



**Biología reproductiva y estructura poblacional de  
*Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* (Chondrichthyes, Rajoidei)  
en la zona costera de Punta del Diablo  
(Rocha, Uruguay)**

Lic. María Inés Pereyra

Orientador: Dra. María Cristina Oddone

Co-orientador: Dr. Alvar Carranza

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Área Biología/ Sub-Área Ecología y Evolución

Agosto 2017

## Resumen

*Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* son dos especies de rayas endémicas del Océano Atlántico Sudoccidental. Ambas son capturadas incidentalmente por pesquerías industriales de arrastre multiespecíficas y dirigidas al langostino (*Pleoticus muelleri*) a lo largo de su rango de distribución. En Punta del Diablo (Rocha, Uruguay) son capturadas por la pesquería artesanal de arrastre de fondo dirigida al langostino (setiembre-diciembre). Parte de la zona de operación de esta pesquería se encuentra incluida dentro del Área Marina Protegida (AMP) de Cerro Verde e Islas de La Coronilla. A pesar de la relevancia de la zona como AMP y de que ambas especies son de prioridad alta para la conservación por el Plan de Acción Nacional para la Conservación de Condriictios en las Pesquerías Uruguayas, no existen para el área estudios específicos sobre aspectos poblacionales y reproductivos de estas especies que permitan proveer de herramientas para su conservación y manejo. El presente trabajo analizó la variabilidad estacional en la abundancia, biomasa y estructura poblacional (2006-2013), así como aspectos reproductivos de ambas especies en dicha zona. Adicionalmente, se compararon diferentes métodos estadísticos para estimar la madurez sexual en *S. acuta*. Ambas especies estuvieron presentes en la zona de estudio durante todo el período de tiempo analizado y en todas las estaciones del año, con diferencias en cuanto a la abundancia y biomasa promedio por estaciones entre ellas. *Sympterygia acuta* fue más abundante y presentó una mayor biomasa que *S. bonapartii* en todas las estaciones del año. No se encontraron diferencias estacionales en la abundancia y biomasa de *S. acuta*; *S. bonapartii* fue más abundante en verano, mientras que su biomasa no presentó variaciones. En ambas especies se registró la presencia de individuos neonatos hasta adultos (LT: *S. acuta*: 8,5-57,0 cm; *S. bonapartii*: 8,5-77,0 cm), predominando los juveniles a lo largo de todo el período analizado (*S. acuta*: 92%, *S. bonapartii*: 81%) y para todas las estaciones del año. La composición de tallas de *S. acuta* no mostró grandes variaciones estacionales, correspondiendo las tallas medias observadas en todas las estaciones a individuos juveniles, mientras que en *S. bonapartii* ocurrió una marcada disminución de las tallas medias hacia verano, junto con un aumento del porcentaje de juveniles. En base a las estaciones en que se registraron neonatos de ambas especies y a la duración de su período de incubación, la época de desove en la zona de estudio ocurriría principalmente entre invierno y primavera, hecho que debería ser corroborado con estudios del ciclo reproductivo. La LTM<sub>50</sub> estimada para *S. acuta* fue 45,5 cm y 52,0 cm de LT para machos y hembras respectivamente. En *S. bonapartii*

se observó que a partir de 60,0 cm de LT la mayoría de los individuos (machos y hembras) fueron maduros, siendo esta talla muy próxima a la  $LTM_{50}$  estimada para el sur de Brasil. Las estimaciones de madurez en *S. acuta* obtenidas por la aplicación de nuevos métodos estadísticos (Modelos de Regresión Segmentada, Árboles de Clasificación y “Random Forest”) fueron coherentes con las obtenidas por métodos clásicos (Modelos de Regresión Logística), por lo que se proponen como herramientas efectivas para la determinación de la talla de madurez. Este trabajo permitió caracterizar la zona de estudio como área de desove y cría de estas especies, constituyendo un hábitat esencial para las mismas. Asimismo, contribuye al conocimiento del desarrollo sexual de estas especies y particularmente se realizan aportes de métodos novedosos para la estimación de la madurez en condriictios.

## **Agradecimientos**

A Fabrizio por estar siempre a mi lado apoyándome y alentándome a seguir adelante, por la enorme paciencia y ayuda durante todo el largo proceso de realización de la maestría y elaboración de la tesis y por compartir su vida conmigo.

A mi familia, en particular a mis padres, por el apoyo incondicional, enseñanzas y aliento permanente.

A mis orientadores, Cristina Oddone y Alvar Carranza, por sus enseñanzas, apoyo y gran paciencia.

A Angel Segura por la invitación a participar del proyecto ROBIN, por su amistad, enseñanzas, consejos, apoyo constante y permanente confianza.

A mis compañeros del proyecto ROBIN (Eliana Arismendi, Valentina Leoni, Romina Trinchin, Javier Rabellino, Lia Sampognaro, Sebastián Serra, Fabrizio Scarabino, Angel Segura, Alvar Carranza y todas las personas que participaron en algún momento del proyecto) por la buena onda y disposición permanente, por los muestreos y recolección de la información, sin todos ellos hubiese sido imposible realizar este trabajo.

A los pescadores artesanales de Punta del Diablo por su continua disposición y colaboración, sin los cuales este trabajo no podría haber sido realizado.

A Seba Serra por su amistad y apoyo, por los fines de semana intensivos de realización de tesis, las largas charlas y horas de catarsis y terapia de grupo !!

A Florencia Doño por su tiempo dedicado a los varios “intentos del mapa”, por su amistad, consejos y por el gran aguante y ayuda con la presentación en las horas previas a la defensa.

A Luis Orlando por las largas horas de trabajo procesando muestras en el Museo; y por todas las idas y vueltas entre Bedelía y PEDECIBA con la escolaridad y otros trámites!

A Ana Martínez por la ayuda, sugerencias y correcciones realizadas sobre el área de estudio; y con la práctica de la defensa.

A Romina Trinchin por facilitarme las planillas para el mapa e imágenes para la presentación y por la buena disposición y empuje.

A Sebastián Horta por el mapa!

A Andrés Ligrone por la ayuda con los trámites en PEDECIBA.

A Carolina Crisci por la colaboración en el procesamiento de las muestras.

A mis compañeros de trabajo (Santiago Silveira, Martín Laporta, Ana Martínez, Graciela Fabiano, Orlando Santana) por la enorme paciencia, apoyo y continuo aliento durante todo este tiempo.

A Ana, Caro, Lore y Carla por su amistad, apoyo, consejos y buena onda!!

A Eli y Gianni por su amistad y las lindas cenas compartidas!

A mis amigas (Sil, Anto, Naty, Diana, las tres Marianas, Mareney y Ana,) por el apoyo incondicional de siempre, el aliento continuo, enorme paciencia, largas charlas y por aguantarme la cabeza!!!

Al Museo Nacional de Historia Natural y áBC por el espacio para procesar las muestras.

Al tribunal (Laura Paesch, Omar Defeo y Angel Segura) por las sugerencias, comentarios y correcciones realizadas al trabajo, así como por su buena disposición.

## Tabla de contenido

<b>1. Introducción y antecedentes</b> .....	1
Hipótesis .....	6
Objetivos.....	7
Objetivo general .....	7
Objetivos específicos.....	7
<b>2. Materiales y métodos</b> .....	8
2.1. Área de estudio .....	8
2.2. Adquisición de datos .....	10
2.3. Análisis de datos .....	12
2.3.1. Estructura de tallas, abundancia y biomasa .....	12
2.3.2. Proporción de sexos y de estadios de madurez .....	15
2.3.3. Relaciones morfométricas .....	16
2.3.4. Desarrollo sexual de <i>S. bonapartii</i> .....	16
2.3.5. Desarrollo sexual y métodos de estimación de madurez en <i>S. acuta</i> .....	17
2.3.5.1 Modelos de regresión segmentada.....	17
2.3.5.2 Modelos de regresión logística .....	17
2.3.5.3. Técnicas de aprendizaje automático .....	18
2.3.5.4 Comparación de los diferentes métodos de estimación de madurez .....	20
<b>3. Resultados</b> .....	21
3.1. Base de datos .....	21
3.2. Estructura de tallas, abundancia y biomasa.....	21
3.3. Proporción de sexos y de estadios de madurez.....	30
3.4. Relaciones morfométricas.....	33
3.5. Desarrollo sexual de <i>S. bonapartii</i> .....	35
3.6. Desarrollo sexual y métodos de estimación de madurez en <i>S. acuta</i> .....	38
3.6.1 Modelos de regresión segmentada y logística .....	38
3.6.2. Técnicas de aprendizaje automático .....	44
3.6.2.1 Árboles de clasificación .....	44
3.6.2.2 Random forest .....	44
3.6.3. Comparación de los diferentes métodos de estimación de madurez .....	45
<b>4. Discusión</b> .....	47
4.1. Estructura poblacional, abundancia y biomasa .....	47
4.1.1. <i>Sympterygia acuta</i> .....	50
4.1.2. <i>Sympterygia bonapartii</i> .....	52
4.2. Relaciones morfométricas.....	55
4.3. Desarrollo sexual.....	57
4.4. Comparación de métodos de estimación de madurez en <i>S. acuta</i> .....	64
<b>5. Conclusiones y perspectivas</b> .....	68
<b>6. Referencias bibliográficas</b> .....	71
<b>ANEXO</b> .....	88

## **1. Introducción y antecedentes**

Los elasmobranquios (Chondrichthyes) tienen una historia evolutiva de más de 400 millones de años, durante la cual han desarrollado una amplia variedad de adaptaciones reproductivas que los han convertido en un grupo exitoso en términos evolutivos (Carrier et al. 2004). Estas adaptaciones incluyen fertilización interna, producción de un número relativamente pequeño de ovocitos (baja fecundidad) de gran tamaño y neonatos completamente desarrollados al nacer y de tamaño relativamente grande en comparación con los peces teleósteos (Wourms 1977, Wourms & Demski 1993, Carrier et al. 2004). El crecimiento post-embionario es lento y alcanzan la madurez sexual con tamaños grandes y edad avanzada (Wourms & Demski 1993). A su vez, presentan una amplia variedad de estrategias reproductivas, que incluyen la oviparidad y varias formas de viviparidad dependiendo de la fuente de nutrición para el desarrollo del embrión (Wourms 1977, Wourms & Demski 1993, Musick & Ellis 2005).

Las rayas (Suborden Rajoidei) son especies ovíparas que se caracterizan por presentar ovocitos de gran tamaño (con mucho vitelo), los cuales son fertilizados y encapsulados en capsulas ovígeras que son depositadas en el medio ambiente (Carrier et al. 2004, Last et al. 2016). El desarrollo embrionario por lo tanto, ocurre independientemente de la madre y el embrión se alimenta únicamente del vitelo almacenado en el saco vitelínico (Carrier et al. 2004, Last et al. 2016). El periodo de incubación puede durar desde unos pocos meses hasta más de dos años, y es altamente dependiente de la temperatura ambiente (Wourms 1977, Carrier et al. 2004, Last et al. 2016). Dentro de las especies ovíparas se pueden encontrar dos tipos de ciclos reproductivos: reproducción a lo largo de todo el año (o la mayor parte del mismo) o un ciclo anual parcialmente definido, donde si bien las especies son reproductivamente activas a lo largo del año, tienden a exhibir uno o dos picos de actividad reproductiva (Wourms 1977).

En general, las rayas comparten muchos rasgos de historia de vida con el resto de los elasmobranquios tales como, crecimiento lento, madurez tardía, baja fecundidad y ciclos de vida largos (Kyne 2016). Esta combinación de rasgos de historia de vida resulta en bajas tasas intrínsecas de crecimiento poblacional, así como en una baja resiliencia a la mortalidad por pesca (Wourms & Demski 1993, Höenig & Gruber 1990, Dulvy et al. 2000, Kyne 2016). Estas características hacen a las rayas sumamente vulnerables a la sobre-explotación pesquera, lo que ha llevado a la disminución de sus poblaciones en varias partes del mundo (Dulvy et al. 2000, Stevens et al. 2000, Dulvy & Reynolds 2002, McPhie & Campana 2009,

Coll et al. 2013, Dulvy et al. 2014), con casos confirmados de extinción local (e.g. *Dipturus batis*, *D. oxyrinchus*, *Rostroraja alba*) (Brander 1981, Dulvy et al. 2000, Dulvy & Reynolds 2002, Gibson et al. 2008).

A su vez, se ha comprobado que las especies de rayas que alcanzan un mayor tamaño máximo son más vulnerables a la explotación pesquera que aquellas de menor tamaño, siendo más propensas a la disminución de sus poblaciones y consecuente extinción, lo que ha incluso conducido a cambios en la estructura de las comunidades (Dulvy et al. 2000, Swain et al. 2005). En este sentido, se ha observado que en las regiones donde se han registrado casos confirmados de extinción local o disminución en la abundancia y biomasa de especies de gran tamaño (e.g. *D. batis*, *D. laevis*, *Raja clavata*) también se ha observado un incremento de las especies más pequeñas (e.g. *Leucoraja erinacea*, *L. ocellata*, *L. naevus*, *Amblyraja radiata*) (Walker & Hislop 1998, Dulvy et al. 2000, Frisk et al. 2002, Gibson et al. 2008). Esto se debe a que las especies que alcanzan mayores tamaños corporales llegan a la madurez sexual más tardíamente que las especies de pequeño tamaño, por lo que presentan tasas de incremento poblacional más bajas (Walker & Hislop 1998, Dulvy et al. 2000).

Las características distintivas de la reproducción y desarrollo de los elasmobranquios son uno de los principales factores que regulan el tamaño de sus poblaciones naturales (Wourms & Demski 1993). En este sentido, entender los diversos aspectos de los sistemas y procesos reproductivos de los elasmobranquios es de crítica importancia para el establecimiento de medidas de conservación y manejo adecuadas (Wourms & Demski 1993). En particular, un componente requerido en el manejo de pesquerías es la relación entre la proporción de hembras/machos maduros de la población y la edad (o el tamaño) de los individuos (ojiva de madurez) (Walker 2005). Esta relación permite estimar el tamaño al cual el 50% de los individuos de la población se encuentran sexualmente maduros ( $LTM_{50}$ ), el cual es ampliamente utilizado como un indicador de tamaño mínimo de captura permisible (Caddy & Mahon 1996). Asimismo, es importante para establecer valores de referencia para posteriores estimaciones, donde cambios eventuales en la  $LTM_{50}$  podrían deberse a la presión por pesca (Höenig & Gruber 1990, Oddone et al. 2005; Paesch & Oddone 2008).

Otro componente importante en biología pesquera para los modelos de evaluación de stocks y manejo de poblaciones está basado en las relaciones largo-peso de los individuos (Ricker 1975, Walker 2005, Froese et al. 2011). Estas relaciones son utilizadas para determinar el peso y la biomasa cuando únicamente se encuentran disponibles medidas de longitud, así

como para evaluar la condición de los peces, comparar su crecimiento entre áreas y como complemento en estudios de reproducción y alimentación (Froese 2006). A su vez, son útiles para comparaciones morfológicas y de historia de vida entre especies y dentro de una misma especie entre sexos (dimorfismo sexual), estaciones y poblaciones de diferentes regiones (Froese 2006).

En este contexto, el conocimiento de las características reproductivas básicas de una especie es clave, tanto para evaluar su vulnerabilidad, como para proponer medidas de manejo adecuadas (McPhie & Campana 2009). Asimismo, es fundamental contar con información de línea de base sobre la estructura poblacional de las diferentes especies que habitan una determinada zona, así como con estimaciones de abundancia y biomasa, para poder evaluar posibles cambios en estos parámetros a largo plazo, producidos por efectos directos o indirectos de las pesquerías u otros factores ambientales.

### *1.1. Objeto de estudio*

El género *Sympterygia* Müller & Henle, 1837 (Chondrichthyes, Rajoidei, Arhynchobatidae) está comprendido por cuatro especies neotropicales de rayas ovíparas, *S. lima* (Poepfig, 1835), *S. brevicaudata* (Cope, 1877), *S. acuta* Garman, 1877 y *S. bonapartii* Müller & Henle, 1841 (Ebert & Compagno 2007). Estas dos últimas son endémicas del océano Atlántico Sudoccidental (ASO) (Figueiredo 1977, Menni & Stehmann 2000), aunque también se ha reportado a *S. bonapartii* en el Estrecho de Magallanes, sur de Chile (Pequeño & Lamilla 1996). *Sympterygia acuta* se distribuye desde Río de Janeiro, Brasil (22°S) hasta el Golfo de San Jorge, Argentina (45°43'S) (Menni 1973, Figueiredo 1977, McEachran 1982, Bovcon et al. 2011), encontrándose más comúnmente desde aguas submareales hasta los 50 m de profundidad (Menni & Stehmann 2000). *Sympterygia bonapartii* ocurre desde Río Grande del Sur, Brasil (32°S) hasta el estrecho de Magallanes, sur de Argentina (53°S) (Figueiredo 1977, McEachran 1982, Menni & Stehmann 2000), encontrándose más comúnmente desde aguas submareales hasta los 150 m de profundidad (Paesch et al. 1995, Menni & Stehmann 2000).

Ambas especies son capturadas incidentalmente por pesquerías industriales de arrastre de fondo multiespecíficas y dirigidas al langostino (*Pleoticus muelleri* Bate, 1888) a lo largo de todo su rango de distribución (De Queiroz 1986, Paesch & Meneses 1999, Rivera Gómez & Pettovello 2000, Paesch & Domingo 2003, Massa et al. 2004, Cedrola et al. 2005, Norbis et al. 2006, Tamini et al. 2006, Góngora et al. 2009, Estalles et al. 2011, Perez Comesaña et al.



2011, Núñez et al. 2016). *Sympterygia acuta* se encuentra catalogada en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como “Vulnerable” (Massa & Hozbor 2004) y *S. bonapartii* como “Datos Insuficientes” (Massa & Lamilla 2004). Sin embargo, evaluaciones del estado de conservación de los elasmobranquios en Brasil demostraron que estas especies se encuentran “En Peligro”, lo cual probablemente sea válido para aguas uruguayas (M. C. Oddone, coms. pers.). En este sentido, en el Plan de Acción Nacional para la Conservación de los Condrictios en las Pesquerías Uruguayas (PAN-Condrictios Uruguay, Forselledo & Domingo 2015), ambas especies se encuentran catalogadas como de prioridad alta para la conservación.

Se han realizado numerosos trabajos en *S. scuta* y *S. bonapartii*, incluyendo estudios sobre su taxonomía (Menni 1972, 1973, McEachran 1982, Cousseau et al. 2000, Orlando et al. 2015), histología del tracto reproductivo (Galíndez & Estecondo 2008, Galíndez et al. 2009, Díaz-Andrade et al. 2009, Díaz-Andrade et al. 2011, Díaz-Andrade et al. 2013, Moya et al. 2015), alimentación (De Queiroz 1986, Barrera Oro & Maranta 1996, Paesch 2000, Estalles et al. 2015, Barbini & Lucifora 2015) y desarrollo embrionario (De Queiroz 1986, Brant 2006). Los trabajos que consideran aspectos de la biología reproductiva, abundancia y estructura poblacional han sido realizados para la plataforma sur de Brasil (De Queiroz 1986, Basallo & Oddone 2014), el norte de Argentina y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU) (Mabragaña et al. 2002, 2014, Oddone & Velasco 2004), la Patagonia Argentina (Estalles et al. 2017) o a través de ejemplares mantenidos en cautiverio (Oddone & Vooren 2002, Jañez & Sueiro 2007, 2009).

La distribución de estas especies se encuentra relacionada con las variables ambientales en las aguas costeras del ASO (Mabragaña et al. 2002, 2014, Cortés 2012). La marcada estacionalidad que presentan la temperatura (T) y salinidad (S) en estas aguas afecta tanto la disponibilidad de alimentos como la presencia de depredadores, determinando a su vez la dinámica temporal de su ciclo reproductivo (Mabragaña et al. 2002). Esto provoca movimientos de distintas fracciones de la población entre las aguas costeras (< 50 m) y las de mayor profundidad, determinando cambios estacionales en la abundancia y estructura poblacional de estas especies (Mabragaña et al. 2002, 2014, Cortés 2012). En este sentido, Mabragaña et al. (2002, 2014), en un estudio realizado para aguas costeras de Uruguay y norte de Argentina, encontraron que ambas especies presentan una máxima actividad de puesta de cápsulas durante primavera y posterior eclosión de las mismas en verano, en

coincidencia con el incremento de la T del agua. En concordancia con estas observaciones, los mismos autores observaron movimientos de individuos maduros de *S. bonapartii* hacia zonas someras durante la primavera tardía y verano, y predominancia de juveniles de ambas especies entre verano e invierno, indicando que depositan sus cápsulas en las partes más someras de su rango de distribución, constituyendo estas zonas áreas de cría para las especies en cuestión (Mabragaña et al. 2002, 2004). Sin embargo, debido al tipo de embarcación utilizada para hacer los muestreos, estos estudios no incluyeron la zona submareal somera (< 15 m profundidad) de la costa atlántica uruguaya. En general, estas áreas se caracterizan por ser importantes zonas de cría para varias especies de elasmobranquios (Springer 1967, Castro 1993, Heupel et al. 2007), incluyendo las especies en cuestión (Vooren 1997, Vooren et al. 2005).

En este contexto, estudios realizados en el submareal somero de la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde (CV) e Islas de la Coronilla (IC) (Rocha, Uruguay), detectaron una alta abundancia de juveniles, tanto de peces óseos como cartilagosos, dentro de los cuales se encuentran las rayas *S. acuta* y *S. bonapartii* (Segura et al. 2008, Rabellino 2011, Trinchin 2012). Esta zona es de especial relevancia ya que parte de ella se encuentra incluida dentro del Área Marina Protegida de Cerro Verde e Islas de La Coronilla (AMP de CV e IC) (Decreto 68/2011, MVOTMA-MDN 2011). Además, existe en Punta del Diablo una comunidad de pescadores artesanales que explota diversos recursos pesqueros tanto dentro como fuera del AMP. Particularmente, entre setiembre y diciembre se desarrolla una pesquería de arrastre de fondo dirigida al langostino, que captura de forma incidental varios elasmobranquios, incluyendo las rayas *S. acuta* y *S. bonapartii* (Segura et al. 2008). Una gran fracción de la captura de estas especies son neonatos y juveniles (Segura et al. 2008, Rabellino 2011, Trinchin 2012). Los estudios realizados en esta zona por Rabellino (2011) y Trinchin (2012) que incluyen a estas especies, se han enfocado principalmente en describir aspectos comunitarios y en la estimación de parámetros poblacionales de crecimiento y de las relaciones largo-peso. Sin embargo, y a pesar de la relevancia de la zona como AMP y de que ambas especies se encuentran catalogadas como de prioridad alta para la conservación por el PAN-Condrictios Uruguay (Forselledo & Domingo 2015), no existen estudios sobre variaciones estacionales en la abundancia, biomasa y estructura poblacional (composición por tallas, sexos y estadios de madurez), así como de aspectos reproductivos (desarrollo sexual y estimación de madurez) para esta área. En este contexto, es necesario generar conocimiento sobre la biología reproductiva, abundancia, biomasa y estructura poblacional de estas especies

en el submareal somero de la franja costera de Punta del Diablo, CV e IC. Esto permitirá contar con información biológica y ecológica fundamental sobre estas especies; y proveer de herramientas para el entendimiento de la dinámica poblacional y utilización del ecosistema marino por estos recursos, así como para el establecimiento de medidas y estrategias efectivas para la conservación de los mismos.

## **Hipótesis**

Las migraciones reproductivas hacia y desde la zona submareal somera generan cambios estacionales en la abundancia, biomasa y estructura poblacional de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* en la zona de estudio.

Dada esta hipótesis se predice que:

1. Existen diferencias estacionales en la abundancia, biomasa y estructura poblacional de *S. acuta* y *S. bonapartii*.
2. Existen diferencias intra-específicas en las relaciones morfométricas de *S. acuta* y *S. bonapartii*.
3. Existen diferencias intra-específicas en las relaciones morfométricas asociadas al desarrollo sexual de *S. acuta* y *S. bonapartii*.

## Objetivos

### Objetivo general

Analizar las variaciones estacionales en la abundancia, biomasa y estructura poblacional, así como caracterizar aspectos de la biología reproductiva de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* en la zona submareal somera de la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay.

### Objetivos específicos

1. Estimar la abundancia, biomasa y estructura poblacional (composición por tallas, sexos y estadios de madurez) de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* en la zona de estudio.
2. Analizar la variabilidad estacional en los descriptores poblacionales mencionados en el objetivo específico 1.
3. Analizar las relaciones morfométricas entre el largo total, peso total y ancho del disco de *S. acuta* y *S. bonapartii* y determinar si las mismas difieren entre sexos.
4. Analizar diferentes relaciones morfométricas asociadas al desarrollo sexual de machos y hembras de *S. acuta* y *S. bonapartii*.
5. Evaluar y comparar diferentes métodos estadísticos utilizados para determinar la madurez sexual de machos y hembras de *S. acuta*.

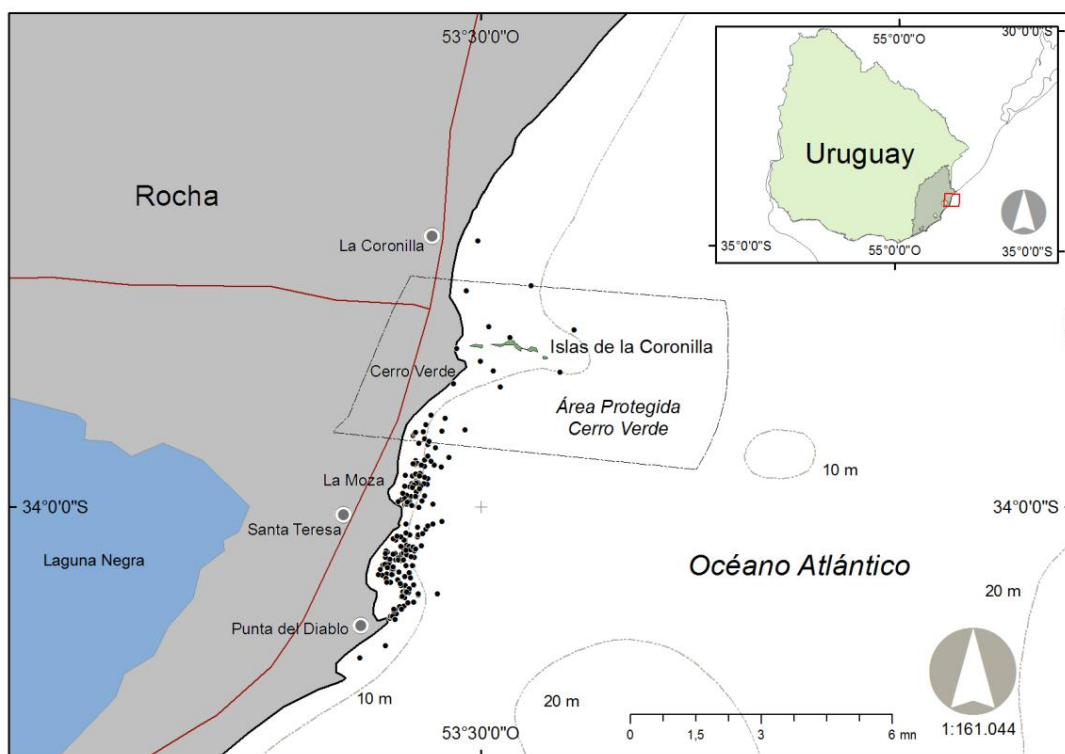
## 2. Materiales y métodos

### 2.1. Área de estudio

El área de estudio comprendió la zona submareal somera (< 15 m de profundidad) de la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla (33°53'S-34°03'S), Departamento de Rocha, Uruguay (**Fig. 1**). La misma se encuentra en una zona de transición, caracterizada por la influencia de las ramas costeras de masas de agua con propiedades termohalinas contrastantes, que muestran un alto grado de variación anual y estacional (Ortega & Martínez 2007). Por un lado, la Corriente de Brasil transporta Agua Tropical ( $T > 20^{\circ} \text{C}$  y  $S > 36$ ) (Sverdrup et al. 1942, Emilsson 1961, Thomsen 1962) hacia el sur a lo largo del margen continental de Sudamérica. Por otro lado, la Corriente de Malvinas transporta Agua Subantártica ( $4^{\circ} \text{C} < T < 15^{\circ} \text{C}$  y  $33,7 < S < 34,15$ ) (Sverdrup et al. 1942, Thomsen 1962) hacia el norte a lo largo del talud continental (Bianchi et al. 1993). El Agua Subtropical ( $10^{\circ} \text{C} < T < 20^{\circ} \text{C}$  y  $34,2 < S < 36$ ) (Emilsson 1961, Thomsen 1962), también llamada Agua Central del Atlántico Sur, se forma en la Convergencia Subtropical como resultado de la mezcla entre Agua Tropical y Subantártica (Bianchi et al. 1993). A su vez, Aguas Costeras ( $S < 33,2$ ) (Guerrero & Piola 1997), provenientes principalmente de la descarga del Río de la Plata contribuyen a la complejidad del sistema. Este encuentro de distintas masas de agua genera zonas de fuertes gradientes (frentes), convirtiéndola en una zona muy productiva (Bakun & Parrish 1991, Acha et al. 2004, Martínez & Ortega 2007). Además, los frentes poseen mecanismos de retención larval constituyendo áreas de alimentación, reproducción y cría de peces, invertebrados y aves (Bakun & Parrish 1991, Munk et al. 2003, Acha et al. 2004). El ciclo estacional en el régimen local de vientos, la descarga continental de agua dulce (Ciotti et al. 1995, Guerrero et al. 1997, Lima et al. 1996, Nagy et al. 1998) y la migración de la Convergencia Subtropical (hacia el norte en invierno y hacia el sur en verano) (Ciotti et al. 1995, Hubold 1980), modifican las características termohalinas de las aguas costeras y de plataforma, con una predominancia de aguas frías durante invierno-primavera y aguas cálidas durante verano-otoño (Ortega & Martínez 2007). A su vez, el efecto del ENSO (El Niño Southern Oscillation) impone una gran variabilidad interanual (Ortega & Martínez 2007). En la zona costera la T del agua presenta un período estival cálido ( $20\text{-}25,6^{\circ} \text{C}$ ) y un período invernal ( $10,5\text{-}14^{\circ} \text{C}$ ) (Mazzetta & Gascue 1995, Martínez com. pers.). El ciclo anual de la variación de la S en la costa uruguaya está regido fundamentalmente por la variación del caudal medio del Río de la Plata (Mazzetta & Gascue 1995, Nagy et al. 1998), aunque

también influyen en la distribución horizontal de la S superficial, los vientos hacia o desde la costa y la fuerza de Coriolis (Ortega 2006).

A lo largo de la costa atlántica uruguaya predominan los sedimentos arenosos (López Laborde 1987, 1998), los cuales forman una franja de entre 5 y 10 mn desde la costa hacia mar adentro entre Punta del Este y Cabo Polonio. A partir de este punto, dicha franja se ensancha hasta cerca de 35 mn sobre la plataforma sur de Brasil (Arena et al. 1993). A una escala menor como lo es el área de estudio, no existen cartas sedimentológicas detalladas. La información preliminar obtenida durante los muestreos que aquí se analizan muestra que los fondos de arena fina y media predominan en el área, existiendo enclaves muy puntuales de fango (Segura com. pers.). Estos últimos se dan asociados a sectores protegidos del oleaje por puntas rocosas e islas asociadas, geoformas típicas del área de estudio y que dan una heterogeneidad ambiental destacada (Goso & Muzio 2006, Defeo et al. 2009).



**Figura 1.** Área de estudio indicando la posición de los lances de pesca realizados durante el período analizado (2006-2013), los límites del Área Marino Protegida de Cerro Verde e Islas de la Coronilla y las isobatas de 10 y 20 m de profundidad.

## 2.2. Adquisición de datos

El presente trabajo se realizó en el marco del Programa "Research on Biodiversity in Punta del Diablo" (ROBIN), cuyo principal objetivo es generar herramientas para disminuir el impacto de la pesquería artesanal del langostino sobre la fauna acompañante y generar información sobre la biodiversidad marino-costera de la zona.

Los ejemplares del género *Sympterygia* fueron colectados entre agosto de 2006 y noviembre de 2013 mediante muestreos realizados a bordo de las embarcaciones de los pescadores artesanales (**Tabla 1**). Los lances de pesca se realizaron de forma aleatoria dentro de la zona de estudio, utilizando la red de arrastre de fondo empleada por los pescadores artesanales para extraer el langostino. La misma midió 9 m de apertura horizontal, con una malla de 25 mm en las alas y en el copo tomados entre nudos estirados, con dos portones de 18 kg c/u (Segura et al. 2008, Segura et al. 2014). Es conveniente mencionar que esta red se caracteriza por ser un arte activo y de baja selectividad, cuya eficiencia es mayor para organismos que viven asociados al fondo, como es el caso de las rayas. En cada lance de pesca se obtuvo la posición geográfica, profundidad, velocidad (promedio = 1,6 nudos) y tiempo de arrastre (promedio = 15 minutos). Para cada individuo de ambas especies se registró: sexo, longitud total (LT) desde el hocico hasta el extremo distal de la aleta caudal, ancho del disco (AD) medido como la longitud entre extremos distales opuestos de las aletas pectorales y peso total (PT). Las mediciones de longitud se realizaron con 0,1 cm de precisión y las de peso con 0,1 y 0,01 g de precisión para ejemplares mayores y menores a 150 g respectivamente.

**Tabla 1.** Número de lances totales y con presencia (P) de *Sympterygia acuta* (Sa) y/o *S. bonapartii* (Sb); y número de machos (N° ♂) y hembras (N° ♀) de ambas especies por estación para cada año de muestreo en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay.

Año	Estación	N° lances		<i>S. acuta</i>		<i>S. bonapartii</i>	
		Total	P Sa y/o Sb	N° ♂	N° ♀	N° ♂	N° ♀
2006	Invierno	8	3	3	9	0	1
2007	Verano	6	5	6	12	0	5
2007	Otoño	8	6	18	32	0	0
2007	Primavera	4	0	0	0	0	0
2008	Primavera	1	0	0	0	0	0
2009	Verano	8	6	10	23	0	1
2009	Otoño	22	20	71	76	5	13
2009	Invierno	19	19	71	55	13	17
2009	Primavera	35	33	211	146	8	16
2010	Verano	12	10	5	22	14	18
2010	Invierno	7	5	27	21	3	2
2010	Primavera	12	12	64	58	8	10
2011	Verano	6	6	45	36	18	13
2011	Otoño	14	13	49	31	2	6
2011	Invierno	5	5	21	11	4	2
2011	Primavera	13	12	38	27	2	11
2012	Otoño	7	7	46	39	7	8
2012	Invierno	6	6	8	2	0	0
2012	Primavera	10	9	38	30	7	11
2013	Primavera	4	4	17	19	0	6
<b>N° Total</b>		<b>207</b>	<b>181</b>	<b>748</b>	<b>649</b>	<b>91</b>	<b>140</b>

Para el estudio del desarrollo sexual y determinación de la LTM<sub>50</sub>, en los muestreos realizados durante los años 2011, 2012 y 2013, los especímenes colectados fueron fijados en formol (10 %) para su posterior análisis en laboratorio. En las hembras se registró: peso de los ovarios (P<sub>ov</sub>), ancho de la glándula oviductal (AGO), ancho del útero (AU) y presencia o ausencia de cápsulas en el útero. Para los machos se registró: peso de los testículos (P<sub>test</sub>), ancho de la glándula del clasper (AGC), largo del clasper (LC) y su grado de calcificación. El LC se midió desde el margen posterior de la cloaca hasta el extremo distal del mismo y su grado de calcificación se determinó manualmente como “calcificado” cuando el órgano es rígido y resiste la deformación o “no-calcificado” cuando es flexible. Se evaluó la madurez mediante la observación macroscópica del tracto reproductivo y el grado de madurez (GM) se determinó según Oddone et al. (2007a) en tres estadios: inmaduros, en maduración y maduros. Las hembras se categorizaron como: (i) inmaduras, cuando presentaron ovarios con



folículos blancos de pequeño tamaño y en algunos casos indistinguibles, úteros de estructura tubular, uniforme y delgados y glándulas oviductales no visibles; (ii) en maduración, cuando presentaron ovarios con folículos en distinto estadio de desarrollo y algunos folículos vitelogénicos de pequeño y mediano tamaño, úteros más anchos que en (i) principalmente en el extremo anterior y glándulas oviductales distinguibles del oviducto, pero parcialmente formadas; y (iii) maduras, cuando presentaron ovarios con folículos vitelogénicos de gran tamaño, úteros distendidos y vascularizados, con o sin cápsulas y glándulas oviductales completamente desarrolladas. Los machos se categorizaron como: (i) inmaduros, cuando presentaron claspers no calcificados, cuya longitud no sobrepasa el extremo de las aletas pélvicas, testículos pequeños y no desarrollados con órgano epigonal predominante, espermiductos estrechos y filiformes y espinas alares no desarrolladas; (ii) en maduración, cuando presentaron claspers parcialmente calcificados, de igual o mayor longitud que las aletas pélvicas, testículos con lóbulos diferenciados, pero con órgano epigonal aún extenso, espermiductos comenzando a serpentearse y espinas alares en desarrollo; y (iii) maduros, cuando presentaron claspers rígidos, completamente calcificados, testículos con zona lobular predominante, espermiductos estrechamente contorneados y espinas alares completamente desarrolladas.

### *2.3. Análisis de datos*

#### *2.3.1. Estructura de tallas, abundancia y biomasa*

Para el total de los individuos capturados entre 2006 y 2013 se realizaron histogramas de distribución de frecuencias absolutas y acumuladas de tallas por especie y sexo, utilizando un intervalo de clase de 2,0 cm. Para evaluar diferencias en la composición de tallas entre sexos se utilizó el test no paramétrico de Mann-Whitney, ya que no se cumplieron los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (prueba de Fligner-Killeen) (Conover et al. 1981, Sokal & Rohlf 1998).

La abundancia (individuos/mn<sup>2</sup>) y biomasa por unidad de área (kg/mn<sup>2</sup>) de cada especie por sexo y fecha de muestreo se estimaron utilizando el método de área barrida (Sparre & Venema 1997), según la siguiente ecuación:

$$\frac{Cp}{a} \times \frac{1}{X1}$$

donde  $Cp$  es la captura total de cada lance por especie y sexo, expresada en número de individuos o peso (kg),  $a$  es el área barrida y  $X1$  la eficiencia del arte, la cual representa la proporción realmente retenida de peces en el sector efectivo de barrido. Este parámetro es de difícil estimación, ya que puede variar según la especie y por lo general se sitúa entre 0,5 y 1, en el presente trabajo se consideró  $X1 = 1$ .

El área barrida por la red de arrastre se estimó mediante la siguiente ecuación:

$$a (mn^2) = D (mn) \times rs \times X2$$

$$D (mn) = V \times t$$

donde  $D$  es la distancia de arrastre (mn) de la red sobre el fondo, definida como la velocidad de desplazamiento (mn/hora) de la red ( $V$ ) por el tiempo ( $t$ ) de duración del arrastre (h),  $rs$  es la longitud de la relinga superior y  $X2$  la parte de la relinga superior que equivale al ancho del sector barrido por la red de arrastre. Estos dos últimos términos ( $rs \times X2$ ) representan la abertura de las alas (mn).

Para analizar si la composición de tallas, abundancia y biomasa de cada especie presentó variaciones entre las estaciones del año y según el sexo, se ajustaron modelos lineales utilizando el método de mínimos cuadrados generalizados (GLSs) (Zuur et al. 2008). Este método permite modelar casos en los cuales el supuesto de homogeneidad de varianzas de los residuales no se cumple (Zuur et al. 2008). Para modelar cada una de las variables de respuesta (LT, abundancia y biomasa) en función de las variables explicativas categóricas (estaciones del año y sexo) se siguió el mismo procedimiento general en los tres casos. Primero se seleccionó la estructura óptima de varianza de los residuales. Para ello se ajustaron cuatro modelos donde se consideraron como efectos fijos los efectos aditivos de las variables explicativas sexo y estación, así como el efecto de la interacción de las mismas sobre la variable de respuesta y lo que difirió entre ellos fue la estructura de varianza de los residuales (efectos aleatorios). El modelo ajustado se describe de la siguiente forma:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_j + \beta_k + \alpha\beta_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

donde  $Y_{ijk}$  es el valor de la variable de respuesta (LT, abundancia o biomasa) de la  $i$ -ésima observación en el sexo  $j$  y la estación  $k$ ,  $\mu$  es la media global,  $\alpha_j$  representa el efecto del  $j$ -ésimo grupo del factor sexo y  $\beta_k$  el efecto del  $k$ -ésimo grupo del factor estación, ambos

calculados como la diferencia entre la media de cada grupo y la media global,  $\alpha\beta_{jk}$  es el efecto interactivo conjunto de los factores sexo y estación y  $\varepsilon_{ijk}$  son los errores aleatorios del modelo. Este último término fue diferente para los cuatro modelos, representando cada uno de ellos distintas estructuras de varianza de los residuales:

- 1) Varianzas homogéneas entre las diferentes combinaciones de niveles de los factores sexo y estación del año:

$$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$$

donde los residuales ( $\varepsilon_{ijk}$ ) tienen distribución normal, con media cero y varianza  $\sigma^2$ .

- 2) Varianzas heterogéneas entre sexos:

$$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_j^2) \quad j = 1, 2$$

donde los residuales ( $\varepsilon_{ijk}$ ) tienen distribución normal, con media cero y varianza  $\sigma_j^2$ .

- 3) Varianzas heterogéneas entre estaciones del año:

$$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2) \quad k = 1, 2, 3, 4$$

donde los residuales ( $\varepsilon_{ijk}$ ) tienen distribución normal, con media cero y varianza  $\sigma_k^2$ .

- 4) Varianzas heterogéneas entre las diferentes combinaciones de niveles de los factores sexo ( $j$ ) y estación del año ( $k$ ):

$$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_{jk}^2) \quad j = 1, 2 \text{ y } k = 1, 2, 3, 4$$

donde los residuales ( $\varepsilon_{ijk}$ ) tienen distribución normal, con media cero y varianza  $\sigma_{jk}^2$ .

Los coeficientes de los modelos se estimaron por el método de máxima verosimilitud restringida (REML; Zuur et al. 2008). Para seleccionar el modelo con la mejor estructura de varianza de los residuales se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002). El modelo que presentó el menor valor de AIC ( $AIC_{\min}$ ) fue seleccionado como el modelo óptimo, o de referencia, entre los considerados. De acuerdo al criterio de Burnham & Anderson (2002), se calcularon las diferencias de AIC de todos los modelos candidatos con respecto al modelo de referencia ( $\Delta AIC = AIC_i - AIC_{\min}$ ) de forma de

establecer el soporte empírico relativo de cada modelo. Se consideró que existieron diferencias significativas entre los mismos cuando el  $\Delta AIC$  fue mayor a 2 unidades (Burnham & Anderson 2002). Las ponderaciones de Akaike, entendidas como la probabilidad de seleccionar el modelo correcto, dado el set de modelos candidatos, se calcularon mediante la siguiente ecuación (Burnham & Anderson 2002):

$$w_i = \frac{e^{(-0,5 \times \Delta AIC_i)}}{\sum_{i=1}^m e^{(-0,5 \times \Delta AIC_i)}}$$

donde,  $w_i$  es la ponderación de AIC del modelo  $i$  y  $m$  es el número total de modelos candidatos.

Una vez seleccionado el modelo con la mejor estructura de varianza de los residuales se prosiguió con la selección de los efectos fijos del mismo. Partiendo del modelo completo, ajustado por máxima verosimilitud (ML), se eliminaron secuencialmente los términos menos significativos y los sucesivos modelos anidados se compararon entre sí mediante el test de relaciones de verosimilitudes (LRT; Zuur et al. 2008), hasta obtener el modelo más parsimonioso que se ajuste a los datos. El modelo final se re-ajustó con el método de estimación REML y se realizó la inspección visual de los gráficos de los residuales estandarizados para verificar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zuur et al. 2008). En el caso de la biomasa, debido a que no se cumplió el supuesto de normalidad de los residuales, se trabajó con el logaritmo de la misma. A partir de los coeficientes del modelo final se estimaron las medias para cada grupo y sus correspondientes intervalos de confianza del 95 % (IC<sub>95%</sub>). Para evaluar diferencias significativas entre los diferentes grupos, las medias de los mismos se compararon mediante la superposición de sus IC<sub>95%</sub> (Zuur et al 2008).

### 2.3.2. Proporción de sexos y de estadios de madurez

Se utilizó el test de  $\chi^2$  (Sokal & Rohlf 1998) para evaluar la hipótesis nula de igual proporción de machos:hembras y de individuos inmaduros:maduros por sexo para todo el período de estudio y por estaciones del año. Como criterio para separar individuos maduros e inmaduros se utilizó para *S. acuta* la LTM<sub>50</sub> estimada en este trabajo; y en el caso de *S. bonapartii* la estimada por Basallo & Oddone (2014) para el sur de Brasil.

### 2.3.3. Relaciones morfométricas

La relación entre el LT y PT de cada especie se determinó mediante la siguiente ecuación potencial:

$$PT = aLT^b$$

donde  $a$  es el coeficiente de proporcionalidad y  $b$  el coeficiente de alometría. Ambos parámetros se estimaron mediante un modelo de regresión lineal con el método de mínimos cuadrados, previa transformación logarítmica de las variables PT y LT (Ricker 1973). Previamente se graficó el log (PT) en función del log (LT) para buscar y remover posibles “outliers” (Froese et al. 2011). Se ajustó un modelo inicial con el log (PT) como variable de respuesta y el log (LT) y el sexo como variables explicativas. La significancia de las diferencias entre interceptos y/o pendientes entre sexos se verificó mediante la prueba  $t$  de Student (Sokal & Rohlf 1998). En caso de no encontrarse diferencias el modelo se simplificó secuencialmente hasta contener únicamente términos significativos. La comparación y selección de modelos se realizó mediante el test LRT.

La relación entre el LT y AD en ambas especies se analizó mediante un modelo de regresión lineal de mínimos cuadrados, con el AD como variable de respuesta y la LT y el sexo como variables explicativas. La significancia de las diferencias entre interceptos y/o pendientes entre sexos se verificó mediante la prueba  $t$  de Student y de no encontrarse diferencias se siguió el mismo procedimiento utilizado en la relación LT-PT.

En ambas relaciones los supuestos del modelo final (normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuales) se verificaron mediante la inspección visual de los gráficos de los residuales (Zuur et al. 2007).

### 2.3.4. Desarrollo sexual de *S. bonapartii*

El desarrollo sexual en *S. bonapartii* se evaluó únicamente mediante la inspección visual de los gráficos de las relaciones entre las distintas estructuras reproductivas de machos (LC, AGC y  $P_{test}$ ) y hembras (AGO, AU y  $P_{ov}$ ) en función de la LT, ya que el número de ejemplares obtenidos se consideró insuficiente para realizar análisis estadísticos ( $n$  machos: 18;  $n$  hembras: 31).

### 2.3.5. Desarrollo sexual y métodos de estimación de madurez en *S. acuta*

#### 2.3.5.1 Modelos de regresión segmentada

En *S. acuta* el desarrollo sexual de las diferentes estructuras reproductivas de machos (LC, AGC y  $P_{\text{test}}$ ) y hembras (AGO, AU y  $P_{\text{ov}}$ ) en función de la LT se determinó mediante la utilización de modelos de regresión segmentada (MRS) (Muggeo 2003). Para ello, se ajustaron MRS utilizando como variables de respuesta el AGN, AU y  $P_{\text{ov}}$  para las hembras y el LC, AGC y  $P_{\text{test}}$  en el caso de los machos. Como variable explicativa se utilizó la LT en todos los casos. El MRS se describe de la siguiente forma:

$$Y = \alpha_1 + \beta_1 LT \quad \text{si } LT < PQ_1$$

$$Y = \alpha_2 + \beta_2 LT \quad \text{si } PQ_1 \leq LT < PQ_2$$

$$Y = \alpha_3 + \beta_3 LT \quad \text{si } LT \geq PQ_2$$

donde Y es cualquiera de las variables de respuesta mencionadas anteriormente,  $\alpha_{1-3}$  son los interceptos,  $\beta_{1-3}$  son las pendientes y  $PQ_{1-2}$  son los puntos de quiebre del modelo (Segura et al. 2013). La estimación de los parámetros del modelo se realizó siguiendo la metodología utilizada por Muggeo (2003), implementada en el paquete “Segmented” (Muggeo 2008) del software estadístico R (R Development Core Team, 2017) y los códigos en R fueron proporcionados por el primer autor de Segura et al. (2013). La significancia de los PQ se evaluaron mediante el test de Davies, cuya hipótesis nula es que las diferencias en las pendientes del MRS son iguales a cero, indicando que no hay PQ (Davies 2002). Se calcularon los IC<sub>95 %</sub> de cada parámetro estimado y los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) para evaluar la bondad de ajuste de los modelos. Para cada variable reproductiva utilizada, se comparó el ajuste del MRS con el de un modelo de regresión lineal simple, mediante el uso del AIC. Se consideró que existieron diferencias significativas entre los dos modelos cuando hubo una diferencia mayor a dos unidades de AIC entre ambos (Burnham & Anderson 2002).

#### 2.3.5.2 Modelos de regresión logística

Para la determinación de la  $LTM_{50}$  se ajustó para cada sexo un modelo de regresión logística (MRL), donde la condición de madurez (0 para inmaduros y 1 para maduros) fue la variable de respuesta y la LT la variable explicativa (Hosmer & Lemeshow 2000):

$$p_{LT} = \frac{e^{(\hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_1 LT)}}{1 + e^{(\hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_1 LT)}}$$

donde  $p_{LT}$  es la probabilidad de ser maduro a una LT determinada, y  $\hat{\beta}_0$  (intercepto) y  $\hat{\beta}_1$  (pendiente) son los parámetros del MRL estimados por el método de ML.

Se calcularon los “randomized quantile residuals”, los cuales tienen distribución normal cuando el MRL ajusta correctamente a los datos (Dunn & Smyth 1996), lo cual se verificó con el test de normalidad de Shapiro-Wilk (Sokal & Rohlf 1998) y mediante la inspección visual de los gráficos de los residuales (Zuur et al. 2007).

La  $LTM_{50}$  se calculó a partir de la siguiente relación:

$$LTM_{50} = \frac{-\hat{\beta}_0}{\hat{\beta}_1}$$

El intervalo de confianza 100(1- $\alpha$ ) % de la  $LTM_{50}$  se calculó como:

$$\frac{1}{\hat{\beta}_1} \left( -\hat{\beta}_0 \pm z_{\frac{\alpha}{2}} \nu(LTM_{50}) \right)$$

donde  $z_{\frac{\alpha}{2}}$  es un cuantil de la distribución normal y  $\nu$  es la raíz cuadrada de la varianza analítica de la función de conexión logit (Roa et al. 1999, Hosmer & Lemeshow 2000).

### 2.3.5.3. Técnicas de aprendizaje automático

Se utilizaron dos técnicas de aprendizaje automático para predecir la madurez de los individuos: árboles de clasificación y regresión (CART) y “random forest” (RF) (James et al. 2013). Ambos modelos se ajustaron para machos y hembras por separado y se utilizó como variable de respuesta categórica la condición de madurez (0 para inmaduros y 1 para maduros) y como variables explicativas la LT, el AD y PT. Los modelos se realizaron utilizando los paquetes estadísticos “rpart” (CART, Therneau et al. 2015) y “randomForest” (RF, Liaw & Wiener 2002) del software estadístico R (R Development Core Team, 2017).

Los CART realizan una partición binaria recursiva de la variable de respuesta en subgrupos (nodos) cada vez más homogéneos (puros), lo que resulta en una estructura ramificada, la cual al aumentar su tamaño, aumenta la homogeneidad del árbol (Crisci et al. 2012; James et al. 2013). La división de la variable de respuesta se realiza mediante una regla binaria sobre la

variable explicativa, la cual para variables continuas es de la forma  $x < s$ , donde  $s$  es un valor umbral sobre la variable  $x$  (Crisci et al. 2012). En cada nodo se realiza una búsqueda exhaustiva de todas las particiones posibles sobre todas las variables explicativas y se escoge la que más incrementa la pureza de los nodos hijos (Crisci et al. 2012; James et al. 2013). Como criterio para seleccionar la mejor partición binaria en cada nodo, se utilizó el índice de Gini:

$$G = \sum_{k=1}^K \hat{p}_{mk}(1 - \hat{p}_{mk})$$

donde  $k$  son las distintas clases de la variable de respuesta (en este caso maduros e inmaduros) y  $\hat{p}_{mk}$  es la proporción de observaciones en el nodo  $m$  de la clase  $k$ . Valores pequeños de  $G$  indican que los nodos contienen principalmente observaciones de una única clase (James et al. 2013). Este procedimiento continúa hasta que particiones adicionales no logran reducir más el índice de Gini según un criterio prefijado ( $\alpha = 0,01$ ) por defecto en la librería `rpart`, obteniéndose así el árbol máximo (Cutler et al. 2007). El valor de la variable de respuesta asignado a cada nodo terminal, en el caso de los árboles de clasificación, es la clase más frecuente en ese nodo (Crisci et al. 2012).

RF es un método que combina las predicciones de varios árboles obtenidos a partir de remuestras (muestras aleatorias con reemplazo) del set original de datos (Cutler et al. 2007). En este caso se realizaron 500 remuestras. En la construcción de estos árboles, cada vez que se considera una partición, una muestra aleatoria de  $m$  variables explicativas es seleccionada como candidata para la división a partir del conjunto total de  $p$  variables. Típicamente, el número de variables explicativas seleccionadas ( $m$ ) se aproxima a la raíz cuadrada del número total ( $p$ ) (Cutler et al. 2007; James et al. 2013). En este caso, para la partición de cada nodo se seleccionaron aleatoriamente dos variables explicativas. Utilizando el mismo criterio que en CART, en cada nodo se escoge la mejor partición binaria sobre las variables seleccionadas aleatoriamente, hasta obtener así el árbol máximo.

Las observaciones del set original de datos que no salen sorteadas en la remuestra de un determinado árbol, son llamadas “out of bag” (OOB). La clase predicha para una determinada observación es calculada utilizando cada uno de los árboles en los cuales esa observación no fue sorteada (OOB) y luego se selecciona la clase más votada entre ellos para obtener una única predicción OOB. De esta manera se puede obtener una predicción OOB para cada una



de las  $n$  observaciones, a partir de las cuales se calcula el error de clasificación OOB (Cutler et al 2007; James et al. 2013).

La importancia de las variables explicativas es evaluada en RF mediante la permutación aleatoria de los valores de dichas variables para las observaciones OOB, luego estas observaciones OOB modificadas son pasadas a través del modelo para obtener nuevas predicciones (Cutler et al. 2007). La diferencia entre el error OOB original y modificado, divididos por su error estándar, dan la medida de importancia (Cutler et al. 2007).

#### 2.3.5.4 Comparación de los diferentes métodos de estimación de madurez

Se evaluó la capacidad predictiva de los dos modelos de aprendizaje automático (CART y RF) y del MRL mediante la estimación del error por el método de muestra de prueba (Crisci et al. 2012; James et al. 2013). Para ello, la muestra se dividió aleatoriamente en 2/3 (muestra de entrenamiento) y 1/3 (muestra de prueba); con la muestra de entrenamiento se ajustó el modelo y luego con la muestra de prueba se evaluó su desempeño mediante el cálculo del error de clasificación (EC):

$$EC = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n I_{\{y_i \neq \hat{y}_i\}}}$$

donde  $y_i$  son las clases observadas (maduros/inmaduros),  $\hat{y}_i$  las clases predichas por el modelo,  $n$  el tamaño de la muestra y  $I_{\{y_i \neq \hat{y}_i\}}$  es una variable indicadora que es igual a 1 si  $y_i \neq \hat{y}_i$  y a 0 si  $y_i = \hat{y}_i$  (James et al. 2013). Este procedimiento se realizó 30 veces para cada modelo, promediándose los errores de las 30 iteraciones y calculándose su respectivo desvío estándar (DS).

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 3.2.5 (R Development Core Team, 2017).

### 3. Resultados

#### 3.1. Base de datos

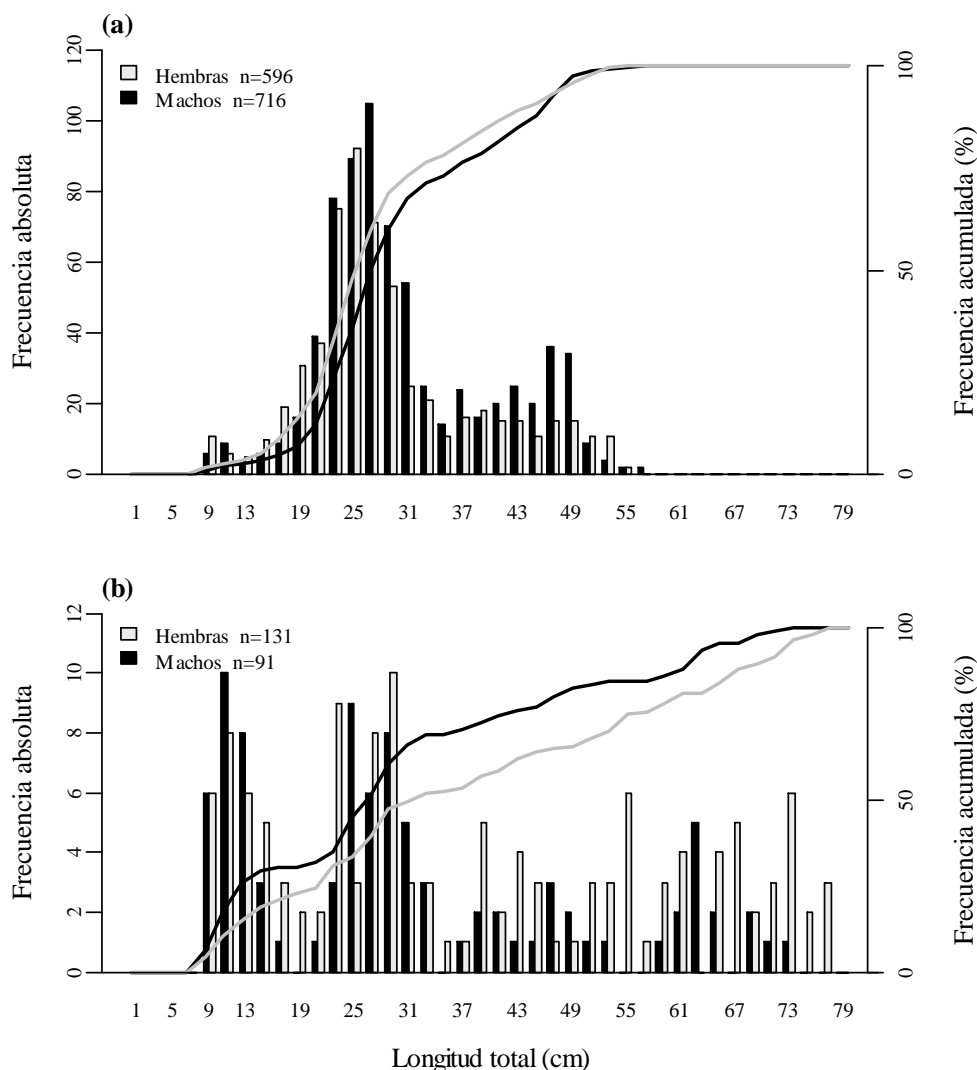
Durante el período 2006-2013 se realizaron un total de 207 lances de pesca abarcando todas las estaciones del año ( $n$  lances verano: 32; otoño: 51; invierno: 45; primavera: 79). Se registró la ocurrencia de *S. acuta* y/o *S. bonapartii* en 181 de los 207 lances realizados ( $n$  lances verano: 27; otoño: 46; invierno: 38; primavera: 70). A lo largo de todo el período de estudio se colectaron un total de 1397 individuos de *S. acuta* (748 machos y 649 hembras) y 231 de *S. bonapartii* (91 machos y 140 hembras) (**Tabla 1**).

#### 3.2. Estructura de tallas, abundancia y biomasa

Se midieron un total de 1312 individuos de *S. acuta*, de los cuales 716 fueron machos y 596 hembras. El rango de tallas de los machos estuvo entre 8,7 y 57,0 cm de LT y su media fue de 30,8 cm, mientras que el rango de las hembras estuvo entre 8,5 y 55,0 cm de LT y su media fue de 28,9 cm (**Tabla 2, Fig. 2a**). Se encontraron diferencias significativas en la composición de tallas por sexo, presentando los machos capturados una LT mayor que las hembras capturadas (test de Mann-Whitney;  $U = 241870$ ;  $p = 3,02 \times 10^{-5}$ ;  $n = 1312$ ).

**Tabla 2.** Parámetros estadísticos de la estructura de tallas de machos y hembras de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* capturados durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. (n) número de individuos de cada sexo para los cuales hubo información de la longitud total.

	<i>S. acuta</i>		<i>S. bonapartii</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
n	716	596	91	131
Rango (cm)	8,7-57,0	8,5-55,0	8,9-72,5	8,5-77,0
Media (cm)	30,8	28,9	31,2	38,7
Desvío (cm)	9,7	9,8	18,5	21,3
Moda (cm)	26,5	24,5	11,5	28,5
Mediana (cm)	28,0	26,5	27,5	32,9



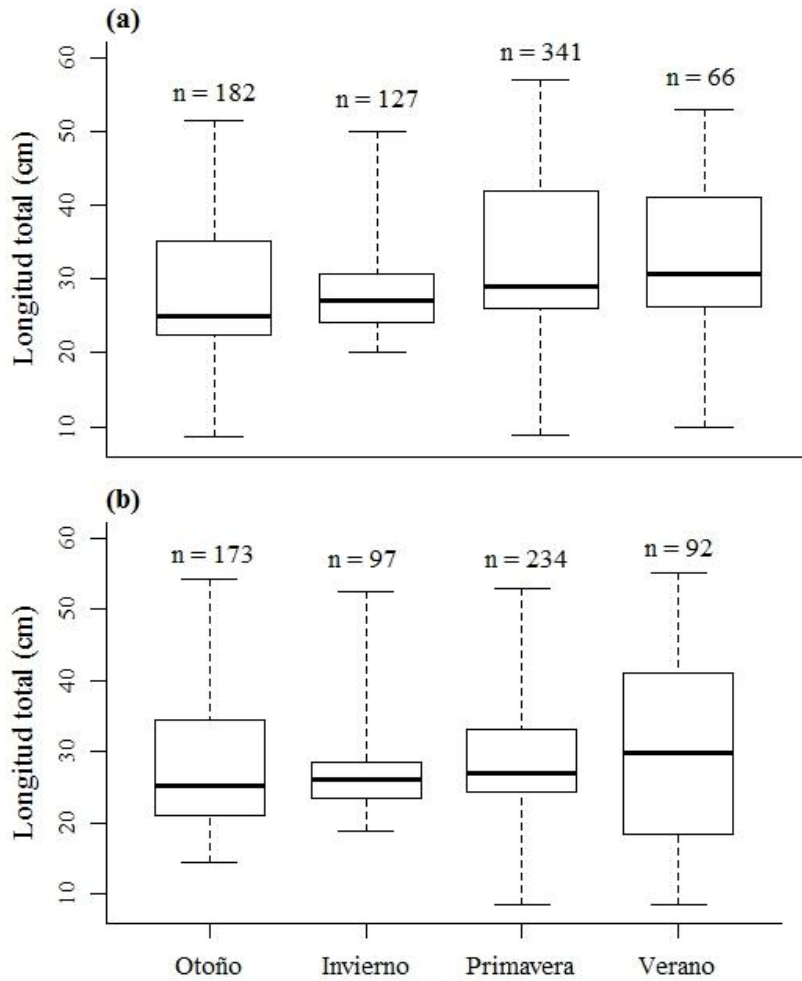
**Figura 2.** Frecuencia absoluta (barras) y acumulada (líneas) de la longitud total (cm) para machos y hembras de *Sympterygia acuta* (a) y *S. bonapartii* (b) capturados durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. (n) tamaño de muestra.

Se midieron un total de 222 individuos de *S. bonapartii*, de los cuales 91 fueron machos y 131 hembras. El rango de tallas de los machos estuvo entre 8,9 y 72,5 cm de LT y su media fue de 31,2 cm, mientras que el rango de las hembras estuvo entre 8,5 y 77,0 cm de LT y su media fue de 38,7 cm (**Tabla 2, Fig. 2b**). Se encontraron diferencias significativas en la composición de tallas por sexo, presentando las hembras capturadas una LT mayor que los machos (test de Mann-Whitney;  $U = 4810,5$ ;  $p = 1,46 \times 10^{-2}$ ;  $n = 222$ ).

El mejor modelo seleccionado para analizar la composición de tallas por estaciones y sexo de *S. acuta* presentó varianzas heterogéneas entre estaciones (**Tabla A1, Anexo**) y contuvo los efectos aditivos de las variables explicativas (**Fig. 3, Tabla 3, A2 y A3**). En todas las estaciones del año las hembras presentaron tallas medias menores que los machos (**Tabla 4**). Tanto en machos como en hembras se encontraron diferencias significativas en la composición de tallas entre otoño respecto a primavera y verano y entre invierno respecto a primavera y verano, presentando ambos sexos tallas medias mayores en primavera y verano, aunque las diferencias fueron pequeñas (entre 2,7 y 3,2 cm de LT según las estaciones) (**Fig. 3 y Tabla 4**). Las tallas mínimas variaron entre estaciones entre 8,5 y 10,0 cm para ambos sexos, excepto en invierno donde fueron entre 19,0 y 20,0 cm y en otoño para las hembras donde fue 14,0 cm (**Fig. 3**).

**Tabla 3.** Modelos finales seleccionados para explicar la variación de la longitud total (LT), abundancia (Ab) y biomasa (Bio) en función de las estaciones y el sexo para *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*. Variable de respuesta (VR), residuales del modelo ( $\epsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma_k^2$ ) y varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma_{jk}^2$ ).

	VR	Efectos fijos	Efectos aleatorios
<i>S. acuta</i>	LT <sub>ijk</sub>	~ Estación <sub>k</sub> + Sexo <sub>j</sub>	+ $\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2)$
	Ab <sub>ijk</sub>	~ Estación <sub>k</sub>	+ $\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$
	Bio <sub>ijk</sub>	~ Estación <sub>k</sub>	+ $\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2)$
<i>S. bonapartii</i>	LT <sub>ijk</sub>	~ Estación <sub>k</sub> + Sexo <sub>j</sub>	+ $\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_{jk}^2)$
	Ab <sub>ijk</sub>	~ Estación <sub>k</sub>	+ $\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2)$
	Bio <sub>ijk</sub>	~ Estación <sub>k</sub>	+ $\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$



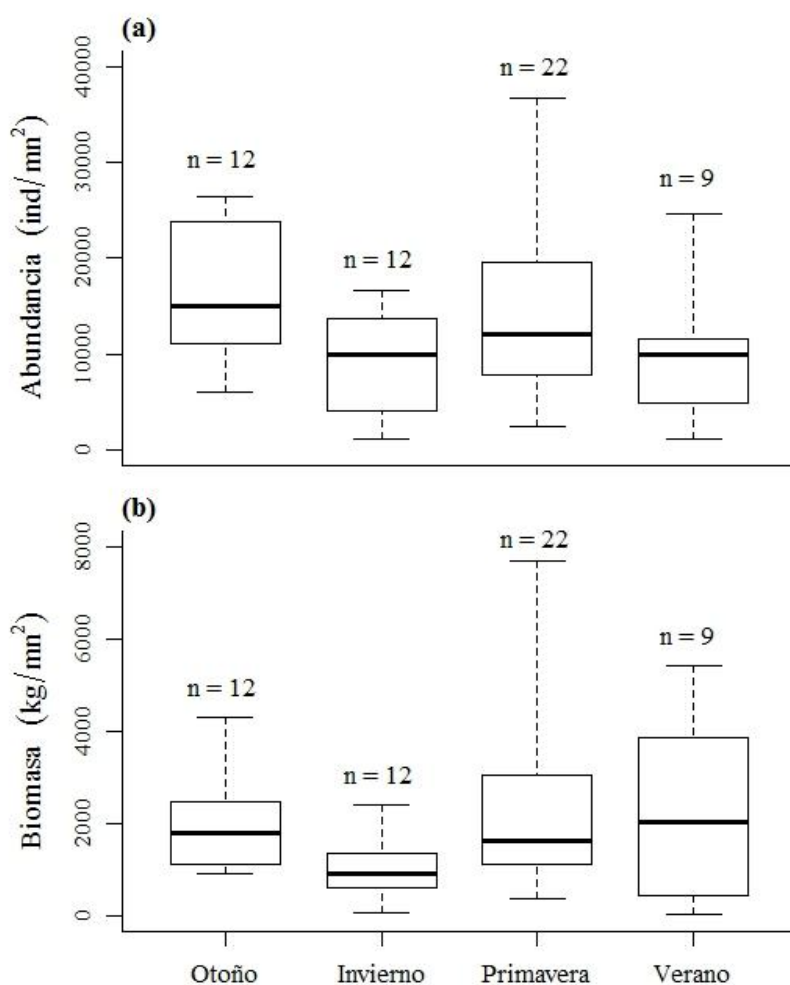
**Figura 3.** Diagrama de cajas de la longitud total (cm) por estaciones del año para machos **(a)** y hembras **(b)** de *Sympterygia acuta*, durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, la base y el techo de la misma los percentiles 25% y 75% respectivamente y las líneas horizontales cortas los valores máximos y mínimos. (n) tamaño de muestra.

**Tabla 4.** Valores medios y sus correspondientes intervalos de confianza del 95 % (IC<sub>95%</sub>) estimados a partir del modelo final de la longitud total (LT, cm) por estación y sexo de los individuos de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*, durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. (n) tamaño de muestra.

	Machos			Hembras		
	<i>n</i>	LT <sub>media</sub> (cm)	IC <sub>95%</sub>	<i>n</i>	LT <sub>media</sub> (cm)	IC <sub>95%</sub>
<i>Sympterygia acuta</i>						
Otoño	182	28,9	27,9-30,0	173	27,2	26,2-28,1
Invierno	127	29,3	28,3-30,4	97	27,5	26,5-28,5
Primavera	341	32,1	30,9-33,3	234	30,3	29,2-31,5
Verano	66	32,1	30,7-33,4	92	30,3	28,9-31,7
<i>Sympterygia bonapartii</i>						
Otoño	14	39,4	37,2-41,6	27	45,6	43,0-48,2
Invierno	20	32,3	27,7-36,8	22	38,4	35,4-41,5
Primavera	25	39,4	36,4-42,4	45	45,6	44,1-47,1
Verano	32	18,1	12,7-23,6	37	24,3	20,0-28,6

La abundancia promedio por estaciones para *S. acuta* fue de 34098 ind/mn<sup>2</sup> en otoño (Rango: 17560-48701), 17527 ind/mn<sup>2</sup> en invierno (Rango: 5172-30992), 28173 ind/mn<sup>2</sup> en primavera (Rango: 4942-58453) y 18203 ind/mn<sup>2</sup> en verano (Rango: 1137-44997). La biomasa promedio fue de 4203 kg/mn<sup>2</sup> en otoño (Rango: 2504-8413), 2080 kg/mn<sup>2</sup> en invierno (Rango: 728-3467), 4747 kg/mn<sup>2</sup> en primavera (Rango: 1440-11318) y 3952 kg/mn<sup>2</sup> en verano (Rango: 27-9281).

El modelo final obtenido para analizar la abundancia por estaciones y sexo de *S. acuta* presentó varianzas homogéneas entre los distintos niveles de las variables explicativas (**Tabla A4**) y contuvo solamente el efecto de las estaciones, no encontrándose diferencias significativas entre machos y hembras (**Fig. 4a, Tabla 3, A5 y A6**). Si bien se observaron diferencias en las abundancias medias entre estaciones, las mismas no fueron significativas, ya que todos los IC<sub>95%</sub> de los valores medios de abundancia por estación se superpusieron entre sí (**Fig. 4a, Tabla 5**).



**Figura 4.** Diagrama de cajas de la abundancia (individuos/mn<sup>2</sup>) (a) y biomasa (kg/mn<sup>2</sup>) (b) por estaciones del año para *Sympterygia acuta*, durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, la base y el techo de la misma los percentiles 25% y 75% respectivamente y las líneas horizontales cortas los valores máximos y mínimos. (n) tamaño de muestra.

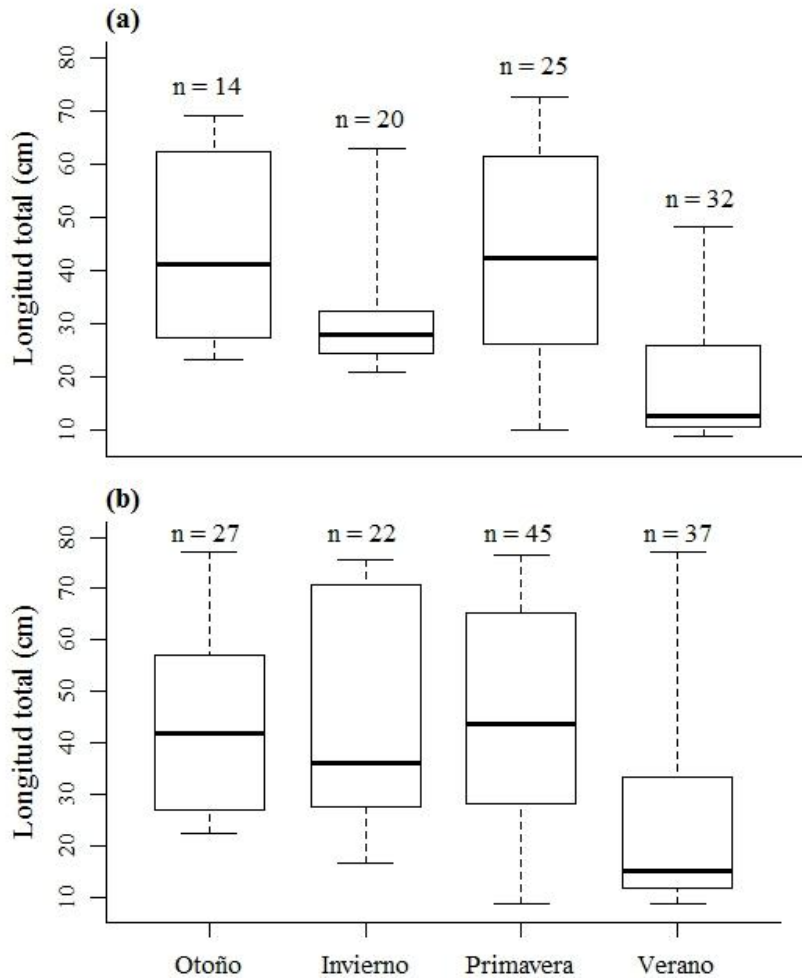
En el caso de la biomasa, el modelo final presentó varianzas heterogéneas entre estaciones (Tabla A7) y contuvo solamente el efecto de las estaciones, no encontrándose diferencias significativas entre machos y hembras (Fig. 4b, Tabla 3, A8 y A9). Tampoco se encontraron diferencias significativas en la biomasa media entre estaciones, ya que los IC<sub>95%</sub> de los valores medios de biomasa por estación se superpusieron todos entre sí (Fig. 4b, Tabla 5).

**Tabla 5.** Valores medios y sus correspondientes intervalos de confianza del 95 % (IC<sub>95%</sub>) estimados a partir del modelo final de la abundancia (Ab) y biomasa (Bio) por estación de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*, durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. (n) tamaño de muestra.

	<i>n</i>	Ab <sub>media</sub> (ind/mn <sup>2</sup> )	IC <sub>95 %</sub>	Bio <sub>media</sub> (kg/mn <sup>2</sup> )	IC <sub>95 %</sub>
<b><i>Sympterygia acuta</i></b>					
Otoño	12	16839	12332-21346	1805	906-3595
Invierno	12	8763	4259-13268	787	467-1324
Primavera	22	13923	8487-19359	1777	902-3503
Verano	9	10052	6371-13733	1018	424-2442
<b><i>Sympterygia bonapartii</i></b>					
Otoño	9	2412	1931-2892	682	229-2031
Invierno	9	2181	1182-3179	404	140-1163
Primavera	20	1989	693-3285	636	163-2473
Verano	6	6424	3877-8970	587	360-955

El modelo final seleccionado para analizar la composición de tallas por estación y sexo de *S. bonapartii* presentó varianzas heterogéneas entre las variables explicativas (**Tabla A10**) y contuvo los efectos aditivos de las mismas (**Fig. 5, Tabla 3, A11 y A12**). En todas las estaciones del año las hembras presentaron tallas medias mayores que los machos (**Tabla 4**). Tanto en machos como en hembras se encontraron diferencias significativas en la composición de tallas entre todas las estaciones del año, excepto entre otoño y primavera, encontrándose la menor talla media en verano y las mayores en otoño y primavera (**Fig. 5 y Tabla 4**). Las tallas mínimas variaron entre primavera y verano entre 8,5 y 10,0 cm de LT para ambos sexos, mientras que entre otoño e invierno variaron entre 16,6 y 23,4 cm de LT (**Fig. 5**).

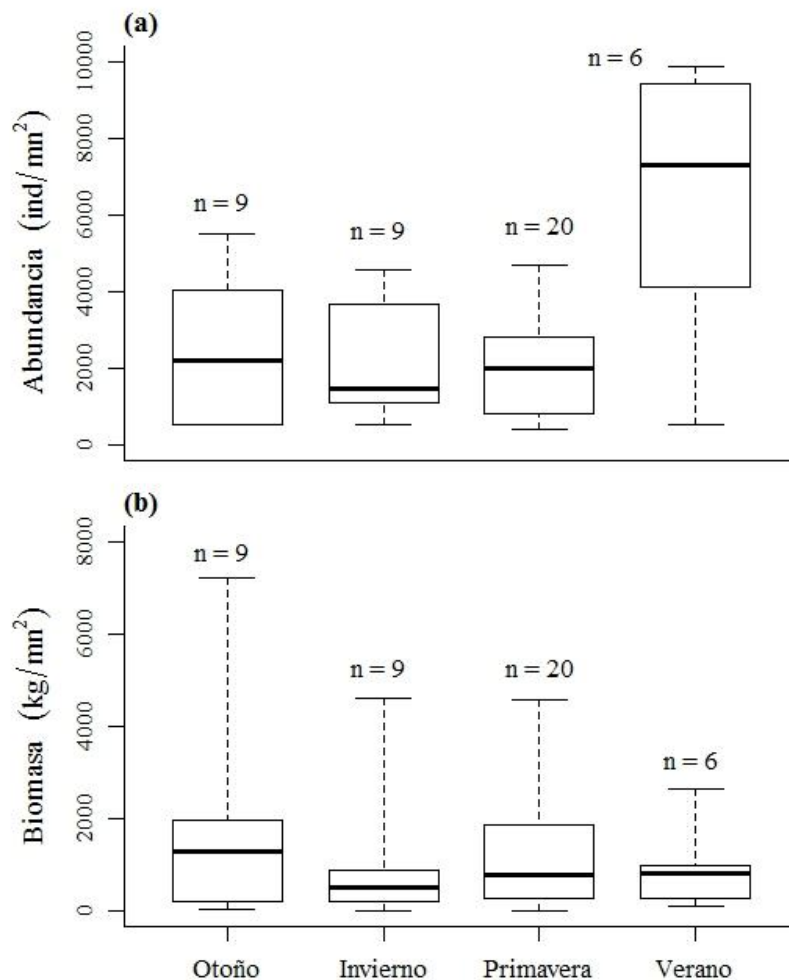




**Figura 5.** Diagrama de cajas de la longitud total (cm) por estaciones del año para machos **(a)** y hembras **(b)** de *Sympterygia bonapartii*, durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, la base y el techo de la misma los percentiles 25% y 75% respectivamente y las líneas horizontales cortas los valores máximos y mínimos. (n) tamaño de muestra.

La abundancia promedio por estaciones para *S. bonapartii* fue de 4451 ind/mn<sup>2</sup> en otoño (Rango: 1063-9029), 3925 ind/mn<sup>2</sup> en invierno (Rango: 514-8231), 3652 ind/mn<sup>2</sup> en primavera (Rango: 1646-7779) y 10353 ind/mn<sup>2</sup> en verano (Rango: 549-18363). La biomasa promedio fue de 3303 kg/mn<sup>2</sup> en otoño (Rango: 133-10132), 2115 kg/mn<sup>2</sup> en invierno (Rango: 12-5482), 2324 kg/mn<sup>2</sup> en primavera (Rango: 712-7318) y 1834 kg/mn<sup>2</sup> en verano (Rango: 412-3432).

El modelo final obtenido para analizar la abundancia de *S. bonapartii* por estación y sexo presentó varianzas heterogéneas entre estaciones del año (**Tabla A13**) y contuvo solamente el efecto de las estaciones, no encontrándose diferencias significativas entre machos y hembras (**Fig. 6a**, **Tabla 3**, **A14** y **A15**). Se encontraron diferencias significativas en la abundancia entre verano y las restantes estaciones, encontrándose la mayor abundancia media en verano (**Fig. 6a**, **Tabla 5**). En el caso de la biomasa, el modelo final presentó varianzas homogéneas entre los distintos niveles de las variables explicativas (**Tabla A16**) y contuvo solamente el efecto de las estaciones, no encontrándose diferencias significativas entre machos y hembras (**Fig. 6b**, **Tabla 3**, **A17** y **A18**). No se encontraron diferencias significativas en los valores medios de biomasa entre estaciones del año (**Fig. 6b**, **Tabla 5**).



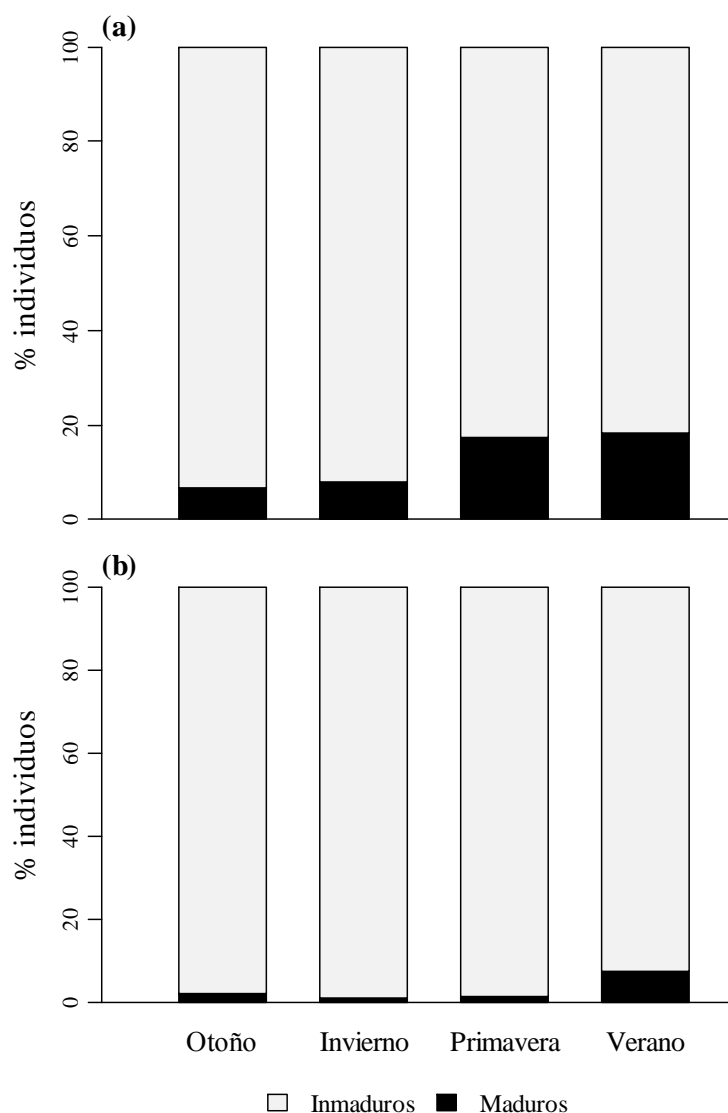
**Figura 6.** Diagrama de cajas de la abundancia (individuos/mn<sup>2</sup>) **(a)** y biomasa (kg/mn<sup>2</sup>) **(b)** por estaciones del año para *Sympterygia bonapartii*, durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, la base y el techo de la misma los percentiles 25% y 75% respectivamente y las líneas horizontales cortas los valores máximos y mínimos. (n) tamaño de muestra.

### 3.3. Proporción de sexos y de estadios de madurez

La proporción de sexos (machos:hembras) en el total de la captura de *S. acuta* fue 1:0,87, significativamente distinta de la relación 1:1, predominando los machos (54%) ( $\chi^2 = 7,02$ ;  $p = 8,08 \times 10^{-3}$ ). La proporción de individuos inmaduros:maduros para machos (1:0,15) y hembras (1:0,03) fue significativamente distinta de 1:1, predominando los individuos inmaduros en ambos sexos (machos inmaduros = 87%;  $\chi^2 = 392,32$ ;  $p = 2,59 \times 10^{-87}$ ; hembras inmaduras = 97%;  $\chi^2 = 537,51$ ;  $p = 6,56 \times 10^{-119}$ ). En el análisis estacional los individuos inmaduros de machos y hembras también predominaron sobre los maduros en todas las estaciones del año ( $p < 0,05$  en todos los casos) (**Fig. 7, Tabla 6**). En primavera (17%) y verano (18%) se encontraron los mayores porcentajes de machos maduros (**Fig. 7a, Tabla 6**) y en verano de hembras maduras (8%) (**Fig. 7b, Tabla 6**). La proporción de machos maduros:hembras maduras fue significativamente diferente de la relación 1:1 en todas las estaciones ( $p < 0,05$ ), excepto en verano ( $p > 0,05$ ), predominando los machos maduros respecto a las hembras maduras (**Tabla 6**).

**Tabla 6.** Número (n) y porcentaje (%) por estaciones de: machos (♂) y hembras (♀) maduros (M) e inmaduros (I) de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* capturados durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay. Se resaltan en negrita las proporciones que fueron significativamente distintas de 1:1 en la prueba de  $\chi^2$  a un nivel de significancia de 0,05.

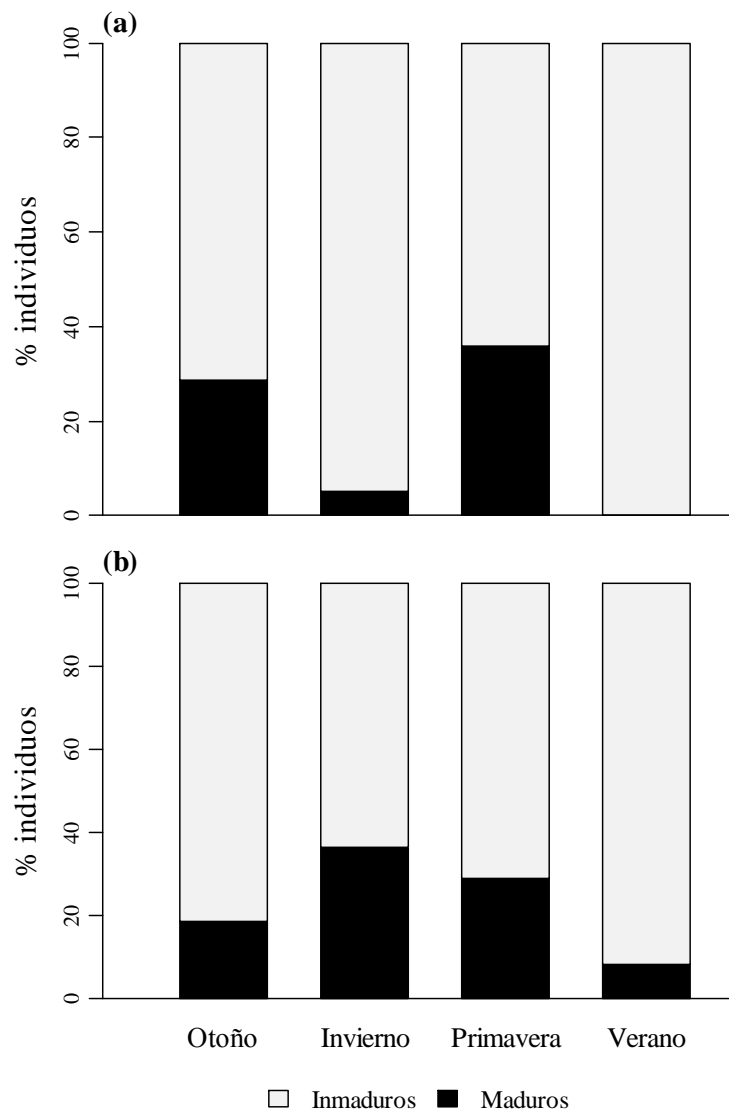
	n (%)		Relación ♂ I:♂ M	n (%)		Relación ♀ I:♀ M	n (%)		Relación ♂ M:♀ M
	♂ I	♂ M		♀ I	♀ M		♂ M	♀ M	
<b><i>Sympterygia acuta</i></b>									
<b>Otoño</b>	170 (93)	12 (7)	<b>1:0,07</b>	169 (98)	4 (2)	<b>1:0,02</b>	12 (75)	4 (25)	<b>1:0,3</b>
<b>Invierno</b>	117 (92)	10 (8)	<b>1:0,09</b>	96 (99)	1 (1)	<b>1:0,01</b>	10 (91)	1 (9)	<b>1:0,1</b>
<b>Primavera</b>	282 (83)	59 (17)	<b>1:0,21</b>	231 (99)	3 (1)	<b>1:0,01</b>	59 (95)	3 (5)	<b>1:0,05</b>
<b>Verano</b>	54 (82)	12 (18)	<b>1:0,22</b>	85 (92)	7 (8)	<b>1:0,08</b>	12 (63)	7 (37)	1:0,6
<b><i>Sympterygia bonapartii</i></b>									
<b>Otoño</b>	10 (71)	4 (29)	1:0,4	22 (81)	5 (19)	<b>1:0,2</b>	4 (44)	5 (56)	0,8:1
<b>Invierno</b>	19 (95)	1 (5)	<b>1:0,1</b>	14 (64)	8 (36)	1:0,6	1 (11)	8 (89)	<b>0,1:1</b>
<b>Primavera</b>	16 (64)	9 (36)	1:0,6	32 (71)	13 (29)	<b>1:0,4</b>	9 (41)	13 (59)	0,7:1
<b>Verano</b>	32 (100)	0 (0)	<b>1:0</b>	34 (92)	3 (8)	<b>1:0,1</b>	0 (0)	3 (100)	0:1



**Figura 7.** *Sympterygia acuta*. Proporción de individuos maduros e inmaduros de machos (a) y hembras (b) por estaciones del año durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay.

La proporción de sexos (machos:hembras) en el total de la captura de *S. bonapartii* fue 0,65:1, significativamente distinta de 1:1, predominando las hembras (61%) ( $\chi^2 = 10,39$ ;  $p = 1,26 \times 10^{-3}$ ). La proporción de individuos inmaduros:maduros para machos (1:0,18) y hembras (1:0,28) fue significativamente distinta de 1:1, predominando los individuos inmaduros en ambos sexos (machos inmaduros = 85%;  $\chi^2 = 43,62$ ;  $p = 4,0 \times 10^{-11}$ ; hembras inmaduras = 78%;  $\chi^2 = 40,68$ ;  $p = 1,79 \times 10^{-10}$ ). En el análisis por estaciones, los machos inmaduros predominaron sobre los maduros en invierno y verano ( $p < 0,05$ ), no encontrándose diferencias significativas en otoño y primavera ( $p > 0,05$ ) (Fig. 8a, Tabla 6); y las hembras inmaduras predominaron sobre las maduras en todas las estaciones del año ( $p < 0,05$ ), excepto en invierno ( $p > 0,05$ )

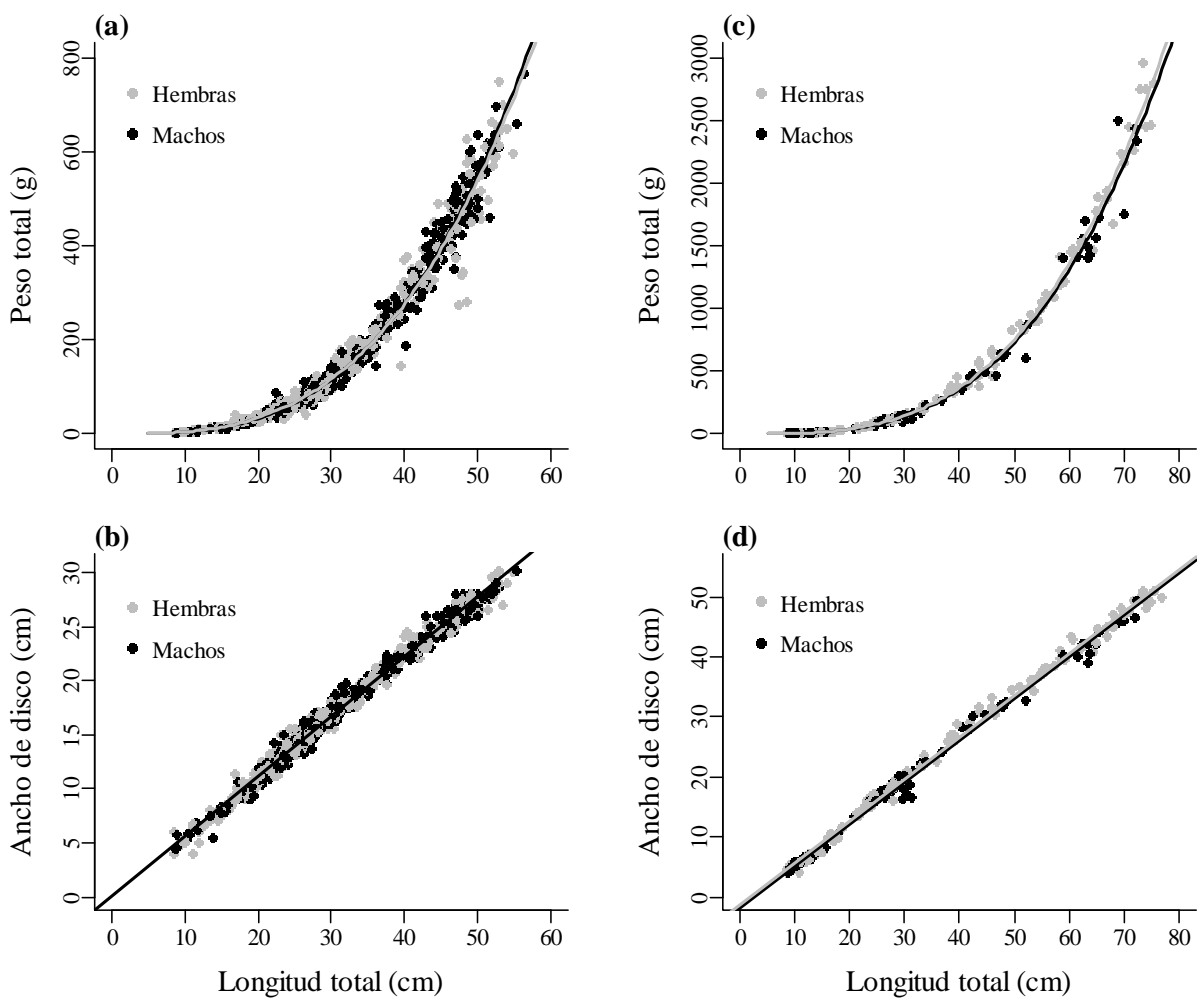
(Fig. 8b, Tabla 6). El mayor porcentaje de machos maduros se encontró en primavera (36%), seguido de otoño (29%) (Fig. 8a, Tabla 6) y de hembras maduras en invierno (36%) y primavera (29%) (Fig. 8b, Tabla 6). La proporción de machos maduros:hembras maduras fue significativamente diferente de la relación 1:1 únicamente en invierno ( $p < 0,05$ ), predominando las hembras maduras respecto a los machos maduros (Tabla 6).



**Figura 8.** *Sympterygia bonapartii*. Proporción de individuos maduros e inmaduros de machos (a) y hembras (b) por estaciones del año durante el período 2006-2013 en la franja costera de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla, Departamento de Rocha, Uruguay.

### 3.4. Relaciones morfométricas

En *S. acuta* el modelo ajustado del PT en función de la LT y el sexo incluyó los efectos multiplicativos de las variables explicativas, encontrándose diferencias entre sexos tanto en los interceptos como en las pendientes de la regresión (**Fig. 9a, Tabla 7 y A19**). Por debajo de los 45,0 cm de LT las hembras presentaron un peso ligeramente mayor que los machos, mientras que por encima de esta talla ocurrió lo inverso. Esta especie presentó un crecimiento isométrico en ambos sexos, ya que los IC<sub>95%</sub> de la pendiente de machos y hembras incluyeron el valor 3 (**Tabla 7**).



**Figura 9.** Relación entre la longitud total (cm) y el peso total (g) para machos y hembras de *Sympterygia acuta* (a) y *S. bonapartii* (c); y relación entre la longitud total (cm) y el ancho de disco (cm) para machos y hembras de *Sympterygia acuta* (b) y *S. bonapartii* (d).

En *S. bonapartii* el modelo ajustado del PT en función de la LT y el sexo incluyó los efectos aditivos de las variables explicativas (**Tabla A20**), no encontrándose diferencias significativas entre las pendientes de machos y hembras, pero si entre los interceptos de la regresión, presentando las hembras un peso ligeramente mayor que los machos para una misma LT (**Fig. 9c, Tabla 7 y A19**). Esta especie presentó un crecimiento alométrico positivo en ambos sexos, ya que el IC<sub>95%</sub> de la pendiente común fue superior a 3 (**Tabla 7**).

**Tabla 7.** Parámetros estimados para la relación largo total-peso total ( $P_T = aL_T^b$ ) y largo total-ancho del disco de machos y hembras de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*. Machos (♂), hembras (♀), tamaño de muestra (n), largo total (LT), peso total (PT), ancho del disco (AD), intercepto (a), pendiente (b), límites de los intervalos de confianza del 95% de a y b ( $\pm$  IC<sub>95%</sub>) y coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>).

Relación LT-PT	n	LT (cm)		PT (g)		Parámetros				R <sup>2</sup>
		Mín	Máx	Mín	Máx	a	$\pm$ IC <sub>95%</sub>	b	$\pm$ IC <sub>95%</sub>	
<i>S. acuta</i>	♂ 647	8,7	56,5	2,7	765	3,6x10 <sup>-3</sup>	3,3x10 <sup>-3</sup> -4,0x10 <sup>-3</sup>	3,05	3,02-3,08	0,99
	♀ 581	8,5	55,0	2,7	748	4,4x10 <sup>-3</sup>	4,0x10 <sup>-3</sup> -4,8x10 <sup>-3</sup>	3,00	2,97-3,02	
<i>S. bonapartii</i>	♂ 87	8,9	72,5	3,2	2500	2,5x10 <sup>-3</sup>	2,3x10 <sup>-3</sup> -2,7x10 <sup>-3</sup>	3,22	3,19-3,24	0,99
	♀ 118	8,5	77,0	2,5	2960	2,6x10 <sup>-3</sup>	2,4x10 <sup>-3</sup> -2,8x10 <sup>-3</sup>			

Relación LT-AD	n	AD (cm)		Parámetros				R <sup>2</sup>
		Mín	Máx	a	$\pm$ IC <sub>95%</sub>	b	$\pm$ IC <sub>95%</sub>	
<i>S. acuta</i>	♂ 597	4,5	30,1	0,17	0,05 - 0,28	0,55	0,547-0,555	0,99
	♀ 532	4,0	30,1					
<i>S. bonapartii</i>	♂ 81	4,2	49,3	-1,66	-2,00- -1,31	0,69	0,687-0,703	0,99
	♀ 117	4,0	51,0	-1,18	-1,51- -0,85			

El modelo final de la relación del AD en función de la LT y el sexo para *S. acuta* incluyó únicamente el efecto de LT, no encontrándose diferencias significativas entre las pendientes e interceptos de machos y hembras (**Fig. 9b, Tabla 7 y A21 y A22**).

En el caso de *S. bonapartii*, el modelo final de regresión del AD en función de la LT y el sexo incluyó los efectos aditivos de las variables explicativas, no encontrándose diferencias significativas entre las pendientes de machos y hembras, pero si entre los interceptos de la regresión (**Fig. 9d, Tabla 7 y A21 y A22**). Las hembras presentaron siempre un AD ligeramente mayor que el de los machos para una misma LT (**Tabla 7**).

### 3.5. Desarrollo sexual de *S. bonapartii*

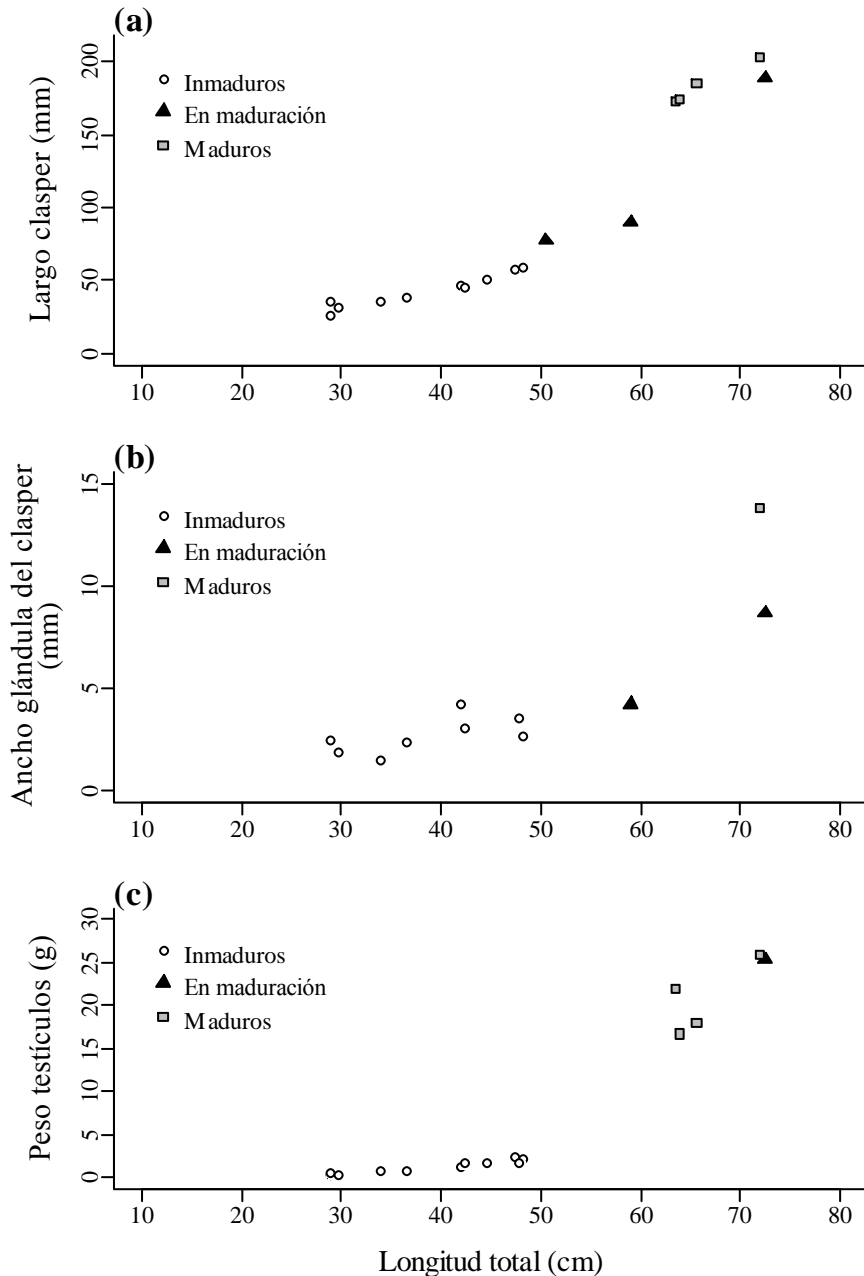
Se muestrearon un total de 18 machos de *S. bonapartii*, cuyo tamaño varió entre 29,0 y 72,5 cm de LT, siendo la mayoría inmaduros (78%). El rango de tallas de machos inmaduros fue de 29,0-48,3 cm (media = 39,2 cm; desvío = 7,8 cm; n = 11), en maduración de 50,5-72,5 cm (media = 60,7 cm; desvío = 11,1 cm; n = 3) y maduros de 63,5-72,0 cm de LT (media = 66,3 cm; desvío = 3,9 cm; n = 4) (**Fig. 10**).

El largo del clasper en los machos inmaduros varió entre 26,0 y 59,0 mm (media = 42,5 mm; desvío = 11,1 mm; n = 10), en los individuos en maduración entre 77,3 y 189,0 mm (media = 118,8 mm; desvío = 61,2 mm; n = 3) y en los maduros entre 173,0 y 203,0 mm (media = 184,0 mm; desvío = 13,7 mm; n = 4). El macho más chico con claspers calcificados midió 63,5 cm y el más grande con claspers no calcificados 72,5 cm de LT. Los claspers presentaron una fase de crecimiento lenta entre 29,0 y 48,0 cm de LT, con el LC variando entre 26,0 y 59,0 mm; seguido de una fase de crecimiento rápida entre 50,5 y 63,5 cm de LT, donde el LC incrementó desde 77,0 hasta 173,0 mm y nuevamente una fase de crecimiento lenta a partir de 63,5 cm, con el LC variando entre 173,0 y 203,0 mm (**Fig. 10a**).

El ancho de la glándula del clasper en los machos inmaduros varió entre 1,5 y 4,2 mm (media = 2,7 mm; desvío = 0,9 mm; n = 8), en los individuos en maduración entre 4,2 y 8,7 mm (media = 6,5 mm; desvío = 3,1 mm; n = 2) y en los maduros fue de 13,8 mm (n = 1). El crecimiento del AGC fue lento entre 29,0 y 60,0 cm de LT, variando entre 1,5 y 4,2 mm; incrementando luego hasta 13,8 mm a una LT de 72,0 cm (**Fig. 10b**).

El peso de los testículos en los machos inmaduros varió entre 0,4 y 2,3 g (media = 1,2 g; desvío = 0,7 g; n = 11), en los individuos en maduración fue de 25,3 g (n = 1) y en los maduros varió entre 16,7 y 25,9 g (media = 20,6 g; desvío = 4,2 g; n = 4). Los testículos presentaron una fase de crecimiento lento entre 29,0 y 48,0 cm de LT, variando el peso de los mismos entre 0,4 y 2,3 g; incrementando luego hasta alcanzar pesos entre 16,7 y 25,9 g entre los 63,5 y los 72,5 cm de LT (**Fig. 10c**).





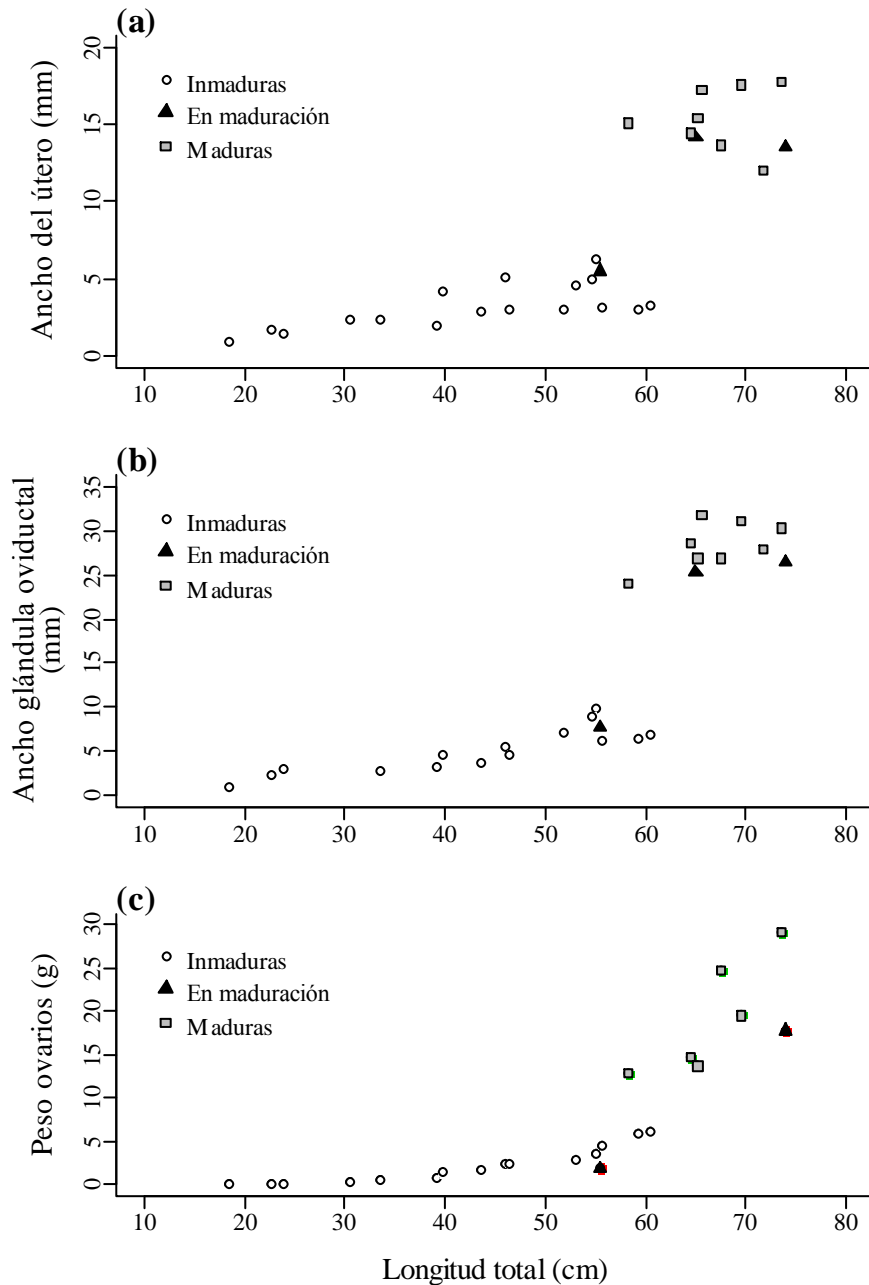
**Figura 10.** *Sympterygia bonapartii*. Relación entre la longitud total (cm) y el largo del clasper (mm) (a); ancho de la glándula del clasper (mm) (b) y peso de los testículos (g) (c).

Se muestrearon un total de 30 hembras de *S. bonapartii*, cuyo tamaño varió entre 18,5 y 74,0 cm de LT, siendo la mayoría (73%) inmaduras. El rango de tallas de hembras inmaduras fue de 18,5-60,4 cm (media = 43,8 cm; desvío = 12,9 cm; n = 19), en maduración de 55,4-74,0 cm (media = 64,8 cm; desvío = 9,3 cm; n = 3) y maduras de 58,3-73,6 cm de LT (media = 67,0 cm; desvío = 4,8 cm; n = 8) (**Figura 11**).

El ancho del útero en las hembras inmaduras varió entre 0,9 y 6,3 mm (media = 3,2 mm; desvío = 1,4 mm; n = 17), en los individuos en maduración entre 5,5 y 14,2 mm (media = 11,1 mm; desvío = 4,2 mm; n = 3) y en las maduras entre 12,0 y 17,8 mm (media = 15,4 mm; desvío = 2,0 mm; n = 8). Ninguna hembra madura presentó cápsulas en desarrollo o completamente formadas en los úteros. El AU incremento lentamente hasta una LT de 60,0 cm con valores que variaron entre 0,9 y 6,3 mm, siendo la mayoría hembras inmaduras. A partir de los 60,0 cm de LT, el AU incremento rápidamente, variando entre 12,0 y 17,8 mm, siendo principalmente hembras maduras (**Fig. 11a**).

El ancho de la glándula oviductal en las hembras inmaduras varió entre 0,9 y 9,7 mm (media = 5,0 mm; desvío = 2,5 mm; n = 15), en los individuos en maduración entre 7,7 y 26,5 mm (media = 19,8 mm; desvío = 8,6 mm; n = 3) y en las maduras entre 24,0 y 31,9 mm (media = 28,5 mm; desvío = 2,6 mm; n = 8). La glándula oviductal creció lentamente hasta una LT de 60,0 cm, variando su ancho entre 0,9 y 9,7 mm, siendo casi todas las hembras inmaduras. A partir de 60,0 cm de LT, el AGO incrementó rápidamente, variando entre 24,0 y 31,9 mm, siendo la mayoría hembras maduras (**Fig. 11b**).

El peso de los ovarios en las hembras inmaduras varió entre 0,2 y 6,2 g (media = 2,2 g; desvío = 2,0 g; n = 15), en maduración entre 1,9 y 17,8 g (media = 9,9 g; desvío = 11,2 g; n = 2) y en las hembras maduras entre 12,8 y 29,1 g (media = 19,1 g; desvío 6,6 g; n = 6). La relación entre el  $P_{ov}$  y la LT mostró dos fases de crecimiento de los ovarios: (i) lenta, con el  $P_{ov}$  variando entre 0,2 y 6,2 g, hasta una LT de 60,0 cm, siendo la mayoría hembras inmaduras; y (ii) rápida, a partir de los 60,0 cm de LT, con el  $P_{ov}$  variando entre 12,8 y 29,1 g, siendo casi todas las hembras maduras (**Fig. 11c**).



**Figura 11.** *Sympterygia bonapartii*. Relación entre la longitud total (cm) y el ancho del útero (mm) (a); ancho de la glándula oviductal (mm) (b) y peso de los ovarios (g) (c).

### 3.6. Desarrollo sexual y métodos de estimación de madurez en *S. acuta*

#### 3.6.1 Modelos de regresión segmentada y logística

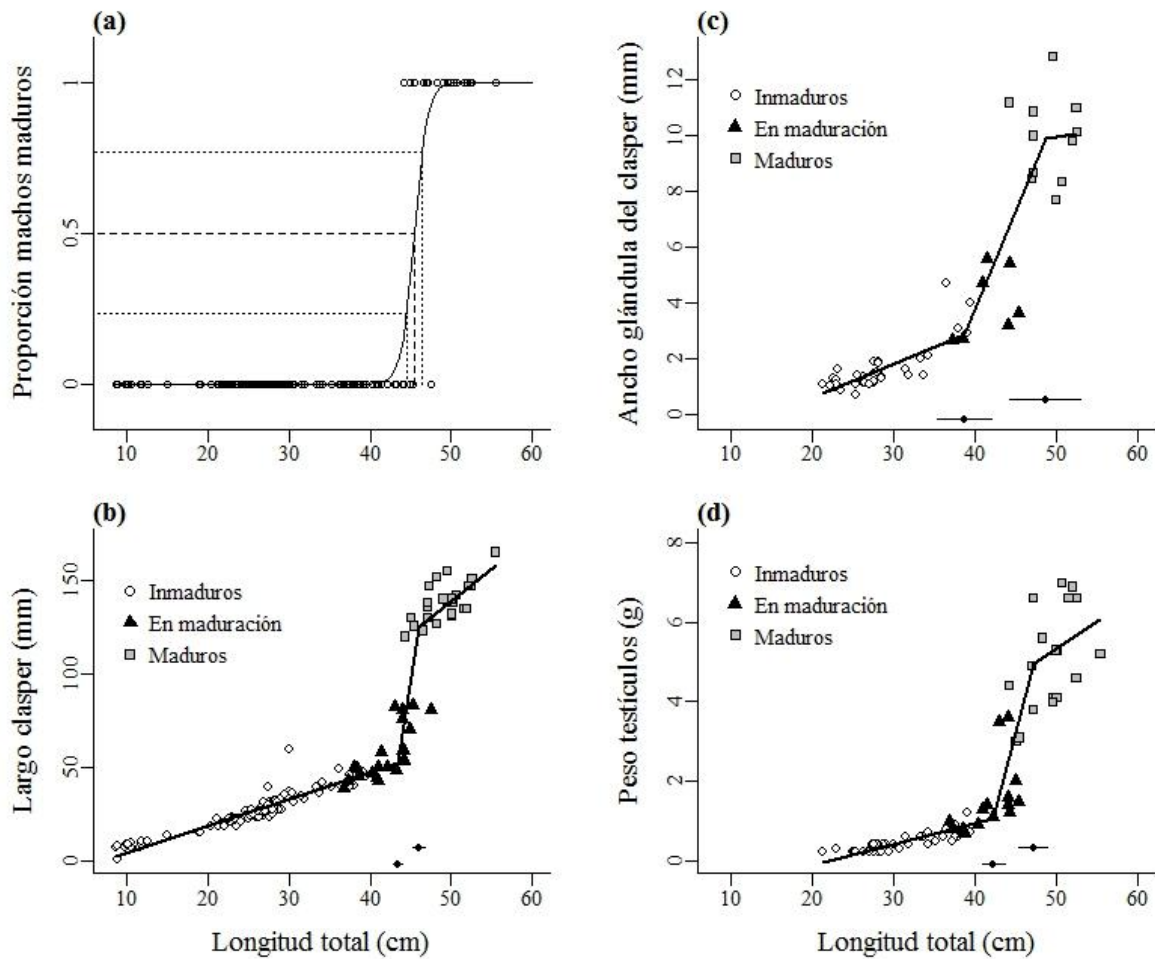
Para el estudio del desarrollo sexual de machos de *S. acuta* se muestreó un total de 149 individuos, cuyo tamaño varió entre 8,7 y 55,4 cm de LT, siendo la mayoría inmaduros (84%). El rango de tallas de machos inmaduros fue de 8,7-39,5 cm (media = 25,4 cm; desvío = 7,1 cm; n = 103), en maduración de 36,8-47,5 cm (media = 42,0 cm; desvío = 2,9 cm; n =

22) y maduros de 44,2-55,4 cm de LT (media = 49,2 cm; desvío = 2,7 cm; n = 24). La  $LTM_{50}$  estimada fue de 45,5 cm de LT ( $IC_{95\%} = 44,5-46,4$  cm) y los parámetros del modelo logístico fueron  $a = -56,21$  (test de Wald;  $z = -2,97$ ;  $p = 2,94 \times 10^{-3}$ ) y  $b = 1,24$  (test de Wald;  $z = 2,96$ ;  $p = 3,06 \times 10^{-3}$ ) ( $gl = 147$ , % devianza explicada = 86,1%) (**Fig. 12a**).

El largo del clasper en los machos inmaduros varió entre 0,7 y 59,5 mm (media = 25,7 mm; desvío = 10,4 mm; n = 102), en los individuos en maduración entre 39,0 y 83,0 mm (media = 57,2 mm; desvío = 14,2 mm; n = 23) y en los maduros entre 120,0 y 165,0 mm (media = 138,6 mm; desvío = 10,8 mm; n = 24). El macho más chico con claspers calcificados midió 44,2 cm y el más grande con claspers no calcificados 45,3 cm, todos los claspers por encima de 120,0 mm estuvieron calcificados. Se encontraron dos puntos de quiebre significativos en la relación entre el LC y la LT (**Tabla 8**), observándose tres fases de crecimiento de los claspers: (i) crecimiento lento, entre 8,0 cm y el primer punto de quiebre ( $PQ_1$ ) a los 43,4 cm, con el LC variando entre 0,7 y 50,0 mm; (ii) crecimiento rápido, entre el  $PQ_1$  y el segundo punto de quiebre ( $PQ_2$ ) a los 45,9 cm, con un incremento del LC desde 50,0 hasta 120,0 mm; y (iii) crecimiento lento, a partir del  $PQ_2$ , con el LC variando entre 120,0 y 165,0 mm (**Fig. 12b**). Las 3 fases de crecimiento encontradas coincidieron en general con los tres estadios de madurez de los individuos, aunque la primera fase abarcó además de inmaduros, una parte de los individuos en maduración. Por encima del  $PQ_2$  todos los machos, excepto uno, fueron maduros (**Fig. 12b**).

El ancho de la glándula del clasper en los machos inmaduros varió entre 0,7 y 4,7 mm (media = 1,6 mm; desvío = 0,9 mm; n = 34), en los individuos en maduración entre 2,6 y 5,6 mm (media = 3,9 mm; desvío = 1,2 mm; n = 8) y en los maduros entre 7,7 y 12,9 mm (media = 9,9 mm; desvío = 1,5 mm; n = 11). La relación entre el AGC y la LT también mostró 2 puntos de quiebre significativos (**Tabla 8**), observándose tres fases de crecimiento: (i) lento, entre 21,0 y 37,4 cm ( $PQ_1$ ), con el AGC variando entre 0,7 y 2,6 mm; (ii) crecimiento rápido, entre el  $PQ_1$  y 48,9 cm ( $PQ_2$ ), con el AGC variando entre 2,7 y 10,0 mm; y (iii) crecimiento lento, a partir del  $PQ_2$ , con el AGC variando entre 7,7 y 12,9 mm (**Fig. 12c**). Por encima del  $PQ_2$  todos los machos estuvieron maduros. Las fases de crecimiento encontradas coincidieron en general con los tres estadios de madurez de los individuos, excepto en la segunda fase, donde hubo además de individuos en maduración, algunos inmaduros y maduros (**Fig. 12c**). Se observó en este caso una mayor variabilidad de los datos, principalmente en torno al segundo

y tercer segmento de regresión, de ahí que los  $IC_{95\%}$  de los puntos de quiebre tuvieron una amplitud mayor, indicando una menor precisión en la estimación de estos PQ (Fig. 12c).



**Figura 12.** *Sympterygia acuta*. Proporción de machos maduros por longitud total (cm) (a); relación entre la longitud total (cm) y el largo del clasper (mm) (b); ancho de la glándula del clasper (mm) (c) y peso de los testículos (g) (d). En (a), la línea continua representa el modelo de regresión logística ajustado, las líneas con guiones indican la longitud en la cual el 50% de los individuos de la población se encuentran maduros ( $LTM_{50} = 45,5$  cm), las líneas punteadas su respectivo intervalo de confianza del 95% y los círculos vacíos los datos observados; en (b), (c) y (d), la línea negra representa el modelo de regresión segmentada ajustado, los diamantes negros los puntos de quiebre estimados y la línea asociada su respectivo intervalo de confianza del 95%.

El peso de los testículos de los individuos inmaduros varió entre 0,2 y 1,2 g (media = 0,4 g; desvío = 0,2 g; n = 41), en los individuos en maduración entre 0,7 y 3,6 g (media = 1,5 g; desvío = 0,9 g; n = 16) y en los maduros entre 3,0 y 7,0 g (media = 5,1 g; desvío = 1,3 g; n = 19). La relación entre el  $P_{test}$  y la LT mostró dos puntos de quiebre significativos (Tabla 8), observándose tres fases de crecimiento: (i) lento, entre 22,9 y 42,6 cm ( $PQ_1$ ), con el  $P_{test}$  variando entre 0,2 y 1,4 g; (ii) crecimiento rápido, entre el  $PQ_1$  y 47,4 cm ( $PQ_2$ ), con el  $P_{test}$

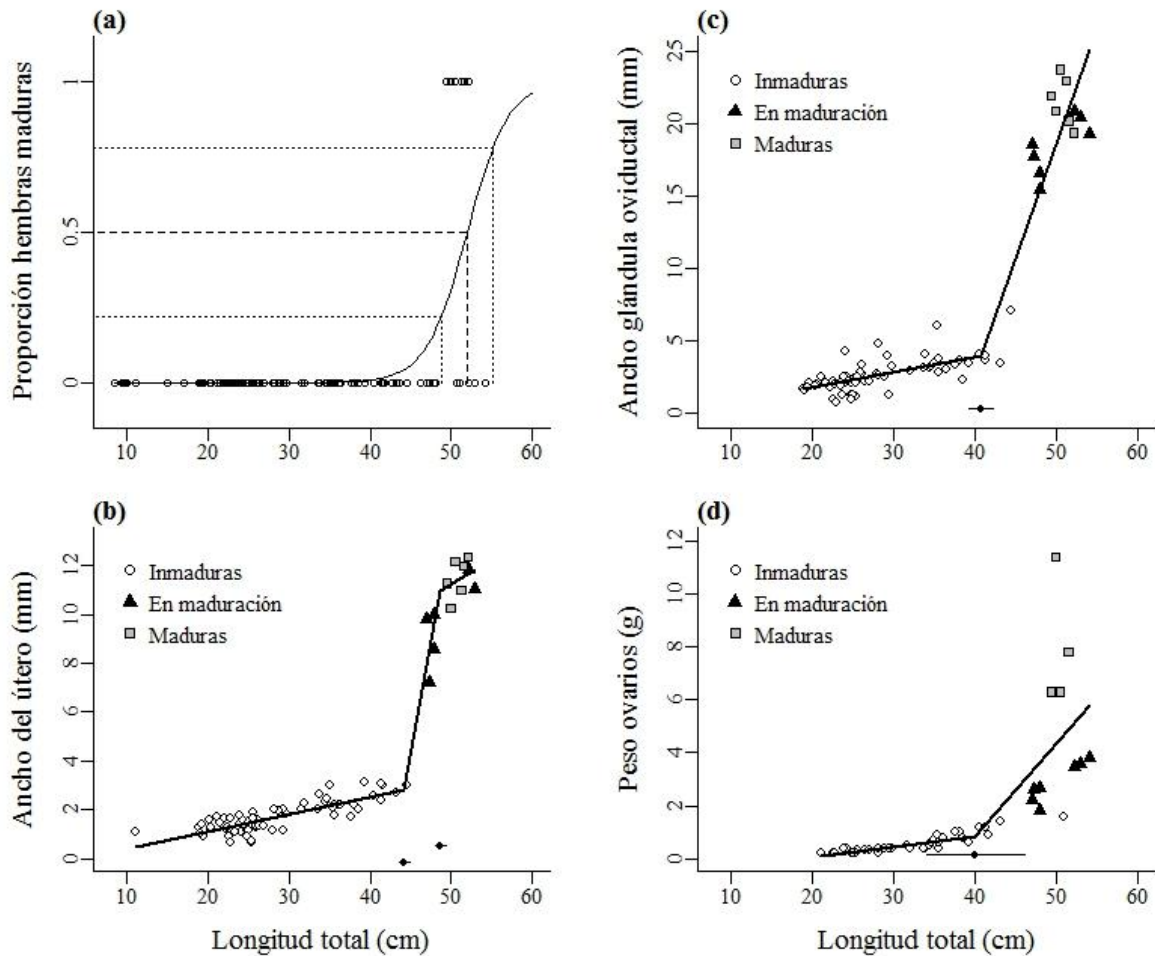
variando entre 1,2 y 5,0 g; y (iii) crecimiento lento, a partir del PQ<sub>2</sub>, con el P<sub>test</sub> variando entre 4,0 y 7,0 g (**Fig. 12d**). Por encima del PQ<sub>2</sub> todos los machos fueron maduros. Las fases de crecimiento encontradas coincidieron en general con los tres estadios de madurez de los individuos, aunque la primera fase incluyó algunos individuos en maduración y en la segunda fase se encontraron tanto individuos en maduración, como maduros (**Fig. 12d**).

**Tabla 8.** Parámetros ajustados a partir del modelo de regresión segmentada (MRS) para diferentes variables reproductivas de machos (♂) y hembras (♀) de *Sympterygia acuta*. Se presentan las pendientes ( $\beta_i$ ), puntos de quiebre (PQ<sub>i</sub>, cm), intervalos de confianza del 95% para los PQ estimados (IC<sub>95%</sub>), varianza explicada por el MRS (R<sup>2</sup>), grados de libertad (*gl*), valores de probabilidad (*p*-valor) del test de Davies y diferencia en AIC ( $\Delta$  AIC) relativa al modelo lineal para las diferentes variables reproductivas (LC = largo del clasper, AGC = ancho de la glándula del clasper, P<sub>test</sub> = peso de los testículos, AGO = ancho de la glándula oviductal, AU = ancho del útero y P<sub>ov</sub> = peso de los ovarios).

	$\beta_1$	$\beta_2$	$\beta_3$	PQ <sub>1</sub> (IC <sub>95%</sub> )	PQ <sub>2</sub> (IC <sub>95%</sub> )	R <sup>2</sup>	<i>gl</i>	<i>p</i> -valor	$\Delta$ AIC
<b>Machos</b>									
LC	1,44	27,94	3,61	43,4 (42,9 – 43,9)	45,9 (45,2 – 46,7)	0,95	142	2,2x10 <sup>-16</sup>	231
AGC	0,10	0,64	0,06	37,4 (33,9 – 40,8)	48,9 (44,2 – 53,6)	0,86	46	1,2x10 <sup>-04</sup>	17
P <sub>test</sub>	0,06	0,83	0,10	42,6 (41,3 – 43,8)	47,4 (45,8 – 49,1)	0,88	70	3,0x10 <sup>-11</sup>	60
<b>Hembras</b>									
AGO	0,11	1,58	---	40,7 (39,3 – 42,1)	---	0,94	72	2,2x10 <sup>-16</sup>	111
AU	0,07	1,79	0,21	44,1 (43,5 – 44,8)	48,7 (47,9 – 49,4)	0,98	74	2,2x10 <sup>-16</sup>	205
P <sub>ov</sub>	0,04	0,36	---	40,1 (33,9 – 46,1)	---	0,58	43	1,3x10 <sup>-02</sup>	7

En todos los MRS ajustados para machos, la segunda pendiente ( $\beta_2$ ) siempre fue mayor que la primera y tercera pendiente ( $\beta_1$ ,  $\beta_3$ ) y todas las diferencias entre ellas fueron significativas, indicando la existencia de dos fases de crecimiento lento (primera y tercera) y una de crecimiento rápido (segunda) de las distintas variables reproductivas en función de la LT. En todos los casos, la varianza explicada por el MRS fue alta (R<sup>2</sup> > 0,85) y éste siempre presentó un menor AIC que el modelo de regresión lineal (**Tabla 8**).

Para el estudio del desarrollo sexual de hembras de *S. acuta* se muestreó un total de 103 individuos, cuyo tamaño varió entre 8,5 y 54,1 cm de LT, siendo la mayoría (94%) inmaduros. El rango de tallas de hembras inmaduras fue de 8,5-51,0 cm (media = 27,9 cm; desvío = 9,7 cm; n = 90), en maduración de 47,0-54,1 cm (media = 49,9 cm; desvío = 3,0 cm; n = 7) y maduras de 49,4-52,1 cm de LT (media = 50,8 cm; desvío = 1,0 cm; n = 6). La LTM<sub>50</sub> calculada fue de 52,0 cm de LT (IC<sub>95%</sub> = 48,8-55,1 cm) y los parámetros del modelo logístico fueron  $a = -20,66$  (test de Wald;  $z = -2,30$ ;  $p = 2,14 \times 10^{-2}$ ) y  $b = 0,40$  (test de Wald;  $z = 2,22$ ;  $p = 2,66 \times 10^{-2}$ ) ( $gl = 101$ , % devianza explicada = 52,5%) (**Fig. 13a**).



**Figura 13.** *Sympterygia acuta*. Proporción de hembras maduras por longitud total (cm) (a); relación entre la longitud total (cm) y el ancho del útero (mm) (b); ancho de la glándula oviductal (mm) (c) y peso de los ovarios (g) (d). En (a), la línea continua representa el modelo de regresión logística ajustado, las líneas con guiones indican la longitud en la cual el 50% de los individuos de la población se encuentran maduros ( $LTM_{50} = 52,0$  cm), las líneas punteadas su respectivo intervalo de confianza del 95% y los círculos vacíos los datos observados; en (b), (c) y (d), la línea negra representa el modelo de regresión segmentada ajustado, los diamantes negros los puntos de quiebre estimados y la línea asociada su respectivo intervalo de confianza del 95%.

El AU en las hembras inmaduras varió entre 0,7 y 3,1 mm (media = 1,7 mm; desvío = 0,6 mm; n = 68), en los individuos en maduración entre 7,2 y 11,8 mm (media = 9,8 mm; desvío = 1,7 mm; n = 6) y en los maduros entre 10,3 y 12,4 mm (media = 11,5 mm; desvío = 0,8 mm; n = 6). Ninguna hembra madura presentó cápsulas en desarrollo o completamente desarrolladas en los úteros. La relación entre el AU y la LT mostró dos puntos de quiebre significativos (**Tabla 8**), observándose tres fases de crecimiento: (i) lento, entre 11,2 y 44,1 cm ( $PQ_1$ ), con el AU variando entre 0,7 y 3,1 mm; (ii) crecimiento rápido, entre el  $PQ_1$  y 48,7 cm ( $PQ_2$ ), con el AU variando entre 3,0 y 11,0 mm y (iii) crecimiento lento, a partir del  $PQ_2$ , con el AU variando 10,3 y 12,4 mm (**Fig. 13b**). Las fases de crecimiento encontradas

coincidieron con los tres estadios de madurez de las hembras, aunque en la tercera fase hubo además de individuos maduros un par en maduración (**Fig. 13b**).

El AGO en las hembras inmaduras varió entre 0,8 y 7,1 mm (media = 2,6 mm; desvío = 1,1 mm; n = 63), en los individuos en maduración entre 15,4 y 20,8 mm (media = 18,4 mm; desvío = 2,0 mm; n = 7) y en los maduros entre 19,3 y 23,7 mm (media = 21,5 mm; desvío = 1,7 mm; n = 6). En este caso, la relación entre el AGO y la LT mostró solamente un punto de quiebre significativo (**Tabla 8**), observándose dos fases de crecimiento: (i) lento, desde 18,9 hasta 40,7 cm (PQ<sub>1</sub>), con el AGO variando entre 0,8 y 6,0 mm y (ii) rápido, a partir del PQ<sub>1</sub>, con el AGO incrementando rápidamente desde 3,4 hasta 23,7 mm (**Fig. 13c**). En la primera fase de crecimiento todas las hembras fueron inmaduras, mientras que en la segunda fase se encontraron principalmente hembras en maduración y maduras (**Fig. 13c**).

El P<sub>ov</sub> en las hembras inmaduras varió entre 0,2 y 1,6 g (media = 0,6 g; desvío = 0,4 g; n = 36), en maduración entre 1,8 y 3,8 g (media = 2,9 g; desvío = 0,8 g; n = 7) y en las hembras maduras entre 6,3 y 11,4 g (media = 8,0 g; desvío = 2,4 g; n = 4). La relación entre el P<sub>ov</sub> y la LT mostró un solo punto de quiebre significativo (**Tabla 8**), observándose dos fases de crecimiento en el peso de los ovarios: (i) crecimiento lento, entre 20,0 cm y 40,1 cm (PQ<sub>1</sub>), con el P<sub>ov</sub> variando entre 0,2 y 1,0 g y (ii) crecimiento rápido, a partir del PQ<sub>1</sub>, con el P<sub>ov</sub> variando entre 1,0 y 11,4 g (**Fig. 13d**). En la primera fase de crecimiento todas las hembras fueron inmaduras, mientras que en la segunda fase se encontraron hembras en todos los estadios, aunque predominaron las hembras en maduración y maduras (**Fig. 13d**).

En el caso de las hembras, el único MRS que presentó dos puntos de quiebre significativos fue en la relación entre el LT y el AU, siendo la segunda pendiente ( $\beta_2$ ) mayor que la primera y tercera ( $\beta_1, \beta_3$ ), indicando la existencia de dos fases de crecimiento lento (primera y tercera) y una de crecimiento rápido (segunda). En cambio, los MRS de las relaciones LT-AGO y LT-P<sub>ov</sub> solamente presentaron un punto de quiebre significativo, siendo la segunda pendiente ( $\beta_2$ ) mayor que la primera ( $\beta_1$ ), indicando la existencia de una fase de crecimiento lenta (primera) y otra de crecimiento rápido (segunda). En los MRS ajustados para el AU y el AGO la varianza explicada ( $R^2$ ) fue alta (en el orden del 90%), mientras que en el MRS de la relación entre el LT-P<sub>ov</sub> fue de 58%, indicando que el ajuste no fue tan bueno, de ahí que el IC<sub>95%</sub> del PQ<sub>1</sub> fuera más amplio que los restantes. El AIC siempre fue menor en el MRS con respecto al modelo de regresión lineal (**Tabla 8**).



### 3.6.2. Técnicas de aprendizaje automático

#### 3.6.2.1 Árboles de clasificación

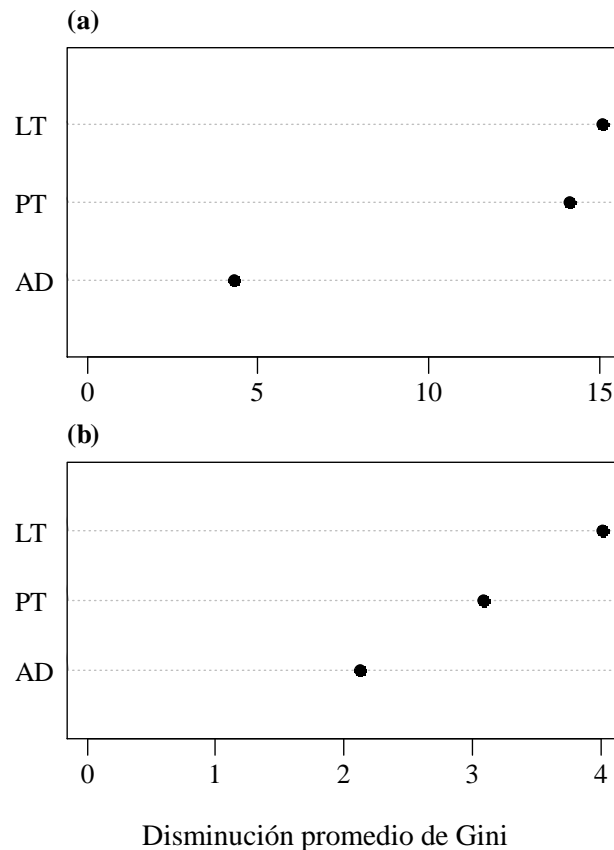
El CART obtenido para machos contuvo únicamente dos nodos terminales, siendo la LT la variable explicativa utilizada para la partición del nodo raíz, con un valor umbral de 45,5 cm de LT. Todos los machos mayores o iguales a este valor se consideraron maduros y por debajo inmaduros. El modelo de CART fue capaz de separar correctamente el 98 % de los individuos en su clase de madurez original. El porcentaje de individuos clasificados incorrectamente fue de 2 % (3 casos sobre un total de 150). El orden de importancia de las variables explicativas fue la LT (45%), seguido del AD (33%) y por último el PT (22%). En caso de datos faltantes de la variable explicativa principal (LT) el orden de las variables sustitutas para realizar la partición fue el AD, seguido del PT. El valor umbral de la partición sustituta utilizando el AD fue de 25,5 cm y utilizando el PT fue de 442,5 g, todos los machos mayores o iguales a estos valores se consideran maduros.

En el caso de las hembras, el CART obtenido también contuvo únicamente dos nodos terminales y la variable explicativa utilizada para la partición del nodo raíz también fue la LT, con un valor umbral de 48,8 cm. Todas las hembras mayores o iguales a este valor se consideraron maduras y por debajo inmaduras. El modelo de CART fue capaz de separar correctamente el 95 % de los individuos en su clase de madurez original. El porcentaje de individuos clasificados incorrectamente fue de 5 % (5 casos sobre un total de 103). El orden de importancia de las variables explicativas fue la LT (65%), seguido del AD (35%), no apareciendo como importante el PT. En caso de datos faltantes de la variable explicativa principal (LT) se utilizó como variable sustituta para realizar la partición el AD y luego el PT. El valor umbral de la partición sustituta utilizando el AD fue de 26,2 cm y utilizando el PT fue de 474,0 g, todas las hembras mayores o iguales a estos valores se consideran maduras.

#### 3.6.2.2 Random forest

El modelo de RF para machos separó correctamente el 97,81 % de los individuos en su clase de madurez original. El error de clasificación en la clase inmaduros fue de 0,8 % (1 caso en 117) y en la clase maduros fue de 10 % (2 casos en 20). La estimación del error OOB fue de 2,19%. La variable explicativa más importante para explicar la madurez de los machos fue la LT, seguida del PT y finalmente el AD (**Fig. 14a**).

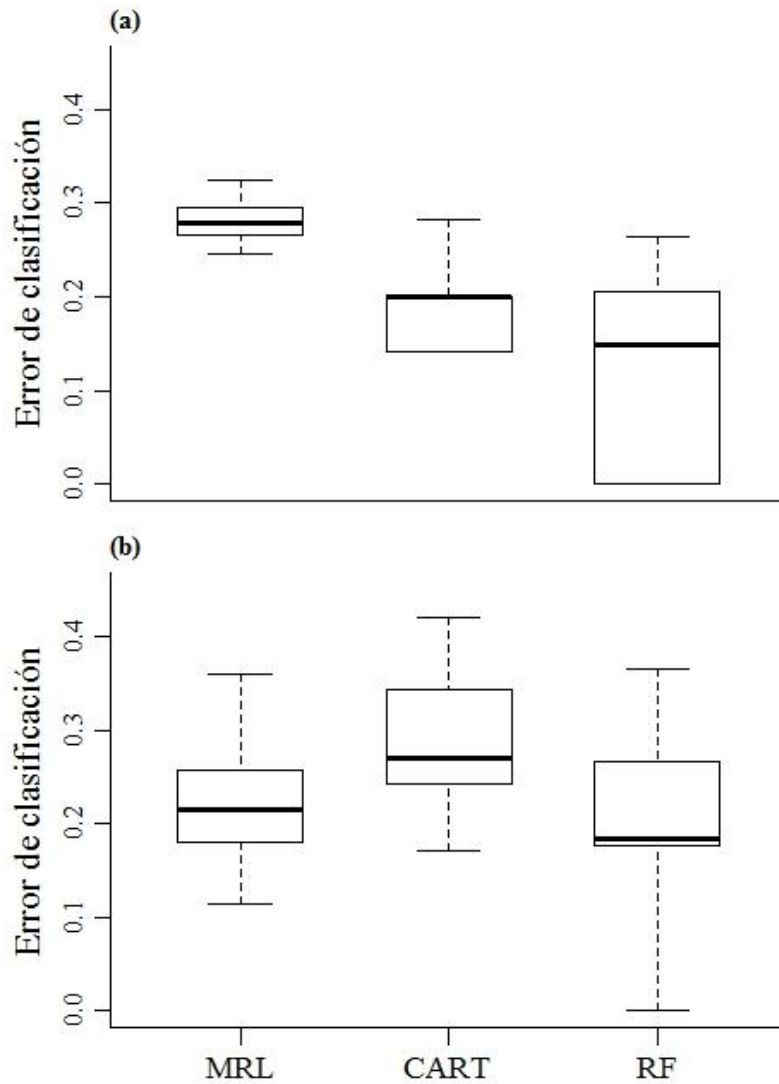
En el caso de las hembras, el modelo de RF separó correctamente el 98,88 % de los individuos en su clase de madurez original. El error de clasificación en la clase inmaduros fue de 0 % y en la clase de maduros fue de 20 % (1 caso en 5). La estimación del error OOB fue de 1,12 %. El orden de importancia de las variables explicativas fue el mismo que para los machos, primero la LT, seguida del PT y por último el AD (**Fig. 14b**).



**Figura 14.** Importancia de las variables explicativas en función de la disminución promedio del índice de Gini para machos (**a**) y hembras (**b**) de *Sympterygia acuta*. Longitud total (LT), peso total (PT) y ancho del disco (AD). A mayor valor de disminución promedio del índice de Gini, mayor importancia de las variables explicativas.

### 3.6.3. Comparación de los diferentes métodos de estimación de madurez

De los tres métodos utilizados (MRL, CART, RF) para predecir la madurez de los individuos en machos, el que presentó un menor error promedio de clasificación sobre la muestra de prueba fue RF, seguido por CART y finalmente por el MRL (**Tabla 9, Fig. 15a**). En las hembras, RF también fue el que presentó un menor error promedio de clasificación, seguido en este caso por el MRL y finalmente por CART (**Tabla 9, Fig. 15b**).



**Figura 15.** Diagrama de cajas de los errores promedio de clasificación estimados por muestra de prueba para el modelo de regresión logística (MRL), árboles de clasificación (CART) y “random forest” (RF) de machos **(a)** y hembras **(b)** de *Sympterygia acuta*. La línea horizontal dentro de la caja representa la mediana, la base y el techo de la misma los percentiles 25% y 75% respectivamente y las líneas horizontales cortas los valores máximos y mínimos.

**Tabla 9.** Errores promedio de clasificación ( $E_{prom.}$ ) estimados por muestra de prueba y su correspondiente desvío estándar (DS) para el modelo de regresión logística (MRL), árboles de clasificación (CART) y “random forest” (RF) de machos y hembras de *Sympterygia acuta*.

Modelo	Machos		Hembras	
	$E_{prom.}$	DS	$E_{prom.}$	DS
MRL	0,280	0,019	0,222	0,060
CART	0,194	0,041	0,283	0,059
RF	0,119	0,091	0,190	0,125

## 4. Discusión

El presente trabajo aporta información relevante sobre la estructura poblacional, abundancia, biomasa y aspectos de la biología reproductiva de dos especies de rayas, *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* (ambas de prioridad alta para la conservación por el PAN-condrictios Uruguay, Forselledo & Domingo 2015), en el submareal somero (< 15 m) de la franja costera de Punta del Diablo, CV e IC. Esta área ha sido muy poco estudiada para estas especies, por ser de difícil acceso para los buques de investigación típicamente utilizados debido al calado que presentan (ca. 3-4,5 m), lo cual dificulta las operativas de pesca. Otra fuente de información generalmente utilizada, son las embarcaciones de pesca industrial de arrastre de fondo, las cuales no tienen permitido operar a menos de 5 mn de la costa (Art. 39, Decreto 149/97, MGAP-INAPE 1997). A su vez, se resalta la importancia de la zona submareal somera de Punta del Diablo, CV e IC como área de desove y cría de estas especies debido a la alta abundancia de neonatos y juveniles encontrados a lo largo de todo el período de estudio analizado (2006-2013). Esto reafirma los resultados obtenidos previamente por Segura et al. (2008), Rabellino (2011) y Trinchin (2012), quienes plantean el rol de la zona como área de cría multiespecífica en una zona costera no asociada a estuarios. Además, esta zona es de especial relevancia, ya que parte de ella se encuentra incluida dentro del Área Marina Protegida de CV e IC. Asimismo, se contribuye al conocimiento del desarrollo sexual de estas especies y particularmente se realizan aportes de métodos novedosos para la estimación de la madurez sexual en condrictios.

### 4.1. Estructura poblacional, abundancia y biomasa

*Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* estuvieron presentes en la zona de estudio durante todo el período de tiempo analizado y en todas las estaciones del año, aunque se encontraron diferencias en cuanto a la abundancia y biomasa promedio por estaciones entre ellas. En este sentido, dentro de la ZCPAU Paesch et al. (2014) encontraron que ambas especies presentaron la mayor frecuencia de ocurrencia en la zona norte de la misma.

*Sympterygia acuta* fue más abundante que *S. bonapartii* en la mayoría de los lances de pesca realizados y para todas las estaciones del año, siguiendo la biomasa el mismo patrón. Estas diferencias en cuanto a la abundancia y biomasa entre ambas especies podrían deberse a interacciones competitivas por alimento, ya que coocurren a lo largo de gran parte de su rango de distribución a profundidades menores a 50 m y presentan las mismas preferencias

alimenticias (Bâcescu & De Queiroz 1985, De Queiroz 1986, Pires 1987, De Gouvêa & De Queiroz 1988). En este sentido, De Queiroz (1986) en un estudio llevado a cabo sobre la plataforma continental de Rio Grande del Sur (Brasil) entre 10 y 60 m de profundidad, encontró que si bien ambas especies coocurren significativamente en todos los cruceros de investigación, en donde predomina una clase de tamaño de una especie, la de la otra prácticamente no existe u ocurre en número inferior. En un estudio de la dieta y morfología de las partes bucales, este mismo autor no encontró una especialización de alguna de las dos especies por determinada fracción del conjunto de presas, por lo que concluyó que cuando coexisten explotan los mismos recursos, pero en proporciones diferentes (De Queiroz 1986). En el presente trabajo, si bien el rango de tallas observado para ambas especies se solapa casi por completo, *S. acuta* predominó en número respecto a *S. bonapartii* en la mayoría de los lances, por lo que podría estar ocurriendo algo similar a lo encontrado por De Queiroz (1986) para el sur de Brasil. Esta hipótesis necesitaría ser corroborada a futuro mediante el análisis de la dieta y disponibilidad de presas de estas especies en el área de estudio.

En ambas especies se encontraron diferencias significativas en la composición de tamaños entre machos y hembras. En el caso de *S. acuta*, los machos capturados presentaron una LT media mayor que las hembras (diferencia de 2,0 cm), mientras que en *S. bonapartii* ocurrió lo contrario (diferencia de 7,5 cm). En *S. acuta* estos resultados difieren de los encontrados por Basallo & Oddone (2014), Mabragaña et al. (2014) y Barbini & Lucifora (2015), donde los machos presentaron menor tamaño que las hembras. Los resultados obtenidos en el presente trabajo pueden deberse a que las tallas correspondieron en su mayoría a individuos inmaduros, donde el dimorfismo sexual podría no ser tan marcado. Además, la  $LT_{máx}$  observada en este trabajo para las hembras (55,0 cm) se encontró por debajo de la registrada para la región (entre 60,0-62,0 cm), mientras que la de los machos fue similar (entre 56,0-57,0 cm), indicando que pudieron no haberse capturado las hembras de mayor tamaño o que las mismas no se encuentran en la zona de estudio todo el tiempo. En el caso de *S. bonapartii*, los resultados observados concuerdan con los encontrados por Paesch et al. (1995), Mabragaña et al. (2002), Basallo & Oddone (2014) y Estalles et al. (2017), siendo las hembras de mayor tamaño que los machos. El dimorfismo sexual en el tamaño máximo es una característica común en los elasmobranchios, siendo más marcado en los tiburones Carcharhiniformes que en el resto de los grupos, donde puede estar ausente o no ser muy pronunciado (Höenig & Gruber, 1990). Este patrón de dimorfismo sexual se atribuye usualmente al hecho de que las hembras necesitan alcanzar un mayor tamaño para poder alojar a los embriones, y a un

incremento de la fecundidad con el tamaño de las mismas (Cortés 2000). Sin embargo, en las rayas esta tendencia no es tan clara, encontrándose casos en que las hembras son mayores que los machos, otros en los cuales ocurre lo inverso, e incluso casos en los que no existe dimorfismo sexual en el tamaño (Ebert et al. 2008, Frisk 2010, Coller et al. 2011). Esto puede deberse a que en las especies ovíparas las hembras no necesitan alcanzar tamaños corporales relativamente mayores para portar a los embriones (Ebert et al. 2008). A su vez, Ebert et al. (2008) en un estudio realizado para varias especies de rayas en África del Sur encontraron que en las especies de pequeño y mediano tamaño, como las de este trabajo, las  $LT_{máx}$  fueron similares entre machos y hembras (diferencias  $\leq 12$  cm), mientras que en las especies de mayor tamaño ( $\geq 150$  cm) las diferencias entre sexos fueron substanciales ( $> 40$  cm).

En el presente estudio se registró la presencia de individuos neonatos hasta adultos de ambas especies. Para *S. acuta*, la talla de nacimiento reportada para el sur de Brasil por De Queiroz (1986) fue de 92 mm y por Oddone & Vooren (2002) de  $79 \pm 3$  mm de LT (rango: 77-84 mm), mientras que la reportada por Mabragaña et al. (2014) para el norte de Argentina varió entre 84-92 mm de LT. De acuerdo a estas observaciones, las tallas mínimas encontradas en este trabajo para *S. acuta* coincidieron con las tallas de nacimiento reportadas por estos autores para la región. En el caso de *S. bonapartii*, la talla de nacimiento reportada para el norte de Argentina fue de  $140 \text{ mm} \pm 6 \text{ mm}$  de LT (rango: 124-150 mm) (Jañez & Sueiro 2007), siendo superior a las tallas mínimas encontrada en este trabajo para esta especie. Los neonatos de *S. bonapartii* y *S. acuta* son muy similares entre sí, ya que estos últimos no presentan el típico hocico pronunciado de los especímenes adultos (Oddone & Vooren 2002, Mabragaña et al. 2014), por lo que es posible que los ejemplares menores a 12,0 cm puedan haber sido confundidos con ejemplares de *S. acuta*.

Con respecto a la talla máxima ( $LT_{máx}$ ), en el caso de *S. acuta*, la  $LT_{máx}$  de los machos fue similar a los valores reportados en estudios previos a lo largo de su rango de distribución geográfico (**Tabla 10**). Las hembras en cambio, presentaron una  $LT_{máx}$  menor a las reportadas previamente para su rango de distribución (**Tabla 10**). Esto podría deberse a la baja representatividad de hembras adultas obtenidas en este trabajo, por lo cual puede no haberse capturado todo el espectro de tallas posibles, más aún teniendo en cuenta el reducido rango batimétrico abordado aquí respecto al de los restantes trabajos. En el caso de *S. bonapartii*, la  $LT_{máx}$  encontrada en este trabajo para ambos sexos fue más baja que las reportadas por estudios previos en las latitudes comprendidas entre el sur de Brasil y el norte de Argentina y

más alta que las reportadas para la región de la Patagonia argentina (**Tabla 10**). En este sentido, para ambas especies, no se pudo observar un patrón latitudinal claro con respecto a las tallas máximas. Las oscilaciones en este parámetro, observadas a lo largo del rango de distribución de estas especies, pueden deberse a diferencias en la extensión latitudinal del área de muestreo, rango de profundidad abarcado, estaciones del año analizadas, artes de pesca utilizados, así como al tamaño de la muestra (**Tabla 10**), como ha sido registrado previamente en otros trabajos (Estalles et al. 2017). Estas diferencias metodológicas podrían estar encubriendo la existencia de algún patrón latitudinal respecto a este parámetro.

**Tabla 10.** Tallas máximas ( $LT_{m\acute{a}x}$ ) de machos (♂) y hembras (♀) de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* en diferentes latitudes de su rango de distribución. Se muestra el rango de profundidad abarcado y el tamaño de la muestra (n). (ZCPAU) Zona Común de pesca Argentina-Uruguay.

Localidad	Latitud (S)	Prof. (m)	n	$LT_{m\acute{a}x}^{\text{♂}}$ (cm)	$LT_{m\acute{a}x}^{\text{♀}}$ (cm)	Referencia
<b><i>S. acuta</i></b>						
Sur Brasil	31°29′-34°28′	15-142	45	56,5	60,0	1
Punta del Diablo, Rocha	33°53′-34°03′	< 15	1312	57,0	55,0	Este trabajo
ZCPAU y Prov. Bs. Aires	34°-41°	< 50	351	56,0	58,5	2
ZCPAU y Prov. Bs. Aires	34°-41°	< 50	417	57,0	62,0	3
<b><i>S. bonapartii</i></b>						
Sur Brasil	31°29′-34°28′	15-142	217	76,8	79,1	1
Punta del Diablo	33°53′-34°03′	< 15	222	72,5	77,0	Este trabajo
ZCPAU	34°30′-39°30′	< 300	559	78,0	79,0	4
ZCPAU y Prov. Bs. Aires	34°-42°	< 50	527	74,6	80,8	5
Golfo San Matías	41°-42°	40-175	2066	68,7	74,2	6
Golfo San Jorge	42°-48°	25-98	1081	66,0	72,0	7

(1) Basallo & Oddone (2014); (2) Mabrugaña et al. (2014); (3) Barbini & Lucifora (2015); (4) Oddone & Velasco (2004); (5) Mabrugaña et al. (2002); (6) Estalles et al. (2017); (7) Cedrola et al. (2005).

#### 4.1.1. *Sympterygia acuta*

No se observaron diferencias significativas en la abundancia y biomasa promedio entre machos y hembras de *S. acuta*, ni entre estaciones del año, aunque se observó una leve disminución de ambas hacia invierno. Estos resultados indican que tanto machos como hembras se encuentran presentes durante todas las estaciones del año en la zona de estudio. En este sentido, Meneses (1999) en un estudio realizado en el Río de la Plata exterior y costa atlántica uruguaya (< 50 m) encontró que las mayores densidades medias de *S. acuta* fueron frente a las costas de Rocha, siendo más frecuente a profundidades menores a 30 m.

Asimismo, en el sur de Brasil es una de las especies más abundantes de las que habitan las aguas costeras someras (< 40 m) durante todo el año (De Queiroz 1986, Vooren 1997, Vooren et al. 2005), no presentando una variación estacional significativa en su abundancia hasta la isobata de 20 m (De Queiroz 1986). A su vez, De Queiroz (1986) observó que esta especie puede tolerar variaciones extremas de T (11-21 °C) y S (21 y 35) sin necesidad de realizar grandes desplazamientos. Esto concuerda con los resultados observados en este trabajo, ya que la especie se encontró en todas las estaciones del año, en donde la T superficial promedio del mar varía entre 12,9 y 23,6 °C y la salinidad entre 23,3 y 30,0 (Trinchin 2012). Estos resultados en su conjunto indican que esta franja de profundidad (< 20 m) es el hábitat principal de las poblaciones de *S. acuta* para el sur de Brasil (De Queiroz 1986, Vooren et al. 2005) y probablemente al menos para la costa atlántica del este de Uruguay.

Los resultados observados a partir de la distribución de frecuencias de tallas, así como de la relación de individuos inmaduros y maduros del total de la captura, indican que en la zona de estudio predominaron los individuos inmaduros (juveniles y subadultos) de ambos sexos (LT: ♀ < 52,0 cm; ♂ < 45,5 cm) a lo largo de todo el período analizado y también en todas las estaciones del año. La composición de tallas para machos y hembras no mostró grandes variaciones estacionales, correspondiendo las tallas medias observadas en todas las estaciones a individuos inmaduros. Si bien se encontraron diferencias significativas en ambos sexos entre otoño-invierno, respecto a primavera-verano, la magnitud de las mismas fue pequeña (LT: 2,7-3,2 cm según las estaciones). El leve incremento de las tallas medias observado hacia primavera-verano, se corresponde con un pequeño aumento del porcentaje de individuos adultos en la zona de estudio, el cual podría estar relacionado con el ciclo reproductivo de esta especie. En las aguas costeras (< 50 m) frente a Uruguay y norte de Argentina se ha visto que presenta una actividad máxima de puesta de cápsulas en primavera y eclosión de las mismas en verano (Mabragaña et al. 2014). En el presente trabajo, si bien se observó un aumento de individuos adultos de ambos sexos hacia verano, el bajo porcentaje de los mismos podría estar indicando que la cópula ocurre principalmente a profundidades mayores a 15 m y que las hembras adultas se acercan a profundidades menores a 15 m a desovar. Acorde a esto, De Queiroz (1986) encontró grandes concentraciones de cápsulas en la franja litoral de la playa de Cassino (RS, Brasil), indicando que el desove ocurriría a profundidades inferiores a 10 m, lo que garantizaría al embrión la T óptima para su desarrollo y a los juveniles alimento en concentraciones ideales para su sobrevivencia. En este sentido, se observó la presencia de neonatos en la zona de estudio en todas las estaciones del año, excepto invierno, cuando



ocurren las T más bajas en el área (media 12,9° C; Trinchin 2012). En concordancia con estos resultados, Mabragaña et al. (2014) también registraron la presencia de neonatos y juveniles en el primer año de vida frente a la laguna costera de Mar Chiquita (Argentina) a profundidades de 5 m, entre enero y mayo, no encontrando registros durante primavera. Basados en estas observaciones y en la duración del período de incubación en cautiverio, dichos autores concluyeron que la eclosión de las cápsulas comienza en verano. Sin embargo, en el presente trabajo, la presencia de neonatos en primavera indica que la eclosión comienza en esta estación. En base a la duración del período de incubación de esta especie (4 meses, 17-19° C, Mabragaña et al. 2014) y a la presencia de neonatos desde primavera hasta otoño inclusive, la época de desove estaría comenzando en invierno y se prolongaría hasta primavera en el área de estudio. Estos resultados indicarían que la época de desove en Punta del Diablo comenzaría antes que lo propuesto por Mabragaña et al. (2014), concordando con lo observado por De Queiroz (1986) para el sur de Brasil, quien encontró que la época de mayor actividad reproductiva y desove ocurre entre invierno-primavera. Sin embargo, dado que la inferencia del período de desove es indirecta, a través de la presencia de neonatos y del período de incubación, esta aproximación debe corroborarse con estudios del ciclo reproductivo específicos para la costa atlántica uruguaya. Esto se ve reforzado por el hecho de que la estimación del período de incubación es obtenida en condiciones de cautiverio a T controlada (17-19° C), mientras que en el medio ambiente dicho período es altamente dependiente de la T del agua, variando en función de la latitud (Wourms 1977, Last et al. 2016).

#### 4.1.2. *Sympterygia bonapartii*

No se observaron diferencias significativas en la abundancia y biomasa promedio entre machos y hembras de *S. bonapartii*. Asimismo, no se encontraron variaciones en la abundancia promedio entre estaciones, excepto en verano donde se observó un marcado aumento de la misma, mientras que la biomasa promedio no presentó variaciones. El aumento de abundancia observado en verano se debió principalmente a un incremento de individuos juveniles. Al igual que lo encontrado para *S. acuta*, estos resultados indican que esta especie se encuentra presente durante todas las estaciones del año en la zona de estudio, observándose un claro aumento de individuos juveniles hacia verano. En este sentido, Meneses (1999) encontró que esta especie presenta las mayores densidades medias frente a las costas de Rocha y frente a Bahía Samborombón, siendo más común entre los 10 y 20 m de profundidad.

En concordancia con estas observaciones, Mabragaña et al. (2002) y Cortés (2012) para el Río de la Plata exterior y aguas costeras de Uruguay y norte de Argentina, encontraron tres áreas de alta abundancia, una en la boca del Río de la Plata, otra frente a Bahía Blanca y Bahía Anegada y una tercera a lo largo de la costa uruguaya hasta el límite marítimo entre Uruguay y Brasil (34°S). En la plataforma continental de Río Grande del Sur esta especie presenta las mayores abundancias entre 10 y 20 m de profundidad (De Queiroz 1986, Vooren 1997). Si bien se encuentra en todas las estaciones del año, y al igual que su congénere, es capaz de tolerar amplias variaciones de T y S, se observó que su abundancia aumenta hacia invierno, disminuyendo en primavera-verano (De Queiroz 1986). Por lo tanto, en el sur de Brasil es considerada una especie migrante de invierno, distribuyéndose en aguas uruguayas y argentinas durante el verano y migrando hacia la plataforma continental del sur de Brasil en invierno (Vooren 1997). Según De Queiroz (1986), este hábito migratorio podría estar relacionado con el marcado incremento de la T superficial del mar en verano (24-26°C), lo que haría que gran parte de la población, principalmente adultos, migraran hacia el Sur. Por otro lado, también podría estar relacionado con la disponibilidad de alimento, desplazándose en función de las migraciones de uno de sus principales ítems alimenticios (*Artemesia longinaris* Bate, 1888) (De Queiroz 1986).

Los resultados observados a partir de la distribución de frecuencias de tallas, así como de la relación de individuos inmaduros y maduros del total de la captura de *S. bonapartii*, indican que en la zona de estudio predominaron los individuos inmaduros (juveniles y subadultos) de ambos sexos (< 60,0 cm de LT) en todas las estaciones del año, aunque se observaron cambios en cuanto a la composición de tallas y los porcentajes de inmaduros y maduros. En concordancia con el patrón observado para la abundancia y biomasa, se vio una marcada disminución de las tallas medias de machos y hembras, junto con un aumento del porcentaje de juveniles (< 35,0 cm de LT) y una disminución de adultos hacia el verano. Mabragaña et al. (2002) encontraron resultados similares en la zona de El Rincón (39°-41°S), con concentraciones de juveniles en las áreas más someras hacia fines de primavera-comienzos de verano. Esto lo atribuyeron a una posible mayor disponibilidad de alimento y/o a una estrategia de evasión de los predadores que se acercan al área costera en esta época (e.g. *Carcharhinus brachyurus*, *Carcharias taurus*, *Otaria flavescens*) (Mabragaña et al. 2002). En cuanto a la disponibilidad de alimento, no existen trabajos sobre variaciones estacionales de la mayoría de los ítems alimenticios de juveniles (< 35,0 cm LT) de estas especies en el área de estudio (e.g. braquiuros, isópodos, anfípodos, cumáceos) (Barrera & Maranta 1996, Paesch

2000), excepto para *A. longinaris* y *P. muelleri* (Sampognaro 2014, Segura & Delgado 2012). Las mayores biomásas de *A. longinaris* fueron encontradas en primavera-verano (Sampognaro 2012), coincidiendo con el aumento de los juveniles, mientras que la abundancia de *P. muelleri* es nula o muy escasa en verano (Segura & Delgado 2012). Sin embargo, según Barrera & Maranta (1996) estas especies de peneideos constituyen un alimento más importante en los individuos de mediano tamaño (ca. 45,0-55,0 cm LT). Por lo tanto, sería necesario contar con estudios de alimentación y variaciones estacionales en la abundancia de las presas en la zona de estudio para corroborar la hipótesis de disponibilidad de alimento. En cuanto a evitar potenciales predadores, en la época de primavera-verano se acercan a parir a la costa atlántica varias especies de elasmobranquios (e.g. *C. brachyurus*, *C. taurus*, *Notorhynchus cepedianus*, *Sphyrna spp.*, *Squatina guggenheim*) (Doño 2008, Mas et al. 2016, Silveira et al. 2016), que podrían depredar sobre esta especie. En este sentido, la heterogeneidad de hábitats en el área de estudio (i.e. fondos blandos de arena y conchilla, arena y fango, fondos duros y afloramientos rocosos; Goso & Muzio 2006, Defeo et al. 2009) proporcionaría una diversidad de refugios para los juveniles de esta y otras especies.

Parte del aumento de juveniles observado en verano también se debió a la aparición de neonatos en esta época del año, los cuales además se registraron en primavera, pero en menor cantidad. En base a la estimación del período de incubación de esta especie (ca. 4 meses y medio; 16,5° C; Jañez & Sueiro 2007) y a la aparición de neonatos en primavera y verano, la época de desove en la zona de estudio comenzaría hacia fines de otoño-principios de invierno y se prolongaría hasta mediados de primavera. Sin embargo, al igual que en *S. acuta*, hay que tener en cuenta que la estimación del período de incubación se realizó en condiciones de cautiverio a T controlada, mientras que en el medio ambiente es altamente dependiente de la T del agua (Wourms 1977). La época de desove propuesta (fines de otoño-mediados de primavera) coincide con la aparición de hembras y machos adultos en el área de estudio, lo que estaría indicando la ocurrencia de eventos reproductivos, tales como el apareamiento y posterior desove. Las hembras adultas migrarían hacia las zonas someras para desovar, retornando hacia aguas más profundas en verano. Muchas especies de condrictios realizan migraciones estacionales hacia y desde la costa en función del ciclo reproductivo, ya sea para aparearse, parir y/o desovar (Vooren 1997, Frisk 2010). En este sentido, Mabragaña et al. (2002) mediante un análisis estacional de distribuciones de tallas en el Río de la Plata, observaron movimientos de adultos hacia zonas más someras durante la primavera tardía y verano, época propuesta por estos autores para el desove en la región de Uruguay y norte de

Argentina. En este caso, a diferencia de lo observado por Mabragaña et al (2002), la aparición de individuos adultos ocurrió entre otoño y primavera, desapareciendo casi por completo en verano. Esto indicaría diferencias en los picos de actividad reproductiva y épocas de desove entre zonas. Esta hipótesis debería ser corroborada con estudios específicos del ciclo reproductivo en el área. Más aun, considerando que existen variaciones latitudinales en el ciclo reproductivo de esta especie. A mayores latitudes (Golfo de San Matías), Estalles et al. (2017) encontraron el mismo patrón observado por Mabragaña et al. (2002). Por el contrario, para el sur de Brasil, De Queiroz (1986) encontró que esta especie presenta un pico de actividad reproductiva y de desove en invierno. Las diferencias observadas en los picos de actividad máxima de desove entre estas regiones podrían deberse a diferencias en la estacionalidad típica de las latitudes geográficas en que se encuentran.

#### 4.2. Relaciones morfométricas

Las relaciones morfométricas LT-PT de ambas especies presentaron diferencias significativas entre sexos. En el caso de *S. acuta*, las hembras fueron más pesadas que los machos en los individuos inmaduros (LT: < 45,0 cm), mientras que en los individuos por encima de esa talla (en maduración y maduros) ocurrió lo contrario. Estos resultados coincidieron con lo observado para esta especie por Basallo & Oddone (2014). En el caso de *S. bonapartii*, el peso de las hembras fue significativamente mayor que el de los machos para una misma LT. Este dimorfismo sexual en la relación LT-PT concuerda con lo observado para esta especie por Basallo & Oddone (2014), Mabragaña et al. (2002) y Estalles et al. (2017), así como para varias otras especies de rajiformes (e.g. *Atlantoraja platana*, *A. cyclophora*, *A. castelnaui*, *Zapteryx brevirostris*) (Oddone & Amorim 2007, Collier et al. 2011, Colonello et al. 2012, Pasquino et al. 2016). Acorde a Colonello et al. (2012), este dimorfismo podría estar relacionado a los mayores requerimientos energéticos necesarios para la reproducción en las hembras.

Los parámetros estimados para las relaciones LT-PT de ambas especies difirieron de los obtenidos en trabajos previos a lo largo del rango de distribución de estas especies (**Tabla 11**). En la zona de estudio, *S. acuta* mostró un crecimiento isométrico para ambos sexos, al igual que lo encontrado previamente por Segura et al. (2012); en cambio, en el sur de Brasil presentó un crecimiento alométrico negativo (Basallo & Oddone 2014). En el caso de *S. bonapartii* se encontró que para la zona de estudio presentó un crecimiento alométrico positivo en ambos sexos, en concordancia con Segura et al. (2012). Sin embargo, en el sur de

Brasil el crecimiento fue alométrico negativo (Basallo & Oddone 2014) y en la ZCPAU, norte de Argentina y Patagonia argentina fue alométrico positivo para las hembras, mientras que para los machos fue isométrico (Mabragaña et al. 2002, Estalles et al. 2017). Las diferencias encontradas en las relaciones LT-PT podrían deberse a distintos tamaños de muestra, así como a distribuciones de frecuencia de tallas desiguales entre las regiones comparadas. Eventualmente podrían sugerir la existencia de más de un stock dentro del rango latitudinal.

**Tabla 11.** Parámetros estimados a partir de la relación largo total-peso total para machos, hembras y ambos sexos juntos de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* en diferentes latitudes de su rango de distribución. Tamaño de muestra (n), intercepto (a) y pendiente (b). (ZCPAU) Zona Común de pesca Argentina-Uruguay.

Latitud (S)	Machos			Hembras			Total			Estudio
	n	a	b	n	a	b	n	a	b	
<i>S. acuta</i>										
Sur Brasil	17	0,902	2,159	28	0,042	2,440	---	---	---	1
Punta del Diablo	327	0,004	3,007	327	0,005	2,958	693	0,005	2,988	2
Punta del Diablo	647	0,004	3,051	581	0,004	2,996	---	---	---	Este trabajo
<i>S. bonapartii</i>										
Sur Brasil	87	0,020	2,716	120	0,043	2,543	---	---	---	1
Punta del Diablo	34	0,002	3,235	52	0,003	3,216	112	0,003	3,218	2
Punta del Diablo	87	0,002	---	118	0,003	---	---	---	3,217	Este trabajo
ZCPAU-N Argentina	282	5,0x10 <sup>-06</sup>	3,030	245	2,0x10 <sup>-06</sup>	3,240	---	---	---	3
Golfo San Matías	580	9,0x10 <sup>-06</sup>	2,958	1036	4,0x10 <sup>-06</sup>	3,101	---	---	---	4

(1) Basallo & Oddone (2014); (2) Segura et al. 2012; (3) Mabragaña et al. (2002); (4) Estalles et al. (2017).

La relación LT-AD para *S. acuta* no presentó diferencias significativas entre sexos, a diferencia de lo observado por Basallo & Oddone (2014) quienes encontraron que los machos presentaron un AD mayor que las hembras en los estadios de desarrollo inmaduros, mientras que en los estadios en maduración y maduros observaron lo contrario. Estas diferencias a través de la ontogenia también fueron registradas en *A. cyclophora*, *A. castelnaui* y *Rioraja agassizi* en el sur y sureste de Brasil (Oddone & Vooren 2004, Oddone & Amorim 2007, Oddone et al 2007b). La ausencia de dimorfismo sexual en la relación LT-AD observada para *S. acuta* en el presente trabajo también ha sido observada para *A. platana* en el sureste de Brasil (Oddone & Amorim 2007) y para diecinueve especies de rayas (e.g. *Bathyraja smithii*, *Dipturus pullopunctata*, *D. springeri*) en el sur de África (Ebert et al. 2008). En el caso de *S. bonapartii* se encontró que las hembras presentaron un ancho de disco mayor que los machos

para todo el rango de tallas considerado. Este dimorfismo sexual en la relación LT-AD coincidió con lo observado para esta especie por Basallo & Oddone (2014) y Estalles et al. (2017) y para otras especies de rajeos (e.g. *A. cyclophora*, *A. castelnaui*, *A. platana*, *Raja miraletus*, *R. straeleni*, *Neoraja stehmanni*) (Oddone & Vooren 2004, Oddone & Amorim 2007, Ebert et al. 2008, Coller et al. 2011, Orlando et al. 2011, Colonello et al. 2012). Sin embargo, se desconocen las posibles ventajas ecológicas o comportamentales del dimorfismo sexual en la relación LT-AD, siendo necesario investigaciones adicionales para poder explicar las causas de los diversos patrones encontrados dentro de los rajeos (Ebert et al. 2008, Coller et al. 2011).

#### 4.3. Desarrollo sexual

En los machos de ambas especies el crecimiento de los claspers en relación a la LT presentó tres fases: dos de crecimiento lento al comienzo y al final, correspondientes en su mayoría a machos inmaduros y maduros respectivamente y una intermedia de crecimiento rápido, correspondiente en su mayoría a machos en maduración. En *S. bonapartii*, estas tres fases de crecimiento coincidieron en términos generales con lo observado por Mabragaña et al. (2002), Oddone & Velasco (2004), Basallo & Oddone (2014) y Estalles et al. (2017) para esta especie. En *S. acuta*, el MRS ajustado a la relación LT-LC permitió estimar dos puntos de quiebre significativos, los cuales indican la transición entre las distintas fases de crecimiento de los claspers. Mabragaña et al. (2014) y Basallo & Oddone (2014) también observaron en *S. acuta* tres fases de crecimiento de los claspers en relación a la LT. Sin embargo, este es el primer trabajo que cuantifica y formaliza esta relación para esta especie. Este crecimiento de los claspers en relación a la LT es una característica típica en el desarrollo sexual de la mayoría de los machos de los elasmobranchios (e.g. *A. cyclophora*, *A. castelnaui*, *R. agassizi*, *Zearaja chilensis*, *Mustelus schmitti*, *Alopias superciliosus*) (Oddone & Vooren 2005, Oddone et al. 2005, Sidders et al. 2005, Oddone et al. 2007a, Colonello et al. 2012, Segura et al. 2013, Fernandez-Carvalho et al. 2015).

El AGC en *S. bonapartii* presentó una fase inicial de crecimiento lento, que correspondió a machos inmaduros, seguida de una fase de crecimiento rápido, correspondiente a individuos en maduración y maduros. Basallo & Oddone (2014) no observaron esta fase inicial, encontrando un alto nivel de solapamiento entre los tres estadios de desarrollo sexual, aunque los valores medios indicaron diferencias entre cada uno de ellos. La ausencia de dicha fase podría deberse a que en su trabajo no encontraron individuos inferiores a 47,0 cm de LT como

si los hay en el presente trabajo. Es de destacar además, que en este caso se midió el ancho de la glándula y no su largo, como lo hicieron Basallo & Oddone (2014), por lo que las diferencias también podrían deberse a esto. En *S. acuta*, el MRS ajustado a la relación LT-AGC permitió estimar dos puntos de quiebre significativos, observándose tres fases de crecimiento de la glándula, al igual que lo encontrado en la relación LT-LC. El primer punto de quiebre indica el final de la fase de crecimiento lento, correspondiente en su mayoría a individuos inmaduros. A partir de este punto, la glándula del clasper comienza el proceso de maduración hasta el segundo punto de quiebre, a partir del cual las mismas estuvieron completamente desarrolladas, correspondiendo a individuos maduros. En otras especies de la familia Arhynchobatidae (e.g. *A. cyclophora*, *A. platana* y *R. agassizi*), se observó para esta glándula una fase de crecimiento rápida, seguida de una de crecimiento lento, no detectándose una fase inicial de crecimiento lento (Oddone & Vooren 2005, Oddone et al. 2007a, Oddone & Amorim 2008).

El  $P_{\text{test}}$  en *S. bonapartii* también presentó una fase inicial de crecimiento lento, correspondiente a machos inmaduros, a partir de la cual su peso incremento rápidamente en los individuos maduros. En este caso, Basallo & Oddone (2014) tampoco observaron una fase inicial de crecimiento lento, encontrando nuevamente un alto grado de solapamiento entre los tres estadios de desarrollo sexual, pero al igual que con la glándula del clasper los valores medios indicaron diferencias entre cada uno de ellos. La ausencia de una fase inicial de crecimiento lento en su trabajo podría en este caso también deberse a la falta de individuos de menor tamaño (LT: < 47,0 cm). El crecimiento en dos fases del peso de los testículos, una inicial lenta (correspondiente principalmente a individuos inmaduros) y una siguiente rápida (correspondiente a individuos en maduración y maduros) es muy común entre los rajóideos (e.g. *A. cyclophora*, *A. platana*, *A. castelnaui*) (Oddone & Vooren 2005, Oddone & Amorim 2008, Oddone et al. 2008a). La fase de crecimiento rápida generalmente presenta una gran variabilidad en el peso de los testículos de los machos, lo que reflejaría las diferentes etapas del proceso de espermatogénesis y del ciclo reproductivo en que se encuentran los individuos (Carrier et al. 2004, Engel & Callard 2005). A pesar de esta variabilidad, en *S. acuta*, el MRS ajustado a la relación LT- $P_{\text{test}}$  permitió estimar dos puntos de quiebre significativos, observándose tres fases de crecimiento de los testículos. El primer punto de quiebre indica el final de la fase de crecimiento lento, correspondiente en su mayoría a individuos inmaduros. A partir de este punto, el peso de los testículos incrementa rápidamente hasta el segundo punto de quiebre, a partir del cual los testículos estuvieron completamente desarrollados,

correspondiendo a individuos maduros. Basallo & Oddone (2014) no observaron una fase inicial de crecimiento lento del peso de los testículos en *S. acuta*, probablemente debido al registro de un único individuo por debajo de 40,0 cm de LT, aunque si observaron una fase de crecimiento rápida y continua a partir de esa talla.

Para los machos de *S. bonapartii*, el crecimiento del LC fue concomitante con el crecimiento del AGC y  $P_{\text{test}}$ , al menos en la fase inicial de crecimiento lento (LT: < 50,0 cm), correspondiente a machos inmaduros. Asimismo, el proceso de maduración comienza a partir de los 50,0 cm y a partir de los 60,0 cm de LT la mayoría de los machos presentaron claspers, glándulas del clasper y testículos completamente desarrollados. Esta talla es muy similar a las  $LTM_{50}$  estimadas para la región por Mabragaña et al. (2002) (65,0 cm), Oddone & Velasco (2004) (52,0-57,0 cm) y Basallo & Oddone (2014) (58,4 cm de LT), siendo más próxima a esta última. En *S. acuta* se observó una fase inicial de crecimiento lento de todas las variables reproductivas (LT: < 43,0 cm), donde la mayoría fueron machos inmaduros, seguida de una fase de crecimiento rápido, donde la mayoría fueron individuos en maduración, aunque también se encontraron algunos inmaduros y maduros y una fase final de crecimiento lento (LT: > 46,0 cm), a partir de la cual todos los machos presentaron claspers, glándulas del clasper y testículos completamente desarrollados. Esto último coincide con lo observado por Basallo & Oddone et al. (2014) y Mabragaña et al. (2014), quienes encontraron que a partir de los 47,0 cm de LT la mayoría de los machos fueron maduros.

En las hembras de *S. bonapartii*, el AU presentó una fase inicial de crecimiento lento, que correspondió en su mayoría a hembras inmaduras, seguida de una fase de crecimiento rápida, correspondiente a hembras en maduración y maduras. Basallo & Oddone (2014) también encontraron este patrón, aunque en la fase de crecimiento rápido observaron una mayor variabilidad en el ancho del útero que la observada en este trabajo. Esto probablemente sea debido a las pocas observaciones de hembras en maduración y maduras registradas en este caso, así como a la ausencia de hembras con cápsulas en comparación con su trabajo. Esta variabilidad se debe a que el AU en las hembras maduras varía en función del momento del ciclo reproductivo en que se encuentran (i.e. si son vírgenes, si presentan cápsulas, si desovaron recientemente o si se encuentran en período de descanso) (Hamlett & Koob 1999). El crecimiento del AU en dos fases (inicial lenta y posterior rápida) es una característica común entre los rajoides y ha sido observado para varias especies de rayas de la región (e.g. *A. cyclophora*, *A. platana*, *A. castelnaui*, *R. agassizi*) (Oddone & Vooren 2005, Oddone et al.



2007a, Oddone & Amorim 2008, Oddone et al. 2008a, Colonello et al. 2012). Sin embargo, en *S. acuta* el MRS ajustado a la relación LT-AU permitió estimar dos puntos de quiebre significativos, observándose tres fases de crecimiento del ancho del útero. El primer punto de quiebre indica el final de la fase de crecimiento lento, correspondiente a hembras inmaduras. A partir de este punto, el AU incrementó rápidamente hasta alcanzar el segundo punto de quiebre, a partir del cual el crecimiento fue más lento, siendo la mayoría de las hembras maduras. Para esta especie, Basallo & Oddone (2014) observaron dos fases de crecimiento, una inicial lenta, seguida de una posterior rápida, la cual presentó una gran variabilidad en el AU. En el presente trabajo la baja variabilidad observada en el AU de las hembras maduras se debió principalmente a la ausencia de hembras con cápsulas, como fuera observado por Basallo & Oddone (2014).

El AGO en *S. bonapartii* presentó una fase inicial de crecimiento lento, correspondiente en su mayoría a hembras inmaduras, a partir de la cual incrementó rápidamente en las hembras en maduración y maduras. En *S. acuta*, el MRS ajustado a la relación LT-AGO permitió estimar un único punto de quiebre significativo, observándose también dos fases de crecimiento de la glándula oviductal. La fase inicial de crecimiento lento correspondió a hembras inmaduras, mientras que en la fase de crecimiento rápido se encontraron en su mayoría hembras en maduración y maduras. Estos resultados coincidieron con lo observado para estas especies por De Queiroz (1986), Mabragaña et al. (2002) y Basallo & Oddone (2014) y para otras especies de rayas de la región (e.g. *A. platana*, *A. castelnaui*, *A. cyclophora*) (Oddone & Amorim 2008, Oddone et al. 2008a, Oddone et al. 2008b, Colonello et al. 2012). Sin embargo, para *S. acuta* (Mabragaña et al. 2014), *S. bonapartii* (Estalles et al. 2017) y *A. cyclophora* (Oddone & Vooren 2005) también se observó un patrón de crecimiento en tres fases de esta glándula. En relación a las hembras maduras, los autores arriba mencionados también observaron una alta variabilidad en el AGO. Esto se debe a que esta glándula es la responsable de la formación de las cápsulas y por lo tanto su tamaño en las hembras maduras varía en función del momento del ciclo reproductivo en que se encuentran (e.g. incrementa el doble de su tamaño después de la fecundación) (Hamlett & Koob 1999, Carrier et al. 2004). En el presente trabajo, la menor variabilidad observada en las hembras adultas de ambas especies probablemente sea debida a la baja cantidad de individuos adultos registrados y a la ausencia de hembras con cápsulas.

El  $P_{ov}$  en *S. bonapartii* presentó una fase inicial de crecimiento lento, correspondiente en su mayoría a hembras inmaduras, a partir de la cual incrementó rápidamente en las hembras en

maduración y maduras. Basallo & Oddone (2014) también observaron una fase de crecimiento rápido, en la cual el peso de los ovarios presentó una gran variabilidad, principalmente entre las hembras adultas. Estos autores no pudieron identificar una fase inicial de crecimiento lento, lo cual probablemente se debió a los pocos individuos que registraron de menos de 60,0 cm de LT. En el caso de *S. acuta*, el MRS ajustado para la relación LT- $P_{ov}$  permitió estimar un único punto de quiebre significativo, observándose también dos fases de crecimiento de los ovarios. La fase inicial de crecimiento lento correspondió a hembras inmaduras, mientras que en la fase de crecimiento rápido se encontraron hembras en todos los estadios de desarrollo, aunque predominaron las hembras en maduración y maduras, observándose una alta variabilidad en el  $P_{ov}$ . Estos resultados coincidieron con lo observado para esta especie por Basallo & Oddone (2014). La alta variabilidad encontrada para ambas especies en el peso de los ovarios de las hembras adultas es debida a diferentes estadios en el proceso de vitelogénesis, asociados principalmente al ciclo reproductivo (Hamlett & Koob 1999, Lutton et al. 2005). El crecimiento de los ovarios en una fase inicial lenta y una posterior rápida, con una alta variabilidad en el peso de los mismos después de haber alcanzado la madurez, ha sido observado para otras especies de rayas de la región tales como *A. cyclophora*, *A. platana*, *A. castelnaui* y *R. agassizi* (Oddone & Vooren 2005, Oddone et al. 2007a, Oddone & Amorim 2008, Oddone et al. 2008a).

En términos generales, se pudo observar que el desarrollo sexual de las hembras de *S. bonapartii* fue concomitante con respecto al desarrollo del útero, glándula oviductal y ovarios, hecho también observado para esta especie por Basallo & Oddone (2014) y en otros rajoideos como *A. cyclophora* y *R. agassizi* (Oddone & Vooren 2005, Oddone et al. 2007a). El desarrollo sexual presentó una fase inicial de crecimiento lento de todas las variables reproductivas hasta los 60,0 cm de LT, en donde la mayoría de las hembras fueron inmaduras. Asimismo, se observó que a partir de 60,0 cm de LT aproximadamente, la mayoría de las hembras presentaron úteros, glándulas oviductales y ovarios completamente desarrollados, al igual que lo observado por Basallo & Oddone (2014). Esta talla es muy similar a las  $LTM_{50}$  estimadas para la región por Mabragaña et al. (2002) (63,6 cm), Oddone & Velasco (2004) (65,5 cm) y Basallo & Oddone (2014) (59,9 cm de LT), siendo más próxima a esta última. En *S. acuta* también se observó una fase inicial de crecimiento lento del AGN y  $P_{ov}$  (LT: < 41,0 cm), en la cual todas las hembras fueron inmaduras, seguida de una fase de crecimiento rápido, donde la mayoría fueron hembras en maduración y maduras, en concordancia con lo observado por Basallo & Oddone (2014). En cambio, el desarrollo del AU en este caso

presentó tres fases de crecimiento, a diferencia de lo observado por Basallo & Oddone (2014). Estas diferencias probablemente sean debidas al bajo registro de hembras maduras y a la ausencia de hembras con cápsulas en este trabajo, con lo cual la variabilidad del AU fue mucho menor, permitiendo ajustar una tercera fase de crecimiento lento.

La  $LTM_{50}$  estimada para machos y hembras de *S. acuta* fue significativamente diferente entre sexos, siendo la  $LTM_{50}$  de las hembras (52,0 cm) mayor que la de los machos (45,5 cm). Es común entre los elasmobranquios que las hembras alcancen la madurez sexual a tamaños mayores que los machos (Cortés 2000). Sin embargo, en las especies ovíparas el dimorfismo sexual en el tamaño de madurez es variable, encontrándose casos en los que las hembras maduran a tamaños mayores y menores que los machos y otros donde no existen diferencias en el tamaño de madurez (Frisk 2010). Incluso dentro de la misma especie, existen poblaciones con sexos que maduran a diferentes tamaños y otras donde tienen una talla de madurez similar, sugiriendo esto que las características ecológicas locales podrían afectar el tamaño de madurez, así como otros rasgos reproductivos, lo cual resultaría en variaciones inter-poblacionales en el dimorfismo sexual (Mabragaña et al. 2002). Este podría ser el caso en *S. acuta*, ya que a diferencia de lo observado en el presente trabajo, en el sur de Brasil se encontró que las hembras maduran a menor tamaño que los machos (Basallo & Oddone 2014), mientras que en la ZCPAU y norte de Argentina lo hacen a tamaños similares (Mabragaña et al. 2014) (**Tabla 12**). Estas diferencias intra-específicas en el dimorfismo sexual del tamaño de madurez también han sido observadas para *S. bonapartii* a lo largo de su rango de distribución (Mabragaña et al. 2002, Oddone & Velasco 2004, Basallo & Oddone 2014, Estalles et al. 2017).

A su vez, se observaron diferencias a nivel regional en cuanto a las estimaciones de la  $LTM_{50}$  obtenidas para ambos sexos, pero las mismas no permitieron inferir un patrón latitudinal claro (**Tabla 12**). La  $LTM_{50}$  estimada para los machos en el presente trabajo fue más baja que las estimadas por Mabragaña et al. (2014) para la ZCPAU y norte de Argentina y por Basallo & Oddone (2014) para el sur de Brasil (**Tabla 12**). Sin embargo, en las hembras ocurrió lo contrario, siendo la  $LTM_{50}$  estimada en este trabajo más alta que las estimadas para la ZCPAU y norte de Argentina (Mabragaña et al. 2014) y para el sur de Brasil (Basallo & Oddone 2014) (**Tabla 12**). Es de considerar que la precisión en la estimación de la  $LTM_{50}$  obtenida en el presente trabajo para las hembras no fue muy alta, hecho que se ve reflejado en la amplitud del  $IC_{95\%}$  y en el porcentaje de devianza explicada (52,5%) por el modelo

logístico. El bajo ajuste del modelo podría deberse a la baja representatividad de hembras adultas ( $n = 6$ ) que se obtuvieron en este trabajo y podría ser la causa de la diferencia observada respecto a las otras estimaciones. Asimismo, las diferencias encontradas en las estimaciones de la  $LTM_{50}$  para ambos sexos a lo largo del rango geográfico analizado, así como las observadas en cuanto al dimorfismo sexual en dicho parámetro, podrían deberse a diferencias metodológicas en cuanto a la estimación de la  $LTM_{50}$ , diferentes tamaños de muestras y/o años analizados. Eventualmente, podrían sugerir la existencia de subpoblaciones dentro de la especie o ser resultado de plasticidad fenotípica (Frisk 2010). Por lo tanto, las comparaciones de este parámetro estimadas por diferentes autores tienen que ser analizadas con cautela, a menos que se haya utilizado la misma metodología (Frisk 2010).

**Tabla 12.** Tamaño de primera madurez sexual ( $LTM_{50}$ ) de machos (♂) y hembras (♀) y su correspondiente intervalo de confianza del 95% ( $IC_{95\%}$ ) estimado para *Sympterygia acuta* en diferentes latitudes de su rango de distribución. RLP, regresión logística ajustada utilizando la proporción de individuos maduros por intervalos de clase; RLi, regresión logística ajustada a partir de la longitud total de cada individuo y su condición de madurez (inmaduro: 0; maduro: 1). (ZCPAU) Zona Común de pesca Argentina-Uruguay.

Localidad	Latitud (S)	Año	$LTM_{50}$ ( $IC_{95\%}$ ) ♂ (cm)	$LTM_{50}$ ( $IC_{95\%}$ ) ♀ (cm)	Método	Referencia
Sur Brasil	31°29′-34°28′	2011-12	46,1	44,7	RLp	1
Sur Brasil	30°41′-33°49′	1980-84	52,0	53,0	RLp	2
Punta del Diablo	33°53′-34°03′	2011-13	45,5 (44,5-46,4)	52,0 (48,8-55,1)	RLi	Este trabajo
ZCPAU y Prov. Bs. Aires	34°-41°	2000-03 2009-12	47,5	47,8	RLp	3

(1) Basallo & Oddone (2014); (2) De Queiroz (1986); (3) Mabragaña et al. (2014).

Las  $LTM_{50}$  más altas observadas para machos y hembras de *S. acuta* fueron obtenidas para el sur de Brasil a principios de los 80' por De Queiroz (1986) (Tabla 12). En este sentido, se pudo constatar para esa región una considerable reducción de la  $LTM_{50}$  de un 3,0% y 4,4% para machos y hembras respectivamente, hecho también observado para *S. bonapartii* (Basallo & Oddone 2014). Esta reducción en la  $LTM_{50}$  en el sur de Brasil podría ser debida a la mortalidad por pesca a la que han estado sujetas estas especies en los últimos años, la cual es muy intensa en esa región (Basallo & Oddone 2014). Este patrón también ha sido demostrado para otra especie de raya en el ASO (i.e. *Z. chilensis*) por Paesch & Oddone (2008).

#### 4.4. Comparación de métodos de estimación de madurez en *S. acuta*

Los modelos de regresión segmentada aplicados para determinar los diferentes estadios de desarrollo sexual de las estructuras reproductivas de machos (LC, AGC y  $P_{\text{test}}$ ) y hembras (AGO, AU y  $P_{\text{ov}}$ ) estimaron dos puntos de quiebre significativos en cuatro (LC, AGC,  $P_{\text{test}}$  y AU) de las seis variables de respuesta utilizadas. Para estas cuatro variables, los MRS fueron capaces de discriminar tres fases de desarrollo sexual, las cuales en general coincidieron con los tres estadios de madurez determinados para los individuos. En la fase intermedia (crecimiento rápido), cuando los individuos comienzan el proceso de maduración de las diferentes estructuras reproductivas, fue donde se encontró un mayor solapamiento de individuos en distintos estadios de madurez, aunque en general predominaron los individuos en maduración. En el caso del AGO y el  $P_{\text{ov}}$ , los MRS estimaron un único PQ significativo, discriminando dos fases de desarrollo: una fase inicial lenta, la cual coincidió con individuos inmaduros y a continuación una rápida, que incluyó tanto individuos en maduración como maduros.

El uso de los MRS fue propuesto y evaluado anteriormente por Segura et al. (2013) para describir la relación LT-LC en los machos de varias especies de elasmobranquios. Estos autores encontraron que es una herramienta efectiva para describir el típico crecimiento en tres fases del LC en relación a la LT, pudiendo discriminar entre los distintos estadios de madurez. Posteriormente, Fernandez-Carvalho et al. (2014) y Mas et al. (2016) lo utilizaron para la relación LT-LC en *A. superciliosus* y *C. brachyurus* respectivamente, encontrando también que fue una herramienta útil en la determinación de las tres fases de crecimiento del LC. La ventaja de este método para la estimación de la madurez en los machos, es que no se basa en una clasificación subjetiva del grado de calcificación de los claspers (utilizando solamente su longitud) y además no es invasivo (Segura et al. 2013). A su vez, provee de una estimación objetiva y directa de la talla al inicio de la madurez (i.e. después del primer PQ) y de la talla a partir de la cual todos los individuos de la población se encuentran maduros (i.e. después del segundo PQ), permitiendo una definición más precisa de los diferentes estadios de madurez (Segura et al. 2013). A pesar de la utilidad de estos modelos, en la actualidad solo han sido aplicados para describir la relación LT-LC, no habiendo sido puestos a prueba para describir el desarrollo sexual de otras variables reproductivas de machos y hembras hasta el presente trabajo. Los resultados aquí encontrados demuestran que este método también es útil para describir la dinámica de otras variables reproductivas típicamente utilizadas en los

estudios de desarrollo sexual de machos y hembras en elasmobranquios. En este sentido, sería útil la aplicación de este método para el estudio del desarrollo sexual en machos y hembras de esta y otras especies de elasmobranquios.

Los modelos de CART y RF utilizados para estimar la madurez en machos y hembras de *S. acuta*, resultaron ser métodos muy eficaces en cuanto a su capacidad para predecir la madurez de los individuos. Los modelos de CART fueron capaces de clasificar correctamente entre el 95% (hembras) y 98% (machos) de los individuos en su clase de madurez original. A su vez, proveen de una salida gráfica de fácil interpretación y de la estimación de un valor umbral (VU) (LT♂: 45,5 cm; ♀: 48,8 cm) para clasificar a los individuos en inmaduros ( $< VU$ ) o maduros ( $\geq VU$ ) en función de su LT. Los modelos de RF fueron capaces de clasificar correctamente el 98% (machos) y 99% (hembras) de los individuos en su clase de madurez original, pero en este caso no proveen de una salida gráfica, ni de un valor umbral para clasificar a los individuos.

Al comparar estos dos métodos para predecir la madurez con el modelo de regresión logística (MRL), se observó para los machos que el modelo que presentó un menor error promedio de clasificación fue RF, seguido por CART y por último por el MRL. En las hembras, RF también fue el modelo que presentó menor error promedio de clasificación, pero en este caso fue seguido por el MRL y por último por CART, aunque con valores muy similares. Estos tres modelos difieren tanto en su interpretabilidad (capacidad para describir o explicar la relación entre la variable de respuesta y las variables explicativas) como en su flexibilidad (capacidad para predecir) (Crisci et al. 2012, James et al. 2013). En este sentido, los MRL tiene una alta interpretabilidad, pero baja flexibilidad, mientras que los modelo de RF se encuentran en el extremo opuesto y los CART presentan características intermedias entre ambos (James et al. 2013). Los resultados obtenidos en el presente trabajo demuestran que RF fue el mejor modelo para predecir la madurez de los individuos frente a nuevos casos.

Las técnicas de aprendizaje automático presentan numerosas ventajas, siendo una de sus principales características su alto poder predictivo (Breiman 2001, Crisci et al. 2012, James et al. 2013). Asimismo, no imponen supuestos sobre la variable de respuesta, pueden lidiar con variables explicativas correlacionadas, como las utilizadas en este caso (LT, AD y PT), presentan herramientas para explorar la importancia de dichas variables y pueden manejar la ausencia de datos, utilizando variables y particiones sustitutas, evitando así la pérdida de información (Crisci et al. 2012). En la actualidad, son ampliamente utilizadas en diferentes

áreas, dentro de las cuales la Ecología es una de las más relevantes (Crisci et al. 2012). Sin embargo, a pesar de sus numerosas ventajas, su aplicación en estudios de ecología reproductiva (e.g. para determinar la madurez de los individuos) no había sido evaluada hasta el momento, pudiendo ser una herramienta complementaria a los métodos clásicos y muy útil para obtener predicciones cuantitativas eficientes de la madurez de los individuos. Una vez ajustados y evaluados estos modelos para predecir la madurez en machos y hembras de una población en particular, posteriormente sólo requieren de datos tales como LT, AD y PT para predecir la madurez de nuevos individuos obtenidos de esa población, siendo estas variables de fácil medición y no invasivas. Asimismo, pueden ser aplicadas a conjuntos de datos previamente analizados utilizando otros métodos estadísticos, pudiéndose realizar comparaciones entre los diferentes métodos. Particularmente CART provee de un valor umbral de madurez, el cual puede ser comparado con las estimaciones previas de la  $LTM_{50}$ .

Las estimaciones de la madurez en machos y hembras de *S. acuta* obtenidas por los diferentes métodos estadísticos utilizados resultaron ser muy congruentes entre sí (**Tabla 13**). En el caso de los machos, las estimaciones de los  $PQ_2$  obtenidas por los MRS para todas las variables reproductivas utilizadas (LC, AGC y  $P_{test}$ ) fueron semejantes a la  $LTM_{50}$  estimada y superiores a ésta, siendo el  $PQ_2$  del LC el valor más próximo a la  $LTM_{50}$ . A su vez, la  $LTM_{50}$  se encuentra incluida dentro de los dos puntos de quiebre ( $PQ_1$  y  $PQ_2$ ) estimados por el MRS para todas las variables, lo que respaldaría la efectividad del método. Asimismo, el valor umbral de madurez obtenido por el modelo de CART coincidió con la  $LTM_{50}$  estimada y con el  $PQ_2$  del LC.

En el caso de las hembras, el  $PQ_2$  obtenido por el MRS para la relación LT-AU fue menor que la  $LTM_{50}$  estimada e idéntico al valor umbral de madurez obtenido por el modelo de CART (**Tabla 13**). La diferencia observada respecto a la  $LTM_{50}$  estimada por el MRL podría deberse al bajo ajuste que tuvo este modelo (devianza explicada: 52,5%), lo cual se refleja en una menor precisión de la estimación de este parámetro, como puede observarse en la amplitud de su  $IC_{95\%}$ . De todas formas, el límite inferior del  $IC_{95\%}$  de la  $LTM_{50}$  (LT: 48,8 cm) fue idéntico al  $PQ_2$  estimado por el MRS y al valor umbral estimado por CART, siendo estas estimaciones muy próximas a la  $LTM_{50}$  estimada para las hembras (47,8 cm) por Mabragaña et al. (2014).

**Tabla 13.** Valores de madurez estimados a partir de los diferentes métodos estadísticos utilizados en el presente trabajo para machos y hembras de *Sympterygia acuta*. Se presentan el tamaño de primera madurez sexual ( $LTM_{50}$ ), el segundo punto de quiebre ( $PQ_2$ ) estimado a partir de las relaciones del largo total con el largo del clasper (LC), ancho de la glándula del clasper (AGC), peso de los testículos ( $P_{test}$ ) y ancho del útero (AU), el valor umbral del nodo raíz del árbol de clasificación (CART) y los intervalos de confianza del 95% ( $IC_{95\%}$ ).

Parámetro	Machos	Hembras
$LTM_{50}$ ( $IC_{95\%}$ )	45,5 (44,5-46,4)	52,0 (48,8-55,1)
$PQ_2$ ( $IC_{95\%}$ )		
LC/AU	45,9 ( 45,2-46,7)	48,7 (47,9-49,4)
AGC	48,9 (44,2-53,6)	
$P_{test}$	47,4 (45,8-49,1)	
CART	45,4	48,8

Estos resultados indicarían que los métodos utilizados (MRS, CART y RF) resultaron ser herramientas efectivas para determinar la madurez en machos y hembras de esta especie y probablemente lo sean para el resto de los elasmobranquios, como ya ha sido demostrado en el caso de los MRS para diferentes especies de tiburones y rayas (Segura et al. 2013, Fernandez-Carvalho et al. 2014, Mas et al. 2016). Esta hipótesis necesitaría ser explorada en mayor profundidad mediante la aplicación de estos métodos a otras especies y mediante su comparación con los resultados obtenidos por los métodos clásicos.



## 5. Conclusiones y perspectivas

Los resultados del presente trabajo indican que las dos especies de rayas del género *Sympterygia* se encuentran presentes de forma permanente en el submareal somero de Punta del Diablo, CV e IC a lo largo de todas las estaciones del año, con diferencias en cuanto a la abundancia y biomasa promedio por estaciones entre ellas. En este sentido, *S. acuta* fue más abundante y presentó mayor biomasa que *S. bonapartii* en la mayoría de los lances de pesca y para todas las estaciones del año, hecho que podría atribuirse a interacciones competitivas por alimento, ya que en zonas someras (profundidad < 50 m) son especies que coocurren a lo largo de gran parte de su rango de distribución y que presentan las mismas preferencias alimenticias. En tal sentido, sería recomendable realizar estudios de alimentación de estas especies, así como de disponibilidad de presas en la zona de estudio para verificar esta hipótesis.

El alto porcentaje de neonatos y juveniles de ambas especies encontrado a lo largo de todo el período analizado (2006-2013) y para todas las estaciones del año resaltan la importancia de esta zona como área de desove y cría de estas especies, hecho reforzado por la ocurrencia a lo largo de la costa atlántica de capsulas de ambas especies en la resaca (obs. pers., Scarabino com. pers.). Esto reafirma los resultados obtenidos previamente por Segura et al. (2008), Rabellino (2011) y Trinchin (2012), quienes plantean el rol de la zona como área de cría multiespecífica en una zona costera no asociada a estuarios. A su vez, Mabragaña et al. (2002) indicaron la ocurrencia de áreas de cría de *S. bonapartii* en aguas costeras (< 50 m) asociadas a estuarios (Río de la Plata exterior, Bahía Blanca y Bahía Anegada). Asimismo, Mabragaña et al. (2014) mencionan la presencia de neonatos y juveniles de *S. acuta* frente a la laguna costera de Mar Chiquita (< 5 m) (Provincia de Buenos Aires). Las aguas costeras (< 20 m) del sur de Brasil, son consideradas áreas de cría importantes para varias especies de elasmobranquios, dentro de los cuales se encuentran *S. acuta* y *S. bonapartii* (De Queiroz 1986, Vooren et al. 2005). Estas observaciones indican que las aguas costeras, particularmente las de menor profundidad (< 20 m) constituyen hábitats esenciales de estas especies, definidos como las aguas o sustratos necesarios para la puesta, cría, alimentación y/o crecimiento hasta la madurez (Benaka 1999).

En base a las estaciones en las que se registró la ocurrencia de neonatos de ambas especies y a la duración estimada de su período de incubación, la época de desove en la zona de estudio ocurriría principalmente entre invierno y primavera. Sin embargo, dado que la inferencia del

período de desove es a través de evidencia indirecta, se recomienda la realización de estudios del ciclo reproductivo de estas especies específicos para la zona de estudio y resto de la costa atlántica de Rocha para corroborar esta hipótesis.

En la zona de estudio, las especies objeto de análisis son capturadas de forma incidental por la pesquería artesanal de arrastre de fondo dirigida al langostino, siendo una gran fracción de su captura individuos neonatos y juveniles (Segura et al. 2008, Rabellino 2011, Trinchin 2012). Esta pesquería se desarrolla generalmente en períodos variables entre setiembre y diciembre (Segura et al. 2008), lo que coincidiría en parte con la época propuesta para el desove de ambas especies en la zona de estudio. Por lo tanto, podría estar actuando también sobre la fracción de la población de las hembras desovantes. Sin embargo, considerando la escala temporal y espacial de esta pesquería, su alta variabilidad interanual, el reducido esfuerzo, la corta duración de los arrastres (ca. 20') y las pequeñas dimensiones del arte (Segura et al. 2008), así como el hecho de que generalmente estas especies son descartadas vivas, el impacto probablemente sea de escasa magnitud. Sin embargo, la sobrevivencia post-descarte de estas especies es desconocida, pero dado que los ejemplares neonatos y juveniles son comparativamente más frágiles que los adultos, éstos sobreviven menos a la manipulación (obs. pers., Segura com. pers.). En este sentido, se recomienda la utilización de un dispositivo excluidor de peces juveniles (DEPJ), especialmente diseñado para esta pesquería de forma participativa (en conjunto con pescadores, técnicos y biólogos), el cual demostró ser muy eficiente para el escape de juveniles de peces, principalmente de batoideos (Segura et al. 2014).

En el presente trabajo no se pudo constatar la presencia de patrones latitudinales claros en relación a la  $LT_{m\acute{a}x}$ ,  $LTM_{50}$  y parámetros de las relaciones LT-PT. Esto probablemente sea debido a la amplia extensión de los rangos latitudinales abarcados por la mayoría de los trabajos, así como a diferencias en los rangos de profundidad, estaciones del año analizadas y artes de pesca utilizados, lo que implicaría que diferentes fracciones de la población podrían estar siendo capturadas, afectando la estimación de dichos parámetros. Asimismo, el uso de diferentes metodologías y tamaños muestrales también pueden resultar en diferencias en los parámetros estimados. En tal sentido, se sugiere la realización de estudios específicos a escala regional para determinar la posible existencia de patrones de variación geográfica en los parámetros mencionados anteriormente, los cuales comparen entre rangos latitudinales de menor extensión, abarcando los mismos rangos de profundidad y estaciones del año, así como

utilizando los mismos artes de pesca y las mismas metodologías de estimación de los parámetros. La ocurrencia de diferencias geográficas en estos rasgos podría indicar la existencia de sub-poblaciones dentro de una especie o ser debidas a plasticidad fenotípica en estos atributos, por lo que deberían ser tenidas en cuenta al momento de desarrollar medidas y planes de manejo para estas especies (Ebert et al. 2008, Frisk 2010).

Los diferentes métodos estadísticos (MRS, CART) utilizados para estimar la madurez en machos y hembras de *S. acuta* obtuvieron resultados semejantes a los obtenidos con los métodos clásicos (MRL). Asimismo, las técnicas de aprendizaje automático (CART y RF) resultaron ser métodos muy eficaces en cuanto a su capacidad de predecir la madurez de los individuos, pudiendo ser una herramienta complementaria a los métodos clásicos y muy útil cuando se desean obtener predicciones cuantitativas eficientes. Los resultados aquí obtenidos indicarían que estos métodos (MRS, CART y RF) son una herramienta efectiva para la estimación de la madurez. Se sugiere la aplicación de estas metodologías a otras especies y su comparación con los resultados obtenidos por los métodos clásicos.

## 6. Referencias bibliográficas

**Acha, E. M., Mianzán, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M. & J. Bava 2004.** Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83-105.

**Arena, G., Barea, L., Beathyate, G., Marín, Y., Barreiro, C., Barreiro, D. & J. Chocca 1993.** Experiencias de pesca de lenguado (*Paralichthys* spp.) con redes gemelas de baja apertura vertical. Informe Técnico N°42. INAPE, Montevideo.

**Bakun, A. & R. H. Parrish 1991.** Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. *Journal of Marine Science*, 48: 343-361.

**Barbini, S. A. & L. O. Lucifora 2015.** Big fish (and a smallish skate) eat small fish: diet variation and trophic level of *Sympterygia acuta*, a medium-sized skate high in the food web. *Marine Ecology*, 37: 283-293.

**Barrera Oro, E. R. & A. Maranta 1996.** Régimen alimentario estacional de *Sympterygia bonapartei* Müller & Henle, 1841 (Rajidae) en Mar del Plata. *Boletim do Laboratorio de Hidrobiología*, 9: 33-53.

**Basallo, A. & M. C. Oddone 2014.** Reproductive biology of the skates *Sympterygia acuta* Garman, 1877 and *S. bonapartii* Müller & Henle, 1841 (Chondrichthyes: Rajoidei) in south Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 12: 771-782.

**Bâscescu, M. & E. L. De Queiroz 1985.** The contribution of Cumacea in the feeding of Rajidae *Sympterygia acuta* and *S. bonapartei* from Rio Grande do Sul - S. Brazil. *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle Grigore Antipa*, 27: 7-18.

**Benaka, L. 1999.** Fish habitat: essential fish habitat and rehabilitation. American Fisheries Society, Bethesda, USA. 400 pp.

**Bianchi, A. A., Giulivi, C. F. & A. R. Piola 1993.** Mixing in the Brazil-Malvinas Confluence. *Deep Sea Research*, 40: 1345-1358.

- Bovcon, N. D., Cochia, P. D., Góngora, M. E. & A. E. Gosztanyi 2011.** New records of warm-temperate water fishes in central Patagonian coastal waters (southwestern South Atlantic Ocean). *Journal of Applied Ichthyology*, 27: 832-839.
- Brander, K. 1981.** Disappearance of common skate *Raja batis* from Irish Sea. *Nature*, 290: 48–49.
- Brant, F. C. 2006.** Morfologia e biometria do desenvolvimento embrionário da raia *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Elasmobranchii, Rajidae). Tesis de Maestría en Oceanografía Biológica, Fundação Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brasil. 86 pp.
- Breiman, L. 2001.** Statistical Modeling: The Two Cultures. *Statistical Science*, 16: 199-215.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, 488 pp.
- Caddy, J. F. & R. Mahon 1996.** Puntos de referencia para la ordenación pesquera. FAO Documento Técnico de Pesca, 347. 109 pp.
- Carrier, J. C., Pratt, H. L. & J. I. Castro 2004.** Reproductive biology of elasmobranchs. Pp. 269-286. En: Carrier, J. C., Musick, J. A. & M. R. Heithaus (eds), *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, USA. 596 pp.
- Castro, J. I. 1993.** The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 37-48.
- Cedrola, P. V., González, A. M. & A. D. Pettovello 2005.** Bycatch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. *Fisheries Research*, 71: 141-150.
- Ciotti, A. M., Odebrecht, C., Fillmann, G. & O. O. Moller Jr. 1995.** Freshwater outflow and Subtropical Convergence influence on phytoplankton biomass on the southern Brazilian continental shelf. *Continental Shelf Research*, 15: 1737-1756.

**Coll, M., Navarro, J. & I. Palomera 2013.** Ecological role, fishing impact, and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. *Biological Conservation*, 157: 108-120.

**Coller, N. M., Perier, M. R. & E. E. Di Giacomo 2011.** Dimorfismo sexual y relaciones morfométricas de *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) en aguas del Golfo San Matías, Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 13: 1-5.

**Colonello, J. C., García, M. L., Lasta, C. A. & R. C. Menni 2012.** Reproductive biology of the spotback skate *Atlantoraja castelnaui* in the south-west Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 80: 2405-2419.

**Conover, W. J., Johnson, M. E. & M. M. Johnson 1981.** A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. *Technometrics*, 23: 351-361.

**Cortés, E. 2000.** Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 299-344.

**Cortés, F. 2012.** Hábitats esenciales de condriictios (Chondrichthyes) costeros, y su relación con los procesos oceanográficos. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 213 pp.

**Cousseau, M. B., Figueroa, D. E. & J. M. Díaz de Astarloa 2000.** Clave de identificación de las rayas del litoral marítimo de Argentina y Uruguay (Chondrichthyes, Rajidae). Publicaciones especiales, INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 35 pp.

**Crisci, C., Ghattas, B. & G. Perera 2012.** A review of supervised machine learning algorithms and their applications to ecological data. *Ecological Modelling*, 240: 113-122.

**Cutler, D. R., Edwards Jr., T. C., Beard, K. H., Cutler, A., Hess, K. T., Gibson, J. & J. J. Lawler 2007.** Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 88: 2783-2792.

**Davies, R. B. 2002.** Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative: linear model case. *Biometrika*, 89: 484-489.

**Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Álava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J. P. & E. Celentano 2009.** Hacia un Manejo Ecosistémico de Pesquerías. Áreas

Marinas Protegidas en Uruguay. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo, Uruguay. 122 pp.

**De Gouvêa, E. P. & E. L. De Queiroz 1988.** Braquiúros (Crustacea: Decapoda) utilizados na alimentação de peixes Rajidae do litoral sul do Brasil. *Ciência e Cultura*, 40: 276-279.

**De Queiroz, E. L. 1986.** Estudo comparativo da alimentação de *Sympterygia acuta* Garman, 1877 e *S. bonapartei* Muller & Henle, 1841 (Pisces: Rajiformes) com relação a: distribuição, abundância, morfologia e reprodução nas águas litorâneas do Rio Grande do Sul - Brasil. Tesis de Maestría en Ciencias-Oceanografía Biológica, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, Brasil. 137 pp.

**Diaz-Andrade, M. C., Galíndez, E. J. & S. Estecondo 2009.** The ovary of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Chondrichthyes, Rajidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina: morphology and reproductive features. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 405-413.

**Diaz-Andrade, M. C., Galíndez, E. J., López-Cazarola, A. & S. Estecondo 2011.** Ovarian folliculogenesis in the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae). *International Journal of Morphology*, 29: 174-181.

**Díaz-Andrade, M. C., López-Cazorla, A. & E. J. Galíndez 2013.** Histological remarks of the uterus of *Sympterygia acuta* (Garman, 1877) and *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes; Rajidae). *International Journal of Morphology*, 31: 864-872.

**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, Universidad de la República (Uruguay). 34 pp.

**Dulvy, N. K., Metcalfe, J. D., Glanville, J., Pawson, M. K. & J. D. Reynolds 2000.** Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology*, 14: 283-293.

**Dulvy, N. K. & J. D. Reynolds 2002.** Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology*, 16: 440-450.

**Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J. K., Davidson, L. N. K., Fordham, S. V., Francis, M. P., Pollock, C. M., Simpfendorfer, C. A., Burgess, G. H., Carpenter, K. E., Compagno, L. J. V., Ebert, D. A., Gibson, C., Heupel, M. R., Livingstone, S. R., Sanciangco, J. C., Stevens, J. D., Valenti, S. & W. T. White 2014.** Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife*, 2014; 3: e00590. DOI: 10.7554/eLife.00590

**Dunn, P. K. & G. K. Smyth 1996.** Randomized quantile residuals. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5: 236-244.

**Ebert, D. A. & L. J. V. Compagno 2007.** Biodiversity and systematic of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*, 80: 111-124.

**Ebert, D. A., Compagno, L. J. V. & P. D. Cowley 2008.** Aspects of the reproductive biology of skates (Chondrichthyes: Rajiformes; Rajoidei) from southern Africa. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 81-102.

**Engel, K. B. & G. V. Callard 2005.** The testis and spermatogenesis. Pp. 171-200. En: Hamlett, W. C. (ed) *Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, rays and chimaeras*. Science Publishers, Endfield, USA.

**Emilsson, I. 1961.** The shelf and coastal waters off southern Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo*, 11: 101-112.

**Estalles, M., Coller, N. M., Perier, M. R. & E. E. Di Giacomo 2011.** Skates in the demersal trawl fishery of San Matías Gulf, Patagonia: species composition, relative abundance and maturity stages. *Aquatic Living Resources*, 24: 193-199.

**Estalles, M. L., Perier, M. R. & E. E. Di Giacomo 2015.** Trophic ecology of the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* in the San Matías Gulf, northern Patagonia, Argentina. *Ichthyological Research*, 63: 207-217.

**Estalles, M. L., Perier, M. R. & E. E. Di Giacomo 2017.** Reproductive biology of *Sympterygia bonapartii* (Chondrichthyes: Rajiformes: Arhynchobatidae) in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, 15: 1-8.



**Fernandez-Carvalho, J., Coelho, R., Mejuto, J., Cortés, E., Domingo, A., Yokawa, K., Liu, K-M., García-Cortés, B., Forselledo, R., Ohshimo, S., Ramos-Certelle, A., Tsai, W-P. & M. N. Santos 2015.** Pan-Atlantic distribution patterns and reproductive biology of the bigeye thresher, *Alopias superciliosus*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25: 551-568.

**Figueiredo, J. L. 1977.** Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. I. Introdução. Cações, raias e quimeras. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo 1: 104 pp., 95 figs.

**Forselledo R. & A. Domingo 2015.** Plan de Acción Nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas, 2015. Pp. 81-152. En: Domingo, A., Forselledo, R. & S. Jiménez (eds) Revisión de Planes de Acción Nacional para la Conservación de Aves Marinas y Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. Dirección Nacional de Recursos Acuáticos, Montevideo, Uruguay.

**Frisk, M. G. 2010.** Life history strategies of batoids. Pp. 283-316. En: Carrier, J. C., Musick, J. A. & M. R. Heithaus (eds) *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. CRC Press, Taylor & Francis Group, USA.

**Frisk, M. G., Miller, T. J. & M. J. Fogarty 2002.** The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 576-586.

**Froese, R. 2006.** Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22: 241-253.

**Froese, R., Tsikliras, A. C. & K. I. Stergiou 2011.** Editorial note on weight-length relations of fishes. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 41: 261-263.

**Galíndez, E. J. & S. Estecondo 2008.** Histological remarks of the oviduct and the oviducal gland of *Sympterygia acuta* Garman, 1877. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 359-365.

**Galíndez, E. J., Díaz-Andrade, M. C., Avaca, M. S. & S. Estecondo 2009.** Morphological study of the oviductal gland in the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae). *Brazilian Journal of Biology*, 70: 325-333.

**Gibson, C., Valenti, S. V., Fordham, S. V. & S. L. Fowler 2008.** The Conservation of Northeast Atlantic Chondrichthyans: Report of the IUCN Shark Specialist Group Northeast Atlantic Red List Workshop. viii + 76pp.

**Góngora, M. E., Bovcon, N. D. & P. D. Cochia 2009.** Ictiofauna capturada incidentalmente en la pesquería de langostino patagónico *Pleoticus muelleri* Bate, 1888. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 44: 583-593.

**Goso, C. A. & R. Muzio 2006.** Geología de la costa uruguaya y sus recursos minerales asociados. Pp. 9-19. En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & D. Conde (eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY, Montevideo.

**Guerrero, R. A. & A. R. Piola 1997.** Masas de agua en la Plataforma Continental. Pp. 107-118. En: Boschi, E. E. (ed) El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros, Volumen 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.

**Guerrero, R. A., Acha, E. M., Framiñan, M. B. & C. A. Lasta 1997.** Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. Continental Shelf Research, 17: 727-742.

**Hamlett, W. C. & T. J. Koob 1999.** Female reproductive system. Pp. 398-444. En: Hamlett, W. C. (ed) Sharks, Skates and Rays. The Biology of Elasmobranch Fishes. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.

**Heupel, M. R., Carlson, J. K. & C. A. Simpfendorfer 2007.** Shark nursery areas: concepts, definitions, characterization and assumptions. Marine Ecology Progress Series, 337: 287-297.

**Höenig, J. M. & S. H. Gruber 1990.** Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. Pp. 1-16. En: Pratt Jr., H. L., Gruber, S. H. & T. Taniuchi (eds) Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematic, and the Status of the Fisheries. NOAA Technical Report 90.

**Hosmer, D. W. & S. Lemeshow 2000.** Applied logistic regression. Segunda edición. John Wiley & Sons, Inc., New York, 375 pp.

**Hubold, G. 1980.** Hydrography and plankton off southern Brazil and Río de la Plata, August-November 1977. *Atlántica*, 4: 1-22.

**James, G., Witten, D., Hastie, T. & R. Tibshirani 2013.** An Introduction to Statistical Learning with Applications in R. Springer, New York, 426 pp.

**Jañez, J. A. & M. C. Sueiro 2007.** Size at hatching and incubation period of *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rajidae) bred in captivity at the Temaiken Aquarium. *Journal of Fish Biology*, 70: 648-650.

**Jañez, J. A. & M. C. Sueiro 2009.** Oviposition rate of the fanskate *Sympterygia bonapartii* (Elasmobranchii, Rajidae) (Müller & Henle, 1841) held in captivity. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4: 580-582.

**Kyne, P. M. 2016.** Ray conservation. Pp. 21-24. En: Last, P. R., White, W. T., de Carvalho, M. R., Sérert, B., Stehmann, M. F. W. & G. J. P. Naylor (eds) *Rays of the world*. Cornell University Press, New York, USA.

**Last, P. R., de Carvalho, M. R., Naylor, G. J. P., Sérert, B., Stehmann, M. F. W. & W. T. White 2016.** Introduction. Pp. 1-9. En: Last, P. R., White, W. T., de Carvalho, M. R., Sérert, B., Stehmann, M. F. W. & G. J. P. Naylor (eds) *Rays of the world*. Cornell University Press, New York, USA.

**Liaw, A. & M. Wiener 2002.** Classification and Regression by random forest. *R News*, 2: 18-22.

**Lima, I. D., García, C. A. E. & O. O. Moller 1996.** Ocean surface processes on the southern Brazilian shelf: characterization and seasonal variability. *Continental Shelf Research*, 16: 1307-1317.

**López Laborde, J. 1987.** Distribución de sedimentos superficiales de fondo en el Río de la Plata exterior y plataforma adyacente. *Investigaciones Oceanológicas*, 1: 19-30.

**López Laborde, J. 1998.** Marco geomorfológico y geológico del Río de la Plata. Pp. 1-16. En: Wells, P. G. & G. R. Daborn (eds) *El Río de la Plata. Una Revisión Ambiental. Un informe de antecedentes del Proyecto Ecoplata*. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada.

- Lutton, B. V., St. George, J., Murrin, C. R., Fileti, L. A. & I. P. Callard 2005.** The elasmobranch ovary. Pp. 237-281. En: Hamlett, W. C. (ed) Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, rays and chimaeras. Science Publishers, Endfield, USA.
- Mabragaña, E., Lucifora, L. O. & A. M. Massa 2002.** The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the south-west Atlantic. Journal of Fish Biology, 60: 951-967.
- Mabragaña, E., Lucifora, L. O., Corbo, M. de L. & J. M. Díaz de Astarloa 2014.** Seasonal reproductive biology of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* (Chondrichthyes, Rajidae). Estuaries and Coasts, 38: 1466-1476.
- Martínez, A. & L. Ortega 2007.** Seasonal trends in phytoplankton biomass over the Uruguayan Shelf. Continental Shelf Research, 27: 1747-1758.
- Mas, F., Forselledo, R., Silveira, S., Laporta, M., Pereyra, I. & A. Domingo 2016.** Distribución, estructura poblacional y aspectos reproductivos del tiburón cabeza chata *Carcharhinus brachyurus* (Clase: Chondrichthyes) en el Atlántico sudoccidental. IV Congreso Uruguayo de Zoología, 4-9 de diciembre de 2016: 153.
- Massa, A. & N. Hozbor 2004.** *Sympterygia acuta*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on **06 June 2016**.
- Massa, A. & J. Lamilla 2004.** *Sympterygia bonapartii*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on **06 June 2016**.
- Massa, A. M., Lucifora, L. O. & N. M. Hozbor 2004.** Condrictios de las regiones costeras bonaerense y uruguaya. Pp. 85-99. En: Sánchez, R. P. & S. I. Bezzi (eds) El Mar Argentino y sus recurso pesqueros. Tomo 4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación, Publicaciones especiales del INIDEP, Mar del Plata.
- Mazzetta, G. V. & F. J. Gascue 1995.** Estudio comparativo del comportamiento de la salinidad, la temperatura y el nivel medio del mar en las costas de Montevideo y La Paloma. Atlántica, 17: 5-16.

**McEachran, J. D. 1982.** Revision of the South America skate Genus *Sympterygia* (Elasmobranchii: Rajiformes) Copeia, 4: 867-890.

**McPhie, R. P. & S. E. Campana 2009.** Reproductive characteristics and population decline of four species of skates (Rajidae) off the eastern coast of Canada. Journal of Fish Biology, 75: 223-246.

**Meneses, P. 1999.** Distribución espacio-temporal y abundancia de los elasmobranquios en el Río de la Plata exterior y la zona costera atlántica uruguaya. Pp. 38-73. En: Arena, G. & M. Rey (eds) Estudios realizados sobre los elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya en el marco del "Plan de Investigación Pesquera". Proyecto INAPE-PNUD URU/92/003

**Menni, R. C. 1972.** Anatomía del mixopterigio y diferencias específicas en los géneros *Psammobatis* y *Sympterygia* (Chondrichthyes, Rajidae). Neotropica, 18: 73-80.

**Menni, R. C. 1973.** Rajidae del litoral bonaerense. I. Especies de los géneros *Raja*, *Bathyraja* y *Sympterygia* (Chondrichthyes). PHYSIS Sección A, 32: 413-439.

**Menni, R. C. & M. F. W. Stehmann 2000.** Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 2: 69-109.

**Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP)-Instituto Nacional de Pesca (INAPE) 1997.** Decreto 149/997 Ajustese y actualízase la reglamentación referente a la explotación y dominio sobre riquezas del mar. Montevideo. 25 pp.

**Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA)-Ministerio de Defensa Nacional (MDN) 2011.** Decreto 68/2011 Ingreso al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) del área costero-marina de Cerro Verde e Islas de La Coronilla. Montevideo. 4 pp.

**Moya, A. C., Díaz-Andrade, M. C. & E. J. Galíndez 2015.** Morphology and dynamics of male gametogenesis in *Sympterygia bonapartii* (Chondrichthyes, Rajidae) from Northern Patagonia. Iheringia, Série Zoologia, 105: 316-324.

**Muggeo, V. M. R. 2003.** Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine*, 22: 3055-3071.

**Muggeo, V. M. R. 2008.** Segmented: An R Package to fit regression models with broken-line relationships. *R News*, 8: 20-25.

**Munk, P., Hansen, B. W., Nielsen, T. G. & H. A. Thomsen 2003.** Changes in plankton and fish larvae communities across hydrographic fronts off West Greenland. *Journal of Plankton Research*, 25: 815-830.

**Musick, J. A. & J. Ellis 2005.** Reproductive evolution of Chondrichthyans. Pp. 45-79. En: Hamlett, W. C. (ed) *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Inc., Enfield, USA.

**Nagy, G. J., Martínez, C. M., Caffera, R. M., Pedrosa, G., Forbes, E. A., Perdomo, A. C. & J. López Laborde 1998.** Marco hidrológico y climático del Río de la Plata. Pp. 17-70. En: Wells, P. G. & G. R. Daborn (eds) *El Río de la Plata. Una Revisión Ambiental. Un informe de antecedentes del Proyecto Ecoplata*. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada.

**Norbis, W., Paesch, L. & O. Galli 2006.** Los recursos pesqueros de la costa de Uruguay: ambiente, biología y gestión. Pp. 197-209. En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & D. Conde (eds) *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY*, Montevideo.

**Núñez, J. R., Bovcon, N. D., Cochia, P. D. & M. E. Góngora 2016.** Bycatch of Chondrichthyans in a coastal trawl fishery on Chubut Province coast and adjacent waters, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-12. doi: 10.1017/S0025315416001508.

**Oddone, M. C. & C. M. Vooren 2002.** Egg-cases and size at hatching of *Sympterygia acuta* in the south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 61: 858-861.

**Oddone, M. C. & C. M. Vooren 2004.** Distribution, abundance and morphometry of *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) in southern Brazil, Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 2:137-144.

**Oddone, M. C. & G. Velasco 2004.** Size at maturity of the smallnose *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae) in the SW Atlantic. ICES Journal of Marine Science, 61: 293-296.

**Oddone, M. C. & C. M. Vooren 2005.** Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. ICES Journal of Marine Science, 62: 1095-1103.

**Oddone, M. C., Paesch, L. & W. Norbis 2005.** Size at first sexual maturity of two species of rajoid skates, genera *Atlantoraja* and *Dipturus* (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae), from the south-western Atlantic Ocean. Journal of Applied Ichthyology, 21: 70-72.

**Oddone, M. C. & A. F. Amorim 2007.** Length-weight relationships, condition and population structure of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae, Arhynchobatidae) in South-eastern Brazilian waters, SW Atlantic Ocean. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 38: 43-52.

**Oddone, M. C., Amorim, A. F., Mancini, P. L., Norbis, W. & G. Velasco 2007a.** The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes: Rajidae) in southeastern Brazil, SW Atlantic Ocean. Scientia Marina, 71: 593-604.

**Oddone, M. C., Amorim, A. F., Mancini, P. L. & W. Norbis 2007b.** Size composition, monthly condition factor and morphometrics for fishery-dependent samples of *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes: Rajidae), off Santos, Southeast Brazil. Neotropical Ichthyology, 5: 415-424.

**Oddone, M. C. & A. F. Amorim 2008.** Size at maturity of *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatinae) in the south-west Atlantic Ocean. Journal of Fish Biology, 72: 1515-1519.

**Oddone, M. C., Amorim, A. F. & P. L. Mancini 2008a.** Reproductive biology of the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui* (Ribeiro, 1907) (Chondrichthyes, Rajidae), in southeastern Brazilian waters. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 43: 327-334.

**Oddone, M. C., Norbis, W., Mancini, P. L. & A. F. Amorim 2008b.** Sexual development and reproductive cycle of the Eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynochobatinae), in southeastern Brazil. *Acta Adriatica*, 49: 73-87.

**Orlando, L., Pereyra, I., Paesch, L. & W. Norbis 2011.** Size and sex composition of two species of the genus *Atlantoraja* (Elasmobranchii, Rajidae) caught by the bottom trawl fisheries operating on the Uruguayan continental shelf (Southwestern Atlantic Ocean). *Brazilian Journal of Oceanography*, 59: 357-364.

**Orlando, P., González-Castro, M. & E. Mabragaña 2015.** New insights to discriminate between *Sympterygia acuta* Garman 1877 and *Sympterygia bonapartii* Müller & Henle, 1841 (Rajidae) of the Southwest Atlantic Ocean: on the use of geometric morphometrics and spinulation patterns. *Journal of Applied Ichthyology*, 31: 381-389.

**Ortega, L. 2006.** Características oceanográficas. En: Pp. 523-534. Demicheli, M. & Scarabino, F. 2006. Invertebrados bentónicos de La Paloma (Rocha, Uruguay). En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & D. Conde (eds) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY, Montevideo.

**Ortega, L. & A. Martínez 2007.** Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research*, 23: 618-629.

**Paesch, L., Bazzino, M., Salazar, M. & P. Meneses 1995.** Análisis de los cambios estacionales en la estructura de la población de los rajiformes capturados en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. VI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar (COLACMAR). Mar del Plata, Argentina: 149.

**Paesch, L. & P. Meneses 1999.** La pesquería de elasmobranquios en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Pp. 2-4. En: Arena, G. & M. Rey (eds) Estudios realizados sobre los elasmobranquios dentro del Río de la Plata y la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya en el marco del “Plan de Investigación Pesquera”, INAPE-PNUD URU/92/003. Montevideo.

**Paesch, L. 2000.** Hábitos alimentarios de algunas especies de elasmobranquios en el frente oceánico del Río de la Plata. *Frente Marítimo*, 18A: 71-90.



**Paesch, L. & A. Domingo 2003.** La pesca de condriactios en el Uruguay. Frente Marítimo, 19: 207-216.

**Paesch, L. & M. C. Oddone 2008.** Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. Neotropical Ichthyology, 6: 223-230.

**Paesch, L., Norbis, W. & P. Inchausti 2014.** Effects of fishing and climate variability on spatio-temporal dynamics of demersal chondrichthyans in the Rio de la Plata, SW Atlantic. Marine Ecology Progress Series, 508: 187-200.

**Pasquino, A. F., Martins, M. F. & O. B. F. Gadig 2016.** Length-weight relationship of *Rhinobatos horkelii* Müller & Henle, 1841 and *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle, 1841) off Brazil, southwestern Atlantic Ocean. Journal of Applied Ichthyology, 32: 1282-1283.

**Pequeño, G. & J. Lamilla 1996.** Preliminary report on the demersal fish material collected during the “Victor Hensen” Magellan Campaign. Berichte zur Polarforschung, 190: 68-106.

**Perez Comesaña, J. E., Tamini, L. L. & G. E. Chiaramonte 2011.** El desembarque de batoideos de interés comercial en Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires. Pp. 207-215. En: Wöhler, O. C., Cedrola, P. & M. B. Cousseau (eds) Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina. Aportes para la Elaboración del Plan de Acción Nacional, Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires.

**Pires, A. M. S. 1987.** The contribution of isopods in the feeding of *Sympterygia* spp (Pisces, Rajidae) with a description of *Ancinus gauch* sp. n. (Isopoda: Sphaeromatidae). Boletim do Instituto Oceanografico, 35: 115-122.

**R Core Team 2017.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

**Rabellino, J. 2011.** Variación estacional de la asociación de peces costeros en Punta del Diablo (Rocha-Uruguay). Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República (Uruguay). 38 pp.

**Ricker, W. E. 1973.** Linear regressions in fishery research. Journal of Fisheries Research Board of Canada, 30: 409-434.

**Ricker, W. E. 1975.** Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Department of Environment, Fisheries and Marine Service, Ottawa, ON. 382 pp.

**Rivera Gómez, M. & A. D. Pettovello 2000.** Las rayas como fauna acompañante del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Decapoda: Solenoceridae) en el Golfo de San Jorge. IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Puerto Madryn, Argentina.

**Roa, R., Ernst, B. & F. Tapia 1999.** Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. Fishery Bulletin, 97: 570-580.

**Sampognaro, L. 2014.** Estructura y dinámica poblacional del camarón *Artemesia longinaris* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda: Penaeidae) en Punta del Diablo, Uruguay. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República (Uruguay). 32 pp.

**Segura, A. M. & E. A. Delgado 2012.** Size at sexual maturity and growth of the red shrimp *Pleoticus muelleri* (Decapoda: Penaeoidea) captured artisanally in the Atlantic coast of Uruguay. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 7:125-134.

**Segura, A. M., Delgado, E. A. & A. Carranza 2008.** La pesquería de langostino en Punta del Diablo (Uruguay): un primer acercamiento. Pan-American Journal of aquatic Sciences, 3: 232-236.

**Segura, A. M., Milessi, A. C., Vögler, R., Galván-Magaña, F. & V. Muggeo 2013.** The determination of maturity stages in male elasmobranchs (Chondrichthyes) using a segmented regression of clasper length on total length. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70: 1-4.

**Segura, A. M., Trinchin, R., Rabellino, J., Scarabino, F., Teixeira-de-Mello, F. & A. Carranza 2012.** Length–weight relationships of 14 coastal fish species from Punta del Diablo (Rocha, Uruguay). Journal of Applied Ichthyology, 28: 852-853.

**Segura, A. M., Carranza, A., Marín, Y., Chocca, J. F., González, B., Beathyate, G. & F. Scarabino 2014.** Primera experiencia para la evaluación de un arte selectivo para la pesca artesanal del langostino (*Pleoticus muelleri*) en la costa atlántica uruguaya. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 25: 27-38.

**Sidders, M. A., Tamini, L. L., Perez, J. E. & G. E. Chiaramonte 2005.** Biología reproductiva del gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Triakidae) en el área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 7: 89-101.

**Silveira, S., Laporta, M., Pereyra, I., Fabiano, G., Mas, F. & F. Doño 2016.** Condriictios capturados en la pesca artesanal atlántica del Puerto de La Paloma (34°39'S-54°08'W), Rocha, Uruguay (2014-2016). IV Congreso Uruguayo de Zoología, 4-9 de diciembre de 2016: 153.

**Sokal, R. R. & F. J. Rohlf, 1998.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman & Company, New York. 850 pp.

**Sparre, P. & S. C. Venema 1997.** Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca N° 306.1 Rev. 1. 440 pp.

**Springer, S. 1967.** Social organization of shark populations. Pp. 149-174. En: Gilbert, P. W., Mathewson, R. F. & D. P. Rall (eds) Sharks, skates and rays. Johns Hopkins, Baltimore.

**Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K. & P. A. Walker 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.

**Sverdrup, H. U., Johnson, M. W & R. H. Fleming 1942.** The Oceans. Their Physics, Chemistry and General Biology. Prentice Hall, New York. 1087 pp.

**Swain, D. P., Hurlbut, T. & H. P. Benoît 2005.** Changes in the abundance and size of skates in the Southern Gulf of St. Lawrence, 1971-2002. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 36: 19-30.

**Tamini, L. L., Chiaramonte, G. E., Perez, J. E. & H. L. Cappozzo 2006.** Batoids in a coastal trawl fishery of Argentina. Fisheries Research, 77: 326-332.

**Therneau, T., Atkinson, B. & B. Ripley 2015.** rpart: Recursive Partitioning and Regression Trees. R package version 4.1-10.

**Thomsen, H. 1962.** Masas de agua características del Océano Atlántico (parte Sudoeste). Servicio de Hidrografía Naval, Secretaría Marina, Buenos Aires, Publ. H632: 1-27.

**Trinchin, R. 2012.** Diversidad y dinámica de peces en la zona de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de La Coronilla (Rocha, Uruguay). Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República (Uruguay). 42 pp.

**Vooren, C. M. 1997.** Demersal elasmobranchs. Pp. 141-146. En: Seeliger, U., Odebrecht, C. & J. P. Castello (eds) Subtropical Convergence Environments: The coastal and sea in the Southwestern Atlantic. Springer-Verlag, Berlin.

**Vooren, C. M., Klippel, S. & A. B. Galina 2005.** Os elasmobrânquios das águas costeiras da Plataforma sul. Pp. 114-120. En: Vooren, C. M. & S. Klippel (eds) Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil. Igaré, Porto Alegre.

**Walker, T. I. 2005.** Reproduction in fisheries science. Pp. 82-127. En: Hamlett, W. C. (ed) Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. Science Publishers, Enfield, USA.

**Walker, T. I. & J. R. G. Hislop 1998.** Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. ICES Journal of Marine Science, 55: 392-402.

**Wourms, J. P. 1977.** Reproduction and Development in Chondrichthyan Fishes. American Zoologist, 17: 379-410.

**Wourms, J. P. & L. S. Demski 1993.** The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes: introduction, history, overview, and future prospects. Environmental Biology of Fishes, 38: 7-21.

**Zuur, A. F., Ieno, E. N. & G. M. Smith 2007.** Analysing ecological data. Springer Science & Business Media, LLC, New York. 672 pp.

**Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & G. M. Smith 2008.** Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media, Berlin. 544 pp.

## ANEXO

**Tabla A1.** *Sympterygia acuta*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación en la longitud total (LT) en función de las estaciones y el sexo (LT ~ Estación\*Sexo) con diferentes estructuras de varianza. Residuales del modelo ( $\varepsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma_{jk}^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos ( $\sigma_j^2$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma_k^2$ ), criterio de información de Akaike (AIC), diferencia de AIC respecto al modelo con menor AIC ( $\Delta$ AIC) y ponderaciones de Akaike ( $w$ ). Se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste (menor AIC y mayor  $w$ ).

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	$w$
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_j^2)$	9671,33	51,25	$6,97 \times 10^{-12}$
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$	9669,67	49,59	$1,60 \times 10^{-11}$
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_{jk}^2)$	9625,54	5,40	0,06
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2)$	<b>9620,07</b>	0,00	<b>0,94</b>

**Tabla A2.** *Sympterygia acuta*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación de la longitud total (LT) en función de las estaciones y el sexo con varianzas heterogéneas entre estaciones. Se muestra el valor del test LRT (L-ratio) y su valor de probabilidad asociado ( $p$ -valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	L-ratio	$p$ -valor
1) LT ~ Estación*Sexo			
<b>2) LT ~ Estación + Sexo</b>	1 vs. 2	5,857	0,119

**Tabla A3.** *Sympterygia acuta*. Resultados del modelo final ajustado para explicar la variación de la longitud total (LT) en función de las estaciones y el sexo con varianzas heterogéneas entre estaciones. Se muestran los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico  $t$  y su correspondiente valor de probabilidad ( $p$ -valor). El intercepto (grupo de referencia) refleja el valor medio de la LT para los machos en invierno, los coeficientes para otoño, primavera y verano reflejan diferencias de medias de la LT de los machos para esas estaciones, respecto del grupo de referencia y el coeficiente para las hembras refleja la diferencia de medias de la LT de las hembras en invierno, respecto al grupo de referencia.

Coefficientes	Estimación	ES	$t$	$p$ -valor
Intercepto	29,322	0,542	54,144	0,000
Otoño	-0,393	0,689	-0,571	0,568
Primavera	2,774	0,643	4,311	0,000
Verano	2,744	1,112	2,468	0,014
Hembras	-1,780	0,516	-3,448	0,001

**Tabla A4.** *Sympterygia acuta*. Modelos ajustados para explicar la variación de la abundancia (Ab) en función de las estaciones y el sexo (Ab ~ Estación\*Sexo) con diferentes estructuras de varianza. Residuales del modelo ( $\varepsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma_{jk}^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos ( $\sigma_j^2$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma_k^2$ ), criterio de información de Akaike (AIC), diferencia de AIC respecto al modelo con menor AIC ( $\Delta$ AIC) y ponderaciones de Akaike ( $w$ ). Se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste, en este caso, como el  $\Delta$ AIC entre el modelo con menor AIC y el siguiente fue menor a 2 unidades, no se consideró que hubiesen diferencias significativas entre ambos y por el principio de parsimonia se seleccionó el más simple, con varianzas homogéneas.

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	w
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_{jk}^2)$	1019,09	8,64	0,01
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2)$	1013,72	3,26	0,09
<b><math>\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)</math></b>	<b>1010,60</b>	<b>0,15</b>	<b>0,43</b>
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_j^2)$	1010,45	0,00	0,47

**Tabla A5.** *Sympterygia acuta*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación de la abundancia (Ab) en función de las estaciones y el sexo con varianzas homogéneas. Se muestra el valor del test LRT (L-ratio) y su valor de probabilidad asociado ( $p$ -valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	L-ratio	p-valor
1) Ab ~ Estación*Sexo			
2) Ab ~ Estación + Sexo	1 vs. 2	1,064	0,786
<b>3) Ab ~ Estación</b>	2 vs 3	0,871	0,351

**Tabla A6.** *Sympterygia acuta*. Resultados del modelo final ajustado para explicar la variación de la abundancia en función de las estaciones con varianzas homogéneas. Se muestran los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico  $t$  y su correspondiente valor de probabilidad ( $p$ -valor). El intercepto (grupo de referencia) refleja el valor medio de la abundancia en invierno y los coeficientes para otoño, primavera y verano reflejan diferencias de medias de la abundancia para esas estaciones, respecto del grupo de referencia.

Coefficientes	Estimación	ES	t	p-valor
Intercepto	8763,413	2243,574	3,906	0,000
Otoño	8075,708	3172,893	2,545	0,014
Primavera	5159,484	2789,129	1,850	0,070
Verano	1288,353	3427,116	0,376	0,709

**Tabla A7.** *Sympterygia acuta*. Modelos ajustados para explicar la variación del log (biomasa) (Bio) en función de las estaciones y el sexo (Bio ~ Estación\*Sexo) con diferentes estructuras de varianza. Residuales del modelo ( $\varepsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2_{jk}$ ), varianzas heterogéneas entre sexos ( $\sigma^2_j$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma^2_k$ ), criterio de información de Akaike (AIC), diferencia de AIC respecto al modelo con menor AIC ( $\Delta$ AIC) y ponderaciones de Akaike ( $w$ ). Se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste (menor AIC y mayor  $w$ ).

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	w
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_j)$	165,63	10,38	0,01
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$	165,51	10,27	0,01
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_{jk})$	162,37	7,12	0,03
<b><math>\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_k)</math></b>	<b>155,25</b>	0,00	<b>0,96</b>

**Tabla A8.** *Sympterygia acuta*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación del log (biomasa) (Bio) en función de las estaciones y el sexo con varianzas heterogéneas entre estaciones. Se muestra el valor del test LRT (L-ratio) y su valor de probabilidad asociado ( $p$ -valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	L-ratio	p-valor
1) Bio ~ Estación*Sexo			
2) Bio ~ Estación + Sexo	1 vs. 2	1,925	0,588
3) <b>Bio ~ Estación</b>	2 vs 3	2,417	0,120

**Tabla A9.** *Sympterygia acuta*. Resultados del modelo final ajustado para explicar la variación del log (biomasa) en función de las estaciones con varianzas heterogéneas entre estaciones. Se muestran los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico  $t$  y su correspondiente valor de probabilidad ( $p$ -valor). El intercepto (grupo de referencia) refleja el valor medio del log (biomasa) en invierno y los coeficientes para otoño, primavera y verano reflejan diferencias de medias del log (biomasa) para esas estaciones, respecto del grupo de referencia.

Coefficientes	Estimación	ES	t	p-valor
Intercepto	6,668	0,266	25,093	0,000
Otoño	0,831	0,307	2,708	0,009
Primavera	0,815	0,312	2,609	0,012
Verano	0,258	0,634	0,406	0,686

**Tabla A10.** *Sympterygia bonapartii*. Modelos ajustados para explicar la variación en la longitud total (LT) en función de las estaciones y el sexo (LT ~ Estación\*Sexo) con diferentes estructuras de varianza. Residuales del modelo ( $\varepsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma_{jk}^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos ( $\sigma_j^2$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma_k^2$ ), criterio de información de Akaike (AIC), diferencia de AIC respecto al modelo con menor AIC ( $\Delta$ AIC) y ponderaciones de Akaike ( $w$ ). Se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste (menor AIC y mayor  $w$ ).

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	$w$
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_k^2)$	1890,00	9,46	0,01
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$	1888,78	8,25	0,01
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_j^2)$	1884,11	3,58	0,14
<b><math>\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_{jk}^2)</math></b>	<b>1880,53</b>	0,00	<b>0,84</b>

**Tabla A11.** *Sympterygia bonapartii*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación en la longitud total (LT) en función de las estaciones y el sexo con varianzas heterogéneas entre estaciones y sexos. Se muestra el valor del test LRT (L-ratio) y su valor de probabilidad asociado ( $p$ -valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	L-ratio	$p$ -valor
1) LT ~ Estación*Sexo			
<b>2) LT ~ Estación + Sexo</b>	1 vs. 2	4,356	0,226

**Tabla A12.** *Sympterygia bonapartii*. Resultados del modelo final ajustado para explicar la variación de la longitud total en función de las estaciones y el sexo con varianzas heterogéneas entre estaciones y sexos. Se muestran los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico  $t$  y su correspondiente valor de probabilidad ( $p$ -valor). El intercepto (grupo de referencia) refleja el valor medio de la LT para los machos en invierno, los coeficientes para otoño, primavera y verano reflejan diferencias de medias de la LT de los machos para esas estaciones, respecto del grupo de referencia y el coeficiente para las hembras refleja la diferencia de medias de la LT de las hembras en invierno, respecto al grupo de referencia.

Coefficientes	Estimación	ES	$t$	$p$ -valor
Intercepto	32,250	2,324	13,878	0,000
Otoño	7,156	3,648	1,962	0,051
Primavera	7,166	3,479	2,059	0,041
Verano	-14,119	2,784	-5,071	0,000
Hembras	6,194	2,366	2,618	0,010



**Tabla A13.** *Sympterygia bonapartii*. Modelos ajustados para explicar la variación de la abundancia (Ab) en función de las estaciones y el sexo (Ab ~ Estación\*Sexo) con diferentes estructuras de varianza. Residuales del modelo ( $\varepsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2_{jk}$ ), varianzas heterogéneas entre sexos ( $\sigma^2_j$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma^2_k$ ), criterio de información de Akaike (AIC), diferencia de AIC respecto al modelo con menor AIC ( $\Delta$ AIC) y ponderaciones de Akaike ( $w$ ). Se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste (menor AIC y mayor  $w$ ).

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	w
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_{jk})$	672,75	6,41	0,03
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$	672,28	5,94	0,04
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_j)$	670,82	4,49	0,09
$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_k)$	<b>666,33</b>	0,00	<b>0,83</b>

**Tabla A14.** *Sympterygia bonapartii*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación de la abundancia (Ab) en función de las estaciones y el sexo con varianzas heterogéneas entre estaciones. Se muestra el valor del test LRT (L-ratio) y su valor de probabilidad asociado ( $p$ -valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	L-ratio	p-valor
1) Ab ~ Estación*Sexo			
2) Ab ~ Estación + Sexo	1 vs. 2	4,435	0,218
3) <b>Ab ~ Estación</b>	2 vs 3	3,340	0,068

**Tabla A15.** *Sympterygia bonapartii*. Resultados del modelo final ajustado para explicar la variación de la abundancia en función de las estaciones con varianzas heterogéneas entre estaciones. Se muestran los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico  $t$  y su correspondiente valor de probabilidad ( $p$ -valor). El intercepto (grupo de referencia) refleja el valor medio de la abundancia en invierno y los coeficientes para otoño, primavera y verano reflejan diferencias de medias de la abundancia para esas estaciones, respecto del grupo de referencia.

Coefficientes	Estimación	ES	t	p-valor
Intercepto	2180,692	494,093	4,414	0,000
Otoño	231,25	822,106	0,281	0,780
Primavera	-191,686	566,863	-0,338	0,737
Verano	4242,945	1523,191	2,786	0,008

**Tabla A16.** *Sympterygia bonapartii*. Modelos ajustados para explicar la variación del log (biomasa) (Bio) en función de las estaciones y el sexo (Bio ~ Estación\*Sexo) con diferentes estructuras de varianza. Residuales del modelo ( $\epsilon_{ijk}$ ), varianzas homogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2$ ), varianzas heterogéneas entre sexos y estaciones ( $\sigma^2_{jk}$ ), varianzas heterogéneas entre sexos ( $\sigma^2_j$ ), varianzas heterogéneas entre estaciones ( $\sigma^2_k$ ), criterio de información de Akaike (AIC), diferencia de AIC respecto al modelo con menor AIC ( $\Delta$ AIC) y ponderaciones de Akaike ( $w$ ). Se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste (menor AIC y mayor  $w$ ).

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	w
$\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_k)$	167,64	4,54	0,06
$\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_{jk})$	166,32	3,23	0,12
$\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_j)$	164,91	1,81	0,24
<b><math>\epsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)</math></b>	<b>163,10</b>	0,00	<b>0,59</b>

**Tabla A17.** *Sympterygia bonapartii*. Comparación de los modelos ajustados para explicar la variación del log (biomasa) (Bio) en función de las estaciones y el sexo con varianzas homogéneas. Se muestra el valor del test LRT (L-ratio) y su valor de probabilidad asociado ( $p$ -valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	L-ratio	p-valor
1) Bio ~ Estación*Sexo			
2) Bio ~ Estación + Sexo	1 vs. 2	2,148	0,542
<b>3) Bio ~ Estación</b>	2 vs 3	2,973	0,085

**Tabla A18.** *Sympterygia bonapartii*. Resultados del modelo final ajustado para explicar la variación del log (biomasa) en función de las estaciones con varianzas homogéneas. Se muestran los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico  $t$  y su correspondiente valor de probabilidad ( $p$ -valor). El intercepto (grupo de referencia) refleja el valor medio del log (biomasa) en invierno y los coeficientes para otoño, primavera y verano reflejan diferencias de medias del log (biomasa) para esas estaciones, respecto del grupo de referencia.

Coefficientes	Estimación	ES	t	p-valor
Intercepto	6,001	0,540	11,111	0,000
Otoño	0,525	0,764	0,687	0,496
Primavera	0,454	0,650	0,698	0,490
Verano	0,374	0,904	0,413	0,682

**Tabla A19.** Resultados del modelo final ajustado para la relación del log del peso total (PT) en función del log de la longitud total (LT) y el sexo de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*. Se presentan los valores de los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico *t* y su correspondiente valor de probabilidad (*p*-valor). En *S. acuta*, el Intercepto y log (LT) corresponden al intercepto y la pendiente de los machos respectivamente, Hembras corresponde a la diferencia de interceptos respecto al intercepto de los machos y Log (LT): Hembras es la diferencia de pendientes respecto a la pendiente de los machos. En *S. bonapartii*, es igual excepto por Log (LT), que en este caso corresponde a la pendiente común de machos y hembras.

Modelo	Coefficientes	Estimación	ES	t	p-valor
<b><i>S. acuta</i></b>					
log(PT) ~ log(LT)*Sexo	Intercepto	-5,630	0,049	-113,745	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
	Log (LT)	3,051	0,015	208,132	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
	Hembras	0,195	0,069	2,802	5.15x10 <sup>-3</sup>
	Log (LT):Hembras	-0,054	0,021	-2,613	9.09x10 <sup>-3</sup>
<b><i>S. bonapartii</i></b>					
log(PT) ~ log(LT)+Sexo	Intercepto	-5,998	0,045	-134,219	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
	Log (LT)	3,217	0,013	243,569	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
	Hembras	0,037	0,017	2,206	0,029

**Tabla A20.** Comparación de los modelos ajustados para la relación del log del peso total (PT) en función del log de la longitud total (LT) y el sexo para *Sympterygia bonapartii*. Se muestra el valor del estadístico *F* y su valor de probabilidad asociado (*p*-valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	F	p-valor
1) Log (PT) ~ Log (LT)*Sexo			
2) <b>Log (PT) ~ Log (LT) + Sexo</b>	1 vs. 2	1,223	0,270

**Tabla A21.** Comparación de los modelos ajustados para la relación del ancho del disco (AD) en función de la longitud total (LT) y el sexo para *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*. Se muestra el valor del estadístico *F* y su valor de probabilidad asociado (*p*-valor). Se resalta en negrita el modelo seleccionado por el principio de parsimonia.

Modelo	Test	F	p-valor
<b><i>S. acuta</i></b>			
1) AD ~ LT*Sexo			
2) AD ~ LT + Sexo	1 vs. 2	0,589	0,443
3) <b>AD ~ LT</b>	2 vs. 3	0,166	0,684
<b><i>S. bonapartii</i></b>			
1) AD ~ LT*Sexo			
2) <b>AD ~ LT + Sexo</b>	1 vs. 2	2,799	0,096

**Tabla A22.** Resultados del modelo final ajustado para la relación del ancho del disco (AD) en función de la longitud total (LT) y el sexo de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii*. Se presentan los valores de los coeficientes estimados, su respectivo error estándar (ES), el valor del estadístico *t* y su correspondiente valor de probabilidad (*p*-valor). En *S. acuta*, el Intercepto y LT corresponden al intercepto y la pendiente común de machos y hembras. En *S. bonapartii*, el Intercepto corresponde al de los machos, LT es la pendiente común de ambos sexos y Hembras corresponde a la diferencia de interceptos respecto al intercepto de los machos.

Modelo	Coefficientes	Estimación	ES	t	p-valor
<b><i>S. acuta</i></b>					
AD ~ LT	Intercepto	0,169	0,058	2,907	3,72x10 <sup>-3</sup>
	LT	0,551	0,002	288,561	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
<b><i>S. bonapartii</i></b>					
AD ~ LT + Sexo	Intercepto	-1,656	0,173	-9,550	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
	LT	0,695	0,004	175,127	< 2,00x10 <sup>-16</sup>
	Hembras	0,479	0,162	2,946	3,61x10 <sup>-3</sup>