

Biología de la raya *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) (Batoidea: Rajidae)

Biology of the skate *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) (Batoidea: Rajidae)

JUAN M. BRACCINI¹ & GUSTAVO E. CHIARAMONTE²

Estación Hidrobiológica de Puerto Quequén y Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ángel Gallardo 470 (C1405DJR), Capital Federal, Argentina;
e-mail: matibrac@muanbe.gov.ar¹, gchiaram@mail.retina.ar²

RESUMEN

Psammobatis extenta es un miembro común de la fauna de rayas de las costas de Sudamérica y su biología ha sido poco estudiada. Se investigaron aspectos de la biología de *P. extenta* a partir de datos obtenidos del descarte de arrastres comerciales de la flota pesquera de Puerto Quequén, Argentina, en febrero de 2000. La talla máxima alcanzada por las hembras fue 313 mm L_T y 295 mm L_T , por los machos. Las proporciones que presentaron menor variación y relación isométrica fueron: distancia narina–boca, distancia interorbital, longitud ojo+espiráculo, largo de disco y ancho de disco. La relación L_T –Peso total presentó diferencias significativas ($P < 0,05$) entre hembras y machos, las primeras alcanzando un mayor peso para el mismo L_T . Los machos alcanzan la madurez a un L_T de 260–266 mm, o al 89 % de su talla máxima. Las hembras alcanzan la madurez a un L_T de 236–255 mm, o al 79 % de su talla máxima. Las hembras grávidas (13 % de las hembras maduras) presentaron un huevo por oviducto (oviparidad simple). *Psammobatis extenta* presenta dimorfismo sexual en la dentición y espinas alares: los machos maduros tienen cúspides cónicas y agudas y poseen espinas alares en los márgenes exteriores del disco, mientras que las hembras y los machos inmaduros tienen dientes redondeados y romos.

Palabras clave: *Psammobatis*, Rajidae, Puerto Quequén.

ABSTRACT

Psammobatis extenta is a common off-shore member of the South American skate fauna and its biology is poorly known. Aspects of the biology of *P. extenta* were investigated using data collected from bycatch of commercial trawls in February 2000 off the coast of Puerto Quequén, Argentina. The maximum size attained by females was 313 mm T_L and 295 mm T_L by males. Measurements that presented less variation and isometric relation were: nare to mouth length, distance between orbits, orbit and spiracle length, disc length and disc width. There were significant differences ($P < 0.05$) in the T_L –Total weight relation between females and males, the former attaining a greater weight for the same T_L . Males reach maturity between 260 and 266 mm in length, about 89 % of their maximum size. Females reach maturity at a length of 236–255 mm, about 79 % of their maximum size. Gravid females (13 % of the mature females) presented one egg case per oviduct (single oviparity). There is sexual dimorphism in dentition and alar spines: mature males have pointed conical cusps and possess alar spines along the outer margins of the upper disc, whereas female and immature males have grinding blunt teeth.

Key words: *Psammobatis*, Rajidae, Puerto Quequén.

INTRODUCCIÓN

En Argentina, los batoideos comprenden 38 especies pertenecientes a seis familias, de las cuales la familia cosmopolita Rajidae, es la más importante por el número (Menni 1972, Menni & Stehmann 2000). Stehmann (1970), señala que la familia Rajidae es un grupo difícil y complejo desde el punto de vista sistemático. En la Argentina está representada por 22 especies pertenecientes a siete de los 15 géneros en que el grupo se divide (Cousseau et al. 2000). Díaz de Astarloa et al.

(1999), durante una campaña de investigación de las asociaciones ícticas a lo largo de la plataforma continental de Uruguay y norte de Argentina (34 a 41° S), encontraron que la familia Rajidae presentó el mayor número de especies ($n = 10$ especies).

Las especies del género *Psammobatis* Günther 1870, son miembros comunes y endémicos de la fauna de rayas de las costas de Sudamérica, distribuyéndose desde el Atlántico sudoccidental hasta el Pacífico sudoriental. Menni & Stehmann (2000) ubican a *P. extenta* (Garman) 1913 en el

grupo de rayas que designan como bonaerenses, junto con *P. bergi* Marini 1932, *P. rutrum* Jordan 1890 y *P. lentiginosa* McEachran 1983. Según Carvalho & de Figueiredo (1994), este género presenta especies muy similares entre sí y la determinación específica es difícil. Las proporciones morfométricas de *P. extenta* dadas en su descripción y las tomadas posteriormente por Norman (1937) y McEachran (1983), se basan en pocos ejemplares y en un rango de tallas poco representativo. Según McEachran (1983), *P. glansdissimilis* McEachran, 1983 (= *P. extenta*) se localiza en profundidades de hasta 160 m, y según lo hallado por Díaz de Astarloa et al. (1999) para la plataforma continental de Uruguay y norte de Argentina, se encontró en un rango acotado de salinidad (32,24–33,97 ups) y de temperatura (9,6–12,9 °C). Su distribución va desde Cabo Frío en Brasil (22° 56' S) hasta los 45° S (Norman 1937) en Patagonia, Argentina.

Tradicionalmente, las descripciones de las especies de rayas se realizaban sobre la base de caracteres de la morfología externa como la forma del cuerpo, el tamaño, la espinulación, la coloración, la forma y cantidad de dientes y el hábitat. En general la identificación específica ha sido difícil porque un gran número de caracteres no estaba bien definido, pudiendo cambiar intraespecíficamente en relación con el tamaño de los ejemplares, con el sexo o la localización geográfica (Leible 1988).

Psammobatis extenta, uno de cuyos caracteres diagnósticos es la presencia de espínulas en el hipopilo del pterigopodio (McEachran 1983), es comúnmente capturada en los lances de pesca costera de arrastre de fondo en el litoral bonaerense y descartada (Tamini 2001), debido a que no es una especie destinada al consumo humano. Esta pesca incidental podría llegar a tener un impacto importante en su población, ya que los elasmobranchios, salvo excepciones, tienen tasas de crecimiento y reproducción lentas, que los hacen muy susceptibles a la sobreexplotación (Walker 1998). De *P. extenta* se conocen una aproximación a su alimentación (Soares et al. 1992) para el sur de Brasil, mientras que la presencia de dimorfismo sexual con respecto al margen anterior del disco –más curvado en las hembras y más hendido en los machos– fue notada por Norman (1937) y McEachran (1983) encontró que para todo el género, el escapulocoracoides es más corto y triangular en los machos y más rectangular en las hembras. El presente trabajo pretende aportar al conocimiento de la biología de *P. extenta* y dar parámetros morfométricos que permitan la mejor identificación de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó un total de 100 especímenes de *P. extenta* (31 machos y 69 hembras) procedentes del descarte de la pesca costera de arrastre de fondo en el área del Puerto Quequén (38° 37' S, 58° 50' O) durante el mes de febrero de 2000. Las redes fueron arrastradas por períodos de dos horas a una velocidad promedio de 2,7 nudos, generalmente sobre fondos arenosos y fangosos. Cada ejemplar fue congelado y luego sexado, pesado y medido en laboratorio. Las mediciones tomadas basándose en Leible (1988) fueron estandarizadas como porcentaje del largo total (L_T), medido en los casos en que las dos aletas dorsales y la caudal se hallaron presentes. Para determinar las variables más apropiadas para la identificación de la especie se analizó el dimorfismo sexual de 13 variables morfométricas mediante una prueba t de Student, eliminándose aquellas que fueron significativamente diferentes y se estudió el tipo de relación de estas variables con el L_T a través de las pendientes de las regresiones lineales: alometría ($b \neq 0$) o isometría ($b = 0$); $b =$ pendiente de la regresión.

Se determinó la distribución de frecuencias L_T para machos y hembras y la relación L_T –peso total. Para evaluar posibles diferencias entre machos y hembras en el incremento del peso en función del L_T se realizó una prueba t de Student para las pendientes de las regresiones del logaritmo del peso total en función del logaritmo del L_T .

Con el fin de identificar cambios en el estado reproductivo de los machos con el aumento de tamaño se midieron las siguientes variables: el largo interno del pterigopodio (L_{ip}), su grado de calcificación y la capacidad de rotación de la base hacia delante (Clark & von Schmidt 1965); se midió el largo y el ancho de los testículos en conjunto con el órgano epigonal y se los pesó. En las hembras se registraron cualitativamente las características de los ovarios, se los pesó y se midió el ancho de las glándulas nidamentales. Se observó la presencia de huevos en los oviductos, su número y el largo, el ancho y el peso de cada uno de ellos. Finalmente y para ambos sexos, se observó a ojo descubierto el estado de desarrollo de todas las estructuras que conforman el aparato reproductor. Con toda esta información se construyó finalmente una escala de estado reproductivo (ER) para cada sexo (Tabla 1).

Para determinar diferencias en la dentición, a cada ejemplar se le extrajo la mandíbula, se contó el número de hileras de dientes y se observó bajo lupa la morfología de los mismos.

TABLA 1

Estados reproductivos para machos y hembras de *P. extenta*

Reproductive stages for *P. extenta* males and females

Estado	Machos	Hembras
I	Testículos filiformes no mensurables, formados por tejido blanco, poco diferenciado. Pterigopodio blando, pequeño y no calcificado	Ovarios formados por tejido blanco, poco diferenciado. Las glándulas nidamentales son sólo un abultamiento de los oviductos
II	Testículos mensurables, el pterigopodio comienza a alargarse pero no está calcificado. Los vasos eferentes comienzan a ensancharse y enrollarse y la vesícula seminal, a desarrollarse	Ovarios con ovas pequeñas y opacas. Glándulas nidamentales y oviducto en desarrollo
III	Pterigopodio completamente calcificado y duro. Testículos totalmente desarrollados. Vasos eferentes enrollados y desarrollados, vesícula seminal bien desarrollada	Ovarios completamente desarrollados, llenos de ovas amarillas. Glándulas nidamentales y oviductos totalmente desarrollados y expandidos. Cloaca amplia y expandida

RESULTADOS

Morfometría

Las tallas de los machos variaron entre 111–295 mm L_T , con una mayor frecuencia entre 240–250 mm L_T mientras que las de las hembras lo hicieron entre 147–313 mm L_T , con una mayor frecuencia entre 250–260 mm (Fig. 1). En la Tabla 2A se muestran las proporciones que no presentaron diferencias significativas entre machos y hembras ($P > 0,05$). Entre estas variables, las que mostraron menor variación e isometría con la L_T ($b = 0$; $P > 0,05$) fueron: la distancia narina–boca, la distancia interorbital interna, la longitud ojo+espiráculo, la longitud del disco y el ancho del disco. En la Tabla 2B se dan las proporciones que presentaron diferencias significativas entre machos y hembras ($P < 0,05$), entre las que el ancho de boca además presenta isometría en machos y alometría en hembras. Otras variables alométricas fueron la distancia interespiracular (Tabla 2A) y longitud prenatal (Tabla 2B).

En la Fig. 2A se observa la relación L_T –peso para machos y hembras, expresada por la siguiente ecuación: $\text{Peso} = 7 \times 10^{-6} \times L_T^{2,96}$ (♀) y $\text{Peso} = 2 \times 10^{-4} \times L_T^{2,33}$ (♂). Al analizar las pendientes de las regresiones de los logaritmos (Fig. 2B), se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras ($t_{96} = 3,575$, $P = 0,00055$). La pendiente de la curva de las hembras ($\log \text{ peso} = 2,81 \times \log L_T - 4,76$; $R^2 = 0,86$) fue más empinada que la de los machos ($\log \text{ peso} = 1,98 \times \log L_T - 2,80$; $R^2 =$

0,83), implicando que las hembras –a partir de ~ 235 mm L_T – son más robustas que los machos para una misma talla.

Madurez y reproducción

En los machos, el L_{IP} presentó un crecimiento de forma sigmoideal con el L_T (Fig. 3A). La mayor tasa de cambio en el L_{IP} se observó entre los 220 y 250 mm L_T , indicando el rápido crecimiento en el L_{IP} durante la maduración. De acuerdo a lo definido en la Tabla 1, el rango de los machos

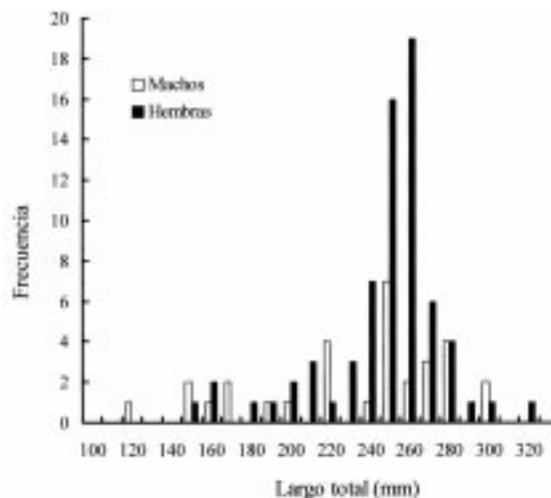


Fig. 1: Distribución de frecuencias de tallas de machos y hembras.

Length–frequency distribution for males and females.

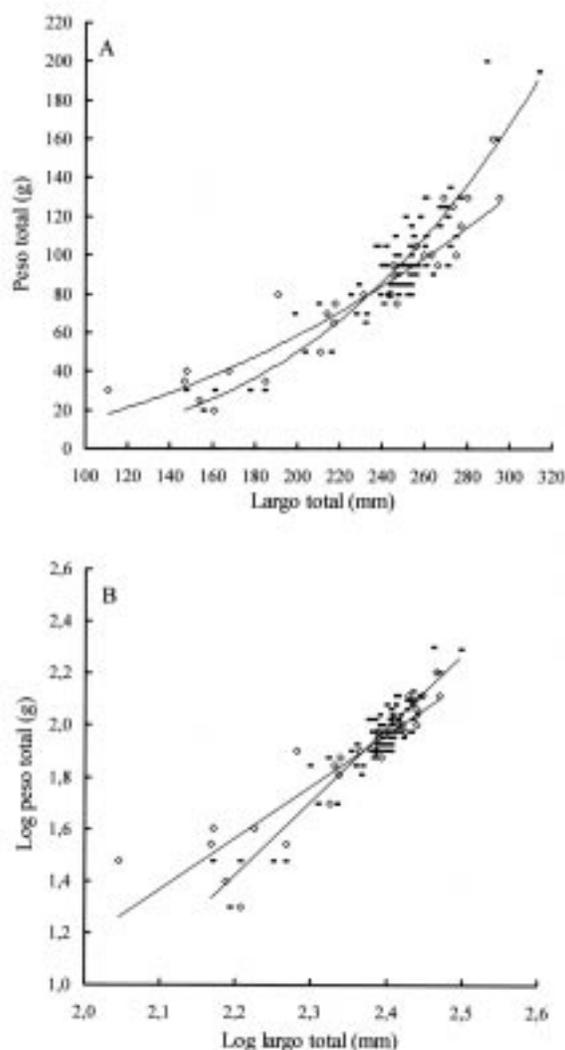


Fig. 2: (A) Relación entre el peso total y el L_T ; (B) Regresión del logaritmo del peso total en función del logaritmo del L_T para machos (σ) y hembras (φ).

(A) Relationship between total weight and T_L ; (B) Regression of T_L logarithm versus total weight logarithm for males (σ) and females (φ).

correspondientes al ER I fue de 147–231, al ER II, 227–266 y al ER III, 260–295 mm L_T . Las dimensiones de los testículos (largo y ancho) aumentaron con el L_T (Fig. 3B). No existieron diferencias significativas en la longitud de los testículos izquierdo y derecho ($t_{38} = 0,006$; $P = 0,99$) ni en su ancho ($t_{34} = 0,008$, $P = 0,93$). Hubo un incremento en la masa gonadal con el L_T (Fig. 3C). El ejemplar maduro más pequeño fue de 260 mm L_T . La talla de 50 % de madurez sexual en los machos se dio entre los 260–269 mm L_T (Tabla 3). La talla de madurez sexual (~263 mm) para los machos se

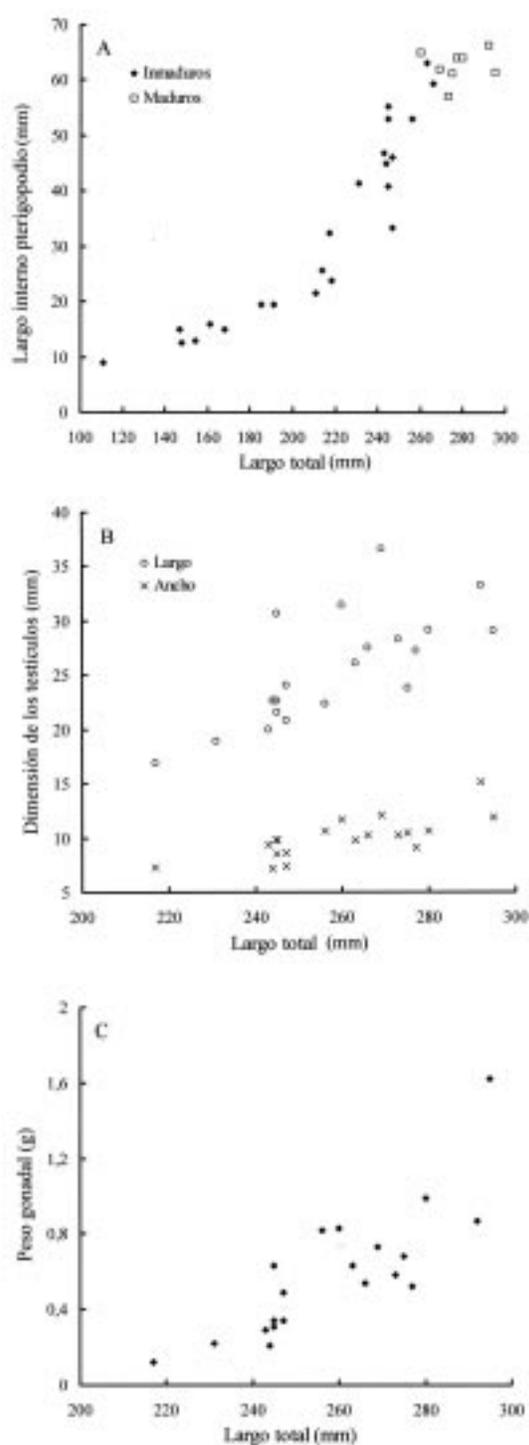


Fig. 3: Estado reproductivo de los machos: (A) relación entre el L_{IP} y el L_T ; (B) relación entre las dimensiones de los testículos y el L_T ; (C) Relación entre el peso gonadal y el L_T .

Reproductive stage in males: (A) relationship between C_{IL} and T_L ; (B) relationship between testis dimensions and T_L ; (C) relationship between gonadal weight and T_L .

dio al 89% de la talla del macho más grande medido en este estudio (295 mm L_T).

En las hembras, la maduración fue caracterizada por un ensanchamiento de la glándula nidamental, la relación entre el L_T y el ancho de la glándula nidamental presentó un mayor crecimiento entre los 240 y 260 mm L_T (Fig. 4A). De acuerdo a lo definido en la Tabla 1, el rango de las hembras correspondientes al ER I fue de 147–245, al ER II, 198–255 y al ER III, 236–313 mm L_T . La masa gonadal también presentó un incremento con el L_T , con un crecimiento máximo entre 240 y 260 mm L_T (Fig. 4B). Las hembras adultas tuvieron un ancho máximo de ovas entre 5,2–16 mm. El ejemplar adulto de menor tamaño fue de 236 mm. El 50 % de madurez sexual en las hembras fue entre 236–255 mm L_T (Tabla 3), presentando un abrupto alargamiento de la glándula nidamental a partir de ese rango de L_T (Fig. 4A). La talla de madurez sexual (~ 246 mm) para las hembras se dio al 79 % de la talla de la hembra más grande medida en este estudio (313 mm L_T). El 13 % de las hembras adultas (entre 236 y 313 mm L_T) presentó un huevo por oviducto. Los huevos fueron de color marrón claro con largos zarcillos en cada esquina. Su longitud media fue

de 24,19 mm (rango 15,1–29,3) y su ancho medio fue de 17,77 mm (rango 13,7–21,1). Las hembras que llevaban huevos además poseían ovas maduras (ancho máximo entre 6,4–13,7 mm) en sus ovarios.

Espinas alares

En los machos, a partir de 241 mm L_T se observó el desarrollo de aguijones o espinas en la región alar dispuestos en columnas en sentido anteroposterior, con sus ápices apuntando hacia el centro del disco. En ejemplares hasta 251 mm L_T se contó una sola columna de aguijones ocupando sendas cavidades epidérmicas, sin sobresalir; entre 255–282 mm L_T una sola columna de aguijones ya emergidos de las cavidades; entre 279–297 mm L_T dos columnas, y en un ejemplar de 311 mm L_T , capturado en una muestra no analizada, se observaron tres columnas.

En las hembras, a partir de 229 mm L_T se observó el desarrollo de aguijones o espinas en la región alar dispuestos sin un patrón definido, con sus ápices apuntando hacia el borde posterior del disco.

TABLA 2

VARIABLES MEDIDAS ESTANDARIZADAS COMO PORCENTAJE DEL L_T (EN MM): (A) NO DIMÓRFICAS ($P > 0,05$), $n = 100$; (B) DIMÓRFICAS ($P < 0,05$), machos $n = 31$, hembras $n = 69$

PROPORTIONAL MEASUREMENTS IN PERCENT OF T_L (IN MM): (A) NON-DIMORPHIC ($P > 0.05$), $n = 100$; (B) DIMORPHIC ($P < 0.05$), males $n = 31$, females $n = 69$

(A)

Variable	Relación	$\bar{X} \pm DE$	Rango	Valor de P
Longitud total		238,88 \pm 36,77	111 - 313	0,11
Longitud disco	Isométrica	47,62 \pm 1,71	43,67 - 53,45	0,14
Ancho disco	Isométrica	57,31 \pm 1,73	53,23 - 61,53	0,9
Longitud ojo + espiráculo	Isométrica	4,69 \pm 0,53	3,83 - 7,00	0,31
Distancia interespiracular	Alométrica	6,81 \pm 0,42	5,07 - 8,46	0,78
Distancia interorbital interna	Isométrica	4,03 \pm 0,34	3,25 - 4,94	0,71
Distancia narina-boca	Isométrica	1,93 \pm 0,33	1,21 - 3,47	0,54

(B)

Variable	Relación	Machos		Hembras		Valor de P
		$\bar{X} \pm DE$	Rango	$\bar{X} \pm DE$	Rango	
Distancia hocico-axila	Isométrica	40,83 \pm 1,03	38,77 - 43,24	42,07 \pm 1,48	36,82 - 46,18	< 0,0001
Longitud hocico	Isométrica	12,34 \pm 0,76	10,90 - 14,14	12,75 \pm 0,71	11,21 - 15,02	0,01
Longitud prenasal	Alométrica	8,77 \pm 0,83	6,85 - 10,63	9,37 \pm 0,52	8,17 - 10,58	0,0005
Distancia internasal	Isométrica	3,59 \pm 0,33	2,96 - 4,34	3,43 \pm 0,32	2,82 - 4,43	0,03
Ancho boca	*	6,03 \pm 0,67	4,91 - 7,75	5,50 \pm 0,54	4,48 - 7,17	0,0003
Distancia hocico-cloaca	Isométrica	41,29 \pm 0,48	40,36 - 41,93	43,14 \pm 1,30	39,25 - 47,89	0,03
Longitud cola	Isométrica	57,96 \pm 1,07	56,26 - 60,24	55,81 \pm 1,39	51,34 - 60,06	< 0,0001

*Alométrica en hembras e isométrica en machos

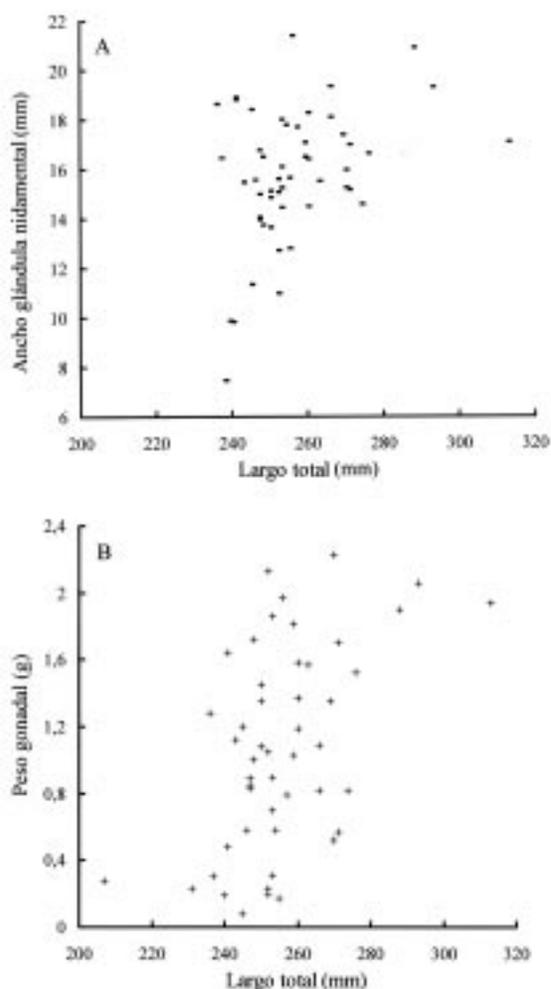


Fig. 4: Estado reproductivo de las hembras: (A) relación entre el ancho de la glándula nidamental y el L_T ; (B) relación entre el peso gonadal y el L_T .
Reproductive stage in females: (A) Relationship between shell gland width and L_T ; (B) Relationship between gonadal weight and L_T .

Dentición

En los machos se contó entre 34–45 hileras de dientes en la mandíbula superior y entre 34–44 en la inferior. En las hembras se observaron entre 35–46 hileras en la mandíbula superior y entre 34–46 en la inferior.

Los machos juveniles y las hembras de *P. extenta* presentaron dientes de forma redondeada con la punta cónica y roma, distribuidos en hileras oblicuas (Fig. 5A y 5B). Por su parte, los machos maduros presentaron dientes de base redondeada y forma cónica, con su punta aguda, en hileras longitudinales (Fig. 5C y 5D).

DISCUSIÓN

En taxonomía es esencial elegir características que varíen poco dentro de un grupo o taxón, ya que son más confiables que las altamente variables para la comparación taxonómica (Bass 1973). La medición de estructuras externas y las proporciones y relaciones obtenidas de las mismas han sido parte de la sistemática de elasmobranchios desde mediados del siglo pasado hasta el presente. Springer (1964) discutió las dificultades de tomar mediciones sobre ejemplares preservados, mientras que Bass (1973) y Bass et al. (1973, 1975a, 1975b) analizaron las variaciones proporcionales y cambios de éstas con el crecimiento en un buen número de especies de tiburones. Bass (1973) propone tres tipos diferentes de regresiones para las variables morfométricas estandarizadas respecto del L_T : constante, lineal y curvilínea. Sólo las constantes o isométricas permitirían caracterizar a una especie.

Norman (1937) da las proporciones morfométricas de *P. extenta* sobre la base de tres especímenes. McEachran (1983), además de trabajar con 33 variables morfométricas externas en 27 ejemplares, incluye otras variables de la anatomía del neurocráneo y del pterigopodio. Carvalho (1991)¹, cuando revisó críticamente los

TABLA 3

Porcentaje de individuos maduros a un determinado L_T y número de especímenes analizados

Percent of mature individuals at a given L_T and number of specimens sampled

L_T (mm)	Machos		L_T (mm)	Hembras	
	Número de especímenes	Madurez (%)		Número de especímenes	Madurez (%)
111-259	21	0	147-235	14	0
260-269	4	50	236-245	12	50
270+	6	100	246-255	24	79
			256+	19	100

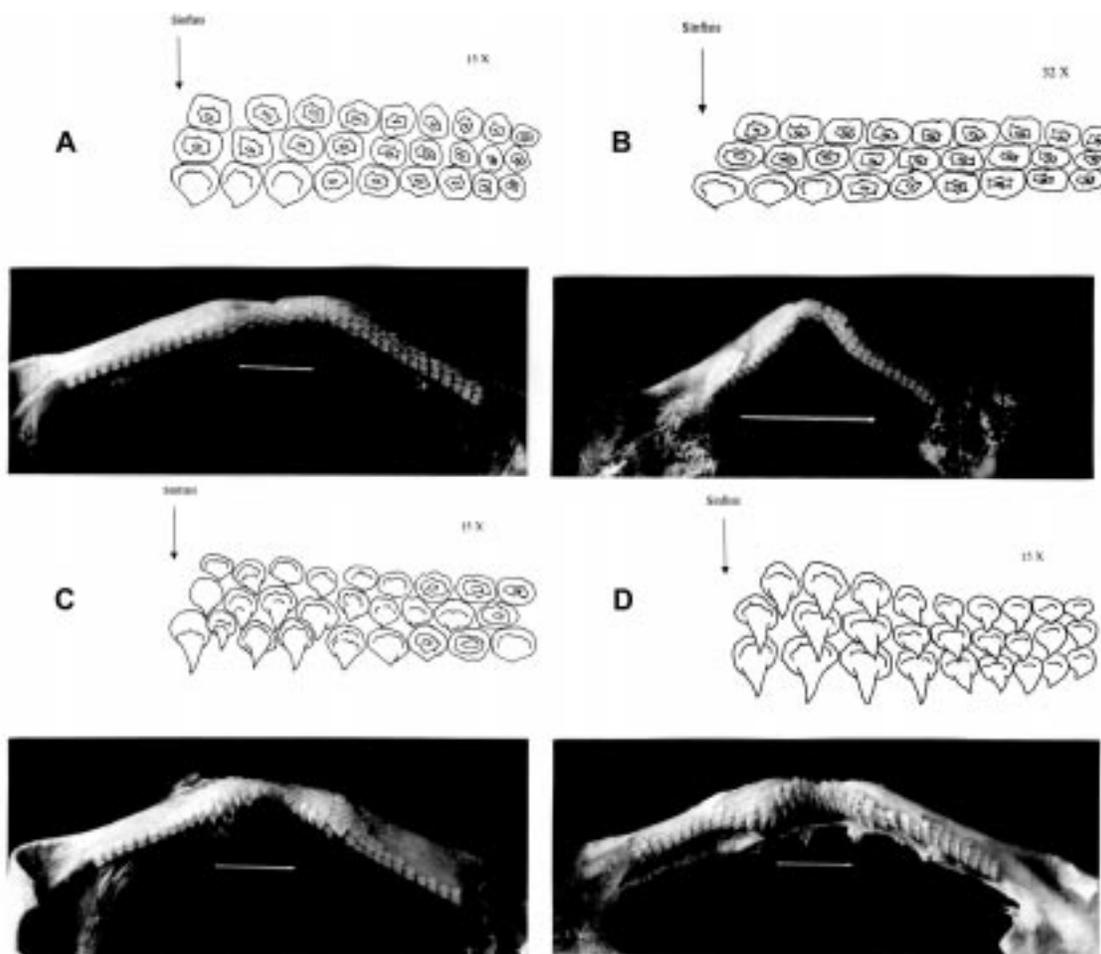


Fig. 5: Dimorfismo sexual en dientes: hembras maduras y machos inmaduros con dentición similar y cambios en machos maduros durante el desarrollo. En el extremo superior se representan las primeras nueve hileras de dientes de la mandíbula superior desde la sínfisis hacia la izquierda: (A) hembra madura de 313 mm L_T ; (B) macho inmaduro de 161 mm L_T ; (C) macho maduro de 266 mm L_T ; (D) macho maduro de 295 mm L_T . Escala: 5 mm.

Teeth sexual dimorphism: mature females and immature males with similar dentition and changes in mature males' development. At the top are represented the first nine teeth rows of the superior jaw from the symphysis to the left: (A) mature female 313 mm T_L ; (B) immature male 161 mm T_L ; (C) mature male 266 mm T_L ; (D) mature male 295 mm T_L . Scale bar: 5 mm.

caracteres diagnósticos, estableció que la altura de la aleta caudal es más baja que la altura de la segunda dorsal y que la distancia interorbital es mayor que el diámetro orbital, y subsecuentemente Carvalho & Figueiredo (1994), consideraron a *P. glansdissimilis* un sinónimo *junior* de *P. extenta*. En la muestra analizada de Puerto Quequén se pudieron discriminar sólo diez medidas propor-

cionales isométricas para ambos sexos (Tabla 2). El estudio de las variaciones de las mismas fue posible gracias al número de ejemplares de la muestra, y aunque a diferencia del trabajo de McEachran (1983), se trabajó con material fresco, varias de las proporciones analizadas coincidieron con las expuestas por este autor.

Si bien Lamilla et al. (1984), estudiando la biología de *Sympterygia lima* (Poepig) 1835, encontraron que la pesca comercial del litoral de Valdivia fue selectiva para esa especie por las artes de pesca utilizadas, el arte utilizado por la flota costera con base en Puerto Quequén no ejerció una presión de selectividad en las tallas,

¹DE CARVALHO MR (1991) Nova chave para identificar as espécies de *Psammobatis* Gunther, 1870 (Rajidae) con notas sobre a sua posição filogenética e biogeografia. Resúmen V Reunião Grupo de Trabalho Pesca e Pesquisa Tubarões e Arraias no Brasil, Santos, São Paulo: pp. 7.

ya que los lances de pesca duraron ca. 2 h, colmándose las redes y perdiendo su selectividad. Por esta razón se puede suponer que las tallas más frecuentes para machos y hembras no estarían sesgadas por el arte de pesca.

Walmsley–Hart et al. (1999) encontraron que las tasas de crecimiento de *Leucoraja wallacei* (Hulley) 1970 y *Dipturus pullopunctatus* (Smith) 1964 difirieron entre sexos, un rasgo común en las especies de Rajidae; las hembras alcanzan un tamaño mayor que los machos, pero crecen más lentamente, en concordancia con la generalidad dada en elasmobranquios, donde las hembras alcanzan una mayor talla y peso corporal que los machos. Los machos de *P. extenta* presentaron un menor peso corporal que las hembras para una misma talla, a partir de ~ 235 mm L_T , siendo esta relación significativamente diferente.

En los elasmobranquios, la determinación de la madurez sexual de los machos se fundamenta en la dureza y desarrollo del pterigopodio (Pratt 1988); así, los Rajidae exhiben una abrupta transición en la longitud del pterigopodio con relación a la madurez sexual, similar a otros batoideos (Smith & Merriner 1987). *Psammobatis extenta* no es la excepción: basados en el rápido alargamiento de pterigopodio y calcificación completa, y la presencia de testículos, vasos eferentes y vesícula seminal totalmente desarrollados, el rango de madurez sexual en los machos se determinó entre 260–266 mm L_T . La talla de madurez sexual (~ 263 mm) para los machos se dio al 89 % del macho más grande medido en este estudio (295 mm). Zeiner & Wolf (1993) encontraron que para los machos de *Raja binoculata* Girard 1854, la madurez sexual se dio al 57–72 % (1000–1100 mm) de la L_T asintótica calculada, mientras que los machos de *Dipturus rhina* (Jordan & Gilbert) 1880 lo hicieron al 62 % (600 mm) de la L_T asintótica calculada.

En las hembras, en cambio, la determinación de la madurez sexual se basó en las siguientes evidencias: el rápido crecimiento en ancho de la glándula nidamental, alcanzando los 14 mm o más, la presencia de ovas amarillas en los ovarios, de oviductos completamente desarrollados y de una cloaca expandida y amplia, registrándose el rango de madurez en las hembras entre 236–255 mm L_T . La talla de madurez sexual (~246 mm) para las hembras se dio al 72 % de la hembra más grande medida en este estudio (313 mm). Zeiner & Wolf (1993) encontraron que para las hembras de *R. binoculata*, la madurez sexual se dio al 82 % (1300 mm) de la L_T asintótica calculada, mientras que las hembras de *D. rhina* lo hicieron al 66 % (700 mm) de la L_T asintótica calculada. El 13 % de las hembras adultas conte-

nía huevos, presentando oviparidad simple, llevando un huevo por oviducto cada una; además presentaron ovas maduras por lo que se puede inferir que *P. extenta* podría volver a aparearse inmediatamente después de depositar los huevos o fecundar ovocitos con esperma almacenado de una sola cópula anual.

Según Walmsley–Hart et al. (1999), el mayor tamaño corporal alcanzado por las hembras de Rajidae es probablemente una consecuencia de sus diferentes estrategias reproductivas; las hembras logran un mayor tamaño para poder llevar los huevos dentro de la cavidad del cuerpo y los machos crecen más rápidamente para alcanzar la madurez sexual. Aunque estos autores no estudiaron si el ancho de disco presenta dimorfismo sexual, en su trabajo concluyen que los machos de *L. wallacei* maduraron a un ancho de disco menor que las hembras. Este patrón también fue encontrado por Zeiner & Wolf (1993); los machos de *R. binoculata* y *D. rhina* maduraron antes (7–8 años en *R. binoculata* y 5 años en *D. rhina*) que las hembras (12 años en *R. binoculata* y 8 años en *D. rhina*). En los ejemplares de *P. extenta* analizados, las hembras maduraron a una menor L_T que los machos, y la hembra adulta más pequeña fue de 24 mm de L_T menor que el macho adulto más pequeño ($\text{♀} = 236 \text{ mm } L_T$; $\text{♂} = 260 \text{ mm } L_T$), coincidiendo con la talla (~235 mm) a partir de la cual las hembras presentaron un mayor peso corporal que los machos. Quizás porque la talla de *P. extenta* es menor que las de las especies citadas por Walmsley–Hart et al. (1999) y el peso de las hembras crece más rápido que el de los machos (Fig. 2A), esta especie podría presentar una estrategia reproductiva distinta a la comúnmente encontrada en los elasmobranquios.

A diferencia de Lamilla et al. (1984), quienes encontraron dimorfismo sexual en el ancho del disco de *S. lima* (más ancho en las hembras que en los machos de la misma talla), en *P. extenta* no se registró este tipo de dimorfismo. En los organismos en los que hay dimorfismo sexual podría existir una utilización diferencial del nicho por los distintos sexos, que conduciría a una menor competencia intraespecífica por el alimento (Feduccia & Slaughter 1974). Estos autores sostuvieron que dentro de los Rajidae, las especies son sexualmente dimórficas o no dimórficas, e interpretaron la existencia de dimorfismo sexual en el aparato de masticación como una forma de hacer posible el forrajeo diferencial entre machos y hembras, disminuyendo la competencia intraespecífica por el alimento. Por otra parte, en una interpretación más plausible, McEachran (1976) propone que el dimorfismo sexual es más importante en el comportamiento reproductivo

que en la diferenciación de utilización del nicho. Si el dimorfismo de los dientes está relacionado con la diferenciación del nicho, debería darse previamente y no recién en la maduración sexual (McEachran 1976). Por ejemplo, Lamilla et al. (1984), encontraron diferencias en la dentición de machos y hembras de *S. lima*, pero no así en su dieta, que es similar en ambos sexos. Según Breder & Rosen (1966), durante la cópula los machos usan sus dientes y espinas alares para sujetar a la hembra. McEachran & Musick (1973), hacen notar que la aparición de dientes con punta en los machos coincide con la aparición de agujones o espinas alares. Si bien no se ha observado dimorfismo sexual en el número de hileras de dientes, en los machos maduros de *P. extenta*, los dientes se asemejaron a las espinas del lado dorsal del disco, concordando así con la hipótesis de que las distintas formas dentarias podrían ser de mayor importancia en el comportamiento reproductivo. Otras variables, en este caso morfométricas (Tabla 2B), también presentaron dimorfismo sexual, siendo estos hechos aún de difícil interpretación.

Los elasmobranquios presentan un crecimiento lento (Beamish & McFarlane 1985) y las rayas no son una excepción; esta característica, al combinarse con estrategias reproductivas que producen pocos juveniles bien desarrollados, debe ser considerada al evaluar el impacto potencial que el descarte puede llegar a tener en las poblaciones locales de rayas (Walmsley–Hart et al. 1999). Por otra parte, Walker & Heessen (1996), encontraron una relación entre el aumento en la densidad de la especie no comercial *Amblyraja radiata* (Donovan) 1807, entre 1970 y 1999, y la virtual desaparición de la especie comercial *Raja clavata* Linn 1758, desde 1958. Tomando en cuenta estos antecedentes, concluimos que se debe profundizar el estudio del conjunto de rayas presentes en la zona para poder evaluar el modo en que la pesca comercial de algunas especies de rayas actúa sobre las especies descartadas. En particular, es necesario elucidar el ciclo reproductivo y la fecundidad relativa, que en el caso de *P. extenta* podría no ser estacional y por lo tanto continua a lo largo del año. De esta manera, esta especie estaría afectada en menor medida por la pesquería que otras especies de condriictios en los que la tasa de fecundidad es baja y estacional.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a L. Tamini, y a A.J. Alarcos por el apoyo en el trabajo de campo. A patronos y tripulaciones de los B/P Angela, B/P Angel Antonio, B/P Assunta, B/P Dele dele, B/P Eusonia, B/P

Felicitas, B/P Jesús de Nazareth, B/P La Cruz del Sud y B/P La Cruz del Sur. R. Bruno, J. Renaudo y personal de Pescadería Santa Cecilia. A Prefectura Naval Argentina, destacamento Puerto Quequén. A G. Pastorino por el trabajo fotográfico. A R.C. Menni por la revisión crítica y enriquecedores comentarios del manuscrito. Este trabajo se realizó en el marco del subsidio otorgado a L. Cappozzo por la Fundación Antorchas (Proyecto A–13672/1-3).

LITERATURA CITADA

- BASS AJ (1973) Analysis and description of variation in the proportional dimensions of scyliorhinid, carcharhinid and sphyrid sharks. South African Association for Marine Biological Research, Oceanographic Research Institute, Investigational Report No. 32. 28 pp.
- BASS AJ, JD D'AUBREY & N KISTNASAMY (1973) Sharks of the east coast of southern Africa. I. The genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). Investigational Report of Oceanographic Research Institute (Durban) 33: 1-168.
- BASS AJ, JD D'AUBREY & N KISTNASAMY (1975a) Sharks of the east coast of southern Africa. II. The families Scyliorhinidae and Pseudotriakidae. Investigational Report of Oceanographic Research Institute (Durban) 37: 1-63.
- BASS AJ, JD D'AUBREY & N KISTNASAMY (1975b) Sharks of the east coast of southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*). Investigational Report of Oceanographic Research Institute (Durban) 38: 1-100.
- BEAMISH RJ & GA MCFARLANE (1985) Annulus development on the second dorsal spine of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and its validity for age determination. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 42: 1799-1805.
- BREDER CM & DE ROSEN (1966) Modes of reproduction in fishes. Natural History Press, Garden City, New York. 941 pp.
- CARVALHO MR DE & JL DE FIGUEIREDO (1994) *Psammobatis extenta* (Garman, 1913): a senior synonym of *Psammobatis glandsdissimilis* McEachran, 1983 (Chondrichthyes, Rajidae). Copeia 1994: 1029-1033.
- CLARK E & K VON SCHMIDT (1965) Sharks of the Central Gulf Coast of Florida. Bulletin of Marine Science 15: 13-83.
- COUSSEAU MB, DE FIGUEROA & JM DÍAS DE ASTARLOA (2000) Clave de identificación de las rayas del litoral marítimo de Argentina y Uruguay (Chondrichthyes, Familia Rajidae). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina. 35 pp.
- DÍAZ DE ASTARLOA JM, A AUBONE & MB COSSEAU (1999) Asociaciones ícticas de la plataforma costera de Uruguay y norte de Argentina, y su relación con los parámetros ambientales. Physis (Argentina)A 57: 29-45.

- FEDUCCIA A & BH SLAUGHTER (1974) Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. *Evolution* 28: 164-168.
- GARMAN SW (1913) The Plagiostomia (sharks, skates and rays). *Memoirs of Harvard Museum of Comparative Zoologie* 36: 1-528.
- LAMILLA JG, G PEQUEÑO & H FIGUEROA (1984) Aspectos biológicos de *Psammobatis lima*, Poepig, 1835, en el litoral de Valdivia, Chile (Elasmobranchii, Rajidae). *Revista de la Comisión Permanente del Pacífico Sur* 14: 183-209.
- LEIBLE MD (1988) Revisión de métodos para estudios taxonómicos de rayas (Rajiformes, Rajidae). *Gayana Zoología (Chile)* 52: 15-93.
- MCEACHRAN JD (1976) Reply to: "Sexual dimorphism in skates (Rajidae)". *Evolution* 31: 218-220.
- MCEACHRAN JD (1983) Results of the research cruises of FRV "Walther Herwig" to South America. LXI. Revision of the South American skate genus *Psammobatis* Günther, 1870. (Elasmobranchii: Rajiformes, Rajidae). *Archiv für Fischeriwissenschaft Bundesforschungsanstalt für Fischerie* 34: 23-80.
- MCEACHRAN JD & JA MUSICK (1973) Characters for distinguishing between immature Specimens of the sibling species, *Raja erinacea* and *Raja ocellata* (Pisces: Rajidae). *Copeia* 1973: 238-250.
- MENNI RC (1972) *Raja (Atlantoraja)* subgen. nov. y lista crítica de los Rajidae argentinos (Chondrichthyes, Rajiformes). *Revista del Museo de La Plata (nueva serie), Zoología* 11: 165-173.
- MENNI RC & MFW STEHMANN (2000) Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie)* 2: 69-109.
- NORMAN JR (1937) Coast fishes, Part. II. The Patagonian region. *Discovery Reports* 16: 1-150.
- PRATT HL (1988) Elasmobranch gonad structure: a description and survey. *Copeia* 1988: 719-729.
- SMITH JW & JV MERRINER (1987) Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus* in Chesapeake Bay. *Estuaries* 10: 153-164.
- SOARES L SH, CL ROSSI-WONGTSCHOWSKI, LMC ALVARES, E MUTO & ML GASALLA (1992) Grupos tróficos de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil. I. Chondrichthyes. *Boletim Instituto Oceanografico de São Paulo* 40: 79-85.
- SPRINGER VG (1964) A revision of the carcharinid shark genera *Scoliodon*, *Loxodon* and *Rhizoprionodon*. *Proceedings of the United States National Museum* 115: 559-632.
- STEHMANN M (1970) Vergleichend morphologische und anatomische untersuchungen zur Neuordnung der Systematik der nordostatlantischen Rajidae (Chondrichthyes, Batoidei). *Archiv für Fischeriwissenschaft Bundesforschungsanstalt für Fischerie* 21: 73-164.
- TAMINI LL (2001) Estudio del descarte en la pesca de arrastre de fondo en el área de Puerto Quequén, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 63 pp.
- WALKER PA & HJL HEESSEN (1996) Long-term changes in ray populations in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 53: 1085-1093.
- WALKER TI (1998) Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Marine and Freshwater Research* 49: 553-572.
- WALMSLEY-HART SA, WHH SAUER & CD BUXTON (1999) The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 21: 165-179.
- ZEINER SJ & P WOLF (1993) Growth characteristics and estimates of age at maturity of two species of skates (*Raja binoculata* and *Raja rhina*) from Monterey Bay, California. *Conservation Biology of Elasmobranchs*: 87-99. NOAA Technical Report NMFS 115.

Editor Asociado: B. Dyer

Recibido el 23 de marzo de 2001; aceptado el 9 de octubre de 2001