2010) pone de manifiesto la posibilidad de que al menos una parte de ellas migren hacia aguas del continente africano. Otra posibilidad sería que las hembras migrasen en dirección Sur hacia altas latitudes, pero la falta de información a tales latitudes impide hasta el momento la validación de dicha hipótesis. En todo caso, la implementación de rastreadores satelitales sobre hembras juveniles durante el período de mayor abundancia sería fundamental para comprender su comportamiento migratorio.

Considerando que la talla al nacimiento de esta especie varía entre 35 y 50 cm (Nakano & Stevens 2008), el rango de tallas observado para machos (81-344 cm) y hembras (72-314 cm) en este estudio (Figura 10) sugiere la posibilidad de que exista un sesgo en cuanto a la estructura y composición poblacional. La falta de observaciones de individuos con tallas entre 35 y 70 cm podría ser producto del tamaño del anzuelo o de la profundidad a la que opera el arte, y no debido a la ausencia real de neonatos en la región. Tanto para machos como para hembras, la talla máxima se estima en 383 cm (Nakano & Stevens 2008). Las tallas máximas observadas en este trabajo fueron 344 y 314 cm para machos y hembras, respectivamente (Figura 10), y en ambos casos fueron mayores a las reportadas por Montealegre-Quijano & Vooren (2010) para el Sur-este de Brasil. La ausencia de individuos más grandes podría ser producto de su no ocurrencia en la región o bien de una baja capturabilidad por parte del arte de pesca.

Las capturas de *P. glauca* han sido registradas dentro de un rango muy amplio de temperaturas superficiales (TSM). Para el Pacífico Norte, Nakano (1994) reportó capturas con red de deriva entre los 10 y 25°C, mientras que para el Sur-este de Brasil Montealegre-Quijano & Vooren (2010) reportaron capturas con palangre de deriva entre los 16 y 28°C. En este estudio las TSM de captura de machos y hembras se encontraron dentro de los rangos de 9,9-25,0°C y 8,8-24,2°C, respectivamente, y si bien el rango total fue muy similar entre sexos, las más altas frecuencias de captura para las hembras ocurrieron a TSM más frías (17,0-19,0°C) en comparación con los machos (18,5-21,5°C; Figura 13).

La segregación por sexos o tallas es común en elasmobranchios y existe evidencia de ella en el caso del tiburón azul (Nakano & Seki 2003; Kohler & Turner 2008). En este estudio, el número total de hembras casi duplicó el de machos, dando una proporción sexual (machos:hembras) de 1:1,8. Diferencias incluso más acentuadas en la proporción sexual fueron reportadas por Beerkircher et al. (2008) para el Sur-este de Estados Unidos (1:2,8). No obstante, la dominancia de hembras hallada dentro de la ZEEU difiere de lo reportado por Mejuto & García-Cortés (2005) para el Atlántico Sur. Si bien la ZEEU no fue parte de su área de estudio, estos autores hallaron para gran parte del Atlántico Sur un porcentaje de hembras menor al 30% del total de individuos entre 1993 y 2003, mientras que en el presente trabajo las hembras representaron casi el 65% del total de individuos registrados. Dado que estos autores cubrieron un área decenas de veces más extensa que la estudiada aquí, es posible que exista un sesgo al comparar el porcentaje de hembras de gran parte del Atlántico Sur con una región tan concreta. Sin embargo, incluso considerando la sub-región más próxima a la ZEEU (30-35°S y 50-30°W) el porcentaje de hembras hallado por los autores no superó el 20%. Esta diferencia tan acentuada podría ser producto de que el área de estudio y aguas adyacentes representen un área concreta de agregación de hembras, al menos durante parte del año. Otra posibilidad, aunque menos probable, podría ser la existencia de una segregación latitudinal entre sexos, siendo las hembras considerablemente más abundantes a altas latitudes.

Los resultados mostraron una aparente segregación temporal entre sexos, donde los machos fueron dominantes de enero a mayo y de octubre a diciembre, y las hembras entre junio y setiembre (Figura 15a, b). Este resultado difiere de lo hallado por Hazin et al. (1994b) para el Nor-este de Brasil, donde la proporción de machos fue siempre superior a la de hembras, a excepción de marzo. Los resultados sugieren además una segregación temporal por tallas en ambos sexos. De acuerdo con las tallas de madurez propuestas por Lessa et al. (2004), tanto los machos como las hembras de esta

especie se encontraron representados en su mayoría por juveniles (83,7% y 95,3% del total de machos y hembras, respectivamente), siendo dominantes en todas las estaciones salvo en verano de ambos sistemas trimestrales (Figura 12a, b). Los porcentajes de juveniles hallados para ambos sexos son muy similares a los reportados por Hueter & Simpfendorfer (2008) para el Atlántico Nor-oeste. Sin embargo, el hallazgo de una hembra preñada de tan solo 170 cm FL (~208 cm LT) por Castro & Mejuto (1995) en el Golfo de Guinea sugiere que las hembras de *P. glauca* podrían alcanzar la madurez a tallas menores de las propuestas por Lessa et al. (2004). De todos modos, incluso considerando los 208 cm como talla de madurez, el porcentaje de hembras juveniles sobre el total de hembras sería del 82,6%, indicando de todas formas una alta dominancia de hembras juveniles dentro de la región. En base a la información de las pesquerías de palangre de Brasil entre 1997 y 2008, Carvalho et al. (2011) modelaron la distribución de los juveniles del tiburón azul en el Atlántico sudoccidental y concluyeron que las mayores proporciones de los mismos ocurrían en aguas oceánicas al Sur de la elevación de Río Grande. Si bien la ZEEU se encontró dentro del área de estudio considerado por estos autores, la información dentro la misma era particularmente escasa y su modelo reveló una proporción de juveniles baja. Sin embargo, los resultados del presente trabajo demuestran que el modelo propuesto por Carvalho et al. (2011) no es un buen predictor en regiones con poca cantidad de datos, y sugiere a su vez que la ZEEU y aguas adyacentes se encuentran desproporcionadamente representadas por individuos inmaduros.

Debido a que el estudio específico del ciclo reproductivo de *P. glauca* no era parte del objetivo de este trabajo, algunos datos biológicos como la presencia de marcas de cópula, ocurrencia de hembras preñadas y talla de embriones no fueron considerados. Sin embargo, el bajo porcentaje de hembras adultas durante todos los meses, en conjunto con la ausencia de una agregación aparente de hembras y machos adultos dentro de la región, sugieren que el evento de cópula ocurre fuera del área estudiada. Del mismo modo, si bien la ausencia de neonatos dentro del área de estudio podría ser producto de la selectividad del arte debido al tamaño del anzuelo, la baja frecuencia de ocurrencia de hembras adultas sugiere que la región no es mayormente utilizada como área de gestación y parición. Por otro lado, la marcada dominancia de hembras juveniles sobre adultas de abril a octubre, y de machos juveniles sobre adultos de abril a noviembre sugieren una aparente estacionalidad y segregación temporal de los distintos componentes poblacionales. Estos resultados coinciden con lo hallado en los Azores por Aires da Silva et al. (2008a), en donde, aunque dentro de un marco temporal más acotado, se encontró una marcada dominancia de juveniles y subadultos de *P. glauca* durante la primavera (marzo-junio). Estos autores plantearon la posibilidad de que durante este período la especie se hallara utilizando la región como área de cría. Dentro de la ZEEU, la clara dominancia de juveniles sobre adultos entre otoño y primavera, en conjunto con la elevada productividad de la región (Acha et al. 2004; Martínez & Ortega 2007), sugieren la posibilidad de que la misma y aguas adyacentes sean utilizadas por la especie como un área importante de cría y/o alimentación.

El ciclo reproductivo del tiburón azul dentro del Atlántico sudoccidental aun no es del todo claro. Algunos investigadores sugieren la existencia de un único stock reproductivo (Hazin et al. 1994a, 2000a), mientras que otros sugieren la existencia de dos stocks distintivos (Amorim 1992; A. Domingo Com. Pers.). El modelo de Hazin et al. (1994a, 2000a) sugiere una migración en sentido horario a lo largo del ciclo, ocurriendo la cópula en la región Sur-este de Brasil entre primavera y verano, y la fertilización aproximadamente tres meses más tarde en la región Nor-este entre verano y otoño. Los autores sugieren además que la parición ocurriría a bajas latitudes y que el área de cría se ubicaría sobre las costas de África, como ha sido propuesto también por Castro & Mejuto (1995). Por su parte, Amorim (1992) sugiere la existencia de otro stock ubicado en la región Sur-este Sur de Brasil (20-33°S y 39-50°W), donde ocurren tanto la cópula como la fertilización y la gestación. El autor menciona además que la parición se llevaría a cabo en un área desconocida. No obstante, de existir cierta analogía con el ciclo reproductivo en el Atlántico y Pacífico Norte (Nakano & Seki 2003; Kohler & Turner 2008; Nakano & Stevens 2008), el área de parición podría hallarse a latitudes altas.

Dado que hasta la fecha no ha sido posible determinar la existencia de uno o más stocks reproductivos dentro del Atlántico Sur, y que los patrones migratorios de la especie se encuentran menos estudiados en comparación con el stock del Atlántico Norte (Nakano & Stevens 2008), no es posible conocer o ponderar la importancia del área de estudio como sitio de alimentación y agregación de juveniles. Si bien la determinación del número de stocks reproductivos dentro del Atlántico sudoccidental no es el objetivo de esta tesis, cabe destacar que el posible impacto de la remoción casi permanente de juveniles (reclutas) dentro del área de estudio y aguas adyacentes dependerá del arreglo poblacional de la especie. En el caso de la existencia de un stock Sur, como es propuesto por Amorim (1992), la ZEEU y aguas aledañas podrían estar jugando un papel clave como área de cría para el mismo. Bajo este escenario, el período de máxima abundancia de juveniles (abril-setiembre) se encontraría acoplado con la época de zafra de la flota pesquera, y por tanto con los niveles de esfuerzo más elevados. Si bien el tiburón azul es considerado como una de las especies más productivas dentro de los tiburones (Aires da Silva & Gallucci 2007; Cortés 2008; Nakano & Stevens 2008), algunos autores sostienen la existencia de una fuerte dependencia entre la supervivencia de los juveniles (entre 0+ y 4 años de edad) y la tasa de crecimiento poblacional (Cortés 2002, 2008; Aires da Silva & Gallucci 2007). Por tanto, dada la incertidumbre existente y las posibles consecuencias de la pesca a nivel poblacional para la especie, es fundamental desarrollar nuevos estudios que ayuden a dilucidar las características del ciclo reproductivo del tiburón azul dentro del Atlántico Sur, a fin de poder comprender su dinámica, evaluar su estado actual de conservación y establecer medidas para el manejo apropiado de la especie.

4.4. *Isurus oxyrinchus*

El moro, o marrajo dientuso, se encuentra en aguas tropicales y templadas de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, e incluso en el Mar Mediterráneo (Compagno et al. 2005). Al igual que el resto de los miembros de su familia (Lamnidae), presenta una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas que lo convierten en un depredador muy activo y eficiente, siendo una de las pocas especies de tiburones capaces de mantener su temperatura corporal por encima de la ambiental (e.g. Bernal et al. 2001). Presenta un modo de reproducción ovovivípara, y con un tamaño promedio de 12 embriones por camada, un período de gestación de entre 15 y 18 meses, y una duración del ciclo reproductivo de alrededor de 3 años (Mollet et al. 2000), es considerada como una de las especies pelágicas de tiburones menos productivas (Cortés 2008) y más vulnerables frente a la presión pesquera (Cortés et al. 2010). Actualmente se encuentra clasificada a nivel global como vulnerable dentro de la lista roja de la UICN, aunque en el Atlántico Nor-este aparece como casi amenazada (Cailliet et al. 2005).

I. oxyrinchus constituye una de las especies más preciadas dentro de la pesca deportiva (Stevens 1984; Skomal et al. 2005). A pesar de no ser tan abundante como *P. glauca*, sus capturas suelen ser frecuentes en diversas pesquerías de palangre alrededor del globo, representando una de las principales especies de tiburones dentro de la captura incidental (Francis et al. 2001; Domingo et al. 2002; Basson et al. 2007; Camhi et al. 2008; Stevens 2008; Mejuto et al. 2009a; Petersen et al. 2008). En este trabajo, *I. oxyrinchus* fue la segunda especie más capturada, representando el 5.4% del total de tiburones. Este porcentaje es similar al reportado por Basson et al. (2007) para la flota palangrera sudafricana entre el 2000 y el 2005 (7,6%) y para la flota namibiana entre el 2000 y el 2004 (8.2%). Amorim et al. (1998) reportaron un porcentaje superior al 5% en la captura total de las pesquerías de palangre al Sur de Brasil entre 1974 y 1997.

A pesar de su frecuente ocurrencia en las pesquerías, y de la existencia de varios trabajos sobre su ecología (e.g. Stevens 1983; Mollet et al. 2000; Speulveda et al. 2004; Francis & Duffy 2005; Vetter et al. 2008; Semba et al. 2009, 2011; Abascal et al. 2011) e interacción con las pesquerías (e.g. Campana et al. 2005; Skomal et al. 2005; Pons & Domingo 2009b; Mejuto et al. 2009b), el conocimiento acerca de su comportamiento migratorio y ciclo reproductivo es escaso (Casey & Kohler 1992; Gilmore 1993; Mollet et al. 2000; Stevens 2008).

La distribución espacial de la CPUE de *I. oxyrinchus* entre 1998-2009 dentro de la ZEEU mostró los niveles más elevados dentro de la RPT (Figura 17b). Si bien esta especie es considerada de hábitos oceánicos, también ocurre sobre la plataforma y talud (Compagno 2008), y algunos rastreos satelitales han registrado permanencias continuas en aguas sobre plataforma por períodos de casi una año o más (Rogers et al. 2009; Block et al. 2011). La mayor abundancia registrada sobre aguas de plataforma y talud coincide con lo hallado por Basson et al. (2007) en el Atlántico Sur-este.

Al igual que *P. glauca*, la CPUE anual de *I. oxyrinchus* mostró un gran variabilidad a lo largo de los 12 años de estudio, probablemente debido a un mayor o menor esfuerzo dirigido a la pesca de tiburones durante los distintos años. Si bien parece haber un aparente aumento en los niveles de captura entre 1998 y el 2004, seguido de un descenso desde este último hasta el 2009 (Figura 18a), los valores de CPUE al inicio y fin de la serie temporal fueron muy similares (1,50 y 1,60 ind./1.000 anz. para 1998 y 2009, respectivamente), sugiriendo que la abundancia de la especie se ha mantenido relativamente estable. Sin embargo, una estandarización de la serie de datos sería necesaria para corroborar este resultado. Para una porción del Atlántico Sur, Pons & Domingo (2008b, 2009b) estandarizaron la serie temporal de la CPUE de *I. oxyrinchus* en base a los datos provenientes de los cuadernos de pesca de la flota de palangre uruguayo. Su análisis mostró una cierta estabilidad en los niveles de captura entre 2000 y el 2007. No obstante, dado el distinto origen de los datos analizados por estos investigadores y los del presente trabajo, estos resultados no son necesariamente comparables. El porcentaje de ocurrencia en el total de lances hallado en este trabajo (72,3%) es sensiblemente superior al rango reportado por Pons & Domingo (2009b) entre 1998 y el 2007 (45%-70%).

A nivel mensual y trimestral la CPUE mostró una tendencia creciente de enero a mayo, y un período de menor abundancia pero relativamente estable entre junio y noviembre (Figura 18b). El patrón de la CPUE fue incluso más claro al considerar el sistema trimestral alternativo. En este caso, tanto la CPUE de machos como de hembras mostró un pico durante el otoño, y valores relativamente parejos durante el resto de las estaciones (Figura 24b). No obstante, debido al bajo porcentaje de individuos sexados en el presente trabajo durante el verano (46,0%), es probable que tanto la CPUE de machos como de hembras durante dicha estación sea mayor a lo expresado en los resultados, y más similar a lo hallado sin discriminar entre sexos (Figura 18c). Esto no fue un problema en el caso del resto de las estaciones, en donde los porcentajes de individuos sexados variaron entre 87% y 91%.

Para el sistema alternativo, al considerar al total de individuos sin discriminar entre sexos, puede diferenciarse un período de mayor abundancia durante el verano y el otoño, y otro de menor abundancia durante el invierno y la primavera (Figura 18c). Estos resultados coinciden con lo reportado por Basson et al. (2007) para las flotas de palangre pelágico operando en Namibia y por Campana et al. (2005) en el Atlántico Nor-oeste, pero es contrario a lo hallado por Basson et al. (2007) y Petersen et al. (2008) en aguas sudafricanas. Dentro de la ZEEU, esta separación temporal coincide a su vez con la dinámica de la confluencia subtropical, existiendo una dominancia de la Corriente de Brasil entre verano y otoño, y por ende TSM más cálidas; y una dominancia de la Corriente de Malvinas entre invierno y primavera, y por ende TSM más frías (Ortega & Martínez 2007). Migraciones de esta especie en relación a la TSM han sido propuestas para el Oeste del Atlántico Norte por Casey & Kohler (1992). Estos autores concluyeron que la especie realizaba un desplazamiento en dirección Sur-Norte a medida que aumentaba la temperatura del agua durante la primavera. Esta hipótesis bien podría ser aplicable en este caso si se considera que la especie extiende su distribución a mayores latitudes durante el período de dominancia de la Corriente de Brasil (verano-otoño) y retrae la misma hacia el Norte durante el período de aguas más frías (invierno-primavera). No obstante, la información actual no es suficiente como para validar o refutar dicha hipótesis. Las TSM a las que se registraron individuos de *I. oxyrinchus* variaron entre 12,9 y 24,5°C, lo cual coincide en gran medida con los rangos reportados por otros autores (e.g. Abascal et al. 2011; Block et al. 2011). La clase de temperatura más frecuente (19,0°C) es muy próxima a la

hallada por Block et al. (2011) de 18,5°C para 68 individuos rastreados satelitalmente, y por Campana et al. (2005) de alrededor de 18,0°C a la profundidad del arte.

En uno de los trabajos más completos sobre reproducción en *I. oxyrinchus*, Mollet et al. (2000) concluyeron que la talla al nacimiento de la especie estaría alrededor de los 70 cm LT (~63 cm FL). En base a esto, las tallas mínimas registradas en este trabajo para machos (75 cm) y hembras (70 cm) se encuentran muy próximas a la talla de nacimiento, aunque sólo 5 individuos con tallas inferiores a los 80 cm (2 machos, 2 hembras y un individuo no sexado) fueron registrados durante el período de estudio. Sin embargo, esta baja abundancia de neonatos podría deberse a la selectividad del arte como consecuencia del tamaño del anzuelo en relación a la boca, y no debido a una baja abundancia real de neonatos en la región. De acuerdo con algunos estudios de edad y crecimiento estos 5 individuos se encontrarían entre el primer y segundo año de vida (Ribot-Carballal 2005; Natanson et al. 2006; Semba et al. 2009).

La talla máxima de esta especie es de alrededor de 400 cm LT (Compagno et al. 2005) pero difiere entre sexos, alcanzando la hembras una talla máxima mayor que los machos (e.g. Natanson et al. 2006; Semba et al. 2009). Para el Atlántico Norte, Natanson et al. (2006) estimaron una talla máxima de 253 cm y 366 cm para machos y hembras, respectivamente. En Nueva Zelanda, Francis & Duffy (2005) hallaron machos mayores a los 260 cm y hembras de hasta 346 cm, lo cual se encuentra muy próximo a lo estimado por Natanson et al. (2006). En el Sur-este de Chile, Cerna & Licandeo (2009) estimaron una talla máxima teórica de 296 cm LT para los machos y 325 cm LT para las hembras. En el presente estudio la talla máxima registrada para machos y hembras fue de 264 cm y 270 cm, respectivamente, aunque sólo el 2,9% del total de individuos medidos superó los 200 cm (n = 49). Estos resultados indicarían que prácticamente todas las clases de tallas o edades de machos ocurrieron, con menor o mayor frecuencia, dentro del área de estudio; mientras que en el caso de las hembras hubo una completa ausencia de las mayores clases de tallas o edades. Esto último podría ser consecuencia directa de su no ocurrencia en el área de estudio o bien de una baja capturabilidad por parte de la flota (arte y profundidad). En el presente estudio, la hembra de esta especie de mayor tamaño midió unos 270 cm (304 cm LT). Dado que a lo largo del estudio se obtuvieron registros de 31 ejemplares mayores a los 304 cm LT (28 *P. glauca* y 3 *S. zygaena*), el tamaño no parecería ser una limitante en la selectividad del arte. Otra posibilidad podría ser que las hembras de gran tamaño de *I. oxyrinchus* se hallaran a profundidades mayores de a las que opera el arte de pesca.

Los estudios acerca de los movimientos verticales de esta especie son escasos (Hammerschlag et al. 2011) y principalmente sobre individuos inmaduros, pero todos coinciden en gran medida en que la especie pasa la mayor parte de su tiempo en aguas superficiales de la capa de mezcla. En el Pacífico Este, 7 juveniles fueron rastreados mediante telemetría acústica por Sepulveda et al. (2004). Estos autores hallaron que, en promedio, todos los ejemplares pasaron alrededor del 80% del tiempo entre 0 y 12 m de profundidad. Para la misma región, Holts & Bedford (1993) reportaron la permanencia de 3 ejemplares de entre 170 y 180 cm LT a profundidades menores de 20 m durante el 80% del tiempo, mientras que Klimley et al. (2002) observaron para 3 ejemplares (119, 142 y 135 cm LT) una permanencia casi total a profundidades menores a 40 m. Aunque el rastreo de todos estos individuos no superó en ningún caso las 46 horas, estudios más prolongados mediante telemetría satelital también demuestran un uso preferentemente superficial de la columna de agua. En el Pacífico Sur, Abascal et al. (2011) rastrearon 8 ejemplares entre 140 y 220 cm, y hallaron en conjunto una preferencia por los primeros 150 m de la columna de agua, mientras que en Australia un ejemplar pasó el 63% del tiempo a menos de 50 m y el 82% a menos de 100 m (Stevens et al. 2010). Más aún, si bien hubieron algunos casos contradictorios (Klimley et al. 2002; Abascal et al. 2011), todos esos trabajos encontraron en general una distribución más superficial de la especie durante la noche, lo cual coincide con el tiempo de reposo del palangre y, por tanto, aumentaría su probabilidad de captura. No obstante, dado que lo poco que se conoce acerca del comportamiento vertical de la especie es en base a juveniles, la posibilidad de una distribución más profunda y por

fuera del rango operativo del arte de pesca por parte de las hembras adultas sigue siendo una posibilidad. La ocurrencia de hembras adultas es poco frecuente, y a nivel global son pocos los registros de hembras con embriones (Gilmore 1993; Mollet et al. 2000; Costa et al. 2002; Joung & Hsu 2005; Semba et al. 2011). Sepulveda et al. (2004) hallaron una correlación positiva entre el tamaño de los ejemplares y la profundidad máxima alcanzada en base a juveniles, pero nada indica hasta el momento que la permanencia a mayores profundidades aumente con el tamaño corporal y/o que se cumpla en el caso de individuos adultos. Carey & Scharold (1990) reportaron el comportamiento vertical de una hembra de aproximadamente 240 cm de un trabajo previo (Carey et al. 1981), donde se observa que durante un período de más de 4 días, la misma subió a la superficie únicamente 2 veces y pasó la mayor parte del tiempo a profundidades mayores a los 100 m. Este hallazgo parece apoyar la hipótesis de que las hembras ocupan un lugar más profundo dentro de la columna de agua y en forma más permanente, pero en todo caso, serían necesarios nuevos estudios de telemetría sobre hembras adultas para comprobar esta hipótesis.

En base a las tallas de madurez propuestas por Francis & Duffy (2005), la presencia de *I. oxyrinchus* dentro de la ZEEU estaría representada casi en su totalidad por juveniles. Sólo un 12,6% del total de machos medidos fueron adultos ($n = 100$), mientras que ninguna hembra adulta fue registrada durante el período de estudio. Sin embargo el hallazgo de una hembra preñada de 266 cm LT en el golfo de Guinea (Castro & Mejuto 1995) sugiere que la talla de madurez de las hembras en el Atlántico podría ser menor a la reportada por Francis & Duffy (2005) para el Pacífico Sur. De todos modos, dejando de lado a la hembra de mayor tamaño registrada en este trabajo (270 cm), la talla de la siguiente hembra de mayor tamaño fue de 233 cm (263 cm LT), la cual es inferior a la talla de madurez propuesta por otros investigadores en el Pacífico Nor-oeste (278 cm LT y 256 cm PCL, según Joung & Hsu 2005 y Semba et al. 2011, respectivamente), Pacífico Sur-oeste (280 cm LT; Stevens 1983) y Atlántico Norte (275 cm FL; Natanson et al. 2006). La dominancia casi absoluta de juveniles sobre adultos y su permanencia dentro de la región sugieren la posibilidad de que la ZEEU y aguas aledañas sean utilizadas por la especie como área de cría y/o alimentación. Más aun, dado que el período de mayor abundancia ocurre durante el verano y el otoño, es posible que dicha área sea principalmente utilizada durante este marco temporal. Debido a que *I. oxyrinchus* es una de las especies pelágicas de tiburones menos productivas y particularmente susceptible a la remoción de juveniles (Cortés 2008), resulta importante tomar medidas de precaución y manejo a fin de explotar el recurso en forma sustentable. La época de mayor abundancia de la especie se encuentra bastante desfasada con respecto al período de mayor esfuerzo de la flota, pero dada la gran abundancia de juveniles en la región y la vulnerabilidad de la especie, el monitoreo continuo de las capturas es sustancial.

4.5. *Carcharhinus brachyurus*

El tiburón cobrizo es una especie costera que habita en aguas subtropicales y templadas de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, y en el Mar Mediterráneo (Compagno et al. 2005). A pesar de su distribución global, *C. brachyurus* parece ocurrir en poblaciones discretas (Duffy & Gordon 2003; Benavides et al. 2011) y aparentemente no es muy abundante en ninguna región. Presenta un modo de reproducción vivípara placentaria, y debido a su gran tamaño, crecimiento lento, madurez tardía, extensa longevidad y largo tiempo generacional, es considerado como uno de los tiburones menos productivos y más susceptibles a la presión pesquera (Walter & Ebert 1991; Cortés 2002; Lucifora 2003). Actualmente, esta especie se encuentra globalmente clasificada como casi amenazada dentro de la lista roja de la UICN (Duffy & Gordon 2003).

Las capturas de *C. brachyurus* en las pesquerías de palangre pelágico son generalmente ocasionales y representan una pequeña porción de la captura total (Duffy & Gordon 2003). En el Atlántico Sur, esta especie es capturada por dichas pesquerías en el Sur de Brasil (Amorim et al. 1998), en Sudáfrica (Basson et al. 2007) y en Uruguay (Domingo et al. 2008). Si bien *C. brachyurus* es capturada con baja frecuencia por la flota palangrera brasilera (Amorim et al. 1998), la misma representó,

entre el 2000 y el 2005, el 2,8% de la captura total de tiburones de la flota de palangre sudafricana, siendo la tercer especie de tiburón más abundante (Basson et al. 2007). Los resultados del presente trabajo coinciden con lo reportado por Basson et al. (2007), aunque el porcentaje representado por la especie dentro de la captura total de tiburones fue un poco mayor (4,2%). Próximo al área de estudio, en el Norte de Argentina, *C. brachyurus* suele ser capturado en la pesca deportiva y comercial (Chiaramonte 1998; Lucifora 2003; Lucifora et al. 2005)

El conocimiento acerca de la biología y ecología de *C. brachyurus* es limitado y restringido a unas pocas áreas geográficas, principalmente Sudáfrica, Argentina, Nueva Zelanda y Australia (Duffy & Gordon 2003 y referencias allí citadas). En la última década se han desarrollado ciertos trabajos acerca de la ecología trófica (Lucifora et al. 2009), biología reproductiva (Lucifora et al. 2005), edad y crecimiento y dinámica poblacional (Lucifora 2003) de la especie en aguas argentinas.

La distribución espacial de la CPUE de *C. brachyurus* entre 1998-2009 dentro de la ZEEU mostró los niveles más elevados de captura dentro de la RPT (Figura 26b). Esto es consistente con los hábitos propiamente costeros de la especie (Compagno et al. 2005), la cual a lo largo de sus rangos de distribución, es capturada en aguas sobre la plataforma continental por pescadores deportivos (e.g. Smale 1991; Lucifora 2003; Lucifora et al. 2005) y retenida con relativa frecuencia en redes de protección de playas (Cliff & Dudley 1992, 2011).

Hasta la fecha, el conocimiento acerca de los movimientos de *C. brachyurus* es limitado. Durante un proyecto de marcado y recaptura llevada a cabo en el Atlántico Sur-este entre el 2003 y 2007, Holtzhausen & Camarada (2007) hallaron que la especie es capaz de realizar grandes desplazamientos a lo largo de la costa. Estos autores reportaron que los individuos se desplazaban en promedio dentro de un radio de alrededor de 250 km, aunque varios superaron los 500 km, incluso llegando a un máximo de 1.781 km (Holtzhausen & Camarada 2007). Cliff & Dudley (1992) reportaron una distancia máxima recorrida sobre la costa oriental de Sudáfrica de 1.320 km. Si bien los estudios de marca y recaptura sólo permiten conocer el punto inicial y final del recorrido, dos individuos rastreados por telemetría satelital mostraron que su recorrido se mantuvo siempre próximo a la costa (Holtzhausen & Camarada 2007). No obstante, los resultados del presente trabajo sugieren que la especie es capaz de adentrarse en aguas oceánicas, aunque tanto el tiempo de permanencia en las mismas como las causas de estos movimientos son desconocidos. En total 40 ejemplares fueron registrados en la RO, de los cuales 22 fueron machos (rango: 224-257 cm), 6 fueron hembras (220-259 cm) y otros 18 no fueron sexados ni medidos. Todos los individuos medidos fueron adultos, lo que podría indicar un mayor grado de dispersión de los individuos maduros en relación a los inmaduros. Del mismo modo, aunque fueron pocos los individuos registrados, los resultados podrían estar reflejando una mayor dispersión de los machos hacia aguas abiertas con respecto a las hembras.

A nivel anual, los datos del PNOFA revelaron una ausencia de registros de *C. brachyurus* durante los primeros cuatro años de estudio (1998-2001). Esto podría ser consecuencia en primer lugar del poco esfuerzo ejercido durante estos años sobre la RPT (Figura 5), y en segundo lugar debido a problemas de identificación por parte de los distintos observadores. Entre los años en donde el esfuerzo sobre la RPT fue mayor (2002-2009), la serie temporal de la CPUE mostró niveles relativamente estables con la excepción de los años 2003 y 2004 (Figura 27a). Durante estos dos años se capturó casi el 75% del total de ejemplares (14,3% y 60,4% para el 2003 y 2004, respectivamente).

Dentro de los años en los que existieron registros para esta especie, la CPUE mensual mostró una gran variabilidad a lo largo de los distintos años (Figura 27b). Si bien nunca no se registraron capturas durante enero, febrero y marzo, su ocurrencia en los distintos meses varió sensiblemente entre años. Los elevados niveles de CPUE durante setiembre, en realidad corresponden únicamente a una serie de lances realizados durante el 2004, mientras que para ningún otro año se registraron capturas durante dicho mes. Entre el 2002 y el 2009, las mayores frecuencias de captura de *C. brachyurus* para los distintos meses ocurrieron durante mayo (60%, n = 5), junio (83,3%, n = 6), julio

(50%, n = 6), agosto (60%, n = 5) y noviembre (83,3%, n = 6), mientras que para los meses restantes la frecuencia no superó el 25%. Si bien los resultados generales demuestran que la especie es capturada dentro de una región relativamente amplia dentro de la ZEEU, los lances donde las capturas han sido relativamente altas ocurrieron siempre sobre el quiebre de plataforma continental (Figura 26b). Esto sugiere que si bien la especie es potencialmente capaz de dispersarse hacia aguas distantes, la misma se concentraría en regiones específicas dentro del área de estudio. Por lo tanto, los niveles de CPUE se encontrarían afectados en gran medida por el área concreta de pesca y el esfuerzo ejercido, lo que a su vez explicaría la alta variabilidad hallada para la especie.

La ausencia de *C. brachyurus* dentro de la ZEEU entre enero y marzo, en contraste con su presencia durante los meses restantes, coincide con la hipótesis migratoria planteada por Lucifora et al. (2005). Estos autores reportaron la presencia de *C. brachyurus* para el Norte de la Patagonia Argentina (Bahía Anegada) durante el período diciembre-abril (principalmente entre diciembre y marzo), y postularon que la ausencia de la misma durante mayo-setiembre sería consecuencia de un evento migratorio en dirección Norte, que comenzaría en torno al mes de marzo.

Benavides et al. (2011) concluyeron mediante un análisis de ADN mitocondrial que tanto los ejemplares capturados a lo largo de Namibia y Sudáfrica como aquellos capturados a lo largo de Australia y Nueva Zelanda constituían de hecho una única población, respectivamente. Debido a la falta de datos, estos autores no consideraron la existencia de una o más poblaciones a lo largo de la costa Oeste del Atlántico sudoccidental, pero debido a la ausencia de una barrera geográfica o ambiental conspicua entre Argentina, Uruguay y el Sur de Brasil, parecería probable que *C. brachyurus* también constituya una única población en esta región. De ser así, es probable que la especie migre latitudinalmente a lo largo de la costa entre aguas argentinas, uruguayas y brasileñas, ya sea por razones relacionadas al ciclo reproductivo, alimentación, o como respuesta a diversos factores físicos (e.g. temperatura, salinidad). Según Compagno et al. (2005), la distribución espacial de *C. brachyurus* en el Atlántico sudoccidental se extendería desde el Sur de Brasil hasta el Sur de Argentina, aunque algunos trabajos parecen demostrar que la especie no toleraría aguas inferiores a los 12°C (Lucifora et al. 2005; Holtzhausen & Camarada 2007). En el presente trabajo las capturas de *C. brachyurus* dentro de la ZEEU ocurrieron entre 12,7 y 24,2°C, aunque las frecuencias de captura más elevadas ocurrieron a 14,5, 15,0 y 16,5°C (Figura 31). Por otro lado, las temperaturas superficiales mínimas a la que se hallaron machos y hembras fueron 12,7 y 13,0°C, respectivamente, aunque el esfuerzo ejercido a temperaturas menores a 13,0°C fue muy bajo (Figura 31). En contraste con estos resultados, Cliff & Dudley (1992) reportaron que el 81% del total de ejemplares estudiados (n = 1.800) habían sido capturados a temperaturas entre 19,0 y 21,9°C, siendo 17,3 °C la temperatura mínima.

La temperatura del agua ha sido propuesta como un posible factor subyacente al comportamiento migratorio de *C. brachyurus*. En la costa Sur-oeste de África, Holtzhausen & Camarada (2007) postularon que la especie migraría en dirección Norte hacia el Sur de Angola durante el invierno, cuando la temperatura superficial cae por debajo de los 16°C, y en dirección Sur hacia Namibia central durante el verano, cuando la temperatura se eleva nuevamente por encima de los 16°C. Del mismo modo, Lucifora et al. (2005) sugirieron que en el Norte de la Patagonia Argentina, la especie estaría presente durante la primavera y el verano, cuando las temperaturas del agua son más altas (16°C), y migraría presumiblemente en dirección Norte durante el otoño, cuando las temperaturas son más bajas (12°C). No obstante, la ausencia de *C. brachyurus* durante el verano dentro de la ZEEU no parece ser explicada por la temperatura superficial del mar, dado que para los 12 años de estudio la temperatura promedio en superficie durante el verano fue de 23°C (19,7-25,0°C). Por otro lado, este período de ausencia de registros coincide con el momento de menor esfuerzo de la flota, habiéndose calado dentro de la RPT un total de 2.112 anzuelos en enero, 7.389 en febrero y 30.299 en marzo durante los 12 años de estudio. Estos niveles de esfuerzo son particularmente bajos en enero y febrero y un muestreo más exhaustivo sería necesario para confirmar la ausencia de la especie durante el primer trimestre del año. En Argentina, la información sobre de *C. brachyurus* es

particularmente detallada entre Bahía Anegada y Necochea (Chiaramonte 1996, 1998; Lucifora 2003; Lucifora et al. 2005, 2009), pero más al Norte del país poco se conoce acerca de la especie más allá de su presencia. Por otro lado la ocurrencia de *C. brachyurus* en Brasil es poco frecuente (Amorim et al. 1998) aunque existe un registro de neonatos a la altura de Rio de Janeiro (Bigelow & Schroeder 1984). De existir una verdadera ausencia de la especie en aguas uruguayas durante el verano, el uso de telemetría satelital podría ayudar a comprender mejor el uso de hábitat de *C. brachyurus* así como sus desplazamientos a lo largo de la costa.

Debido a que en este trabajo no se tuvieron en cuenta aspectos reproductivos como la presencia de hembras preñadas o marcas de cópula, no es posible descartar la posibilidad de que esta región sea utilizada como área de apareamiento y/o por hembras gestantes. Sin discriminar entre sexos, dentro del área de estudio se observó una dominancia significativa de individuos adultos sobre juveniles, lo cual en conjunto con un estudio más detallado que contemple tanto la ocurrencia como la frecuencia de marcas de cópula, así como el estado fisiológico de ejemplares adultos de ambos sexos, podría dar la primer evidencia de la utilización de la ZEEU como área de apareamiento. En Argentina sólo 4 hembras con embriones fueron registradas, 2 de ellas en Bahía Anegada, al Norte de la Patagonia (41°S), y 2 a la altura del puerto de Quequén-Necochea (~38°S) (Chiaramonte 1996; Lucifora et al. 2005). De acuerdo a la talla estimada de nacimiento de entre 60 y 70 cm (Compagno et al. 2005), 3 de estas hembras contenían embriones con tamaños casi a término, de las cuales dos fueron capturadas en octubre y una en diciembre. En base a estos datos preliminares y al hecho de que las tallas mínimas halladas (100 y 119 cm para machos y hembras, respectivamente) por Lucifora et al. (2005) eran considerablemente mayores a la talla estimada de nacimiento, estos autores sugirieron que la época de parición ocurriría cerca del período octubre-diciembre en un área desconocida. Las mayores tallas reportadas por Lucifora et al. (2005) fueron 247 y 256 cm para machos y hembras respectivamente, siendo las tallas dentro del rango 206-220 cm las más frecuentes. En comparación con los resultados de este trabajo, tanto la talla máxima de machos (277 cm) y hembras (280 cm) como el rango de tallas más frecuentes (220-250 cm) fueron superiores a los reportados por Lucifora et al. (2005), sugiriendo la presencia de ejemplares de mayor tamaño. De las 50 hembras preñadas estudiadas por Cliff & Dudley (1992), la de menor tamaño midió 228 cm, por lo que si bien no es posible saber si las hembras registradas aquí estaban o no preñadas, una gran proporción de éstas presentaban tallas por encima de la reportada por estos autores. Dado que los ejemplares capturados en aguas uruguayas son considerablemente más grandes que aquellos capturados en Argentina, y que los adultos son significativamente más comunes que los juveniles, existe una verdadera posibilidad de que la ZEEU y aguas adyacentes sean utilizadas por la especie como área de apareamiento.

Por otro lado, las tallas mínimas registradas para machos (123 cm) y hembras (126 cm) fueron mayores a las reportadas por Lucifora et al. (2005). Dado que existieron registros de captura de individuos de otras especies de tiburones con tallas menores o iguales a 90 cm, e incluso tan pequeños como 68 cm, es poco probable que la ausencia de individuos de *C. brachyurus* de menor talla dentro del área de estudio sea consecuencia de la selectividad del arte. Sin embargo, la ausencia de estos registros por parte de la flota palangrera podría ser consecuencia de un desacople entre el área explotada por la misma y la región en donde se encuentran estos individuos. La utilización de áreas cercanas a la costa como lugar de parición por parte de las hembras adultas y como sitio de residencia de neonatos y juveniles es común en diversas especies de tiburones. Knip et al. (2010) mencionaron dos modelos poblacionales contrastantes en base al uso, permanencia e importancia de las áreas costeras dentro del ciclo de vida de distintas especies de tiburones. Si bien Knip et al. (2010) admiten que no todas las especies de tiburones caen dentro de estos dos modelos, estos autores distinguen entre especies que utilizan las áreas costeras durante momentos específicos de su ciclo de vida (área de parición, área de cría de juveniles, termorregulación, gestación, etc.) de aquellas especies que permanecen dentro de estas áreas durante la totalidad de su ciclo de vida. La primera categoría, o grupo de especies, se basa en el modelo hipotético planteado por Springer (1967), el cual sostiene que algunas especies utilizan las áreas costeras como

áreas de parición y cría de juveniles. Según este modelo, las hembras darían a luz durante la primavera y el verano en áreas cercanas a la costa, donde los neonatos y juveniles permanecerían segregados de los adultos hasta alcanzar la madurez sexual. Este modelo es aplicable en particular a aquellas especies que, en general, presentan una gran talla máxima, crecimiento lento y alta expectativa de vida (Knip et al. 2010 y referencias allí citadas), tal y como es el caso de *C. brachyurus* (Walter & Ebert 1991; Cortés 2002). Un estudio reciente llevado a cabo en aguas uruguayas por Doño (2008) demuestra que dicho modelo es aplicable para *Sphyrna zygaena* y posiblemente para *S. lewini*. Doño (2008) halló la presencia de neonatos y juveniles de *S. zygaena* a lo largo de la costa de Uruguay entre Canelones y Rocha, y de neonatos de *S. lewini* en las costas de Rocha. Estos ejemplares fueron registrados próximos a la costa a profundidades dentro de la isobata de 20 m durante la primavera y verano. Si este fuese también el caso de *C. brachyurus*, los neonatos y juveniles más pequeños de esta especie se hallarían por fuera del rango de operación de la flota de palangre, lo cual explicaría la ausencia de estos ejemplares en las capturas de la misma.

La frecuente captura de *C. brachyurus* en las redes de protección de playas de Natal, Sudáfrica, a distancias de entre 300 y 500 m de la costa (Cliff & Dudley 1992, 2011), es una clara evidencia de que la especie es capaz de adentrarse en aguas costeras poco profundas. En Uruguay, las capturas de *C. brachyurus* cerca de la costa por parte de la pesca artesanal son poco frecuentes (Nion 1999), no existiendo información acerca de las tallas. No obstante, debido a que históricamente las pesquerías artesanales dirigidas a los tiburones se han concentrado principalmente sobre las costas de Rocha y en menor medida de Maldonado (Nion 1999), un muestreo más exhaustivo a lo largo de toda la línea costera uruguaya sería necesario para eliminar la posibilidad de que *C. brachyurus* utilice parte de la costa uruguaya como área de parición y/o cría de juveniles.

Dadas las características de historia de vida de esta especie, su alta susceptibilidad al colapso por explotación pesquera y su bajo potencial de recuperación, es preciso ampliar el estado de conocimiento a fin de poder adoptar medidas de conservación. Nuevos esfuerzos de investigación deberían dirigirse a estudios de genética a fin de establecer la existencia de uno o más stocks reproductivos dentro del Atlántico sudoccidental, al mismo tiempo que muestreos más exhaustivos sobre la costa Norte de Argentina, costa uruguaya y costa Sur de Brasil son necesarios para la identificación de áreas de parición y crías de juveniles.

4.6. *Sphyrna zygaena*

S. zygaena es una de las 8 especies existentes de tiburón martillo y una de las 3 de mayor tamaño, llegando a alcanzar una talla máxima de alrededor de 4 m. Es una especie semipelágica de distribución global en aguas tropicales, subtropicales y templadas, siendo particularmente más abundante en zonas templadas debido a su mayor tolerancia a aguas frías en comparación con las otras especies de tiburón martillo (Compagno 1984). A lo largo de su rango de distribución suele encontrarse tanto en la proximidades de la costa, como sobre aguas de plataforma, sobre el talud y en aguas oceánicas (Compagno et al. 2005).

S. zygaena es generalmente la especie de tiburón martillo más capturada junto con *S. lewini* y *S. mokarran* por las pesquerías de palangre pelágico (e.g. Bonfil 1994), aunque la representación relativa de cada una en la captura varía según la latitud. A pesar de ser capturadas generalmente en forma incidental, el elevado valor comercial de sus aletas ha llevado en las últimas décadas a un gran aumento en la mortalidad de estas especies (Abercrombie et al. 2005). Clarke et al. (2006) estimaron que, en conjunto, *S. lewini*, *S. mokarran* y *S. zygaena* conformaban alrededor del 5.9% del mercado de aletas de tiburón de Hong Kong. Actualmente, *S. zygaena* se encuentra catalogada a nivel global como vulnerable dentro de la lista roja de la UICN (Casper et al. 2005), mientras que para el Atlántico, un análisis de riesgo en tiburones capturados por las pesquerías de palangre pelágico realizado recientemente por Cortés et al. (2010) la ha catalogado como de menor riesgo.

El conocimiento acerca de la biología y ecología de *S. zygaena* es limitado (Casper et al. 2005). Esta especie presenta un modo de reproducción vivípara placentaria con un número total de embriones por camada de entre 29 y 37 (Compagno et al. 2005). El período de gestación se estima en 10-11 meses y aparentemente las hembras darían a luz en aguas costeras poco profundas (Casper et al. 2005 y referencias allí citadas).

La distribución espacial de la CPUE de *S. zygaena* entre 1998-2009 dentro de la ZEEU mostró los niveles más elevados dentro de la RPT (Figura 35b) y principalmente sobre el talud, lo cual es consistente con los hábitos costeros y de plataforma de la especie (Compagno et al. 2005). En concordancia con este estudio, Amorim et al. (2011) hallaron para la flota palangrera al Sur de Brasil que las capturas de tiburón martillo entre 2007 y 2008 ocurrieron principalmente sobre el talud. Estos autores reportaron que las capturas de *S. zygaena* y *S. lewini*, en conjunto, representaron el 6.3% de la captura total de tiburones en peso. *S. zygaena* constituyó el 65% del total de martillos capturados, mientras que *S. lewini* representó el restante 35%. Dentro de la ZEEU la captura de martillos (*S. zygaena* y *S. lewini*) entre 1998 y el 2009 representó alrededor del 3,8% de la captura total de tiburones en número, mientras que *S. zygaena* representó el 94,6% del total de martillos capturados. La gran diferencia en la ocurrencia de estas dos especies de martillo dentro de la ZEEU probablemente se deba a diferentes preferencias ambientales. Como se mencionó más arriba, de las 3 grandes especies de martillo, *S. zygaena* presenta la mayor tolerancia a aguas frías, presentando una distribución dentro del Atlántico Sur que se extiende desde el Norte de Brasil hasta el Sur de Argentina (Compagno et al. 2005). Por su parte, *S. lewini* presenta una distribución más tropical-subtropical, presentando el límite Sur de su distribución a la altura del Norte de Uruguay y Sur de Brasil (Compagno et al. 2005), lo cual explica su menor abundancia dentro del área. Kotas (2004) reportó que si bien las capturas de *S. zygaena* y *S. lewini* en Santa Catarina, Brasil, por parte de las diversas pesquerías ocurrían a lo largo de todo el año, las mismas variaban en forma estacional, siendo más abundantes las capturas de *S. zygaena* durante el otoño e invierno (asociado con aguas más frías) y las de *S. lewini* durante la primavera y verano (asociado a aguas más cálidas).

La CPUE de *S. zygaena* mostró una gran variabilidad entre años (Figura 36a). Pero debido a que los distintos componentes poblacionales de esta especie utilizan en forma diferencial la costa, plataforma y aguas abiertas a lo largo del año (ver más abajo), y que el área explotada por la flota no es uniforme dentro de la ZEEU ni en el tiempo, no es posible determinar una tendencia en los niveles de CPUE sin una previa estandarización de los datos. Del total de individuos registrados durante el período de estudio, el 81,7% fueron capturados durante los años 2002, 2004, 2008 y 2009, mientras el 54.4% fueron capturados únicamente durante el 2004 y 2008. Más aún, casi el 50% de las capturas registradas ocurrieron durante mayo de los años 2004 y 2008, aunque durante mayo del 2003, 2005 y 2007 sólo se capturaron 5 ejemplares en total. Al igual que en el caso de *C. brachyurus*, parte de la gran variabilidad hallada, tanto a nivel anual como mensual a lo largo de los distintos años, podría deberse a una diferencia en la magnitud del esfuerzo ejercido a lo largo de los distintos años sobre o cerca del talud, que es precisamente donde ocurrieron los mayores niveles de captura. A su vez, esta especie, al igual que otras especies de tiburón martillo, suele agregarse en grandes grupos (Compagno 1984; Smale 1991), y el solapamiento entre los mismos y episodios concretos de pesca podría afectar en gran medida los niveles de CPUE calculados para los distintos meses en este trabajo. Esto sugiere que si bien la especie se encontró presente dentro del área de estudio a lo largo de todos los años (a excepción del 2000), sus capturas se encuentran aparentemente asociadas a eventos concretos de pesca sobre áreas específicas. Por lo tanto, los niveles de abundancia relativa (CPUE) calculados en este trabajo necesariamente deben considerar el efecto del área, entre otros factores, a fin de poder contar con una estimación más real de la abundancia de la especie dentro de la ZEEU y su variación temporal.

Los niveles de captura de esta especie suelen estar relacionados con temperaturas superficiales más frías (Compagno 1984; Kotas 2004). En este estudio las capturas de la especie ocurrieron sobre un rango relativamente extenso (13-24,5°C) pero principalmente entre los 18,5 y 22°C. Resultados muy

similares fueron observados en Sudáfrica por Smale (1991), quien halló las mayores abundancias de *S. zygaena* durante la primer mitad del año, cuando la temperatura del agua entre la superficie y los primeros 10 m se hallaba en promedio entre de los 19 y 22°C. Amorim et al. (2011) hallaron para el Sur de Brasil las mayores abundancias de *S. zygaena*, en relación a *S. lewini*, durante el otoño y la primavera, aunque los autores no reportaron la temperatura del agua. La mayor abundancia de la *S. zygaena* dentro de la ZEEU ocurrió durante el otoño, pero dado que el patrón temporal de la CPUE hallado en este trabajo podría no reflejar por completo la situación real (ver más arriba), no es posible afirmar que la especie es ciertamente más abundante durante dicha estación.

La talla de nacimiento de *S. zygaena* se encuentra entre los 50 y 61 cm, y se estima que la talla máxima estaría en torno a los 400 cm (Compagno et al. 2005). En el presente trabajo, el rango de tallas observado para machos y hembras fue de 100-315 cm y 114-330 cm, respectivamente, por lo que tanto las clases de tallas más pequeñas como las más grandes no estuvieron representadas en las capturas de la flota.

Estudiando el ciclo reproductivo de *S. zygaena* en el Sur de Brasil, Bittencour et al. (2003) (en Amorim et al. 2011) observaron que los distintos componentes poblacionales se hallaban segregados espacialmente. Según estos autores, los neonatos y juveniles de pequeño tamaño se hallarían próximos a la costa, donde las hembras adultas darían a luz entre primavera y verano; los juveniles de mayor tamaño de ambos sexos se agregarían en áreas próximas al quiebre de plataforma continental, y los adultos se encontrarían en aguas oceánicas. En acuerdo con este modelo, y como fue mencionado anteriormente, las costas uruguayas también son utilizadas por la especie como área de parición y cría de juveniles (Doño 2008). En su estudio, Doño (2008) halló varios ejemplares de entre 50,5 y 114,5 cm a lo largo de la costa entre los departamentos de Canelones y Rocha, siendo frecuentes durante la primavera y el verano. Si bien la ausencia de ejemplares con tamaños inferiores a los 100 cm en las capturas de la flota podría deberse en parte a la selectividad del arte, el trabajo de Doño (2008) demuestra que dicha ausencia sería más bien producto de un desacople entre la distribución espacial de los mismos y el área donde opera la flota.

De acuerdo con las tallas de madurez propuestas por Stevens (1984), el 99,4% de los machos y el 99,5% de las hembras fueron juveniles, siendo la región sobre o próxima al talud el lugar donde se concentraron la mayoría de las capturas. Esto es consistente con lo observado por Bittencour et al. (2003) sobre la plataforma y similar a lo hallado en las capturas de la flota de palangre al Sur de Brasil por Amorim et al. (2011). Por otro lado, el hecho de haberse encontrado cierto solapamiento entre el rango de tallas observado en la costa por Doño (2008) y en las proximidades del talud por parte del presente trabajo, podría estar indicando que los juveniles migran hacia aguas más alejadas de la costa al alcanzar tallas entre 100 y 115 cm.

Los registros de individuos adultos de ambos sexos fueron particularmente escasos y, a pesar del esfuerzo ejercido sobre aguas oceánicas, sólo 5 fueron capturados. Las únicas 3 hembras adultas registradas ocurrieron entre primavera y verano (1 en diciembre y 2 en enero), lo cual coincide con el momento en que las mismas se desplazarían hacia la costa para dar a luz. Éstas fueron a su vez las únicas hembras registradas durante tales meses, pero se desconoce si se encontraban preñadas y/o desplazándose en dirección a la costa. Por su parte sólo 2 machos adultos fueron registrados (1 en octubre y 1 en febrero). Una revisión de la información de un embarque realizado en diciembre del 2005 dentro de la ZEEU que no se encontró disponible al momento del análisis de datos, reporta la captura de 4 ejemplares adicionales durante dicho mes. Dos de estos fueron machos juveniles de 186 y 192 cm, mientras que los otros fueron 2 hembras adultas con embriones. Una de ellas medía 296 cm y tenía 18 embriones con una talla promedio de 54 cm (rango: 51-57 cm), de los cuales 9 fueron hembras y 9 fueron machos. La otra hembra medía 304 cm y tenía 27 embriones con una talla promedio de 52 cm (45-54 cm), de los cuales 12 fueron hembras, 12 fueron machos y 3 indeterminados. Ambas camadas presentaban embriones casi a término, lo cual sugiere que la época de parición podría comenzar a fines de noviembre y principios de diciembre. Más aun, considerando la talla de estas hembras, es probable que las otras 3 consideradas directamente en

este trabajo (301, 341 y 330 cm) también estuviesen preñadas. Esta es la primera evidencia de la ocurrencia de hembras preñadas con embriones casi a término de *S. zygaena* dentro de la ZEEU y apoya los resultados de Doño (2008) sobre la utilización de las aguas uruguayas como sitio de relevancia para el ciclo reproductivo de la especie. Resulta relevante destacar que ambos tamaños de camadas registrados en este estudio (n = 18 y 27) son menores a los reportados en la literatura (Compagno et al. 2005). La razón de la baja ocurrencia de individuos adultos de *S. zygaena* en las capturas de la flota es desconocida y resulta particularmente intrigante la tan baja ocurrencia de hembras adultas cuando se sabe que éstas deben adentrarse en aguas de plataforma para dar a luz en áreas costeras. Algunas posibles explicaciones podrían estar relacionadas con el hecho de que la especie presente áreas concretas de apareamiento y que estas quedasen por fuera de la explotada por la flota, o bien que los adultos migren por fuera del rango de operación de la flota ya sea por cuestiones reproductivas, alimenticias, etc. Smale (1991) reportó la presencia de grandes ejemplares de la especie sobre arrecifes próximos al talud a una profundidad de alrededor de 100 m, la cual se encuentra por fuera del alcance del palangre utilizado por la flota uruguaya. La presencia de especies de cnidarios formadoras de arrecifes de aguas profundas ha sido reportada en aguas brasileras y en el Norte de las aguas territoriales uruguayas por Kitahara et al. (2009), existiendo especies que presentan un rango batimétrico de entre 175 y 1.000 m. La presencia de algunas de estas especies en aguas uruguayas ha sido reportada también recientemente por Carranza (2010) en un informe preliminar de un proyecto que actualmente se está llevando a cabo en el área. No obstante, y pese a estos registros, hasta el momento no existe evidencia de que los adultos de *S. zygaena* se encuentren asociados a estos arrecifes de aguas profundas. Hasta la fecha, el conocimiento acerca del uso de hábitat y desplazamientos verticales es sumamente limitado en tiburones martillo, siendo *S. lewini* la especie más ampliamente estudiada. Esta especie parece frecuentar principalmente la parte superficial de la columna de agua en asociación a la profundidad de la termoclina (Bessudo et al. 2011), aunque en ocasiones realiza buceos que superan los 200 m de profundidad (Klimley 1993) e incluso los 900 m (Jorgensen et al. 2009). Hearn et al. (2010) también reportaron que *S. lewini* suele ocupar una mayor porción de la columna de agua cuando se encuentra en aguas oceánicas en comparación a cuando se halla en aguas sobre la plataforma continental. Todos estos trabajos parecen señalar que si bien la especie es capaz de bucear a profundidades que superan ampliamente el rango de alcance del palangre utilizado por la flota uruguaya, la misma suele frecuentar estratos más superficiales de la columna de agua. Aunque no se encontró información acerca de *S. zygaena* sobre este aspecto, es probable que esta especie también se encuentre mayoritariamente en aguas superficiales, por lo que su ausencia en las capturas como consecuencia de una fuerte asociación a los arrecifes de coral de aguas profundas parece poco probable. En todo caso, es preciso incurrir en estudios telemetría satelital a fin de conocer el comportamiento, desplazamiento y uso de hábitat de los adultos de esta especie.

Si bien *S. zygaena* fue recientemente catalogada como de menor riesgo por Cortés et al. (2010) para la pesca de palangre pelágico dentro del Atlántico, esto no refleja la susceptibilidad real de la especie, dado que la misma es directamente afectada por distintas modalidades de pesca. Debido a la naturaleza de su ciclo reproductivo, es probable que individuos de todas las clases de edades y tallas sean capturados por diversas pesquerías, como ocurre con *S. lewini* y *S. zygaena* en Brasil (Kotas 2004; Kotas et al. 2009; Dias 2011). Actualmente estas especies se encuentran amenazadas en aguas brasileñas y se ha recomendado una talla mínima de captura de 240 cm (Dias 2011). Muchas especies de tiburones son particularmente susceptibles a la remoción de juveniles (Cortés 2002; Cortés 2008) y *S. zygaena* probablemente no sea la excepción. Como país miembro de CICAT, Uruguay debe responder desde el pasado 2010 con la recomendación propuesta por dicha comisión, donde se prohíbe subir a bordo a las especies de martillo independientemente de su condición (vivo o muerto). Sin embargo, la mortalidad post-captura en estos individuos es poco conocida. Resultados preliminares en base a la información recopilada en 3 cruceros de investigación por Kotas (2004) mostraron un porcentaje de supervivencia del 53% para *S. zygaena* (n = 36) al momento de virar el palangre, por lo que aun asumiendo una tasa de supervivencia del 100% una vez liberado el

animal, la pesca generaría una mortalidad del 50% de la captura total de ejemplares. Más aun, es probable que otras modalidades de pesca como las redes de enmalle presenten una mortalidad considerablemente mayor, debido a que los tiburones mueren sofocados al no poder moverse. Esta realidad en conjunto con el hecho de que en Uruguay las diversas pesquerías se encuentran capturando casi exclusivamente a neonatos y juveniles (Domingo et al. 2008; Doño 2008, este estudio), hace fundamental desarrollar estudios que profundicen sobre la población, su estado actual y su dinámica, a fin de poder establecer medidas apropiadas para su conservación.

4.7. *Carcharhius signatus*

C. signatus es una especie semipelágica que habita en aguas tropicales, subtropicales y templadas cálidas del Océano Atlántico (Compagno et al. 2005). A lo largo de su distribución suele ser particularmente común sobre la plataforma externa, talud y sobre montes submarinos (Compagno et al. 2005; Carlson et al. 2008; Vaske Junior et al. 2009; Dias 2011). Presenta un modo de reproducción vivípara placentaria, un tamaño promedio de 11 embriones por camada y un período de gestación de alrededor de 12 meses (Hazin et al. 2000b). Debido a su madurez tardía y alta tasa de mortalidad por las pesquerías, principalmente sobre individuos juveniles, la especie se encuentra globalmente catalogada como vulnerable dentro de la lista roja de la UICN (Santana et al. 2006).

Esta especie es capturada en forma dirigida por buques palangreros en el Norte de Brasil sobre bancos oceánicos o montes submarinos (Santana et al. 2009; Dias 2011), donde llega a representar en ocasiones más del 90% de la captura total de tiburones (Hazin et al. 1995, en Amorim et al. 1998). Sin embargo, a lo largo de su distribución, las capturas de *C. signatus* por parte de las flotas de palangre suelen ser en su mayoría de carácter incidental (Amorim et al. 1998; Beerkircher et al. 2002; Carlson et al. 2008; Domingo et al. 2008; Dias 2011). *C. signatus* representó el 26,1% de la captura total de tiburones en la pesca de pez espada en el Sur-este de Florida durante 1981-1983 (Berkeley & Campos 1988), y el 12,4% en el Sur-este de Estado Unidos durante 1992-2000 en base al programa de observadores, siendo la tercer especie más abundante (Beerkircher et al. 2002). En el Sur de Brasil la misma representó más del 5% del total de tiburones capturados entre 1972 y 1997, siendo la especie más abundante de su género (Amorim et al. 1998). Todos estos resultados son muy superiores a los obtenidos en este trabajo, donde la especie represento únicamente el 2,2% del total de tiburones. Si bien Compagno et al. (2005) señalaron que la distribución de *C. signatus* se extiende hasta la Argentina, prácticamente no hay registros de la misma en dicho país (Chiaramonte 1998), y ningún ejemplar fue capturado en la porción Sur de la ZEEU (Figura 44a), lo cual sugiere que la especie es menos abundante a latitudes más altas.

La distribución espacial de la CPUE de *C. signatus* entre 1998-2009 dentro de la ZEEU mostró los niveles más elevados de captura dentro de la RPT (Figura 44b), mientras que muy pocos ejemplares fueron registrados en la RO. En forma muy similar, en aguas brasileñas la ocurrencia de la especie se restringe casi exclusivamente a la plataforma y quiebre continental (Dias 2011), aunque también es abundante en la proximidad de montes submarinos (Menni et al. 1995; Vaske Junior et al. 2009). En Estados Unidos las capturas en palangre ocurren principalmente sobre la plataforma continental externa (Carlson et al. 2008). Sin embargo, datos de marcaje y recaptura demuestran que *C. signatus* es potencialmente capaz de realizar grandes desplazamientos y si bien su trayectoria completa es desconocida, existen registros de movimientos de hasta 1.441 millas náuticas (~2.668 km; Kohler et al. 1998). En este trabajo, solo 24 ejemplares fueron capturados más allá de la isobata de 2.000 m (RO), de los cuales 5 fueron machos, 6 hembras y 13 no fueron sexados ni medidos. Sólo un macho adulto fue capturado en esta región (193 cm), mientras que los restantes fueron juveniles comprendidos entre 129 y 149 cm. En el caso de las hembras también fue capturado un único ejemplar adulto (224 cm), mientras que los restantes fueron 4 juveniles entre 138 y 179 cm y un último ejemplar que no fue medido. Todo esto concuerda con el hábito semipelágico de la especie (Compagno et al. 2005), la cual, al igual que *C. brachyurus* y *S. zygaena* en este estudio, se concentraron sobre o próximos al quiebre continental pero fueron ocasionalmente capturados en

aguas abiertas. No obstante, dado el bajo número de ejemplares capturados en la RO, no es posible realizar ninguna conclusión acerca del motivo de estos desplazamientos hacia aguas abiertas, pero dado que fueron capturados adultos y juveniles es poco probable que sea por razones reproductivas.

A escala anual, el patrón de la CPUE de *C. signatus* podría dividirse en 3 períodos (Figura 45a): uno inicial que abarca niveles muy bajos durante 1998 y la ausencia de registros entre 1999 y el 2001; un segundo caracterizado por un incremento acentuado de la CPUE durante el 2002; y un tercero distinguido por un marcado descenso en la abundancia entre el 2002 y el 2003 y una tendencia general creciente hacia el final del período de estudio. Al igual que *C. brachyurus*, y como fue mencionado anteriormente, *C. signatus* ocurre casi exclusivamente sobre la plataforma y talud continental, por lo que su baja abundancia relativa e incluso la ausencia de registros durante los primeros años en la serie temporal podría ser consecuencia de un bajo esfuerzo ejercido sobre estas regiones (Figura 5). Problemas asociados a la identificación por parte de los observadores también podrían ser responsables, en parte, de lo observado. El segundo período definido (2002) mostró los niveles de captura más elevados de toda la serie temporal, pero no parece haber una explicación evidente al respecto. Durante este año, el esfuerzo sobre la RPT aumentó en comparación a los años anteriores pero fue considerablemente menor que los años posteriores, con la excepción del 2003 y el 2006 (Figura 5). Una posible explicación podría ser que, a pesar de haberse ejercido un menor esfuerzo total en comparación a la mayoría de los años subsiguientes, la mayor parte del mismo fue ubicado sobre o próximo al talud (70,6%) y en la región media y Norte de la ZEEU, que es precisamente donde se concentraron la mayoría de las capturas. Algunos años como el 2005 y 2007 mostraron niveles de esfuerzo más de 3 veces superiores a los ejercidos durante el 2002. Sin embargo, aunque durante el 2005 el 79,2% del esfuerzo fue ejercido sobre la RPT, una porción considerable del mismo se ubicó en la porción más al Sur del área de estudio, donde la especie se encuentra aparentemente ausente. Por otro lado, en el 2007 solamente el 21,8% del esfuerzo fue ejercido sobre la RPT y la mayoría de este se ubicó alejado del quiebre de plataforma. La distribución particular del esfuerzo durante el 2007 no solo explica los niveles de CPUE más bajos en comparación con el 2002 a pesar del esfuerzo, sino también la caída de la CPUE durante los últimos años de estudio (Figura 45a). El tercer período definido muestra una tendencia general creciente (a excepción del 2007) hasta el fin del período de estudio. No obstante, dado que la especie parece encontrarse en áreas específicas dentro de la ZEEU, tanto la magnitud del esfuerzo ejercido como la distribución del mismo a lo largo de los distintos años podría encontrarse afectando en gran medida las estimaciones de la CPUE, por lo que una estandarización de la serie de datos sería necesaria para corroborar dicha tendencia. Más aún, varios investigadores señalan la posibilidad de un sesgo en las tendencias crecientes basadas en programas de observadores como consecuencia de un refinamiento en la capacidad de identificación de las especies (Berrkircher et al. 2002; Cortés et al. 2007; Carlson et al. 2008).

Según Amorim et al. (1998), esta especie es capturada al Sur de Brasil por las flotas palangreras durante todo el año, siendo la especie más abundante de su género. Vooren et al. (1999) (en Kotas 2004) reportaron además que las mayores capturas ocurren durante la primavera y el verano. Dentro de la ZEEU, la CPUE mensual de *C. signatus* varió entre años, siendo probable que parte de esta variabilidad se deba a la magnitud del esfuerzo ejercido y su distribución espacial durante los distintos años. No obstante, los resultados mostraron dos picos que podrían sugerir una mayor abundancia de la especie entre mediados de verano y principios del otoño, y a mediados de la primavera (Figura 45b). La diferencia en la ubicación temporal del máximo de la CPUE entre sistemas trimestrales se debe a la inclusión del mes de marzo dentro del verano en el sistema convencional y dentro de otoño en el sistema alternativo (Figura 45c). Durante dicho mes se capturaron el 30,1% del total de ejemplares de esta especie. Como fue discutido anteriormente para *C. brachyurus*, dado que *C. signatus* también se halla casi exclusivamente sobre la RPT, es probable que el reducido esfuerzo ejercido sobre esta región particularmente durante los meses de enero y febrero se encuentre subestimando los niveles reales de abundancia de la especie. Por tanto, incluso en enero,

donde no hubo registros de esta especie, un mayor esfuerzo sobre la RPT sería necesario para afirmar la ausencia de la misma.

Según Compagno et al. (2005), la talla máxima de *C. signatus* es de alrededor de 280 cm, mientras que la talla de nacimiento se encuentra entre los 60 y 72 cm. Por su parte, para el Atlántico sudoccidental Santana & Lessa (2004) estimaron que la talla de nacimiento se encontraría en torno a los 66.8 cm, mientras que la talla máxima teórica se encontraría alrededor de 270 cm. El ejemplar de mayor tamaño capturado en el Atlántico sudoccidental midió 260 cm y fue capturado en el Nor-este de Brasil (Santan & Lessa 2004). En el presente trabajo los rangos de tallas observados fueron 107-243 cm para machos y 68-256 cm para hembras (Figura 46), por lo que existió una ausencia de registros de captura de las clases de tallas más pequeñas y más grandes de los machos, mientras que las hembras fueron capturadas en prácticamente todo su espectro de tamaños. Las mayores tallas registradas para ambos sexos coinciden con las reportadas en el Sur-oeste de Brasil por Hazin et al. (2000b) aunque en este caso fueron menos frecuentes. Estos autores reportaron que las capturas de grandes ejemplares eran muy poco frecuentes y sugirieron que esto podría deberse a su distribución vertical, alimentación o simplemente al hecho de que no fueran abundantes en la región. Dado que en el presente trabajo se capturaron 527 tiburones mayores a 250 cm durante el período de estudio, la selectividad del arte no parecería ser un factor determinante en la ausencia de *C. signatus* de mayor tamaño en las capturas. Por otro lado, si bien se desconoce en gran medida el uso de hábitat de *C. signatus*, su ubicación en la columna de agua podría estar condicionando su capturabilidad por parte del palangre. Según Compagno et al. (2005) esta especie presenta un rango batimétrico que se estima entre los 0 y 600 m de profundidad. En el Nor-este de Brasil, las capturas de esta especie en palangre ocurren entre los 50 y los 200 m, mientras que en el Sur la especie es capturada por diversos artes de pesca entre los 10 y los 500 m (Dias 2011). Algunos estudios sobre la dieta de *C. signatus* señalan que la especie se alimenta de calamares sobre el quiebre de plataforma e incluso de crustáceos en el fondo (Vaske Junior et al. 2009), pero también de un gran número de peces pelágicos (Patokina & Litinov 2005; Vaske Junior et al. 2009). Esto sugiere que la especie frecuenta las capas superiores de la columna de agua al menos para alimentarse, quedando dentro del rango operativo del palangre durante el proceso. Si bien toda esta información no discrimina entre adultos y juveniles, dado que prácticamente todas las clases de tallas de hembras son capturadas por la flota uruguaya, es probable que la ausencia de capturas de machos mayores a los 250 cm sea producto de su baja abundancia en la zona.

La ausencia casi total de individuos con tallas entre 60 y 100 cm probablemente se encuentre relacionada con la capturabilidad y selectividad del arte de pesca, pero el hallazgo de una hembra de 68 cm sugiere la posibilidad de que ejemplares pequeños de esta especie se encuentren presentes dentro del área de estudio. Si bien es necesaria nueva y más robusta evidencia, la captura de este neonato abre la posibilidad de que ciertas regiones del talud y plataforma continental de la ZEEU sean utilizadas por la especie como área de parición. En base a la talla de embriones capturados en el Sur de Brasil, Amorim et al. (1998) observaron un crecimiento de los mismos de abril a febrero, y en base al registro de captura de 2 neonatos en noviembre estimaron que la parición podría ocurrir entre octubre y febrero. Por otro lado, Dias (2011) reportó una predominancia de neonatos durante el verano sobre la plataforma continental de Brasil entre los 30 y 31°S. El hallazgo de un neonato próximo al talud en aguas uruguayas podría indicar que el área de parición de *C. signatus* sobre la plataforma externa y talud podría extenderse al menos desde el Sur de Brasil hasta Uruguay. Más aún, el hecho de haber capturado un neonato durante mayo supone que la época de parición podría extenderse al menos hasta dicho mes en el Atlántico sudoccidental en ciertas ocasiones.

En base a las tallas de madurez propuestas por Hazin et al. (2000b), el 79,6% del total de ejemplares medidos y sexados fueron juveniles, representando el 79,1% de los machos y el 80% de las hembras. La dominancia de individuos juveniles en las capturas de palangre también ha sido reportada en aguas brasileñas. En el Nor-este de Brasil, Santana & Lessa (2004) reportaron que el 74,3% de las capturas de la especie eran juveniles, mientras que en un estudio posterior realizado en la misma

región los juveniles representaron el 89,2% de la captura total (Santana et al. 2009). En el Sur-oeste de Brasil, Hazin et al. (2000b) encontraron que el 63% de los machos y el 65% de las hembras capturadas en palangre eran juveniles.

Los adultos no parecieron ser abundantes durante ningún momento del año, aunque del total de ejemplares registrados (49 machos y 53 hembras), el 83,7% de los machos y 67,9% de las hembras fueron capturados durante marzo y abril. En base a estudios realizados en el Sur-oeste de Brasil, se cree que la copulación tendría lugar durante el verano (Hazin et al. 2000b), aunque en el presente trabajo no hubo registros de capturas de machos adultos entre enero y febrero, ni de hembras adultas entre diciembre y febrero (Figura 48a, b). No obstante, el bajo esfuerzo ejercido durante enero y febrero sobre la RPT impide contar con un conocimiento real de la abundancia y presencia de adultos en la región. Con respecto a la temperatura, esta especie mostró una correlación significativa entre la misma y la talla de los individuos, donde los juveniles fueron capturados a lo ancho de todo el rango de temperaturas, mientras que los adultos ocurrieron casi exclusivamente a temperaturas $\geq 18^{\circ}\text{C}$ (Figura 50a, b). Una posible explicación a esta relación podría ser que los individuos adultos se hallen al Norte del área de estudio, en aguas más cálidas, y penetren en aguas uruguayas cuando la temperatura superficial es lo suficientemente elevada. Este tipo de migraciones ya han sido reportadas en otras especies de tiburones como *I. oxyrinchus* (Casey & Kohler 1992), *L. nasus* (Campana & Joyce 2004) y *C. brachyurus* (Lucifora et al. 2005). Dado que la confluencia subtropical se encuentra dominada por la influencia de la corriente cálida del Brasil durante el verano y el otoño en el área de estudio, esto podría explicar por qué la mayoría de los adultos fueron capturados durante marzo y abril, mientras que su ausencia durante enero y febrero en las capturas podría ser producto del bajo esfuerzo ejercido y no debido a una ausencia real de los mismos. Si este fuese el caso, los adultos de ambos sexos se concentrarían en la ZEEU durante el verano y el otoño quizás por motivos reproductivos tales como la parición y/o el apareamiento, mientras que los juveniles se encontrarían presentes durante todo el año. En forma muy similar, Hazin et al. (2000b) hallaron la presencia de juveniles durante todo el año en el Sur-oeste de Brasil, y observaron que la abundancia de hembras grávidas era máxima durante el verano y decrecía hacia el invierno. En este estudio, las capturas de hembras adultas ocurrieron en su mayoría durante marzo y abril (67,9% del total), comprendiendo tallas de entre 206 y 256 cm y un promedio de 231 cm. Hazin et al. (2000b) hallaron hembras preñadas durante febrero ($n = 5$), marzo ($n = 1$), mayo ($n = 2$) y junio ($n = 1$), de las cuales la de menor tamaño midió 204 cm. Si bien se desconoce el estado reproductivo de las hembras adultas capturadas en este trabajo, sus tallas se encuentran por encima de la talla más pequeña reportada por Hazin et al. (2000b) para una hembra preñada, y el hecho de haber sido capturadas en su gran mayoría durante marzo y abril, en conjunto con la captura de un neonato en mayo, sugiere que las hembras podrían estar pariendo al menos entre marzo y mayo sobre la plataforma y quiebre continental del área de estudio. Sin embargo, debido al reducido esfuerzo ejercido sobre la RPT entre enero y febrero no es posible determinar si la época de parición no abarcaría también dichos meses. Si bien un estudio más detallado y profundo es necesario para comprender el ciclo reproductivo de *C. signatus*, estos resultados podrían ser evidencia de que la especie migra hacia latitudes más altas durante el verano y otoño con el objetivo de dar a luz y/o aparearse.

Como es común en muchas especies de tiburones, *C. signatus* es una especie vulnerable frente a la sobrepesca y particularmente susceptible a la remoción de juveniles (Carlson et al. 2008; Santana et al. 2009). En Brasil *C. signatus* es una de las 8 especies de tiburones que sufren mortalidad en prácticamente todas las clases de edades y tallas por parte de diversas pesquerías (Dias 2011) y debido a su tardía madurez sexual, Santana et al. (2009) sugirieron que el tamaño poblacional podría estar disminuyendo a razón de un 8,1% por año. Actualmente esta especie se encuentra amenazada en aguas brasileras y se ha recomendado una talla mínima de captura de 205 cm (Dias 2011). Si bien esta especie no es ampliamente capturada en aguas uruguayas (809 ejemplares en 12 años de estudio) casi el 80% de las capturas corresponden a juveniles, y dado que se desconoce actualmente si existe conectividad entre los individuos capturados a lo largo de Brasil y los capturados aquí, no es

posible conocer el impacto que estas remociones representan para la especie. Las características y dinámica del ciclo reproductivo de *C. signatus* aún presentan vacíos de información y es preciso comprender en su totalidad el mismo para establecer medidas de manejo y conservación. Futuros trabajos deberían centrarse en estudios genéticos a fin de determinar unidades de manejo y stocks reproductivos, mientras que en Uruguay es necesario un muestreo más exhaustivo sobre la plataforma y talud durante el verano, así como un estudio detallado que considere el estado reproductivo y fisiológico de las hembras y machos a lo largo del tiempo.

4.8. *Lamna nasus*

El pinocho, o marrajo sardinero, es una especie oceánica de distribución antitropical que se halla a lo largo de todo el hemisferio Sur y en el Norte del Océano Atlántico, incluyendo el Mar Mediterráneo (Compagno et al. 2005). Al igual que el resto de sus familiares más cercanos (Lamnidae), *L. nasus* es un depredador muy activo capaz de mantener su temperatura corporal por encima de la ambiental (Carey & Teal 1969; Lowe & Goldman 2001), siendo considerado como una de las especies de tiburones más tolerantes a las bajas temperaturas (Campana & Joyce 2004). Presenta una modalidad reproductiva vivípara aplacentaria (ovovivípara), un período de gestación de entre 8 y 9 meses y un tamaño promedio de 4 embriones por camada (Francis & Stevens 2000; Jensen et al. 2002). Su baja fecundidad, en conjunto con un crecimiento lento y tardía madurez sexual, hacen que la especie sea vulnerable frente a la explotación pesquera (Cortés 2008; Campana et al. 2008, 2010b). Actualmente la especie se encuentra catalogada a nivel global como vulnerable por la UICN, aunque en el Atlántico Nor-oeste se la considera amenazada e incluso en peligro crítico en el Atlántico Nor-este y Mar Mediterráneo (Stevens et al. 2006).

L. nasus es capturada en forma dirigida por flotas palangreras en el Atlántico Norte desde al menos 1920 y, hasta el presente, la especie ya ha sufrido dos serios colapsos poblacionales a causa de una sobreexplotación sostenida (Francis et al. 2008; Campana et al. 2008). En el hemisferio Sur, las capturas de *L. nasus* en las pesquerías de palangre son esencialmente fortuitas (Francis et al. 2008), aunque en algunas regiones representa la segunda especie de tiburón mayormente capturada (Francis et al. 2001; Stevens & Wayte 2008). En el Atlántico Sur, las capturas de esta especie con palangre en el Sur de Brasil, en Sudáfrica y en Namibia son muy raras (Amorim et al. 1998, 2002; Stevens et al. 2006; Basson et al. 2007). En el presente trabajo, las capturas de esta especie representaron el 2,1% de la captura total de tiburones de la flota en base al programa de observadores, lo cual es ampliamente superior al porcentaje reportado por Basson et al. (2007) entre el 2000 y el 2005 por la flota palangrera sudafricana (0,6%).

Actualmente existe una relativamente amplia cantidad de trabajos acerca de la ecología y biología de la especie (e.g. Francis & Stevens 2000; Jensen et al. 2002; Campana & Joyce 2004; Francis et al. 2007; Campana et al. 2010a), así como de su interacción con las pesquerías (e.g. Francis et al. 2001; Campana et al. 2002, 2008, 2010b; Pons & Domingo 2010), aunque la mayoría se concentran en el Atlántico Nor-oeste y Pacífico Sur-oeste. Actualmente se está llevando a cabo un estudio sobre la biología reproductiva de la especie en base a datos del PNOFA (Forselledo en prep.).

La distribución espacial de la CPUE de *L. nasus* entre 1998-2009 dentro de la ZEEU mostró los niveles más elevados de captura al Sur del área de estudio, sobre la RPT, y al Norte de la misma, sobre la RO (Figura 53b). Si bien esta especie es considerada de hábitos oceánicos (Compagno 2008), los elevados niveles de CPUE hallados sobre la plataforma externa y talud en este trabajo coinciden con los resultados obtenidos en otras investigaciones (Campana & Joyce 2004; Cassoff et al. 2007; Campana et al. 2010b). Campana & Joyce (2004) sugirieron que la asociación de la especie a frentes y/o bordes de la plataforma continental probablemente se encuentre relacionada con la mayor productividad y disponibilidad de preseas en estas regiones. Algunos rastreos satelitales han registrado permanencias continuas en aguas sobre plataforma por períodos de casi una año (Campana et al. 2010a) e incluso desplazamientos individuales hacia la plataforma interna llegando menos de 5 km de la costa (Pade et al. 2009).

Las CPUE anual osciló en forma errática entre 0,00 y 2,05 ind./1.000 anz. sin mostrar ninguna relación aparente con el esfuerzo total, ni con el esfuerzo ejercido sobre la RPT o RO. La CPUE de *L. nasus* fue 3.6 veces mayor al fin de la serie temporal (2009) en comparación con el inicio (1998), pero dada la variabilidad interanual observada y el hecho de que el esfuerzo de la flota no es homogéneo a nivel espacial ni temporal durante los distintos años, una estandarización de la CPUE es necesaria para proporcionar una indicación más robusta de la tendencia de captura. En base a datos de cuadernos de pesca, Pons & Domingo (2010) estandarizaron la CPUE de *L. nasus* por la flota palangrera uruguaya en toda su extensión, y concluyeron que las capturas habían caído en un 80% en 1995 con respecto a años anteriores (1982-1994) y se habían mantenido relativamente estables hasta el fin de la serie temporal (2008). También en base a esta información, Pons & Domingo (2010) reportaron un porcentaje de ocurrencia de la especie del 20% en el total de lances, lo cual es muy similar al hallado en este trabajo en base al programa de observadores (19,1%). Forselledo (en prep.) reportó un porcentaje sensiblemente menor para la flota palangrera uruguaya entre 1998 y 2010 (16.2%).

Mensualmente, la CPUE fue mayor durante el invierno, principalmente entre junio y agosto y en menor medida durante setiembre (Figura 54b, c). En conjunto, entre estos meses se capturó el 93,9% del total de ejemplares registrados durante el período de estudio. La gran diferencia observada en la CPUE de otoño entre sistemas trimestrales se debe a la inclusión del mes de junio dentro de dicho trimestre en el sistema alternativo (Figura 54c). La ausencia de *L. nasus* en las capturas entre enero y marzo en la ZEEU podría ser consecuencia del bajo esfuerzo ejercido durante dicho período, pero es probable que la misma se encuentre relacionada con las preferencias ambientales de la especie. Tanto en el Atlántico Norte como en el hemisferio Sur, se ha reportado que la especie realiza migraciones latitudinales a lo largo del año, alcanzado latitudes más bajas y penetrando en aguas subtropicales durante el invierno, y desplazándose a latitudes más altas durante la primavera y el verano (Francis & Stevens 2000; Campana & Joyce 2004; Francis et al. 2007, 2008). Algunos autores sugieren que estos desplazamientos podrían ser una respuesta comportamental para mantenerse dentro de un rango óptimo o preferencial de temperaturas (Campana & Joyce 2004). En el Atlántico Norte, Kohler et al. (2002) calcularon un desplazamiento promedio de 234 mn (~433 km) en base a 134 recapturas, y reportaron que el 90% de las mismas se hallaban a menos de 500 mn (~926 km) de la ubicación de marcado. La distancia máxima reportada por estos autores fue de 1.005 mn (~1.861 km), mientras que Stevens (1990) reportó un desplazamiento de 1.280 mn (~2.370 km). Actualmente existe un consenso acerca de que en el Atlántico Norte la población del Nor-oeste y Nor-este representan stocks distintivos (Francis et al. 2008; Campana et al. 2010b), y dada la distribución antitropical de la especie parece poco probable que exista conectividad entre el Atlántico Norte y Sur. Si bien se desconoce la cantidad de stocks en el Atlántico Sur, es probable que existan más de uno al igual que en el Norte (Francis et al. 2008). A pesar de que el conocimiento acerca de las migraciones de *L. nasus* en el Atlántico sudoccidental es muy escaso, la información de marcado y recaptura en el Atlántico Norte sugiere que es poco probable que *L. nasus* realice una migración transatlántica entre el Atlántico Sur-oeste y Sur-este o viceversa. Por lo tanto, el escenario más probable es que durante el verano la especie migre hacia a latitudes más altas de las consideradas dentro del área de estudio. En apoyo a esta hipótesis se encuentran los resultados obtenidos recientemente por Forselledo (en prep.), quien estudiando las capturas de *L. nasus* por parte de la flota palangrera uruguaya en toda su extensión halló que la abundancia de la especie se encuentra relacionada con el comportamiento y dominancia de los distintos componentes de la confluencia Brasil-Malvinas.

En el hemisferio Sur, el rango de temperaturas de superficie en que se han reportado capturas de *L. nasus* se extiende entre 1 y 23°C (Francis et al. 2008) aunque su abundancia cae por encima de los 19,0°C (Francis & Stevens 2000). En este trabajo la especie fue capturada entre 10,6 y 22,3°C (Figura 58) lo cual se encuentra dentro del rango mencionado anteriormente y es muy similar al reportado por Stevens (1983) en el Mar de Tasmania (7.6-22.8°C) y por Francis & Stevens (2000) en Australia y Nueva Zelanda (9,9-22,6°C). Dado que *L. nasus* es una especie endotérmica, Francis & Stevens (2000)

sugirieron que los grandes adultos podrían hallarse a latitudes más altas con respecto a individuos juveniles como consecuencia de una mayor capacidad de termorregulación. No obstante, esto no fue observado en el presente estudio, donde si bien se cubrió un acotado rango latitudinal, tanto adultos como juveniles fueron encontrados prácticamente en el mismo rango de temperatura (Figura 59). Forselledo (en prep.) encontró los mayores niveles de CPUE por parte de la flota palangrera uruguaya entre 11 y 12°C, pero esta diferencia bien podría ser producto de haber cubierto latitudes más altas, donde la especie es más abundante. Este autor halló una correlación negativa entre la abundancia de la especie y la TSM, y una correlación positiva entre la abundancia y la latitud.

La talla máxima alcanzada por *L. nasus* difiere entre hemisferios, alcanzando un mayor tamaño en el hemisferio Norte en comparación con el Sur (Francis et al. 2008). Debido a que el crecimiento se enlentece al alcanzar la madurez sexual y que las hembras maduran más tarde en el tiempo en comparación con los machos, también existe una diferencia entre las tallas máximas alcanzadas por uno y otro sexo (Jensen et al. 2002; Natanson et al. 2002). En el Pacífico Sur-oeste, las tallas máximas reportadas son de 236 y 208 cm para machos y hembras, respectivamente. Sin embargo, debido a que sólo 4 registros de machos superaron los 204 cm, Francis et al. (2008) mencionaron que las tallas superiores podrían estar sujetas a errores de medición, y sugirieron que probablemente la talla máxima sería más cercana a los 204 cm. En el presente trabajo, las tallas máximas registradas fueron de 226 cm para los machos y 221 cm para las hembras. Estos resultados dan evidencia de que los machos superan los 204 cm en el hemisferio Sur e incluso extienden la talla máxima reportada para las hembras. Las tallas máximas reportadas por Francis & Stevens (2000) para Australia (204 y 208 cm, para machos y hembras, respectivamente) y Nueva Zelanda (228 y 206 cm, para machos y hembras, respectivamente), son considerablemente menores a las halladas en este trabajo a excepción de los machos capturados en Nueva Zelanda.

En base a las tallas de madurez sexual propuestas por Francis & Duffy (2005), el 68,3% del total de ejemplares medidos fueron sexualmente maduros, representado el 87,4% del total de los machos y el 29,1% del total de las hembras. Estos porcentajes resultan sorprendentes dado que la mayoría de los trabajos señalan una clara dominancia de ejemplares juveniles en las capturas (Ellis & Schakley 1995; Francis et al. 2001; Francis & Stevens 2000; Stevens & Wayte 2008; Campana et al. 2008, 2010b). Entre 1988 y 1998 las capturas de adultos por las pesquerías de palangre en Nueva Zelanda representaron el 28% del total de machos y el 3% del total de hembras en la región Norte, y el 9% y 4% del total de machos y hembras, respectivamente, en la región Sur. Los porcentajes ampliamente superiores hallados dentro de la ZEEU en comparación a los estudios anteriormente mencionados sugieren que los adultos son más comunes en esta región que en otras áreas. Sin embargo, dado que las tallas de madurez utilizadas en este trabajo corresponden a individuos del Océano Pacífico Sur-oeste, estos porcentajes deben ser interpretados con cautela. Más aun, la escala espacial abordada en este trabajo es considerablemente menor a la de estos estudios, y dado que existe buena evidencia de la ocurrencia de segregaciones espaciales por tamaños (Ellis & Schakley 1995; Francis et al. 2001, 2007; Campana et al. 2010a), los resultados obtenidos en este trabajo en base a un marco latitudinal tan acotado podrían no ser comparables con los otros estudios mencionados. En el área de estudio, el 92,7% de los machos adultos fueron capturados entre julio y agosto ($n = 303$), mientras que el 86,8% de las hembras adultas fueron capturadas entre junio y setiembre ($n = 46$). Este solapamiento en el período de captura podría estar indicando un posible período de apareamiento, pero en ausencia de un mayor conocimiento del estado fisiológico de los mismos así como del registro de marcas de cópula u otros indicios de copulación a lo largo del tiempo, no es posible afirmar esta hipótesis. De todos modos, teniendo en cuenta el bajo número de adultos capturados dentro de la ZEEU durante los 12 años de estudio, es poco probable que la copulación se lleve a cabo dentro de la región. En el Atlántico Nor-oeste las áreas de apareamiento de *L. nasus* se encuentran a latitudes por encima de los 40°N (Campana et al. 2010b), y lo mismo podría ocurrir en el Atlántico sudoccidental.

Considerando un tamaño de nacimiento de entre 58 y 67 cm y un crecimiento de entre 16 y 20 cm en el primer año (Francis & Stevens 2000), 11 ejemplares fueron capturados durante su primer año de vida en el presente estudio. De éstos, 6 fueron capturados en junio (84-87 cm), 2 en julio (68 y 81 cm), 2 en agosto (74 y 83 cm) y 1 en setiembre (76 cm). Es importante considerar que la baja frecuencia de ocurrencia de estos ejemplares dentro del área de estudio podría ser consecuencia de la selectividad del arte, y no un reflejo real de la abundancia de esta clase de edad. En el Pacífico Sur-oeste, la talla mínima registrada para una hembra grávida fue 167 cm (Francis & Stevens 2000; Francis & Duffy 2005), mientras que la talla promedio fue 185 cm. Dado que en el presente trabajo no se consideraron aspectos reproductivos como la presencia de embriones, no es posible afirmar la presencia de hembras grávidas dentro del área de estudio. No obstante, si bien el 34,1% de las hembras medidas presentaron tallas superiores a 166 cm (n = 9), hasta la fecha solo 2 hembras grávidas han sido registradas por el PNOFA, ocurriendo una en aguas internacionales, y otra dentro de la ZEEU (Forselledo in prep.). En el Pacífico Sur-oeste, Francis & Stevens (2000) reportaron que el pico de parición ocurriría entre junio y julio, aunque podría extenderse entre abril y setiembre, lo cual concuerda en gran medida con los meses en que se registraron neonatos en este trabajo. En el Atlántico Nor-oeste Jensen et al. (2002) estimaron que la época de parición se extendería entre principios de abril y junio. En base a la gran variabilidad de tallas de embriones hallados a lo largo del año, estos autores concluyeron además que la época de apareamiento podría ser muy extensa. En esta última región, un estudio reciente ha demostrado que las hembras adultas migran durante el invierno desde altas latitudes (>40°N) en dirección Sur, pero se adentran y permanecen en aguas profundas al encontrarse con las aguas cálidas de la Corriente del Golfo y el Mar de los Sargazos (Campana et al. 2010a). Estos autores hallaron que las hembras modificaban su distribución vertical y permanecían en promedio a profundidades cercanas a los 845 m, incluso llegando a un máximo de 1.360 m, al encontrarse con estas cálidas masas de agua, y plantearon la hipótesis de que estas migraciones podrían estar relacionadas con sitios específicos de parición.

El conocimiento acerca del ciclo reproductivo de *L. nasus* en el Atlántico sudoccidental es escaso y hasta la fecha no existen estudios de telemetría satelital, por lo que no es posible determinar si una migración análoga a la hallada por Campana et al. (2010a) en el Atlántico Nor-oeste también ocurre aquí. Si este fuera el caso, la residencia en aguas tan profundas por parte de las hembras explicaría su ausencia en las capturas de buques palangreros y otras pesquerías en aguas más tropicales del Atlántico sudoccidental, así como la ausencia en gran medida de hembras adultas dentro del área de estudio. Sin embargo, la supuesta migración de las hembras adultas a latitudes más bajas no explica la total ausencia de machos y hembras juveniles en el área de estudio durante el verano. Una posibilidad podría ser que machos y hembras juveniles migren hacia mayores latitudes (Forselledo in prep.), o bien profundicen su distribución vertical por fuera del rango operativo de la flota como consecuencia de una mayor influencia de la corriente cálida del Brasil durante el verano. Por otro lado, el hecho de que las hembras adultas migren a latitudes bajas para dar a luz se encuentra en conflicto con el hallazgo de varios individuos en su primer año de vida dentro del área de estudio. Más aun, el hallazgo de una moda entre 80 y 90 cm entre los 35-39°S y los 28-40°W por Forselledo (in prep.) sugiere la existencia de un área de parición y/o de cría a más altas latitudes. En forma similar a esto último, Campana et al. (2010b) reportaron la presencia y concentración de individuos en su primer año de vida a latitudes $\geq 40^\circ\text{N}$ en el Atlántico Nor-este, y se cree que los mismos podrían ser advectados por la Corriente del Golfo desde áreas de parición a bajas latitudes (Campana et al. 2010a). En base a esto, podría existir la posibilidad de que una situación análoga ocurra en el Atlántico sudoccidental, en donde las crías en su primer año de vida sean transportadas por advección gracias a la Corriente del Brasil desde áreas de parición ubicadas a bajas latitudes hacia latitudes mayores en donde su presencia ya ha sido constatada (Forselledo in prep.).

La baja fecundidad, madurez sexual tardía y alta susceptibilidad de *L. nasus* frente a la remoción de juveniles (Cortés 2002, 2008) en conjunto con un reclutamiento a las pesquerías a partir de los primeros años de vida (Francis et al. 2001; Campana et al. 2008; este estudio) hacen que la especie sea muy vulnerable frente a la pesca. Si bien esta especie fue recientemente catalogada como de

menor riesgo por Cortés et al. (2010) para la pesca de palangre pelágico dentro del Atlántico, existe una vasta evidencia de que la misma es altamente propensa al colapso incluso bajo niveles de explotación moderados (e.g. Campana et al. 2002; 2008). El conocimiento acerca de la ecología reproductiva de esta especie es desproporcionado entre regiones, conociéndose muy poco de la misma en el Atlántico sudoccidental. En 2009, la evaluación del stock de *L. nasus* concluyó para el Atlántico Sur que la información era muy limitada como para proporcionar una indicación robusta del estado del(los) stock(s) (ICCAT 2010). Estos resultados demuestran que *L. nasus* es frecuentemente capturada entre junio y setiembre, y podrían estar indicando la existencia de un área de parición o al menos un área de cría de las primeras clases de edades dentro de la ZEEU. Sin embargo, el comportamiento migratorio de la especie, así como sus áreas de parición y apareamiento, son desconocidos. Nuevos estudios que ayuden a llenar estos vacíos de información son necesarios para elaborar medidas de manejo y conservación apropiadas.

4.9. Limitaciones del estudio

A pesar de ser en ocasiones problemática (Maunder et al. 2006; Polacheck 2006), la CPUE ha sido y sigue siendo ampliamente utilizada en las pesquerías de palangre (entre otras) como índice de abundancia relativa para la estimación de tamaños poblacionales, así como para la evaluación del estado de diferentes stocks de peces, incluyendo a los tiburones (Hazin et al. 1994b; Beerkircher et al. 2002; Domingo et al. 2002; Tavares 2005; Cortés et al. 2007; Aires-da-Silva et al. 2008b; Tavares & Arocha 2008; Carvalho et al. 2009; ICCAT 2009). La utilidad de este índice depende de la veracidad de la premisa “la capturabilidad de un individuo de una especie dada, por parte de una arte de pesca determinado, es constante a lo largo del tiempo”. Esto supone que, dada una especie y un tipo de arte, la probabilidad de capturar un ejemplar de dicha especie es la misma en cualquier momento. De este modo, el número de ejemplares capturado por unidad de esfuerzo sería proporcional a la abundancia de la especie, y por tanto una herramienta útil para la estimación de esta última. No obstante, dicha proporcionalidad puede perder su validez por diversos motivos tales como un cambio en la estrategia de pesca (e.g. calar a distinta profundidad o momento del día, uso de luces químicas, cambio de carnada), adquisición de nuevas tecnologías que incrementen la eficiencia de captura, cambios en la demanda y/o precios por parte del mercado, cambio de especies objetivo o en la distribución espacial explotada por la flota, así como por las características intrínsecas de la distribución del propio recurso (Maunder et al. 2006; Polacheck 2006; Aires-da-Silva et al. 2008a; Camhi et al. 2008a; Gilman et al. 2008; Hazin et al. 2008).

Dada esta realidad y debido a la naturaleza de los datos utilizados, resulta relevante resaltar las limitaciones del presente trabajo. En primer lugar, dado que el esfuerzo ejercido por la flota es variable tanto a escala temporal como en su distribución espacial, y al hecho de que las especies de tiburones no se distribuyen homogéneamente sobre el área de estudio, resulta difícil proporcionar indicaciones robustas de las tendencias de CPUE en ausencia de estandarizaciones que reduzcan el efecto de factores externos (Maunder & Punt 2004). La naturaleza variable de la cobertura, tanto espacial como temporal, de la flota de palangre sobre el área de estudio también reduce la capacidad de predecir los patrones de variación espacio-temporal en el caso de especies que se encuentran fuertemente relacionadas con ciertas regiones de la misma (e.g. quiebre continental). En segundo lugar, debido a que los datos analizados en este trabajo provienen de capturas efectuadas mediante un arte de pesca particular, la información obtenida estará condicionada por la configuración y características específicas del mismo (e.g. tamaño del anzuelo, profundidad de reposo, horario de calada, etc.). Por lo tanto, los resultados de este trabajo hacen referencia a las características de la porción de la población que es directamente capturada por la flota y no necesariamente reflejan aquellas de toda la población ocurriendo en el área de estudio. Por último, dado que la información analizada proviene de los datos de captura proporcionados por el PNOFA sobre la flota de palangre pelágico, la cobertura temporal y espacial provista está concentrada principalmente sobre los meses de zafra (marzo-setiembre) y sobre la región señalada en la Figura 2a, siendo menos representativa de otros momentos del año y regiones.

5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El presente trabajo resalta la gran diversidad de tiburones dentro de la ZEEU. La dinámica y complejidad de las características oceanográficas del área hacen de la misma una región muy productiva y cambiante, permitiendo la existencia de una gran diversidad de tiburones con distintas preferencias ambientales a lo largo del año. Sobre la plataforma continental externa, talud y aguas oceánicas al menos 18 especies de tiburones son interceptadas con mayor o menor frecuencia por la flota uruguaya de palangre pelágico, constituyendo una porción sustancial de la captura total de la misma.

Los tiburones presentan en general un acervo de rasgos de historia de vida que los vuelven particularmente vulnerables frente a la explotación pesquera, y propensos al colapso en ausencia de un manejo apropiado. Varios estudios señalan además que las especies de tiburones son particularmente susceptibles a la remoción de individuos inmaduros. Los resultados de este trabajo evidencian que las 6 especies más abundantemente capturadas se encuentran consideradas a nivel global como vulnerables o incluso dentro de categorías más críticas. Más aun, 4 de éstas se encontraron representadas en las capturas por más de un 75% de juveniles (99,4%, *S. zygaena*; 93,4%, *I. oxyrinchus*; 91,0%, *P. glauca*; 79,6%, *C. signatus*), algunas siendo incluso afectadas por otras pesquerías. La gran abundancia relativa de juveniles de diversas especies en las capturas de la flota sugiere que la ZEEU y aguas adyacentes podrían representar un área importante de cría y/o alimentación para las fases inmaduras de al menos algunas especies, mientras que la presencia de neonatos en la zona abre la posibilidad de que algunas especies también utilicen el área para dar a luz a su prole. Sin embargo, el escaso conocimiento sobre la biología y ecología, en mayor o menor medida, en todas las especies de tiburones analizadas, impide en repetidas ocasiones terminar de comprender y ponderar la importancia de la región para las distintas especies y el impacto que la pesquería genera sobre las mismas.

Este trabajo contribuye al conocimiento actual acerca de la comunidad de tiburones y su interacción con la pesquería de palangre pelágico de deriva, pero a su vez pone de manifiesto lo poco que se sabe aún de la ecología y biología de las especies de tiburones en el Atlántico sudoccidental. Debido a la escasez de información biológica de las especies dentro de esta región, la mayoría de los parámetros biológicos (edad y talla de madurez, tamaño de camada, período de gestación, etc.) considerados en este trabajo provienen de poblaciones de otras regiones, los cuales no necesariamente representan las características de las poblaciones ocurriendo dentro del área de estudio. La elaboración de medidas eficientes de manejo para la conservación de cualquier especie depende fundamentalmente de la comprensión del uso de hábitat y ecología de las especies en cuestión, por lo que se enfatiza la necesidad de continuar desarrollando estudios en tales aspectos.

A diferencia de los animales terrestres, los peces y otras especies acuáticas son complejos de estudiar debido a la dificultad de su observación directa y a su capacidad de ocupar grandes extensiones geográficas. Los tiburones pelágicos no son una excepción a esta realidad, sino que constituyen un claro ejemplo del desafío que representa el estudio profundo y detallado de este tipo de organismos. Debido a su gran capacidad migratoria y dificultad de observación directa, los estudios recurren en general a la información que se pueda extraer de sus capturas en las diversas pesquerías. En la última década la implementación de rastreadores satelitales ha permitido el estudio detallado del comportamiento individual de muchos ejemplares de diversas especies, permitiendo comprender mejor sus rutas migratorias y uso de hábitat. Esta herramienta, en conjunto con estudios en el campo de la genética, permite la identificación de poblaciones o stocks discretos y la determinación o ponderación de la conectividad entre poblaciones semi-aisladas o distantes, lo cual a su vez resulta fundamental a la hora de establecer medidas de manejo y conservación. Por estas razones, futuros trabajos debieran centrarse en la caracterización y delimitación de stocks reproductivos, en la identificación de áreas específicas de parición, cría y apareamiento; y en la comprensión del uso de hábitat e integración con los comportamientos migratorios.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abascal F. J., Quintans M., Ramos-Cartelle A. & Mejuto J. (2011). Movements and environmental preferences of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the Southeastern Pacific Ocean. *Marine Biology* 158: 1175–1184.
- Abercrombie D. L., Clarke S. C. & Shivji M. S. (2005). Global-scale genetic identification of hammerhead sharks: Application to assessment of the international fin trade and law enforcement. *Conservation Genetics* 6: 775–788.
- Acha E. M., Mianzan H. W., Guerrero R. A., Favero M. & Bava J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America, physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83–105.
- Aires-da-Silva A., Taylor I., Punt A. E., Gallucci V. F., Kohler N. E., Turner P. A., Briggs R. & Hoey J. J. (2005). A framework for estimating movement and fishing mortality rates of the blue shark, *Prionace glauca*, in the North Atlantic from tag-recapture data. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 58: 1073-1086.
- Aires-da-Silva A., Gallucci V. F. (2007). Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 58: 570–580.
- Aires-da-Silva A., Ferreira R. L. & Pereira J. G. (2008a). Case study: blue shark catch-rate patterns from the Portuguese swordfish longline fishery in the Azores. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 230–235.
- Aires-da-Silva A., Hoey J.J. & Gallucci V.F. (2008b). A historical index of abundance for the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Atlantic. *Fisheries Research* 92: 41–52.
- Amorim A. F., Arfelli C. A. & Fagundes L. (1998). Pelagic elasmobranchs caught by longliners off Southern Brasil during 1974-97: an overview. *Marine Freshwater Research* 49: 621–632.
- Amorim A. F., Arfelli C. A. & Bacilieri S. (2002). Shark data from Santos longliners fishery off Southern Brasil (1971-2000). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1341–1348.
- Amorim A. F., Della-Fina N. & Piva-Silva N. (2011). Hammerheads sharks, *Sphyrna lewini* and *S. zygaena* caught by longliners off Southern Brasil, 2007-2008. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 66: 2121–2133.
- Arocha F., Arocha O. & Marcano L. (2002). Observed shark bycatch from the Venezuelan tuna and swordfish fishery from 1994 through 2000. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1123–1131.
- Basson J., Petersen S. L., Duarte A. & Nel D. C. (2007). The impact of longline fisheries on pelagic and demersal sharks in the Benguela Large Marine Ecosystem. En: *Towards an ecosystem approach to longline fisheries in the Benguela: an assessment of impacts on seabirds, sea turtles and sharks*. Petersen S., Nel D. & Omardien A. (eds.). WWF South Africa Report Series, pp. 49–67.
- Babcock E. A. & Cortés E. (2010). Bayesian surplus production model applied to porbeagle catch, CPUE and effort data. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 65: 2051–2057.
- Baum J. K., Myers R. A., Kehler D. G., Worm B., Harley S. J. & Doherty P. A. (2003). Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299: 389–392.
- Baum J. K. & Myers R. A. (2004). Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecology Letters* 7: 135–145.

- Beerkircher L. R., Cortés E. & Shivji M. (2002). Characteristics of shark bycatch observed on pelagic longlines off the Southeastern United States, 1992–2000. *Marine Fisheries Review* 64: 40–49.
- Beerkircher L. R., Cortés E. & Shivji M. (2008). Case Study: Elasmobranch Bycatch in the Pelagic Longline Fishery off the Southeastern United States, 1992–1997. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 242–246.
- Benavides M. T., Feldheim K. A., Duffy C. A., Wintner S., Braccini J. M., Boomer J., Huvneers C., Rogers P., Mangel J. C., Alfaro-Shigueto J., Cartamil D. P. & Chapman D. D. (2011). Phylogeography of the copper shark (*Carcharhinus brachyurus*) in the Southern hemisphere: implications for the conservation of a coastal apex predator. *Marine and Freshwater Research* 62: 861–869.
- Berkeley S. A. & Campos W. L. (1988). Relative abundance and fishery potential of pelagic sharks along Florida's East coast. *Marine Fisheries Review* 50: 9–16.
- Bernal D., Dickson K. A., Shadwick R. E. & Graham J. B. (2001). Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 129: 695–726.
- Berrondo L., Pons M., Forselledo R., Miller P. & Domingo A. (2007). Distribución espacio-temporal y composición de tallas de *Alopias superciliosus* y *A.vulpinus* observados en la flota palangrera uruguaya en el Océano Atlántico (2001-2005). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 60: 566–576.
- Bessudo S., Soler G. A., Klimley A. P., Ketchum J. T., Hearn A. & Arauz R. (2011). Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environmental Biology of Fishes* 91: 165–176.
- Bigelow H. B. & Schroeder W. C. (1948). *Sharks*, volume 1 de *Memoir*. New Haven: Sears Foundation for Marine Research. 546p.
- Bigelow K. A., Boggs C. H & He X. (1999). Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography* 8: 178–198.
- Block B. A., Jonsen I. D., Jorgensen S. J., Winship A. J., Shaffer S. A., Bograd S. J., Hazen E. L., Foley D. G., Breed G. A., Harrison A.-L., Ganong J. E., Swithenbank A., Castleton M., Dewar H., Mate B. R., Shillinger G. L., Schaefer K. M., Benson S. R., Weise M. J., Henry R. W. & Costa D. P. (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* 475: 86–90.
- Bonfil R. (1994). Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* 341. Rome, FAO. 119p.
- Buencuerpo V., Rios S. & Moron J. (1998). Pelagic sharks associated with the swordfish, *Xiphias gladius*, fishery in the Eastern North Atlantic Ocean and the Strait of Gibraltar. *Fishery Bulletin* 96: 667–685.
- Cailliet G. M., Cavanagh R. D., Kulka D. W., Stevens J. D., Soldo A., Clo S., Macias D., Baum J., Kohin S., Duarte A., Holtzhausen J. A., Acuña E., Amorim A. & Domingo A. (2004). *Isurus oxyrinchus*. In: *IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1*. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2011.
- Camhi M. D. (2008). Conservation Status of Pelagic Elasmobranchs. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 397–417.

- Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (2008a). Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK. 502p.
- Camhi M. D., Lauck E., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (2008b). A Global Overview of Commercial Fisheries for Open Ocean Sharks. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 166–192.
- Campana S. E. & Joyce W. (2004). Temperature and depth associations of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northwest Atlantic. *Fisheries Oceanography* 13: 52–64.
- Campana S. E., Marks L. & Joyce W. (2005). The biology and fishery of shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) in Atlantic Canadian waters. *Fisheries Research* 73: 341–352.
- Campana S. E., Marks L., Joyce W. & Kohler N. E. (2006). Effects of recreational and commercial fishing on blue sharks (*Prionace glauca*) in Atlantic Canada, with inferences on the North Atlantic population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 670–628.
- Campana S. E., Joyce W., Marks L., Hurley P., Natanson L., Kohler N. E., Jensen C. F., Mello J. J., Pratt Jr. H. L., Myklevoll S. & Harley S. (2008). The rise and fall (again) of the porbeagle shark population in the Northwest Atlantic. P. 445–461. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 445–461.
- Campana S. E., Joyce W., Fowler M. (2010a). Subtropical pupping ground for a cold-water shark. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 769–773.
- Campana S. E., Gibson A. J. F., Fowler M., Dorey A. & Joyce W. (2010b). Population dynamics of porbeagle in the Northwestern Atlantic, with an assessment of status to 2009 and projections for recovery. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 65: 2109–2182.
- Campana S. E., Dorey A., Fowler M., Joyce W., Wang Z., Wright D. & Yashayaev I. (2011). Migration pathways, behavioural thermoregulation and overwintering grounds of blue sharks in the Northwest Atlantic. *PLoS ONE* 6: e16854. doi:10.1371/journal.pone.0016854.
- Carey F. G. & Teal J. M. (1969). Mako and Porbeagle: warm-bodied sharks. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28: 199–208.
- Carlson J. K., Cortés E., Neer J. A., McCandless C. T., Beerkircher L. R. (2008). The status of the United States population of night shark, *Carcharhinus signatus*. *Marine Fisheries Review* 70: 1–13.
- Carranza A (2010). Informe de campaña Uruguay – 0110. Buque de Investigación Oceanográfica y Pesquera Miguel Oliver (SGM). 78p.
- Carvalho F., Hazin H., Hazin F. H. V., Wor C., Murie D., Travassos P. & Burgess G. (2009). Catch trends of blue and mako sharks caught by Brazilian longliners in the Southwestern Atlantic Ocean (1978–2007). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 64: 1717–1733.
- Casey J. G. & Kohler N. E. (1992). Tagging studies on the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in the Western North Atlantic. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 45–60.
- Casper B. M., Domingo A., Gaibor N., Heupel M. R., Kotas E., Lamónaca A. F., Pérez-Jimenez J. C., Simpfendorfer C., Smith W. D., Stevens J. D., Soldo A. & Vooren C. M. (2005). *Sphyrna zygaena*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2011.
- Cassoff R. M., Campana S. E. & Myklevoll S. (2007). Changes in baseline growth and maturation parameters of Northwest Atlantic porbeagle, *Lamna nasus*, following heavy exploitation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 19–29.

- Castro J. A. & Mejuto J. (1995). Reproductive parameters of blue shark, *Prionace glauca*, and other sharks in the Gulf of Guinea. *Marine and Freshwater Research* 46: 967–973.
- Cerna F. & Licandeo R. (2009). Age and growth of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the South-Eastern Pacific off Chile. *Marine and Freshwater Research* 60: 394–403.
- Chiaromonte G. E. (1996). Placentación en la “bacota”, *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae): tipificación, descripción macroscópica y otros aspectos reproductivos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” Extra (Nueva Serie)* 130–145: 1–7.
- Chiaromonte G. E. (1998). The shark genus *Carcharhinus* Blainville, 1816 (Chondrichthyes : Carcharhinidae) in Argentine waters. *Marine and Freshwater Research* 49: 747–752.
- Clarke S. C., Magnussen J. E., Abercrombie D. L., McAllister M. & Shivji M. S. (2006). Identification of shark species composition and proportion in the Hong Kong shark fin market using molecular genetics and trade records. *Conservation Biology* 20: 201–211.
- Clarke S. C. (2008). Towards species-specific catch and CPUE time series for sharks caught by the Japanese longline fishery in the Atlantic Ocean. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 62: 1477–1482.
- Clarke M., Diez G., Ellis J., Frenzel-Beyme B., Figueiredo I., Helle K., Johnston G., Pinho M., Seret B., Dobby H., Hariede N., Heessen H., Kulka D. & Stenberg C. (2008). An overview of pelagic shark fisheries in the Northeast Atlantic. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 62: 1483–1493.
- Cliff G. & Dudley S. F. J. (1992). Sharks caught in the protective gillnets of Natal, South Africa. 6. The cooper shark *Carcharhinus brachyurus* (Günther). *South African Journal of Marine Science* 12: 663–674.
- Cliff G. & Dudley S. F. J. (2011). Reducing the environmental impact of shark-control programs: a case study from KwaZulu-Natal, South Africa. *Marine and Freshwater Research* 62: 700–709.
- Compagno L. J. V. (1984). FAO species catalogue. Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes.. *FAO Fishery Synopsis* 4: 251–655.
- Compagno L. J. V., Dando M. & Fowler S. (2005). *Sharks of the world*. Princeton University Press. Princeton and Oxford. 368p.
- Compagno L. J. V. (2008). Pelagic elasmobranch diversity. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 14–23.
- Cortés E. (2002). Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16: 1048–1062.
- Cortés E. (2004). Life history patterns, demography, and population dynamics. En: *Biology of sharks and their relatives*. Carrier J. C., Musick J. A. & Heithaus M. R. (eds.). CRC Press, pp. 449–469.
- Cortés E., Brown C. A. & Beerkricher L. R. (2007). Relative abundance of pelagic sharks in the Western North Atlantic Ocean, including the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Gulf and Caribbean Research* 19: 37–52.
- Cortés E. (2008). Comparative life history and demography of pelagic sharks. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 309–322.

- Cortés E., Arocha F., Beerkircher L., Carvalho F., Domingo A., Heupel M., Holtzhausen H., Neves M., Ribera M. & Simpfendorfer C. (2010). Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquatic Living Resources* 23: 25–34.
- Cortés E. (2010). Standardized catch rates for porbeagle sharks from the U.S. pelagic longline logbook program. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 65: 2058–2068.
- Costa F. E. S., Braga F. M. S., Arfelli C. A. & Amorim A. F. (2002). Aspects of the reproductive biology of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, (Elasmobranchii Lamnidae), in the Southeastern region of Brasil. *Brasilian Journal of Biology* 62: 239–248.
- Dai X. J., Zheng Y., Jiang R. L. & Xu L. X. (2009). Shark by-catch observation in ICCAT waters by chinese longline observers in 2007. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 64: 1741–1745.
- Dias J. (2011). Proposta de Plano Nacional de Gestão para o uso sustentável de elasmobrânquios sobre-explotados ou ameaçados de sobre-exploração no Brasil / José Dias Neto, Organizador. 154p. ISBN 978-85-7300-347-5.
- Domingo A., Mora O. & Milessi A. (1997). Capturas de tiburones pelágicos desembarcadas por la flota atunera de Uruguay. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 46: 420–424.
- Domingo A., Cornes M. & Mora O. (2002). Evolución de las capturas de elasmobrânquios pelágicos en la pesquería de atunes de Uruguay, con énfasis en los tiburones azul (*Prionace glauca*), moro (*Isurus oxyrinchus*) y porbeagle (*Lamna nasus*). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1406–1420.
- Domingo A. (2003a). Los elasmobrânquios pelágicos capturados por la flota de long-line uruguaya. En: Consideraciones sobre la pesca incidental producida por la actividad de la flota atunera dirigida a grandes pelágicos. Rey M. (ed.). INAPE-PNUD URU/92/003, pp. 14–23.
- Domingo A. (2003b). “Captura fortuita”, un recurso olvidado en la pesquería de long-line (Tiburones y otros peces) En: Consideraciones sobre la pesca incidental producida por la actividad de la flota atunera dirigida a grandes pelágicos. Rey M. (ed.). INAPE-PNUD URU/92/003, pp. 5–14.
- Domingo A. (2004). ¿Adónde fue el longimano?. *Elasmovisor, Boletín. SBEEL*, junio, Brasil. pp. 6.
- Domingo A., Menni R. C. & Forselledo R. (2005). Bycatch of the pelagic ray *Dasyatis violacea* in Uruguayan longline fisheries and aspects of distribution in the Southwestern Atlantic. *Scientia Marina* 69: 161–166.
- Domingo A., Miller P., Forselledo R., Pons M. & Berrondo L. (2007). Abundancia del tiburón loco (*Carcharhinus longimanus*) en el Atlántico Sur. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 60: 561–565.
- Domingo A., Forselledo R., Miller P. & Passadore C. (2008). Plan de acción nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. Montevideo, DINARA. 88p.
- Doño F. (2008). Identificación y caracterización de áreas de cría del tiburón martillo (*Sphyrna* spp) en las costas de Uruguay. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UDELAR, Montevideo, Uruguay. 34p.
- Duffy C. & Gordon I. (2003). *Carcharhinus brachyurus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2011.
- Dulvy N. K., Baum J. K., Clarke S., Compagno L. J. V., Cortés E., Domingo A., Fordham S., Fowler S., Francis M. P., Gibson C., Martínez J., Musick J. A., Soldo A., Stevens J. D. & Valenti S. (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 459–482.

- Ellis J. R. & Shackley S. E. (1995) Notes on porbeagle sharks, *Lamna nasus*, from the Bristol Channel. *Journal of Fish Biology* 46: 368–370.
- Ferretti F., Myers R. A., Serena F. & Lotze H. K. (2008). Loss of large predatory sharks from the Mediterranean Sea. *Conservation Biology* 22: 952–964.
- Ferretti F., Worm B., Britten G. L., Heithaus M. R. & Lotze H. K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters* 13: 1055–1071.
- Field I. C., Meekan M. G., Buckworth R. C. & Bradshaw C. J. A. (2009). Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Advances in Marine Biology* 56: 275–363.
- Forselledo R. Estructura poblacional y aspectos reproductivos de *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788) en el Atlántico Sudoccidental. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UDELAR, Montevideo, Uruguay. (En preparación).
- Francis M. P. & Stevens J. D. (2000) Reproduction, embryonic development, and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the Southwest Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* 98: 41–63.
- Francis M. P., Griggs L. H. & Baird S. J. (2001). Pelagic shark bycatch in the New Zealand tuna longline fishery. *Marine and Freshwater Research* 52: 165–178.
- Francis M. P. & Duffy C. (2005) Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus* and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin* 103: 489–500.
- Francis M. P., Campana S. E. & Jones C. M. (2007). Age under-estimation in New Zealand porbeagle sharks (*Lamna nasus*): Is there an upper limit to ages that can be determined from shark vertebrae?. *Marine Freshwater Research* 58: 10–23.
- Francis M. P., Natanson L. J. & Campana S. E. (2008). The biology and ecology of the porbeagle shark, *Lamna nasus*. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 105–113.
- Gilman E., Clarke S., Brothers N., Alfaro-Shigueto J., Mandelman J., Mangel J., Petersen S., Piovano S., Thomson N., Dalzell P., Donoso M., Goren M. & Werner T. (2008). Shark interactions in pelagic longline fisheries. *Marine Policy* 32: 1–18.
- Gilmore R. G. (1993). Reproductive biology of lamnoid sharks. *Environmental Biology of Fishes* 38: 95–114.
- Gotelli N. J. & Colwell R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.
- Gray J. S. (2000). The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 23–49.
- Guerrero R. A., Piola A. R., Molinari G. N., Osiroff A. P. & Jáuregui S. I. (2010). Climatología de temperatura y salinidad en el Río de la Plata y su frente marítimo. Argentina-Uruguay. *Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, INIDEP*. 95p.
- Hammerschlag N., Gallagher A. J., Lazarre D. M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 398: 1–8.
- Hays G. C. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503: 163–170.
- Hazin F. H. V., Couto A. A., Kihara K., Otsuka K. & Ishino M. (1990). Distribution and abundance of pelagic sharks in the South-western equatorial Atlantic. *Journal of the Tokyo University of Fisheries* 77: 51–64.

- Hazin F. H. V., Boeckmann C. E., Leal E. C., Otsuka K., Kihara K. (1994a). Reproduction of the blue shark, *Prionace glauca*, in the Southwestern equatorial Atlantic Ocean. *Fisheries Science* 60: 487–491.
- Hazin F. H. V., Boeckman C. E., Leal E. C., Lessa R., Kihara K. & Otsuka K. (1994b). Distribution and relative abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the Southwestern equatorial Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 92: 474–480.
- Hazin F. H. V., Pinheiro P. B., Broadhurst P. B. (2000a). Further notes on reproduction of the blue shark, *Prionace glauca*, and a postulated migratory pattern in the South Atlantic Ocean. *Ciência e Cultura* 52: 114–120.
- Hazin F. H. V., Lucena F. M., Souza T. A., Boeckman C. E., Broadhurst M. K. & Menni R. C. (2000b). Maturation of the night shark, *Carcharhinus signatus*, in the Southwestern Equatorial Atlantic Ocean. *Bulletin of Marine Science* 66: 173–185.
- Hazin F. H. V. & Lessa R. P. (2005). Synopsis of biological information available on blue shark, *Prionace glauca*, from the Southwestern Atlantic Ocean. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 58: 1179–1187.
- Hazin F. H. V., Broadhurst M. K., Amorim A. F., Arfelli C. A. & Domingo A. (2008). Catches of pelagic sharks by subsurface longline fisheries in the South Atlantic Ocean during the last century: a review of available data with emphasis on Uruguay and Brasil. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 213–229.
- Hearn A., Ketchum J., Klimley A. P., Espinoza E. & Peñaherrera C. (2010). Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology* 157: 1899–1915.
- Herndon A., Gallucci V. F., DeMaster D. & Burke W. (2010). The case for an international commission for the conservation and management of sharks (ICCMS). *Marine Policy* 34: 1239–1248.
- Hoening J. M. & Gruber S. H. (1990). Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En: *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. Pratt H. L., Gruber S. H. & Taniuchi T. (eds.). National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report NMFS 90, U.S. Department of Commerce, pp. 1–16.
- Holts D. B. & Bedford D. W. (1993). Horizontal and vertical movements of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 44: 901–909.
- Holtzhausen J. A. & Camarada T. G. (2007). Migratory behaviour and assessment of the bronze whaler (*Carcharhinus brachyurus*). Final Report, LMR/CF/03/16. 61p.
- Hueter R. E. & Simpfendorfer C. A. (2008). Case study: trends in blue shark abundance in the Western North Atlantic as determined by a fishery-independent survey. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 236–241.
- ICCAT. (2005). Report of the 2004 inter-sessional meeting of the ICCAT subcommittee on by-catches: shark stock assessment. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 58: 799–890.
- ICCAT. (2007). Report of the 2006 meeting of the shark species group. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 60: 540–560.
- ICCAT. (2009). Report of the 2009 Porbeagle stock assessments meeting. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 65: 1909–2005.

- Jensen C. F., Natanson L. J., Pratt H. L., Kohler N. E. & Campana S. E. (2002) The reproductive biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100: 727–738.
- Jiménez S., Domingo A. & Brazeiro A. (2009). Seabird by catch in the Southwest Atlantic: interaction with the Uruguayan pelagic longline fishery. *Polar Biology* 32: 187–196.
- Jorgensen S. J., Klimley A. P. & Muhlia-Melo A. F. (2009). Scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini*, utilizes deep-water, hypoxic zone in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology* 74: 1682–1687.
- Joung S. & Hsu H. (2005). Reproduction and embryonic development of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, in the Northwestern Pacific. *Zoological Studies* 44: 487–496.
- Kitahara M. V., Capítoli R. R. & Horn Filho N. O. (2009). Distribuição das espécies de corais azooxantelados na plataforma e talude continental superior do sul do Brasil. *Iheringia. Série Zoológica* 99: 223–236.
- Kitchell J. F., Essington T. E., Boggs C. H., Schindler D. E. & Walters C. J. (2002). The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems* 5: 202–216.
- Klimley A. P. (1993). Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology* 117: 1–22.
- Klimley A. P., Beavers S. C., Curtisa T. H. & Jorgensena J. S. (2002). Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes* 63: 117–135.
- Knip D. M., Heupel M. R. & Simpfendorfer C. A. (2010). Sharks in nearshore environments: models, importance, and consequences. *Marine Ecology Progress Series* 402: 1–11.
- Kohler N. E., Casey J. G. & Turner P. A. (1998). NMFS cooperative shark tagging program, 1962–93: an atlas of shark tag and recapture data. *Marine Fisheries Review* 60: 1–87.
- Kohler N. E., Turner P. A., Hoey J. J., Natanson L. J. & Briggs R. (2002). Tag and recapture data for three pelagic sharks species: blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1231–1260.
- Kohler N. E. & Turner P. A. (2008). Stock structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean based on tagging data. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 339–350.
- Kotas J. E. (2004). Dinâmica de populações e pesca do tubarão-martelo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834), capturado no mar territorial e zona económica exclusiva do sudeste-sul do Brasil. 2004. 377 p. Tese (Doutorado) – Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo.
- Kotas J. E., Petrere Jr. M., Fiedler F., Maschirico V. & Sales G. (2008). A pesca de emalhe-de-superfície de Santa Catarina direcionada á captura dos tubaraões-martelo, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith 1834) e *Sphyrna zygaena* (Linnaeus 1758). *Atlântica, Rio Grande* 30: 113–128.
- Lessa R. P. T., Santana F. M. & Hazin F. H. V. (2004). Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) off Northeastern Brasil. *Fisheries Research* 66: 19–30.
- Lowe C. G. & Goldman K. J. (2001). Thermal and bioenergetics of elasmobranchs: bridging the gap. *Environmental Biology of Fishes* 60: 251–266.

- Lowry M., Williams D. & Metti Y. (2007). Lunar landings—Relationship between lunar phase and catch rates for an Australian gamefish-tournament fishery. *Fisheries Research* 88: 15–23.
- Lucifora L. O. (2003). *Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina*. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. 406p.
- Lucifora L. O., Menni R. C. & Escalante A. H. (2005). Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *carcharhinus brachyurus*, from the Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science* 62: 107–115.
- Lucifora L. O., García V. B., Menni R. C., Escalante A. H. & Hozbor N. M. (2009). Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research* 24: 109–118.
- Mandelman J. W., Cooper P. W., Werner T. B. & Lagueux K. M. (2008). Shark bycatch and depredation in the U.S. Atlantic pelagic longline fishery. *Reviews of Fish Biology and Fisheries* 18: 427–442.
- Markaida U. & Sosa-Nishizaki O. (2010). Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review on its feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 977–994.
- Martínez A. & Ortega L. (2007). Seasonal trends in phytoplankton biomass over the Uruguayan Shelf. *Continental Shelf Research* 27: 1747–1758.
- Maunder M. N. & Punt A. E. (2004). Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fisheries Research* 70: 141–159.
- Maunder M. N., Sibert J. R., Fonteneau A., Hampton J., Kleiber P. & Harley S. J. (2006). Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1373–1385.
- Megalofonou P., Damalas D. & Yannopoulos C. (2005) Composition and abundance of pelagic shark by-catch in the Eastern Mediterranean Sea. *Cybium* 29: 135–140.
- Menni R. C., Hazin F. H. V. & Lessa R. P. (1995). Occurrence of the night shark *Carcharhinus signatus* and the pelagic stingray *Dasyatis violacea* off Northeastern Brasil. *Neotrópica* 41: 105–110.
- Mejuto J. & García-Cortés B. (2005). Reproductive and distribution parameters of the blue shark *Prionace glauca*, on the basis of on-board observations at sea in the Atlantic, Indian and Pacific oceans. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 58: 951–973.
- Mejuto J., García-Cortés B., Ramos-Cartelle A. & de la Serna J. M. (2009a). Scientific estimations of by-catch landed by the Spanish surface longline fleet targeting swordfish (*Xiphias gladius*) in the Atlantic Ocean with special reference to the years 2005 and 2006. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 67: 2455–2468.
- Mejuto J., García-Cortés B., Ramos-Cartelle A. & de la Serna J. M. (2009b). Standardized catch rates for the blue shark (*Prionace glauca*) and shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) caught by the Spanish surface longline fleet in the Atlantic Ocean during the period 1990-2007. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 64: 1509–1521.
- Mollet H. F., Cliff G., Pratt Jr. H. L. & Stevens J. D. (2000). Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fishery Bulletin* 98: 299–318
- Montealegre-Quijano S. & Vooren C. M. (2010). Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. *Fisheries Research* 101: 168–179.

- Mora O. (1992). Informe nacional de Uruguay. Informe del Periodo Bienal 90-91 (II), ICCAT: 317–318.
- Moreno C. E. & Halffter G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149–158.
- Musick J. A., Burgess G., Cailliet G., Cahim A. & Fordham S. (2000). Management of sharks and their relatives (Elasmobranchii). *Fisheries* 25: 9–13.
- Myers R. A., Baum J. K., Shepherd T., Powers S. P. & Peterson C. H. (2007). Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846–1850.
- Nakano H. & Seki M.P. (2003). Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca*. *Bulletin of Fisheries Research Agency* 6: 18–55.
- Nakano H. & Stevens J. D. (2008). The biology and ecology of the blue shark, *Prionace glauca*. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 140–151.
- Natanson L. J., Mello J. J. & Campana S. E. (2002). Validated age and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the Western North Atlantic Ocean. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1261–1279.
- Natanson L. J., Kohler N. E., Ardizzone D., Cailliet G. M., Wintner S. P. & Mollet H. F. (2006). Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 77: 367–383.
- Nion H. (1999). La pesquería de tiburones en el Uruguay, con especial referencia al cazón (*Galeorhinus galeus* Linnaeus, 1758). En: *Case studies of the management of elasmobranch fisheries*. Shotton R. (ed.). FAO Fisheries Technical Papers No 378, part 1. Roma, FAO. 199, pp. 218–267.
- Nion, H., Ríos C. & Meneses P. (2002). *Peces del Uruguay. Lista sistemática y nombres comunes*. Dinara, Infopesca, Montevideo, 105p.
- OCEANA (2010). Highly migratory sharks neglected in ICCAT. Disponible en <http://na.oceana.org/en/news-media/publications/reports/highly-migratory-sharks-neglected-in-iccat>. (Consultado en enero del 2011).
- Ortega L. & Martínez A. (2007). Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research* 23: 618–629.
- Pade N. G., Queiroz N., Humphries N. E., Witt M. J., Jones C. S., Noble L. R. & Sims D. W. (2009). First results from satellite-linked archival tagging of porbeagle shark, *Lamna nasus*: area fidelity, wider-scale movements and plasticity in diel depth changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 370: 64–74.
- Patokina F. A. & Litvinov F. F. (2005). Food composition and distribution of elasmobranchs on the shelf and upper slope of the Eastern Central Atlantic. *ICES CM 2005/Session N:26*, 22p.
- Petersen S. L., Honig M. B., Ryan P. G., Underhill L. G. & Compagno L. J. V. (2008). Pelagic shark bycatch in the pelagic longline fishery off Southern Africa. En: *Understanding and mitigating vulnerable bycatch in Southern African trawl and longline fisheries*. Petersen S. L., Nel D. C., Ryan P. G. & Underhill L. G. (eds.). WWF South Africa Report Series, pp. 59–79.
- Poisson F., Gaertner J., Taquet M., Durbec J. & Bigelow K. (2010). Effects of lunar cycle and fishing operations on longline-caught pelagic fish: fishing performance, capture time, and survival of fish. *Fishery Bulletin* 108: 268–281.
- Polachek T. (2006). Tuna longline catch rates in the Indian Ocean: did industrial fishing result in a 90% rapid decline in the abundance of large predatory species? *Marine Policy* 30: 470–482.

- Pons M. & Domingo A. (2008a). Estandarización de la CPUE del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturado por la flota de palangre pelágico de Uruguay (1992–2006). ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 62: 1515–1525.
- Pons M. & Domingo A. (2008b). Estandarización de la CPUE del tiburón moro (*Isurus oxyrinchus*) capturado por la flota de palangre pelágico de Uruguay (1981–2006). ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 62: 1526–1536.
- Pons M. & Domingo A. (2009a). Actualización de la estandarización de la CPUE del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturado por la flota de palangre pelágico de Uruguay (1992–2007). ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 64: 1614–1622.
- Pons M. & Domingo A. (2009b). Actualización de la estandarización de la CPUE del tiburón moro (*Isurus oxyrinchus*) capturado por la flota de palangre pelágico de Uruguay (1982–2007). ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 64: 1623–1631.
- Pons M. & Domingo A. (2010). Standardized CPUE of porbeagle shark (*Lamna nasus*) caught by the Uruguayan pelagic longline fleet (1982–2008). ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 65: 2098–2108.
- Pratt Jr. H.L. (1979). Reproduction in the blue shark. Fishery Bulletin 77: 445–470.
- M.C. Ribot-Carballal M. C., Galván-Magaña F. & Quiñónez-Velázquez C. (2005). Age and growth of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, from the Western coast of Baja California Sur, Mexico. Fisheries Research 76: 14–21.
- Ríos C., Leta R., Mora O. & Rodríguez J. (1986). La pesca de atunes y especies afines por parte de la flota de altura palangrera uruguaya, 1er Simposio Científico. Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo 1: 483–54.
- Rogers P. J., Huveneers C., Page B. & Goldsworthy S. G. (2009). Movement patterns of pelagic sharks in the Southern and Indian Oceans: determining critical habitats and migration paths. Final Report to Nature Foundation SA Inc. South Australian Research and Development Institute (Aquatic Sciences), Adelaide, 36p.
- Sadowsky V. (1968). On the measurements of total length on sharks. Zoologischer Anzeiger 181: 197–199.
- Santana F. M. & Lessa R. P. (2004). Age determination and growth of the night shark (*Carcharhinus signatus*) off the Northeastern Brazilian coast. Fishery Bulletin 102: 156–167.
- Santana F. M., Lessa R. P. & Carlson J. (2006). *Carcharhinus signatus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2011.
- Santana F. M., Duarte-Neto P. & Lessa R. P. (2009). Demographic analysis of the night shark (*Carcharhinus signatus*, Poey, 1868) in the equatorial Southwestern Atlantic Ocean. Fisheries Research 100: 210–214.
- Semba Y., Nakano H. & Aoki I. (2009). Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the Western and central North Pacific Ocean. Environmental Biology of Fishes 84: 377–391.
- Semba Y., Aoki I. & Yokawa K. (2011). Size at maturity and reproductive traits of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the Western and central North Pacific. Marine and Freshwater Research 62: 20–29.
- Sepulveda C. A., Kohin S., Chan C., Vetter R. & Graham J. B. (2004). Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. Marine Biology 145: 191–199.

- Sibert J., Hampton J., Kleiber P. & Maunder M. (2006). Biomass, size, and trophic status of top predators in the Pacific Ocean. *Science* 314: 1773–1776.
- Skomal G., Babcock E. A. & Pikitch E. K. (2005). Indices of blue and mako shark abundance derived from U.S. Atlantic recreational fishery data. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 58: 1034–1043.
- Snelson F. F. Jr., Burgess G. H. & Roman B. L. (2008). The reproductive biology of pelagic elasmobranchs. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 24–53.
- Smale M. J. (1991). Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyrna zygaena*, on the Eastern cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* 11: 31–42.
- Smith S. E., Au D. W. & Show C. (1998). Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Marine Freshwater Research* 49: 663–678.
- Smith S. E., Au D. W. & C. Show. (2008). Intrinsic rates of increase in pelagic elasmobranchs. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 288–297.
- Stevens J. D. (1983). Observations on Reproduction in the Shortfin Mako *Isurus oxyrinchus*. *Copeia* 1983: 126–130.
- Stevens J. D. (1984). Biological observations on sharks caught by sport fishermen off New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 573–590.
- Stevens J. D. (1990). Further results from a tagging study of pelagic sharks in the Northeast Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 707–720.
- Stevens J. D., Bonfil R., Dulvy N. K. & Walker P. (2000). The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476–494.
- Stevens J. D. (2005). *Prionace glauca*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2011.
- Stevens J. D., Fowler S. L., Soldo A., McCord M., Baum J., Acuña E., Domingo A. & Francis M. P. (2006). *Lamna nasus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2011.
- Stevens J. D. (2008). The biology and ecology of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 87–94.
- Stevens J. D. & Wayte S. E. (2008). Case study: the bycatch of pelagic sharks in Australia's tuna longline fisheries. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M. D., Pikitch E. K. & Babcock E. A. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 260–267.
- Stevens J. D., West J. G. & Bradford R. W. (2010). Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off Eastern Australia: depth behaviour, temperature experience and movements. *Marine Biology* 157: 575–591.
- Tavares R. (2005). Abundance and distribution of sharks in Los Roques Archipelago National Park and other Venezuelan oceanic islands, 1997-1998. *Ciencias Marinas* 31: 441–454.
- Tavares R. & Arocha F. (2008). Species diversity, relative abundance and length structure of oceanic sharks caught by the Venezuelan longline fishery in the Caribbean Sea and Western-central Atlantic. *Zootecnia Tropical* 26: 489–503.

- Thompson G. G. & Thompson S. A. (2007). Using species accumulation curves to estimate trapping effort in fauna surveys and species richness. *Austral Ecology* 32: 564–569.
- Vaske Júnior T., Vooren C. M. & Lessa R. P. (2009). Feeding strategy of the night shark (*Carcharhinus signatus*) and scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) near seamounts off Northern Brasil. *Brasilian Journal of Oceanography* 57: 97–104.
- Vetter R., Kohin S., Preti A., McClatchie S. & Dewar H. (2008). Predatory interactions and niche overlap between mako shark, *Isurus oxyrinchus*, and jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, vol. 49, 15p.
- Walter J. P. & Ebert D. A. (1991). Preliminary estimates of age of the bronze whaler *Carcharhinus brachyurus* (Condrihtyes: Carcharhinidae) from Southern Africa, with a review of some life history parameters. *South African Journal of Marine Science* 10: 37–44.
- West J. G. & Stevens J. D. (2001). Archival tagging of school shark, *Galeorhinus galeus*, in Australia: initial results. *Environmental Biology of Fishes* 60: 283–298.

ANEXO

Tabla A1. Índices de conversión de largo total (LT) a largo horquilla (FL).

Especie	Sexo	n	LT promedio (cm)	LT rango (cm)	FL promedio (cm)	FL rango (cm)	FL = a*LT + b		
							a	b	R ²
Carcharhinidae									
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	combinado	675	218	123 - 280	179	100 - 230	0,8231	0,2833	0,9731
	macho	413	222	123 - 257	182	100 - 216	0,8299	-1,8276	0,9668
	hembra	239	212	126 - 280	175	102 - 230	0,8230	1,1421	0,9801
<i>Carcharhinus signatus</i>	combinado	348	167	110 - 256	137	90 - 215	0,8373	-2,3304	0,9945
	macho	158	160	110 - 243	131	90 - 202	0,8352	-2,0587	0,9943
	hembra	186	173	122 - 256	143	101 - 215	0,8373	-2,2048	0,9946
<i>Prionace glauca</i>	combinado	8.393	183	78 - 309	151	64 - 259	0,8216	0,6039	0,9867
	macho	3.689	193	84 - 309	159	68 - 259	0,8231	0,2649	0,9860
	hembra	4.610	175	78 - 282	144	64 - 228	0,8207	0,7983	0,9858
Lamindae									
<i>Isurus oxyrinchus</i>	combinado	909	167	88 - 264	148	74 - 238	0,8744	1,8107	0,9818
	macho	459	179	88 - 264	151	75 - 238	0,8725	2,3132	0,9822
	hembra	437	164	98 - 244	145	85 - 216	0,8733	1,7893	0,9808
<i>Lamna nasus</i>	combinado	207	189	86 - 245	164	76 - 214	0,8596	1,7427	0,9872
	macho	154	195	86 - 245	169	81 - 211	0,8444	4,7458	0,9814
	hembra	48	170	86 - 245	147	76 - 214	0,8814	-2,0665	0,9930
Sphyrnidae									
<i>Sphyrna zygaena</i>	combinado	547	167	114 - 330	131	90 - 255	0,7682	2,5774	0,9824
	macho	194	164	119 - 212	128	95 - 165	0,7536	4,5998	0,9782
	hembra	344	168	114 - 330	132	90 - 255	0,7717	2,1581	0,9837

Tabla A2. Índices de conversión de largo horquilla (FL) a largo total (LT).

Especie	Sexo	n	LT promedio (cm)	LT rango (cm)	FL promedio (cm)	FL rango (cm)	LT = a*FL + b		
							a	b	R ²
Carcharhinidae									
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	combinado	675	218	123 - 280	179	100 - 230	1,1822	5,5054	0,9731
	macho	413	222	123 - 257	182	100 - 216	1,1650	9,4703	0,9668
	hembra	239	212	126 - 280	175	102 - 230	1,1910	2,8389	0,9801
<i>Carcharhinus signatus</i>	combinado	348	167	110 - 256	137	90 - 215	1,1878	3,6826	0,9945
	macho	158	160	110 - 243	131	90 - 202	1,1906	3,3526	0,9943
	hembra	186	173	122 - 256	143	101 - 215	1,1879	3,5445	0,9946
<i>Prionace glauca</i>	combinado	8.393	183	78 - 309	151	64 - 259	1,2010	1,6982	0,9867
	macho	3.689	193	84 - 309	159	68 - 259	1,1979	2,3748	0,9860
	hembra	4.610	175	78 - 282	144	64 - 228	1,2012	1,5254	0,9858
Lamindae									
<i>Isurus oxyrinchus</i>	combinado	909	167	88 - 264	148	74 - 238	1,1229	1,0001	0,9818
	macho	459	179	88 - 264	151	75 - 238	1,1258	0,4224	0,9822
	hembra	437	164	98 - 244	145	85 - 216	1,1232	1,1286	0,9808
<i>Lamna nasus</i>	combinado	207	189	86 - 245	164	76 - 214	1,1485	0,4090	0,9872
	macho	154	195	86 - 245	169	81 - 211	1,1624	-1,9117	0,9814
	hembra	48	170	86 - 245	147	76 - 214	1,1268	3,4924	0,9930
Sphyrnidae									
<i>Sphyrna zygaena</i>	combinado	547	167	114 - 330	131	90 - 255	1,2789	-0,3656	0,9824
	macho	194	164	119 - 212	128	95 - 165	1,2982	-2,4208	0,9782
	hembra	344	168	114 - 330	132	90 - 255	1,2748	-0,0172	0,9837

Tabla A3. Índices de conversión de largo total (LT) a largo precaudal (LPC).

Especie	Sexo	n	LT promedio (cm)	LT rango (cm)	PCL promedio (cm)	PCL rango (cm)	LPC = a*LT + b		
							a	b	R ²
Carcharhinidae									
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	combinado	936	221	123 - 280	163	90 - 216	0,7631	-5,2004	0,9849
	macho	617	224	123 - 257	166	90 - 196	0,7725	-7,3577	0,9823
	hembra	295	214	126 - 280	158	93 - 216	0,7560	-3,5692	0,9869
<i>Carcharhinus signatus</i>	combinado	491	163	107 - 256	121	73 - 196	0,7615	-2,8949	0,9937
	macho	226	160	107 - 243	119	73 - 182	0,7611	-2,9518	0,9953
	hembra	256	167	110 - 256	124	85 - 196	0,7611	-2,6956	0,9928
<i>Prionace glauca</i>	combinado	16.272	180	78 - 309	135	55 - 235	0,753	-1,1361	0,9893
	macho	5.882	176	81 - 309	139	59 - 235	0,7536	-1,4577	0,9909
	hembra	10.114	177	78 - 282	132	55 - 209	0,7537	-1,1683	0,9881
Lamindae									
<i>Isurus oxyrinchus</i>	combinado	1.021	167	87 - 264	133	64 - 215	0,7981	-0,6665	0,9874
	macho	516	170	88 - 264	135	64 - 215	0,8027	-1,3248	0,9871
	hembra	491	164	87 - 244	130	66 - 195	0,7913	0,3398	0,9878
<i>Lamna nasus</i>	combinado	211	189	86 - 245	146	65 - 190	0,7822	-1,8409	0,9934
	macho	157	195	86 - 245	151	65 - 189	0,7824	-1,8747	0,9898
	hembra	49	169	86 - 245	131	67 - 190	0,7789	-1,2995	0,9971
Sphyrnidae									
<i>Sphyrna zygaena</i>	combinado	795	166	114 - 330	118	80 - 232	0,7217	-1,8648	0,9825
	macho	272	164	119 - 315	117	83 - 228	0,7232	-2,2948	0,9833
	hembra	505	168	114 - 330	119	80 - 232	0,7205	-1,5880	0,9818

Tabla A4. Índices de conversión de largo precaudal (LPC) a largo total (LT).

Especie	Sexo	n	LT promedio (cm)	LT rango (cm)	PCL promedio (cm)	PCL rango (cm)	LT = a*LPC + b		
							a	b	R ²
Carcharhinidae									
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	combinado	936	221	123 - 280	163	90 - 216	1,2907	10,0351	0,9849
	macho	617	224	123 - 257	166	90 - 196	1,2716	13,3231	0,9823
	hembra	295	214	126 - 280	158	93 - 216	1,3055	7,4497	0,9869
<i>Carcharhinus signatus</i>	combinado	491	163	107 - 256	121	73 - 196	1,3049	4,7986	0,9937
	macho	226	160	107 - 243	119	73 - 182	1,3076	4,6138	0,9953
	hembra	256	167	110 - 256	124	85 - 196	1,3044	4,7151	0,9928
<i>Prionace glauca</i>	combinado	16.272	180	78 - 309	135	55 - 235	1,3139	3,4176	0,9893
	macho	5.882	176	81 - 309	139	59 - 235	1,3149	3,6058	0,9909
	hembra	10.114	177	78 - 282	132	55 - 209	1,3111	3,6427	0,9881
Lamindae									
<i>Isurus oxyrinchus</i>	combinado	1.021	167	87 - 264	133	64 - 215	1,2372	2,9211	0,9874
	macho	516	170	88 - 264	135	64 - 215	1,2298	3,8155	0,9871
	hembra	491	164	87 - 244	130	66 - 195	1,2484	1,5625	0,9878
<i>Lamna nasus</i>	combinado	211	189	86 - 245	146	65 - 190	1,2701	3,5768	0,9934
	macho	157	195	86 - 245	151	65 - 189	1,2651	4,3528	0,9898
	hembra	49	169	86 - 245	131	67 - 190	1,2803	2,1425	0,9971
Sphyrnidae									
<i>Sphyrna zygaena</i>	combinado	795	166	114 - 330	118	80 - 232	1,3614	5,4418	0,9825
	macho	272	164	119 - 315	117	83 - 228	1,3597	5,8532	0,9833
	hembra	505	168	114 - 330	119	80 - 232	1,3627	5,1988	0,9818

Tabla A5. Índices de conversión de largo horquilla (FL) a largo precaudal (LPC).

Especie	Sexo	n	FL promedio (cm)	FL rango (cm)	PCL promedio (cm)	PCL rango (cm)	LPC = a*FL + b		
							a	b	R ²
Carcharhinidae									
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	combinado	684	179	100 - 230	161	90 - 216	0,9083	-2,1777	0,9758
	macho	422	182	100 - 216	164	90 - 196	0,9097	-1,8942	0,9702
	hembra	239	175	102 - 230	156	93 - 216	0,9045	-2,2155	0,9827
<i>Carcharhinus signatus</i>	combinado	354	137	88 - 215	124	79 - 196	0,9094	-0,6848	0,9969
	macho	161	132	90 - 202	119	80 - 182	0,9076	-0,4660	0,9969
	hembra	187	143	101 - 215	129	91 - 196	0,9110	-0,8917	0,9969
<i>Prionace glauca</i>	combinado	8.845	152	64 - 279	137	52 - 235	0,8739	3,8786	0,9617
	macho	3.891	160	68 - 279	144	62 - 235	0,8669	5,1465	0,9605
	hembra	4.849	145	64 - 228	131	52 - 209	0,8782	3,1444	0,9577
Lamindae									
<i>Isurus oxyrinchus</i>	combinado	1.246	150	69 - 270	136	62 - 245	0,9190	-2,5026	0,9829
	macho	645	153	75 - 264	138	64 - 245	0,9233	-3,1281	0,9819
	hembra	586	147	69 - 270	133	62 - 243	0,9145	-1,8661	0,9833
<i>Lamna nasus</i>	combinado	434	164	68 - 226	147	60 - 203	0,8969	-0,0366	0,9833
	macho	297	168	74 - 226	150	65 - 203	0,8962	-0,1060	0,9798
	hembra	132	155	68 - 214	140	60 - 190	0,9031	-0,5295	0,9873
Sphyrnidae									
<i>Sphyrna zygaena</i>	combinado	560	131	90 - 255	118	80 - 232	0,9289	-3,3037	0,9883
	macho	199	128	95 - 165	116	83 - 150	0,9316	-3,4958	0,9856
	hembra	351	132	90 - 255	119	80 - 232	0,9286	-3,3562	0,9889

Tabla A6. Índices de conversión de largo precaudal (LPC) a largo horquilla (FL).

Especie	Sexo	n	FL promedio (cm)	FL rango (cm)	PCL promedio (cm)	PCL rango (cm)	FL = a*LPC + b		
							a	b	R ²
Carcharhinidae									
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	combinado	684	179	100 - 230	161	90 - 216	1,0744	6,6655	0,9758
	macho	422	182	100 - 216	164	90 - 196	1,0666	7,4213	0,9702
	hembra	239	175	102 - 230	156	93 - 216	1,0866	5,4325	0,9827
<i>Carcharhinus signatus</i>	combinado	354	137	88 - 215	124	79 - 196	1,0962	1,1685	0,9969
	macho	161	132	90 - 202	119	80 - 182	1,0984	0,9208	0,9969
	hembra	187	143	101 - 215	129	91 - 196	1,0943	14198	0,9969
<i>Prionace glauca</i>	combinado	8.845	152	64 - 279	137	52 - 235	1,1005	1,5423	0,9617
	macho	3.891	160	68 - 279	144	62 - 235	1,1080	0,6161	0,9605
	hembra	4.849	145	64 - 228	131	52 - 209	1,0906	2,7185	0,9577
Lamindae									
<i>Isurus oxyrinchus</i>	combinado	1.246	150	69 - 270	136	62 - 245	1,0696	5,2500	0,9829
	macho	645	153	75 - 264	138	64 - 245	1,0635	6,0980	0,9819
	hembra	586	147	69 - 270	133	62 - 243	1,0753	4,4657	0,9833
<i>Lamna nasus</i>	combinado	434	164	68 - 226	147	60 - 203	1,0964	2,7704	0,9833
	macho	297	168	74 - 226	150	65 - 203	1,0933	3,5040	0,9798
	hembra	132	155	68 - 214	140	60 - 190	1,0934	2,5343	0,9873
Sphyrnidae									
<i>Sphyrna zygaena</i>	combinado	560	131	90 - 255	118	80 - 232	1,0639	5,0459	0,9883
	macho	199	128	95 - 165	116	83 - 150	1,0580	5,5323	0,9856
	hembra	351	132	90 - 255	119	80 - 232	1,0650	5,0316	0,9889