

Esclerocronología del tiburón azul (*Prionace glauca*) en el Atlántico sudoccidental



Federico Mas Bervejillo

Licenciado en Ciencias Biológicas

Orientadores: María Inés Lorenzo y Enric Cortés

Tesis para obtener el título de Magíster

Universidad de la República Oriental del Uruguay

Facultad de Ciencias

PEDECIBA / Sub-área Ecología y Evolución

Marzo 2015

Agradecimientos

Agradezco enormemente a Andrés Domingo por integrarme a su grupo de investigación hace ya varios años, por su tiempo y sus enseñanzas. Por su confianza y su continua oferta de nuevas posibilidades de aprendizaje e investigación, y por abrirme las puertas al contacto e intercambio con investigadores de todas partes.

Estoy profundamente agradecido por el apoyo y guía brindada por Inés Lorenzo a lo largo de todo este proceso. Por la enorme cantidad de su tiempo dedicada a la orientación de este trabajo, por su infinita paciencia, y por las horas de discusión e intercambio que mejoraron sustancialmente el contenido de esta tesis. Agradezco también a Enric Cortés por aceptarme como estudiante, dedicarme parte de su tiempo, compartir su conocimiento, y por la posibilidad de haber realizado una pasantía en su laboratorio. Le doy las gracias al Panama City Laboratory (NOAA, NMFS) y en especial a Ivy Baremore por enseñarme y entrenarme en muchas las técnicas de laboratorio y análisis necesarias para llevar a cabo esta investigación.

Estoy siempre agradecido por la compañía y apoyo de mis colegas del LaRPe, Rodrigo Forselledo, Sebastián Jiménez, Philip Miller y Maite Pons, por su amistad y su paciencia, por largas horas de discusión y por la ayuda brindada durante todo este tiempo. También agradezco a todos los observadores científicos del PNOFA, sin los cuales este trabajo ciertamente no podría haber sido realizado.

Agradezco a mi familia y amigos por el apoyo incondicional y aliento durante toda la carrera.

Finalmente, agradezco a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la financiación de este trabajo, y a la DINARA por brindarme sus instalaciones y permitirme realizar mi trabajo de tesis.

Dedico este trabajo a mis padres, Ramiro y Lucía. Por su inquebrantable fe hacia mi persona, por sus enseñanzas, su respaldo, y por su inagotable aliento e inspiración para perseguir mis sueños.

Índice de Contenido

Resumen	5
Abstract	6
1. Introducción	8
1.1. Estudios de edad y crecimiento	8
1.2. Edad y crecimiento en conductios	8
1.3. Objeto de estudio.....	11
1.4. Objetivo general	15
1.4.1. Objetivos específicos.....	15
1.4.2. Hipótesis.....	15
2. Materiales y métodos	16
2.1. Obtención de muestras	16
2.2. Procesamiento y acondicionamiento de muestras	17
2.2.1. Limpieza.....	17
2.2.2. Corte	17
2.2.3. Tinción y fijado	17
2.2.4. Deshidratación y deformación de muestras.....	18
2.3. Criterios de lectura y conteo en vértebras	19
2.4. Toma de medidas en vértebras	20
2.5. Análisis de datos	21
2.5.1. Retrocálculo	21
2.5.2. Precisión y exactitud	21
2.5.3. Modelos de crecimiento	23
2.5.4. Estimación de parámetros biológicos.....	25
2.5.5. Incidencia del tiburón azul en las pesquerías de palangre industrial y estructura etaria en el Atlántico sudoccidental	26
2.5.5.1. Incidencia en las pesquerías	26
2.5.5.2. Estructura etaria.....	27
3. Resultados	29
3.1. Edad y crecimiento del tiburón azul.....	29
3.1.1 Datos generales	29
3.1.2. Lectura e interpretación de vértebras	31
3.1.3 Precisión.....	33
3.1.4. Periodicidad en la formación de anillos de crecimiento.....	35
3.1.5. Asignación de edad	38

3.1.6. Retrocálculo	39
3.1.7. Crecimiento	40
3.1.8. Parámetros biológicos	45
3.2. Capturas y distribución etaria del tiburón azul en el Atlántico sudoccidental	45
3.2.1. Incidencia en las pesquerías de palangre.....	45
3.2.2. Distribución etaria	47
4. Discusión.....	52
4.1. Edad y crecimiento en el tiburón azul	52
4.1.1. Precisión en la lectura	52
4.1.2. Validación	52
4.1.3. Cambio de ángulo y talla de nacimiento	53
4.1.4. Retrocálculo	55
4.1.5. Crecimiento	56
4.1.5. Diferencias regionales en el crecimiento del tiburón azul.....	63
4.2. Incidencia del tiburón azul en las capturas de palangre en el Atlántico sudoccidental....	63
4.2.1. Distribución de edades	63
4.2.2. Capturas entre flotas.....	64
4.2.3. Manejo y conservación.....	66
4.2.4. Consideraciones sobre el ordenamiento del tiburón azul en el Atlántico Sur	68
5. Conclusiones y perspectivas.....	70
6. Referencias bibliográficas	72
ANEXO.....	87

Resumen

Los estudios de edad y crecimiento son esenciales para el conocimiento de importantes aspectos relacionados con la historia de vida de los organismos. Los mismos proporcionan la información biológica básica para la realización de análisis más complejos que permiten conocer y estimar tendencias poblacionales, vulnerabilidad frente a la explotación pesquera y el estado actual de los stocks; los cuales a su vez permiten la elaboración de planes de manejo y conservación de los recursos. En el presente trabajo se analizó la edad y el crecimiento del tiburón azul (*Prionace glauca*) mediante la lectura de bandas de crecimiento en vértebras. Las muestras fueron obtenidas por observadores científicos a bordo de buques palangreros operando en el Atlántico sudoccidental entre 2009 y 2013. Fueron analizadas 818 vértebras, de las cuales 428 correspondieron a machos (66-264 cm largo horquilla, LH) y 390 a hembras (64-233 cm LH). Las vértebras presentaron el patrón característico de bandas opacas (hipermineralizadas) y translúcidas (hipomineralizadas) alternadas, siendo más visibles sobre la *intermedialia* del cuerpo vertebral. El cambio de ángulo sobre el *corpus calcareum*, comúnmente asociado con el momento del nacimiento, presentó una gran variabilidad tanto en su ancho como en la presencia de marcas opacas, sugiriendo que parte del mismo podría estar formándose durante etapas tardías de la gestación. Los análisis de precisión indicaron consistencia entre lecturas y la ausencia de un sesgo sistemático en el conteo de bandas de crecimiento. De acuerdo con los análisis de borde e incremento marginal, las bandas de crecimiento tendrían una periodicidad anual, comenzando la formación de la banda opaca durante setiembre. Las edades mínimas y máximas observadas para machos y hembras fueron 0 y 17 años y 1 y 15 años, respectivamente. Se ajustaron cuatro modelos de crecimiento (von Bertalanffy, von Bertalanffy en dos fases, Gompertz y Logístico) tanto a los datos observados ($n = 818$) como retrocalculados ($n = 5\ 855$). Debido a la ausencia de ejemplares de clase de edad 0 en las muestras, los modelos ajustados a datos retrocalculados fueron considerados como biológicamente más representativos del crecimiento de *P. glauca*. El modelo con mejor ajuste fue von Bertalanffy, indicando diferencias entre el crecimiento de machos ($L_{\infty} = 291$ cm LH, $k = 0,102$ año⁻¹, $L_0 = 34,7$ cm LH) y hembras ($L_{\infty} = 283$ cm LH, $k = 0,106$ año⁻¹, $L_0 = 34,8$ cm LH). En comparación con otros estudios en el Atlántico Sur, los coeficientes de crecimiento (k) estimados en este trabajo fueron menores, sugiriendo un crecimiento más lento y edades de primera madurez más tardías (8 y 7 años para machos y hembras, respectivamente). Sin embargo, dada la diversidad de metodologías implementadas entre estudios, no fue posible determinar si las diferencias halladas reflejan poblaciones con diferentes características de historia de vida. La estructura etaria de las capturas de *P. glauca* en el Atlántico sudoccidental por buques palangreros indicó una alta dominancia de juveniles y sub-adultos (0 a 6 años de edad). Dicha estructura no mostró un patrón claro en función de la latitud, pero sí en función de la temperatura superficial del mar. Dentro de la zona económica exclusiva uruguaya, la composición

etaria varió estacionalmente, siendo dominante en las capturas el componente juvenil y sub-adulto durante otoño-invierno, y el adulto durante la primavera y principalmente el verano. La alta incidencia de juveniles en las capturas representa un potencial riesgo en términos de manejo pesquero, dado que los juveniles constituyen el componente de mayor influencia sobre el crecimiento poblacional. Esta realidad, en conjunto con una madurez sexual más tardía, podría comprometer la capacidad de la población de compensar la remoción de individuos por explotación pesquera. Por estos motivos, sería conveniente llevar a cabo una evaluación del estado actual del stock. Dado el grado de incertidumbre acerca del ordenamiento poblacional del tiburón azul en el Atlántico Sur, es fundamental dirigir esfuerzos hacia áreas de investigación como el monitoreo satelital y genética, a fin de determinar la estructuración genética e identificar unidades de manejo pesquero que permitan desarrollar planes de manejo y políticas de conservación y aprovechamiento sustentable.

Abstract

Age and growth studies are essential for the understanding of important biological aspects related to organism's life history. The knowledge gained by these studies constitutes the basic biological information needed for conducting more complex analysis such as demographic analysis and stock assessments, which at the same time are essential for developing appropriate management plans and conservation actions. In the present study age and growth of the blue shark (*Priocance glauca*) was investigated by reading growth marks in vertebrae. All samples were collected by scientific observers on board longline fishing vessels operating in the southwestern Atlantic Ocean between 2009 and 2013. A total of 818 vertebrae were analyzed, comprising 428 males (66-264 cm fork length, FL) and 390 females (64-233 cm FL). All vertebrae showed the characteristic pattern of alternating opaque and translucent growth bands, although they were more visible in the *intermedialia*. The angle change over the *corpus calcareum*, commonly associated to birth, showed a large variability in its width and the presence of opaque bands, suggesting that its formation may start during late stages of gestation. Precision analysis showed no systematic bias between readings. Edge and marginal increment analysis indicated that the growth bands are formed annually, with the opaque band starting to form around September. Minimum and maximum empirical ages were 0 and 17 years and 1 and 15 years for males and females, respectively. Four growth models (von Bertalanffy, two phase von Bertalanffy, Gompertz and Logistic) were adjusted to both observed (n = 818) and back-calculated (n = 5 855) data, but due to the lack of samples within the 0 age class, models adjusted to back-calculated data were considered to be more biologically representative of *P. glauca* growth. The von Bertalanffy growth model was the best fitted, indicating slight differences between males ($L_{\infty} = 291$ cm LH, $k = 0,102$ año⁻¹, $L_0 = 34,7$ cm LH) and females ($L_{\infty} = 283$ cm LH, $k = 0,106$ año⁻¹, $L_0 = 34,8$ cm LH) growth. Growth coefficient (k) estimates were lower than those previously

reported in the South Atlantic, suggesting lower growth rates and older ages at median maturity (8 and 7 years for males and females, respectively). However, given the different methodologies applied among studies, it is not possible to determine if these differences are the result of populations with different life history traits. Age structure of *P. glauca* captured by longline fishing vessels over the southwestern Atlantic was highly dominated by juveniles and sub-adults (0 to 6 years). Age distribution of captures did not show any clear pattern regarding latitude. Adults were only dominant at water surface temperatures higher than 22°C. Within Uruguayan national waters, age structure of captures showed a seasonal variation, being juveniles and sub-adults the main component during autumn-winter and adults in spring and mainly during summer. The high dominance of juveniles and sub-adults over total blue shark catches rise some concern from a management perspective as this is the component with the largest influence over population growth. This fact, along with older ages at median maturity might compromise the population capacity to withstand sustained levels of fishing exploitation. For these reasons, conducting a local stock assessment may be convenient in order to evaluate the population status. Finally, given the high levels of uncertainty regarding blue shark population structure in the South Atlantic, satellite telemetry and genetic studies are needed in order to better understand the genetic structure and connectivity of blue sharks among different regions, as well to determine the number of stocks present. This information is essential for developing management plans and conservation policies.

1. Introducción

1.1. Estudios de edad y crecimiento

Los estudios de edad y crecimiento (EyC) representan una herramienta básica y esencial para comprender importantes aspectos relacionados con la historia de vida de los organismos (Campana et al. 2001; Panfili et al. 2002; Goldman et al. 2012). Estos estudios permiten estimar aspectos claves de la biología de las especies, tales como tasas de crecimiento, longevidad, tallas de nacimiento, tallas máximas, tasas de mortalidad, edad de madurez reproductiva; y a su vez proporcionan la información biológica básica necesaria para la realización de estudios más complejos y holísticos, como los son los análisis de riesgo ecológico (Cortés et al. 2010), los análisis demográficos estructurados por edad (Aires da Silva & Gallucci 2007; Booth et al. 2011) y las evaluaciones de stock (Walker 1994; Cortés 1998; Cortés et al. 2014).

En el ambiente acuático, y particularmente en peces, los estudios de EyC han sido típicamente abordados por medio de 3 métodos: la interpretación de patrones y cambios estructurales (marcas de crecimiento) en estructuras calcificadas del pez (esclerocronología), el análisis de distribución de frecuencias de tallas, y el marcaje y recaptura de individuos (Cailliet et al. 1983a; Campana 2001; Panfili et al. 2002). De estos tres métodos, sólo el primero es considerado como un método directo para la estimación de edad. La esclerocronología se refiere esencialmente a la reconstrucción de la vida pasada de los organismos por medio del estudio de sus estructuras duras, o calcificadas (Panfili et al. 2002). Sin embargo, no todas las estructuras calcificadas son útiles para este tipo de estudio. Las mismas deben tener la potencialidad de crecer durante la totalidad del ciclo vital del organismo y ser capaces de producir patrones estructurales periódicos, o cuasi periódicos, como consecuencia de cambios estructurales y/o procesos diferenciales de biomineralización a lo largo del tiempo (Cailliet et al. 1983a; Clement 1992; Gelsleichter 1998; Panfili et al. 2002).

1.2. Edad y crecimiento en condriictios

Si bien la noción de la estimación de edad a partir de estructuras calcificadas se remonta varios siglos en el pasado, esta rama de la ciencia tomó particular relevancia a partir de fines del siglo XIX e inicios del siglo XX, enfocándose inicialmente en el estudio de peces óseos por medio de la interpretación de marcas de crecimiento en escamas, huesos y otolitos (Panfili et al. 2002). La implementación de este abordaje en peces cartilagosos

(Condrictios) no comenzó hasta mediados del siglo XX con trabajos pioneros como los de Ishiyama (1951) y Daiber (1960) en rayas, y Haskell (1949), Holden & Meadows (1962), Aasen (1963) y Parker & Stott (1965) en tiburones. A diferencia de los peces óseos, los condrictios carecen de un esqueleto osificado, poseen otolitos de tamaño extremadamente reducido y sus dentículos no crecen con la edad, por lo que el estudio de EyC dentro de este grupo taxonómico requirió el uso de otras estructuras calcificadas alternativas. Los primeros trabajos esclerocronológicos en condrictios se basaron casi exclusivamente en la lectura, conteo e interpretación de marcas de crecimiento en vértebras (*e.g.* Haskell 1949; Ishiyama 1951; Aasen 1963; Parker & Stott 1965, Stevens 1975) y en la actualidad continúan siendo las estructuras más ampliamente utilizadas (Goldman 2005; Cailliet et al. 2006; Goldman et al. 2012). No obstante, dependiendo de las características fisiológicas y de historia de vida de las distintas especies, estas estructuras no necesariamente son útiles o adecuadas para el estudio. Por tales motivos, también se han utilizado alternativamente otras estructuras como espinas dorsales, espinas caudales (en rayas) y arcos neurales (Goldman 2005; Goldman et al. 2012).

En 1921 Ridewood publicó una extensa monografía en la que trata en detalle la calcificación en vértebras de un amplio número de especies de condrictios. En la misma, si bien fuera del enfoque principal de su trabajo, el autor menciona la presencia de anillos calcificados concéntricos en los cuerpos vertebrales de las distintas especies, y sostiene que la deposición de los mismos es centrífuga, siendo los anillos o zonas de crecimiento más externos, los más recientes. Tiempo más tarde estas mismas características llevaron a la consideración de los cuerpos vertebrales como una herramienta potencial para la estimación de edad en tiburones y rayas (Haskell 1949; Ishiyama 1951). A nivel del esqueleto, los condrictios presentan tres tipos de calcificación: prismática, globular y areolar, de las cuales la última sólo ocurre en las vértebras (Ørvig 1951; Kemp & Westrin 1979; Dean & Summers 2006). En estas estructuras, la deposición de hidroxapatita (fosfato de calcio, $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) ocurre a nivel de la matriz extracelular en una forma singular (areolar) que da como resultado la formación concéntrica y rítmica de discontinuidades en la composición mineral (marcas de crecimiento; Ridewood 1921; Cailliet & Radtke 1987; Clement 1992; Dean & Summers 2006, Porter et al. 2006). El resultado de esto es una estructura que presenta anillos alternados con un mayor o menor grado de calcificación y de diferentes propiedades ópticas que se repiten periódicamente a medida que la misma crece (Ridewood 1921; Kemp & Westrin 1979; Clement 1992;

Gelsleichter 1998). Estos patrones estructurales periódicos son el reflejo de cambios en la tasa de crecimiento del organismo (Gelsleichter 1998), la cual a su vez se encuentra influenciada por factores ambientales (bióticos y abióticos; *e.g.* depredación, productividad, temperatura) y endógenos (ontogenéticos y endócrinos; Natanson & Cailliet 1990; Clement 1992; Gelsleichter 1998; Panfili et al. 2002). Natanson & Cailliet (1990) demostraron que en *Squatina californica* la formación de anillos de crecimiento se hallaba relacionada con el crecimiento somático pero no con un marco temporal definido, resaltando la importancia de validar la periodicidad de la formación de dichas marcas de crecimiento como paso previo a cualquier tipo de interpretación e inferencia. Por lo tanto, si bien ciertas estructuras calcificadas actúan potencialmente como registros o testigos temporales, las mismas deben ser decodificadas a fin de extraer la información relevante y útil (Panfili et al. 2002; Goldman et al. 2012).

Al igual que la mayoría de los condriktios, los tiburones presentan en general una combinación de rasgos de historia vida que los vuelven altamente vulnerables a la sobrepesca. En comparación a los peces óseos, la baja fecundidad, crecimiento lento, madurez tardía y largos ciclos reproductivos, hacen a las poblaciones de tiburones sumamente susceptibles a la sobreexplotación y propensas al colapso (Hoenig & Gruber 1990; Stevens et al. 2000; Field et al. 2009). Además, sus bajas tasas de crecimiento poblacional sugieren que estos organismos exhiben respuestas compensatorias lentas, lo cual implica que su recuperación requiera largos períodos de tiempo, incluso en ausencia total de pesca (Smith et al. 1998; Campana et al. 2008). Esta realidad, en conjunto con la alta incidencia de especies de tiburones en diversas pesquerías a nivel global ha generado gran preocupación en el ámbito científico respecto al estado de conservación de las poblaciones de tiburones (Dulvy et al. 2008; Ferretti et al. 2008; Cortés et al. 2010; Worm et al. 2013) y de las potenciales consecuencias a nivel ecosistémico de su colapso (Stevens et al. 2000; Kitchel et al. 2002; Ferretti et al. 2010). No obstante, la falta de conocimiento sobre de la biología y ecología de muchas especies de tiburones frecuentemente impide cuantificar el impacto que las pesquerías ejercen sobre las poblaciones, dificultando las evaluaciones y la elaboración de medidas de conservación y manejo (Cortés 1998; ICCAT 2007, 2009; Camhi et al. 2008; Cortés et al. 2010). Estas prácticas son fundamentales para la perpetuación de las poblaciones en el tiempo, así como para garantizar un uso sustentable de aquellas especies que constituyen un recurso para el ser humano.

En este contexto, los estudios de EyC representan una herramienta extremadamente útil, proporcionando información biológica básica de las especies para el desarrollo de estudios más complejos y holísticos que evalúen sus estados actuales de conservación. Desde los trabajos pioneros hasta la actualidad, los estudios de EyC han incrementado considerablemente en número (Cailliet 1990; Cailliet & Goldman 2004; Cailliet et al. 2006; Goldman et al. 2012), aportando información biológica sustancial de un extenso número de especies de tiburones (entre otros condriictios) y cubriendo un gran espectro taxonómico y biogeográfico. Esta extensa producción científica ha permitido un importante avance en el conocimiento de la biología de diversas especies de elasmobranquios, proporcionando a su vez información sustancial necesaria para la elaboración de planes de manejo sustentable y políticas de conservación (Goldman et al. 2012).

1.3. Objeto de estudio

El tiburón azul (*Prionace glauca*, Linnaeus 1758) es una especie oceánica epipelágica perteneciente a la familia Carcharhinidae (Orden Carcharhiniformes; Fig. 1a). Es considerado como la especie más abundante y ampliamente distribuida entre los tiburones, encontrándose en todos los océanos entre los 60°N y los 50°S (Nakano & Stevens 2008; Ebert et al. 2013; Fig. 1b), siendo más abundantes a mayores latitudes (Strasburg 1958; Nakano & Seki 2003).

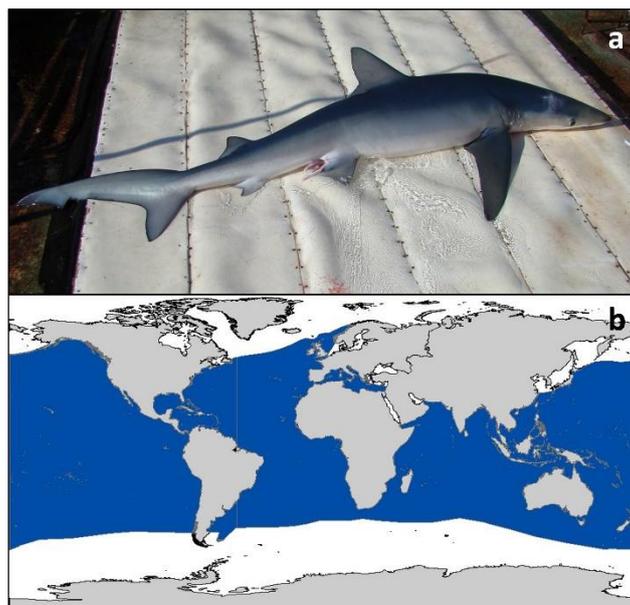


Figura 1. (a) Tiburón azul (*Prionace glauca*) (Foto: R. Forselledo). (b) Mapa de distribución del tiburón azul.

Prionace glauca presenta un modo de reproducción vivípara placentaria (Pratt 1979, Legat & Vooren 2008), y con un tamaño promedio de 34-37 embriones por camada en el Océano Atlántico y un período de gestación de entre 9 y 12 meses (Pratt 1979; Mejuto & García-Cortés 2005; Montealegre-Quijano 2007), es una de las especies de tiburones más productivas del mundo (Cortés 2002; Aires da Silva & Gallucci 2007; Cortés 2008).

Debido a su gran abundancia, amplia distribución y carácter oceánico, suele ser la especie de tiburón mayormente capturada por las pesquerías industriales de palangre, llegando a representar niveles sustanciales de la captura total de tiburones, e incluso de la captura total (Bonfil 1994; Nakano & Seki 2003; Camhi et al. 2008; Mas 2012; Clarke et al. 2014). Globalmente, esta especie es mayoritariamente capturada en forma incidental por las flotas palangreras, aunque dependiendo de fluctuaciones en los mercados (Domingo 1997; Hazin et al. 2008) y épocas de baja abundancia o rendimiento de las especies de mayor valor comercial (Amorim et al. 1998; Aires da Silva et al. 2008), puede convertirse en una especie objetivo al menos durante ciertos períodos del año. Algunos mercados locales para el consumo de carne de tiburón azul han surgido en los últimos años, incluyendo a España y Brasil, lo cual representa un incentivo directo para capturar a esta especie (Clarke et al. 2014). Según las capturas anuales reportadas a la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura) la tendencia general de las capturas en la última década es creciente, siendo los niveles de captura para los años 2009-2013 de 73 193 t, 92 708 t, 114 829 t, 117 606 t y 117 724 t, respectivamente (FAO 2015). A parte del incentivo económico dado por el comercio de su carne, las aletas de tiburón constituyen otro ítem de importancia comercial, el cual es económicamente más rentable (Camhi et al. 2008). De acuerdo con Clarke et al. (2006), el tiburón azul representa la especie principal en el mercado de aletas de tiburón de Hong Kong, constituyendo el 17% de dicho mercado. Aunque ya han transcurrido varios años desde el trabajo de Clarke et al. (2006), debido a la escasa regulación del aleteo de tiburones especialmente en aguas internacionales (Clarke et al. 2014) y a la gran demanda del mercado, no hay razones *a priori* para creer que estas cifras hayan disminuido.

Debido a la alta frecuencia de ocurrencia en las pesquerías y a sus elevados números de captura, el tiburón azul es probablemente la especie de tiburón más ampliamente estudiada, existiendo numerosos trabajos enfocados a diversos aspectos de su ecología e historia de vida (*e.g.* Hazin et al. 1994a; Skomal & Natanson 2003; Francis & Duffy 2005; Nakano & Stevens 2008; Campana et al. 2011; Montealegre-Quijano et al. 2014), así

como a su interacción con diversas pesquerías (*e.g.* Domingo 2002; Aires da Silva et al. 2008; Mandelman et al. 2008; Carvalho et al. 2011). De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), el tiburón azul se encuentra clasificado como una especie “Casi Amenazada” a nivel global (Stevens 2009). Sin embargo, existe una marcada desproporcionalidad en el grado de conocimiento de la biología y ecología de esta especie entre regiones. Tal es el caso entre el Atlántico Norte y Sur.

En el Atlántico Norte el extenso programa de marcado y recaptura Cooperative Shark Tagging Program (CSTP) de la National Marine Fisheries Service (USA) ha proporcionado evidencia considerablemente robusta sobre la existencia de un único stock o unidad de manejo en la región (Kohler et al. 2002; Kohler & Turner 2008). Kohler & Turner (2008) resumieron la información derivada del CSTP entre 1962 y el 2000 en donde de un total de 91 450 individuos marcados fueron recapturados 5 410. Los resultados de este trabajo demuestran la gran capacidad migratoria de la especie, superando incluso los 6 500 km y siendo capaz de efectuar migraciones transatlánticas; y la existencia de una marcada segregación espacial por tallas y sexos dentro de la región. En base a sus resultados y a estudios anteriores Kohler & Turner (2008) sugirieron la existencia de un único stock en el Atlántico Norte, donde el apareamiento y fertilización ocurrirían principalmente en el Oeste del Atlántico, mientras que la parición y área de cría se verían confinados principalmente al extremo Oriental del Atlántico y occidente del Mar Mediterráneo. Otros estudios también demostraron la gran capacidad migratoria del tiburón azul en el Atlántico Norte, tanto mediante marcado convencional (Stevens 1976; Queiroz et al. 2005; Green et al. 2009), como telemetría satelital (Campana et al. 2011; Vandeperre et al. 2014). Existen unos pocos registros de individuos realizando migraciones transecuatoriales (Stevens 1990; Kohler et al. 2002; Kohler & Turner 2008) pero se cree que la especie conformaría stocks independientes entre hemisferios (Kohler & Turner 2008; Nakano & Stevens 2008).

En contraste con el estado de conocimiento en el Atlántico Norte, la limitada información recabada hasta la fecha dentro del Atlántico Sur impide aún conocer el ordenamiento de la especie dentro de la región, así como el número de stocks presentes. El ciclo reproductivo del tiburón azul dentro del Atlántico sudoccidental aún no es del todo claro. Algunos investigadores sugieren la existencia de un único stock reproductivo (Hazin et al. 1994a, 2000; Montealegre-Quijano 2007; da Silva et al. 2010), mientras que otros

sugieren la existencia de dos stocks (Amorim 1992; Legat 2001; Legat & Vooren 2004). El modelo de Hazin et al. (1994, 2000) propusieron una migración en sentido horario a lo largo del ciclo, ocurriendo la cópula en la región sur-este de Brasil entre primavera y verano (octubre-marzo), y la fertilización aproximadamente tres meses más tarde en la región nor-este de Brasil entre verano y otoño (enero-junio). Hazin et al. (2000) sugirieron además que las hembras migrarían hacia el Este, pasando los primeros meses de la gestación a bajas latitudes sobre las costas de África, como ha sido propuesto también por Castro & Mejuto (1995). Finalmente, Hazin et al. (2000) sostienen que la parición ocurriría a altas latitudes entre la costa Sur de África y la Zona de Convergencia Subtropical. Por su parte, Amorim (1992) propuso la existencia de otro stock ubicado en la región sur-este Sur de Brasil (20-33°S y 39-50°W), dónde ocurren tanto la cópula como la fertilización y la gestación. El autor menciona que la fertilización ocurriría inmediatamente luego de la cópula y que la parición se llevaría a cabo en un área desconocida. No obstante, de existir cierta analogía con el ciclo reproductivo en el Atlántico y Pacífico Norte (Nakano & Seki 2003; Kohler & Turner 2008; Nakano & Stevens 2008), el área de parición podría hallarse a latitudes más altas de las consideradas en el estudio. Legat & Vooren (2004) comparten el modelo propuesto por Amorim (1992) pero sugieren además la existencia de áreas de parición y cría al sur-oeste de África. Claramente, el panorama no es aún del todo preciso y más información es necesaria para determinar el número de stocks y su ordenación dentro del Atlántico sudoccidental. Recientemente, Teixeira (2011) estudió la estructuración genética poblacional de *P. glauca* en aguas brasileñas (Rio Grande do Sul, São Paulo y Rio Grande do Norte) en base a la región control mitocondrial. Si bien las frecuencias haplotípicas sugirieron una estructuración poblacional moderada entre regiones, el autor concluyó que el flujo génico era suficiente como para que la especie constituyera una única unidad poblacional, al menos dentro de las áreas consideradas. No obstante, información sobre otras áreas del Atlántico son necesarias para comprender la estructuración genética de *P. glauca* y asegurar la existencia de un único stock dentro de la región.

En lo que respecta a estudios de EyC en *P. glauca*, casi la totalidad de los mismos provienen del hemisferio Norte (Océano Atlántico: Stevens 1975; Silva et al. 1996; Henderson et al. 2001; MacNeil & Campana 2002; Skomal & Natanson 2003; Océano Pacífico: Cailliet et al. 1983b; Tanaka et al. 1990; Nakano 194; Blanco-Parra et al. 2008; Briones & Armijos 2012; Mediterráneo: Megalofonou et al. 2009). En el hemisferio Sur,

Manning & Francis (2005) llevaron a cabo un estudio en aguas territoriales y adyacentes neozelandesas, mientras que en el Atlántico sólo se tienen antecedentes de una tesis de doctorado llevada a cabo en el sur-este de Brasil (Montealegre-Quijano 2007), un estudio en aguas tropicales al nor-este de Brasil (Lessa et al. 2004) y otro en aguas sudafricanas (Jolly et al. 2013). Por lo tanto, el conocimiento acerca de los patrones de crecimiento del tiburón azul dentro del Atlántico sudoccidental es muy reducido.

Esta realidad, en conjunto con la preponderancia de esta especie en las capturas y la diversidad de flotas palangreras industriales operando dentro de la región (Hazin et al. 2008), vuelve de especial interés el ampliar el conocimiento acerca de los rasgos de historia de vida de la misma. De esta forma, se podrá contar con información biológica básica para la evaluación de su estado de conservación regional y poder elaborar medidas eficientes que promuevan el uso sustentable del recurso. En este contexto, el presente trabajo plantea los siguientes objetivos e hipótesis:

1.4. Objetivo general

Estudiar el patrón de crecimiento del tiburón azul del Atlántico sudoccidental.

1.4.1. Objetivos específicos

- Caracterizar el crecimiento del tiburón azul mediante el ajuste de diversos modelos a los datos.
- Estimar distintos parámetros biológicos relacionados con la historia de vida de la especie, tales como la talla de nacimiento (L_{nac}), coeficiente de crecimiento (k), talla máxima asintótica (L_{∞}) y longevidad (T_{max}).
- Analizar espacio-temporalmente la estructura de edades por sexo dentro del área de estudio.

1.4.2. Hipótesis

- Las vértebras de *P. glauca* constituyen una estructura válida para la estimación de edad con periodicidad anual en la formación de marcas de crecimiento.
- La estructuración etaria de *P. glauca* presenta una segregación espacio-temporal dentro del área de estudio.

2. Materiales y métodos

2.1. Obtención de muestras

Las vértebras de tiburón azul fueron obtenidas a partir del Programa Nacional de Observadores a bordo de la Flota Atunera (PNOFA, DINARA) durante el período comprendido entre 2009 y 2013. Todas las muestras analizadas durante el presente estudio provinieron de ejemplares capturados dentro del Atlántico sudoccidental (34-47°S, 54-43°W; Fig. 2) por buques pesqueros cuyo arte de pesca fue el palangre pelágico de deriva. De un total de 840 ejemplares se extrajo un número variable de vértebras (4 a 7) de la región anterior del tronco, las cuales fueron preservadas congeladas hasta su procesamiento. Idealmente, los observadores obtuvieron las vértebras de la región inmediatamente por debajo de la base de la primera aleta dorsal. Sin embargo, la extracción en dicha ubicación se vio sujeta a la voluntad de los pescadores, y cuando no fue posible, las vértebras fueron extraídas de una región más próxima a la cabeza a fin de no dañar la pieza y comprometer su valor comercial.

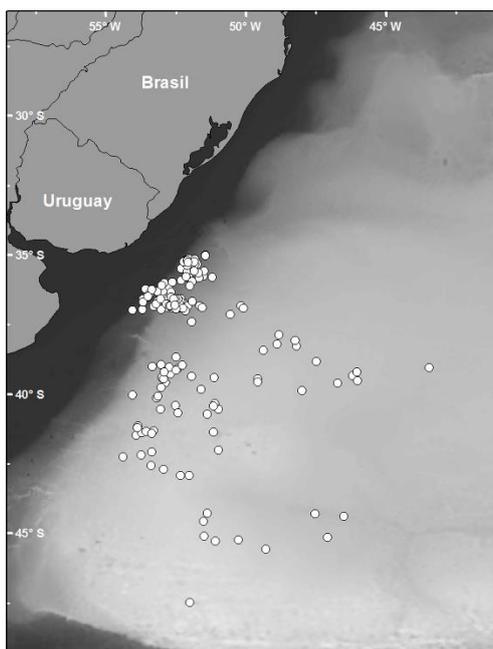


Figura 2. Ubicación geográfica de todos los lances de pesca en donde fueron capturados los ejemplares de tiburón azul (*Prionace glauca*) utilizados para el estudio de edad y crecimiento. El gradiente de grises hace referencia a la batimetría de acuerdo con la base de datos GEBCO (General Bathymetric Chart of the Oceans), en donde las tonalidades más claras representan aguas más profundas.

Cada individuo muestreado fue sexado y medido. Los observadores registraron el largo horquilla (LH) y/o largo precaudal (LPC) de los ejemplares según Compagno et al. (2005) tomando el contorno del cuerpo. En el presente trabajo el tipo de medida utilizada fue

LH, y todas las medidas en LPC fueron convertidas a LH en base a la siguiente expresión (Mas et al. 2014):

$$LH = 1,956 + 1,091(LPC) \quad (\text{Sexos combinados, } n = 8\,572, R^2 = 0,99, p \ll 0,01)$$

A lo largo de este trabajo, todas las tallas refieren a LH a menos que se especifique lo contrario. Los valores de largo horquilla (LH) reportados en este trabajo, a modo de comparación con otros trabajos, pueden convertirse a largo total (LT) según la ecuación (Mas et al. 2014):

$$LT = 1,631 + 1,201(LH) \quad (\text{sexos combinados, } n = 8\,391, R^2 = 0,987)$$

Adicionalmente se tomó de la base de datos del PNOFA la ubicación geográfica y temperatura superficial del mar (TS) para cada lance en que al menos un ejemplar hubiera sido muestreado. La TS fue calculada como el promedio entre la temperatura superficial del mar al inicio y fin de la calda e inicio y fin de la virada.

2.2. Procesamiento y acondicionamiento de muestras

2.2.1. Limpieza

Una vez en el laboratorio, las vértebras fueron descongeladas y el exceso de tejido conectivo y muscular fue removido con la ayuda de un bisturí. Posteriormente, cada grupo de vértebras correspondientes a un mismo ejemplar fueron separadas individualmente y preservadas en alcohol 95% hasta el momento de ser seccionadas. De cada muestra, una vértebra fue tomada al azar para ser seccionada.

2.2.2. Corte

Las vértebras fueron cortadas por su plano sagital utilizando una sierra doble con filo de diamante (IsoMet®), orientando el corte de forma tal de incluir el centro, o foco. Se hizo uso de separadores plásticos entre ambas sierras con el fin de controlar el espesor del corte. Luego de una serie de pruebas preliminares se determinó el espesor de corte óptimo para la visualización de bandas de crecimiento, el cual se mantuvo en torno a los 0.5 y 0.7 mm. Todas las muestras fueron cortadas con un espesor dentro de este rango.

2.2.3. Tinción y fijado

Posterior al corte, una de las mitades de cada muestra fue teñida utilizando el compuesto Cristal Violeta (Johnson 1979), dejando la mitad restante sin teñir. Finalizada la tinción

ambas mitades fueron colocadas en un mismo portaobjetos, rotuladas y fijadas con cemento (Cytoseal™ 60).

2.2.4. Deshidratación y deformación de muestras

Inmediatamente después del corte, e incluso luego de fijadas con el cemento, se observó que ambas mitades se deshidrataban rápidamente, deformándose y contrayéndose al punto de comprometer la lectura y registro de medidas morfométricas. Tres procedimientos experimentales fueron realizados a fin de evitar este inconveniente (Fig. 3).

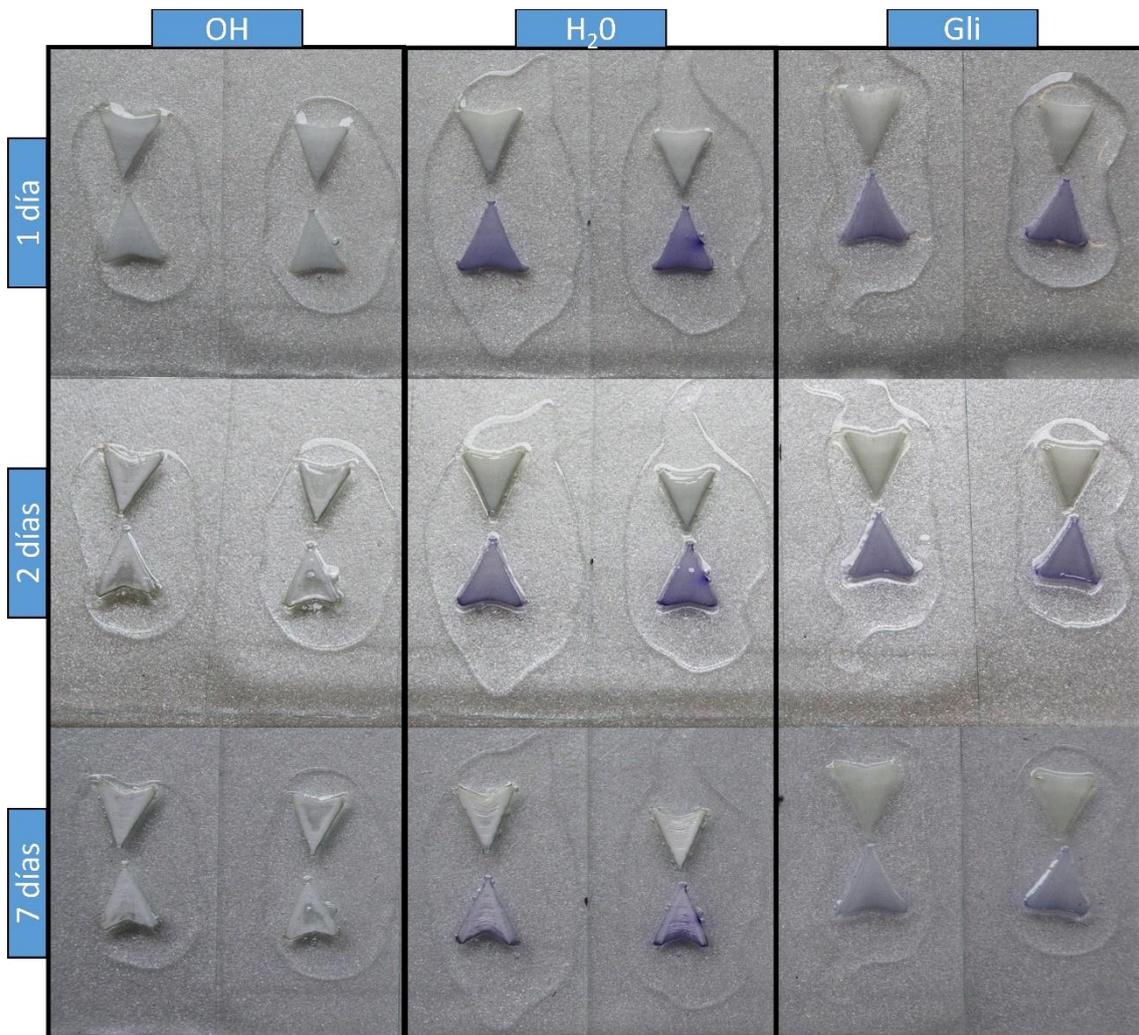


Figura 3. Estado de las secciones vertebrales del tiburón azul (*Prionace glauca*) luego de fijadas en cemento a lo largo del tiempo (1, 2 y 7 días después de aplicado el cemento). Las columnas se refieren a muestras sujetas a diversos tratamientos previo a la aplicación del cemento: OH (alcohol 95%), H₂O (agua destilada) y Gli (glicerina). Nótese el estado de deshidratación de las vértebras sometidas a OH y H₂O al cabo de 2 y 7 días de aplicado el cemento, respectivamente. Las vértebras embebidas en glicerina mantuvieron su integridad sin mostrar signos de deshidratación en forma permanente.

En primer lugar, se dejó reposar ambas secciones en alcohol 95% luego del corte y durante la tinción (en el caso de la mitad que no fue teñida). El reposo en alcohol no sólo eliminó por completo el color adquirido por la tinción, sino que luego de fijadas las muestras con el cemento, las mismas se deshidrataban y deformaban al cabo de 1 día de aplicado el pegamento (Fig. 3). Alternativamente se probó dejar en reposo las muestras en agua destilada o en glicerina, con la ventaja adicional de que ninguna de estas soluciones afecta la tinción. El reposo en agua destilada fue apenas más efectivo que el alcohol, y al cabo de 7 días las muestras presentaban signos de deshidratación. Por su parte, el reposo en glicerina conservó la integridad de las muestras y evitó su deshidratación en forma permanente (Fig. 3). En base a estos experimentos, todas las muestras se dejaron reposar entre 20 y 30 min antes de ubicarlas en el portaobjetos y fijarlas con el cemento. Cabe destacar que si bien la exposición a la glicerina no afectó seriamente la tinción, en muchos casos la intensidad de la misma se vio reducida.

2.3. Criterios de lectura y conteo en vértebras

La lectura y conteo de bandas de crecimiento, así como la toma de medidas morfométricas de cada vertebra, fue llevada a cabo mediante el uso de una lupa binocular (Olympus SZ61TR) con luz transmitida y cámara fotográfica (Olympus SC30) incorporada. Todas las muestras fueron observadas a una magnificación de 0,80X, excepto las de mayor tamaño (0,67X).

De acuerdo con Cailliet et al. (2006) se define a un par de bandas de crecimiento (“band pair”) como el conjunto de una banda (o anillo) opaco y fino, y uno translúcido y ancho (considerando condiciones de lectura bajo luz transmitida). En elasmobranquios, estas marcas suelen ser visibles sobre el *corpus calcareum* en los bordes laterales de la vértebra y a lo ancho de la *intermedialia*, y el conteo suele realizarse a nivel del *corpus calcareum* (Goldman 2005). Sin embargo, dado que las bandas de crecimiento no siempre fueron visibles sobre el *corpus calcareum*, las mismas fueron contadas específicamente sobre la *intermedialia*, considerando de todas formas la marcas sobre el *corpus calcareum* cuando éstas fueron visibles (Fig. 4). Las mitades teñidas no siempre resultaron en un mejor contraste de las bandas de crecimiento en comparación con sus contrapartes no teñidas. Por lo tanto, la lectura y medidas fueron efectuadas en cada caso en la mitad que se consideró que se apreciaba con más claridad. El conteo de bandas opacas sobre la mitad seleccionada fue corroborado de todos modos inspeccionando la otra mitad.

Cada vértebra fue leída dos veces por la misma persona, separadas en el tiempo y sin previo conocimiento sobre el sexo y talla del individuo, así como de lecturas anteriores. En el caso de no existir consenso entre la primera y segunda lectura se realizó una tercera, y de no haber acuerdo con ninguna de las lecturas anteriores la muestra fue descartada.

Dado que no siempre fue posible obtener las vértebras de exactamente el mismo lugar de la columna, dos ejemplares (70 y 71 cm) fueron analizados en mayor detalle realizándose la lectura de anillos de crecimiento en vértebras de diversas regiones de la columna con el fin de evaluar si el patrón de formación de anillos es común a toda la columna vertebral.

2.4. Toma de medidas en vértebras

Las medidas morfométricas fueron registradas mediante el software Cell-A y consistieron en (Fig. 4): 1) el radio vertebral (rV , distancia desde el foco hasta el margen externo de la vértebra a través del borde interno del *corpus calcareum*), 2) el radio al inicio de cada banda opaca de crecimiento (rB_i), 3) el ancho del par de bandas de crecimiento en formación (ABF) y 4) el ancho del último par de bandas completamente formado (AUB).

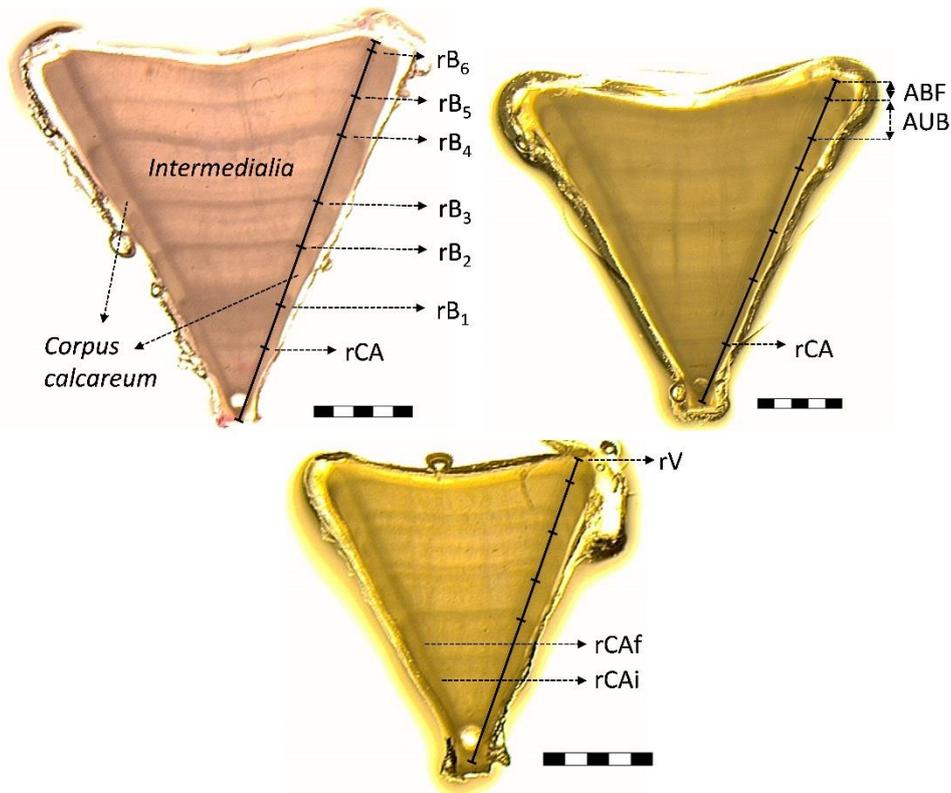


Figura 4. Medidas morfométricas tomadas en las vértebras de tiburón azul (*Prionace glauca*). rV : radio vertebral; rB_i : radio a la i -ésima banda de crecimiento; $rCAi$: radio al inicio del cambio de ángulo; rCA : radio al punto medio del cambio de ángulo; $rCAf$: radio al fin del cambio de ángulo; ABF: ancho de la banda de crecimiento en formación; AUB: ancho de la última banda de crecimiento completamente formada. En cada imagen la escala equivale a 2 mm.

En las vértebras de muchas especies de elasmobranquios se observa un leve cambio de ángulo (CA) sobre el *corpus calcareum*, el cual típicamente ha sido relacionado con el nacimiento (e.g. Cailliet et al. 2006). En las muestras analizadas, dicho CA fue observado en la mayoría de los casos, pero los puntos específicos de inicio y fin no siempre fueron evidentes. Por tal motivo, se decidió tomar el radio desde el foco hasta el punto medio aproximado del CA (rCA). En los casos donde el inicio y fin fueron discernibles, se registraron las respectivas medidas en una sub-muestra del total (rCAi y rCAf para inicio y fin, respectivamente).

2.5. Análisis de datos

2.5.1. Retrocálculo

La relación entre LH y rV fue analizada a fin de comprobar que la vértebra crece continuamente junto con el crecimiento somático de los ejemplares. Posteriormente, fue efectuado un análisis de covarianza (ANCOVA) para determinar si dicha relación difería o no entre sexos. La naturaleza de la relación entre LH y rV fue posteriormente utilizada para determinar el mejor modelo de retrocálculo para poder estimar tallas a edades previas (Francis 1990; Goldman & Musick 2006). De esta forma se logra aumentar la representatividad de clases de tallas más pequeñas a la hora de modelar el crecimiento del tiburón azul (Goldman et al. 2012; Smart et al 2012).

2.5.2. Precisión y exactitud

Beamish & MacFarlane (1983) y Campana (2001), entre otros, señalaron la importancia en los estudios de EyC de evaluar y presentar la precisión y exactitud del análisis. De acuerdo con estos autores se entiende como precisión el grado de repetitividad de un mismo resultado frente a lecturas sucesivas en un grupo de muestras; mientras que por exactitud se entiende el grado de fidelidad de la edad estimada, en base a la estructura en cuestión, con respecto a la edad real del individuo. La precisión del estudio fue evaluada mediante el método gráfico curvas sesgo-edad (Campana 1995), test estadístico de simetría (Evans-Hoenig test, Evans & Hoenig 1998) y mediante los índices de precisión porcentaje de error medio (IAPE [por sus siglas en inglés, Index of Average Percent Error], Beamish & Fournier 1981) y coeficiente de variación (CV, Chang 1982):

$$IAPE = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right] \times 100$$

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} \right] \times 100$$

donde N es el número de vértebras leídas, R el número de veces que cada vértebra fue leída, y X_{ij} es la i-ésima lectura de la j-ésima vertebra.

Por su parte, la exactitud fue evaluada mediante la validación indirecta de la periodicidad de la formación de anillos de crecimiento por medio del Análisis del Incremento Marginal (AIM) y análisis de borde (Cailliet et al. 2006). El AIM fue calculado según Conrath et al. (2002):

$$AIM = ABF/AUB$$

donde ABF es el ancho del par de bandas en formación y AUB es el ancho del último par de bandas completamente formado. El AIM fue analizado a escala trimestral y mensual. Dicho análisis se realizó agrupando las muestras correspondientes a individuos con entre 4 y 7 bandas de crecimiento. La elección de este subgrupo se realizó fundamentalmente para maximizar el número total de muestras de forma tal de cubrir lo mejor posible la escala temporal (trimestral y mensual) sin incluir grupos con demasiada diferencia en su número total de bandas de crecimiento. El ancho de cada banda mostró una considerable variación entre muestras (ver resultados), y si bien la tendencia general fue a la disminución del ancho promedio en relación a la banda de crecimiento anterior, esto no siempre fue el caso. Esta variabilidad presenta un potencial problema para el AIM, dado que dicho modelo asume que una banda completa de crecimiento dada será igual o menor a la inmediatamente anterior, asumiendo por tanto, valores aproximadamente entre 0 y 1. Este patrón teórico respecto al ancho de bandas de crecimiento fue congruente, en promedio, con lo observado en este trabajo para el tiburón azul, pero variable a nivel individual. Por tales motivos, además del AIM se decidió comparar a nivel temporal el ancho relativo de la banda de crecimiento en formación (ArBF) respecto al radio total de la vértebra. De este modo se elimina la dependencia de bandas anteriores, y se considera únicamente la variación del ancho de la banda de crecimiento en formación estandarizada por el radio vertebral.

2.5.3. Modelos de crecimiento

Si bien el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy (1938, VBGF [por sus siglas en inglés, von Bertalanffy Growth Function]) ha sido históricamente el modelo más ampliamente utilizado en los estudios de EyC en peces, algunos estudios advierten en la actualidad que para ciertas especies otros modelos de crecimiento se ajustan mejor a los datos (*e.g.* Carlson & Baremore 2005; Katsanevakis & Maravelias 2008). Aunque en algunos casos la elección de un modelo de crecimiento como “más apropiado” con respecto a otros puede depender de la naturaleza de los datos o de los criterios utilizados (estadísticos o no), no existe una razón *a priori*, más allá de su uso extensivo y común, para considerar que el modelo VBGF es el que mejor explica el crecimiento de una especie dada. Por estas razones, y siguiendo las recomendaciones de Cailliet et al. (2006), en el presente estudio se consideraron diversos modelos de crecimiento además del típicamente ajustado VBFG. A continuación se describen brevemente los modelos utilizados.

El modelo de VBGF tiene una derivación netamente biológica, en donde el crecimiento somático es consecuencia de un excedente energético como resultado de la interacción entre los dos procesos metabólicos fundamentales (anabolismo y catabolismo; von Bertalanffy 1938). De acuerdo con este modelo el crecimiento a través del tiempo sigue la expresión:

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)})$$

donde $L(t)$ es la talla al tiempo (o edad) t , L_{∞} es la talla máxima asintótica, t_0 es la edad teórica a la cual un individuo presenta una talla igual a 0, y k es el coeficiente de crecimiento (año^{-1}). Cailliet et al. (2006) señalaron la carencia de significado biológico del parámetro t_0 y recomendaron, en su lugar, una versión reparametrizada de este modelo en donde se incluye la talla de nacimiento (L_0):

$$L(t) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0)e^{-kt} ; \quad L_0 = L_{\infty}(1 - e^{kt_0})$$

La versión de dos parámetros de VBFG con L_0 fijo en base a información bibliográfica no fue utilizada, dado que este parámetro no necesariamente refleja la verdadera talla de nacimiento. El fijar este parámetro con el fin de disminuir los grados de libertad puede conllevar a sesgos en la estimación del resto de los parámetros de crecimiento (Pardo et al. 2013).

Soriano et al. (1992) propusieron una modificación del modelo original de VBGF al cual denominaron crecimiento en dos fases, o bifásico (TPGF, por sus siglas en inglés):

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-kA_t(t-t_0)})$$

donde L_{∞} , t_0 y k son los parámetros típicos del VBGF y A_t es un factor que genera el modo bifásico de crecimiento. A_t se expresa como:

$$A_t = 1 - \left(\frac{h}{(t - t_h)^2 + 1} \right)$$

siendo t_h la edad a la cual ocurre la transición entre las dos fases de crecimiento y h la magnitud de la máxima diferencia entre la estimación de $L(t)$ en el modelo VBGF y TPGF. Para este modelo, L_0 fue calculado en base a la ecuación:

$$L_0 = L_{\infty}(1 - e^{A_t k t_0})$$

El modelo de Gompertz (GGF, por sus siglas en inglés) y el modelo Logístico (LGF, por sus siglas en inglés) comparten con el tradicional modelo de VBGF el hecho de presentar un crecimiento de tipo asintótico, pero a diferencia de este último poseen un punto de inflexión. Estos modelos se expresan, respectivamente, según las ecuaciones:

$$L(t) = L_0 e^{G(1 - e^{-kt})}$$

$$L(t) = L_{\infty} / (1 + e^{-k(t-a)})$$

donde $G = \ln(L_{\infty}/L_0)$ y a es el punto de inflexión de la curva logística de crecimiento.

Para cada uno de los modelos se evaluó la existencia de un crecimiento diferencial entre sexos mediante el “Likelihood ratio test” (Zaar 1999). La comparación entre los modelos candidatos de crecimiento se realizó según el criterio de información de Akaike o AIC (Akaike 1973; Burnham & Anderson 2002). Este método de comparación de modelos no representa un test estadístico, ni garantiza hallar el modelo correcto, sino que en base al criterio de parsimonia evalúa el soporte empírico de cada uno de los modelos considerados frente a los datos (Burnham & Anderson 2002). El modelo con el menor valor de AIC (AIC_{\min}) fue seleccionado como el “mejor” modelo, o modelo de referencia, entre los considerados. De acuerdo con el criterio de Burnham & Anderson (2002) se calculó las diferencias de AIC de todos los modelos candidatos con respecto al modelo de referencia ($\Delta AIC = AIC_i - AIC_{\min}$) de forma tal de establecer el soporte empírico

relativo de cada modelo. Los pesos de AIC ($AICw$), entendidos como la probabilidad de seleccionar el modelo “correcto” dado el set de modelos candidatos (Burnham & Anderson 2002), fueron calculados según la expresión:

$$AICw_i = e^{(-0,5\Delta AIC_i)} / \sum_{k=1}^n e^{(-0,5\Delta AIC_k)}$$

en donde $AICw_i$ es el peso de AIC del modelo i y n es el número total de modelos candidatos.

Todos los modelos fueron ajustados por mínimos cuadrados no lineales utilizando la librería *nls* del paquete estadístico R (R Development Core Team, 2014). Los intervalos de confianza en la estimación de los parámetros de cada modelo fueron generados por medio de bootstrap con 1 500 iteraciones.

2.5.4. Estimación de parámetros biológicos

La talla de nacimiento (L_{nac}) fue estimada de forma independiente a través de la estimación del parámetro L_0 en los diferentes modelos que lo consideren (VBGF, TPGF, GGF), y a través del estudio morfométrico de vértebras de embriones e individuos en su primer año de edad. Se analizaron vértebras de embriones en busca del CA (asociado al nacimiento) y se midió el rV de los mismos. Esta información fue comparada con la distancia del CA con respecto al foco (rAC) en ejemplares ya nacidos, de forma tal de evaluar si existe un solapamiento entre el rango del radio total de las vértebras de embriones y el rAC. De esta forma, se determinó si existe una verdadera marca de nacimiento en *P. glauca* y a su vez buscó estimar indirectamente la talla de nacimiento de la especie en base a la relación *LH-VR*.

Los aspectos reproductivos de *P. glauca* no fueron tratados directamente en este trabajo. Sin embargo, la edad de madurez reproductiva (T_{mat}) fue estimada a partir de las tallas de madurez reportadas para una región aledaña por Montealegre-Quijano et al. (2014). De acuerdo con estos autores, el 50% de los machos y las hembras alcanzarían la madurez reproductiva en torno a los 180 y 171 cm, respectivamente.

La edad máxima empírica de *P. glauca* fue calculada directamente a partir del conteo de bandas de crecimiento en las vértebras. Por su parte, la longevidad teórica (T_{max}) fue calculada según Taylor (1958) y Ricker (1979) como la edad a la cual se alcanza el 95% de la talla máxima asintótica (L_{∞}):

$$T_{max} = t_o - \frac{\ln(1-0,95)}{k} \quad (\text{Taylor 1958})$$

$$T_{max} = 5 \frac{\ln(2)}{k} \quad (\text{Ricker 1979})$$

La tasa instantánea de mortalidad natural (M) fue estimada en base a las siguientes relaciones considerando tanto la longevidad teórica estimada, como la edad máxima observada a partir de la lectura de vértebras:

$$\ln(M) = 1,44 - 0,982 \ln(T_{max}) \quad \text{Hoenig (1983), Hewitt \& Hoenig (2005)}$$

$$M = 2,996/T_{max} \quad \text{Taylor (1960)}$$

El patrón de crecimiento y parámetros biológicos estimados fueron contrastados con aquellos reportados en la bibliografía para el hemisferio Norte y otras regiones.

2.5.5. Incidencia del tiburón azul en las pesquerías de palangre industrial y estructura etaria en el Atlántico sudoccidental

2.5.5.1. Incidencia en las pesquerías

Las capturas de tiburón azul fueron obtenidas de la base de datos del PNFOA. Se analizó el período comprendido entre 2009 y 2013, durante el cual operaron dos flotas palangreras: uruguaya (URU) y japonesa (JAP). La flota URU operó entre el 2009 y 2012 dentro de aguas jurisdiccionales e internacionales. Parte de esta flota tuvo como especie objetivo a los atunes (atún ojo grande *Thunus obesus*, atún aleta amarilla *T. albacares* y albacora *T. alalunga*) y pez espada (*Xiphias gladius*), mientras que un buque dirigió su esfuerzo al tiburón azul. La flota JAP operó casi exclusivamente en aguas territoriales uruguayas con un permiso de pesca experimental entre 2009 y 2011, y bajo contrato durante el 2013. Esta flota tuvo como especie objetivo el atún ojo grande. La profundidad de operación del palangre fue distinta para ambas flotas, siendo más profunda para JAP (95-210 m) y más superficial para URU (< 80 m). Detalles específicos de la maniobra de pesca de ambas flotas, así como de materiales del arte pesca y características de los buques fueron descritos anteriormente por Domingo et al. (2011) y Jiménez et al. (2009).

Para cada lance de pesca analizado se obtuvo la misma información descrita en la Sección 2.1. Todos los lances de pesca en donde al menos un tiburón azul fue capturado fueron mapeados mediante un sistema de información geográfico (SIG).

2.5.5.2. Estructura etaria

En base a la asignación de edades a través de la lectura de bandas de crecimiento en las vértebras analizadas, se construyeron claves de talla-edad considerando clases de tallas agrupadas en intervalos de 10 cm. Para de cada clase de talla se calculó el porcentaje de individuos dentro de la misma con diferentes clases de edades, de forma tal de establecer una distribución de probabilidad de que un individuo pertenezca a la clase de edad t dado que presenta una clase de talla l . Estas claves fueron posteriormente utilizadas para expandir la asignación de edad a la totalidad de tiburones azules capturados por ambas flotas (URU y JAP) de los cuales se obtuvo información de talla.

La estructura etaria del tiburón azul fue analizada para toda el área de estudio y en función de la captura total de cada flota. La flota uruguaya fue subdividida en 2 categorías de forma tal de diferenciar la fracción de la misma que capturó incidentalmente tiburones azules (URU-i) de la que dirigió su esfuerzo a la captura de dicha especie (URU-o).

La composición de edades en las capturas también fue analizada comparando los lances de pesca realizados sobre la región de plataforma externa y talud (profundidades de fondo $\leq 2\ 000$ m, RPT) y región oceánica (profundidades de fondo $> 2\ 000$ m), en función de la latitud (cada 2 grados entre los 34°S y los 44°S) y de la temperatura superficial del mar (TS).

Finalmente, se analizó la variación temporal en la estructura etaria del tiburón azul dentro de la zona económica exclusiva uruguaya (ZEEU) combinando las capturas de todas las flotas. La flota japonesa operó casi exclusivamente dentro de dicha zona, pero solamente durante el otoño e invierno, mientras que URU-o operó casi exclusivamente en aguas internacionales (Fig. 5). Por estos motivos, el análisis temporal de la estructura etaria en función de las flotas se realizó considerando únicamente JAP y URU-i durante otoño e invierno.

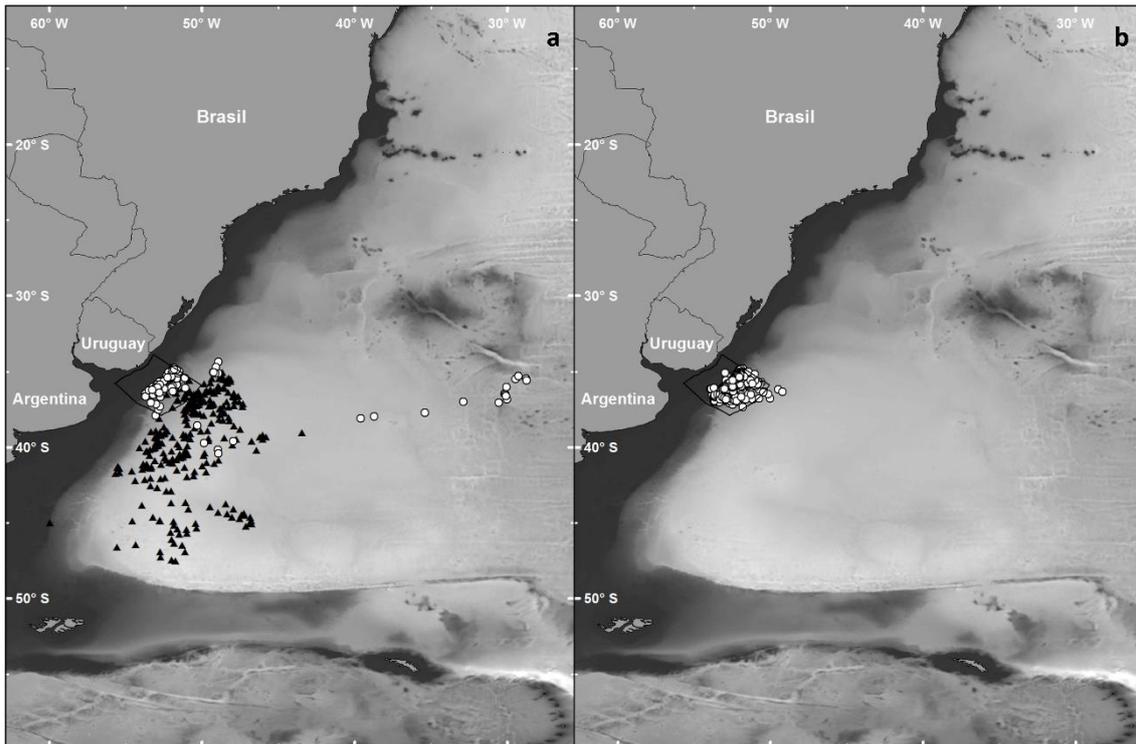


Figura 5. Posición geográfica de los lances de pesca realizados por las flotas palangreras uruguaya (a) y japonesa (b). Para la flota uruguaya, los triángulos negros hacen referencia a la fracción de la flota dirigida a la pesca del tiburón azul (*Prionace glauca*), y los círculos blancos a la fracción que captura tiburones azules de forma fortuita. El polígono negro representa la zona económica exclusiva uruguaya. El gradiente de grises hace referencia a la batimetría de acuerdo con la base de datos GEBCO (General Bathymetric Chart of the Oceans), en donde las tonalidades más claras representan aguas más profundas.

3. Resultados

3.1. Edad y crecimiento del tiburón azul

3.1.1 Datos generales

De un total de 840 vértebras procesadas, 22 (2,6%) fueron posteriormente descartadas del análisis debido a la imposibilidad de su lectura ($n = 4$) o la falta de información sobre la talla de los individuos ($n = 18$). Por tales motivos, el estudio de edad y crecimiento del tiburón azul se llevó a cabo en base a 818 vértebras, correspondiendo a 428 machos (66 – 264 cm) y 390 hembras (65 – 233 cm) (Fig. 6).

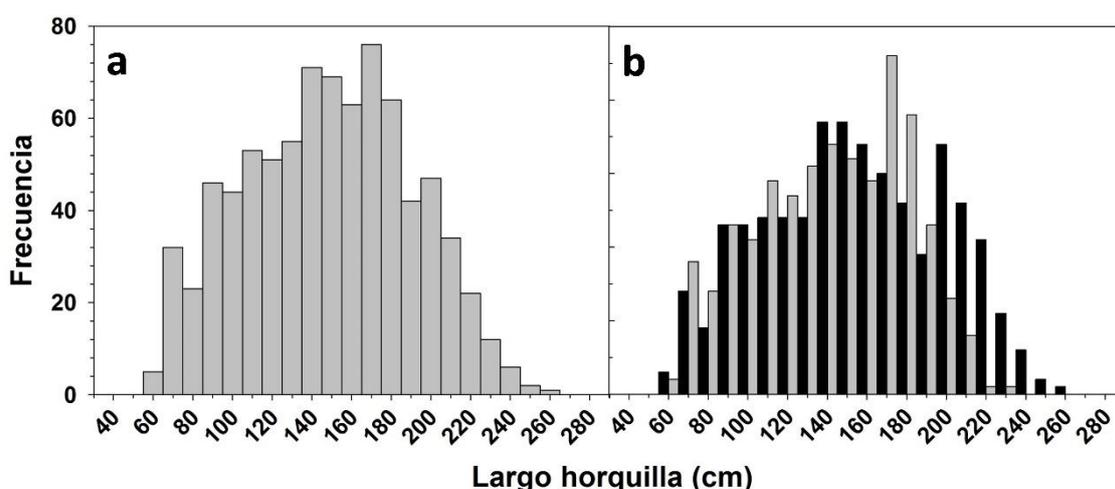


Figura 6. Histograma de tallas en clases de 10 cm de largo horquilla para el tiburón azul (*Prionace glauca*). (a) sexos combinados ($n = 818$), (b) machos (barras negras; $n = 428$) y hembras (barras grises; $n = 390$).

La relación entre el *LH* de los individuos mostró una tendencia lineal positiva con el radio vertebral (*rV*), hallándose diferencias significativas entre sexos (ANCOVA, $p < 0,05$; Fig. 7a). Sin embargo, una regresión polinómica de segundo orden ajustada a los mismos datos presentó un mejor ajuste ($R^2 = 0,96$ y $0,97$, $AIC = 5652,0$ y $5563,9$, para el modelo lineal y cuadrático, respectivamente), y no detectó diferencias significativas entre sexos (ANCOVA, $p > 0,05$; Fig. 7b). Este segundo ajuste también predijo razonablemente bien la relación entre el *LH* y *rV* de los embriones analizados (no incluidos en la regresión; Fig. 7b).

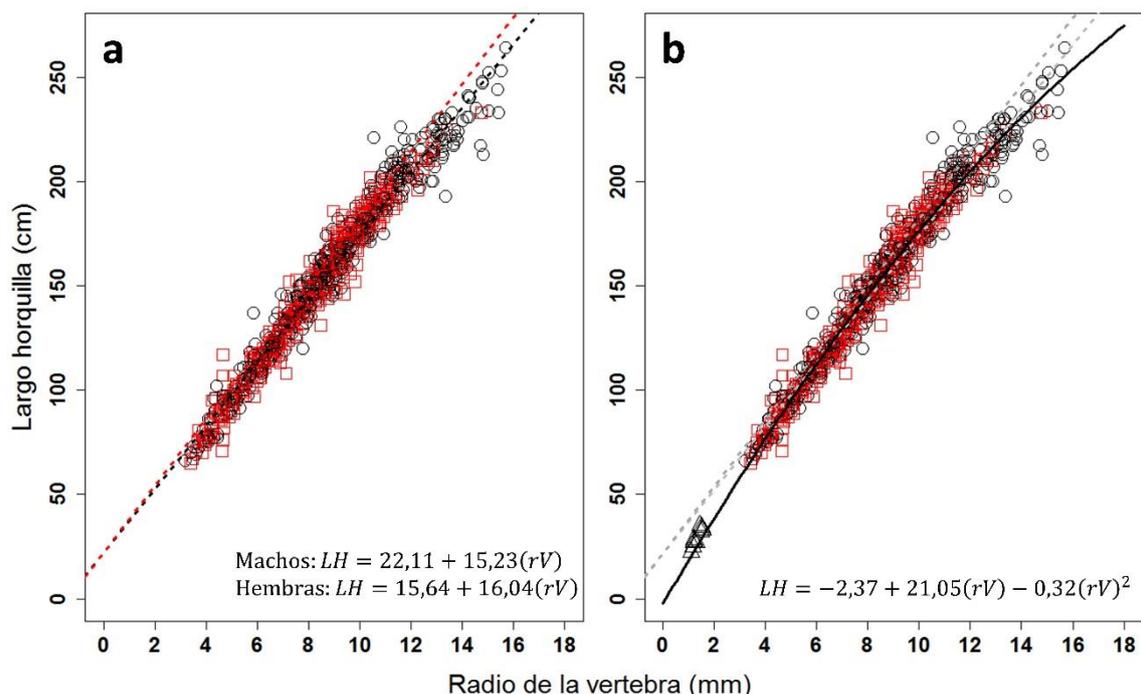


Figura 7. Relación entre el largo horquilla (LH) y el radio vertebral (rV) para el tiburón azul (*Prionace glauca*). (a) Ajuste lineal simple, donde se observan diferencias significativas a nivel del sexo (hembras ocn vértebras más grandes) (hembras: cuadrados rojos, machos: círculos negros; las líneas interrumpidas roja y negra indican la regresión correspondiente a cada sexo). (b) Ajuste polinómico de segundo orden (línea continua negra). El efecto del sexo no es significativo (línea negra). Se observa también como el ajuste polinómico, a diferencia del lineal (líneas interrumpidas grises), también predice razonablemente bien la relación entre LH y rV de los embriones (triángulos; no incluidos en el ajuste).

Esta relación positiva sugiere que las vértebras del tiburón azul crecen continua y gradualmente a lo largo de la vida de los individuos, lo cual hace de esta estructura una herramienta útil para estimar patrones de crecimiento, así como la edad de los ejemplares. La ecuación de dicha regresión polinómica se expresa a continuación:

$$LH = -2,37 + 21,05(rV) - 0,32(rV)^2$$

Sobre la base de esta relación cuadrática entre LH y rV se optó por utilizar el modelo de retrocálculo de Dahl-Lea cuadrático (Goldman & Musick 2006):

$$LH_i = LH_c \{ [a + b(rV_i) + c(rV_i)^2] / [a + b(rV_c) + c(rV_c)^2] \}$$

donde LH_i y rV_i son el largo horquilla y radio vertebral a la edad i , LH_c y rV_c el largo horquilla y radio vertebral al momento de la captura, y a , b y c son los parámetros de la regresión polinómica entre LH y rV.

3.1.2. Lectura e interpretación de vértebras

Las vértebras seccionadas presentaron el patrón característico alternado de bandas hipo e hiper-mineralizadas (translúcidas y opacas, respectivamente) a lo ancho de la *intermedialia* (Fig. 4), aunque la intensidad y espesor de las mismas fue variable entre muestras. Esto fue evidente tanto en las mitades teñidas como no teñidas. Los dos ejemplares (70 y 71 cm) en los que se analizó la columna vertebral entera mostraron el mismo patrón de bandas a lo largo de la columna, aunque el tamaño de las vértebras disminuyó progresivamente hacia la región caudal.

El cambio de ángulo (CA) no siempre fue claramente visible en las vértebras, y cuando lo fue, presentó características variables tanto en ancho como en la presencia de marcas opacas. De una sub-muestra de 328 vértebras, el CA fue apreciable en el 68,9% de los casos ($n = 226$). En los casos restantes el mismo fue muy sutil, siendo dificultosa la identificación precisa de su punto de inicio y fin. Entre las muestras en que el CA fue claramente visible también se observaron el número de marcas opacas presentes. Este número varió entre 0 (3,0%) y 3 (9,5%), siendo lo más frecuente 2 (55,6%) y 1 (31,9%) (Fig. 8). Cuando estuvieron presentes, estas marcas variaron en intensidad y espesor. La ubicación de las mismas pudo dividirse en 3 categorías: 1) aquellas ubicadas próximas o directamente sobre el inicio del CA (24,1%); 2) ubicadas en un punto intermedio entre el inicio y fin del CA (57,8%); y 3) ubicadas próximas o sobre el fin del CA (86,6%) (Fig. 8). En la Tabla 1 se presentan estadísticos del radio vertebral a las distintas zonas del CA (*e.g.* inicio, punto medio y fin).

De las 14 vértebras de embriones analizadas (22-35 cm) el rV mínimo y máximo fue de 1,090 y 1,550 mm, respectivamente. Los embriones de mayor tamaño (> 30 cm) presentaron valores de rV iguales o superiores al radio promedio al inicio del CA (rCA_i). La visualización del CA en las vértebras de embriones no fue aparente en ningún caso. Sin embargo, esto podría ser producto de la dificultad de su observación en vértebras tan pequeñas y el carácter poco conspicuo del CA estando lejos de estar completamente formado. Dos de los embriones analizados (33 y 34 cm, 1,550 y 1,500 mm rV) presentaron una clara marca opaca sobre su borde (Fig. 9), la cual podría corresponderse con la marca opaca asociada al inicio del CA descrita anteriormente.

Tabla 1. Medidas del cambio de ángulo (CA) en vértebras de tiburón azul (*Prionace glauca*) y estimación del largo horquilla (LH) al punto intermedio aproximado (rCA), inicio (rCA_i) y fin del CA (rCA_f) en base a $LH = -1,78 + 20,97(rV) - 0,31(rV)^2$. Los valores de rCA_i y rCA_f provienen de una submuestra del total de vértebras analizadas (n=226). d.e.: desvío estándar; C.V.: coeficiente de variación.

	Medidas (mm)				LH calculado (cm)		
	rCA	rCA _i	rCA _f	Ancho	rCA	rCA _i	rCA _f
n	819	226	226	226	818	226	226
Promedio	1,773	1,476	2,052	0,576	34,4	28,4	39,9
d.e.	0,173	0,167	0,186	0,102			
C.V.	0,098	0,113	0,090	0,177			
Min	1,338	1,051	1,557	0,287	25,7	19,9	30,1
Max	2,289	1,945	2,604	1,075	44,5	37,8	50,6

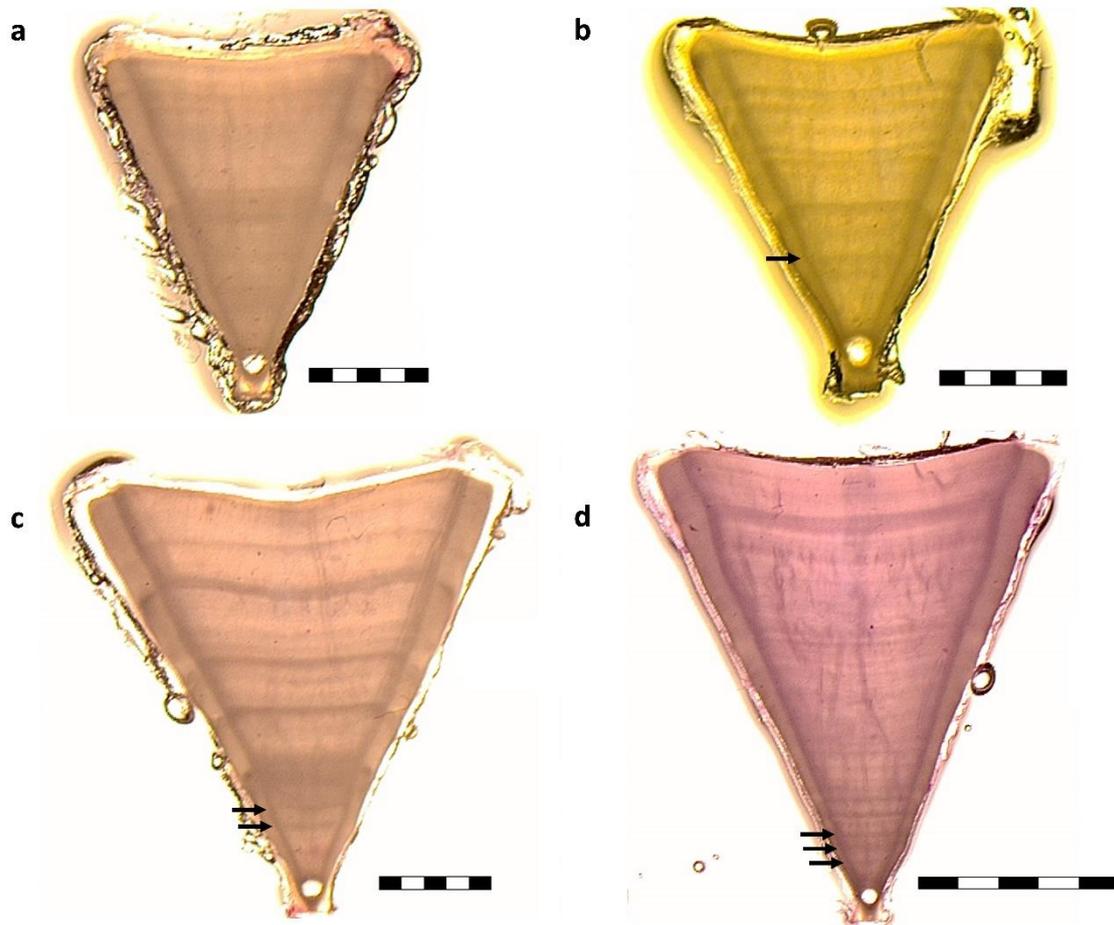


Figura 8. Cortes de vértebras de tiburón azul (*Prionace glauca*) con diversos números de marcas opacas dentro del cambio de ángulo. (a): sin marcas (109 cm LH; 5,885 mm rV; 0,80X); (b): una marca opaca (109 cm LH; 5,880 mm rV; 0,80X); (c): dos marcas opacas (152 cm LH; 8,211 mm rV; 0,80X); (d): tres marcas opacas (203 cm LH; 12,272 mm rV; 0,67X). Las escalas equivalen a 2 mm (a, b, c) y 5 mm (d).

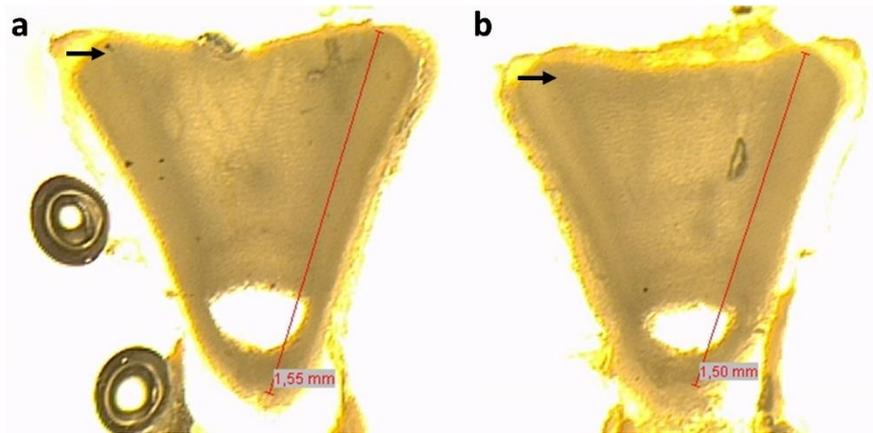


Figura 9. Cortes de vértebras de embriones de tiburón azul (*Prionace glauca*) presentando una marca opaca en su borde (flechas negras). Las líneas señalan el radio vertebral (rV). (a) 33 cm LH y 1,550 mm rV. (b) 34 cm LH y 1,500 mm rV.

Si bien la región del CA suele estar asociada con el nacimiento en elasmobranquios (Cailliet & Goldman 2004; Goldman 2005), debido a la variabilidad de esta estructura y a la ausencia de un patrón constante en las marcas opacas dentro de la misma, se asumió al punto medio del CA (rCA) como la marca de nacimiento. Extrapolando el valor medio de rCA (1,777 mm) a través de la regresión cuadrática entre *LH* y *rV* se obtuvo un valor promedio de la talla de nacimiento de 34 cm.

3.1.3 Precisión

La mayoría de las vértebras analizadas presentaron un gran número de marcas relativamente más difusas e irregulares en la *intermedialia*, lo cual dificultó en cierta medida la lectura e interpretación de las bandas de crecimiento. Pese a estas dificultades, el “age bias plot” no reveló un sesgo sistemático entre las dos lecturas realizadas (Fig. 10a y b), mientras que ninguno de los tests de simetría efectuados indicaron desvíos significativos entre lecturas (Evans-Hoenig test: $\chi^2 = 6,72$, $p = 0,152$). Los valores de IAPE y CV fueron de 7,02 y 9,93, respectivamente.

La diferencia en el conteo de bandas opacas entre la primera y segunda lectura varió entre 0 y 4, aunque el 76,3% varió entre 0 y 1. Los rangos en el número de bandas opacas en la lectura definitiva fueron de 0 a 17 y de 1 a 15, para machos y hembras, respectivamente.

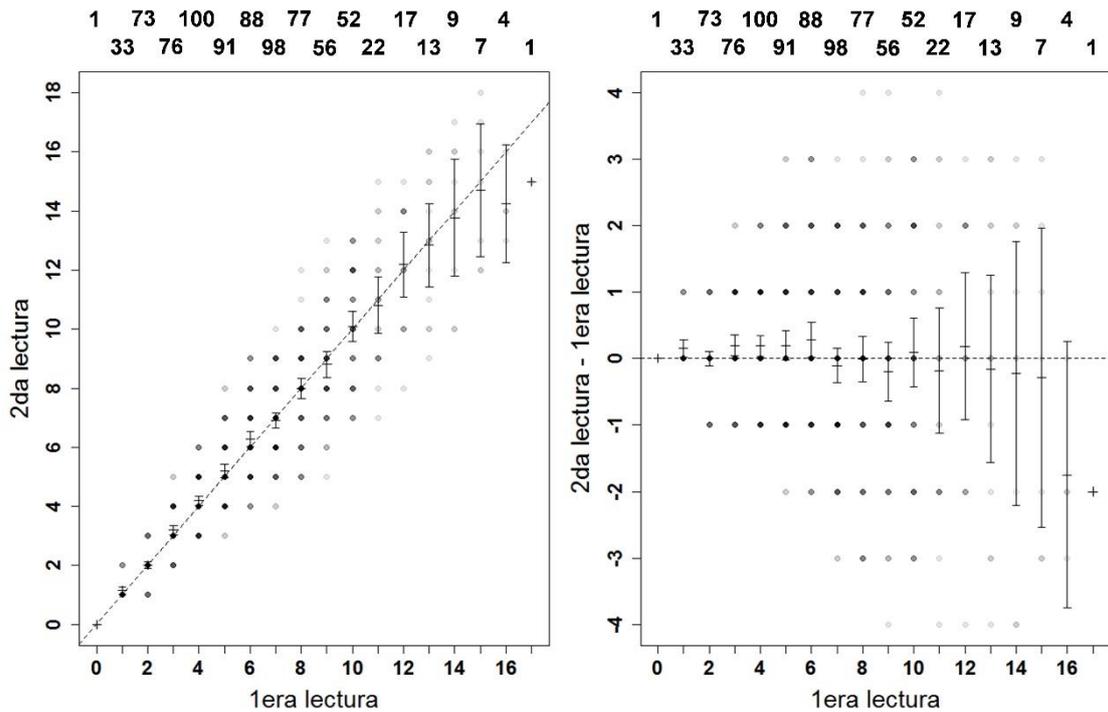


Figura 10. (a) Diferencias en el conteo de bandas opacas entre la primera y segunda lectura del total de vertebras ($n = 818$) de tiburón azul (*Prionace glauca*). El gradiente de grises hace referencia a la densidad de puntos (mayor a tonalidades más oscuras), la línea punteada refleja la relación 1:1 entre lecturas, y las barras representan el intervalo de confianza 95%. (b) Diferencias entre la segunda y primera lectura centrado en la primera. Notar en la parte superior de ambos gráficos el número de muestras para cada vértebra con x cantidad de bandas opacas (según la primera lectura).

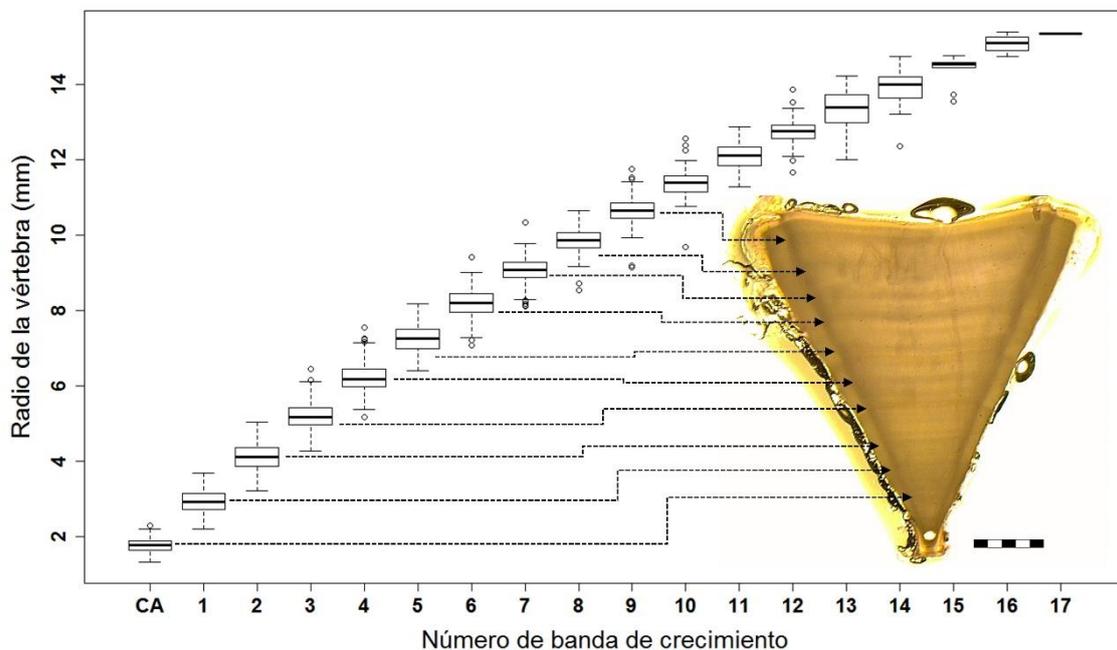


Figura 11. Variación en el radio de la vértebra al inicio de cada banda de crecimiento (marcas opacas en la imagen) del tiburón azul (*Prionace glauca*). CA: radio de la vértebra hasta el punto medio del cambio de ángulo en el cuerpo calcáreo. La parte inferior y superior de cada caja representan los cuartiles 25 y 75%, y la línea horizontal la mediana. Las barras representan los mínimos y máximos valores a una distancia de 1.5 veces la altura de cada caja; los valores extremos o “outliers” se señalan con círculos. Escala = 2 mm.

Si bien el radio de la vértebra al inicio de cada banda opaca de crecimiento presentó cierta variabilidad individual, se observó una clara tendencia al aumento del radio entre bandas sucesivas, siendo bajo el grado de solapamiento entre ellas (Fig. 11). Por su parte, el ancho de cada banda de crecimiento presentó una tendencia decreciente hacia números de bandas superiores, aunque la variabilidad y solapamiento entre ellas fueron mayores (Fig. 12).

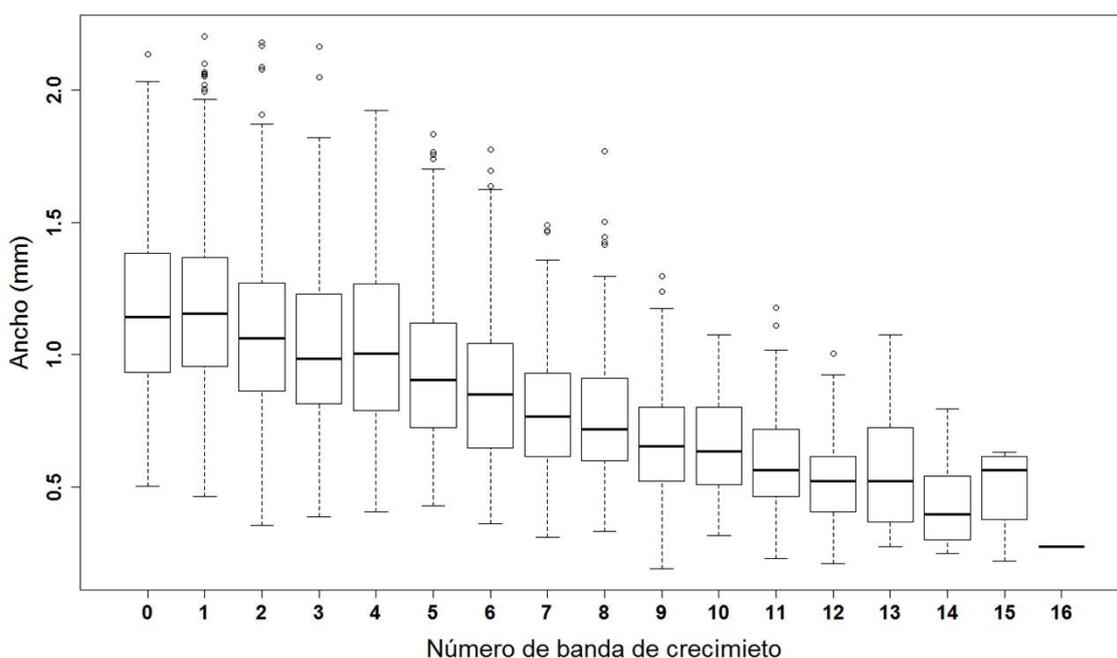


Figura 12. Variación en el ancho de cada banda de crecimiento del tiburón azul (*Prionace glauca*). En el eje horizontal, “0” hace referencia al ancho desde el punto medio del cambio de ángulo en el cuerpo calcáreo hasta el comienzo de la primera banda opaca de crecimiento. Interpretación de barras, cajas y puntos al igual que en la Fig. 11.

3.1.4. Periodicidad en la formación de anillos de crecimiento

En base al análisis del tipo de borde (opaco vs. translúcido), y considerando la totalidad de las muestras (n = 818), la prevalencia del borde opaco alcanzó un mínimo durante invierno, incrementando a partir de la primavera (Fig. 13a). Mensualmente, entre junio y agosto se observó la menor prevalencia del borde opaco, aumentando a partir de setiembre y hasta febrero (Fig. 13b).

Considerando estos resultados, podría interpretarse que la formación de la banda opaca comienza entre setiembre y octubre, meses a partir de los cuales se observó un aumento en el porcentaje de ocurrencia del tipo de borde opaco. El continuo y gradual aumento en la proporción de muestras con bordes opacos en los meses subsecuentes supone que, a medida que transcurre el tiempo, una mayor proporción de los individuos de la población ya presentan este tipo de borde. De la misma manera, a partir de marzo la prevalencia del

tipo de borde translúcido comenzó a incrementar, sugiriendo que el inicio en la formación de la banda translúcida tiene lugar en torno al mes de marzo (Fig. 13b).

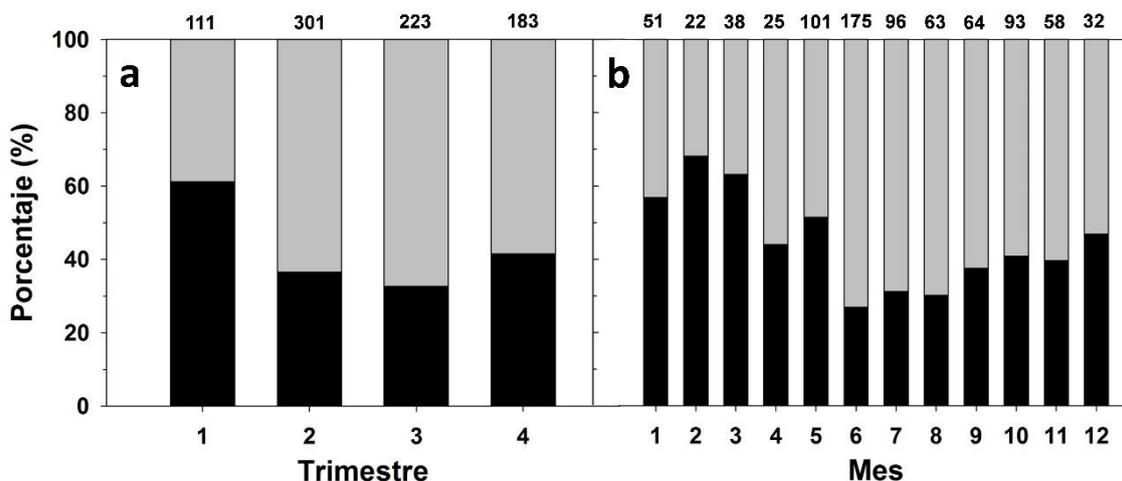


Figura 13. Porcentaje de vertebras de tiburón azul (*Prionace glauca*) con tipo de borde opaco (barras negras) y translúcido (barras grises) a nivel trimestral (a) y mensual (b). Arriba de cada barra se presenta en el número de muestras para cada trimestre y mes. Trimestres: 1 (verano, enero-marzo), 2 (otoño, abril-junio), 3 (invierno, julio-septiembre) y 4 (primavera, octubre-diciembre).

Los análisis AIM y ArBF mostraron patrones similares y consistentes con lo observado en base al tipo de borde. En los dos casos se observó que, en promedio, los mayores valores del ancho relativo e incremento marginal se alcanzaron en invierno, época luego de la cual se apreció un descenso significativo en ambos valores (Fig. 14a y b). A nivel mensual, ambas aproximaciones mostraron los mayores valores principalmente durante julio y agosto, luego del cual se observó un marcado descenso (Fig. 14c y d). Este descenso fue más evidente analizando el ArBF. A partir de setiembre los valores del IM y ArBF se mantuvieron relativamente constantes hasta marzo-abril, momento a partir del cual se observó un incremento gradual en ambas variables. El marcado descenso en los valores de IM y ArBF entre agosto y setiembre sugirió nuevamente el inicio en la formación de la banda opaca a partir de este último mes. Por otro lado, el incremento gradual en ambas métricas a partir de marzo-abril indicaría el comienzo en la formación de la banda translúcida. Dado que la banda opaca dentro de una misma banda de crecimiento es, por lo general, considerablemente más angosta que su contraparte translúcida, los niveles relativamente constantes entre setiembre y febrero, seguidos por un incremento gradual a partir de marzo-abril sugirieron que en torno a este momento comienza a formarse la banda translúcida, indicando a su vez una tasa de crecimiento relativo más acelerada.

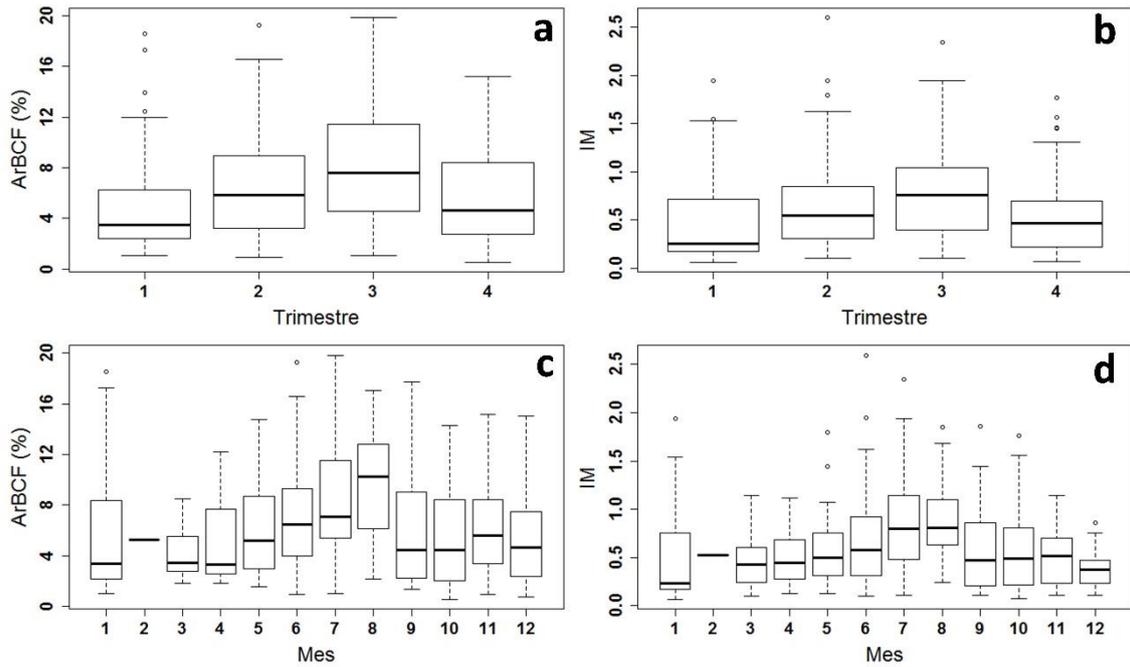


Figura 14. Variación trimestral y mensual en el ancho relativo de la banda de crecimiento en formación (ArBCF) (a y c) e incremento marginal (IM) (b y d) del tiburón azul (*Prionace glauca*). Trimestres: 1 (verano), 2 (otoño), 3 (invierno) y 4 (primavera). Interpretación de barras, cajas y puntos al igual que en la Fig. 11.

El patrón general observado a través de estas tres aproximaciones (tipo de borde, AIM y ArBF) fue consistente a escala trimestral y mensual. Estos resultados sugieren una periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento del tiburón azul, estando a su vez dividida en dos fases de crecimiento razonablemente simétricas desde el punto de vista temporal (Fig. 15): setiembre-febrero/marzo (crecimiento lento, banda opaca) y marzo-agosto (crecimiento acelerado, banda translúcida). Dado que, tanto el número de muestras como la cobertura temporal de otros grupos de vértebras con distintos números de bandas de crecimiento, resultaron ser más reducidos, en el presente trabajo se asumió que la periodicidad anual en la formación hallada para los grupos con entre 4 y 7 bandas de crecimiento se mantiene constante durante toda la vida de los individuos. Por lo tanto, se asumió que el lapso temporal transcurrido entre una banda opaca y la siguiente es de un año.

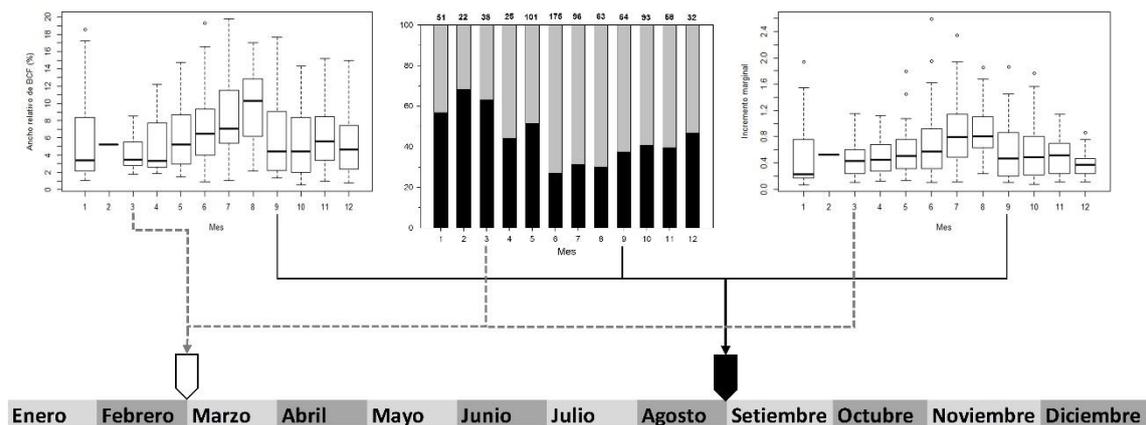


Figura 15. Esquema conceptual de la periodicidad anual en la forma de anillos de crecimiento en el tiburón azul (*Prionace glauca*). La formación de la banda opaca comienza en setiembre (marcador negro), momento en el cual se observa un marcado descenso en el ancho relativo de la banda de crecimiento en formación e incremento marginal, así como una tendencia al aumento en el porcentaje de muestras con borde del tipo opaco (gráficos superiores). Por su parte, la banda translúcida comienza a formarse en marzo, mes a partir del cual se observa un gradual aumento en el ancho relativo de la banda de crecimiento en formación e incremento marginal, así como un continuo incremento en el porcentaje de vértebras presentando un borde del tipo translúcido (gráficos superiores). El detalle de los gráficos puede observarse en la Figura 12 (para el análisis del tipo de borde) y Figura 13c y d (para el análisis del ancho relativo de la banda de crecimiento en formación e incremento marginal).

3.1.5. Asignación de edad

De acuerdo con la bibliografía existente en la región, la época de parición del tiburón azul se extiende desde fines del invierno hasta la primavera. Estos estudios sugieren un comienzo de dicha época durante setiembre, extendiéndose hasta diciembre, y presentando un pico máximo de parición entre octubre y noviembre (Amorim 1992; Mejuto & García-Cortés 2005; Montealegre-Quijano 2007; Cardoso 2010). Por tales motivos, se asumió el 1ero de noviembre (punto temporal intermedio dentro el pico de parición) como la fecha de nacimiento de los ejemplares. Considerando la formación de la primera banda opaca durante setiembre, el intervalo de tiempo transcurrido entre el nacimiento y la formación de la primera banda opaca sería, en promedio, de 10 meses. Teniendo esto en cuenta, y corrigiendo por la fecha de captura, la asignación final de edad absoluta para cada individuo fue calculada según la expresión:

$$EA_i = (n_i - 1) + [(10 + D_i)/12]$$

Donde EA_i es la edad absoluta del individuo i , n_i es el número de bandas opacas de crecimiento del individuo i , y D_i es la diferencia en meses entre la fecha de captura del

individuo *i* y el mes de setiembre anterior (formación de la última banda opaca). Por ejemplo, un ejemplar con 6 bandas opacas capturado en febrero tendría una edad de:

$$EA = (6 - 1) + [(10 + 5)/12] = 6,3 \text{ años}$$

Las edades absolutas mínimas y máximas halladas para cada sexo fueron de 0,5 y 17,4 años para los machos, y de 1,2 y 14,9 años para las hembras. La edad absoluta promedio en el total de muestras fue 7 y 6 años para machos y hembras, respectivamente. Las claves de talla-edad para sexos combinados, machos y hembras se presentan en el ANEXO 1 (Tablas A1, 2 y 3, respectivamente).

3.1.6. Retrocálculo

Las tallas retrocalculadas para las distintas clases de edad mostraron un mayor desvío con respecto a los valores observados para las primeras clases de edad (0 y 1), pero difirieron en menos de 10 cm a partir de los 4 años y en adelante (Tabla 2). El fenómeno de Rosa Lee, entendido como la tendencia decreciente en las tallas retrocalculadas a partir de individuos más longevos, no fue aparente en este trabajo.

Tabla 2. Largo horquilla promedio (LH, cm) del tiburón azul (*Prionace glauca*) en función de la edad (años), para los datos observados (n = 818) y retrocalculados (n = 5 855) a partir de la fórmula de Dahl-Lea cuadrática. d.e.: desvío estándar. Obs. - Ret.: diferencia entre la talla promedio observada y retrocalculada. Notar que en los datos retrocalculados el inicio de la primera banda opaca se forma en torno a los 10 meses de vida.

Edad	Datos observados					Datos retrocalculados						Obs. - Ret.
	n	LH	d.e.	min	max	Edad	n	LH	d.e.	min	max	
0	1	66,0	NA	66,0	66,0	0	817	34,0	3,6	23,0	44,3	32,1
1	37	78,6	8,2	65,0	97,0	0,8	816	56,7	6,1	40,2	75,0	21,9
2	71	92,4	10,0	71,0	117,0	1,8	780	78,9	7,5	55,9	112,7	13,5
3	69	109,8	10,4	91,0	150,0	2,8	708	98,4	7,4	72,3	129,0	11,5
4	94	124,7	10,6	109,0	152,0	3,8	639	116,4	8,1	89,9	141,9	8,3
5	103	141,1	10,3	108,0	177,0	4,8	545	133,9	8,3	106,4	154,2	7,2
6	103	157,2	9,8	131,0	186,0	5,8	442	149,7	8,4	122,1	171,7	7,5
7	81	168,2	9,2	145,0	187,0	6,8	338	163,4	8,3	134,2	191,9	4,8
8	81	181,7	10,0	152,0	221,0	7,8	258	175,8	8,5	146,0	212,8	5,9
9	56	191,9	9,9	164,0	214,0	8,8	178	186,9	8,4	162,0	213,8	4,9
10	43	204,1	9,3	187,0	226,0	9,8	122	196,8	8,7	171,6	223,6	7,3
11	17	207,1	7,4	197,0	225,0	10,8	79	204,2	7,9	184,1	218,9	2,9
12	28	215,0	9,4	193,0	230,0	11,8	62	212,9	8,9	189,8	229,6	2,1
13	13	223,4	8,6	208,0	240,0	12,8	34	220,6	9,2	201,7	236,4	2,8
14	10	231,5	12,0	213,0	252,0	13,8	21	227,3	11,1	207,9	248,2	4,2
15	7	229,3	10,8	217,0	247,0	14,8	11	232,7	11,9	215,4	252,7	-3,4
16	3	255,0	8,2	248,0	264,0	15,8	4	248,9	8,4	240,1	260,4	6,1
17	1	244,0	NA	244,0	244,0	16,8	1	243,2	NA	243,2	243,2	0,8

3.1.7. Crecimiento

Considerando los datos observados, sólo el modelo Logístico (LGF) detectó diferencias significativas en el crecimiento de machos y hembras (Tabla 3). En términos de AIC, el modelo con mayor soporte empírico fue el de Gompertz (GGF), mientras que el que presentó un menor soporte fue el de von Bertalanffy (VBGF) (Tabla 4). Los modelos LGF y von Bertalanffy en dos fases (TPGF) presentaron valores muy similares de AIC, siendo ligeramente mayores a los de GGF. Sin embargo, los pesos de AIC (AICw) fueron considerablemente mayores para GGF, presentando una mayor probabilidad de ser el modelo más apropiado, dado los modelos candidatos. En la Figura 16 se presentan los modelos candidatos ajustados a los datos observados.

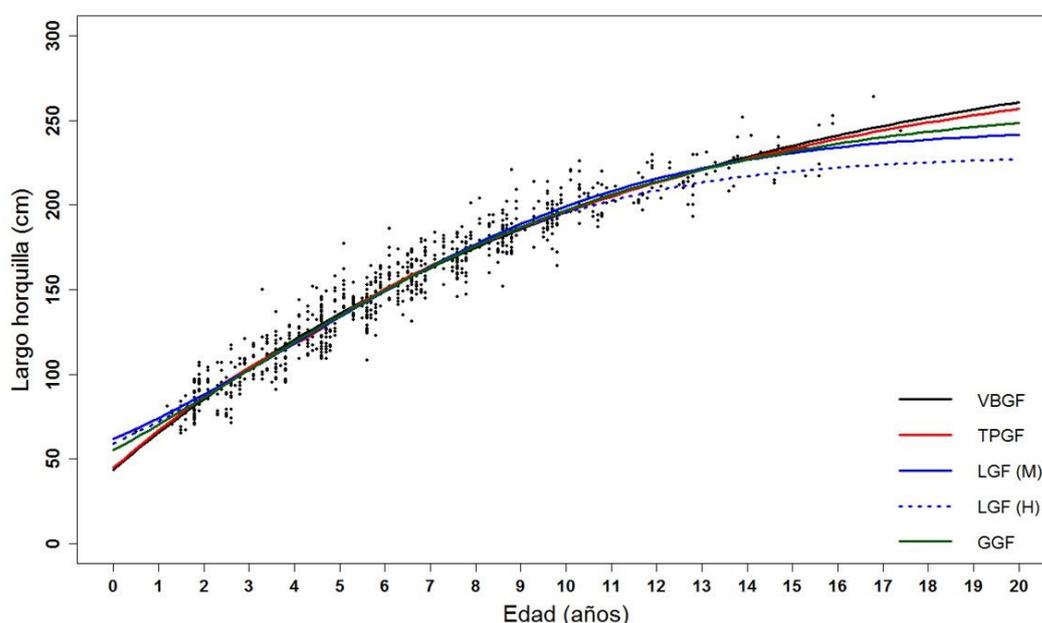


Figura 16. Modelos de crecimiento para el tiburón azul (*Prionace glauca*) ajustados a los datos observados (puntos negros). VBGF: von Bertalanffy; TPGF: von Bertalanffy en dos fases; GGF: Gompertz; LGF: Logístico. Para LGF se presentan los modelos para machos (M) y hembras (H) por separado.

El ajuste de dichos modelos varió al utilizar los datos retrocalculados. En este caso, el modelo TPGF presentó los menores valores de AIC, seguido por VBGF, GGF y LGF (Tabla 4). Todos los modelos excepto VBGF detectaron diferencias significativas entre el crecimiento de ambos sexos. Sin embargo, en el caso del VBGF la diferencia entre sexos fue marginalmente no significativa (Likelihood ratio test, $F = 2,59$, $p = 0,051$) y el AIC fue menor al modelar el crecimiento con parámetros distintos para cada sexo en comparación con el modelo genérico (AIC = 4 022 y 4 024, respectivamente). Por tales motivos se presentan tanto el modelo de crecimiento para sexos separados como total (Tabla 3). Comparando las curvas generadas con los datos observados y retrocalculados,

en todos los casos la talla promedio a las primeras clases de edades disminuyó con los datos retrocalculados (Fig. 17). En el caso de GGF y LGF las tallas máximas asintóticas (L_{∞}) también se vieron disminuidas (alcanzando valores muy bajos y poco reales para la especie), mientras que para VBGF y TPGF el resto de la curva mantuvo una forma similar, más allá de la detección de diferencias significativas entre sexos.

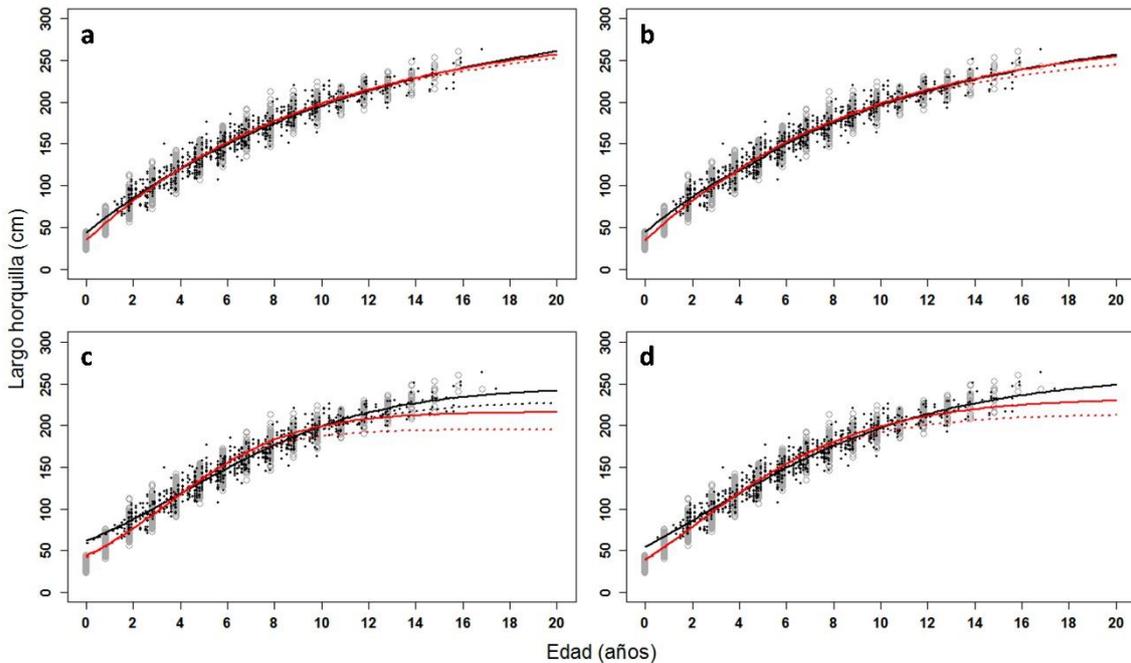


Figura 17. Modelos de crecimiento para el tiburón azul (*Prionace glauca*) ajustados a los datos observados (líneas negras) y retrocalculados (líneas rojas). (a) von Bertalanffy, (b) von Bertalanffy en dos fases, (c) Logístico, (d) Gompertz. Para los modelos que corresponda se presentan las curvas de crecimiento para machos (líneas continuas) y hembras (líneas punteadas) por separado. Los puntos negros y grises refieren a los valores observados y retrocalculados, respectivamente.

Tabla 4. Resumen de los modelos de crecimiento ajustados a los datos observados y retrocalculados (en cada caso se resalta en negrita el modelo con mejor ajuste) de tiburón azul (*Prionace glauca*), Δ AIC: diferencia de AIC con respecto al modelo más parsimonioso; AICw: pesos de AIC; VBGF: von Bertalanffy; TPGF: von Bertalanffy en dos fases; GGF: Gompertz; LGF: Logístico

Modelos	AIC	Δ AIC	AICw
<i>Datos observados</i>			
VBGF	6210,21	11,28	0,003
TPGF	6202,71	3,79	0,113
GGF	6198,92	0,00	0,754
LGF	6202,44	3,52	0,130
<i>Datos retrocalculados</i>			
VBGF	40022,89	34,54	0,000
TPGF	39988,35	0,00	1,000
GGF	40884,69	896,34	0,000
LGF	42229,69	2241,34	0,000

Tabla 3. Modelos de crecimiento ajustados a los datos observados y retrocalculados del tiburón azul (*Prionace glauca*). Para cada modelo se presentan los valores de cada parámetro, el error estándar (s.e.) y la cota inferior (LCI) y superior (UCI) de su intervalo de confianza al 95%. VBGF: von Bertalanffy; TPGF: von Bertalanffy en dos fases; GGF: Gompertz; LGF: Logístico. Para los modelos en los que se haya detectado diferencias significativas entre sexos se presentan los parámetros para machos (M) y hembras (H) por separado. * Valores calculados en base a los parámetros del modelo (ver Materiales y Métodos). Todas las tallas son en largo horquilla y en centímetros.

Modelos	L_{∞} (cm)	s.e.	LCI	UCI	k (año ⁻¹)	s.e.	LCI	UCI	t_0/a	s.e.	LCI	UCI	L_0	s.e.	LCI	UCI	th	s.e.	LCI	UCI	h	s.e.	LCI	UCI	
<i>Datos observados</i>																									
VBGF	309,3	9,0	294,0	328,8	0,085	0,005	0,075	0,095					43,7	2,0	40,0	47,5									
TPGF	297,0	8,7	281,4	316,0	0,092	0,006	0,081	0,104	-1,777	0,148	-2,088	-1,489	44,7*				4,33	0,28	3,70	5,02	0,053	0,016	0,028	0,087	
GGF	261,6	4,0	254,3	270,0	0,171	0,006	0,159	0,182					55,0	1,3	52,4	57,7									
LGF (M)	246,1	3,2	240,2	252,8	0,254	0,008	0,238	0,270	4,307	0,114	4,108	4,548													
LGF (H)	229,5	4,8	221,1	240,1	0,280	0,012	0,257	0,304	3,781	0,159	3,503	4,145													
<i>Datos retrocalculados</i>																									
VBGF	289,9	1,9	286,4	293,8	0,102	0,001	0,100	0,104					34,8	0,2	34,4	35,2									
VBGF (M)	290,9	2,3	286,4	295,3	0,102	0,001	0,099	0,105					34,7	0,3	34,1	35,2									
VBGF (H)	282,6	3,8	275,4	290,0	0,106	0,002	0,101	0,111					34,8	0,3	34,2	35,4									
TPGF (M)	284,4	2,7	279,5	289,6	0,107	0,002	0,103	0,110	-1,220	0,018	-1,257	-1,184	34,7*				3,52	0,21	3,09	4,11	0,025	0,007	0,013	0,039	
TPGF (H)	266,7	4,1	259,2	274,5	0,119	0,003	0,112	0,125	-1,168	0,023	-1,211	-1,123	34,5*				3,58	0,14	3,35	3,96	0,043	0,008	0,029	0,059	
GGF (M)	233,0	0,9	231,2	234,9	0,242	0,002	0,238	0,246					40,0	0,3	39,4	40,5									
GGF (H)	214,0	1,4	211,4	216,6	0,274	0,003	0,268	0,280					38,5	0,3	38,0	39,1									
LGF (M)	216,1	0,7	214,7	217,6	0,384	0,003	0,379	0,390	3,544	0,024	3,494	3,590													
LGF (H)	195,4	1,0	193,5	197,3	0,445	0,004	0,437	0,452	2,938	0,030	2,884	2,995													

Si bien los modelos de crecimiento ajustados a ambas series de datos (observados vs. retrocalculados) no son estadísticamente comparables, la baja representatividad de muestras correspondientes a ejemplares en las primeras clases de edad y a la casi total ausencia de individuos con clase de edad 0 ($n = 1$) podrán estar afectando los parámetros de crecimiento estimados a partir de los datos observados. Esta falta de datos fue compensada mediante el retrocálculo, proporcionando una mayor cantidad de datos en las clases de edad menores. Por lo expuesto, se optó por trabajar en base a los datos retrocalculados. Por otro lado, si bien el TPGF fue el modelo con menor AIC, el motivo de utilizar este modelo se centraba en la detección de un cambio marcado en el patrón de crecimiento del tiburón azul relacionado, por ejemplo, a la madurez sexual. No obstante, las curvas mostraron un comportamiento monótonico en el crecimiento sin ningún cambio marcado o punto de inflexión aparente. Esto es congruente con el bajo valor del parámetro h de dicho modelo (0,025 y 0,043, machos y hembras, respectivamente), el cual representa la magnitud de la máxima diferencia en la estimación de la talla a una edad t con respecto al modelo clásico de von Bertalanffy. Teniendo esto en cuenta, y pese a haber presentado un mejor ajuste en función del AIC con respecto a los otros modelos candidatos, este modelo supone un crecimiento poco realista para el tiburón azul. Por lo expuesto, dicho modelo fue descartado y se seleccionó como modelo final al VBGF. Sin considerar el TPGF, los pesos de AIC entre los modelos restantes favorecieron la elección de VBGF sugiriendo una mayor probabilidad de ser el modelo más apropiado (AICw = 1,000, 0,000 y 0,000 para VBGF, GGF y LGF, respectivamente). El análisis gráfico de los residuales del modelo seleccionado, así como los valores estimados para cada parámetro e intervalos de confianza en base al bootstrap, se presentan en el ANEXO 1.

De acuerdo con el modelo de VBGF, el patrón de crecimiento del tiburón azul fue ligeramente diferente entre sexos. Macho y hembra crecen a una tasa relativamente similar, pero los machos alcanzan una mayor talla máxima asintótica (Fig. 18). La talla promedio de cada sexo para cada clase de edad, así como el crecimiento promedio anual en base a este modelo, se presentan en la Tabla 5.

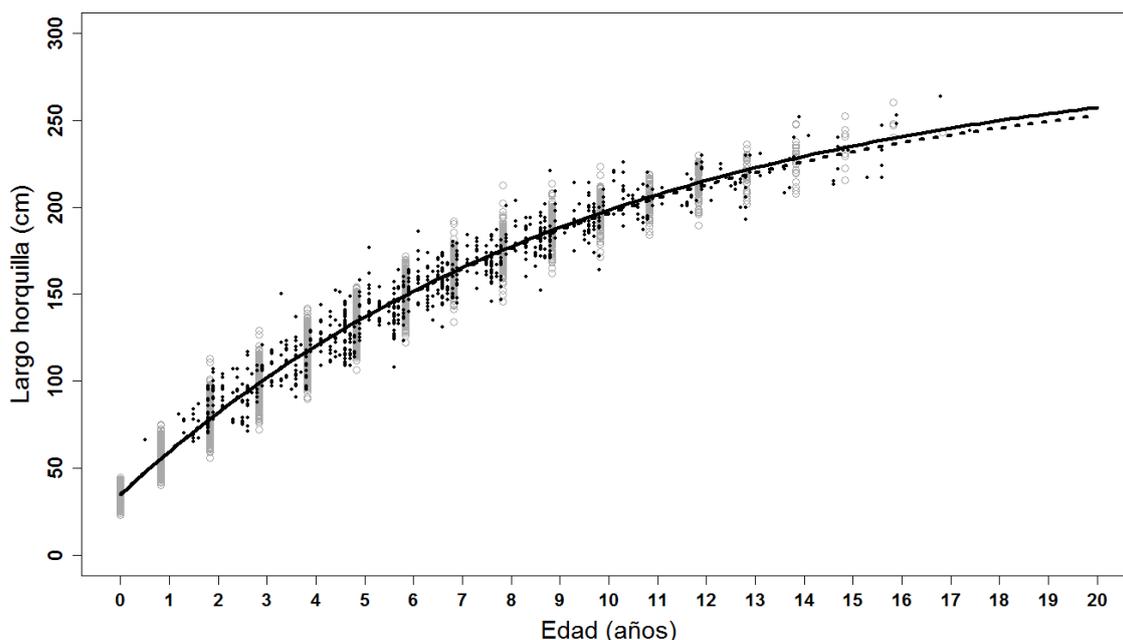


Figura 18. Modelo final de crecimiento (von Bertalanffy) para el tiburón azul (*Prionace glauca*) ajustados a los datos retrocalculados para machos (línea continua) y hembras (línea punteada). Los puntos negros y grises refieren a los valores observados y retrocalculados, respectivamente.

Tabla 5. Talla promedio en largo horquilla (LH, cm), crecimiento promedio anual (Dif LH) y crecimiento anual como porcentaje del tamaño total en la edad anterior (% LH) para cada sexo y clase de edad (años) en base al modelo de von Bertalanffy ajustado a los datos retrocalculados del tiburón azul (*Prionace glauca*). A modo de comparación se presentan también los mismos campos en largo total (TL). Conversiones de tallas según: $LT = 1.631 + 1.201(LH)$ (Mas et al. 2014).

Edad (años)	Machos			Hembras			Machos			Hembras		
	LH	Dif LH	% LH	LH	Dif LH	% LH	LT	Dif LT	% LT	LT	Dif LT	% LT
0	34,7	24,8	71,5	34,8	24,9	71,6	43,3	29,8	68,8	43,4	29,9	68,9
1	59,5	22,4	37,7	59,7	22,4	37,5	73,1	26,9	36,8	73,3	26,9	36,7
2	81,9	20,2	24,7	82,1	20,1	24,5	100,0	24,3	24,3	100,2	24,2	24,1
3	102,2	18,3	17,9	102,2	18,1	17,7	124,4	22,0	17,7	124,4	21,8	17,5
4	120,5	16,5	13,7	120,4	16,3	13,5	146,3	19,8	13,6	146,2	19,6	13,4
5	137,0	14,9	10,9	136,7	14,7	10,7	166,1	17,9	10,8	165,8	17,6	10,6
6	151,9	13,5	8,9	151,3	13,2	8,7	184,0	16,2	8,8	183,4	15,8	8,6
7	165,4	12,2	7,4	164,5	11,9	7,2	200,2	14,6	7,3	199,2	14,3	7,2
8	177,5	11,0	6,2	176,4	10,7	6,1	214,8	13,2	6,1	213,5	12,8	6,0
9	188,5	9,9	5,3	187,1	9,6	5,1	228,0	11,9	5,2	226,3	11,5	5,1
10	198,4	9,0	4,5	196,7	8,6	4,4	239,9	10,8	4,5	237,8	10,4	4,4
11	207,4	8,1	3,9	205,3	7,8	3,8	250,7	9,7	3,9	248,2	9,3	3,8
12	215,5	7,3	3,4	213,1	7,0	3,3	260,4	8,8	3,4	257,5	8,4	3,3
13	222,8	6,6	3,0	220,1	6,3	2,9	269,2	7,9	2,9	265,9	7,5	2,8
14	229,4	6,0	2,6	226,3	5,7	2,5	277,1	7,2	2,6	273,5	6,8	2,5
15	235,3	5,4	2,3	232,0	5,1	2,2	284,3	6,5	2,3	280,3	6,1	2,2
16	240,7	4,9	2,0	237,1	4,6	1,9	290,7	5,8	2,0	286,4	5,5	1,9
17	245,6			241,6			296,6			291,9		

3.1.8. Parámetros biológicos

La talla de nacimiento varió dependiendo de la aproximación utilizada para su estimación. En base a los modelos de crecimiento ajustados a los datos retrocalculados, esta talla varió entre 35 (VBGF y TPGF) y 38-40 cm (GGF) dependiendo del modelo. Utilizando la relación cuadrática entre LH-rV, la talla extrapolada al valor medio de rCA (1,777 mm) fue de 34 cm.

Considerando las tallas de madurez sexual publicadas por Montealegre-Quijano et al. (2014), la edad a la cual el 50% de los machos y hembras alcanzarían la madurez estaría en torno a los 8 y 7 años, respectivamente. De las vértebras analizadas, 4 fueron de hembras grávidas (202-225 cm) con edades estimadas entre 9,7 y 11,7 años.

Las estimaciones de longevidad y mortalidad natural para ambos sexos se presentan en la Tabla 6.

Tabla 6. Estimaciones de longevidad (según Taylor 1958 y Ricker 1979) y tasa instantánea de mortalidad natural (según Taylor 1960 y Hoenig 1983) para machos y hembras del tiburón azul (*Prionace glauca*) en base al modelo de crecimiento de von Bertalanffy ajustado a datos retrocalculados. Las estimaciones de mortalidad natural fueron realizadas en base a la máxima edad observada para cada sexo ($T_{\text{máx}}$ empírica) y en base a las estimaciones de longevidad.

	Machos			Hembras		
$T_{\text{máx}}$ empírica	17,4			14,9		
Longevidad (años)						
Taylor	28,2			27,1		
Ricker	34,0			32,7		
Mortalidad (año⁻¹)						
Taylor	0,172	0,106	0,088	0,201	0,111	0,092
Hoenig	0,255	0,159	0,132	0,297	0,166	0,137

3.2. Capturas y distribución etaria del tiburón azul en el Atlántico sudoccidental

3.2.1. Incidencia en las pesquerías de palangre

Durante el período 2009-2013 el PNOFA recabó información de la flota palangrera uruguaya (2009-2012) y japonesa (2009-2011, 2013). En total, el esfuerzo observado fue de 3 674 915 anzuelos distribuidos en 55 viajes de pesca y 1 639 lances (Tabla 7). La frecuencia de ocurrencia del tiburón azul en el total de lances de pesca observados fue del 89,9% ($n = 1\ 474$) correspondiendo a un volumen de captura de 101 886 ejemplares. De la captura total, 83 089 individuos fueron sexados y 73 999 medidos. Los histogramas de tallas para la captura total, y para la captura de cada flota se presentan en la Figura 19.

Tabla 7. Esfuerzo total observado en número de viajes de pesca (V), lances (L) y anzuelos (E), para las flotas palangreras japonesa (JAP), uruguaya no dirigida (URU-i) y dirigida (URU-o) al tiburón azul (*Prionace glauca*), y para todas las flotas combinadas durante el período 2009-2013.

Año	JAP			URU-i			URU-o			Total		
	V	L	E	V	L	E	V	L	E	V	L	E
2009	13	514	1225875	6	67	119567	3	117	248444	22	698	1593886
2010	5	189	432327	6	36	38412	2	58	130535	13	283	601274
2011	7	357	801623	3	28	38666	2	54	141720	12	439	982009
2012				1	4	5584	2	54	143785	3	58	149369
2013	5	161	348377							5	161	348377
Total	30	1221	2808202	16	135	202229	9	283	664484	55	1639	3674915

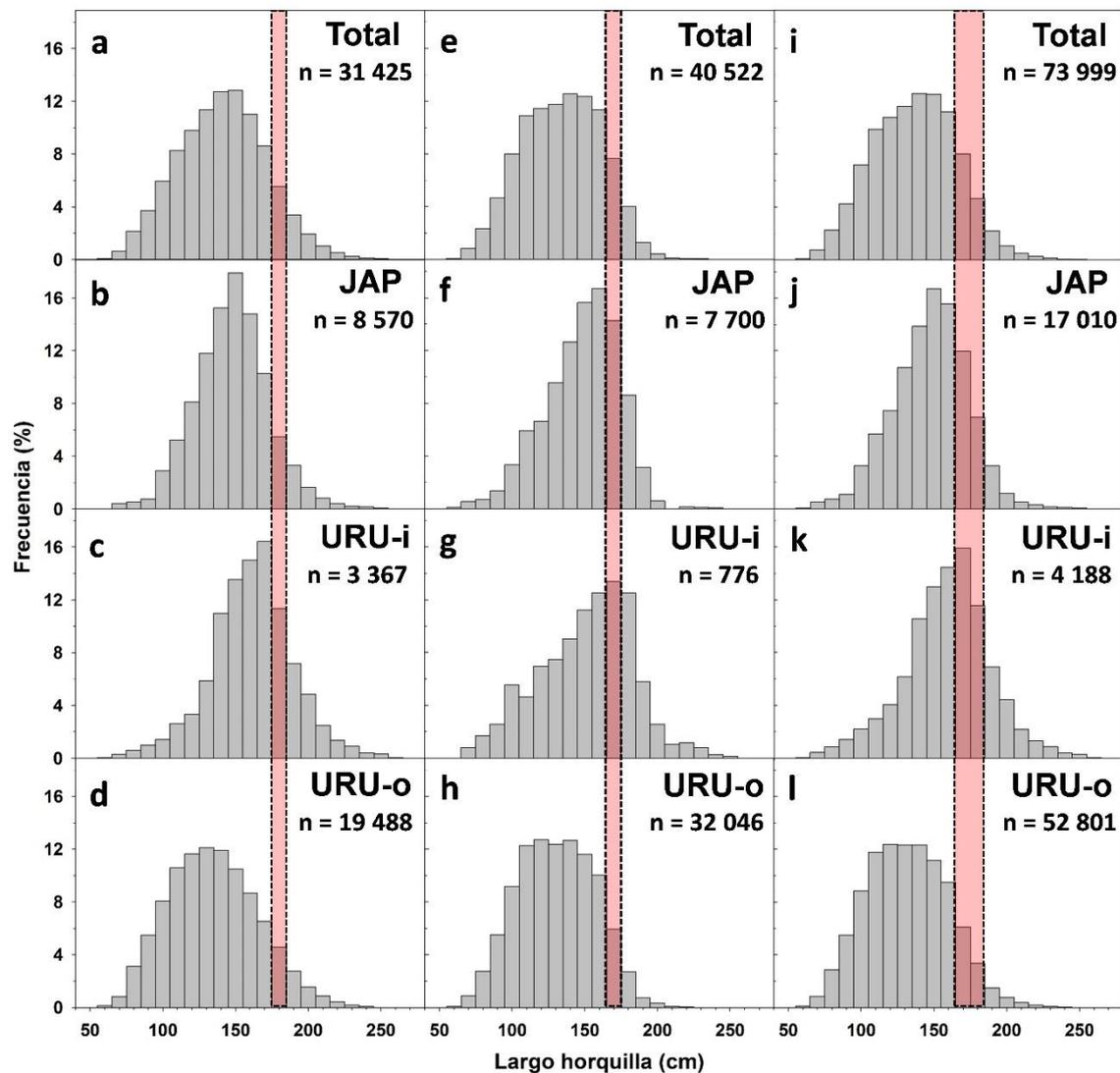


Fig. 19. Histograma de tallas de tiburón azul (*Prionace glauca*) en clases de 10 cm capturados por las flotas palangreras en el Atlántico sudoccidental. Se presentan los histogramas para la captura total acumulada de todas las flotas (Total), para la flota japonesa (JAP), y las flotas uruguayas no dirigida (URU-i) y dirigida a la pesca del tiburón azul (URU-o). a-d: Machos, e-h: hembras, i-l: todo. Las barras representan la talla de primera madurez de machos (180 cm LH) y hembras (171 cm LH) según Montealegre-Quijano et al. (2014).

3.2.2. Distribución etaria

Extendiendo la clave de talla-edad a las capturas totales observadas entre 2009 y 2013, la estructura de edades dentro del área de estudio fue similar para ambos sexos (Fig. 20). El rango de clases de edades también fue similar entre machos (0 y 16+ años) y hembras (0-15 años). Las clases de edades entre 2 y 8 años constituyeron el 91,2% del total de la captura, siendo 4 y 5 las clases más frecuentemente capturadas (19,7% y 19,5%, respectivamente). Las restantes clases de edades representaron menos del 5% de la captura total, siendo 0 y 16+ las menos frecuentes (< 0,05%). Considerando las edades de primera madurez estimadas (7-8 años), un alto porcentaje de las capturas totales se encontró representado por individuos juveniles y sub-adultos (78,0%).

Entre flotas, URU-i capturó, proporcionalmente, una mayor cantidad de ejemplares mayores a 7 años de edad en comparación con el resto de las flotas (Fig. 21). La clase de edad más frecuentemente capturada fue de 6 años (20,0%). En contraste, URU-o presentó una distribución de edades mayormente representada por ejemplares de pocos años de vida, siendo 4 años la clase de edad más frecuente (22,0%). La flota japonesa (JAP) presentó una distribución de edades intermedia entre ambas flotas uruguayas, siendo 6 años la clase de edad más frecuentemente capturada (22,5%). El porcentaje de juveniles y sub-adultos en el total de las capturas de cada flota durante 2009-2013 fue de 51,5%, 83,0% y 68,9% para URU-i, URU-o y JAP, respectivamente.

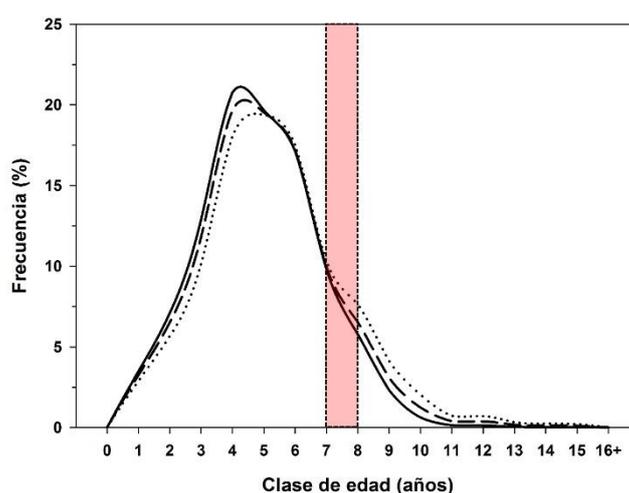


Figura 20. Distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) en las capturas totales de las flotas palangreras japonesa y uruguaya en Atlántico sudoccidental. Línea punteada: machos (n = 31 425), línea continua: hembras (n = 40 522), línea interrumpida: total (n = 73 999). La barra hace referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

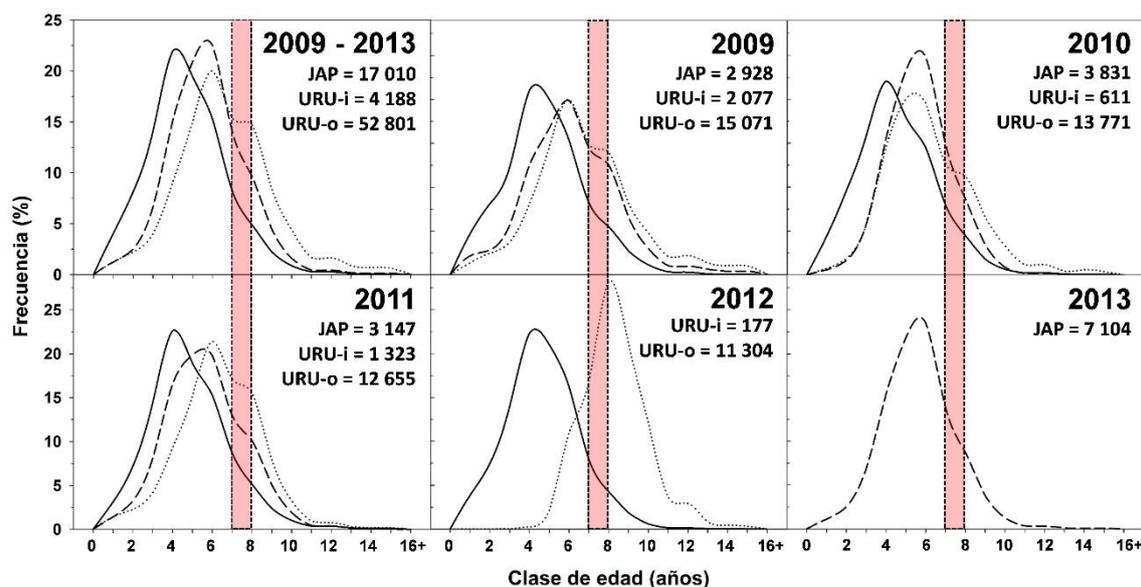


Figura 21. Curvas de distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados anualmente por la flota japonesa (línea interrumpida, JAP), y la flota uruguaya no dirigida al tiburón azul (línea punteada, URU-i) y dirigida al tiburón azul (línea continua, URU-o). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente). Para cada año se presenta el número total de individuos utilizados por flota para la construcción de las curvas.

Durante el período de estudio, la distribución de edades entre machos y hembras capturados fue similar para JAP y URU-o, mientras que URU-i capturó una mayor cantidad de hembras de entre 1 y 3 años en comparación con los machos (Fig. 22). Para ambos sexos, e independientemente de la flota, las capturas estuvieron fuertemente dominadas por juveniles y sub-adultos.

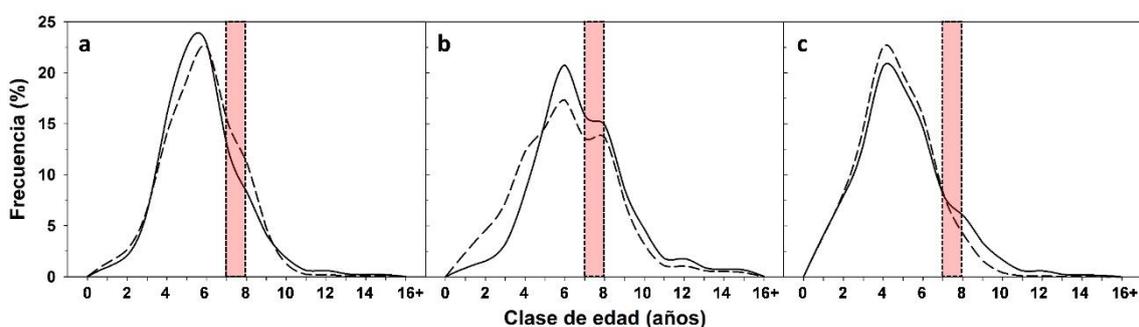


Figura 22. Curvas de distribución de edades para machos (líneas continuas) y hembras (líneas interrumpidas) de tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados por flotas palangreras. (a) Flota japonesa (n machos = 8 570, n hembras = 7 700), (b) flota uruguaya no dirigida al tiburón azul (n machos = 3 377, n hembras = 776), (c) flota uruguaya dirigida al tiburón azul (n machos = 19 488, n hembras = 32 046). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

A nivel espacial, la estructura de edades del tiburón azul fue distinta entre la región de plataforma y talud (RPT) y la región oceánica (RO). Las clases de edades entre 1 y 4 años fueron más frecuentes en las capturas sobre la RO (Fig. 23), mientras que los tiburones

azules con 5 o más años ocurrieron con mayor frecuencia en las capturas sobre la RPT. Esto es consistente con el mayor porcentaje de juveniles y sub-adultos en las capturas sobre la RO (80,1%) en comparación a la RPT (64,1%), lo cual fue aparente tanto en el total de las capturas como para machos y hembras (Fig. 23).

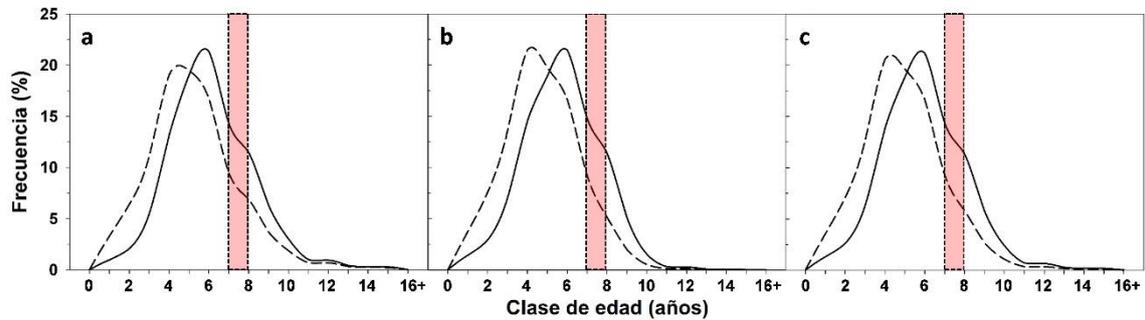


Figura 23. Curvas de distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados por flotas palangreras sobre la plataforma continental externa y talud (RPT, líneas continuas) y en aguas oceánicas (RO, líneas interrumpidas). (a) Machos (n RPT = 5 239, n RO = 26 186), (b) hembras (n RPT = 3 967, n RO = 36 555), (c) total (n RPT = 9 707, n RO = 64 292). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

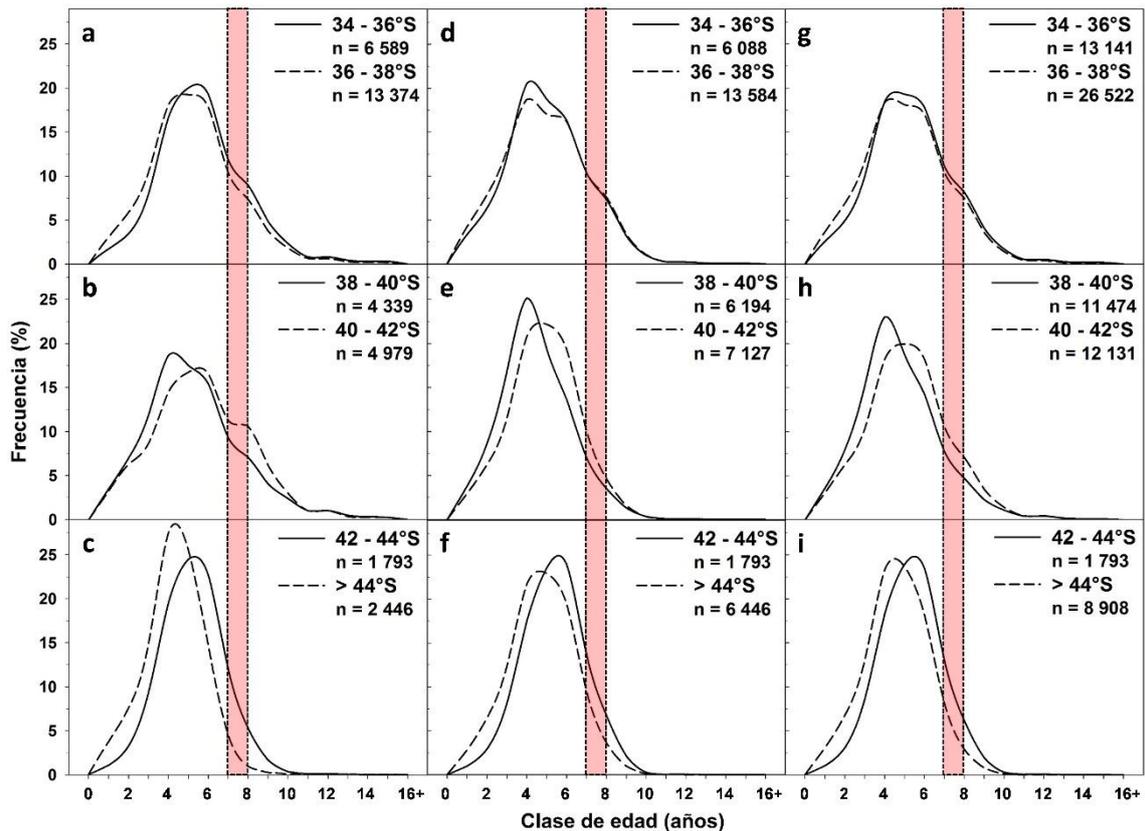


Figura 24. Curvas de distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados por flotas palangreras en función de la latitud para machos (a-c), hembras (d-f), y el total (g-i). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

Latitudinalmente no se observó un patrón claro en la distribución de edades en ninguno de ambos sexos (Fig. 24). El mayor porcentaje de juveniles y sub-adultos en las capturas se observó al sur de los 44°S en el caso de los machos (94,0%), y entre los 38 y 40°S para las hembras (87,5%).

Con respecto a la temperatura superficial, la distribución de edades en las capturas totales mostró una tendencia decreciente en el porcentaje de juveniles y sub-adultos hacia aguas más cálidas. A temperaturas inferiores a 20°C, juveniles y sub-adultos representaron la mayor parte de las capturas (73,7-81,1%), siendo los adultos poco frecuentes (Fig. 25). A partir de los 20°C, el porcentaje de adultos aumentó a expensas de los juveniles, y a temperaturas superiores a los 22°C los adultos constituyeron el componente principal de las capturas (73,7%). Este patrón fue evidente en ambos sexos.

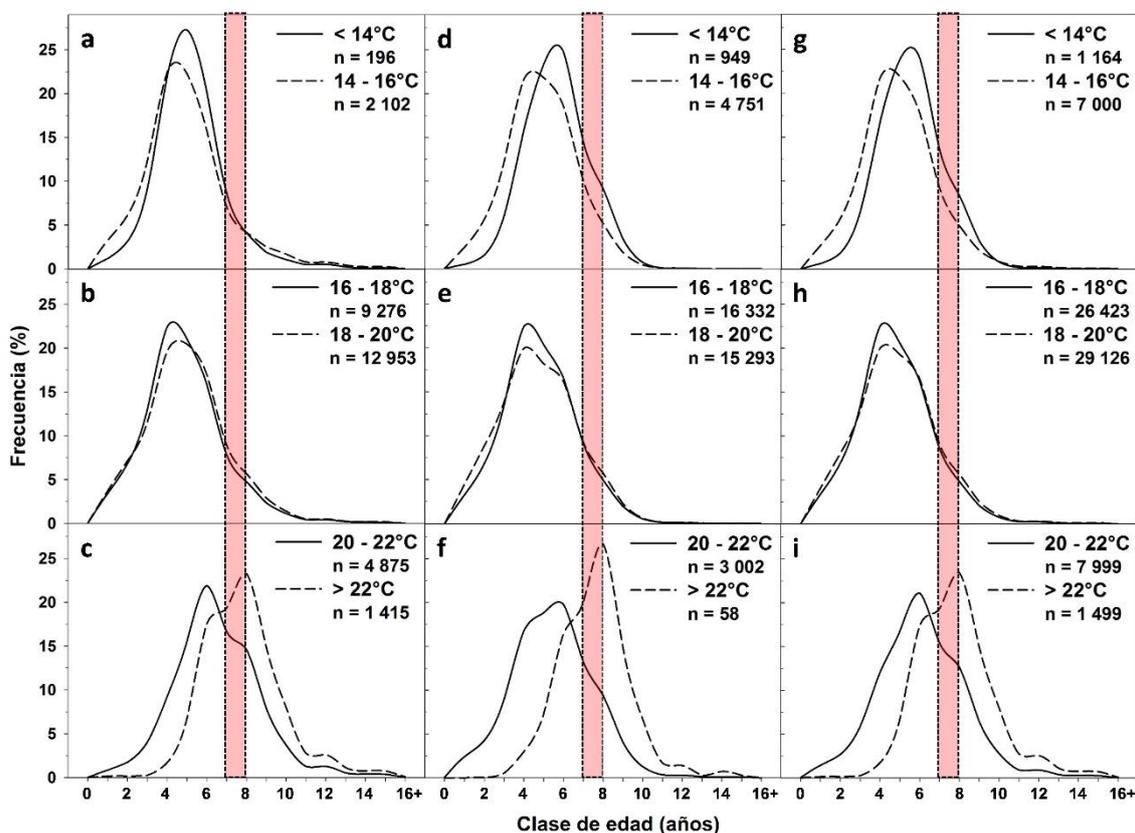


Figura 25. Curvas de distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados por flotas palangreras en función de la temperatura superficial media del mar para machos (a-c), hembras (d-f), y el total (g-i). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

Dada la cobertura temporal de los lances de pesca, la estructuración de edades por época fue analizada únicamente dentro de la zona económica exclusiva uruguaya (ZEEU). Para ambos sexos, el verano y la primavera fueron las épocas durante las cuales los adultos fueron más frecuentes en las capturas (Fig. 26). Invierno y otoño presentaron una mayor

representatividad de juveniles y sub-adultos, mientras que la primavera mostró una distribución más pareja en todas las clases de edades. Si bien el número de ejemplares capturados durante el verano fue relativamente bajo (n total = 420), las primeras clases de edades (hasta 5 años) estuvieron prácticamente ausentes (Fig. 26c). En el caso de los machos, las clases de edades entre 0 y 2 años fueron observadas casi en su totalidad durante el invierno (Fig. 26a), mientras que en las hembras también se observaron durante el otoño y primavera (Fig. 26b). El porcentaje de juveniles y sub-adultos en el total de las capturas para cada época fue de 17,2%, 63,6%, 78,1% y 44,9% para el verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente. Este mismo patrón temporal fue observado al analizar por separado las capturas de JAP y URU-i durante otoño e invierno. La estructura etaria en la captura de ambas flotas fue similar, aunque URU-i capturó relativamente más ejemplares entre 0 y 4 años durante el invierno en comparación con JAP (Fig. 27).

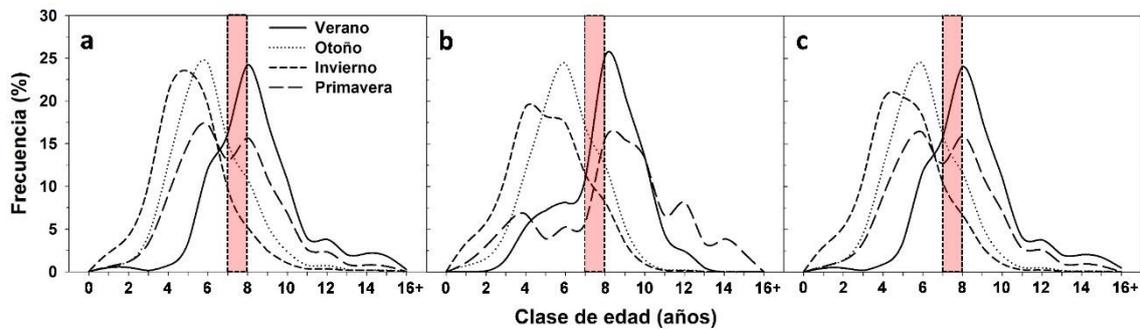


Figura 26. Curvas de distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados por flotas palangreras dentro de la zona económica exclusiva uruguaya durante las estaciones del año. (a) Machos (n verano = 393, n otoño = 5 895, n invierno = 4 019, n primavera = 449), (b) hembras (n verano = 17, n otoño = 5 159, n invierno = 4 491, n primavera = 30), (c) total (n verano = 420, n otoño = 11 408, n invierno = 8 940, n primavera = 496). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

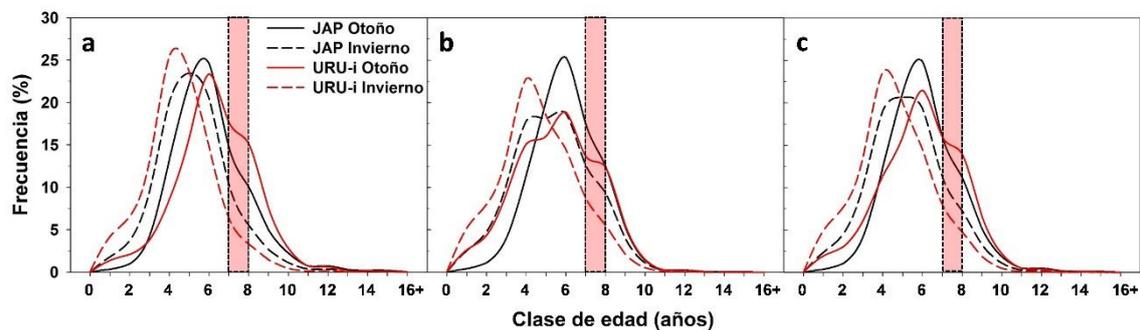


Figura 27. Curvas de distribución de edades del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturados incidentalmente por flotas palangreras japonesa (JAP) y uruguaya (URU-i) dentro de la zona económica exclusiva uruguaya durante otoño e invierno. (a) Machos (n JAP-otoño = 4 990, n JAP-invierno = 3 346, n URU-i-otoño = 905, n URU-i-invierno = 673), (b) hembras (n JAP-otoño = 4 459, n JAP-invierno = 3 103, n URU-i-otoño = 700, n URU-i-invierno = 1 388), (c) total (n JAP-otoño = 9 782, n JAP-invierno = 6 828, n URU-i-otoño = 1 626, n URU-i-invierno = 2 112). Las barras hacen referencia a la edad estimada de primera madurez (7 y 8 años para hembras y machos, respectivamente).

4. Discusión

4.1. Edad y crecimiento en el tiburón azul

4.1.1. Precisión en la lectura

La lectura e interpretación de las marcas de crecimiento en vértebras de tiburón azul presentó ciertas dificultades debido a la presencia de falsas marcas de crecimiento y al bajo contraste entre bandas opacas y translúcidas en muchas de las muestras analizadas. Estas dificultades han sido reconocidas anteriormente por otros investigadores trabajando con *P. glauca* (Skomal & Natanson 2003, Manning & Francis 2005). Sin embargo, los niveles de precisión del presente trabajo (IAPE = 7,02, CV = 9,93) indican un nivel de reproducibilidad de lecturas confiable, mientras que los test de simetría no detectaron desvíos sistemáticos entre lecturas. Estos niveles de precisión fueron similares a los reportados en otros trabajos (Skomal & Natanson 2003; Manning & Francis 2005; Montealegre-Quijano 2007; Jolly et al. 2013) y considerados aceptables dentro de los estudios de edad y crecimiento en elasmobranquios (Campana 2001).

4.1.2. Validación

La validación de la periodicidad en la formación de bandas de crecimiento es fundamental para determinar el grado de exactitud entre las edades estimadas en base a una estructura (e.g. vértebras) y la edad real de los individuos (Campana 2001; Goldman et al. 2012). Asunciones erróneas en este sentido afectan directamente la asignación de edad y modelos de crecimiento, traduciéndose en sub o sobreestimaciones de la edad real de los individuos así como de los parámetros de crecimiento.

En el presente trabajo, las tres aproximaciones utilizadas (análisis de borde, incremento marginal IM y ancho relativo de la banda de crecimiento en formación ArBF) indicaron una periodicidad anual en la formación de bandas de crecimiento (Fig. 15). Este tipo de validación indirecta (sensu Campana 2001) es la herramienta más comúnmente aplicada en estudios de EyC en elasmobranquios (Cailliet & Goldman 2004; Goldman et al. 2012) gracias a su relativamente fácil implementación y análisis. Sólo cuatro trabajos anteriores en *P. glauca* han recurrido a alguna de estas técnicas. Tanto Lessa et al. (2004) como Montealegre-Quijano (2007) y Briones & Armijos (2012) concluyeron que la periodicidad en la formación de bandas de crecimiento era anual en base al IM, pero la interpretación de dicho patrón fue variable y en algunos casos la cobertura temporal de

las muestras no fue la ideal. Por su parte, Hsu et al. (2014) sugirieron en base a los resultados preliminares del análisis de IM una periodicidad anual en la formación de bandas de crecimiento del tiburón azul, a partir de vértebras obtenidas en el Atlántico Suroriental.

Las técnicas de validación directa incluyen la inyección de marcadores químicos (*e.g.* oxytetraciclina, OTC) en ejemplares vivos y el análisis de radio carbono en cuerpos vertebrales (Campana 2001). No obstante, estas aproximaciones requieren de técnicas especializadas de laboratorio (Campana et al. 2002) o la recaptura de ejemplares que hayan sido previamente inyectados con el marcador químico, lo cual dificultan su aplicación. En este sentido, sólo tres trabajos presentan evidencia directa de la periodicidad anual en la formación de bandas de crecimiento en el tiburón azul. En el Atlántico nor-oeste, Skomal & Natanson (2003) validaron la periodicidad anual mediante la recaptura de individuos marcados con OTC, concluyendo que la formación de la banda opaca tenía lugar entre mayo y junio. De forma similar, Spear et al. (2012) concluyeron que la formación de bandas era anual en base a la recaptura de 13 individuos marcados con OTC en el Pacífico nor-este. El único antecedente de análisis de radio carbono en vértebras de *P. glauca* proviene del Océano Índico, donde los análisis preliminares sugirieron una periodicidad anual (Romanov et al. 2012). Con respecto al Atlántico Sur, actualmente no existen validaciones directas en la formación de bandas de crecimiento del tiburón azul. En este sentido, y considerando que en el presente estudio la periodicidad anual fue validada en individuos de 4-7 años, futuros estudios dentro de la región debieran enfocar sus esfuerzos en validar en forma absoluta la edad de *P. glauca*.

4.1.3. Cambio de ángulo y talla de nacimiento

Muchos condriectios presentan en sus vértebras, dependiendo de la especie, un ligero o acentuado cambio de ángulo (CA) en el *corpus calcareum*, el cual típicamente ha sido identificado como una marca de nacimiento (Cailliet & Goldman 2004; Goldman 2005). Gelsleichter (1998) observó que en *Raja eglanteria* este CA aparecía en individuos recién nacidos que habían agotado las reservas de su saco vitelino. En base a esta evidencia, dicho autor sugirió que esta distintiva estructura probablemente estuviese relacionada con la transición de una dieta a base de reservas vitelinas a una dieta completamente exógena por parte del recién nacido. Por lo tanto, aunque las reservas vitelinas pueden durar incluso un corto período de tiempo luego del nacimiento (Gelsleichter 1998), parecería

existir una íntima relación entre la formación de esta estructura y el nacimiento. Si bien estas observaciones fueron realizadas sobre una especie con un tipo de reproducción particular (ovípara) dentro de los elasmobranquios, varios autores han adoptado esta teoría a diversas especies en sus estudios de edad y crecimiento, muchas de ellas no ovíparas (*e.g.* Carlson & Baremore 2005; Natanson & Skomal 2015). En el caso del tiburón azul, los embriones se nutren del saco vitelino sólo durante etapas iniciales de la gestación, desarrollando luego una conexión placentaria con la madre por medio de la cual se nutren hasta el momento de su nacimiento (Wourms 1977; Legat & Vooren 2008). En todo caso, los embriones estarían sujetos al mismo cambio de alimentación endógena (matrotrofia en este caso) a exógena.

En el tiburón azul, Skomal & Natanson (2003) describieron específicamente la marca de nacimiento como una banda opaca asociada al CA, criterio que se ha adoptado posteriormente en otros estudios (Manning & Francis 2005, Montealegre-Quijano 2007; Jolly et al. 2013). Sin embargo, en el presente trabajo se constató que el CA es una estructura de carácter relativamente irregular, variando tanto en su visibilidad y ancho, como en el número y ubicación de marcas opacas contenidas dentro de la misma (Tabla 1, Fig. 8). En tal sentido, este es el primer trabajo en el cual dicha estructura ha sido caracterizada y, hasta la fecha, ningún otro trabajo ha mencionado la presencia de más de una marca opaca.

Caltabellotta (2009) estudió específicamente las vértebras de embriones de tiburón azul en aguas brasileñas, pero no reportó la presencia de marcas aparentes en las mismas. De las vértebras de embriones analizadas en el presente trabajo, dos de ellas mostraban una marca opaca en su borde a una distancia que coincidía, en promedio, con el radio vertebral al inicio del CA (rCA_i). El solapamiento en el rV de embriones (> 30 cm) con el rCA_i en individuos ya nacidos sugiere que al menos parte de esta estructura comienza a formarse durante etapas tardías de la gestación. Sin embargo, dada la variabilidad en las marcas opacas dentro del CA, no fue posible determinar con exactitud el punto al cual ocurre el nacimiento. Por estos motivos, en el presente estudio se asumió el punto medio aproximado en el CA como el punto de nacimiento, el cual se correspondería con una talla aproximada de 34 cm.

Las tallas de nacimiento del tiburón azul reportadas en la literatura son variables (≥ 35 cm, Cardoso 2010; 40-45 cm LT Amorim 1992, Caltabellotta 2009; 35-45 LT Nakano & Stevens 2008), incluso existiendo registros de embriones con tamaños que superan estas

tallas (48 cm, Mejuto & García-Cortes 2005; 50 cm LT, Amorim 1992; 47,8 cm LT A. Domingo Com. Pers.). A su vez, se ha observado que no todos los embriones de una misma camada alcanzan el mismo tamaño durante la gestación, habiéndose reportado diferencias de hasta 16 cm (Amorim 1992; Schwingel & Mazzoleni 2004; Legat & Vooren 2008; Bodas & Amorim 2009). En el presente trabajo se observó una diferencia de 10 cm entre embriones de una sub-muestra de una misma camada. Dado que los embriones del tiburón azul nacen todos al mismo tiempo, la variabilidad en el crecimiento de los embriones durante la gestación implica el nacimiento de individuos con tallas diversas, lo cual explica la variabilidad en los tamaños de nacimiento publicados. Esta realidad dificulta aún más la tarea de determinar el punto en la vértebra al cual un ejemplar dado estaría naciendo, y podría a su vez explicar la variabilidad observada en las marcas, ancho y visibilidad del CA en los individuos analizados. Si bien Caltabellotta (2009) no observó un CA en ninguno de los embriones analizados, de estar presente en embriones tardíos, es posible que el mismo aún sea muy sutil como para ser apreciable. En todo caso, el CA parecería abarcar un período de tiempo que incluye la etapa más tardía de la gestación, el nacimiento y un intervalo de tiempo posterior indefinido. En este sentido, herramientas recientes como el análisis de isótopos estables (*e.g.* Carlisle et al. 2015) o análisis elemental de las vértebras (*e.g.* Hale et al. 2006) podrían asistir en gran medida a la identificación del punto exacto de nacimiento en los cuerpos vertebrales.

4.1.4. Retrocálculo

El fenómeno de Rosa Lee no fue apreciable en el presente trabajo, y las tallas retrocalculados fueron similares a las observadas a excepción de las clases de edad 0 y 1. Sin embargo, es importante considerar que los valores retrocalculados hacen referencia a la talla de los organismos al momento de la formación de cada banda opaca, mientras que la talla observada agrupa todos los ejemplares dentro de una misma clase de edad, independientemente del período transcurrido desde que se formó dicha banda opaca. Para la clase de edad 0, sólo se contó con una muestra, y la misma provino de un ejemplar con aproximadamente 7 meses de vida, por lo que su talla no fue representativa del tamaño de nacimiento; de aquí la gran diferencia en la talla promedio en comparación a los datos retrocalculados.

Considerando las capturas de la flota palangrera uruguaya y japonesa entre el 2009 y 2013, la talla mínima reportada fue de 56 cm, y ejemplares menores a 80 cm representaron

solamente un 0,8% del total capturado ($n = 73\ 999$). Esto indica la baja selectividad de este arte de pesca con respecto a individuos de pequeño tamaño y a su vez justifica el uso de las tallas retrocalculadas a fin de contar con una mayor representatividad de estas clases de tallas en el estudio de crecimiento (Francis 1990; Goldman 2005; Goldman et al. 2012). En ausencia de muestras de las primeras clases de tallas, la estimación de parámetros de crecimiento puede verse comprometida, generando valores poco realistas para la especie en cuestión. El uso del retrocálculo “rellena” este vacío de información lo cual permite una estimación más adecuada de dichos parámetros de crecimiento (Smart et al. 2012).

4.1.5. Crecimiento

Dada su amplia distribución y su alta ocurrencia en diversas pesquerías, el tiburón azul es una de las especies más estudiadas entre los tiburones (Nakano & Seki 2003, Nakano et al. 2008). En la actualidad, al menos 16 trabajos científicos han analizado sus patrones de crecimiento en diversas regiones del globo (Stevens 1975; Cailliet et al. 1983b; Tanaka et al. 1990; Nakano 1994; Silva et al. 1996; Henderson et al. 2001, MacNeil & Campana 2002; Skomal & Natanson 2003; Lessa et al. 2004; Manning & Francis 2005; Montealegre-Quijano 2007; Blanco-Parra et al. 2008; Megalofonou et al. 2009; Briones & Armijos 2012; Jolly et al. 2013; Hsu et al. 2014).

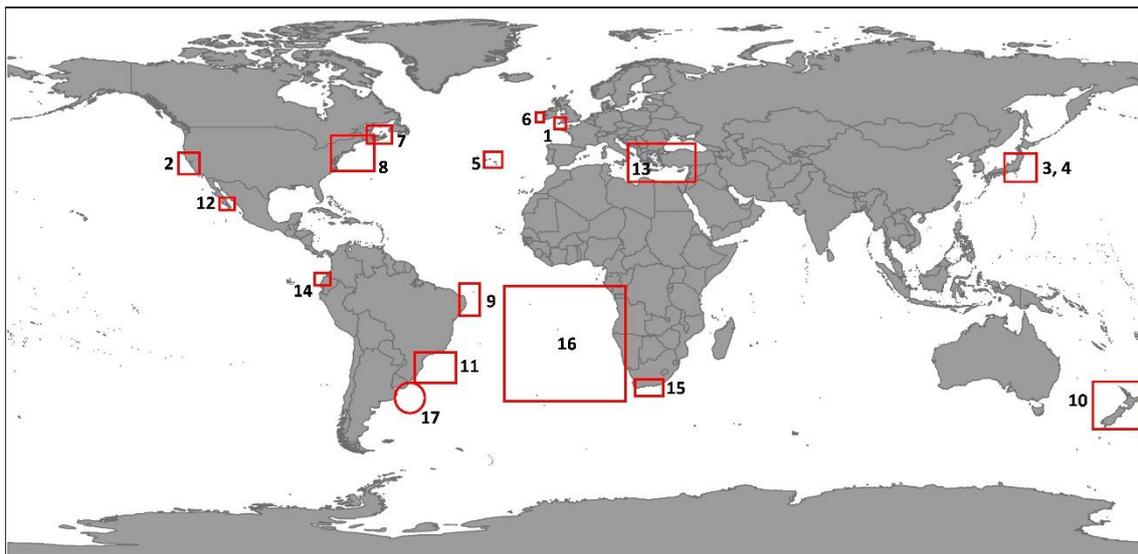


Figura 27. Resumen de todos los estudios de edad y crecimiento en tiburón azul (*Prionace glauca*) realizada al año 2015. 1: Stevens (1975); 2: Cailliet et al. (1983b); 3: Tanaka et al. (1990); 4: Nakano (1994); 5: Silva et al. (1996); 6: Henderson et al. (2001); 7: MacNeil & Campana (2002); 8: Skomal & Natanson (2003); 9: Lessa et al. (2004); 10: Manning & Francis (2005); 11: Montealegre-Quijano (2007); 12: Blanco-Parra et al. (2008); 13: Megalofonou et al. (2009); 14: Briones & Armijos (2012); 15: Jolly et al. (2013); 16: Hsu et al. (2014). El círculo representa el presente estudio (17). Los detalles de cada estudio se presentan en la Tabla 8.

La mayoría de estos estudios provienen del hemisferio Norte (Océano Atlántico y Pacífico), mientras que solo 4 pueden considerarse estrictamente del hemisferio Sur (Manning & Francis 2005, Montealegre-Quijano 2007, Jolly et al. 2013; Hsu et al. 2014; Fig. 27). El presente trabajo representa el segundo análisis sobre esta especie en el Atlántico sudoccidental y el primero en aguas al Sur de los 34°S.

Siguiendo las recomendaciones de Cailliet et al. (2006) y Katsanevakis & Maravelias (2008), en el presente estudio se consideraron varios modelos, además del comúnmente aplicado von Bertalanffy, como posibles candidatos para describir el patrón general del crecimiento del tiburón azul. En base al criterio de AIC, el modelo candidato más parsimonioso en describir el crecimiento de esta especie fue el modelo de von Bertalanffy en dos fases (TPGF). Este modelo fue construido particularmente para representar patrones de crecimiento en donde existe un cambio aparente en la tasa de crecimiento durante algún punto clave de la ontogenia, como por ejemplo la madurez sexual o cambios de ambiente o hábitos tróficos (Soriano et al. 1992; Araya & Cubillos 2006; Mejía-Falla et al. 2014). Sin embargo, en el presente trabajo no se observó ningún cambio aparente en el crecimiento del tiburón azul de forma tal de poder identificar o diferenciar más de una fase de crecimiento. Esto supone que dicha especie carece de un punto crítico durante la ontogenia que determine dos fases distintivas de crecimiento, las cuales tampoco fueron advertidas en trabajos anteriores. Pese al uso extensivo del criterio de AIC en estudios de EyC para la selección del modelo más apropiado o parsimonioso (Katsanevakis & Maravelias 2008), la elección del modelo de crecimiento no debe basarse únicamente en la calidad del ajuste estadístico sino también en el realismo biológico (Pardo et al. 2013) considerando la especie en cuestión. Por estas razones, se justifica la elección del modelo clásico de von Bertalanffy (VBGF) por sobre del modelo TPGF para describir el crecimiento del tiburón azul.

La mayoría de los estudios de EyC en *P. glauca* describen su patrón crecimiento a través del modelo de von Bertalanffy, aunque otros modelos también han sido considerados (*e.g.* Lessa et al. 2004; Manning & Francis 2005). Sin embargo, pese a tratarse de la misma especie, los parámetros de crecimiento reportados variaron entre estudios, resultando en curvas de crecimiento con diversas formas (Fig. 28).

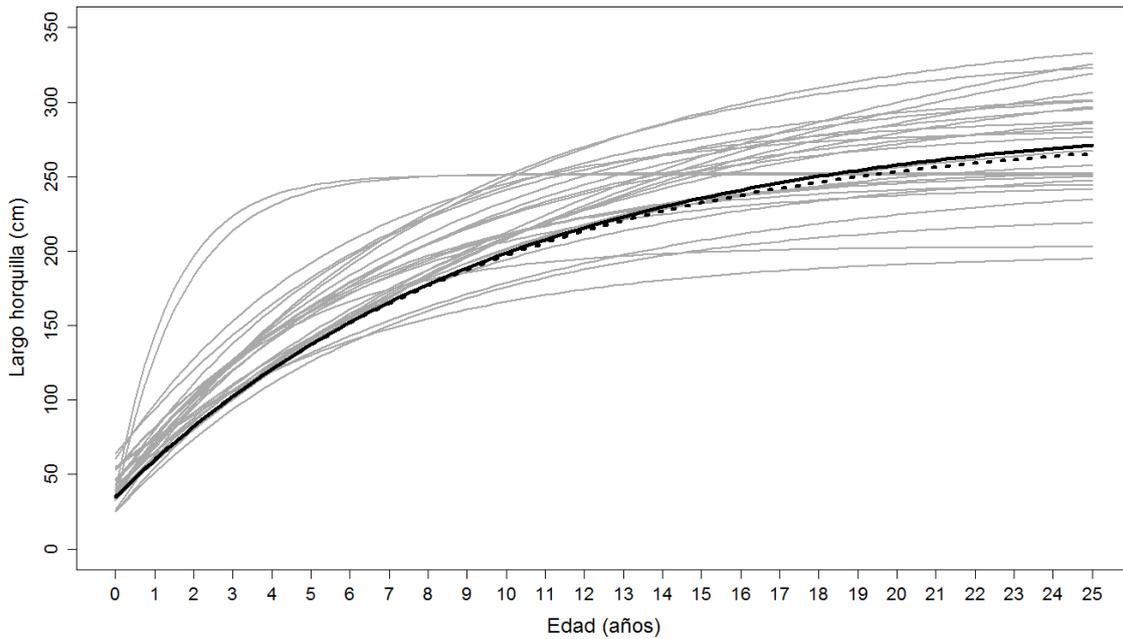


Figura 28. Curvas de crecimiento del tiburón azul (*Prionace glauca*) reportadas en la literatura (líneas grises). Las líneas negra y roja hacen referencia a las curvas de crecimiento de machos y hembras estimadas en el presente trabajo.

Los parámetros de crecimiento estimados en el presente trabajo para machos ($L_{\infty} = 291$ cm, $k = 0,102 \text{ año}^{-1}$) y hembras ($L_{\infty} = 283$ cm, y $k = 0,106 \text{ año}^{-1}$) se encuentran dentro de los rangos estimados en la literatura ($L_{\infty} = 198 - 391$ cm, y $k = 0,067 - 0,251 \text{ año}^{-1}$; los valores de k reportados por MacNeil & Campana (2002) fueron excluidos por ser poco realistas; Tabla 8). Algunos estudios han reportado diferencia en el crecimiento entre machos y hembras, mientras que otros no detectaron diferencias significativas. En los casos en los que se han reportado diferencias entre sexos, los machos alcanzarían mayores tallas asintóticas y crecerían más lentamente en comparación con las hembras, como también ha sido el caso en este trabajo.

Considerando únicamente los estudios realizados en el Océano Atlántico y Mar Mediterráneo, también se aprecia una variabilidad en la estimación de los parámetros L_{∞} (244-382 cm) y k (0,090-0,180 año^{-1}). La curva de crecimiento reportada por Lessa et al. (2004) para el Atlántico ecuatorial occidental es similar a las reportadas para el Atlántico Norte, mientras que las curvas publicadas para el Atlántico Sur reportan valores de k comparables con el Atlántico Norte pero menores tallas máximas asintóticas (Fig. 29).

Tabla 8. Resumen de todos los trabajos en edad y crecimiento del tiburón azul (*Prionace glauca*) con sus respectivos parámetros según el modelo de crecimiento de von Bertalanffy. n: número de muestras; Rango: rango de tallas analizado; T_{max}: edad máxima empírica; Longevidad: edad máxima teórica; T_{mat}: edad de madurez sexual; COD: código de referencia en la Figura 27. Todas las tallas se presentan en largo horquilla (cm). Vert.: trabajos realizados en base a vértebras enteras (E) o seccionadas (S).

Región	Sexo	L _∞ (cm)	k (año ⁻¹)	t ₀	n	Rango	T _{max}	Longevidad	T _{mat}	Vert.	Referencia	COD
<i>Hemisferio Norte</i>												
Atlántico Norte												
	Hembras ¹	353	0,110	-1,04	82	36 - 228	7			E	Stevens (1975) ²	1
	Combinado	284	0,140	-1,08	336		7			E	Silva (1996)	5
	Machos	309	0,120	-1,07	112		5			E		
	Hembras	382	0,090	-1,19	170		5			E		
	Combinado	314	0,120	-1,33	159	55 - 191	6			E	Henderson et al. (2001) ²	6
	Combinado	252	0,580	-0,24	185	122 - 236	8			S	MacNeil & Campana (2002) ²	7
	Combinado	251	0,680	-0,25	185	123 - 236	8			E		
	Combinado	287	0,170	-1,43	411	49 - 312	16	20+		S	Skomal & Natanson (2003)	8
	Machos	282	0,180	-1,35	287		16	20+	4 - 5	S		
	Hembras	311	0,130	-1,77	119		15	20+	4 - 5	S		
Mar Mediterráneo												
	Combinado	335	0,130	-0,62	50	70 - 263	12	22,4		E	Megalofonou et al. (2009) ²	13
Pacífico Norte												
	Combinado	222	0,223	-0,80	130	25 - 211	9	20		E	Cailliet et al. (1983b) ²	2
	Machos	247	0,175	-1,11	38		9		6 - 7	E		
	Hembras	203	0,251	-0,80	88				6 - 7	E		
	Machos	308	0,100	-1,38	43	93 - 168	7			S	Tanaka (1990) ²	3
	Hembras	254	0,160	-1,01	152		8			S		
	Machos	267	0,130	-0,76	148		10	26,9		E	Nakano (1994) ²	4
	Hembras	225	0,140	-0,85	123		10	24,1		E		
	Combinado	253	0,100	-2,68	184	76 - 212	16			E	Blanco-Parra et al. (2008) ²	12
	Machos	251	0,100	-2,44	122	85 - 212	16			E		
	Hembras	198	0,150	-2,15	62	76 - 175	12			E		
Pacífico Ecuatorial												
	Machos	349	0,080	-1,32	108	114 - 257	15		7 - 8	E	Briones & Armijos (2012) ²	14
	Hembras	379	0,070	-1,39	94	125 - 248	14		6 - 7	E		

Tabla 8. Continuación

Región	Sexo	L_{∞} (cm)	k (año ⁻¹)	t_0	n	Rango	T_{max}	Longevidad	T_{mat}	Vert.	Referencia	COD
<i>Hemisferio Sur</i>												
Atlántico Ecuatorial												
	Combinado	291	0,160	-1,01	236	144 - 256	12			S	Lessa et al. (2004) ³	9
Atlántico Sur												
	Machos ⁵	257	0,149	-1,56	577	80 - 262	13+		6,5	S	Montealgre-Quijano (2007)	11
	Hembras ⁵	245	0,160	-1,55	260	73 - 247	12+		6,5	S		
	Combinado	258	0,120	-1,66	197	58 - 241	16			E	Jolly et al. (2013) ⁴	15
	Machos	244	0,140	-1,30	113	58 - 292	14		7	E		
	Hembras	277	0,110	-2,19	84	73 - 259	16		6	E		
	Combinado	292	0,130	-1,31	742	82 - 269	15	21,4		E	Hsu et al. (2014) ⁴	16
	Combinado ⁵	290	0,102	-1,25	818	65 - 264	17	28,1		S	Presente estudio	17
	Machos ⁵	291	0,102	-1,25	428	66 - 264	17	28,1		S		
	Hembras ⁵	283	0,106	-1,24	390	65 - 233	15	27,1		S		
Pacífico Sur												
	Machos	391	0,067	-1,72	140	50 - 300	22,7	22+	8	S	Manning & Francis (2005)	10
	Hembras	283	0,111	-1,24	288	50 - 250	19,7	20	7 - 9	S		

¹ Considerado representativo del crecimiento de las hembras, dado que solo 8 ejemplares utilizados para generar la curva de crecimiento fueron machos.

² Tallas convertidas a LH a partir de la ecuación $LH = 0,8313(LT) + 1,39$ (Kohler et al. 1995).

³ Tallas convertidas a LH a partir de la ecuación invertida $LH = 0,82576(LT) - 0,08044$ (Lessa et al. 2004).

⁴ Tallas convertidas a LH a partir de la ecuación invertida $LH = 0,83264(LT) - 1,631$ (Mas et al. 2014).

⁵ Modelos de crecimiento ajustados a datos retrocalculados.

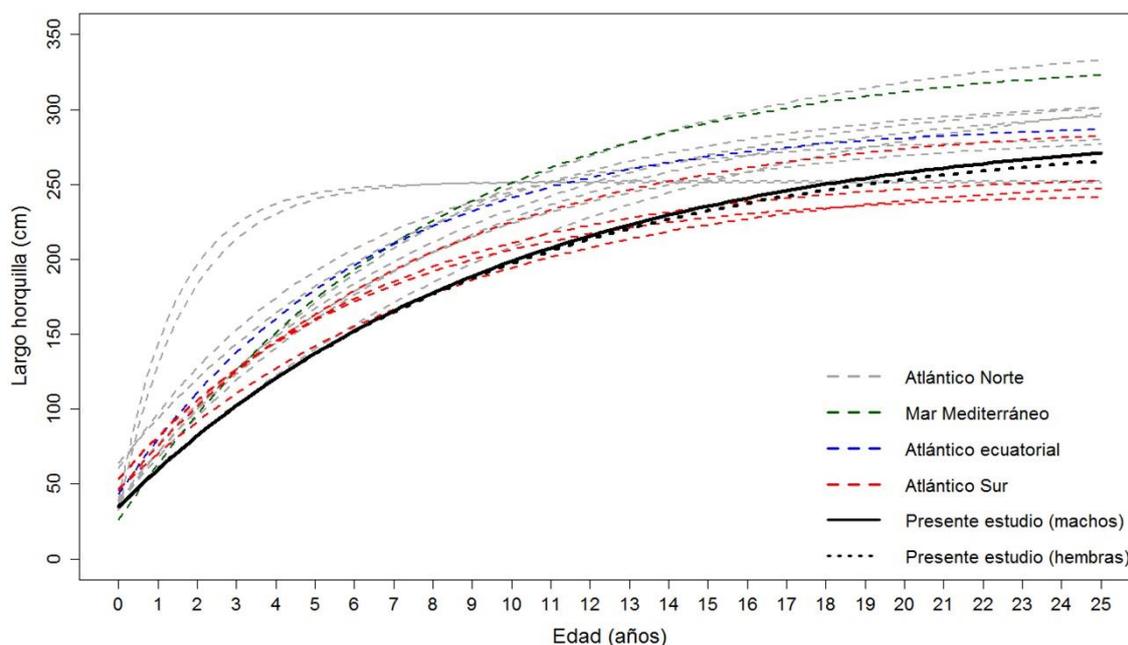


Figura 29. Curvas de crecimiento del tiburón azul (*Prionace glauca*) reportadas en la literatura para el océano Atlántico. Las líneas negras continua y punteada hacen referencia a las curvas de crecimiento de machos y hembras estimadas en el presente trabajo.

Dentro del Atlántico Sur, los resultados de este trabajo indican tallas máximas asintóticas superiores y valores de k menores a los reportados en otros trabajos (Montealegre-Quijano 2007; Jolly et al. 2013; Hsu et al. 2014), sugiriendo que los individuos alcanzan mayores tamaños y crecen más lento. Este crecimiento más lento se vio a su vez reflejado en edades de primera madurez (8 y 7 años para machos y hembras, respectivamente) mayores a las estimadas por Montealegre-Quijano (2007) (6,5 años para ambos sexos) y Jolly et al. (2013) (7 y 6 años para machos y hembras respectivamente). Dentro de las vértebras analizadas, cuatro fueron hembras grávidas (204-225 cm) con edades entre 9,7 y 11,8 años. Otras 53 hembras grávidas (150-248 cm) fueron capturadas durante el período de estudio (2009-2013) correspondiéndose con edades entre 6 y 15 años.

Las tallas máximas asintóticas estimadas para machos ($L_{\infty} = 291$ cm) y hembras ($L_{\infty} = 283$ cm) fueron congruentes con la talla máxima confirmada registrada para la especie (383 cm LT, ~ 320 cm LH, Compagno 1984) y la talla máxima reportada en el Atlántico Sur (305 cm; Coelho et al. 2013). En la base de datos del PNOFA, la talla record observada fue 275 cm (no incluida en el estudio de crecimiento), la cual fue similar a la reportada por otros investigadores en la región (259 cm, Jolly et al. 2013; 262 cm, Montealegre-Quijano 2007; 269 cm, Hsu et al. 2014). La ausencia de ejemplares de mayor tamaño en este y otros estudios podría ser consecuencia de una menor selectividad

del arte de pesca sobre ejemplares de gran tamaño, los cuales una vez enganchados en el anzuelo pueden cortar la línea y escapar. Por otro lado, algunos estudios señalan que los adultos son más abundantes a bajas latitudes (Hazin et al. 1994b; Mejuto & García-Cortés 2005), lo cual reduciría la probabilidad de captura a más altas latitudes como las de este trabajo. Alternativamente, la explotación pesquera por largos períodos de tiempo podría haber truncado la distribución de tallas, como ha sido observado en otras especies (Stevens et al. 2000).

Asumiendo una periodicidad anual en la formación de bandas de crecimiento, la longevidad estimada para machos y hembras fue de 28-34 y 27-32 años, respectivamente, dependiendo del método utilizado (Tabla 6). Estos valores fueron mayores a los reportados por otros trabajos en el hemisferio Sur (Tabla 8), lo cual probablemente sea consecuencia del menor valor de k estimado, dado que este parámetro representa la velocidad a la cual la talla máxima asintótica es alcanzada. Por su parte, las edades máximas observadas a partir de las vértebras analizadas (15-17 años) fueron similares a las reportadas en otros estudios (Tabla 8). Recientemente, la asignación de edad por medio de datación de radio carbono en cuerpos vertebrales, ha revelado en varias especies de tiburones edades superiores a las estimadas mediante el conteo de bandas de crecimiento (*Carcharhinus plumbeus*, Andrews et al. 2011; *C. obscurus*, Natanson et al. 2014; *Carcharias Taurus*, Passerotti et al. 2014; *Carcharodon carcharias*, Natanson & Skomal 2015). Estos hallazgos sugieren que, en individuos de gran tamaño, la deposición de bandas de crecimiento podría cesar, o bien dichas bandas se encontrarían tan compactadas entre sí que su conteo individual sería impracticable. Esta incongruencia entre edades estimadas por ambas técnicas no ha sido evaluada aún en el tiburón azul, pero sugiere la posibilidad de que la longevidad de esta especie sea incluso superior a la estimada en este trabajo.

Por último, resulta relevante destacar que en el presente trabajo el crecimiento de *P. glauca* fue analizado en base a un conjunto de muestras que abarcan un período de 5 años (2009-2013). Si bien un estudio de EyC debería contar, idealmente, con muestras dentro de un mismo año, al igual que en muchos otros casos, los estudios basados en datos pesquero-dependientes están sujetos a la actividad de la pesquería. Por lo tanto, generalmente es necesario combinar la información obtenida a través de varios años de muestreo con el fin de contar con una cobertura aceptable tanto en rangos de tallas, como en temporalidad y número de muestras. Parte de la variabilidad típicamente

observada en estudios de EyC está relacionada con la variabilidad individual en el crecimiento, es decir, individuos que crecen más lento e individuos que crecen más rápido con respecto al promedio poblacional. Sin embargo, la integración de muestras de diferentes años implica inevitablemente incorporar variaciones ambientales anuales (e.g. productividad, anomalías térmicas, salinidad), las cuales podrían afectar de forma diferencial el crecimiento de los individuos entre los distintos años. Estos efectos anuales no son fácilmente cuantificables, pero es probable que contribuyan en cierta medida con la variabilidad observada en el crecimiento.

4.1.5. Diferencias regionales en el crecimiento del tiburón azul

Como fue mencionado por Tanaka et al. (1990), la estimación de diferentes valores en los parámetros de crecimiento no necesariamente indican diferencias regionales en los patrones de crecimiento de una especie, sino que estas diferencias pueden ser consecuencia de distintas aproximaciones metodológicas. Considerando los 16 estudios en EyC del tiburón azul mencionados, estas disimilitudes incluyen diferencias en el número de muestras, representatividad del rango total de tallas de la especie, lecturas en base a vértebras enteras o seccionadas, con distintas tinciones o sin teñir y leídas en lupa o mediante radiografías. Todos estos detalles metodológicos, así como los criterios de lectura de bandas de crecimiento por los distintos investigadores, pueden generar ligeras o grandes variaciones entre estudios, resultando en estimaciones de los parámetros de crecimiento diferentes, que no necesariamente responden a una explicación biológica.

Dada la diversidad de metodologías utilizadas en los estudios de EyC del tiburón azul en el Atlántico Sur, no fue posible determinar en base a los parámetros de crecimiento la existencia de uno o más stocks dentro de la región.

4.2. Incidencia del tiburón azul en las capturas de palangre en el Atlántico sudoccidental

4.2.1. Distribución de edades

Analizando las capturas de las flotas palangreras japonesa y uruguaya en el Atlántico sudoccidental se observó un continuo en la distribución de tallas y edades desde ejemplares de pequeño tamaño con entre 0 y 1 año de edad (< 100 cm) a ejemplares de gran porte con edades superiores a los 16 años (> 260 cm). Sin embargo, estas capturas se vieron fuertemente dominadas por individuos juveniles y sub adultos (0-6 años) representando el 78% del total. La baja frecuencia de las clases de edades de 0 (0,02%) y

mayores a 14 (0,11%) en las capturas totales podría ser consecuencia de una baja selectividad del arte de pesca frente a ejemplares de muy pequeño y gran tamaño.

La gran dominancia de juveniles y sub-adultos en las capturas coincide con lo reportado por Mas (2012) para las capturas de la flota palangrera uruguaya dentro de la ZEEU entre 1998 y 2009 y con lo reportado por Montealegre-Quijano & Vooren (2010) en el sur-este brasilero. Dichos autores sugirieron que el área de la convergencia subtropical entre las corrientes oceánicas de Brasil y Malvinas podría constituir un área de cría para el tiburón azul, aprovechando la elevada productividad de la región (Martínez & Ortega 2007; Machado et al. 2013). Esta hipótesis es congruente con lo hallado por Carvalho et al. (2011), quienes hallaron una relación positiva entre la proporción de juveniles en las capturas de la flota palangrera brasilera y la concentración de clorofila.

Juveniles y sub-adultos fueron dominantes en las capturas en todas las franjas latitudinales analizadas (34-47°S; Fig. 24), y dentro de un amplio rango de temperaturas superficiales (10,7-20°C). Solo en aguas con temperaturas superficiales superiores a los 22°C los adultos dominaron las capturas (Fig. 25). Particularmente dentro de la ZEEU, la dinámica temporal de la distribución etaria de *P. glauca* sugiere una migración estacional entre componentes poblacionales. Los adultos se adentrarían en la zona (probablemente desde el Norte) durante la primavera y principalmente el verano (Fig. 26), al mismo tiempo en que los juveniles migrarían hacia aguas más al Sur. Este patrón es consistente con lo hallado por Montealegre-Quijano & Vooren (2010), quienes observaron una mayor abundancia de juveniles asociados a aguas superficiales más frías y una mayor abundancia de adultos asociados a aguas más cálidas. Otros trabajos también han observado una mayor proporción de adultos en las capturas de palangre a latitudes más bajas (Hazin et al. 1994b; Lessa et al. 2004; Tavares et al. 2012). La aparición de adultos en la ZEEU entre la primavera y el verano podría estar relacionada con la cópula. Un análisis de la frecuencia de ocurrencia de laceraciones recientes (mordidas de cópula) en hembras capturadas durante este período (no considerado aquí) podría ayudar a confirmar esta hipótesis.

4.2.2. Capturas entre flotas

Si bien las distribuciones de tallas y edades evidenciaron ligeras disimilitudes entre las capturas de las tres flotas palangreras analizadas, estas diferencias no necesariamente fueron consecuencia de selectividades diferenciales entre las mismas. La flota URU-o

capturó proporcionalmente mayor cantidad de juveniles y sub-adultos con respecto a las otras flotas (JAP y URU-i) (Fig. 21). Sin embargo, esto podría ser en parte causa de la distribución de operación de la flota, la cual operó exclusivamente en aguas oceánicas y frecuentemente al Sur de la ZEEU (Fig. 5) sobre aguas más frías. Considerando que la frecuencia de juveniles y sub-adultos fue relativamente mayor en la región oceánica en comparación la región de plataforma y talud (Fig. 23), y que los mismos fueron a su vez más frecuentes a temperaturas superficiales menores a 22°C, esto explicaría su mayor proporción en las capturas.

Dentro de la ZEEU, y durante otoño-inverno, la flota JAP y URU-i solaparon considerablemente su área de operación, pero a su vez pescaron a profundidades contrastantes. No obstante, pese a las diferencias en la profundidad de operación del arte, las distribuciones de tallas y edades fueron relativamente similares entre ambas flotas, sugiriendo niveles de selectividad similares (Fig 19, 21, 27). Esto podría ser producto de la extensa porción de la columna de agua que es utilizada por el tiburón azul. Numerosos estudios de telemetría satelital y acústica han demostrado la gran capacidad de esta especie de realizar extensas migraciones verticales durante el día y la noche, incluso superando los 1 000 m de profundidad (Sciarrotta & Nelson 1977; Carey & Scharold 1990; Stevens et al. 2010; Campana et al. 2011; Queiroz et al. 2012; Vandeperre et al. 2014; Carvalho et al. 2015). Las razones de estas migraciones verticales van desde comportamientos de forrajeo a aspectos relacionados con la termorregulación, pero en todo caso demuestran que *P. glauca* presenta un alto nivel de actividad, recorriendo una extensa porción de la columna de agua y siendo por tanto susceptible a ser capturado en un rango extenso de profundidades. Recientemente, utilizando rastreadores satelitales Carvalho et al. (2015) reportaron diferencias en la selectividad de diferentes clases de edades del tiburón azul como consecuencia de usos diferenciales de la columna de agua. Estos autores observaron en dos extensas áreas del Atlántico Sur aparentes segregaciones respecto a la profundidad frecuentada en función de la edad/tamaño de los individuos, la cual sugirieron podría estar relacionada con la temperatura y la evasión de depredación de juveniles por parte de los adultos. Sin embargo, en el presente estudio, la ausencia de un sesgo marcado entre las distribuciones de tallas y edades en las capturas de JAP y URU-i no evidencia una segregación aparente de tamaños por profundidad. Considerando las profundidades de pesca de cada flota (< 80 m URUi; 90-200 m JAP) estos resultados sugieren que, al menos dentro de la ZEEU (donde URUi y JAP solaparon su esfuerzo),

los tiburones azules ocupan una extensa porción de la columna de agua, incluso desde etapas tempranas en la vida, siendo susceptibles de ser capturados tanto cerca de la superficie como en aguas relativamente profundas.

Por último, la mayor proporción de adultos de gran tamaño en las capturas de URU-i con respecto a JAP y URU-o podría ser consecuencia de ser la única flota que operó en el verano, época durante la cual los adultos fueron más frecuentes en la región, especialmente dentro de la ZEEU.

4.2.3. Manejo y conservación

Los estudios de edad y crecimiento proporcionan parte de los insumos básicos, en términos de información biológica, para llevar a cabo análisis demográficos y evaluaciones de stocks (Cailliet & Goldman 2004; Goldman et al. 2012). La información que se desprende de estos trabajos es fundamental para realizar estudios y evaluaciones a nivel poblacional que permitan conocer aspectos clave como tasas intrínsecas de crecimiento poblacional y la capacidad de la población de responder en forma compensatoria frente a diversos niveles de explotación (Smith et al. 1998; Cortés et al. 2012). Estos análisis más holísticos y biológicamente realistas son fundamentales desde un punto de vista biológico-pesquero, dado que suministran las bases y puntos de referencia esenciales para determinar el estado de salud de los stocks, así como para predecir tendencias en el corto plazo del tamaño poblacional bajo diferentes escenarios de explotación. Todas estas aplicaciones constituyen las bases biológicas sobre las cuales se elaboran medidas de manejo y conservación con el fin de promover un uso sustentable de los recursos y a su vez garantizar la perdurabilidad de poblaciones bajo explotación directa e indirecta (Cortés 1998; Stevens et al. 2000).

Las estimaciones de la tasa instantánea de mortalidad natural en la literatura varían 0,094 y 0,511 año⁻¹ dependiendo de la metodología utilizada y las asunciones realizadas (*e.g.* mortalidad constante o edad-dependiente) (Smith et al. 1998, 2008; Cortés 2002, 2008; Manning & Francis 2005; Campana et al. 2006; Montealegre-Quijano & Vooren 2009, Rice & Semba 2014). En el presente trabajo las estimaciones de mortalidad natural variaron entre 0,088 y 0,159 año⁻¹ para machos y entre 0,092 y 0,166 año⁻¹ para hembras dependiendo de la longevidad utilizada y el tipo de estimación de mortalidad natural (Tabla 6). Las diferencias observadas entre ambas estimaciones de M rescinden en el porcentaje del tamaño poblacional que se asume se mantiene con vida a una edad igual a

la máxima edad observada o bien a la longevidad estimada. En el caso de Hoenig (1983), dicho porcentaje (~ 1,5%) fue extrapolado de una regresión construida a partir de datos de longevidad y M de 134 stocks y 79 especies incluyendo peces, moluscos y cetáceos; mientras que en el caso de Taylor (1960) se adjudica un valor arbitrario de ~ 5% (Hewit & Hoenig 2005). De aquí que las estimaciones de M según el método de Hoenig (1983) sean consistentemente superiores en comparación con el método de Taylor (1960). Considerado el método de Hoenig (1983) las estimaciones para machos (0,159 año⁻¹) y hembras (0,166 año⁻¹) fueron similares a las reportadas por Manning & Francis (2005) (0,190 y 0,210 año⁻¹, machos y hembras, respectivamente), Montealegre-Quijano & Vooren (2009) (0,181 y 0,199 año⁻¹, machos y hembras respectivamente) y Rice & Semba (2014) (0,145-0,155 y 0,173-0,207 año⁻¹, machos y hembras respectivamente) utilizando el mismo método. Sin embargo, las estimaciones del presente trabajo fueron calculadas de forma indirecta, acumulando todas las clases de edades y para todo el período de estudio. En primer lugar, es esperable que las tasas instantáneas de mortalidad natural no sean constantes a lo largo de la vida del tiburón azul y que la probabilidad de supervivencia en ejemplares de mayor tamaño sea superior a la de juveniles en sus primeros años de vida (Brodziak et al. 2009). La senescencia y el estrés fisiológico de la reproducción podrían incrementar la mortalidad nuevamente en individuos muy longevos. Tasas de mortalidad constantes podrían no ser del todo problemáticas cuando se modela explícitamente el componente adulto de una población. Sin embargo, la estimación de mortalidades edad-específicas permite la construcción de modelos demográficos más realistas cuando se modelan explícitamente todos los componentes poblacionales (Brodziak et al. 2009). En segundo lugar, la estimación de la mortalidad natural generalmente presenta dificultades en su interpretación al ser calculada en especies que se encuentran sujetas a su vez a cierto grado de mortalidad por pesca. Por su parte, la mortalidad por pesca tampoco es invariable, y se ha demostrado que depende de diversos factores incluidos el tamaño (Coelho et al. 2013).

El análisis de distribución etaria del tiburón azul en las capturas de las flotas palangreras japonesa y uruguaya demostró que esta especie es capturada a partir del primer año de vida. Si bien las capturas de individuos con clases de edad 0 fueron muy poco frecuentes (0,02%), la frecuencia en el total de las capturas aumentó rápidamente para las clases de edades siguientes desde un 3,23% para la clase de edad 1 a un 19,7% para la clase de edad 4. En conjunto, los juveniles y sub-adultos (0-6 años) representaron el 77,9% de las

capturas totales (flotas combinadas). Si bien el tiburón azul es considerado como una de las especies de tiburones más productivas debido a su crecimiento relativamente rápido, madurez temprana, alta fecundidad y cortos períodos de gestación (Nakano & Stevens 2008; Cortés et al. 2008), varios análisis demográficos han advertido la fuerte dependencia del crecimiento poblacional sobre la supervivencia de los juveniles (Aires da Silva & Gallucci 2007; Cortés 2008). En este sentido, la remoción predominantemente de juveniles por parte de las flotas palangreras analizadas en este trabajo podrían estar generando un efecto negativo sobre la población del tiburón azul. Por otro lado, las relativamente mayores edades de madurez aquí estimadas en comparación con otros estudios en el Atlántico Sur, suponen tiempos generacionales más largos y edades de reclutamiento al stock reproductivo mayores. Estos aspectos tienen implicancias directas sobre la tasa intrínseca de crecimiento poblacional de la especie y la consecuente capacidad de la población de mantenerse en equilibrio bajo niveles de explotación variables.

Por lo expuesto, la realización de una evaluación de stock local incorporando aspectos de historia de vida estimados en este trabajo es de carácter prioritario para tener un mayor conocimiento del estado actual del recurso. Por último, considerando la diversidad de flotas palangreras operando en el Atlántico sudoccidental (Hazin et al. 2008), la extensa área de distribución de la especie y su carácter migratorio (*e.g.* Vandeperre et al. 2014; Carvalho et al. 2015), se sugiere que dicho análisis sea realizado en conjunto con otros países de forma de integrar la información regional y obtener un panorama más representativo.

4.2.4. Consideraciones sobre el ordenamiento del tiburón azul en el Atlántico Sur

Actualmente, algunos investigadores sostienen que *P. glauca* podría constituir más de un stock en el Atlántico Sur (Amorim 1992; Legat & Vooren 2004), mientras que otros, al igual que en el Atlántico Norte, sostienen la existencia de un único stock (Hazin et al. 2000; Montealegre-Quijano 2007; da Silva et al. 2010; Montealegre-Quijano et al. 2010). Sin embargo, incluso dentro de esta última hipótesis existen variantes. Por ejemplo, Hazin et al. (2000) sugieren que el ciclo reproductivo presenta un patrón migratorio en sentido horario, en donde la cópula ocurre en el sur-oeste; la ovulación, fertilización y primeras etapas de la gestación en el ecuador occidental, las etapas avanzadas de la gestación en el ecuador oriental, y la parición en el sur-este sobre las costas africanas. Por su parte, da

Silva et al. (2010) coincide con Hazin et al. (2000) en la existencia de un único stock, pero sostiene que el patrón migratorio sería antihorario.

Un conocimiento más profundo del ordenamiento de la especie en el Atlántico sur, así como del número de unidades de manejo pesquero, resultan fundamentales para la elaboración de planes de manejo, aprovechamiento sustentable y conservación. En este sentido, el monitoreo satelital en tiburones ha demostrado ser una herramienta útil en el entendimiento de los movimientos de diferentes especies de tiburones (Hammerschlag et al. 2011, Simpfendorfer & Heupel 2012). Algunos de estos trabajos han demostrado la capacidad de algunas especies de desplazarse enormes distancias (*e.g.* tiburón blanco *Carcharodon carcharias* Bonfil et al. 2005; tiburón peregrino *Cethorhinus maximus* Skomal et al. 2009; tiburón tigre *Galeocerdo cuvier* Hammerschlag et al. 2012; tiburón azul *P. glauca* Vandeperre et al. 2014), sugiriendo niveles de conectividad mayores a los esperados entre regiones distantes. En el Atlántico Sur, los estudios de telemetría satelital en tiburón azul son escasos (da Silva et al. 2010; Carvalho et al. 2015; A. Domingo datos no publicados), pero al igual que en otras regiones, proporcionan evidencia de la gran capacidad de desplazamiento de esta especie, incluso existiendo registros de cruces transatlánticos (da Silva et al. 2010; Carvalho et al. 2015). Estas aproximaciones, en conjunto con estudios genéticos incorporando muestras de diversas regiones del Atlántico Sur, podrían esclarecer el grado de conectividad y flujo génico, permitiendo una comprensión más detallada de la estructura genética y la determinación del número de stocks dentro de la región (Heist 2012).

5. Conclusiones y perspectivas

1 – Las vértebras constituyen un testigo temporal confiable y útil para la estimación de edad y crecimiento del tiburón azul, lo cual confirma la primera hipótesis del trabajo. Cada par de bandas de crecimiento es formado anualmente en esta especie, habiéndose registrado individuos de hasta 17 años y estimándose una longevidad teórica de 27-34 años. Sin embargo, resulta importante destacar que la periodicidad anual fue validada en individuos de entre 4 y 7 años, por lo que una validación absoluta sería necesaria para corroborar que dicha periodicidad es constante a lo largo de la vida de los individuos.

2 – Pese a ser comúnmente asociado con el nacimiento, el cambio de ángulo sobre el *corpus calcareum* del cuerpo vertebral mostró ser una estructura compleja y variable que podría comenzar a formarse durante etapas tardías de la gestación. Un estudio detallado de este aspecto sería útil para dilucidar la relación entre dicha estructura y el nacimiento a fin de establecer precisamente a qué nivel de la vértebra un individuo efectivamente nació.

3 – Debido a la baja representatividad de ejemplares con clases de edades pequeñas en la muestras, los modelos de crecimiento fueron ajustados a los datos retrocalculados. Entre los modelos de crecimiento considerados, el modelo clásico de von Bertalanffy fue el que mejor describió el crecimiento del tiburón azul. Machos y hembras presentarían un crecimiento relativamente similar, pero los machos alcanzarían una mayor talla máxima asintótica. Los coeficientes de crecimiento estimados para ambos sexos fueron menores a los reportadas anteriormente en el Atlántico Sur, sugiriendo que la edad de primera madurez es alcanzada a una edad más tardía (7 y 8 años, para machos y hembras, respectivamente). No obstante, dada la diversidad de metodologías implementadas entre los diversos estudios de EyC realizados en esta región, no fue posible afirmar que las diferencias halladas sean reflejo de la existencia de una o más poblaciones en el área.

4 – Las capturas de tiburón azul por parte de las flotas palangreras uruguaya y japonesa en el Atlántico sudoccidental se encontraron fuertemente dominadas por juveniles y sub-adultos (0-6 años de edad). La distribución etaria en las capturas mostró diferencias entre flotas, regiones (RPT y RO) y en función de la temperatura superficial del mar. Dentro de la ZEEU, la estructura de edades en las capturas varió estacionalmente, siendo los juveniles y sub-adultos el componente dominante durante el invierno y otoño, y los

adultos durante la primavera y principalmente el verano. Estos resultados confirman la hipótesis de segregación espacio temporal de las clases etarias de *P. glauca*.

5 – La alta incidencia de juveniles en las capturas de las flotas palangreras representa un potencial riesgo en términos de manejo pesquero, dado que los juveniles constituyen el componente de mayor influencia sobre el crecimiento poblacional. Esta realidad, en conjunto con una madurez sexual más tardía, podría comprometer la capacidad de la población de compensar la remoción de individuos por explotación pesquera. Por estos motivos, sería conveniente llevar a cabo una evaluación del estado actual del stock.

6 – Dado el grado de incertidumbre acerca del ordenamiento poblacional del tiburón azul en el Atlántico Sur, es fundamental dirigir esfuerzos hacia áreas de investigación como el monitoreo satelital y genética, a fin de determinar la estructuración genética y grado de conectividad entre diversas regiones, así como identificar unidades de manejo pesquero que permitan desarrollar planes y políticas de conservación y aprovechamiento sustentable.

6. Referencias bibliográficas

- Aasen O. 1963. Length and growth of the porbeagle (*Lamna nasus*, Bonnaterre) in the North West Atlantic. Reports on Norwegian Fishery and Marine Investigation 13: 20-37.
- Aires da Silva A., Gallucci V.F. 2007. Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. Marine and Freshwater Research 58: 570-580.
- Aires da Silva A., Ferreira R.L. & Pereira J.G. 2008. Case study: blue shark catch-rate patterns from the Portuguese swordfish longline fishery in the Azores. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 230-235, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Akaike H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. En: Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory. Petrov B.N. & Csaki F. (eds.), pp. 267-281, Akademiai Kiado, Budapest, Hungary.
- Amorim A.F. 1992. Estudo da biologia da pesca e reprodução do cação-azul, *Prionace glauca* L. 1758, capturado no sudeste e sul do Brasil. Tesis de Doctorado, Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil. 205p.
- Amorim A.F., Arfelli C.A. & Fagundes L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off Southern Brasil during 1974-97: an overview. Marine and Freshwater Research 49: 621-632.
- Andrews A.H., Natanson L.J., Kerr L.A., Burgess G.H. & Cailliet G.M. 2011. Bomb radiocarbon and tag-recapture dating of sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*). Fishery Bulletin 109: 454-465.
- Araya M. & Cubillos L.A. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. Environmental Biology of Fishes 77: 293-300.
- Beamish R.J. & Fournier D.A. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 982-983.
- Beamish R.J. & McFarlane G.A. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. Transactions of the American Fisheries Society 112: 735-743.
- Blanco-Parra M., Galván-Magaña F. & Márquez-Farías F. 2008. Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus, 1758, in the Northwest coast off Mexico. Revista de Biología Marina y Oceanografía 43: 513-520.
- Bodas M. & Amorim A.F. 2009. Desenvolvimento embrionário de cação-azul, *Prionace glauca* (Linnaeus 1758), no sudeste e sul do Brasil. Revista Ceciliana 1: 101-106.

- Bonfil R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 341. Rome, FAO. 119p.
- Bonfil R., Meyer M., Scholl M.C., Johnson R., O'Brien S., Oosthuizen H., Swanson S., Kotze D. & Paterson M. 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science* 310: 100-103.
- Booth A.J., Foulis A.J. & Smale M.J. 2011. Age validation, growth, mortality, and demographic modeling of spotted gully shark (*Triakis megalopterus*) from the southeast coast of South Africa. *Fishery Bulletin* 109: 101-112.
- Briones J. & Armijos J. 2012. Edad y crecimiento del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la zona del Pacífico ecuatoriano. Tesis de Licenciatura en Biología Pesquera, Universidad Laica "Eloy Alfaro" de Manabí, Facultad de Ciencias del Mar Biología Pesquera. Manta, Ecuador. 74p.
- Brodziak J., Ianelli J., Lorenzen K. & Methot Jr. R.D. (Eds). 2011. Estimating natural mortality in stock assessment applications. U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum. NMFS-F/SPO-119. 38p.
- Burnham, K.P. and Anderson, D.R. 2002 *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edition. Springer, New York.
- Cailliet G.M., Martin L.K., Kusher D., Wolf P., Welden B.A. 1983a. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. En: *Proceedings international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, sharks*. Prince E.D. & Pulos L.M. (eds.), pp. 157–165, U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS 8.
- Cailliet G.M., Martin L.K., Harvey J.T., Kusher D. & Welden B.A. 1983b. Preliminary studies on the age and growth of the blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. En: *Proceedings international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, sharks*. Prince E.D. & Pulos L.M. (eds.), pp. 179-188, U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS 8.
- Cailliet G.M. & Radtke R.L. 1987. A progress report on the electron microprobe analysis technique for age determination and verification in elasmobranchs. En: *The age and growth of fish*. Summerfelt R.C. & Hall G.E. (eds.), pp. 359-369, Iowa State University Press, Iowa, USA.
- Cailliet G.M. 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. En: *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and status*

- of the fisheries. Pratt Jr. H.L., Gruber S.H. & Taniuchi T. (eds.), pp. 157–165, U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report 90.
- Cailliet G.M. & Goldman K.J. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: Biology of sharks and their relatives. Carrier J., Musick J.A., Heithaus M.R. (eds.), pp 399-447, CRC Press LLC, Boca Raton, Florida, USA.
- Cailliet G.M., Smith W.D., Mollet H.F. & Goldman K.J. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77: 211-228.
- Cardoso A.T.C. 2010. Ciclo reprodutivo e fecundidade do tubarão-azul, *Prionace glauca* (Linnaeus 1758), no Atlântico sudoeste. Tesis de Maestría, Universidad Federal do Rio Grande, Brasil. 92p.
- Camhi M.D., Lauck E., Pikitch E.K. & Babcock E.A. 2008. A Global Overview of Commercial Fisheries for Open Ocean Sharks. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 166–192, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Caltabellota F.P. 2009. Crescimento relativo de idade de embriões do Tubarão-Azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) no Sudeste-Sul do Brasil. Tesis de maestría, Instituto Oceanográfico de Unversidade de São Paulo, Brasil. 137p
- Campana S.E., Annand M.C. & McMillan J.I. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 131-138.
- Campana S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.
- Campama S.E., Natanson L.J. & Myklevoll S. 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 450-455.
- Campana, S., L. Marks, W. Joyce, and N. Kohler. 2006. Effects of recreational and commercial fishing on blue sharks (*Prionace glauca*) in Atlantic Canada, with inferences on the North Atlantic population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 670-682.
- Campana S.E., Joyce W., Marks L., Hurley P., Natanson L., Kohler N.E., Jensen C.F., Mello J.J., Pratt Jr.H.L., Myklevoll S. & Harley S. 2008. The rise and fall (again) of the porbeagle shark population in the Northwest Atlantic. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 445-461, Blackwell Publishing, Oxford, UK.

- Campana S.E., Dorey A., Fowler M., Joyce W., Wang Z., Wright D. & Yashayaev I. 2011. Migration pathways, behavioural thermoregulation and overwintering grounds of blue sharks in the Northwest Atlantic. PLoS ONE 6: e16854. doi:10.1371/journal.pone.0016854.
- Carey F.G. & Scharold J.V. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. Marine Biology 106: 329-342.
- Carlisle A.B., Goldman K.J., Litvin S.Y., Madigan D.J., Bigman J.S., Swithenbank A.M., Kline Jr T.C. & Block B.A. 2015. Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark. Proceedings of the Royal Society B 282: 20141446. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1446>.
- Carlson J.K. & Baremore I.E. 2005. Growth dynamics of the spinner shark (*Carcharhinus brevipinna*) off the United States southeast and Gulf of Mexico coasts: a comparison of methods. Fishery Bulletin 103: 280-291.
- Carvalho F.C., Murie D.J., Hazin F.H.V, Hazin H.G, Leite-Mourato B. & Burgess G.H. 2011. Spatial predictions of blue shark (*Prionace glauca*) catch rate and catch probability of juveniles in the Southwest Atlantic. ICES Journal of Marine Science 68: 890-900.
- Carvalho F., Ahrens R., Murie D., Bigelow K., Aires-Da-Silva A., Maunder M.N. & Hazin F. 2015. Using pop-up satellite archival tags to inform selectivity in fisheries stock assessment models: a case study for the blue shark in the South Atlantic Ocean. ICES Journal of Marine Science; doi:10.1093/icesjms/fsv026
- Castro J.A. & Mejuto J. 1995. Reproductive parameters of blue shark, *Prionace glauca*, and other sharks in the Gulf of Guinea. Marine and Freshwater Research 46: 967-973.
- Chang W.Y.B. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39: 1208-1210.
- Clarke S.C., Magnussen J.E., Abercrombie D.L., McAllister M. & Shivji M.S. 2006. Identification of shark species composition and proportion in the Hong Kong shark fin market using molecular genetics and trade records. Conservation Biology 20: 201-211.
- Clarke S., Sato M., Small C., Sullivan B., Inoue Y. & Ochi D. 2014. Bycatch in longline fisheries for tuna and tuna-like species: a global review of status and mitigation measures. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 588. Rome, FAO. 199p.
- Clement J.G. 1992. Re-examination of the Fine Structure of Endoskeletal Mineralization in Chondrichthyans: Implications for Growth, Ageing and Calcium Homeostasis. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 43: 157-181.

- Coelho R., Infante P. & Santos M.N. 2013. Application of Generalized Linear Models and Generalized Estimation Equations to model at-haulback mortality of blue sharks captured in a pelagic longline fishery in the Atlantic Ocean. *Fisheries Research* 145: 66-75.
- Compagno L.J.V. 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fishery Synopsis 4: 251–655.
- Compagno L.J.V., Dando M. & Fowler S. 2005. Sharks of the world. Princeton University Press. Princeton and Oxford.
- Conrath C.L., Gelsleichter J., Musick J.A. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100: 674-682.
- Cortés E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research* 39: 199-208.
- Cortés E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16: 1048-1062.
- Cortés E. 2008. Comparative life history and demography of pelagic sharks. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 309-322, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Cortés E., Arocha F., Beerkircher L., Carvalho F., Domingo A., Heupel M., Holtzhausen H., Neves M., Ribera M. & Simpfendorfer C. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquatic Living Resources* 23: 25-34.
- Cortés E., Brooks E.N. & Gedmake T. 2012. Population Dynamics, Demography, and Stock Assessment. In: *Biology of Sharks and Their Relatives*, second Edition. Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R. (eds.), pp. 453-485, CRC Press, Taylor & Francis Group, Florida, USA.
- Daiber F.C. 1960. A technique for age determination in the skate, *Raja eglanteria*. *Copeia* 1960: 258-60.
- Da Silva C., Kerwath S.E., Wilke C.G., Meyër M. & Lamberth S.J. 2010. First documented southern transatlantic migration of a blue shark *Prionace glauca* tagged off South Africa. *African Journal of Marine Science* 32: 639-642.
- Dean M.N. & Summers A.P. 2006. Cartilage in the skeleton of cartilaginous fishes. *Zoology* 109: 164-168.
- Domingo A., Mora O. & Milessi A. 1997. Capturas de tiburones pelágicos desembarcadas por la flota atunera de Uruguay. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 46: 420-424.

- Domingo A., Cornes M. & Mora O. 2002. Evolución de las capturas de elasmobranquios pelágicos en la pesquería de atunes de Uruguay, con énfasis en los tiburones azul (*Prionace glauca*), moro (*Isurus oxyrinchus*) y porbeagle (*Lamna nasus*). ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 54: 1406-1420.
- Domingo A., Forselledo R., Miller P. & Passadore C. 2008. Plan de acción nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. DINARA, Montevideo, Uruguay. 88p.
- Domingo, A., Forselledo, R., Pons, M., and Ortega, L. (2011). Análisis de la información del atún ojo grande (*Thunnus obesus*) obtenida por el programa nacional de Observadores de Uruguay entre 1998 y 2009. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 66: 332-350.
- Dulvy N.K., Baum J.K., Clarke S., Compagno L.J.V., Cortés E., Domingo A., Fordham S., Fowler S., Francis M.P., Gibson C., Martínez J., Musick J.A., Soldo A., Stevens J.D. & Valenti S. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 459-482.
- Ebert, D. A., Fowler, S., Compagno, L. & Dando, M. 2013. *Sharks of the world, a fully illustrated guide*. Wild Nature Press, Plymouth, UK.
- Evans, G. T. & Hoenig, J. M. 1998. Testing and viewing symmetry in contingency tables, with application to readers of fish ages. *Biometrics* 54: 620-629.
- FAO. 2015. Species Fact Sheets *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758). FAO - Fisheries and Aquaculture Information and Statistics Service. <http://www.fao.org/fishery/species/2018/en> . Consultado el 18/2/2015.
- Ferretti F., Myers R.A., Serena F. & Lotze H.K. 2008. Loss of large predatory sharks from the Mediterranean Sea. *Conservation Biology* 22: 952-964.
- Ferretti F., Worm B., Britten G.L., Heithaus M.R. & Lotze H.K. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters* 13: 1055-1071.
- Field I.C., Meekan M.G., Buckworth R.C. & Bradshaw C.J.A. 2009. Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Advances in Marine Biology* 56: 275-363.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* 36: 883-902.
- Francis M.P. & Duffy C. 2005 Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus* and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin* 103: 489-500.

- Gelsleichter J.J. 1998. Vertebral cartilage of the clearnose skate, *Raja eglanteria*: development, structure, ageing and hormonal regulation of growth. Phd Thesis, College of William and Mary in Virginia, Williamsbur, USA. 214p.
- Goldman K.J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. En: Elasmobranch fisheries management techniques. Musick J.A. & Bonfil R. (eds.), pp. 97-132, FAO Fisheries Technical Paper No. 474. Food and Agriculture Organization, Rome.
- Goldman K.J. & Musick J.A. 2006. Growth and maturity of salmon sharks (*Lamna ditropis*) in the eastern and western North Pacific, and comments on back-calculation methods. Fishery Bulletin 104: 278-292.
- Goldman K.J., Cailliet G.M., Andrews A.H. & Natanson L.J. 2012. Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes. En: Biology of Sharks and Their Relatives, second Edition. Carrier J.C., Musick J.A. & Heithaus M.R. (eds.), pp. 423-452, CRC Press, Taylor & Francis Group, Florida, USA.
- Green P., O'Sullivan D., Roche W., Fitzmaurice P., Stokes D., O'Reilly S., Kierse G., Kenny M., Mariani S. & Clarke M. 2009. Data on blue shark from the Irish recreational fishery. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 64: 1522-1536.
- Hale L.F., Dudgeon J.V., Mason A.Z. & Lowe C.G. 2006. Elemental signatures in the vertebral cartilage of the round stingray, *Urobatis halleri*, from Seal Beach, California. Environmental Biology of Fishes 77: 317-325.
- Hammerschlag N., Gallagher A.J. & Lazarre D.M. 2011. A review of shark satellite tagging studies. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 398: 1-8.
- Hammerschlag N., Gallagher A.J., Wester J., Luo J. & Ault J.S. 2012. Don't bite the hand that feeds: assessing ecological impacts of provisioning ecotourism on an apex marine predator. Functional Ecology 26: 567-576
- Haskell W.L. 1949. An investigation of the possibility of determining the age of sharks through annuli as shown in cross sections of vertebrae. Annual Report of the Marine Laboratory Texas Game Fish Commission. pp. 212-217.
- Hazin F.H.V., Boeckmann C.E., Leal E.C., Otsuka K. & Kihara K. 1994a. Reproduction of the blue shark, *Prionace glauca*, in the Southwestern equatorial Atlantic Ocean. Fisheries Science 60: 487-491.
- Hazin F.H.V., Boeckmann C.E., Leal E.C., Lessa R.L.T., Kihara K. & Otsuka K. 1994b. Distribution and relative abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the southwestern equatorial Atlantic Ocean. Fishery Bulletin 92: 474-480.

- Hazin F.H.V., Pinheiro P.B. & Broadhurst P.B. 2000. Further notes on reproduction of the blue shark, *Prionace glauca*, and a postulated migratory pattern in the South Atlantic Ocean. *Ciência e Cultura* 52: 114-120.
- Hazin F.H.V., Broadhurst M.K., Amorim A.F., Arfelli C.A. & Domingo A. 2008. Catches of pelagic sharks by subsurface longline fisheries in the South Atlantic Ocean during the last century: a review of available data with emphasis on Uruguay and Brasil. En: *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 213-229, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Heist E.J. 2012. Genetics of Sharks, Scleropteres and Rays. In: *Biology of Sharks and Their Relatives*, second Edition. Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R. (eds.), pp. 487-504, CRC Press, Taylor & Francis Group, Florida, USA.
- Henderson A.C., Flannery K. & Dunne J. 2001. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic. *Journal of Fish Biology* 58: 1347-1358.
- Hewitt D.A. & Hoenig J.M. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity. *Fishery Bulletin* 103: 433-437.
- Hoenig J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 82: 898-903.
- Hoenig J.M. & Gruber S.H. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. En: *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. Pratt H.L., Gruber S.H. & Taniuchi T. (eds.), pp. 1-16, U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS 90.
- Holden M.J. & Meadows P.S. 1962. The structure of the spine of the spur dogfish (*Squalus acanthias* L.) and its use for age determination. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 42: 179-197.
- Hsu H.H., Lyu G.T., Joung S.J. & Liu K.M. 2014. Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca*, in the South Atlantic Ocean. Document SCRS/2014/029, presented at the ICCAT 2014 inter-sessional meeting of the sharks species group. Piriápolis, Uruguay – March 10 to 14. 72p.
- ICCAT. 2007. Report of the 2006 meeting of the shark species group. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 60: 540-560.
- ICCAT. 2009. Report of the 2009 Porbeagle stock assessment meeting. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 65: 1909-2005.

- Ishiyama R. 1951. Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. 2. On the age-determination of Japanese black skate *Raja fusca* Garman (Preliminary Report). Bulletin of the Japanese Society of Sciences and Fisheries 16: 112-118.
- Jiménez S., Domingo A. & Brazeiro A. 2009. Seabird by catch in the Southwest Atlantic: interaction with the Uruguayan pelagic longline fishery. Polar Biology 32: 187-196.
- Johnson A.G. 1979. A simple method for staining the centra of teleost vertebrae. Northeast Gulf Science 3: 113-115.
- Jolly K.A., da Silva C. & Attwood C.G. 2013. Age, growth and reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* in South African waters. African Journal of Marine Science 35: 99-109.
- Katsanevakis S. & Maravelias C.D. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish and Fisheries 9: 178-187.
- Kemp N.E. & Westrin S.K. 1979. Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks. Journal of Morphology 160: 75-102.
- Kitchell J.F., Essington T.E., Boggs C.H., Schindler D.E. & Walters C.J. 2002. The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. Ecosystems 5: 202-216.
- Kohler N.E., Turner P.A., Hoey J.J., Natanson L.J. & Briggs R. 2002. Tag and recapture data for three pelagic sharks species: blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 54: 1231-1260.
- Kohler N.E. & Turner P.A. 2008. Stock structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean based on tagging data. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 339-350, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Legat J.F.A. 2001. Distribuição, abundância, reprodução e morfometria de *Prionace glauca* no sul do Brasil. MSc. Thesis, Fundação Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brasil. 118p.
- Legat J.F.A. & Vooren C.M. 2004. Reproductive cycle and migration of the blue shark (*Prionace glauca*) in South Atlantic Ocean. En: Fish Communities and Fisheries. de Carvalho C.E., Petrere Jr. M., Rivas A.A.F. & MacKinlay D. (eds.), pp. 25-35, Symposium proceedings, International Congress on the Biology of Fish, Manaus, Brazil.

- Legat J.F.A. & Vooren C.M. 2008. Caracterização da morfologia uterina e das fases de desenvolvimento embrionário do tubarão-azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758). Arquivos de Ciências do Mar 41: 14-20.
- Lessa R.P.T., Santana F.M. & Hazin F.H.V. 2004. Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) off Northeastern Brasil. Fisheries Research 66: 19-30.
- Lucena F., Travassos M., Frédou T., Carvalho F., Hazin H., Burgess G., Coelho R., Waters J.D., Travassos P. & Hazin F.H.V. 2015. Sharks caught by the Brazilian tuna longline fleet: an overview. Reviews in Fish Biology and Fisheries. DOI 10.1007/s11160-014-9380-8
- Machado I., Barreiro M., & Calliari D. 2013. Variability of chlorophyll-a in the southwestern Atlantic from satellite images: seasonal cycle and ENSO influences. Continental Shelf Research 53: 102-109.
- MacNeil M.A. & Campana S.E. 2002. Comparison of whole and sectioned vertebrae for determining the age and growth of young blue shark (*Prionace glauca*). Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 30: 77-82.
- Mandelman J.W., Cooper P.W., Werner T.B. & Lagueux K.M. 2008. Shark bycatch and depredation in the U.S. Atlantic pelagic longline fishery. Reviews of Fish Biology and Fisheries 18: 427-442.
- Manning M.J. & Francis M.P. 2005. Age and growth of blue shark (*Prionace glauca*) from the New Zealand Exclusive Economic Zone. New Zealand Fisheries Assessment Report 2005/26. 52p.
- Martínez A. & Ortega L. 2007. Seasonal trends in phytoplankton biomass over the Uruguayan Shelf. Continental Shelf Research 27: 1747-1758.
- Mas F. 2012. Biodiversidad, abundancia relativa y estructura poblacional de los tiburones capturados por la flota de palangre pelágico en aguas uruguayas durante 1998-2009. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UDELAR, Montevideo, Uruguay. 95p.
- Mas F., Forselledo R. & Domingo A. 2014. Length-length relationships for six pelagic shark species commonly caught in the Southwestern Atlantic Ocean. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers, 70: 2441-2445.
- Megalofonou P., Damalas D. & De Metrio G. 2009. Biological characteristics of blue shark, *Prionace glauca*, in the Mediterranean Sea. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 89: 1233-1242.

- Mejía-Falla P.A., Cortés E., Navia A.F. & Zapata F.A. 2014. Age and Growth of the Round Stingray *Urotrygon rogersi*, a Particularly Fast-Growing and Short-Lived Elasmobranch. PLoS ONE 9: e96077. doi:10.1371/journal.pone.0096077
- Mejuto J. & Gracia-Cortés B. 2005. Reproductive and distribution parameters of the blue shark *Prionace glauca*, on the basis of on-board observations at sea in the Atlantic, Indian and Pacific oceans. ICCAT Collective Volume of Scientific Papers 58: 951-973.
- Montealegre-Quijano S. 2007. Biología populacional do tubarão-azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Carcharhinidae), na região sudoeste do oceano Atlântico. Tesis de Doctorado, Universidade Federal do Rio Grande, Brasil. 189p.
- Montealegre-Quijano S. & Vooren C.M. 2009. Estimativas de mortalidade e tabelas de vida do tubarão-azul, *Prionace glauca* (Carcharhinidae), no sul do Brasil e águas internacionais adjacentes. Pan-American Journal of Aquatic Sciences 4: 476-489.
- Montealegre-Quijano S. & Vooren C.M. 2010. Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. Fisheries Research 101: 168-179.
- Montealegre-Quijano S., A.T.C. Cardoso, R.Z. Silva, P.G. Kinas, C.M. Vooren. 2014. Sexual development, size at maturity, size at maternity and fecundity of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) in the Southwest Atlantic. Fisheries Research 160: 18-32.
- Nakano H. 1994. Age, reproduction and migration of the blue shark in the North Pacific Ocean. Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries 31: 141-256.
- Nakano H. & Seki M.P. 2003. Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca*. Bulletin of Fisheries Research Agency 6: 18-55.
- Nakano H. & Stevens J.D. 2008. The biology and ecology of the blue shark, *Prionace glauca*. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 140-151, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Natanson L.J. & Cailliet G.M. 1990. Vertebral growth zone deposition in Pacific angel sharks. Copeia 1990: 1133-1145.
- Natanson L.J., Gervelis B.J., Winton M.V., Hamady L.L., Gulak S.J.B. & Carlson J.K. 2014. Validated age and growth estimates for *Carcharhinus obscurus* in the northwestern Atlantic Ocean, with pre- and post management growth comparisons. Environmental Biology of Fishes 97: 881-896.
- Natanson L.J. & Skomal G.B. 2015. Age and growth of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in the western North Atlantic Ocean. Marine and Freshwater Research 66: 387-398.

- Ørvig T. 1951. Histologic studies of placoderms and fossil elasmobranchs. 1. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Arkiv for Zoologi* 2: 231-454.
- Panfili J., de Pontual H., Troadec H. & Wright P.J. 2002. Manual of fish sclerochronology. Ifremer-IRD coedition, Brest, France.
- Parker H.W. & Stott F.C. 1965. Age, size and vertebral calcification in the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunnerus). *Zoologische Mededelingen (Leiden)* 40: 305-319.
- Passerotti M.S., Andrews A.H., Carlson J.K., Wintner S.P., Goldman K.J. & Natanson L.J. 2014. Maximum age and missing time in the vertebrae of sand tiger shark (*Carcharias taurus*): validated lifespan from bomb radiocarbon dating in the western North Atlantic and southwestern Indian Oceans. *Marine and Freshwater Research* 65: 674-687.
- Porter M.E., Beltrán J.L., Koob T.J. & Summers A.P. 2006. Material properties and biochemical composition of mineralized vertebral cartilage in seven elasmobranch species (Chondrichthyes). *Journal of Experimental Biology* 209: 2920-2928.
- Pardo S.A., Cooper A.B. & Dulvy N.K. 2013. Avoiding fishy growth curves. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 353-360.
- Pratt Jr. H.L. 1979. Reproduction in the blue shark. *Fishery Bulletin* 77: 445-470.
- Queiroz N., Lima F.P., Maia A., Ribeiro P.A., Correia J.P. & Santos A.M. 2005. Movement of blue shark, *Prionace glauca*, in the north-east Atlantic based on mark-recapture data. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 85: 1107-1112.
- Queiroz N., Humphries N.E., Noble L.R., Santos A.M. & Sims D.W. 2012. Spatial Dynamics and Expanded Vertical Niche of Blue Sharks in Oceanographic Fronts Reveal Habitat Targets for Conservation. *PLoS ONE* 7(2): e32374. doi:10.1371/journal.pone.0032374.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rice J. & Semba Y. 2014. Age and Sex Specific Natural Mortality of the Blue Shark (*Prionace glauca*) in the North Pacific Ocean. Western and Central Pacific Fisheries Commission. Scientific Committee Tenth Regular Session, Majuro, República de las Islas Marshall, 6-14 Agosto 2014. Documento WCPFC-SC9-2014/SA-IP-13. 14p.
- Ricker W.E. 1979. Growth rates and models. En: *Fish physiology Vol. VIII: Bioenergetics and growth*. Hoar W.S., Randall D.J. & Brett J.R. (eds.), pp. 677-743, Academic Press, Florida, USA.
- Ridewood W.G. 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*210: 311-407.

- Romanov E., Campana S. & Rabehagasoa N. 2012. Bomb radiocarbon dating of the Indian Ocean blue shark *Prionace glauca*: a preliminary test of ageing accuracy. EBFMtuna: Towards ecosystem-based management of tuna fisheries Mitigating impacts of fishing on pelagic ecosystems 15-18 Oct 2012 Montpellier, France. (Abstract)
- Schwingel P.R. & Mazzoleni R.C. 2004. Aspectos da biologia das espécies capturadas por espinhel pelágico na costa sul do Brasil no inverno de 2001. Notas técnicas da FACIMAR 8: 75-82.
- Sciarrotta T.C. & Nelson D.R. 1977. Diel behavior of the blue shark, *Prionace glauca*, near Santa Catalina Island, California. Fishery Bulletin 75: 519-528.
- Silva A.A., Silva H.M. & Erzini K. 1996. Some results on the biology of the blue shark, *Prionace glauca*, in the North Atlantic based on data from a research cruise of the R/V Arquipelago in Azorean waters: a summary paper. Universidade dos Acores, Horta, Acores, Portugal. 9p.
- Simpfendorfer C.A. & Heupel M.R. 2012. Assessing habitat use and movement. En: Biology of Sharks and Their Relatives, second Edition. Carrier J.C., Musick J.A. & Heithaus M.R. (eds.), pp. 579-601, CRC Press, Taylor & Francis Group, Florida, USA.
- Skomal G.B. & Natanson L.J. 2003. Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. Fishery Bulletin 101: 627-639.
- Skomal G.B., Zeeman S.I., Chisholm J.H., Summers E.L., Walsh H.J., McMahon K.W. & Thorrold S.R. 2009. Transequatorial Migrations by Basking Sharks in the Western Atlantic Ocean. Current Biology 19: 1019-1022.
- Smart J.J., Harry A.V., Tobin A.J. & Simpfendorfer C.A. 2012. Overcoming the constraints of low sample sizes to produce age and growth data for rare or threatened sharks. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 23, 124-134.
- Smith S.E., Au D.W. & Show C. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. Marine and Freshwater Research 49: 663-678.
- Smith S.E., Au D.W. & Show C. 2008. Intrinsic Rates of Increase in Pelagic Elasmobranchs. En: Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Camhi M.D., Pikitch E.K. & Babcock E.A. (eds.), pp. 288-297, Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Soriano M., Moreau J., Hoenig J.M. & Pauly D. 1992. New functions for the analysis of two-phase growth of juvenile and adult fishes, with application to Nile perch. Transactions of the American Fisheries Society 121: 486-493.
- Spear N., Wells R.J.D. & Kohin S. 2012. Preliminary age validation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the eastern Pacific Ocean. Documento ISC/12/SHARKWG-1/01. ISC Shark

- Working Group Workshop 28 May–4 June 2012. National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shizuoka, Japan.
- Stevens J.D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55: 657-665.
- Stevens J.D. 1976. First results of shark tagging in the North-east Atlantic, 1972-1975. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*. 56: 929-937.
- Stevens J.D. 1990. Further results from a tagging study of pelagic sharks in the Northeast Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 707-720.
- Stevens J.D., Bonfil R., Dulvy N.K. & Walker P. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476-494.
- Stevens J.D. 2009. *Prionace glauca*. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Consultado en febrero del 2015.
- Stevens J.D., West J.G. & Bradford R.W. 2010. Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off Eastern Australia: depth behaviour, temperature experience and movements. *Marine Biology* 157: 575-591.
- Strasburg D.W. 1958. Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central pacific ocean. *Fishery Bulletin* 58: 335-361.
- Tanaka S., Cailliet G.M. & Yudin K.G. 1990. Differences in Growth of the Blue Shark, *Prionace glauca*: Technique or Population? En: *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and status of the fisheries*. Pratt Jr. H.L., Gruber S.H. & Taniuchi T. (eds.), pp. 177-187, U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Report 90.
- Tavares R., Ortiz M. & Arocha F. 2012. Population structure, distribution and relative abundance of the blue shark (*Prionace glauca*) in the Caribbean Sea and adjacent waters of the North Atlantic. *Fisheries Research* 129-130: 137-152.
- Taylor C.C. 1958. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil International pour l'exploration de la Mer* 23: 366-370.
- Taylor C.C. 1960. Temperature, Growth, and Mortality – The Pacific Cockle. *ICES Journal of Marine Science* 26: 117-124.
- Teixeira A.F. 2011. Análise da variabilidade e estruturação genética do tubarão azul, *Prionace glauca* (Chondrichthyes, Carcharhinidae) no Oceano Atlântico Sul Ocidental utilizando marcador molecular do DNA mitocondrial. MSc Thesis, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brasil. 50p.

- Vandeperre F., Aires-da-Silva A., Fontes J., Santos M., Santos R.S. & Afonso P. 2014. Movements of Blue Sharks (*Prionace glauca*) across Their Life History. PLoS ONE 9(8): e103538. doi:10.1371/journal.pone.0103538.
- von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II). Human Biology 10: 181-213.
- Walker T.I. 1994. Stock Assessments of the Gummy Shark, *Mustelus antarcticus* Günther, in Bass Strait and off South Australia. En: Population Dynamics for Fisheries Management.
- Worm B., Davis B., Kettner L., Ward-Paige C.A., Chapman D., Heithaus M.R., Kessel S.T., Gruber S.H. 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. Marine Policy 40: 194-204.
- Wourms J.P. 1977. Reproduction and Development in Chondrichthyan Fishes. American Zoologist 17: 379-410.
- Zaar J.H. 1999. Biostatistical Analysis. 4th ed. Prentice-Hall, New Jersey.

ANEXO

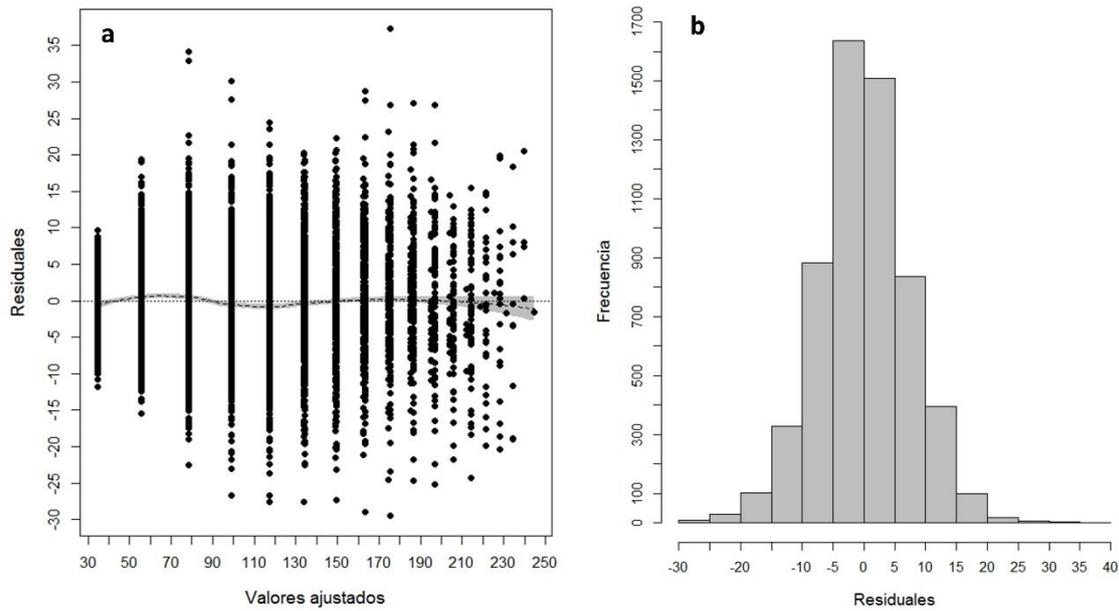


Figura 1A. Residuales del modelo de crecimiento von Bertalanffy para el tiburón azul (*Prionace glauca*). (a) Residuales en función de los valores ajustados con línea suavizada de tendencia looes. (b) Histograma de residuales.

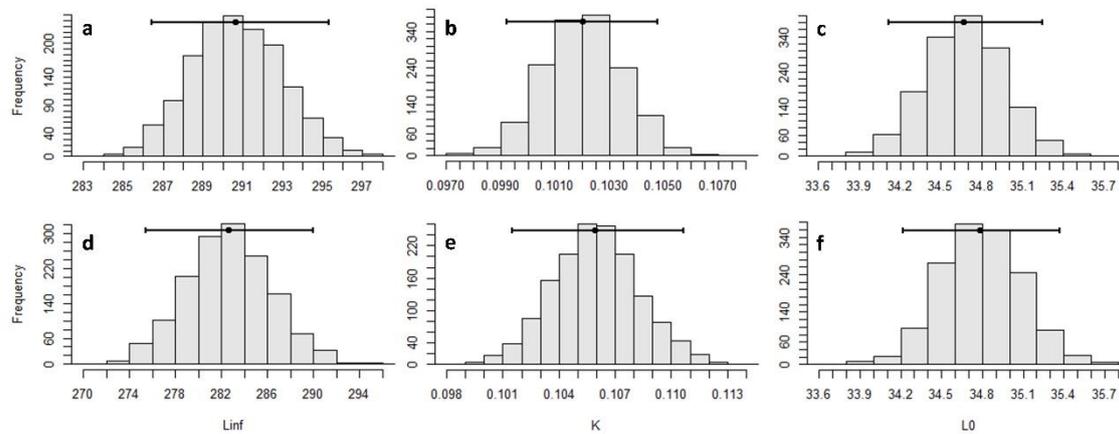


Figura 2A. Histograma de valores estimados para cada parámetro del modelo de crecimiento (von Bertalanffy) para el tiburón azul (*Prionace glauca*) en base a bootstrap con 1 500 iteraciones. Linf: talla máxima asintótica (a y d), K: coeficiente de crecimiento (b y e), L_0 : talla de nacimiento (c y f). Se presentan los parámetros para machos (a, b y c) y hembras (d, e y f). Las barras en negro representan los intervalos de confianza al 95%.

Tabla A1. Clave talla-edad para sexos combinados del tiburón azul (*Prionace glauca*) en el Atlántico sudoccidental. LH: largo horquilla.

LH (cm)	Edad (años)																	Total			
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17		
60	1	4																		4	
70		21	11																		33
80		11	12																		23
90		12	24	10																	46
100		3	14	20	6	1															44
110			2	24	27																53
120			1	13	30	7															51
130				1	22	30	2														55
140					11	37	21	2													71
150				1	4	21	36	6	1												69
160						6	26	28	2	1											63
170						1	17	26	28	4											76
180							2	11	32	17	2										64
190									12	18	10	1	1								42
200								1	4	12	17	8	4	1							47
210										3	8	6	11	2	2	2					34
220									1		5	5	3	6	1	1					22
230												1	3	1	5	2					12
240														1	2	2			1		6
250														1		1					2
260																	1				1
270																					0
Total	1	51	64	69	100	103	104	74	80	55	42	21	22	12	10	8	1	1		818	

Tabla A2. Clave talla-edad para machos de tiburón azul (*Prionace glauca*) en el Atlántico sudoccidental.
LH: largo horquilla.

LH (cm)	Edad (años)																	Total		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	
60	1	2																		2
70		9	5																	15
80		5	4																	9
90		4	13	6																23
100		2	7	9	5															23
110			1	12	11															24
120				6	15	3														24
130				1	11	11	1													24
140					7	23	7													37
150					2	17	14	4												37
160						2	14	16	1	1										34
170						1	5	5	17	2										30
180							1	5	11	8	1									26
190									6	9	2	1	1							19
200								1	2	6	17	5	2	1						34
210										3	6	2	9	2	2	2				26
220									1		5	4	3	6	1	1				21
230												1	3	1	4	2				11
240														1	2	2			1	6
250														1		1				2
260																		1		1
270																				0
Total	1	22	30	34	51	57	42	31	38	29	31	13	18	12	9	8	1	1		428

Tabla A3. Clave talla-edad para hembras de tiburón azul (*Prionace glauca*) en el Atlántico sudoccidental. LH: largo horquilla.

LH (cm)	Edad (años)																	Total		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	
60		2																		2
70		12	6																	18
80		6	8																	14
90		8	11	4																23
100		1	7	11	1	1														21
110			1	12	16															29
120			1	7	15	4														27
130					11	19	1													31
140					4	14	14	2												34
150				1	2	4	22	2	1											32
160						4	12	12	1											29
170							12	21	11	2										46
180							1	6	21	9	1									38
190									6	9	8									23
200									2	6		3	2							13
210											2	4	2							8
220												1								1
230														1						1
240																				0
250																				0
260																				0
270																				0
Total	0	29	34	35	49	46	62	43	42	26	11	8	4	0	1	0	0	0	0	390