

Edad y crecimiento del tiburón gatuzo *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes, Triakidae) en aguas costeras de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina

XIMENA NAVOA^{1,2,✉}, NELSON D. BOVCON^{1,2,3}; MATÍAS SUAREZ⁴; ALESSANDRA PASTI^{1,2}; KEVIN J. JACOBI^{1,2}; MARINA COLLER⁴ & GUSTAVO E. CHIARAMONTE^{2,5}

¹Instituto de Investigación de Hidrobiología - FCNyCS, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. ²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. ³Instituto Multidisciplinario para la Investigación y Desarrollo Productivo y Social de la cuenca del Golfo San Jorge. ⁴Grupo de Estudio de Peces Cartilaginosos, Centro de Investigación Aplicada y Transferencia Tecnológicas en Recursos Marinos Almirante Storni. ⁵Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén y División Ictiología - Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia".

RESUMEN. El gatuzo, *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes, Triakidae) es un tiburón endémico del Océano Atlántico Sudoccidental y está catalogado como en peligro crítico por la UICN. La edad y el crecimiento de *M. schmitti* se estudiaron utilizando cortes sagitales de vértebras de 102 hembras y 121 machos capturados incidentalmente por la pesquería de langostino y por pescadores deportivos costeros en la Patagonia Central (43-44° S). Las edades máximas observadas para hembras y machos fueron 18 y 16 años, respectivamente. Se ajustaron siete modelos de crecimiento (longitud a la edad). El modelo de dos fases de von Bertalanffy presentó el mejor ajuste para hembras y machos. No se encontraron diferencias significativas en el crecimiento entre sexos. Los parámetros fueron longitud asintótica (L_{∞})=916 mm; coeficiente de crecimiento (k)=0.12 años⁻¹; edad a la que se produce la transición entre las dos fases de crecimiento (t_h)=5.26 años; talla al nacer (L_0)=283.03 mm, y longevidad (t_{max})=21.92 años. La edad de madurez sexual se estimó en 8.86 y 8.48 años para las hembras y los machos, respectivamente. *M. schmitti* presenta un crecimiento moderado, una vida relativamente larga y una edad de madurez tardía, similar a otros elasmobranquios caracterizados como extremadamente vulnerables.

[Palabras clave: modelado del crecimiento, longevidad, edad de madurez, Atlántico Sudoccidental]

ABSTRACT. Age and growth of the narrownose smooth-hound *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes, Triakidae) in coastal waters of the Chubut province, Patagonia, Argentina. The narrownose smooth-hound, *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes, Triakidae) is an endemic shark of the southwest Atlantic Ocean and it is listed as critically endangered by the IUCN. The age and growth of *M. schmitti* were studied using vertebrae of 102 females and 121 males caught as by-catch by the bottom-trawl shrimp fishery and by coastal sport anglers in Central Patagonia (43-44° S). The maximum ages observed for females and males were 18 and 16 years, respectively. Seven growth (size-at-age) models were fitted. The two-phase von Bertalanffy model presented the best fit for females and males. There were no differences in growth between sexes. Growth parameters were asymptotic length (L_{∞})=916 mm; growth coefficient (k)=0.12 years⁻¹; age at which the transition between the two growth phases occurs (t_h)=5.26 years; length at birth (L_0)=283.03 mm, and longevity (t_{max})=21.92 years. The age at sexual maturity was estimated at 8.86 and 8.48 years for females and males, respectively. *M. schmitti* exhibits moderate growth, relatively long lifespan and late maturity, like other elasmobranchs characterized as extremely vulnerable.

[Keywords: growth modelling, longevity, age at maturity, Southwest Atlantic]

INTRODUCCIÓN

Los parámetros de historia de vida son medidas estáticas que pueden proveer información sobre la respuesta de las poblaciones y de las especies a la explotación; incluyen la tasa de crecimiento, la edad de madurez sexual, la longevidad, la tasa de mortalidad natural y la tasa de supervivencia. Como estimadores, son útiles para evaluar la dinámica poblacional y para conocer los riesgos de disminución de la población o eventual extinción (Dulvy and Forrest 2009).

Los parámetros de historia de vida pueden variar entre poblaciones, como adaptaciones locales a diferentes ambientes (Begg 2005) o, en otros casos, como resultado de la explotación (Cope 2006). Esta variabilidad puede tener consecuencias importantes en el manejo de las pesquerías debido a que los parámetros del ciclo de vida utilizados en los modelos no serían intercambiables, incluso entre efectivos pesqueros de regiones cercanas (White 2007).

El gatuzo, *Mustelus schmitti*, es un tiburón bentónico-demersal que se distribuye desde aguas costeras hasta profundidades mayores a 120 m. Es endémica del Océano Atlántico Sudoccidental, desde el sureste de Brasil (22° S) a la Patagonia en Argentina (47°45' S) (Cousseau et al. 2000). Es la especie de condricto más explotada en la Argentina y sus desembarques disminuyeron entre el año 2010 y el 2020 (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura Argentina 2022a). La edad y el crecimiento en *M. schmitti* fueron analizados en diferentes áreas de su distribución, como en Río Grande del Sur, en Brasil (Batista 1988), la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (Hozbor et al. 2010), el sur de la provincia de Buenos Aires (Molina et al. 2017) y el Golfo San Matías (Bernasconi et al. 2022), en la Argentina. Todas estas investigaciones se realizaron sobre la base de ejemplares capturados al norte de los 42° S en el Atlántico Sudoccidental.

En el análisis y la descripción de la variación proporcional de las dimensiones de tiburones, Bass (1973) observó que pueden experimentar cambios ontogenéticos a medida que crecen. También notó que los individuos del mismo tamaño y especie pueden diferir de manera considerable en sus proporciones corporales debido a diferencias sexuales y variaciones poblacionales (esta última, relacionada en parte con factores ambientales que podrían determinar gradientes latitudinales en el

tamaño corporal). Para *M. schmitti*, ciertas variaciones asociadas a cambios latitudinales fueron sugeridas por Cousseau (1986), quien encontró un incremento en la media de la longitud total con la latitud en el área de la provincia de Buenos Aires (35°30' a 40° S), mientras que Chiaramonte y Pettovello (2000) notaron posibles diferencias latitudinales en los tamaños de animales inmaduros y maduros en Puerto Deseado, provincia de Santa Cruz (47°25' S).

En la Patagonia Central —entre 42° y 47° S— se desarrollan las pesquerías industriales dirigidas a langostino, *Pleoticus muelleri*, a merluza común, *Merluccius hubbsi*, en las cuales *M. schmitti* es capturado incidentalmente y es registrado entre el 0.5-18.03% y 7.7-16.15% de los lances, respectivamente (Góngora et al. 2009; Cedrola et al. 2012; Bovcon et al. 2013; Ruibal Núñez et al. 2018). Además, *M. schmitti* es capturado en la pesca recreativa a lo largo de la costa de la Argentina hasta Puerto Deseado (Chiaramonte and Pettovello 2000; Bovcon 2016). Finalmente, la UICN evaluó a *M. schmitti* como especie en peligro crítico, dado el declive de la población y la continua intensidad de pesca (Pollom et al. 2020).

En base a los estudios previos que sugieren ciertas variaciones en los parámetros de crecimiento de *M. schmitti* asociadas a cambios latitudinales, este trabajo se plantea como hipótesis que, como resultado de la variación a lo largo del área de distribución de la especie, los parámetros poblacionales de *M. schmitti* en la Patagonia Central difieren de los estimados para otras áreas de su distribución. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es estimar los parámetros de crecimiento de *M. schmitti* en la Patagonia Central y compararlos con los parámetros estimados para otras latitudes del área de distribución de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de *M. schmitti* se obtuvieron entre 2008 y 2022, desde la costa, a los 50 m de profundidad. Fueron capturados incidentalmente por buques arrastreros en la pesquería de *P. muelleri*, recolectados por el Programa de Observadores a Bordo de la Secretaría de Pesca de Chubut (43° - 44° S) y en concursos de pesca deportiva en la zona costera entre Playa Unión (43°19'00" S - 65°1'59" O) y Bajo de los Huesos (43°10'24" S - 64°48'59" O), Chubut (Figura 1). La obtención de muestras estuvo condicionada por la

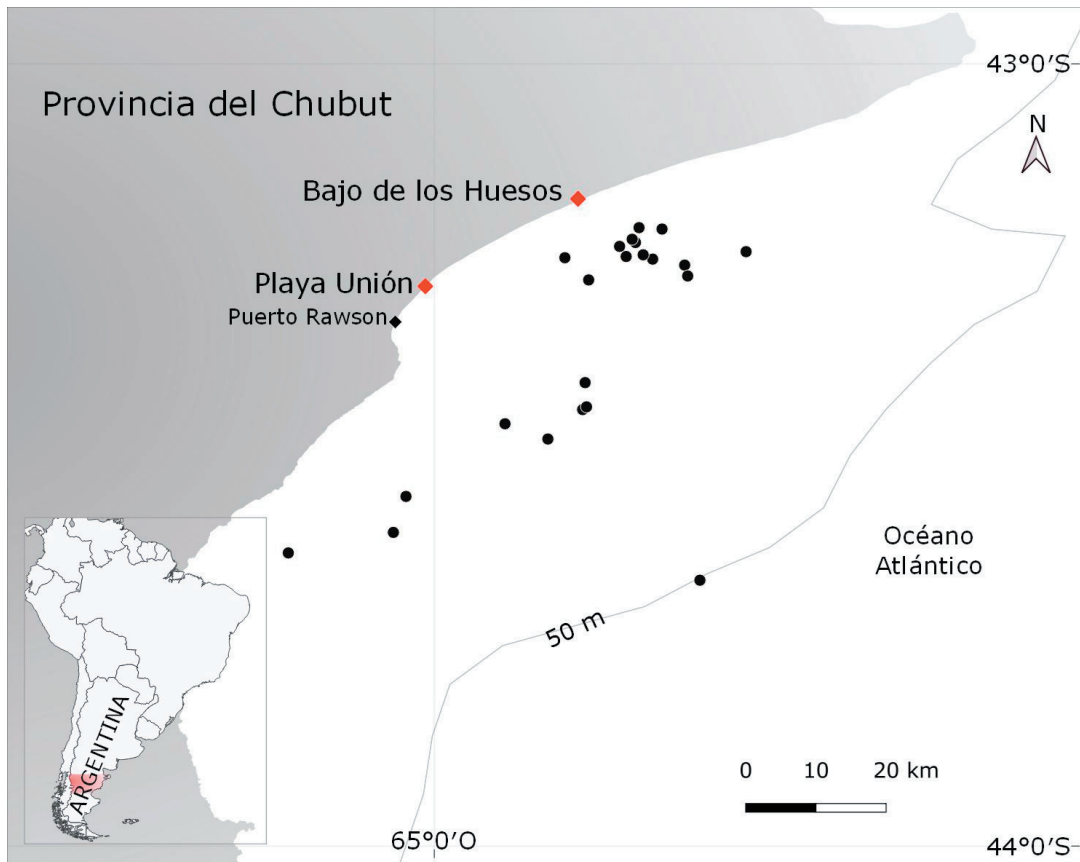


Figura 1. Sitio de estudio. Los círculos negros indican la posición de los lances de pesca donde se capturaron individuos de *Mustelus schmitti*. Los rombros rojos indican los sitios donde se llevó a cabo la pesca recreativa.

Figure 1. Study site. Black circles indicate the positions of the fishing hauls where *Mustelus schmitti* individuals were caught. Red rhombi indicate sites where the recreational fishery takes place.

estacionalidad de la pesquería de langostino que se desarrolla entre primavera y verano, y debido a la clara presencia estacional de la especie en el área costera entre noviembre y marzo (Bovcon 2016).

A cada ejemplar se le registró la longitud total (LT, mm), el sexo y el estadio de madurez sexual según Colonello et al. (2011). Las hembras se consideraron inmaduras cuando sus ovarios tenían ovocitos no vitelados y glándulas oviductales no desarrolladas, mientras que se consideraron maduras si presentaban ovocitos vitelados y glándulas oviductales desarrolladas. Los machos se consideraron inmaduros cuando los mixopterigios no estaban calcificados, y se consideraron maduros cuando los mixopterigios se presentaban completamente calcificados. Luego, se extrajo un bloque de 7 a 10 vértebras por debajo de la primera aleta dorsal. Las vértebras se prepararon siguiendo a Goldman et al. (2012); una vez limpias, se

las incluyó en resina poliéster cristal. A cada vértebra incluida se le realizaron dos cortes sagitales a través del focus con una máquina de corte Struers Minitom 330 CA que contaba con una de hoja de diamante (127x0.4x12.7 mm). Las secciones se montaron en portaobjetos para pulir en una lijadora Struers Labopol-5 con lijas al agua hasta obtener un grosor entre 300 y 500 micrómetros.

El radio vertebral (RV, mm) se midió utilizando una lupa con una graticula en uno de sus oculares desde el foco hasta el borde de la vértebra a lo largo del corpus calcareum (Figura 2a). Se ajustaron dos regresiones: una polinomial y una lineal simple empleando el software R (R Core Team 2022) para determinar la relación entre el crecimiento somático y el crecimiento de la vértebra de *M. schmitti*; se eligió la regresión polinomial debido a un mejor ajuste. Para evaluar diferencias entre sexos en dicha relación se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA).

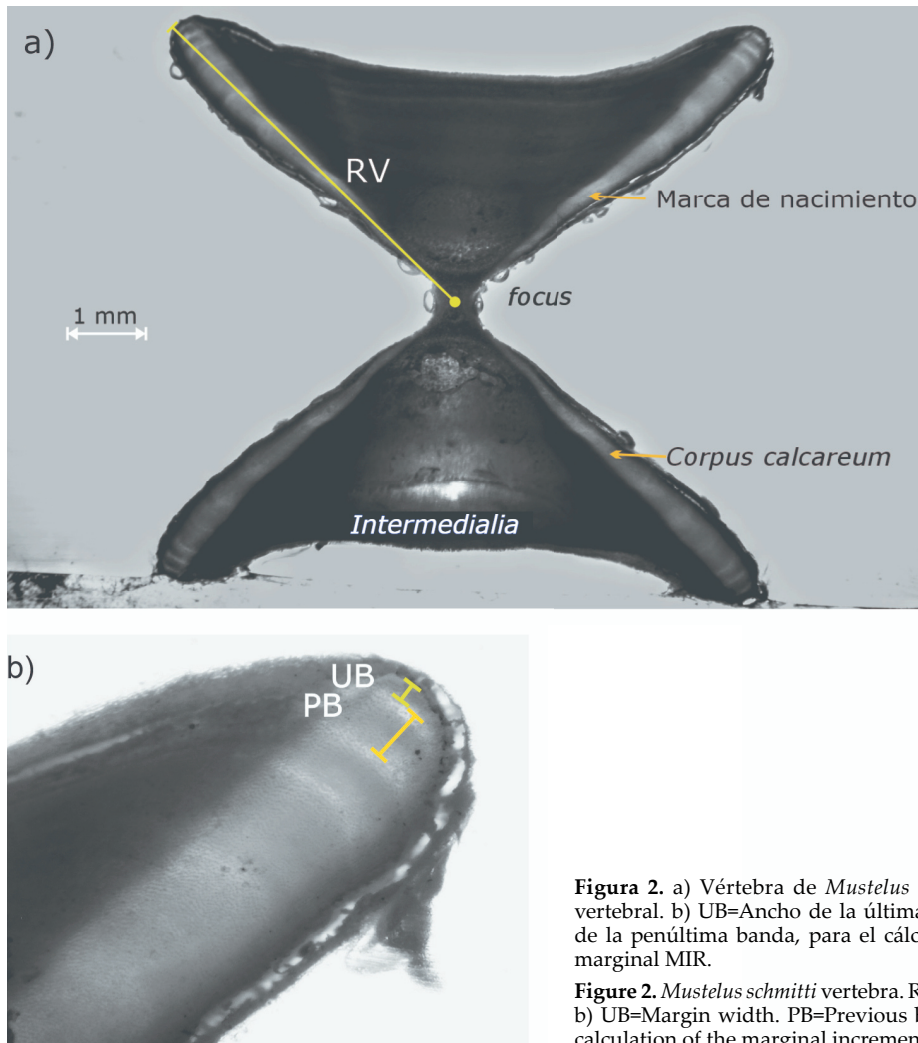


Figura 2. a) Vértebra de *Mustelus schmitti*. RV=Radio vertebral. b) UB=Ancho de la última banda. PB=Ancho de la penúltima banda, para el cálculo del incremento marginal MIR.

Figure 2. *Mustelus schmitti* vertebra. RV=Vertebral radius. b) UB=Margin width. PB=Previous band width, for the calculation of the marginal increment ratio MIR.

Determinación de la edad

Las secciones sagitales de las vértebras se observaron bajo lupa binocular con luz transmitida para identificar y contar las bandas opacas-anchas (que tienden a depositarse en verano) y translúcidas-estrechas (que se depositarían en invierno) que se extienden desde el corpus calcareum a través de la intermedialia hacia el corpus calcareum opuesto (Figura 2a), como indican Goldman et al. (2012). La edad de cada ejemplar se estimó como el número de pares de bandas opacas-anchas y translúcidas-estrechas presentes después de la marca de nacimiento, considerada la primera banda translúcida que, a su vez, se identifica por un cambio de ángulo en el corpus calcareum, entre el focus y el primer par de bandas (Goldman et al. 2012).

Se utilizaron dos métodos indirectos para validar la periodicidad de formación de las

bandas: el análisis de tipo de borde del radio vertebral (TBRV) y el análisis de incremento marginal del radio vertebral (IMRV) (Cailliet et al. 2006). El TBRV se clasificó como opaco y translúcido (Goldman et al. 2012). Luego, se evaluó la estacionalidad de la formación de los pares de bandas graficando la proporción de cada tipo de borde en función del mes y la temperatura superficial media registrada del mar (NOAA CoastWatch 2022) para el mes, según las fechas de recolección. El IMRV se calculó siguiendo a Conrath et al. (2002), y las mediciones de las bandas de crecimiento para este análisis se realizaron en fotos del extremo distal de los cortes vertebrales montados en portaobjetos (Figura 2b) utilizando el software ImageJ (Schneider et al. 2012). Se graficó el IMRV según el mes y la temperatura superficial media mensual del mar y se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias en el incremento marginal según

el mes, seguido por una prueba de Dunn para identificar qué incrementos marginales mensuales eran significativamente diferentes (Cailliet et al. 2006).

Para analizar la reproducibilidad de las lecturas se calculó el índice de error porcentual promedio IAPE (Beamish and Fournier 1981) y el coeficiente de variación promedio CV (Chang 1982) entre 2 lectores (n=101) y dos lecturas del primer lector (n=223). Se llevó a cabo un diagrama de sesgo (Officer et al. 1996) y se realizó la prueba de simetría de Bowker para determinar si había un sesgo sistemático entre lectores (Hoenig et al. 1995). Estos análisis se realizaron en el entorno estadístico R Core Team (2022) utilizando el paquete FSA (Ogle 2020). Se usó la segunda lectura del total de las secciones vertebrales del primer lector para ajustar los modelos de crecimiento por considerar que este adquirió experiencia en la visualización de bandas en el recuento anterior.

Modelado del crecimiento

Para caracterizar de forma adecuada el crecimiento de una especie se recomienda explorar distintas funciones de crecimiento (e.g., Cailliet et al. 2006). Por lo tanto, se ajustaron las lecturas obtenidas a siete modelos no lineales: cuatro variantes del modelo de von Bertalanffy (vB) (von Bertalanffy 1938) (i.e., original, tradicional, fijando la longitud al nacimiento (L_0) y el modelo de crecimiento de dos fases [Araya and Cubillos 2006]); la función de Gompertz (1825) con la parametrización de Ricker (1976); la misma función fijando L_0 y la función logística (Ricker 1976) (Tabla 1).

Para los modelos con L_0 fija se fijó la misma en 235 mm, valor promedio estimado a partir de las tallas de los embriones a término y de los neonatos más pequeños (Ruibal Núñez 2020). Para comprobar si había diferencias en las curvas de crecimiento entre hembras y machos según cada modelo propuesto se llevó a cabo una prueba de razón de verosimilitud (Kimura 1980). Al no hallarse diferencias significativas entre machos y hembras, se ajustaron los modelos para los sexos combinados. Los parámetros de cada modelo se estimaron usando la función nls del software R (R Core Team 2022).

Se seleccionó el mejor modelo considerando el criterio de información de Akaike corregido para el tamaño de la muestra (AICc) (Burnham and Anderson 2002). El modelo con el menor valor de AICc fue elegido como el más apropiado para describir el crecimiento de *M. schmitti*. Se calcularon las diferencias de AICc (Δ_i) para el conjunto de modelos de crecimiento utilizados. Los modelos con $\Delta_i < 2$ serían tan buenos como el mejor modelo (Burnham and Anderson 2002). Los pesos de Akaike (w_i) se calcularon para determinar la probabilidad de que un modelo sea el que mejor describe el conjunto de datos entre los modelos seleccionados (Burnham and Anderson 2002).

Longevidad

Las mayores edades observadas en las secciones vertebrales podrían estar subestimadas si la población está bajo una presión pesquera prolongada (Hoenig 1983). Por lo tanto, la longevidad teórica $t_{m\acute{a}x}$ se estimó

Tabla 1. Ecuaciones de los modelos de crecimiento ajustados para *Mustelus schmitti* en la Patagonia Central, Argentina. vB=función de crecimiento de von Bertalanffy. L_t =longitud a la edad t. L_0 =longitud a la edad 0. L_0^* =longitud fija a la edad 0 (235 mm). L_∞ =longitud asintótica. t_0 =edad teórica a la talla cero. A_t =factor que modifica k al aumentar la edad ($A_t=1-(h/((t-t_0)^2+1)$, donde h=diferencia máxima de longitud a la edad entre el modelo de von Bertalanffy Tradicional y el modelo con dos fases, y t_h =edad de transición entre las dos fases de crecimiento). k, g, G=coeficientes de crecimiento de los diferentes modelos siendo $G=\ln(L_\infty/L_0)$.

Table 1. Equations of growth models fitted to *Mustelus schmitti* in Central Patagonia, Argentina. vB=the von Bertalanffy growth function. L_t =length at age t. L_0 =length at age 0. L_0^* =the fixed length at age 0 (235 mm). L_∞ =asymptotic length. t_0 =theoretical age at zero length. A= factor that modifies k when the age is increased ($A_t=1-(h/((t-t_0)^2+1)$, where h=maximum difference in length at age between the Traditional von Bertalanffy model and the model with two phases, and t_h =transition age between the two growth phases). k, g, G=the growth coefficients of the different models being $G=\ln(L_\infty/L_0)$.

Modelo	Función de crecimiento
vB Original	$L_t=L_0 + (L_\infty - L_0) \times (1 - \exp^{-k \times t})$
vB Tradicional	$L_t=L_\infty \times (1 - \exp^{-k(t-t_0)})$
vB L_0 fija	$L_t=L_0^* + (L_\infty - L_0^*) \times (1 - \exp^{-k \times t})$
vB 2 fases	$L_t=L_\infty \times (1 - \exp^{-kA_t(t-t_0)})$
Gompertz	$L_t=L_0 \times (\exp G [1 - \exp^{-g \times t}])$
Gompertz L_0 fija	$L_t=L_0^* \times (\exp G [1 - \exp^{-g \times t}])$
Logístico	$L_t=(L_0 \times L_\infty) / (L_0 + [L_\infty - L_0]) \exp^{-g \times t}$

para el conjunto de modelos de crecimiento como la edad a la cual los ejemplares alcanzan el 95% de la longitud asintótica L_{∞} (Natanson et al. 2006).

Madurez

La talla promedio de madurez ($LT_{50\%}$) se estimó como la longitud total a la que un ejemplar tiene 50% de probabilidad de estar maduro. Un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y función de ligamiento logit se ajustó por máxima verosimilitud para machos y hembras. El mismo análisis se realizó para estimar la edad a la que el 50% ($E_{50\%}$) de los individuos estaban maduros. Estos análisis se realizaron utilizando los paquetes car y FSA en el entorno estadístico R (R Core Team 2022) según Ogle (2022).

Comparación con los parámetros obtenidos en otras latitudes

Se recopilaron datos de edad, crecimiento, longevidad y madurez sexual de *M. schmitti* de distintas latitudes en su distribución para compararlos con los obtenidos en este trabajo. Asimismo, la comparación se realizó con trabajos en los cuales se emplearon cuerpos vertebrales para el estudio de edad y crecimiento, como es el caso de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPA-U) (34-41° S) (Hozbor et al. 2010), Bahía Anegada (BA) (~40° S) (Molina et al. 2017) y el Golfo San Matías (GSM) (41-42° S) (Bernasconi et al. 2022). Se utilizaron los intervalos de confianza (IC=95%) obtenidos para los parámetros en el presente estudio y se evaluó si los valores medios reportados para las otras zonas quedaban incluidos o no en dichos intervalos.

RESULTADOS

Un total de 223 ejemplares de *M. schmitti* fueron colectados, de los cuales 51.1% fue capturado de forma incidental en la pesca comercial del langostino; y 48.9%, en la pesca deportiva. Las longitudes de los machos oscilaron entre 224 y 890 mm (n=121); y las de las hembras, entre 220 y 943 mm (n=102) (Figura 3). De las hembras, 68.7% se encontraban inmaduras; y 31.3%, maduras, mientras que en los machos, 67.8% correspondía a inmaduros y 32.2% a maduros.

Las relaciones entre la LT y el RV para machos y hembras no fueron significativamente

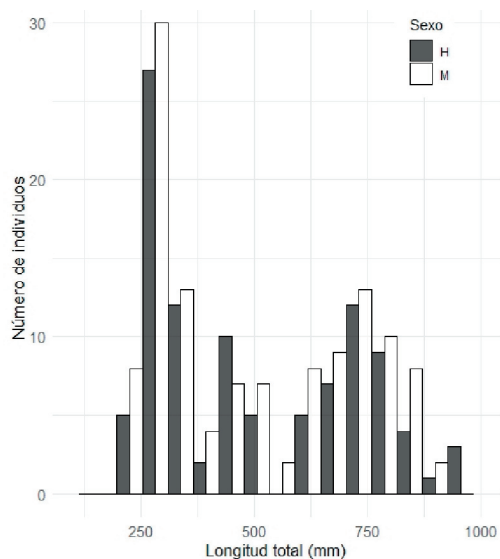


Figura 3. Distribución de longitud total (LT) de *Mustelus schmitti* capturado en la Patagonia Central, Argentina. Las barras grises representan las hembras (n=102) y las barras blancas representan los machos (n=121).

Figure 3. Size distribution of *Mustelus schmitti* caught in Central Patagonia, Argentina. The grey bars represent females (n=102) and the white bars represent males (n=121) at a given total length.

diferentes (ANCOVA $F=1.77$; $g.l.=1$; $P=0.19$). La relación entre la LT y el RV del conjunto de hembras y machos fue estadísticamente significativa ($r^2=0.96$; $n=223$; $P<0.0001$) (Figura 4):

$$LT = 569.31 + 2577.18*(RV) - 248.97 * (RV)^2$$

Ecuación 1

Determinación de la edad

La edad de *M. schmitti* varió entre 0 y 18 años para hembras, y entre 0 y 16 años para machos (Tabla 2). La edad 0 fue la más representada en la muestra, tanto para hembras como para machos (38% del total de los ejemplares).

Para validar la periodicidad anual de formación de las bandas se utilizaron vértebras de 152 ejemplares, ya que sus bordes eran bien definidos y permitían medir las bandas. Los análisis de TBRV e IMRV fueron incompletos debido a la ausencia de muestras de individuos durante los meses de otoño e invierno. Sin embargo, en el análisis de TBRV se encontró una mayor proporción de bordes translúcidos a fines de la primavera y una mayor proporción de bordes opacos en el verano. Esto podría indicar que las bandas translúcidas terminan de formarse en la primavera y las bandas opacas comienzan a formarse a fines de la primavera y principios del verano (Figura 5a).

Tabla 2. Longitud media y rango de longitud (mín-máx) en milímetros por edad de hembras y machos de *Mustelus schmitti* recolectados en la Patagonia Central, Argentina, según lecturas vertebrales.

Table 2. Mean length and size range (min-max) in millimeters at age of female and male *Mustelus schmitti* collected in Central Patagonia, Argentina, according to vertebral readings.

Edad	n	Hembras		n	Machos	
		Media LT	mín-máx		Media LT	mín-máx
0	38	288.09	220-321	46	282.21	224-336
1	6	336.54	326-342	5	341.98	330-365
2	4	429.30	383-495	4	428.97	380-490
3	6	448.36	425-497	3	445.96	410-520
4	2	463.68	430-500	6	478.22	435-520
5	3	485.71	460-530	4	480.36	436-535
6	3	525.39	478-602	5	545.49	450-610
7	-	-	-	1	650	
8	2	686	685-687	3	650.97	592-735
9	7	711.35	615-810	12	692.58	605-845
10	7	733.57	640-800	6	773.19	719-871
11	8	740.61	600-840	8	738.96	675-835
12	2	753.76	735-773	5	740.78	722-769
13	3	745.01	650-922	3	817.05	773-840
14	3	743.23	730-760	4	829.76	750-880
15	2	877.95	820-940	4	772.13	710-890
16	1	825		2	801.72	750-857
17	2	773.44	734-815			
18	2	941.5	940-943			

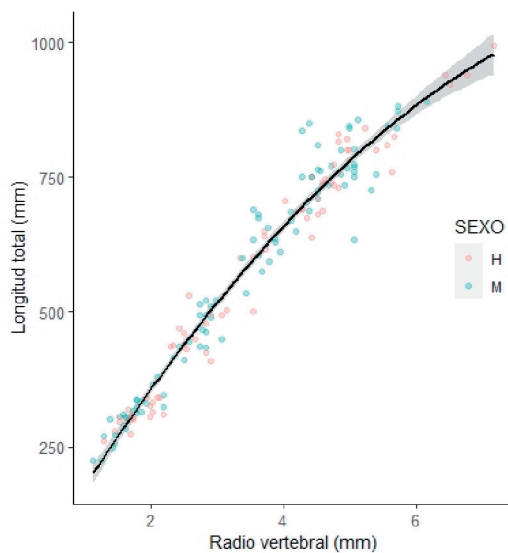


Figura 4. Relación entre la longitud total (LT) y el radio vertebral (RV) para hembras (H) y machos (M) de *Mustelus schmitti* (n=223).

Figure 4. Relationship between total length (TL) and vertebral radius (RV) for females (H) and males (M) of *Mustelus schmitti* (n=223).

En cuanto al análisis de IMRV, el mayor IMRV fue observado en la vértebra de un ejemplar recolectado en mayo, mientras que los más bajos se dieron durante los meses de verano (Figura 5b). Se encontraron diferencias

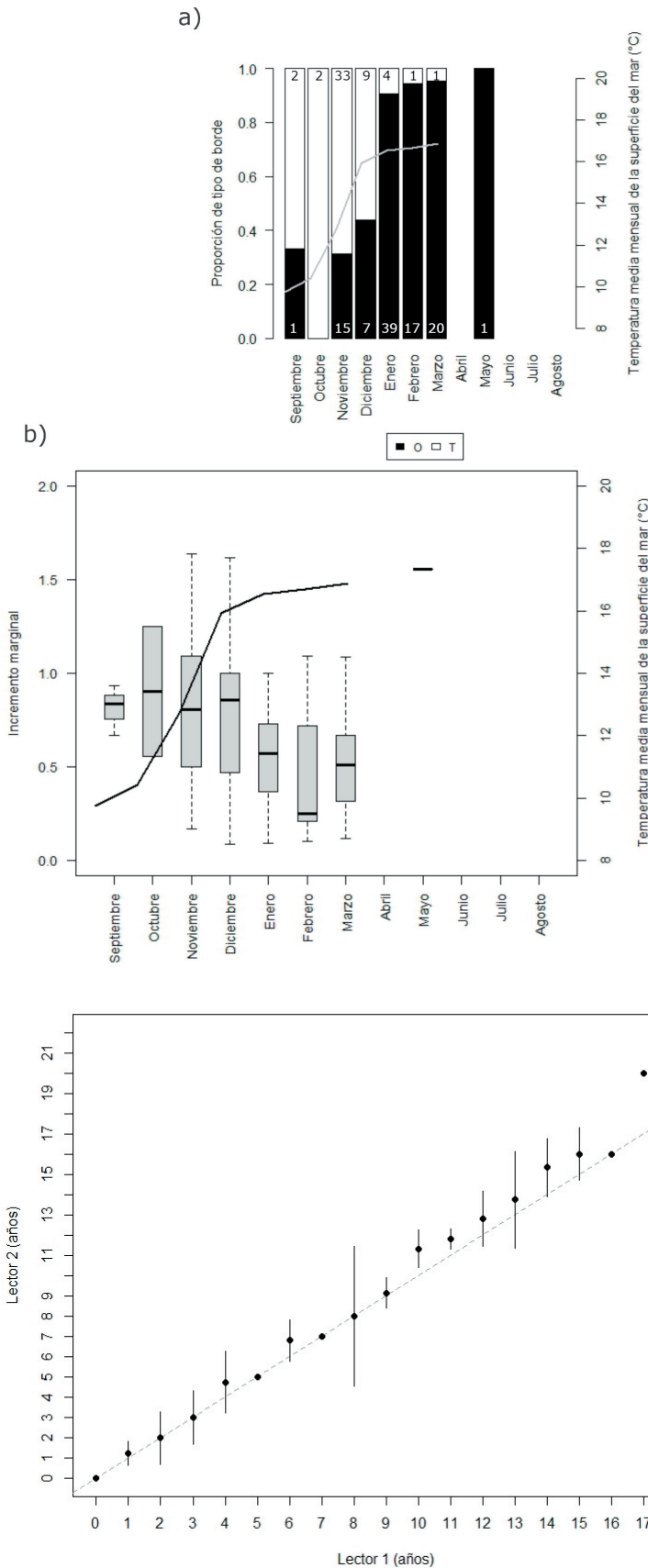
significativas en el incremento marginal entre meses (Kruskal-Wallis: $X^2=25.11$; $P=0.0007$); dichas diferencias se relacionaron temporalmente entre noviembre y los meses de verano (Dunn: $P<0.05$).

El IAPE y el CV de dos lecturas del mismo lector fueron 2.99% y 4.23%, respectivamente. El gráfico de sesgo de edad (Figura 6) y la prueba de Bowker no mostraron un sesgo sistemático entre los 2 lectores ($X^2=41.33$; $P=0.064$), con un rango entre -2 y +3 bandas. El IAPE y CV entre lectores fueron 6.27% y 8.21%, respectivamente. En función de estos resultados, el nivel de precisión entre lecturas se consideró aceptable.

Modelado del crecimiento

Para cada modelo de crecimiento, los parámetros estimados, AICc, Δ_i , w y la longevidad se resumen en la Tabla 3. Las curvas de crecimiento se ajustaron a datos de LT por edad para hembras (Figura 7a), machos (Figura 7b) y ambos sexos, dado que la prueba de razón de verosimilitud no mostró diferencias significativas entre los sexos ($P>0.05$).

El modelo de crecimiento con mejor ajuste para las hembras, machos y para sexos



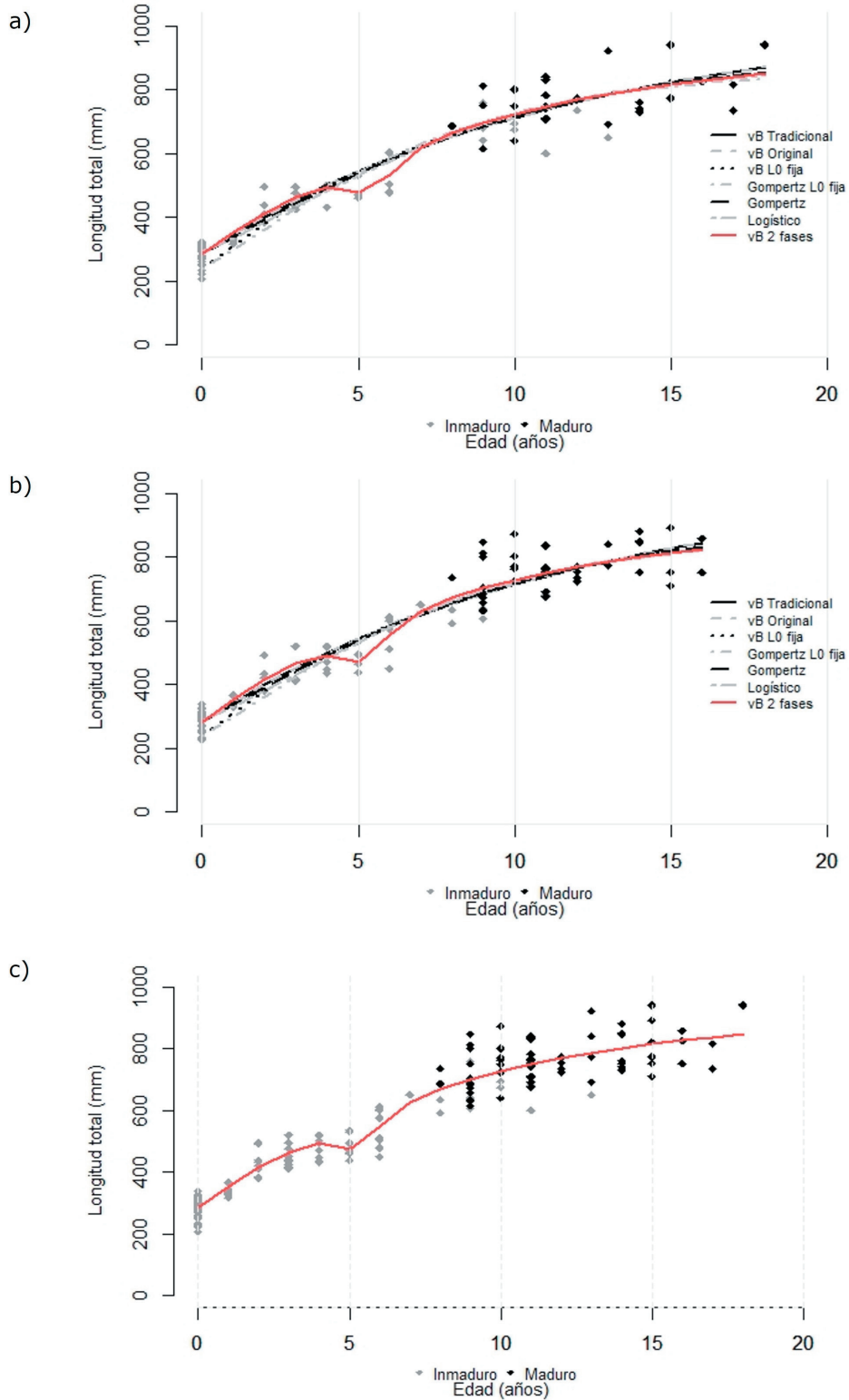


Figura 7. Curvas de crecimiento de *Mustelus schmitti* capturados en la Patagonia Central, Argentina. a) Hembras (n=102). b) Machos (n=121). c) Ambos sexos combinados (n=223) con el modelo vB- 2 fases. Los rombros grises indican los ejemplares inmaduros; los rombros negros, los maduros.

Figure 7. Growth curves of *Mustelus schmitti* captured in Central Patagonia, Argentina. a) Females (n=102). b) Males (n=121). c) Sexes combined (n=223) with the two-phase VB model. Gray rhombi indicate the immature specimens; the black rhombi, the mature ones.

combinados fue el de vB con dos fases de crecimiento. Este modelo presentó los valores de AICc más bajos y los w más altos en todos los casos. La Figura 7c presenta el modelo de vB de dos fases de crecimiento para los sexos combinados. El parámetro t_0 estimado por este modelo para los sexos combinados fue de -3.07 años, lo que corresponde a una L_0 de 280.07 mm, mientras que el parámetro t_h estimado fue de 5.26 años e indica la edad en la cual se produce un cambio en el crecimiento: la primera etapa está sustentada mayoritariamente en ejemplares inmaduros, y la segunda etapa en ejemplares maduros.

Longevidad

La longevidad teórica $t_{m\acute{a}x}$ estimada para los sexos combinados varió entre 13.39 años mediante el modelo de crecimiento de Gompertz con L_0 fija, y 33.67 años a través del modelo de crecimiento de vB tradicional. Según el modelo de vB de 2 fases, elegido como el más adecuado, estimó una longevidad de 21.92 años.

Madurez

La hembra madura más pequeña midió 640 mm de LT, mientras que la $LT_{50\%}$ se ubicó en 668.67 mm de LT (Figura 8a), lo que representa

el 70.91% de la LT máxima observada para las hembras. El macho maduro más pequeño midió 630 mm de LT, mientras que la $LT_{50\%}$ se ubicó en 655.62 mm (Figura 8a), lo que representa el 73.67% de la LT máxima observada para los machos. La edad de los maduros más jóvenes fue de 8 años, tanto para hembras como para machos, y la $E_{50\%}$ fue de 8.86 años para las hembras y 8.48 años para machos (Figura 8. b).

Comparación con los parámetros obtenidos en otras latitudes

Se observaron diferencias en los parámetros estimados (k , L_0 , L_∞ , $LT_{50\%}$ y $E_{50\%}$) entre las distintas localidades a lo largo de su distribución latitudinal, así como en las edades máximas observadas (Tabla 4). Se identificaron valores medios superiores a los IC del 95% de los parámetros estimados en el presente estudio para: k con el modelo de mejor ajuste en la ZCPA-U (34.0-41.5° S); L_0 en BA (~40° S) y el GSM (41-42° S) y L_∞ con el modelo seleccionado para las hembras en la ZCPA-U y para ambos sexos en el GSM. Se identificaron valores medios menores a los IC 95% para: k de las hembras y L_∞ de los machos en BA; la $LT_{50\%}$ en la ZCPA-U y BA, y la $E_{50\%}$ en la ZCPA-U, BA y el GSM.

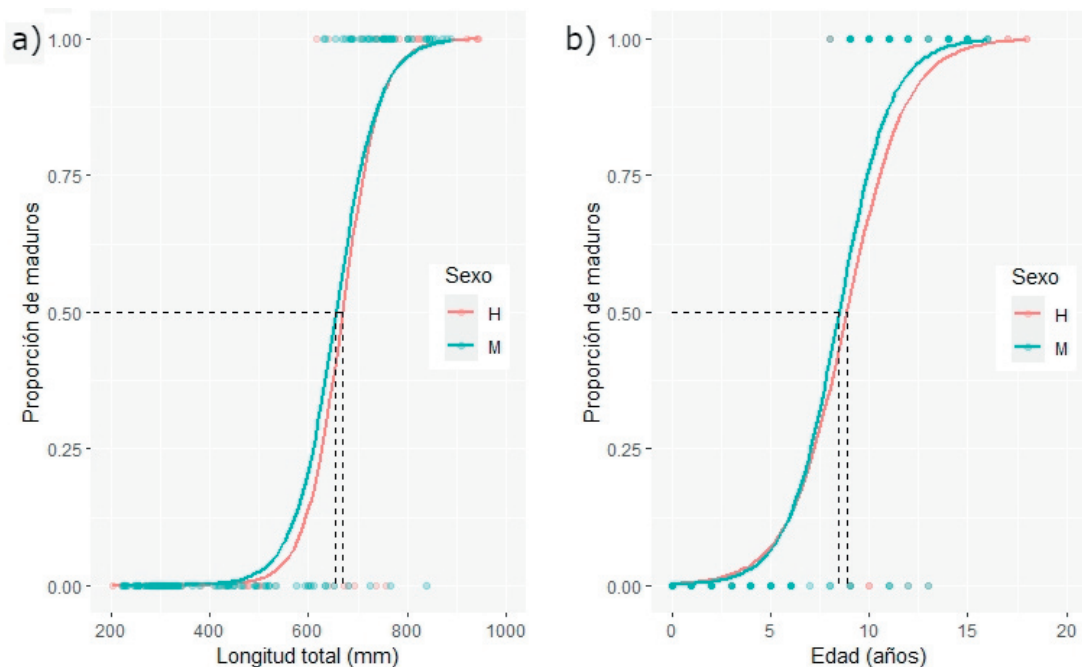


Figura 8. a) Ojivas de longitud y b) edad de madurez de hembras y machos de *Mustelus schmitti* de la Patagonia Central. Las líneas discontinuas marcan la longitud y la edad a la que el 50% de los individuos son maduros.

Figure 8. a) Length and b) age at maturity ogives for female and male of *Mustelus schmitti* from Central Patagonia. Dashed line marks the length and age at which 50% of individuals are mature.

Tabla 3. Parámetros de crecimiento con errores estándar (ES) para cada modelo aplicado para *Mustelus schmitti* capturados en la Patagonia Central, Argentina. vB=función de von Bertalanfy. L_{∞} =longitud asintótica. L_0 =longitud a la edad 0. k, g=los coeficientes de los diferentes modelos. t_{\max} =longevidad. Las longitudes se dan como longitudes totales en milímetros.

Table 3. Growth parameters with standard errors (ES) for each model applied for *Mustelus schmitti* caught in Central Patagonia, Argentina. vB= von Bertalanfy growth function. L_{∞} =asymptotic length. L_0 =length at age 0. k, g=the growth coefficients of the different models. t_{\max} =longevity. Lengths are given as total lengths in millimeters.

Sexo	Modelo	k (ES)	L_{∞} (ES)	L_0 (ES)	Otros parámetros (ES)	AICc	Δ_i	w	t_{\max}
Hembras	vB Tradicional	0.08 (0.01)	1033.32 (77.39)		$t_0=-3.83$ (0.43)	1109.60	5.62	0.05	33.60
	vB Original	0.08 (0.01)	1033 (77.39)	285.2 (8.28)		1109.60	5.62	0.05	33.41
	vB L_0 fija	0.12 (0.01)	940.63 (50.74)	235		1139.56	35.58	0.00	22.57
	vB 2 fases	0.12 (0.02)	930.61 (49.95)	284.79	$h=0.27$ (0.08) $t_h=5.38$ (0.29) $t_0=-3.19$ (0.38)	1103.98	0.00	0.77	21.91
	Gompertz	0.15 (0.02)	918.33 (38.60)	287.63 (8.03)		1108.62	4.64	0.08	20.79
	Gompertz L_0 fija	0.20 (0.02)	860.33 (28.27)	235		1143.19	39.21	0.00	16.15
	Logístico		869.08 (26.51)	290.34 (7.85)	$g=0.23$ (0.02)	1109.17	5.19	0.06	15.8
	vB Tradicional	0.08 (0.01)	1039.16 (78.18)		$t_0=-3.74$ (0.38)	1301.70	10.72	0.004	33.65
	vB Original	0.08 (0.01)	1039 (78.18)	281.6 (7.24)		1301.64	10.66	0.004	33.50
	vB L_0 fija	0.11 (0.02)	950.53 (52.93)	235		1335.98	45.00	0.00	24.65
Machos	vB 2 fases	0.13 (0.02)	901 (43.00)	283.82	$h=0.28$; $t_h=5.17$ (0.25) $t_0=-2.94$ (0.32)	1290.98	0.00	0.91	20.13
	Gompertz	0.16 (0.01)	912.24 (36.52)	283.10 (7.01)		1298.42	7.44	0.02	19.56
	Gompertz L_0 fija	0.20 (0.02)	861.30 (27.56)	235		1337.16	46.18	0.00	13.39
	Logístico		859.37 (23.99)	285.01 (6.83)	$g=0.24$ (0.02)	1296.53	5.55	0.06	15.18
	vB Tradicional	0.08 (0.01)	1034.56 (53.80)		$t_0=-3.78$ (0.03)	2403.36	19.59	0.00	33.67
	vB Original	0.08 (0.01)	1035 (53.80)	283.20 (5.42)		2403.36	19.59	0.00	33.50
Combinados	vB L_0 fija	0.11 (0.01)	945.47 (36.28)	235		2469.76	85.99	0.00	24.63
	vB 2 fases	0.12 (0.01)	916 (32.34)	283.03	$h=0.27$ (0.05) $t_h=5.26$ (0.19) $t_0=-3.07$ (0.24)	2383.77	0.00	0.99	21.92
	Gompertz	0.16 (0.01)	914.84 (26.15)	285.19 (5.25)		2399.28	15.51	0.0004	16.40
	Gompertz L_0 fija	0.20 (0.01)	861.05 (19.61)	235		2474.77	91.00	0.00	13.39
	Logístico		863.91 (17.62)	287.49 (5.13)	$g=0.23$ (0.01)	2398.19	14.42	0.0007	15.83

DISCUSIÓN

Los ejemplares recolectados para este estudio presentaron las menores tallas reportadas con respecto a otros estudios de edad y crecimiento realizados sobre *M. schmitti* (Hozbor et al. 2010; Molina et al. 2017; Bernasconi et al. 2022). Esta cobertura de tallas menores se puede deber a que en este estudio se incorporaron ejemplares provenientes de la pesca deportiva que se realiza en Bahía Engaño (~43° S), reportada como área de cría para la especie (Van der Molen and Caille 2001).

En este estudio se obtuvo un bajo número de individuos de longitudes medias, así como la ausencia de tallas ~560 mm de LT. Al respecto, Massa (1998) reportó la ausencia de ejemplares de tallas entre los 450 y 500 mm de LT durante la primavera, atribuido a que estos podrían encontrarse a profundidades mayores a 50 m

durante dicha estación en la región del Río de la Plata (34°-37° S).

Pereyra et al. (2008) encontraron ejemplares con longitudes medias de 567 mm en hembras y 609 mm en machos en la plataforma externa frente a Uruguay (34°07' - 35°53' S), y mayores LT medias en la plataforma interna en el verano. En BA (~40° S), Buenos Aires (Argentina), Colautti et al. (2010) reportaron que la abundancia de ejemplares entre 500 y 640 mm de LT se encuentra en una pequeña proporción entre octubre y diciembre. En GSM (41-42° S), Bernasconi et al. (2022) hallaron una mayor fracción de ejemplares mayores a los 660 mm LT, sobre todo durante los meses de otoño e invierno a profundidades superiores a los 50 m.

En otras especies del género *Mustelus* se registraron patrones estacionales de

Tabla 4. Variabilidad en los parámetros de crecimiento y madurez de *Mustelus schmitti* a lo largo de su área de distribución. Se proporciona el IC del 95% para los parámetros estimados en el presente estudio.

Table 4. Variability in growth and maturity parameters of *Mustelus schmitti* throughout its distribution area. 95% CI is provided for the parameters estimated in the present study.

Latitud	Modelo	Sexo	Edades obs. (años)	K (años ⁻¹)	L _∞ (mm)	L ₀ (mm)	LT _{50%} (mm)	E _{50%} (años)	Estudio
ZCPA-U (34.0°-41.5°S)	vB L ₀ fija (seleccionado)	H	2-16	0.109	1041	270*	560*	4.3	Hozbor et al. 2010 *Cortés y Massa 2006
		M	1-14	0.128	964	270*	550*	4	
	Gompertz L ₀ fija (mejor ajuste)	M		0.227	873	270*	560*	2.2	
		H		0.200	930	270*	550*	2.6	
BA (~40°S)	vB Original	H	0-11	0.061	893.71	365.96	563**	7.61	Molina et al. 2017 **Colautti et al. 2010
		M	0-11	0.151	762.56	334.58	543**	6.79	
GSM (41°-42°S)	vB 2 fases	M+H		0.12	1031.2	357			Bernasconi et al. 2022
		H	1-21				668.9	5.58	
		M	1-15				669.9	5.60	
Chubut (43°-44°S)	vB 2 fases	M+H		0.12 (0.10-0.15)	916 (852.26-979.74)	283.03 (272.75-293.30)			Este estudio
		H	0-18				668.67 (632.12-704.55)	8.86 (7.76-10.05)	
		M	0-16				655.62 (630-684.93)	8.48 (7.74-9.42)	

migración (e.g., Soto 2001). Se ha reportado que los adultos de *M. schmitti* migran hacia las zonas costeras para parir y aparearse a fines de la primavera y principios del verano, un comportamiento ya observado en El Rincón (39-41° S) (Cousseau 1986) y en la región del Río de la Plata (Massa 1998). Sobre la base de estos antecedentes se puede hipotetizar que para el área de estudio, *M. schmitti* presenta un comportamiento migratorio similar, ya que se capturaron ejemplares adultos durante los meses de primavera y verano en la pesca recreativa y comercial, mientras que los ejemplares entre los 500 y 600 mm, que corresponderían mayoritariamente a juveniles en proceso de maduración, fueron escasos y se desconoce el área en la cual se agregan.

A diferencia de lo encontrado por Hozbor et al. (2010) y Bernasconi et al. (2022) en la relación estimada entre la LT y el RV, no se hallaron diferencias significativas entre sexos. La falta de diferencias en dicha relación entre machos y hembras también se observó en otras especies del género *Mustelus* (e.g., Farrell et al. 2010).

Las edades máximas determinadas en *M. schmitti* (18 años en hembras y 16 años en machos) en aguas costeras de Chubut fueron mayores a las reportadas para la especie en la ZCPA-U (34-41.5° S) (Hozbor et al. 2010) y en BA (~40° S) (Molina et al. 2017), mientras que Bernasconi et al. (2022) registraron una edad máxima mayor en hembras y similar en machos en el GSM (41-42° S). La longevidad

estimada en este estudio con el modelo de mejor ajuste fue similar a la obtenida en el GSM por Bernasconi et al. (2022). En los otros trabajos se registraron resultados dispares entre sexos, y diferencias respecto de las estimaciones obtenidas en este estudio. Estas similitudes con el área del GSM y diferencias con las áreas de BA y ZCPA-U podrían ser resultado de diferencias en las presiones de pesca a las cuales es sometida la especie en cada área. En la provincia de Buenos Aires y en la ZCPA-U, *M. schmitti* es una especie objetivo del variado costero, y desde el año 2018 hasta el 2022 se asignó una captura permisible de 2000 Mg para la ZCPA-U (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura Argentina 2022b). Sin embargo, los desembarques en los últimos años aumentaron de 2485 a 2819 Mg, alcanzando un pico de 3351 Mg en el año 2021. Estos desembarques (en un 85-98%) corresponden a puertos en la provincia de Buenos Aires (Subsecretaría de Pesca y Acuicultura Argentina 2022a). En las pesquerías del langostino patagónico y de la merluza común que se realizan en el área de estudio la captura de la especie es incidental (Góngora et al. 2009; Bovcon et al. 2013; Ruibal et al. 2016). Al comparar los resultados obtenidos en las distintas áreas (ZCPA-U, BA, GSM y el presente estudio) en relación con las diferencias en las presiones de pesca, es posible interpretarlos como manifestaciones del fenómeno Rosa Lee. En este fenómeno, en las poblaciones sometidas a pesca intensiva se eliminan individuos de crecimiento más rápido a tasas más altas que

los peces de crecimiento más lento. Esto resulta en que las poblaciones supervivientes quedan dominadas por individuos de crecimiento más lento (Kraak et al. 2019), en las que los individuos más longevos son eliminados más rápidamente de la población.

La validación de la edad fue completada en varias especies del género *Mustelus* (e.g., Carrillo et al. 2020). Para *M. schmitti* se verificó la deposición anual de pares de bandas a través del TBRV en BA, registrándose la mayor proporción de bandas translúcidas en el otoño (Molina et al. 2017). En el presente estudio, la validación de la edad no se pudo completar porque el muestreo se concentró en los meses de verano. Los resultados obtenidos sugieren que las bandas opacas se empezaría a formar a fines de primavera e inicio del verano, y a fines de la primavera se estaría terminando de completar el anillo anual. Este tipo de resultado también fue reportado para *Mustelus higmani* (Carrillo et al. 2020).

El modelo de crecimiento que presentó el mejor ajuste en este estudio fue el de vB con dos fases. Este modelo también fue seleccionado por Bernasconi et al. (2022) en el GSM, con valores para los parámetros similares a los obtenidos en este estudio. En nuestro trabajo se estimó que el cambio en el crecimiento ocurre un año más tarde que en el GSM (Bernasconi et al. 2022). Según Braccini et al. (2007), la división entre fases puede deberse a cambios en el hábitat, a cambios en los hábitos alimentarios y en la asignación de energía. Los cambios de hábitat por migraciones fueron descritos anteriormente, y en el área de estudio se reportaron cambios ontogenéticos en la dieta (Pasti et al. 2021). Esto también se registró en otras regiones de su distribución (e.g., Chiaramonte and Pettovello 2000). A su vez, en varias especies de elasmobranchios se observó una disminución de la tasa de crecimiento cercana a la edad de madurez (Araya and Cubillos 2006).

Los valores del parámetro k de 0.12 años^{-1} en hembras y 0.13 años^{-1} en machos obtenidos en este trabajo son similares a los obtenidos para la especie en otras regiones de su distribución (Hozbor et al. 2010; Molina et al. 2017; Bernasconi et al. 2022), y se encuentran dentro de los rangos de valores para otras especies del género: $0.1-0.695 \text{ años}^{-1}$ para machos y $0.04-0.42 \text{ años}^{-1}$ para hembras (Tanaka and Mizue 1979; Francis and Francis 1992; Gračan et al. 2021). De esta forma, *M. schmitti* se encontraría entre las especies con crecimiento moderado según

Branstetter (1990), y dentro del género, entre las que tienen el coeficiente de crecimiento más bajo.

Al evaluar las diferencias en los modelos de crecimiento entre hembras y machos, no se encontraron diferencias estadísticas significativas en ninguno de los modelos de crecimiento, de manera similar a lo registrado para la especie en BA y GSM (Molina et al. 2017; Bernasconi et al. 2022). Sin embargo, Hozbor et al. (2010) encontraron diferencias significativas entre sexos en la ZCPA-U. Este último resultado podría deberse a diferencias metodológicas por usar diferentes estadísticos para comparar las curvas de crecimiento entre machos y hembras. En el trabajo de Hozbor et al. (2010) se utilizó una prueba multivariada T2 de Hotelling con la formulación propuesta por Cerrato (1990), mientras que Molina et al. (2017), Bernasconi et al. (2022) y en este estudio se utilizó la prueba χ^2 de razón de verosimilitudes (Kimura 1980). Cerrato (1990) demostró que este enfoque es más confiable que las comparaciones simultáneas de dos o tres parámetros de vB basadas en la prueba de Hotelling (Moulton et al. 1992). Por otro lado, Goldman (2005) advierte que una prueba de razón de verosimilitud siempre igualará o superará a otros métodos en precisión y confiabilidad. Y Ogle (2016) propone utilizar la prueba χ^2 de razón de verosimilitudes de Kimura (1980), la prueba extra suma de cuadrados de Ritz y Streibig (2008) o las medidas de los criterios de información (IC) de Burnham y Anderson (2002) para identificar diferencias entre modelos no lineales.

La estimación de la longitud al nacimiento (L_0) para sexos combinados con el modelo de vB de dos fases fue 283.03 mm de LT, lo que sobrestima levemente los valores reportados para la especie en la región, estimada entre 230-240 mm (Ruibal Núñez 2020). Menores valores de L_0 fueron estimados en la ZCPA-U (Hozbor et al. 2010) y mayores valores en BA (Molina et al. 2017) y el GSM (Bernasconi et al. 2022). Podríamos conjeturar que en estos dos últimos estudios, la sobrestimación de la longitud al nacimiento podría deberse a que la edad 0 estaba subrepresentada o no representada.

La longitud asintótica L_∞ estimada a través del modelo de vB de dos fases fue de 916 mm para los sexos combinados. Longitudes menores fueron obtenidas en BA, lo cual podría ser resultado de un bajo número de ejemplares mayores a los 850 mm (Molina

et al. 2017). El caso contrario ocurrió en el GSM, donde se obtuvo una estimación mayor debido a que las muestras provenían de desembarques comerciales en los que la estructura de tallas estaba en particular sesgada hacia los ejemplares adultos ($LT > 660$ mm) (Bernasconi et al. 2022). Finalmente, en la ZCPA-U se estimaron valores mayores (Hozbor et al. 2010) probablemente debido a que la elección del modelo no fue en base al mejor ajuste estadístico y a que no se evaluó el modelo de vB de dos fases, lo que ameritaría una nueva evaluación empleando este y otros modelos.

Las $LT_{50\%}$ para hembras y machos fueron similares a las obtenidas en el GSM por Bernasconi et al. (2022). Valores menores obtuvieron Díaz de Astarloa et al. (1997) entre 34° S y 42° S, Sidders et al. (2005) en $\sim 38^\circ$ S y Colautti et al. (2010) en $\sim 40^\circ$ S. Al contrario, valores mayores se obtuvieron para las hembras y menores para los machos entre los 34 - 40° S (Oddone et al. 2005), mientras que Chiaramonte y Pettovello (2000) — 47° S— estimaron tallas mínimas de madurez sexual mayores. Las $E_{50\%}$ estimadas para la especie en este trabajo fueron mayores a las obtenidas en la ZCPA-U (Hozbor et al. 2010), en BA (Molina et al. 2017) y en el GSM (Bernasconi et al. 2022).

Se ha planteado la hipótesis de que los animales a altas latitudes necesitan reservar más energía durante las estaciones de bajas temperatura del agua y productividad, lo que podría llevar a un aumento en la $LT_{50\%}$ (Blackburn et al. 1999). Además, el efecto de la presión pesquera podría anular o aumentar los patrones de variación latitudinal (Cope 2006). También se ha sostenido que la pesca podría influir en la evolución de la historia de vida en las poblaciones de peces explotadas, lo cual, a su vez, podría resultar en una maduración progresivamente más temprana (Heino et al. 2015). Según estos últimos autores, el posponer la reproducción no sería ventajoso cuando la supervivencia o reproducción futura de las poblaciones se ven comprometidas al ser capturados por artes de pesca, lo que favorecería la aparición de patrones de historias de vida más rápidas. También se ha sugerido que la disminución de la $LT_{50\%}$ podría atribuirse a individuos que muestran mayor plasticidad fenotípica como resultado de la sobreexplotación (Olsen et al. 2004), y que la $LT_{50\%}$ en elasmobranchios podría variar entre poblaciones (Templeman 1987). Por último, se ha postulado que una

reducción de la biomasa de poblaciones sometidas a explotación daría acceso a recursos adicionales a los supervivientes, lo que les permitiría crecer más rápido y madurar antes (Heino et al. 2015).

En la ZCPA-U, la densidad de *M. schmitti* disminuyó significativamente entre 1994 y 2003 (Pollom et al. 2020). Massa (1998) había estimado a partir de un modelo de agrupamiento por tallas una $E_{50\%}$ de 2.6 años y un coeficiente k mayor a 0.20 años^{-1} . Hozbor et al. (2010) seleccionaron, en base a criterios biológicos, los resultados del ajuste a la ecuación de vB con L_0 fija, que implicaría k bajos (Tabla 4). Sin embargo, el modelo de crecimiento con mejor ajuste que obtuvieron Hozbor et al. (2010) muestra un coeficiente k de una especie con crecimiento rápido, $E_{50\%}$ entre los 2 y 3 años y longevidades menores (Tabla 4). A la vez, los ejemplares de 2 y 3 años de dicho estudio presentaron LT medias mayores a las obtenidas en el presente estudio. Por otro lado, las estimaciones de la $E_{50\%}$ en Hozbor et al. (2010) y Molina et al. (2017) se realizaron a partir de estimaciones previas de $LT_{50\%}$ y utilizando la misma en los modelos de crecimiento elegidos, no a través de un modelo lineal generalizado con distribución binomial para los datos de madurez de los ejemplares de sus estudios. A partir de las consideraciones referidas, creemos necesario reevaluar los parámetros de crecimiento de *M. schmitti* en la ZCPA-U, dado que el último estudio se basó en el análisis de ejemplares capturados hace dos décadas y se ha postulado que los parámetros podrían variar temporalmente (e.g., Beukhof et al. 2019).

Por último, cabe mencionar que desde la genética de poblaciones se encontró homogeneidad genética entre los individuos de *M. schmitti* capturados en el área del Río de la Plata y su frente marítimo, lo que indicaría una única unidad demográfica de *M. schmitti* en ese rango geográfico (Pereyra et al. 2010). Sería necesario realizar el mismo estudio a lo largo de la distribución de la especie para determinar si hacia el sur se encontraría una población diferente a la del norte, como propusieron Chiaramonte y Pettovello (2000), o bien podría hallarse cierta variabilidad genética norte-sur, conformando una clina.

La hipótesis planteada en el presente trabajo —los parámetros poblacionales de *M. schmitti* varían a lo largo de su distribución— pudo ser validada, ya que se hallaron diferencias en k , la L_0 , la L_∞ , la $LT_{50\%}$ y la $E_{50\%}$. Estas diferencias

se podrían deber a diferentes factores: 1) el uso de distintas artes de pesca para obtener las muestras, lo que influye en las estructuras de tallas particulares obtenidas en cada estudio; 2) la existencia de diferentes historias de explotación pesquera en las zonas norte y sur de la distribución de *M. schmitti*, considerando que históricamente la presión pesquera sobre la especie fue mayor en la ZCPA-U; 3) la posible existencia de una variación clinal latitudinal de estos parámetros de historia de vida; 4) que correspondan a una población

diferente, con historias de vida adaptadas a los factores abióticos y bióticos de Patagonia Central, y 5) una combinación de los factores anteriores.

Por las características de historia de vida de *M. schmitti* obtenidas en este estudio para la Patagonia Central, y dada su catalogación como especie en peligro crítico, se sugiere mantener un monitoreo de las capturas en las pesquerías deportivas y comerciales de la especie a lo largo de la costa patagónica.

REFERENCIAS

- Araya, M., and L. A. Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 77(3-4):293-300. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9110-8>.
- Bass, A. J. 1973. Analysis and description of variation in the proportional dimensions of Scyliorhinid, Carcharhinid and Sphyrnid sharks. Investigational Report 32, The Oceanographic Research Institute, Durban, Republic of South Africa.
- Batista, V. S. 1988. Determinação de idade e análise do crescimento do cação *Mustelus schmitti* Springer 1939 (Elasmobranchii, Triakidae) da plataforma continental do Rio Grande do Sul. M.S. thesis. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brasil. Pp. 99.
- Beamish, R. J., and D. A. Fournier. 1981. A Method for Comparing the Precision of a Set of Age Determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 38:982-983. <https://doi.org/10.1139/f81-132>.
- Begg, G. A. 2005. Life History Parameters. Pp. 119-150 *en* S. X. Cadrin, K. D. Friedland and J. R. Waldman (eds.). *Stock Identification Methods, Applications in Fishery Science*. Academic Press, San Diego, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50007-1>.
- Bernasconi, J. F. 2018. Características de historia de vida del pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*, el tiburón gatuzo *Mustelus schmitti* y la raya ojona *Atlantoraja cyclophora* en el Golfo San Matías, Patagonia Norte, Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. Pp. 238.
- Bernasconi, J. F., M. Coller, M. Suárez, R. Perier, and E. Di Giacomo. 2022. Características de historia de vida del tiburón gatuzo, *Mustelus schmitti*, en el Golfo San Matías, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 57(especial). <https://doi.org/10.22370/rbmo.2022.57.Especial.3408>.
- Beukhof, E., T. S. Dencker, L. Pecuchet, and M. Lindegren. 2019. Spatio-temporal variation in marine fish traits reveals community-wide responses to environmental change. *Marine Ecology Progress Series* 610:205-222. <https://doi.org/10.3354/meps12826>.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, and N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5(4):165-174. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1999.00046.x>.
- Bovcon, N., M. E. Góngora, C. Marinao, and D. González-Zevallos. 2013. Composición de las capturas y descartes generados en la pesca de merluza común *Merluccius hubbsi* y langostino patagónico *Pleoticus muelleri*: Un caso de estudio en la flota fresquera de altura del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48(2):303-319. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000200010>.
- Bovcon, N. 2016. Evaluación de las pesquerías recreativas costeras de la provincia del Chubut, Argentina: base para su ordenamiento y manejo. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Río Negro. Argentina. Pp. 228.
- Braccini, J. M., B. Gillanders, T. Walker, and J. Tovar-Ávila. 2007. Comparison of deterministic growth models fitted to length-at-age data of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 58(1):24-33. <https://doi.org/10.1071/MF06064>.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. Pp. 17-28 *en* H. L. Pratt Jr., S. H. Gruber and T. Taniuchi (eds.). *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*, NOAA Technical Report NMFS 90.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cailliet, G. M., W. D. Smith, H. F. Mollet, and K. J. Goldman. 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(3):211-228. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9105-5>.
- Carrillo, L., R. Tavares, L. Sánchez, and C. Velásquez. 2020. Age and growth of the smalleye smooth-hound shark, *Mustelus higmani* (Carcharhiniformes: Triakidae) from the Venezuelan Caribbean. *Revista de Biología Tropical* 68(4): 1211-1220. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i4.41553>.
- Cedrola, P. V., A. M. González, G. E. Chiamonte, and A. D. Pettovello. 2012. Captura incidental de tiburones (Elasmobranchii) en la pesquería del langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 14(2):349-356. <https://doi.org/10.22179/REVMACN.14.204>.

- Cerrato, R. M. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(7):1416-1426. <https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200010030x>.
- Chang, W. Y. B. 1982. A Statistical Method for Evaluating the Reproducibility of Age Determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 39:1208-1210. <https://doi.org/10.1139/f82-158>.
- Chiaromonte, G. E., and A. D. Pettovello. 2000. The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. *Journal of Fish Biology* 57(4):930-942. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02202.x>.
- Colautti, D., C. Baigun, A. L. Cazorla, F. Llompарт, J. M. Molina, et al. 2010. Population biology and fishery characteristics of the smooth-hound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fisheries Research* 106(3):351-357. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.004>.
- Colonello, J., H. E. Christiansen, and G. Macchi. 2011. Escala de madurez sexual para peces cartilaginosos de la plataforma continental Argentina. Pp. 115-127 en O. C. Wöhler, P. Cedrola and M. B. Cousseau (eds.). *Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional*. Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires, Argentina.
- Conrath, C. L., J. Gelsleichter, and J. A. Musick. 2002. Age and growth of the smooth dogfish (*Mustelus canis*) in the northwest Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100(4):674-682. <https://doi.org/10.1023/A:1016117415855>.
- Cope, J. M. 2006. Exploring intraspecific life history patterns in sharks. *Fishery Bulletin* 104:311-320.
- Cortés, F. 2007. Sustentabilidad de la explotación del gatuzo, *Mustelus schmitti*, en el ecosistema costero bonaerense (34-42° S). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Pp. 39.
- Cousseau, M. B. 1986. Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. VI. El gatuzo (*Mustelus schmitti*). Publicación 1(1):60-65. Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Uruguay-Argentina.
- Cousseau, M. B., D. E. Figueroa, and J. M. Díaz de Astarloa. 2000. Clave de identificación de las rayas del litoral marítimo de Argentina y Uruguay (Chondrichthyes, Familia Rajidae). Publicaciones especiales, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina. Pp. 35.
- Díaz de Astarloa, J. M., C. R. Carozza, R. A. Guerrero, A. G. Baldoni, and M. B. Cousseau. 1997. Algunas características biológicas de peces capturados en una campaña costera invernal en 1993, en el área comprendida entre 34° y 42° S (Atlántico Sudoccidental) y su relación con las condiciones ambientales. Informe Técnico 14. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.
- Dulvy, N., and R. Forrest. 2009. Life Histories, Population Dynamics, and Extinction Risks in Chondrichthyans. *Life histories, Populations Dynamics and Extinction Risks in Chondrichthyes*. Pp. 635-676 en J. C. Carrier, J. A. Musick and M. R. Heithaus (eds.). *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. <https://doi.org/10.1201/9781420080483-c17>.
- Farrell, E. D., S. Mariani, and M. W. Clarke. 2010. Age and growth estimates for the starry smoothhound (*Mustelus asterias*) in the Northeast Atlantic Ocean. *Journal of Marine Science* 67(5):931-939. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp295>.
- Francis, M. P., and R. Francis. 1992. Growth rate estimates for New Zealand Rig (*Mustelus lenticulatus*). *Marine and Freshwater Research* 43(5):1157-1176. <https://doi.org/10.1071/MF9921157>.
- Goldman, K. J. 2005. Age and growth of elasmobranch fishes. Pp. 76-102 en J. A. Music and R. Bonfil (eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. Vol 474.
- Goldman, K. J., G. M. Cailliet, A. H. Andrews, and L. J. Natanson. 2012. Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes. Pp. 423-451 en J. C. Carrier, J. A. Musick and M. R. Heithaus (eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives*, Second edition. RC Press. Boca Raton, Florida, USA.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 115:513-583. <https://doi.org/10.1098/rstl.1825.0026>.
- Góngora, M., N. Bovcon, and P. Cochía. 2009. Fish bycatch in the Patagonian shrimp fishery *Pleoticus muelleri* Bate, 1888. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44:583-593. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000300006>.
- Gračan, R., T. Polak, and B. Lazar. 2021. Life history traits of the Blackspotted smooth-hound *Mustelus punctulatus* (Carcharhiniformes: Triakidae) in the Adriatic Sea. *Natura Croatica: Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici* 30(2):475-492. <https://doi.org/10.20302/NC.2021.30.31>.
- Hoenig, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 81:898-903.
- Heino, M., B. Díaz Pauli, and U. Dieckmann. 2015. Fisheries-induced evolution. *Annual Review Of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:461-480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054339>.
- Hoenig, J., M. J. Morgan, and C. A. Brown. 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52:364-368. <https://doi.org/10.1139/f95-038>.
- Hozbor, N. M., M. Sáez, and A. Massa. 2010. Edad y crecimiento de *Mustelus schmitti* (gatuzo), en la región costera bonaerense y uruguaya. Informe de investigación 49. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.
- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(4):820-822. <https://doi.org/10.1139/f95-233>.
- Kimura, D. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin* 77:765-776.
- Kraak, S. B. M., S. Haase, C. Minto, and J. Santos. 2019. The Rosa Lee phenomenon and its consequences for fisheries advice on changes in fishing mortality or gear selectivity. *ICES Journal of Marine Science* 76(7):2179-2192. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz001>.

//doi.org/10.1093/icesjms/fsz107.

- Massa, A. M. 1998. Estructura poblacional del gatuzo (*Mustelus schmitti*) en la costa bonaerense y uruguayana asociada a condiciones oceanográficas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires. Argentina. Pp. 60.
- Molina, J. M., G. E. Blasina, and A. López Cazorla. 2017. Age and growth of the highly exploited narrownose smooth-hound (*Mustelus schmitti*) (Pisces: Elasmobranchii). Fishery Bulletin 115(3):365-379. <https://doi.org/10.7755/FB.115.3.7>.
- Moulton, P. L., T. I. Walker, and S. R. Saddler. 1992. Age and growth studies of gummy shark, *Mustelus antarcticus* Gunther, and school shark, *Galeorhinus galeus* (Linnaeus), from Southern Australian Waters. Marine and Freshwater Research 43(5):1241-1267. <https://doi.org/10.1071/MF9921241>.
- Natanson, L., N. Kohler, D. Ardizzzone, G. Cailliet, S. P. Wintner, et al. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. Environmental Biology of Fishes 77:367-383. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5570-6_16.
- NOAA CoastWatch. 2022. URL: coastwatch.noaa.gov.
- Oddone, M. C., L. Paesch, and V. Norbis. 2005. Reproductive biology and seasonal distribution of *Mustelus schmitti* (Elasmobranchii: Triakidae) in the Rio de la Plata oceanic front, south-western Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85(5):1193-1198. <https://doi.org/10.1017/S0025315405012294>.
- Officer, R. A., A. S. Gason, T. I. Walker, and J. G. Clement. 1996. Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus*, and school shark, *Galeorhinus galeus*: Implications for age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53(8):1765-1777. <https://doi.org/10.1139/f96-103>.
- Ogle, D. H. 2016. Individual Growth. Pp. 221-249 in Taylor and Francis Groups. Introductory fisheries analyses with R. Boca Raton, Florida, USA. <https://doi.org/10.1201/9781315371986-12>.
- Ogle, D. H., P. Wheeler, and A. Dinno. 2020. FSA: Fisheries stock analysis. R package version 0.8.30. URL: github.com/droglenc/FSA.
- Ogle, D. H. 2022. Recruitment. Maturity Analysis. URL: tinyurl.com/fpj9j7y9.
- Olsen E. M., M. Heino, G. R. Lilly, M. J. Morgan, J. Brattey, et al. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. Nature 428:932-935. <https://doi.org/10.1038/nature02430>.
- Pasti, A. T., N. Bovcon, J. Ruibal-Núñez, X. Navoa, K. Jacobi, et al. 2021. The diet of *Mustelus schmitti* in areas with and without commercial bottom trawling (Central Patagonia, Southwestern Atlantic): Is it evidence of trophic interaction with the Patagonian shrimp fishery? Food Webs 29:e00214. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2021.e00214>.
- Pereyra, I., L. Orlando, W. Norbis, and L. Paesch. 2008. Variación espacial y temporal de la composición por tallas y sexos del gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939 capturado por la pesca de arrastre en la costa oceánica uruguayana durante 2004. Revista de Biología Marina y Oceanografía 43(1):159-166. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572008000100017>.
- Pereyra, S., G. García, P. Miller, S. Oviedo, and A. Domingo. 2010. Low genetic diversity and population structure of the narrownose shark (*Mustelus schmitti*). Fisheries Research 106(3):468-473. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.022>.
- Pollom, R., R. Barreto, P. Charvet, G. Chiaramonte, J. M. Cuevas, et al. 2020. *Mustelus schmitti*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020:e.T60203A3092243.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Ricker, W. E. 1976. Review of the Rate of Growth and Mortality of Pacific Salmon in Salt Water, and Noncatch Mortality Caused by Fishing. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 33(7):1483-1524. <https://doi.org/10.1139/f76-191>.
- Ritz, C., and J. C. Streibig. 2008. Nonlinear regression with R. New York, NY: Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-09616-2>.
- Ruibal Núñez, J., N. Bovcon, P. Cochía, and M. E. Góngora. 2018. Bycatch of chondrichthyan in a coastal trawl fishery on Chubut province coast and adjacent waters, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 98(3):605-616. <https://doi.org/10.1017/S0025315416001508>.
- Ruibal Núñez, J. R. 2020. Impacto ecológico de la actividad pesquera en las poblaciones de condricios en el litoral de la Provincia de Chubut y Golfo San Jorge. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires. Argentina. Pp. 269.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband, and K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature Methods 9:671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- Sidders, M., L. Tamini, J. Pérez, and G. Chiaramonte. 2005. Biología reproductiva del gatuzo *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Chondrichthyes, Triakidae) en el área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie 7(1):89-101. <https://doi.org/10.22179/REVMACN.7.341>.
- Soto, J. M. R. 2001. Distribution and reproductive biology of the striped smooth-hound *Mustelus fasciatus* (Garman, 1913) (Carcharhiniformes, Triakidae). Mare Magnum 1(2):129-134.
- Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA). 2022a. URL: tinyurl.com/42vfpam9.
- Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA). 2022b. URL: tinyurl.com/4muc83n3.
- Tanaka, S., and K. Mizue. 1979. Age and growth of Japanese dogfish *Mustelus manazo* Bleeker in the East China Sea. Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish 45(1):43-50. <https://doi.org/10.2331/suisan.45.43>.

- Templeman, W. 1987. Differences in sexual maturity and related characteristics between populations of thorny skate (*Raja radiata*) in the northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 7:155-167. <https://doi.org/10.2960/J.v7.a18>.
- Van der Molen, S., and G. Caille. 2001. Bahía Engaño: A north Patagonian nursery area for the smoothhound shark *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes: Triakidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81(5):851-855. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004684>.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10(2): 181-213. URL: jstor.org/stable/41447359.
- White, W. T. 2007. Catch composition and reproductive biology of whaler sharks (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) caught by fisheries in Indonesia. *Journal of Fish Biology* 71(5):1512-1540. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01623.x>.
- White, J., C. A. Simpfendorfer, A. J. Tobin, and M. R. Heupel. 2014. Age and growth parameters of shark-like batoids. *Journal of Fish Biology* 84(5):1340-1353. <https://doi.org/10.1111/jfb.12359>.