



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL TIBURÓN
ANGELITO *Squatina californica* (AYRES, 1859) EN
EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA,
MÉXICO

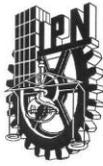
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA:

ANDRÉS FERNANDO ROMERO CAICEDO

LA PAZ, B. C. S., JUNIO DE 2013



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 08 del mes de Mayo del 2013 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL TIBURÓN ANGELITO *Squatina californica*
(AYRES, 1859) EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

ROMERO

Apellido paterno

CAICEDO

materno

ANDRÉS FERNANDO

nombre(s)

Con registro:

B	1	1	0	4	0	9
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

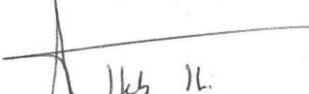
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis



DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis



DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA
2º. Director de Tesis



DRA. ROSA ISABEL OCHOA BÁEZ



M.C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE



DRA. MARIBEL CARRERA FERNÁNDEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 28 del mes Mayo del año 2013
el (la) que suscribe BM. ANDRÉS FERNANDO ROMERO CAICEDO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro B110409 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA Y DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL TIBURÓN ANGELITO *Squatina californica*
(AYRES, 1859) EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: andfer.rc@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - aherrera@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. ANDRÉS FERNANDO ROMERO CAICEDO

nombre y firma

... a Peggy
... a mi madre

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Felipe Galván Magaña por la oportunidad de trabajar en su equipo, por todo el apoyo durante esta etapa, por su acertado asesoramiento y dirección en este trabajo y ¡por ser un excelente amigo!.

A CONACyT y al programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por las becas otorgadas para realizar mis estudios.

Al Dr. Agustín Hernández Herrera por formar parte en este trabajo y por sus comentarios que sirvieron para mejorarlo.

A Maribel Carrera Fernández por todo el tiempo y apoyo que me brindó desde que empecé en esto y por sus valiosos comentarios para mejorar este trabajo.

A la Dra. Rosa Isabel Ochoa Báez, M. C. Marcial Villalejo Fuertes y Dr. Marcial Arellano Martínez que como parte del comité evaluador dieron oportunas sugerencias.

A Luis Vicente González Ania por su tiempo y explicaciones en una parte importante de los análisis de este trabajo.

A Raúl (gracias por la ayuda con R), Taty, Ana, Fabián, Margarita, Carlos¹, Angie, Norberto, Paty, Marcia, Tony, Carlos² por su amistad y los buenos ratos. A todos con quienes compartí un aula de clases y seminarios en CICIMAR.

A Humberto Ceseña y César Casas por su ayuda y paciencia con cada trámite antes y durante la maestría.

A los pescadores de “El Portugués” es especial a Don Alejandro por su disposición y ayuda durante los muestreos.

A mis padres por todo su inmenso apoyo cuando estoy lejos.

A Peggy por todo lo que representas, que me hace pensar en el infinito.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS.....	III
LISTA DE TABLAS.....	III
GLOSARIO.....	IV
RESUMEN.....	VI
ABSTRACT	VII
1. INTRODUCCION.....	1
2. ANTECEDENTES	4
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	6
4. HIPÓTESIS	7
5. OBJETIVOS	8
5.1. Objetivo General	8
5.2. Objetivos específicos	8
6. METODOLOGÍA.....	9
6.1. Área de estudio	9
6.2. Trabajo de campo	11
6.3. Trabajo de laboratorio y análisis histológico.....	11
6.4. Análisis de datos	12
7. RESULTADOS	14
7.1. Distribución temporal y composición de tallas.....	14
7.2. Proporción de sexos.....	16
7.3. Madurez sexual.....	18
7.3.1. Escalas de madurez en los machos.....	18
7.3.2. Escalas de madurez en hembras.....	21
7.4. Análisis histológico	23
7.4.1. Espermatogénesis y epidídimo	23
7.4.2. Glándula oviducal.....	27
7.5. Talla media de madurez.....	30
7.6. Fecundidad.....	31
7.7. Ciclo reproductivo.....	32

8. DISCUSIÓN.....	33
8.1. Distribución temporal y composición de tallas.....	33
8.2. Proporción de sexos.....	34
8.3. Madurez sexual.....	35
8.4. Talla media de madurez.....	38
8.5. Análisis Histológico.....	40
8.6. Fecundidad.....	41
8.7. Ciclo reproductivo.....	42
9. CONCLUSIONES.....	44
10. RECOMENDACIONES.....	45
11. BIBLIOGRAFÍA.....	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio	10
Figura 2. Distribución temporal del tiburón angelito durante el periodo de muestreo	15
Figura 3. Composición de tallas para hembras y machos de tiburón angelito.....	16
Figura 4. Proporción de sexos del tiburón angelito por año.....	17
Figura 5. Proporción de sexos por mes del tiburón angelito.....	18
Figura 6. Relación entre el largo del gonopterigio y la longitud total	19
Figura 7. Relación entre el largo del testículo y la longitud total.....	20
Figura 8. Relación entre el ancho del testículo y la longitud total	21
Figura 9. Relación entre ancho de la glándula oviducal y la longitud total	22
Figura 10. Relación entre diámetro de los oocitos y la longitud total.....	23
Figura 11. Desarrollo de los folículos seminíferos en un macho inmaduro.	25
Figura 12. Folículos seminíferos en un macho maduro.....	26
Figura 13. Conductos del epidídimo de un individuo maduro.....	27
Figura 14. Estructura de la glándula oviducal.....	28
Figura 15. Prolongaciones papilares primarias y secundarias y túbulos de secreción en la zona “Baffle”	29
Figura 16. Curva de madurez en machos del tiburón angelito <i>S. californica</i> que muestra la L_{50} y su intervalo de confianza al 95%.....	30
Figura 17. Curva de madurez en hembras del tiburón angelito <i>S. californica</i> que muestra la L_{50} y su intervalo de confianza al 95%.....	31

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de organismos registrados por localidad.....	14
Tabla 2. Longitud materna y proporción sexual en embriones de <i>Squatina californica</i>	32

GLOSARIO

Ciclo reproductivo: Define la frecuencia en la cual una especie se reproduce; consiste en dos periodos, la vitelogénesis y la gestación (Castro, 2009).

Espermatocito: Es la célula germinal masculina que se encuentra en proceso de maduración (Lender *et al.*, 1982).

Espermatogénesis: Proliferación de células germinales masculinas a partir de la división mitótica de las espermatogonias y posteriores divisiones meióticas (Naghama, 1983).

Espermatogonia: Es la célula germinal masculina en su estado diploide que se encuentra en multiplicación activa por mitosis en la zona germinativa de los testículos (Lender *et al.*, 1982).

Fecundidad: Es la capacidad reproductiva de un organismo. Se basa en la tasa de producción de huevos en especies ovíparas y el número de embriones en los úteros de especies vivíparas (Dood, 1983).

Glándula oviducal: Región especializada del oviducto de los elasmobranquios que produce los diferentes tipos de cubiertas que rodea los huevos ovulados y fertilizados. (Hamlett *et al.*, 1998).

Gonopterigios: Órganos copuladores del macho, que son modificaciones de los bordes internos de las aletas pélvicas, son característicos de los elasmobranquios (Álvarez del Villar, 1978).

Ovario externo: Se caracteriza porque tiene los oocitos expuestos sobre el estroma (Pratt, 1988).

Oviparidad: Desarrollo embrionario realiza fuera del cuerpo de la madre. El embrión se alimenta solamente del vitelo presente en su cápsula (Pratt y Castro,1990).

Rifiodon: Parte posterior de los gonopterigios de los machos, formada por placas de cartílago que sirven como anclaje a la cloaca de la hembra durante la cópula.

Tinción: Es la utilización de sustancias que en histología se llaman colorantes para lograr el contraste suficiente entre los distintos componentes de la célula y los tejidos y poder diferenciarlos con el microscopio (Ham y Cormack, 1986).

Vitelogénesis: Periodo de crecimiento del oocito durante el cual las proteínas de origen extraovárico son acumuladas en el oocito (Tyler y Sumpter, 1996).

Viviparidad aplacentaria: El desarrollo embrionario se realiza dentro del cuerpo de la madre. El embrión se alimenta de vitelo del oocito y también puede recibir alimento por parte de la madre, sin que exista una conexión directa con ella (Wourms, 1977).

Viviparidad placentaria: El desarrollo embrionario se realiza en el cuerpo de la madre y existe una conexión entre el embrión y la madre a través de una pseudoplacenta por la cual le transmite alimento y a su vez el embrión expulsa sus desechos metabólicos (Wourms 1977).

RESUMEN

El tiburón angelito *Squatina californica* es un recurso marino importante capturado en varios campos pesqueros del Golfo de California y de la costa occidental de Baja California; sin embargo se desconocen los parámetros reproductivos necesarios para el manejo pesquero de esta especie. El objetivo de este trabajo fue estudiar la biología reproductiva del tiburón angelito en la Bahía de la Paz, a partir de muestreos realizados en El Pardito, El Portugués y El Sauzoso durante dos periodos: del 2000 al 2002 y durante 2012. Se identificó el sexo y se registró la longitud total (LT) de cada organismo y la madurez sexual se estableció mediante la condición y morfología del aparato reproductor. Se registraron 420 tiburones (247 hembras y 173 machos) con las capturas más altas durante los meses de otoño – invierno. La composición de tallas mostró que las hembras alcanzan longitudes mayores ($D = 0.155$; $p = 0.014$) con un intervalo entre 43 a 99 cm de LT, mientras que en los machos estuvo entre 33 a 95 cm de LT. Las hembras dominaron sobre los machos con una proporción de 1.43H: 1M ($\chi^2 = 13.04$, $p=0.0003$), indicando una posible segregación. En la madurez sexual se observó que los machos presentaron los gonopterigios calcificados a partir de los 72 cm de LT y que la talla de madurez ocurre a los 75.6 cm de LT, mientras que en las hembras maduras los oocitos alcanzaron 4.7 cm de diámetro y la talla de madurez estimada alcanzó 77.7 cm LT. El análisis histológico mostró que los machos presentan testículos con desarrollo de tipo diamétrico, encontrándose esperma en el epidídimo de los machos maduros. No se observó almacén de esperma en las glándulas oviducuales de las hembras analizadas. En las hembras se encontraron embriones a partir de 81 cm de LT en las cuales los oocitos vitelogénicos no sobrepasan 1.9 cm de diámetro, lo cual indica la imposibilidad de la ovulación después de la expulsión de las crías. La fecundidad máxima observada fue de 10 embriones. Los resultados sugieren la posibilidad de un ciclo reproductivo bienal para esta especie.

ABSTRACT

The Angel shark *Squatina californica* is an important fishery resource captured in many fishing camps in the Gulf of California and the west coast of Baja California; however reproductive parameters useful for management are unknown. The purpose of this work was to study the reproductive biology of the angel shark in La Paz Bay with samples taken in El Pardito, El Portugués y El Sauzoso during two periods: from 2000 to 2002 and during 2012. The sex and total length (TL) was recorded for each specimen and sexual maturity was established based on condition and morphology of the reproductive tract. A number of 420 sharks (247 females and 173 males) were recorded being more abundant during autumn and winter. The size composition showed that the females had a larger size ($D = 0.155$; $p = 0.014$) with an interval between 43 to 99 cm TL while in males were between 33 to 95 cm TL. The sex ratio was dominated by the females in a proportion of 1.43F: 1M ($\chi^2 = 13.04$, $p=0.0003$) which indicate a possible segregation. The males presented calcified claspers at 72 cm TL, so the median size at maturity is 75.6 cm TL, while in mature females the oocytes reach 4.7 cm in diameter and the size at maturity occurs at 77.7 cm TL. The histological analysis showed that males have diametric testes, and the mature males showed sperm in the epididymis. We did not find sperm storage in the oviducal glands of the females analyzed. Embryos were found in females from 81 cm TL in which the development of oocytes were not larger than 1.9 cm in diameter which indicate the impossibility of ovulation after expulsion of offspring. The maximum fecundity observed was 10 embryos. The results of this investigation suggest the possibility of a biennial reproductive cycle for this specie.

1. INTRODUCCION

Los condriictios (tiburones, rayas y quimeras) poseen una gran variedad de estilos de vida y entre sus características más distintivas se destacan su lento crecimiento, madurez tardía, prolongada gestación, alta longevidad y baja fecundidad. Todas estas características reflejan un escaso potencial reproductivo (Hoenig y Gruber, 1990; Walker, 1992). Estas características son afectadas por variables ambientales como el riesgo de predación, la disponibilidad de alimento, la competencia y las condiciones del hábitat (García *et al.*, 2008).

La interacción de estas variables modelan la estructura de la población y determinan una serie de compensaciones (trade-off) entre reproducción actual y supervivencia, reproducción actual y futura, número y tamaño de los embriones (Stearns, 1992; Harshman y Zera, 2006); además está asociada a características anatómicas, fisiológicas y de comportamiento diferentes entre las especies (Lucifora, 2003).

Además de diferencias interespecíficas en los peces cartilaginosos de amplia distribución geográfica es factible encontrar diferencias intraespecíficas en los parámetros de historia de vida (talla de nacimiento, talla máxima, edad de madurez sexual, longevidad, fecundidad, talla de primera madurez sexual, entre otros), asociadas a las condiciones ambientales presentes a diferentes latitudes (Taniuchi *et al.*, 1993; Carlson y Parsons, 1997; Lombardi-Carlson *et al.*, 2003)

Varias especializaciones reproductivas se encuentran en los elasmobranquios, lo cual les ha permitido tener éxito como grupo, todos tienen fertilización interna y sus crías nacen completamente desarrolladas. La fecundidad generalmente esta entre 1 ó 2 crías por año hasta 300 como en el caso del tiburón ballena (Pratt y Castro, 1990; Conrath, 2004). Las estrategias reproductivas de los elasmobranquios incluyen a los ovíparos, vivíparos aplacentarios y vivíparos placentarios (Wourms, 1977).

El tiburón angelito pertenece al Orden Squatiniformes que se caracterizan por poseer un cuerpo fuertemente deprimido de aspecto rajiforme, aletas pectorales grandes, con lóbulos anteriores triangulares, además no poseen aleta anal. Este grupo está conformado por un género único, *Squatina*, que incluye aproximadamente 20 especies (Compagno *et al.*, 2005). Los embriones son retenidos en los úteros y se alimentan de las reservas vitelares hasta su nacimiento, sin recibir aportes extra de la madre durante la gestación (Hamlett *et al.*, 1992; Capapé *et al.*, 2002). Cuando los embriones están próximos a su nacimiento, en el ovario ya se distingue la camada de oocitos que madurará en el ciclo siguiente (Cousseau, 1973; Sunyé y Vooren, 1997).

Squatina californica habita fondos arenosos y lodosos, de aguas templadas frías a cálidas, común en zonas litorales y costeras de la plataforma continental, entre 3 y 46 m de profundidad en California y hasta 183 m en el Golfo de California, incluso se ha llegado a observar que alcanza los 205 m de profundidad frente a Centro-América (Compagno *et al.*, 1995).

Se alimenta principalmente de peces (corvinas, lenguados) y calamares, utilizando un ataque sorpresivo para capturar a sus presas, el cual consiste en mantenerse escondido en los fondos arenosos, interceptando a sus presas cuando pasan cerca (Fischer *et al.*, 1995; Fouts y Nelson, 1999). En el Golfo de California se captura con redes agalleras entre los meses de diciembre a marzo y su carne es comercializada como cazón para consumo humano con una producción entre 13 y 26 toneladas (Alonso, 1998).

Debido a que la reproducción, crecimiento y la edad difiere entre las especies y entre las poblaciones, son necesarios estudios detallados para evaluar la respuesta y vulnerabilidad a la presión de pesca (Mejía-Falla *et al.*, 2012). Además parámetros importantes como el ciclo reproductivo, variaciones en la fecundidad, la talla de madurez tienen influencia en la dinámica poblacional.

Al igual que otros tiburones bentónicos, los tiburones ángel tienden a tener una baja capacidad de dispersión (Standora y Nelson, 1977) lo cual resulta en individuos de áreas cercanas que casi no se mezclan (Gaida, 1997), con lo cual es posible encontrar diferencias en la historia de vida dentro de estas especies, incluso a escalas geográficas pequeñas (Colonello *et al.*, 2007).

2. ANTECEDENTES

Existen varios aspectos ecológicos que han sido estudiados en especies del género *Squatina* en otras regiones, incluyendo hábitos alimentarios y biología reproductiva. Para *S. oculata* y *S. squatina* (Capapé *et al.*, 1990; Capapé *et al.*, 2002) observó que la vitelogénesis se detiene al inicio de la gestación y se reanuda a la mitad de la misma, lo cual podría ser, similar para el orden Squatiniformes.

En el sur de Brasil Sunyé y Vooren (1997) describieron para *S. guggenheim* y *S. occulta* que la gestación tiene dos etapas: los primeros cuatro meses en el útero y los siguientes seis en la cloaca. Awruch (2000) propone para *S. guggenheim* en el sur de Argentina un ciclo reproductivo bienal y un periodo de gestación de al menos un año, mientras que Colonello *et al.* (2007) para la misma especie mostraron diferencias en la talla de madurez de las hembras en dos zonas geográficas de Sudamérica, además que poseen un ciclo reproductivo de tres años.

Respecto a *S. californica* hay estudios de marcado y comportamiento que se han realizado en aguas cercanas a la Isla Catalina, California, donde se observó que la actividad del tiburón angelito se incrementa durante la noche, mostrando migraciones verticales que le permiten pasar por la termoclina y que pueden migrar de los 27 a los 100 m de profundidad (Standora y Nelson, 1977; Fouts y Nelson, 1999).

Squatina californica ha sido descrito como un depredador bentónico, de acuerdo con los estudios realizados en California, se alimenta principalmente de peces, algunos crustáceos y cefalópodos (Pittenger, 1984); mientras que en el Golfo de California, Escobar-Sánchez (2004) determinó el espectro trófico de este tiburón, encontrando que se alimenta principalmente de peces (*Decapterus macrosoma*, *Porichthys analis*, *Synodus evermanni* y *Myripristis leiognathus*), así como del crustáceo *Sicyonia penicillata*.

Villavicencio-Garayzar (1996) observó diferencias poblacionales entre los organismos del Océano Pacífico y los del Golfo de California, sugiriendo la existencia de dos poblaciones norteñas del tiburón angelito. Esta información fue corroborada por Ramírez (2009), quien realizó el análisis genético comparativo entre las poblaciones de la costa occidental de Baja California y la del Golfo de California, encontrando una heterogeneidad génica.

Natanson y Cailliet (1990), observaron que las bandas de crecimiento en las vértebras del tiburón angelito no se depositan anualmente pero están relacionadas con el crecimiento somático. Además *Squatina californica* ha sido la única especie de este género en la cual se han llevado a cabo estudios demográficos (Cailliet *et al.*, 1992) estimándose una longevidad de 35 años y que al incluir estimaciones razonables de mortalidad por pesca varios parámetros de crecimiento poblacional se ven reducidos, lo cual, por sus características biológicas, lo hacen vulnerable a la explotación pesquera.

En cuanto a la biología reproductiva de esta especie, destacan los estudios realizados por Natanson y Cailliet (1986), quienes registraron una talla de madurez sexual que empieza entre 90 y 100 cm en ambos sexos. La fecundidad de acuerdo al número de huevos y embriones esta en un intervalo de 1 a 11 con un periodo de gestación estimado en 10 meses; mientras que Zayas (1998), reporta para el Golfo de California una talla de madurez a los 78 cm de longitud para hembras y machos, con un número de crías entre 1 y 7 y estimó un ciclo reproductivo anual.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Se han realizado pocos estudios sobre la biología del tiburón angelito, estos han aportado información valiosa, principalmente sobre sus hábitos alimenticios y su comportamiento. Asimismo se conocen aspectos de su reproducción principalmente para el norte de su distribución, no obstante se mantiene la necesidad de generar nueva información sobre los aspectos reproductivos de esta especie, aún más cuando se han establecido diferencias genéticas entre la población que habita en el Golfo de California y la del Océano Pacífico Oriental.

Además se debe destacar que el tiburón angelito representa un recurso pesquero importante en varios campos pesqueros del Golfo de California, por lo que la estimación de los parámetros reproductivos de la especie debe resultar una herramienta útil para recomendar medidas de manejo de la pesquería de este recurso.

4. HIPÓTESIS

Con base en las diferencias genéticas y reproductivas establecidas en *Squatina californica* se plantea que en el suroeste del Golfo de California existen diferencias en los parámetros reproductivos como talla de madurez, fecundidad y ciclo reproductivo con respecto a otras zonas geográficas del Océano Pacífico Oriental.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo General

Conocer la biología reproductiva del tiburón angelito en el suroeste del Golfo de California.

5.2. Objetivos específicos

- Conocer la distribución temporal y la composición de tallas
- Determinar la proporción de sexos.
- Establecer los estadios de madurez en hembras y machos.
- Describir la gametogénesis en los machos y la estructura de la glándula oviducal de las hembras.
- Determinar la fecundidad y el ciclo reproductivo.
- Estimar la talla de madurez L_{50} .

6. METODOLOGÍA

6.1. Área de estudio

Dentro de las características más notables del Golfo de California está la gran variabilidad en la temperatura superficial, un gran intervalo de mareas que se incrementan gradualmente en la entrada hasta la Isla Tiburón; sus zonas de surgencia a lo largo de su costa oriental en primavera e invierno y de la costa occidental en verano (Álvarez y Molina, 1984). Las capas superficiales del Golfo de California son estacionales en su circulación y en su estructura termohalina (temperatura superficial y salinidad, masas de agua, profundidad de la capa de mezcla) (Lavín y Marinone, 2003).

La Bahía de La Paz es un importante cuerpo de agua influenciado por el Golfo de California, sobre todo en su parte profunda. Procesos de mesoescala que ocurren en el sur del golfo determinan en gran medida las condiciones hidrográficas en la bahía (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). Los autores mencionados anteriormente observaron que entre 1995 y 2005 existió una variabilidad espacial y estacional de la temperatura y la salinidad en la bahía.

Las primaveras se caracterizan por una ausencia de la capa de mezcla y una termoclina escarpada, existiendo similitudes térmicas entre ellas, mientras que en los veranos la bahía fue dominada también por la ausencia de una capa de mezcla y la presencia de una termoclina desarrollada, siendo más intensa y somera en 1996, mientras que 1997 se registró un incremento anómalo de la temperatura y una mayor estratificación debido a los efectos de El Niño. La fuerte radiación solar propia de estas épocas y los vientos débiles del sur y sureste son los causantes de la ausencia de la capa de mezcla. En los otoños e inviernos persiste una capa de mezcla conspicua y ocurre el hundimiento de la termoclina y haloclina, condiciones que se generan por los vientos fuertes que soplan del noroeste y norte y que transportan aire seco y frío. (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008).

Por otra parte, estos autores no observaron un patrón definido en la variación de la salinidad ya que esta depende de las masas de agua presentes en la región. La presencia de la haloclina es causada por la mayor o menor ocurrencia de agua del

Golfo de California y una disminución en la salinidad en la capa superficial es generada por la incursión de agua Superficial Ecuatorial y agua Subsuperficial Subtropical. Además se ha observado que la estratificación en la bahía depende de las masas de agua presentes y no de las variaciones estacionales.

Las muestras recolectadas provienen de tres campos pesqueros ubicados en la Bahía de la Paz: El Pardito: $24^{\circ} 51' 42''$ N y $110^{\circ} 35' 22''$ W, El Portugués: $24^{\circ} 47' 38''$ N y $110^{\circ} 39' 39''$ W y El Sauzoso: $24^{\circ} 18' 26''$ N y $110^{\circ} 38' 17''$ W (Fig. 1).

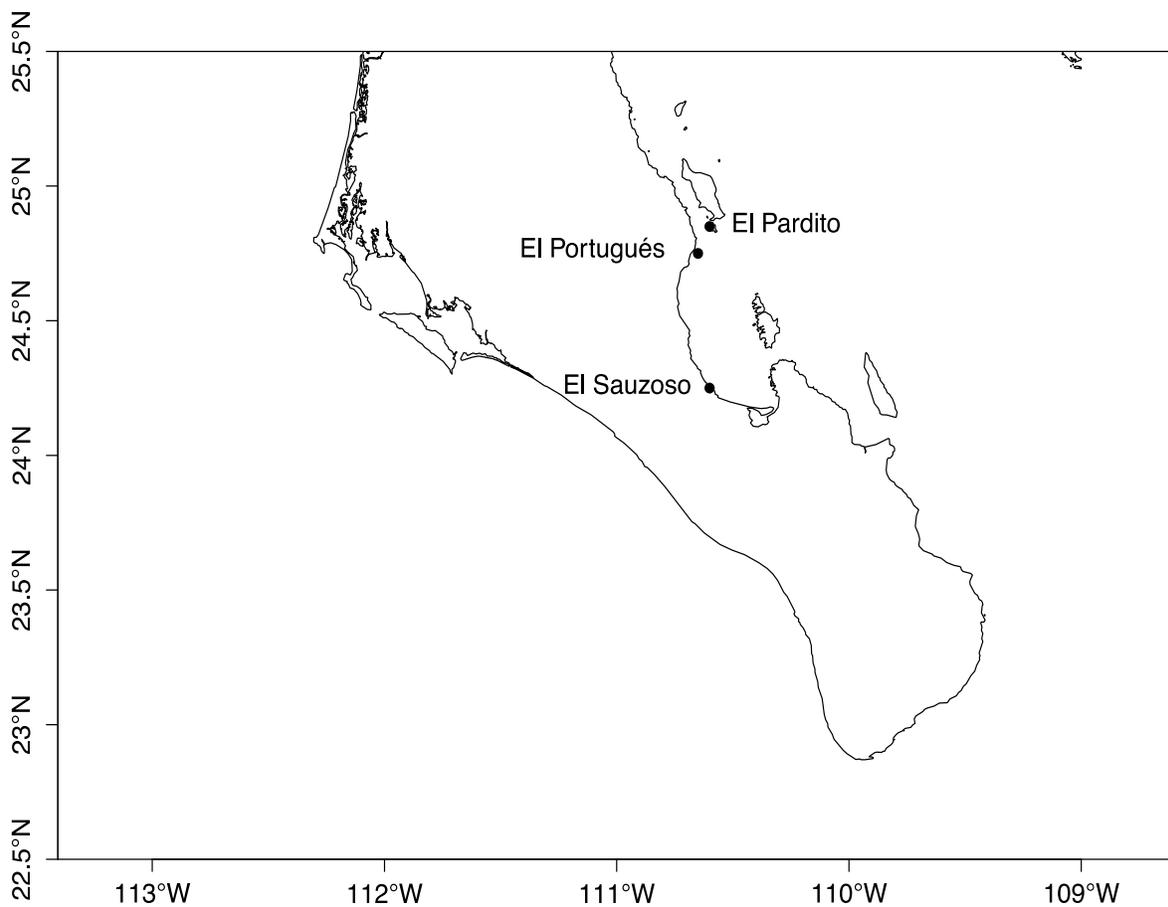


Figura 1. Área de estudio y ubicación de los campos pesqueros.

6.2. Trabajo de campo

La información disponible para esta investigación proviene de muestreos semanales o mensuales realizados en el periodo 2000 – 2002 y durante 2012. Los tiburones son capturados con redes agalleras de monofilamento y chinchorros con luz de malla de 8 a 12”, con una longitud de hasta 600 m y 4-5 m de altura y se colocan a una distancia entre 3 y 10 km de la costa.

Para cada organismo se registró la longitud total, se determinó el sexo diferenciándose los machos de las hembras por presentar en las aletas pélvicas los gonopterigios. En los machos se midió la longitud del gonopterigio y se registró su grado de calcificación, la rotación, la apertura del rifiodón y la presencia de semen.

El aparato reproductor de los individuos fue colocado en formol al 10% y llevado al laboratorio de ecología de peces del CICIMAR.

6.3. Trabajo de laboratorio y análisis histológico

El estado de madurez de los individuos fue determinado utilizando los criterios de Natanson y Cailliet (1986) y Capapé et al (1990) y mediante la condición y morfología de aparato reproductor y la medición de estructuras reproductivas. Todas las mediciones se realizaron con un calibrador vernier en cm. En el caso de las hembras, se registró el ancho de los úteros, el ancho de la glándula oviducal, el número y diámetro máximo de los oocitos y en aquellas hembras con huevos uterinos o embriones se contabilizó, se determinó el sexo y registró la longitud total; mientras que en los machos se midió el largo y ancho de los testículos.

Se realizaron cortes histológicos en la glándula oviducal de las hembras para describir su estructura y observar el posible almacén de esperma. Para describir la gametogénesis en los machos se realizaron cortes histológicos en la parte media de los testículos.

Para el análisis histológico se utilizó la técnica de inclusión en parafina. Las muestras fueron lavadas con agua corriente durante 6 a 8 horas, para eliminar el exceso de formol y urea y colocadas en alcohol al 70% durante dos o tres días. Posteriormente se realizó la deshidratación, la cual consiste en cambios sucesivos de alcohol a concentraciones crecientes en un procesador de tejidos e incluidas en Paraplast. Se realizaron cortes de 3 μ con un micrótomo tipo Minot y se colocaron en portaobjetos para realizar la tinción con diferentes técnicas. Las muestras se montaron con Citoseal y la lectura de las laminillas se hizo con un microscopio óptico a diferentes aumentos.

6.4. Análisis de datos

La distribución temporal se estableció, analizando el número de organismos capturados en los días de muestreo durante el periodo de estudio. Los datos de tallas fueron agrupados en tablas de frecuencias con intervalos de 10 cm para obtener la composición de tallas de la captura mediante histogramas de frecuencia para sexos combinados. Se realizó una prueba Kolmogorov-Smirnov para comparar la distribución de tallas entre los dos periodos de muestreo (2000 – 2002 y 2012) y entre sexos.

La proporción de sexos se obtuvo dividiendo el número de hembras entre el número de machos analizados bajo la hipótesis de que la proporción es 1:1 utilizando la prueba estadística χ^2 para establecer si existen diferencias significativas.

Se graficó la relación entre las estructuras reproductivas y la longitud total ya que esto muestra el inicio de la madurez sexual (Natanson y Cailliet 1986). En los machos se consideró la longitud del gonopterigio, el ancho y largo de los testículos, mientras que en las hembras se utilizó el ancho de la glándula oviducal y el diámetro máximo de los oocitos.

La fecundidad se determinó por medio del conteo de huevos o embriones en los oviductos de las hembras y el conteo de los oocitos más grandes en el ovario. El ciclo reproductivo se estableció con el crecimiento promedio mensual del diámetro de los oocitos y de los embriones.

La talla media de madurez (L_{50}) se estimó para las hembras y los machos ajustando un modelo de regresión logística a los datos binomiales de madurez (0, inmaduro; 1, maduro) (Mollet, *et al.*, 2000) La ecuación se ajustó usando máxima verosimilitud y es:

$$P = \frac{1}{1 + e^{a+(b*L)}}$$

Donde:

P = probabilidad de madurez

a y b = parámetros del modelo

L = longitud total

Los gráficos y los análisis estadísticos se realizaron por medio del lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2011).

7. RESULTADOS

7.1. Distribución temporal y composición de tallas

Se analizó la información de los tres campos pesqueros (El Pardito – El Portugues y el Sauzoso) en conjunto ya que en general los pescadores utilizan una misma zona de pesca, además que en el campo pesquero El Sauzoso se obtuvo un número de datos reducido. Se registraron datos de un total de 420 tiburones, 247 hembras y 173 machos (Tabla 1).

Tabla 1. Número de organismos registrados por localidad.

Localidad	Hembras	Machos	Total
El Pardito	76	75	151
El Portugues	166	87	253
El Sauzoso	5	11	16
	247	173	420

El tiburón “angelito” *Squatina californica* estuvo presente en las capturas principalmente en los meses de otoño-invierno, su mayor abundancia se encontró entre los meses de enero, febrero, septiembre y diciembre (Fig. 2). El número de hembras predominó sobre el número de machos en el invierno mientras para el mes de septiembre fue mayor el número de machos.

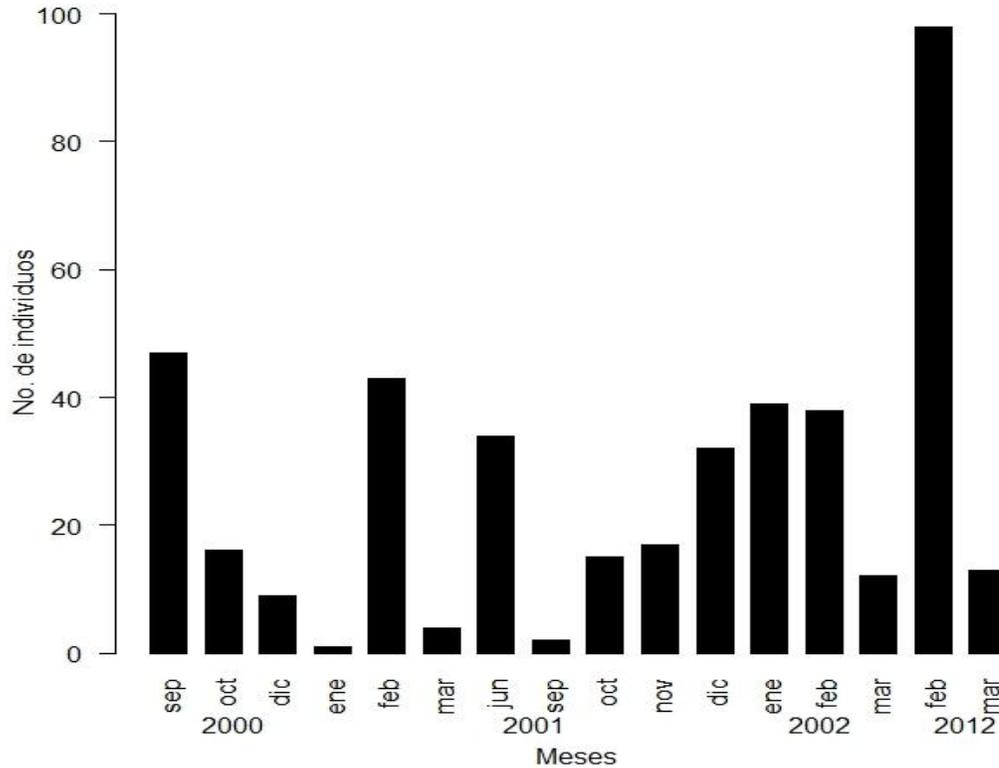


Figura 2. Distribución temporal del tiburón angelito durante el periodo de muestreo

El intervalo de tallas fue de 33 a 99 cm de longitud total (LT). Las tallas de los machos se encontraron entre los 33 a 95 cm de longitud total, mientras que en las hembras variaron entre los 43 a 99 cm de LT. El macho de menor tamaño fue capturado en febrero del 2002, mientras que la hembra más pequeña se observó en diciembre del 2001.

En general en la distribución de tallas se observó una presencia importante de organismos juveniles y adultos para ambos sexos, correspondiente a los intervalos entre 70 y 80 cm de LT. En el caso de los machos la moda estuvo en el intervalo de talla de los 70 cm, mientras que para las hembras la moda se encontró en el intervalo de los 80 cm. Las hembras predominaron en la mayoría de tallas y alcanzaron las tallas más grandes, siendo esta diferencia significativa (Fig. 3).

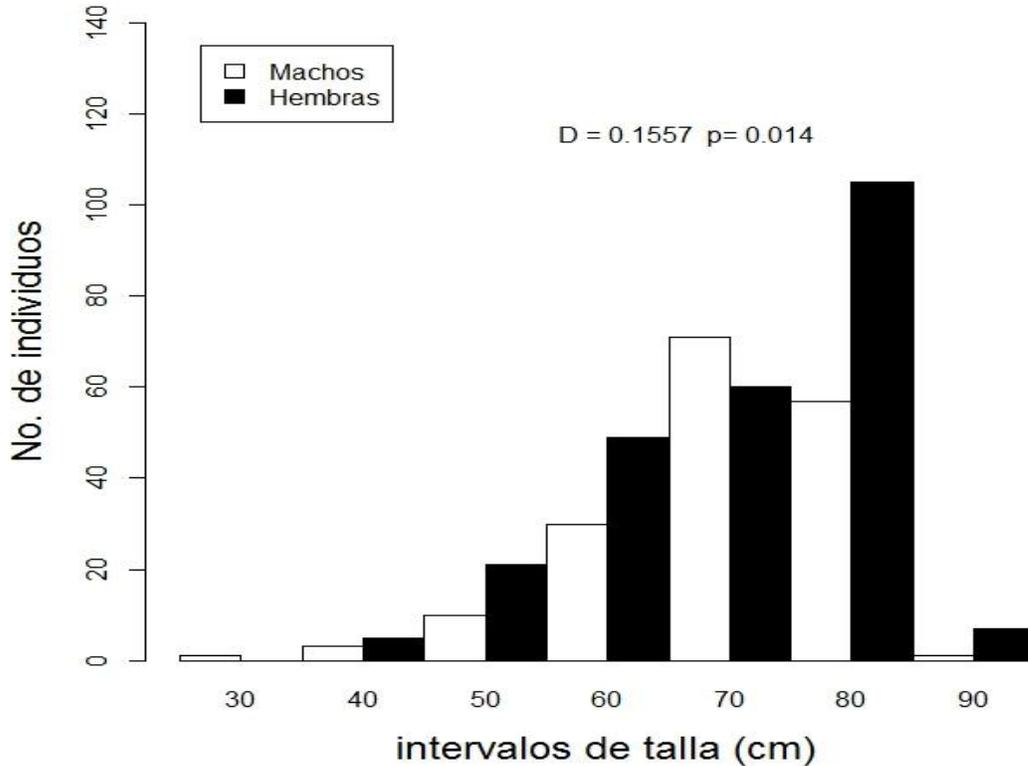


Figura 3. Composición de tallas para hembras y machos de tiburón angelito

7.2. Proporción de sexos

La proporción de sexos general mostró que las hembras fueron más abundantes que los machos con una proporción de 1.43H: 1M ($\chi^2 = 13.04$, $p=0.0003$); sin embargo esta diferencia no se observó en todos los meses de muestreo. Durante el año 2000 se encontró un número mayor de machos con una proporción de 1H: 1.48M sin ser significativa ($\chi^2 = 2.72$, $p=0.099$); durante el año 2001 esta situación se invirtió observándose más hembras que machos en una proporción 1.24H: 1M pero sin mostrar una diferencia significativa ($\chi^2 = 1.73$, $p=0.18$). En el año 2002 la diferencia fue más marcada en la proporción, ya que durante este periodo las hembras predominaron sobre los machos con una proporción de 5.4H: 1M mostrando diferencias significativas ($\chi^2 = 41.8$, $p < 0.001$). Durante 2012 las hembras fueron ligeramente más abundantes

que los machos con una proporción de 1.22H: 1M sin ser esta diferencia significativa ($\chi^2 = 1.09$, $p=0.29$) (Fig. 4).

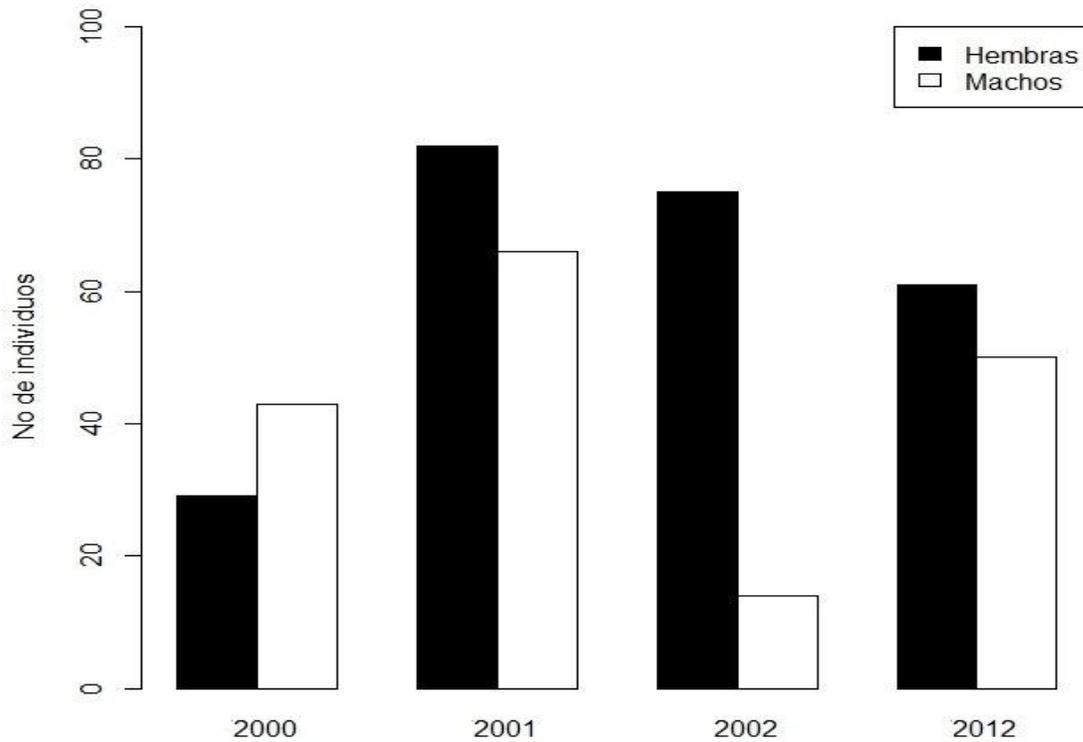


Figura 4. Proporción de sexos del tiburón angelito por año

Se integró la información de los meses de muestreo para explicar mejor una posible segregación de sexos observándose diferencias significativas durante enero, donde la proporción fue 5.6H: 1M ($\chi^2 = 19.6$, $p < 0.001$), en febrero fue de 1.45H: 1M ($\chi^2 = 6.08$, $p=0.01$) y también en junio encontrándose una proporción de 3.25H: 1M ($\chi^2 = 9.53$, $p=0.002$) (Fig. 5).

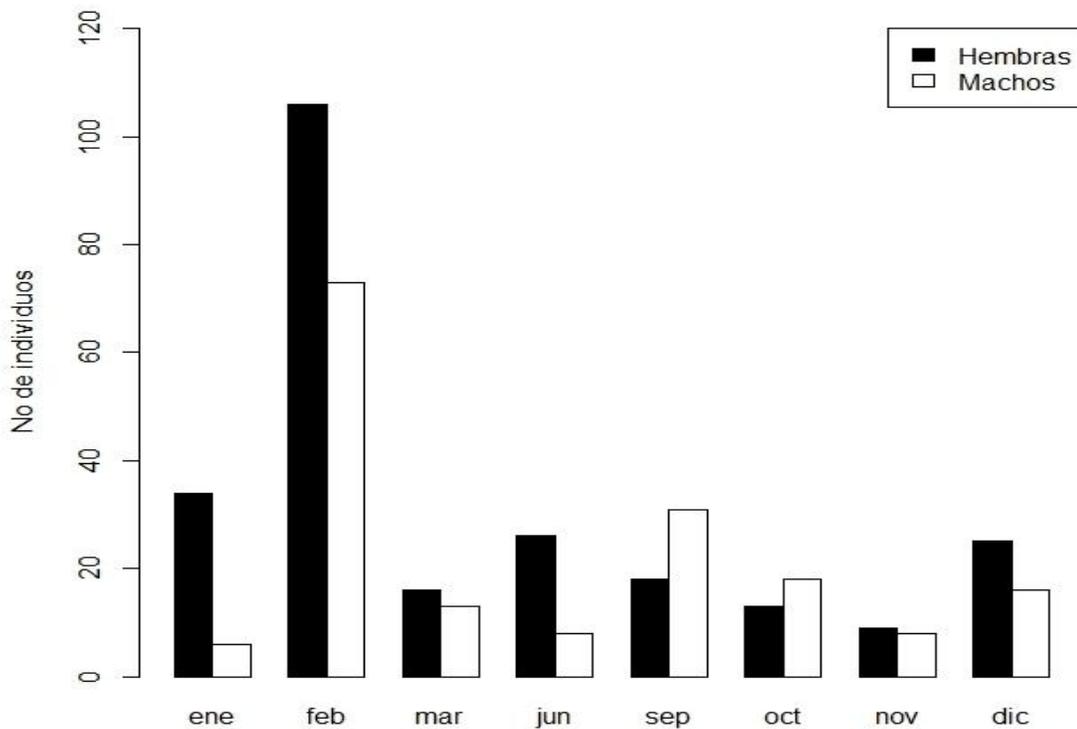


Figura 5. Proporción de sexos por mes del tiburón angelito

7.3. Madurez sexual

Las observaciones para establecer las escalas de madurez provienen de 163 organismos, 61 hembras 102 machos.

7.3.1. Escalas de madurez en los machos.

Machos inmaduros.

Presentan gonopterigios sin calcificar o en proceso de calcificación, los cuales no pueden rotar fácilmente hacia la parte anterior del cuerpo y el rifiodón no se abre, la longitud media de los gonopterigios en esta etapa es de 7.4 cm y se observó individuos que alcanzaron los 79 cm de LT con características de semicalcificación (Fig. 6). Los testículos son delgados y lisos aunque se puede apreciar la zona germinal, variando su largo entre 4.2 y 8 cm y su ancho entre 0.5 y 1.3 cm; el epidídimo no se diferencia claramente de los ductos deferentes y la vesícula seminal esta poco desarrollada.

Machos maduros.

En los machos maduros los gonopterigios están totalmente calcificados, rotan fácilmente y presentan apertura del rifiodón, encontrándose muchas veces esperma en la punta distal del gonopterigio, esto ocurre cuando estos apéndices superan los 10 cm de longitud, el macho adulto más pequeño presentó una LT de 72 cm. La longitud promedio de los gonopterigios en machos maduros es de 13 cm (Fig. 6).

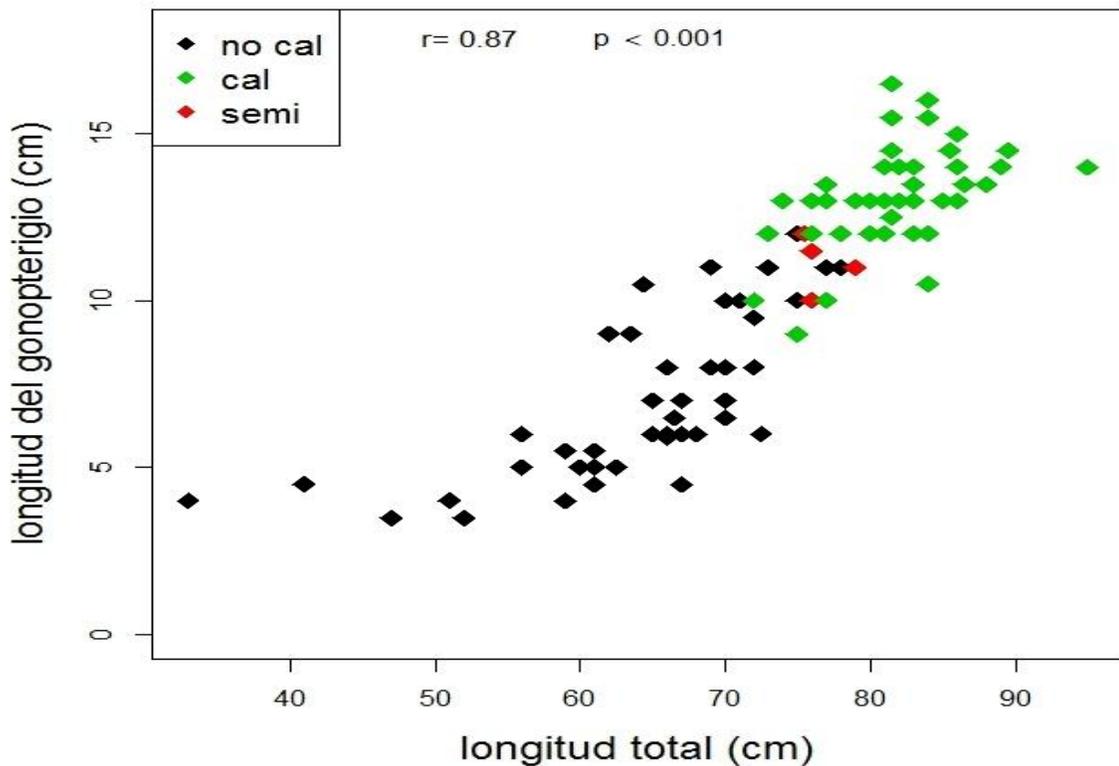


Figura 6. Relación entre el largo del gonopterigio y la longitud total. **no cal** = no calcificado, **cal** = calcificado, **semi** = semicalcificado.

Los testículos están desarrollados y presentan torsiones, con un largo entre 5.9 y 9.1 cm y ancho entre 0.5 y 1.8 cm (Figs. 7 y 8); se distingue la cabeza del epidídimo que tiene forma contorneada, los ductos deferentes se diferencian terminando en una vesícula seminal desarrollada.

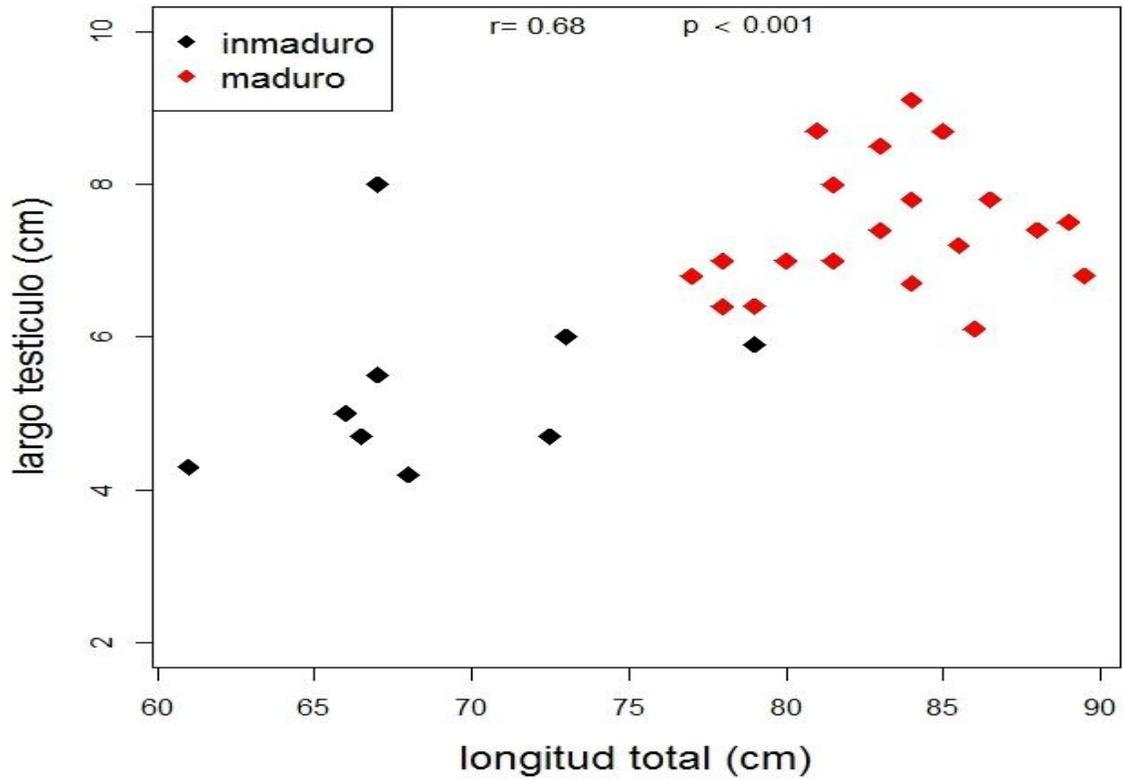


Figura 7. Relación entre el largo del testículo y la longitud total

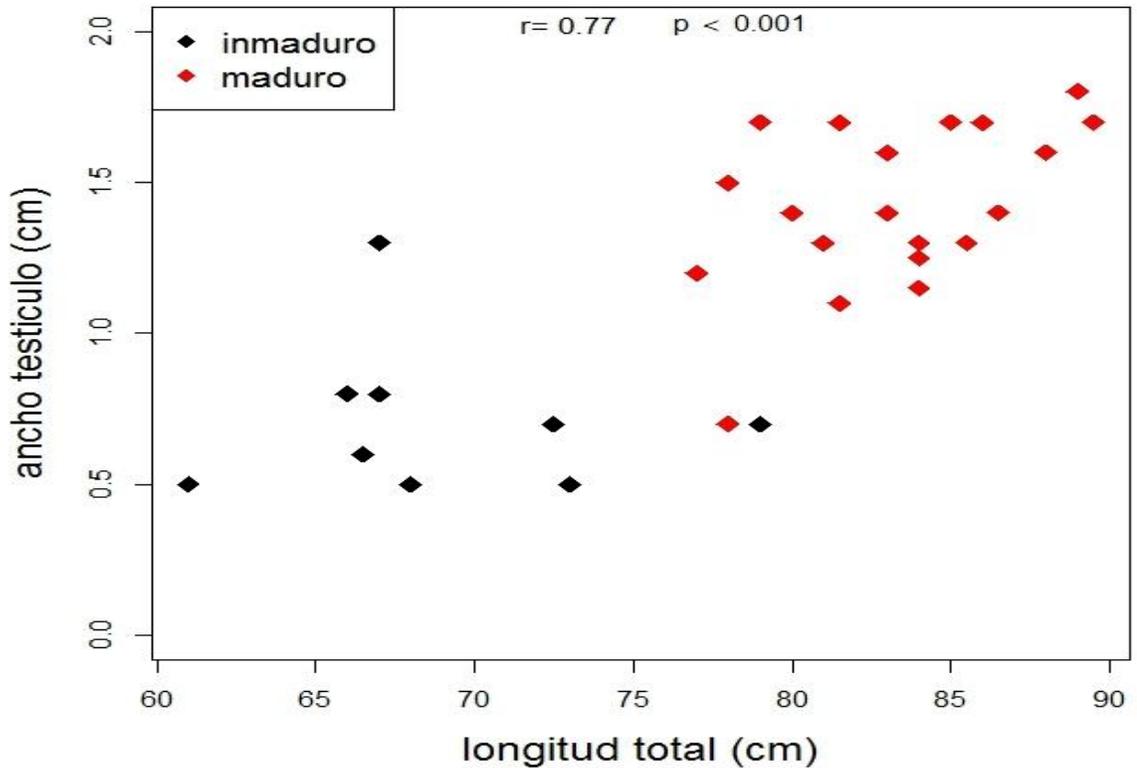


Figura 8. Relación entre el ancho del testículo y la longitud total

7.3.2. Escalas de madurez en hembras.

Hembras Inmaduras.

Las hembras se clasificaron como inmaduras cuando el ovario contenía oocitos translúcidos de tamaño microscópico o muy pequeño sin vitelo con un diámetro máximo de 6 mm, los úteros son estrechos y las glándulas oviducuales no se diferencian de los oviductos o están muy poco desarrolladas con un ancho máximo de 0.5 cm, la hembra inmadura más grande con estas características alcanzó los 78 cm de LT.

Hembras Maduras.

Solo el ovario izquierdo es funcional y el diámetro máximo de los oocitos (DMO) vitelogénicos está entre 1 y 4.7 cm, los úteros diferenciados y las glándulas oviducuales con un ancho entre 0.9 y 1.8 cm (Fig. 11). La hembra madura más pequeña se encontró a los 77 cm de LT. En estas hembras se ha observado un grupo en el que los oocitos

vitelogénicos no sobrepasan los 2.6 cm de diámetro considerados en proceso de vitelogénesis y otro grupo de hembras en el que los oocitos maduros próximos a la ovulación se encuentran entre 3.5 y 4.7 cm (Fig. 11).

Las hembras maduras con embriones además de tener huevos uterinos o embriones en los úteros y presentar desarrolladas las glándulas oviducal con un tamaño similar al de las hembras no grávidas pero poseen oocitos vitelogénicos que no rebasan los 1.9 cm de diámetro (Fig. 12). La hembra grávida más pequeña midió 81 cm de LT.

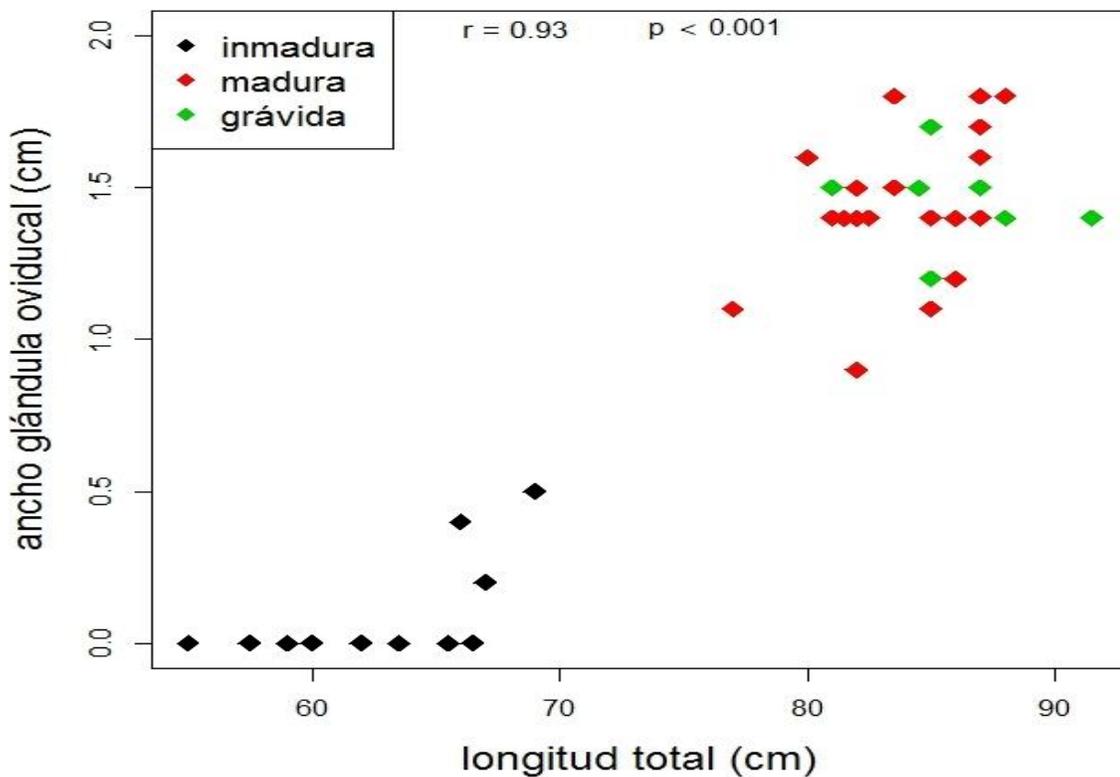


Figura 9. Relación entre ancho de la glándula oviducal y la longitud total

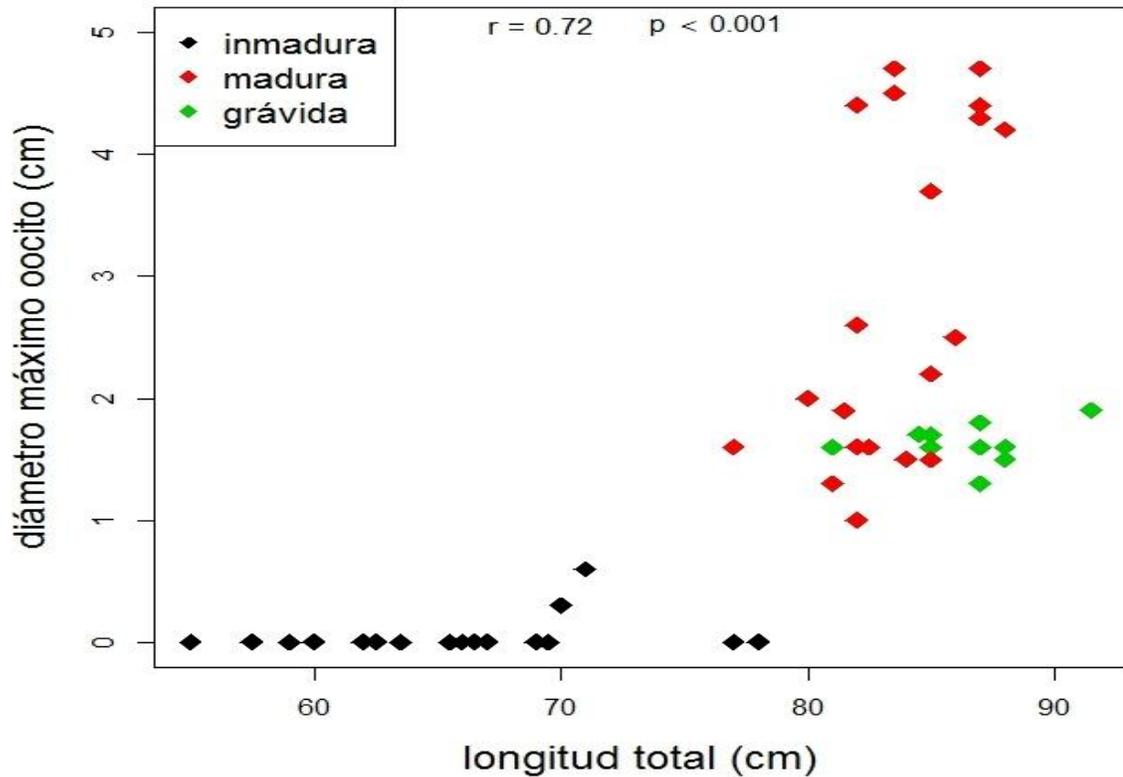


Figura 10. Relación entre diámetro de los oocitos y la longitud total

7.4. Análisis histológico

7.4.1. Espermatogénesis y epidídimo

El análisis microscópico de los testículos de la especie mostró un desarrollo de tipo diamétrico, la espermatogénesis inicia en un extremo denominado zona germinal y transcurre hacia el extremo contrario o “zona terminal” en donde ocurre la liberación de los espermatozoides hacia los ductos eferentes. En los machos inmaduros se observaron los primeros estados de la espermatogénesis y claramente la zona germinal, contigua de esta zona están las espermatogonias unidas a células de Sertoli (Fig.11A). La multiplicación de estas células originan los espermatocitos primarios con un mayor espacio entre ellos y en el centro del folículo. Los espermatocitos secundarios son de mayor tamaño y no se observa ningún espacio. (Fig.11B)

En los machos maduros se pueden observar todas las etapas de la espermatogénesis hasta la formación de los espermatozoides, los espermatocitos secundarios de corta duración dan lugar a las espermátides en donde las células están dirigidas hacia la periferia y el lumen está despejado (Fig.12A). Posteriormente sucede el proceso de espermiogénesis caracterizada por la diferenciación de los espermatozoides, en esta etapa se observa la cabeza de los espermatozoides dirigidas hacia la periferia y las colas hacia el lumen en un arreglo espiral (Fig.12B).

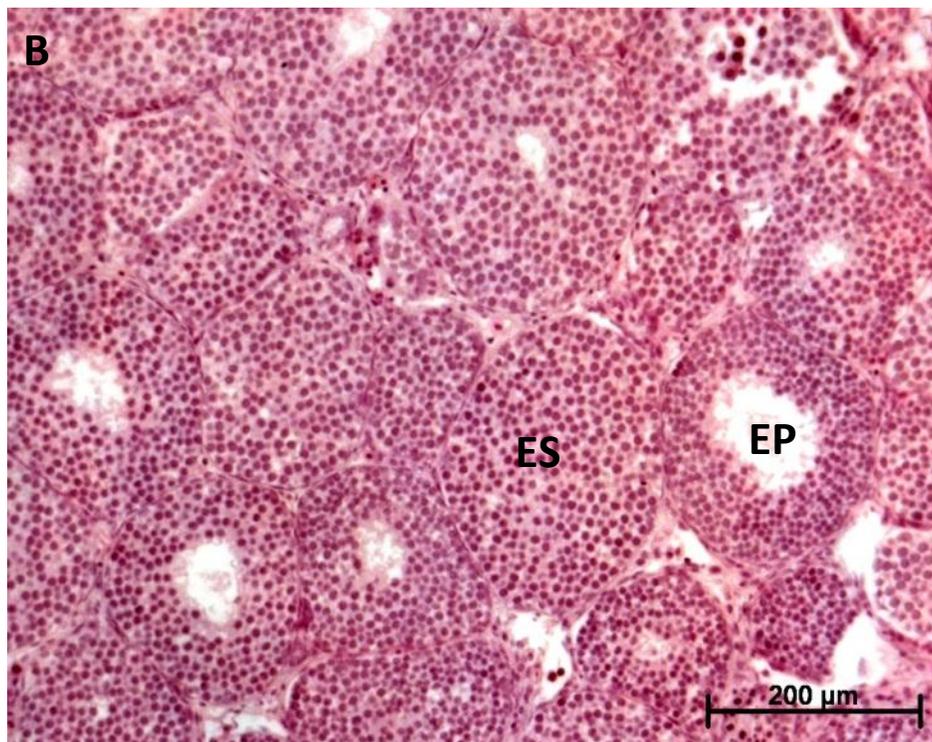
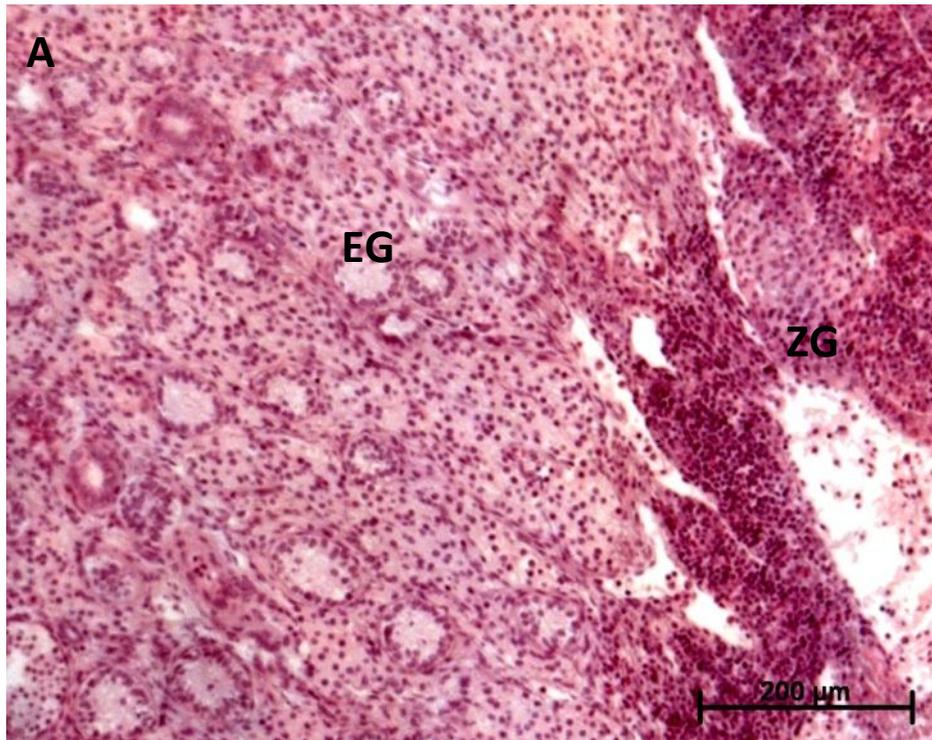


Figura 11. Desarrollo de los folículos seminíferos en un macho inmaduro. A: zona germinal (ZG) y espermatogonias (EG), B: Espermatocitos primarios (EP) y espermatocitos secundarios (ES). Técnica: Hematoxilina-Eosina. 10X

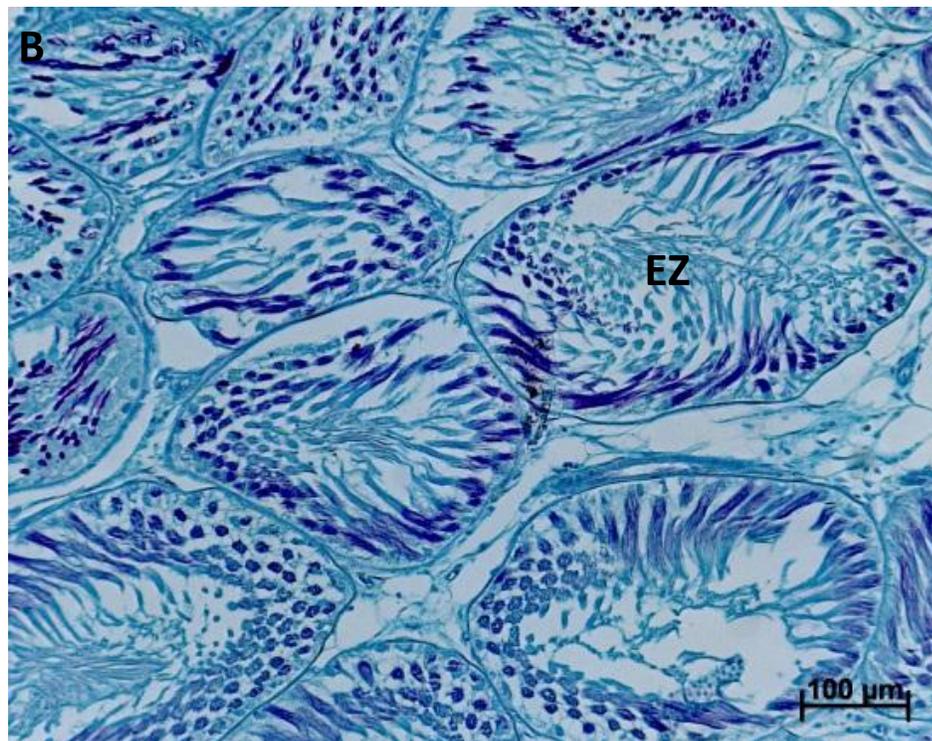
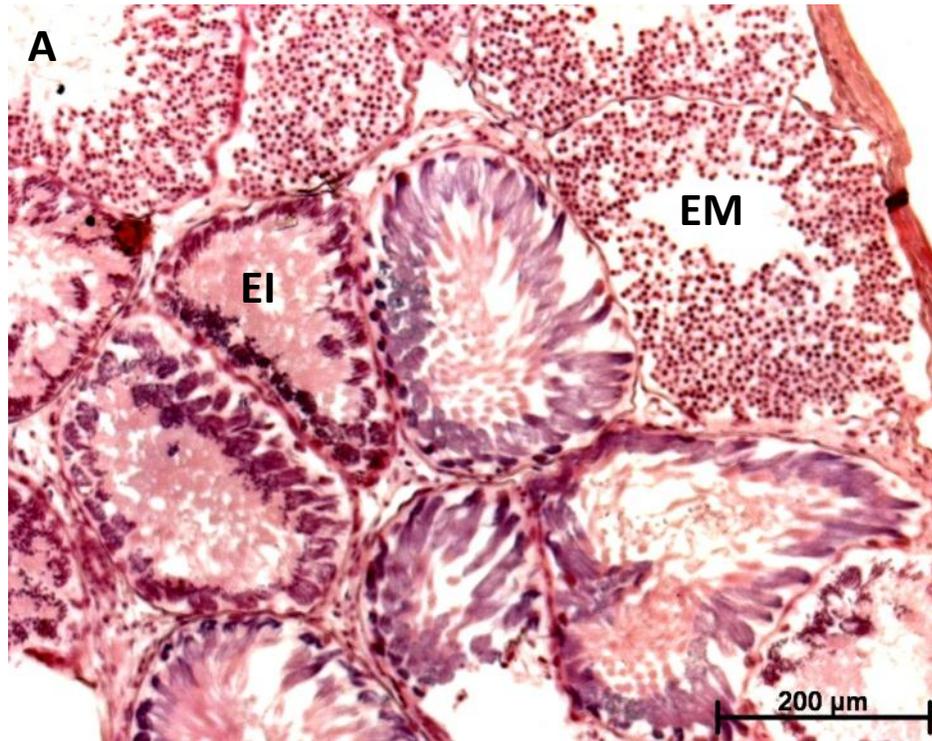


Figura 12. Folículos seminíferos en un macho maduro. A: Espermátidas (EM) y espermatozoides en su desarrollo inicial (EI), Técnica: Hematoxilina-Eosina. B: Espermatozoides empaquetados con la cabeza hacia la periferia. Técnica Feulgen. 10X

La cabeza del epidídimo de los machos maduros está notablemente desarrollada y se observan claramente los túbulos contorneados que lo conforman. A nivel microscópico los conductos del epidídimo están formados por epitelio columnar en donde células secretoras liberan material donde se ubican los espermatozoides (Fig.13).

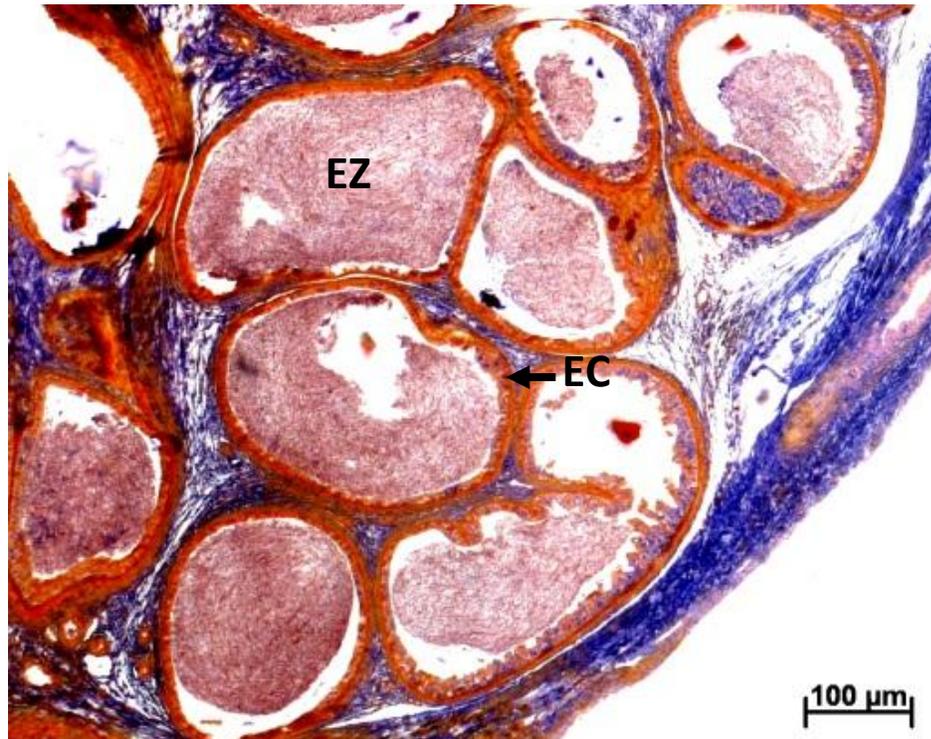


Figura 13. Conductos del epidídimo de un individuo maduro. Epitelio columnar (EC) y espermatozoides con material secretado (EZ). Técnica: Tricrómica de Mallory. 2.5X

7.4.2. Glándula oviducal

La glándula oviducal es un órgano en cuya anatomía microscópica se distinguen cuatro zonas: la zona club, la zona papilar, la zona “baffle” y la zona terminal (Hamlett et al, 1998) a lo largo de la glándula se observan glándulas secretoras tubulares que cambian su altura dependiendo de la zona de la glándula, las mayores están hacia la zona terminal. Se ha descrito que en la periferia de la zona “baffle” se localizan los túbulos en donde se almacena el esperma, lo cual no se observó en las muestras analizadas durante el estudio. En esta zona también se identificaron las papilas que forman prolongaciones que reciben el material secretado por los túbulos (Figs. 14 y 15).



Figura 14. Estructura de la glándula oviducal A: papilas (P) de la zona Club con epitelio ciliado (*) y túbulos de secreción (T). Técnica PAS. 10X B: Prolongaciones papilares de la zona Papilar (Pa) y la zona "Baffle" (BF). Técnica Hematoxilina-Eosina. 2.5X

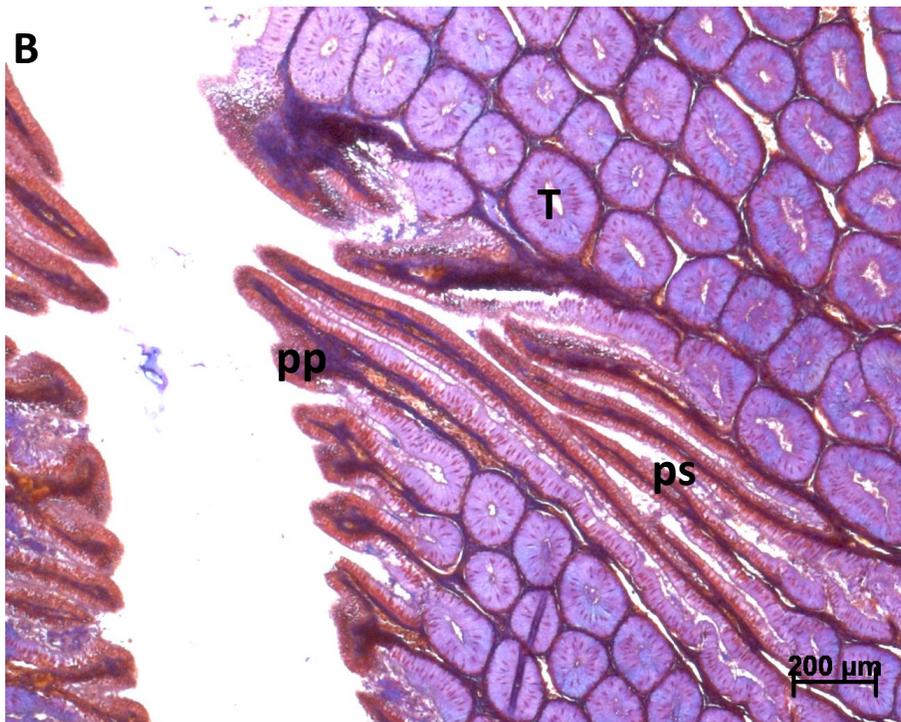
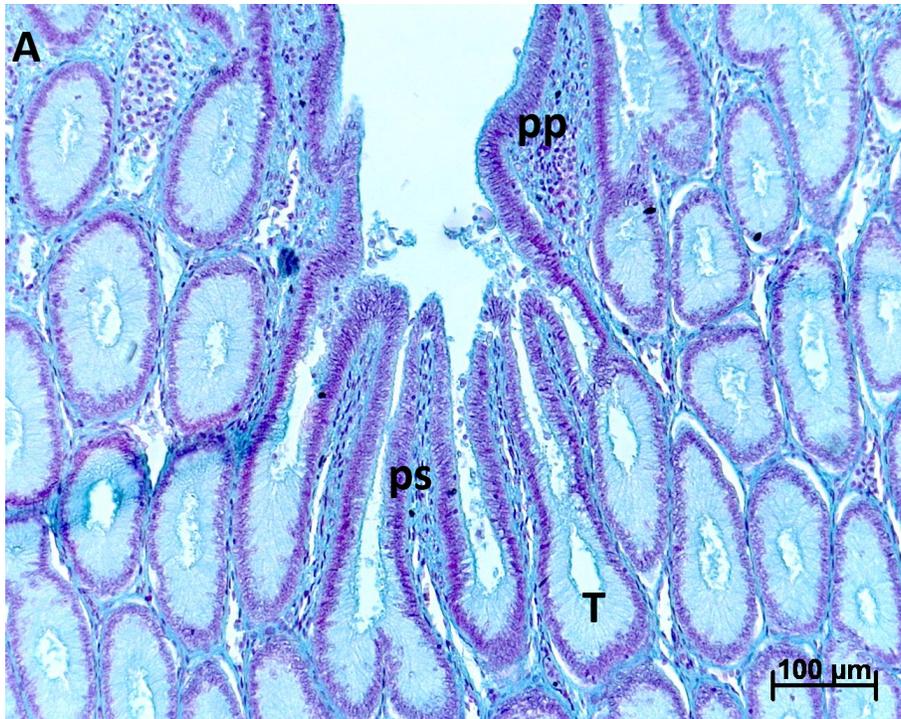


Figura 15. Prolongaciones papilares primarias (pp) y secundarias (ps) y túbulos de secreción (T) en la zona "Baffle". A: Técnica Feulgen. 10X. B: Técnica Tricrómica de Mallory. 2.5X

7.5. Talla media de madurez

Mediante el ajuste del modelo logístico a los datos se obtuvo una talla de madurez para los machos de 75.6 cm de LT (I.C. 95% = 74.6 – 76.5) (Fig. 16), y para las hembras de 77.7 cm de LT (I.C. 95% = 77.2 – 78.2) (Fig. 17).

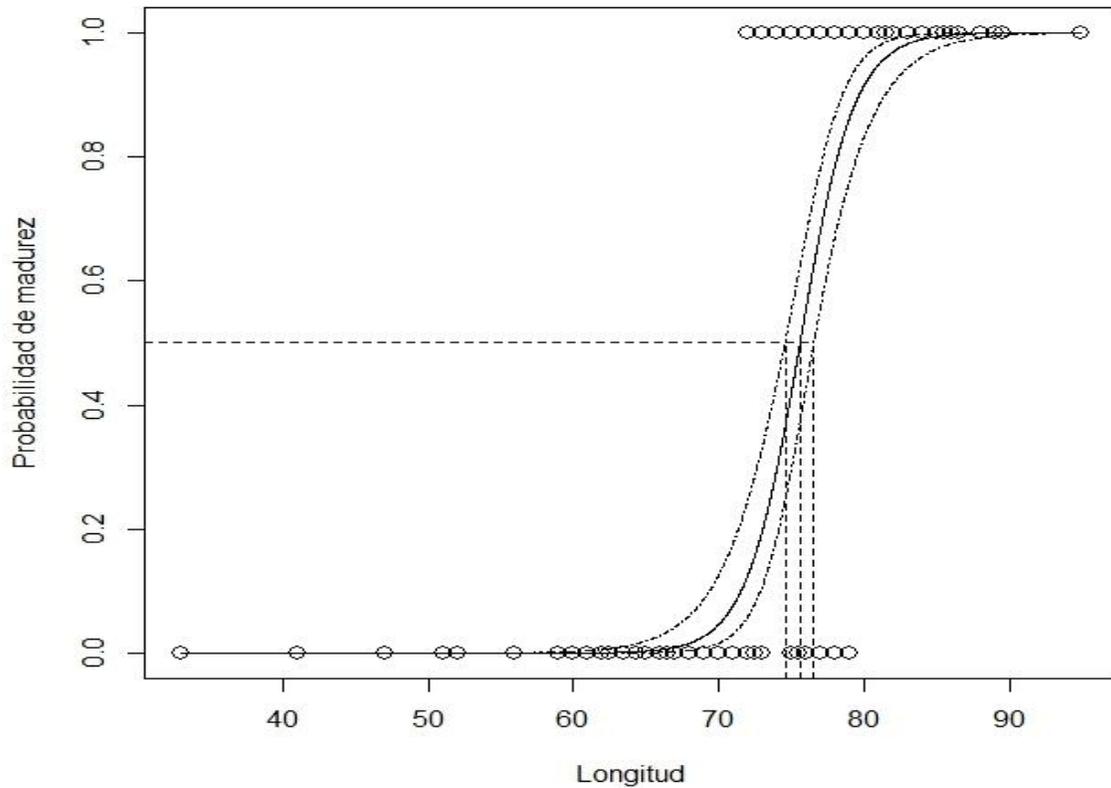


Figura 16. Curva de madurez en machos del tiburón angelito *S. californica* que muestra la L_{50} y su intervalo de confianza al 95%

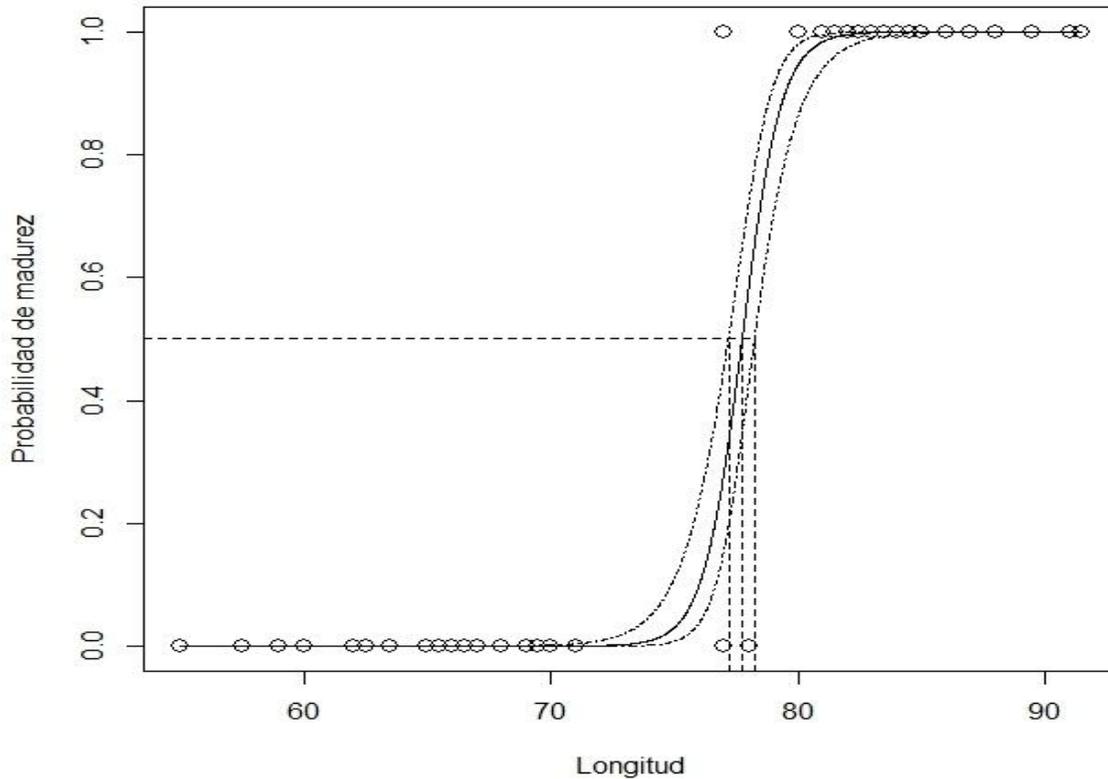


Figura 17. Curva de madurez en hembras del tiburón angelito *S. californica* que muestra la L_{50} y su intervalo de confianza al 95%

7.6. Fecundidad

El número de oocitos maduros en el ovario fluctuó entre 4 y 14 con una mayor frecuencia entre 9 y 11. Se registraron 10 hembras con embriones. El número de embriones vario de 2 a 10, con más frecuencia hembras con 5 y 8 embriones y la proporción de sexos no fue diferente de 1H:1M (Tabla 2). La hembra que presentó el mayor número de embriones (10) midió 85 cm de LT y no se encontró relación entre el número de embriones y la longitud total.

Tabla 2. Longitud materna (LT) y proporción de sexos en embriones de *Squatina californica*. .

LT materna	Embriones	
	Hembra	Macho
81	1	4
88	2	3
85	7	3
87	4	4
88	4	4
85	4	3
87	-	2
87	3	1
91.5	1	1
84.5	4	2

7.7. Ciclo reproductivo.

Durante el periodo 2001 – 2002 se encontraron hembras maduras con oocitos de diámetro mayores a 4.5 cm en enero y febrero; mientras que en junio el diámetro promedio fue 1.8 cm, en este tiempo no se observó la presencia de embriones. Por otro lado en el año 2012 durante febrero y marzo las hembras grávidas registradas poseían embriones en etapas tardías del desarrollo que aún contenían el saco vitelino, en estos meses también se observaron hembras maduras con folículos ovulatorios. Los folículos en el ovario de las hembras grávidas fueron incluso menores a la mitad del diámetro de los folículos durante la ovulación en hembras maduras lo cual indica la imposibilidad de las hembras grávidas de ovular después del alumbramiento.

No se registraron embriones en ningún otro mes de muestreo, además que no se observaron embriones en etapas tempranas del desarrollo por lo que la expulsión de crías se realizaría a finales de invierno y principios de primavera. Se observaron simultáneamente hembras maduras con folículos de diferente tamaño por lo que la vitelogénesis podría durar un año o más.

8. DISCUSIÓN

8.1. Distribución temporal y composición de tallas

La pesquería de elasmobranquios es de importancia en el Golfo de California y el tiburón angelito *Squatina californica* representa el 11.6% de la composición de capturas (Bizarro *et al.*, 2007). Los meses de mayor captura son de enero a marzo alcanzando una producción entre las 14 y 32 tons mensuales sin observarse en las capturas anuales una continuidad de pesca (Alonso, 1998).

En este trabajo el tiburón angelito tuvo una presencia importante en las capturas principalmente en los meses de otoño-invierno, aunque su importancia en las capturas mensuales varió de un año a otro, lo cual hizo difícil establecer una estacionalidad definitiva de este recurso en la Bahía de la Paz, en buena medida esta situación se ve influenciada por el esfuerzo de muestreo realizado en cada mes lo cual pudo contribuir a esta variación.

Estas observaciones son similares a las realizadas por otros investigadores que mencionan que el tiburón angelito es abundante especialmente en los meses de invierno-primavera (Villavicencio-Garayzar, 1996; Zayas, 1998). Se asume que en los meses que no está presente en las capturas este tiburón podría realizar migraciones verticales, regresando a aguas menos profundas con fines reproductivos.

Para *Squatina californica* se ha registrado una talla máxima de 152 cm de longitud total (Miller y Lea, 1972); mientras que para California estimaron una longitud infinita de 127 cm de LT (Cailliet *et al.*, 1992). Para la costa occidental de Baja California se han registrado individuos de 117 cm de LT (Villavicencio-Garayzar, 1996).

Las tallas observadas en la presente investigación en la Bahía de La Paz son similares a las reportadas por Zayas (1998) en el alto Golfo de California ya que el intervalo de tallas más representativo en las capturas estuvo entre 70 y 90 cm de LT, pero se observaron diferencias en las tallas mínimas y máximas en ambos sexos. Para

el alto Golfo las tallas de los machos estuvo entre 40 y 90 cm; mientras que en la Bahía de La Paz el intervalo fue de 33 a 95 cm. En el caso de las hembras en el alto Golfo estuvo entre 31.5 y 97 cm; mientras que en la Bahía de La Paz fue de 43 a 99 cm de LT.

Las hembras alcanzan tallas mayores a los machos y estas diferencias entre sexos ha sido ya observada en otros Squatinidos (Capapé *et al.*, 1990; Awruch, 2000; Capapé *et al.*, 2002; Capapé *et al.*, 2005a; Colonello *et al.*, 2007), esta condición es común en los elasmobranquios ya que las hembras poseen oocitos vitelogénicos de gran tamaño en sus ovarios lo cual demanda una mayor demanda energética y por ende un hígado más grande por lo cual tienen un mayor peso y talla que los machos.

Se han realizado algunas investigaciones en cuanto a las diferencias encontradas entre las poblaciones de la costa occidental de Baja California y el Golfo de California. Villavicencio-Garayzar (1996) sugirió la existencia de dos subpoblaciones con base a diferenciación morfométrica y patrones reproductivos, una en el Pacífico norte y otra en Golfo de California. Estas observaciones fueron corroboradas por Ramírez (2009) mediante un estudio genético demostró la existencia de heterogeneidad genética entre las dos poblaciones.

8.2. Proporción de sexos

Las hembras fueron más abundantes que los machos pero esta diferencia no fue evidente en todos los meses de muestreo mostrando variaciones a lo largo del año. Cuando se comparó entre años, en el año 2002 se presentó un mayor número de organismos, observándose una dominancia de hembras adultas, lo cual pudiera indicar una segregación sexual con fines reproductivos (proceso de madurez sexual y expulsión de crías), lo anterior es consistente con lo que menciona Wourms (1977), que los elasmobranquios tienden a segregarse cuando alcanzan la madurez, excepto en la época reproductiva.

Otra posible explicación para esta diferencia en la proporción sexual puede ser por la selectividad del arte de pesca destinado a capturar individuos grandes que en este caso serían las hembras ya que alcanzan tallas mayores. Se ha recomendado también utilizar la proporción sexual de los embriones para definir mejor una posible segregación (Pratt y Otake, 1990) pero en la presente investigación esta proporción no fue diferente de 1H: 1M.

Esta segregación ha sido observado para la misma especie en el Golfo de California (Zayas, 1998) en donde las hembras fueron más frecuentes que los machos durante invierno – primavera.

Awruch (2000) menciona que para el caso de *Squatina guggenheim* en el Atlántico suroeste se observaron cambios estacionales en la proporción de sexos, siendo en otoño – invierno más abundantes los machos; mientras que en verano dominan las hembras. Para *Squatina oculata* (Capapé *et al.*, 2002) en las costas de Senegal y para *Squatina aculeata* (Capapé *et al.*, 2005a) también se ha reportado segregación sexual en los adultos con un mayor número de hembras lo cual ha sido relacionado con el ciclo reproductivo y debido a que las hembras se acercan a aguas menos profundas para encontrar áreas adecuadas para la expulsión de sus crías.

8.3. Madurez sexual

Las escalas de madurez resultan importantes para obtener información estandarizada sobre el estado reproductivo de las especies que componen el ecosistema, pero utilizan criterios subjetivos para cuantificar una variable (Gerritsen y McGrath, 2006). El método más utilizado para determinar el estado de madurez de los peces es examinar visualmente las gónadas, aplicando criterios macroscópicos usualmente validados con análisis histológicos. La escala de madurez puede mejorar reduciéndose el número de clases y enfocado a las características más confiables (Hunter y Macewicz, 2003).

Los criterios usualmente aplicados para la clasificación de los estadios reproductivos en condrictios, permiten distinguir estadios inmaduros y maduros en diferentes estados de actividad. Sin embargo, estos criterios no permiten identificar las etapas de letargo, post-parto reciente y senescencia (Conrath y Musick, 2002; Stehmann, 2002; Ebert, 2005). La información que brinda el conocimiento de estas etapas requiere del análisis conjunto de los órganos reproductivos para su determinación.

En los machos el crecimiento y las características de los gonopterigios fueron los criterios que mejor representaron el comienzo de la madurez sexual, estos apéndices mostraron características de madurez en individuos a partir de los 72 cm de LT, algo similar a lo encontrado por Zayas (1998) en el alto Golfo de California quien observó que el comienzo del desarrollo de los gonopterigios sucede en animales de 70 cm de LT en adelante, aunque este autor reportó que todos los individuos presentaban gonopterigios maduros a un longitud total de 78 cm, mientras que en la presente investigación se observaron organismos con características de semicalcificación hasta los 79 cm de LT.

El desarrollo de los testículos también resulta útil para describir la madurez de los organismos pero debido a la falta de muestras en varios meses no fue posible establecer una temporada de apareamiento además que muchas veces las variaciones estacionales en la condición de los testículos dificultan establecer un patrón de crecimiento. Además de las características morfológicas el ancho del testículo fue el que mostró mayor relación con la longitud total como un buen indicador de madurez.

En *S. californica* no pudo ser definida una época de cópula con base a nuestras observaciones, se ha propuesto que esta especie produce esperma continuamente durante el año, aunque la fecundación de las hembras sería en los meses de verano próximos al nacimiento de los embriones (Natanson y Cailliet, 1986). Awruch (2000) a partir de análisis histológico también registró que en *S. guggenheim* la producción de esperma es continua a lo largo del año.

En las hembras analizadas solo el ovario izquierdo es funcional pero los dos oviductos y los dos úteros fueron funcionales, esta asimetría ovárica ya ha sido observada para esta especie por Natanson y Cailliet (1986) y también para *S. guggenheim* (Awruch, 2000) y para *S. occulta* (Sunyé y Vooren, 1997) en las costas de Argentina y Brasil respectivamente. Estas observaciones contrastan con lo observado por Bridge *et al.* (1998) para *S. tergozellata* y por Capapé *et al.* (1990, 2002, 2005a) para *S. squatina*, *S. oculata* y *S. aculeata* los cuales reportan que los dos ovarios son funcionales aunque en *S. aculeata* (Capapé *et al.*, 2005a) el ovario izquierdo tiende a ser más productivo.

El desarrollo del ovario en cuanto al diámetro máximo de los oocitos (DMO) y el crecimiento del ancho de la glándula oviducal con respecto a la LT fueron los mejores indicadores de madurez en las hembras, se observó un patrón de crecimiento de acuerdo a las variaciones en la condición reproductiva como resultado de las diferencias en el tamaño de los folículos al inicio del desarrollo con respecto a los folículos preovulatorios.

El diámetro máximo de los oocitos en hembras inmaduras no fue superior a los 6 mm y todas las hembras menores a los 72 cm de LT fueron inmaduras, a partir de esta talla se observó un número reducido de hembras el inicio del desarrollo de los oocitos, aunque se registró también una hembra inmadura a los 78 cm de LT. Estas observaciones son similares a lo descrito por Zayas (1998), quien menciona que en hembras inferiores a 72 cm de LT los oocitos tenían un diámetro menor a 20 mm; mientras que las hembras superiores a 78 cm de LT los oocitos llegaron a un diámetro de 61 mm.

En Santa Bárbara, California, el tiburón angelito alcanza tallas superiores a los encontrados en el Golfo de California, Natanson y Cailliet (1986), mencionan que el diámetro de los oocitos se incrementa notablemente en hembras a partir de los 900 mm de LT alcanzando un diámetro de 70 mm.

En las hembras maduras se pudieron diferenciar tres categorías diferentes: (1) hembras maduras no grávidas con folículos ováricos pequeños, (2) hembras maduras no grávidas con folículos ováricos grandes y (3) y hembras grávidas, estas observaciones coinciden con lo observado para *S. oculata* (Capapé *et al.*, 2002), *S. aculeata* (Capapé *et al.*, 2005a) y para *S. guggenheim* (Colonello *et al.*, 2007); además las tres categorías se observaron simultáneamente aunque no fue posible obtener muestras durante todos los meses del año, por lo que de acuerdo a estas observaciones fue difícil establecer la duración de la vitelogénesis la cual podría durar un año o posiblemente más.

8.4. Talla media de madurez

El dimorfismo sexual en la LT máxima y de madurez sexual es variable dentro de los condriictios, dependiendo de la modalidad reproductiva. En la mayoría de los tiburones vivíparos (Cortés, 2000), las hembras alcanzan una longitud de madurez mayor a la de los machos. En la Bahía de la Paz, los machos alcanzan la madurez a una talla menor en comparación con las hembras, característica que explica porque estas alcanzan un LT máxima mayor.

En este trabajo la talla media de madurez L_{50} en los machos del tiburón angelito ocurre a los 75.6 cm de LT; mientras que en las hembras es de 77.7 cm de LT, ligeramente diferente a lo reportado por Zayas (1998) para el alto Golfo de California quien menciona una talla de madurez de 78 cm de LT tanto para machos y hembras.

Estas diferencias pueden deberse en parte a los criterios utilizados para la asignación de la madurez, ya que al ser subjetivos es posible variaciones sobre todo en las etapa cercanas a la madurez, además se deben en gran medida a que los métodos para estimar la talla media de madurez son diferentes. Otra explicación podría ser por los cambios en los parámetros reproductivos de esta especie con la latitud en el Golfo de California; sin embargo el porcentaje que representa la L_{50} con respecto a la

Longitud máxima observada es similar (~80%) en ambas áreas geográficas para machos y hembras.

Las observaciones en California registraron que las hembras y los machos maduran entre los 900 y 1000 mm de LT (Natanson y Cailliet 1986), las cuales son tallas mayores a las reportadas para el Golfo de California. Estas diferencias se deben a que la población de tiburón angelito *Squatina californica* en el Océano Pacífico es distinta a la que habita en el Golfo de California y esta última al estar aislada posee diferentes parámetros en su estructura poblacional.

En otras especies del mismo género se han encontrado también diferencias en la talla de madurez. Para *S. guggenheim* en el Atlántico suroeste (Awruch, 2000; Colonello *et al.*, 2007) observaron diferencias latitudinales tanto en la LT máxima como en la L_{50} ya que más al sur de su distribución la talla de madurez es mayor. Este patrón es explicado como una ventaja en latitudes altas que provee mayores reservas para el invierno (Colonello *et al.*, 2007).

Los tiburones ángel, y en general los tiburones bentónicos, tienen poca capacidad de dispersión y es posible encontrar diferencias en la historia de vida a escalas geográficas pequeñas (Colonello *et al.*, 2007).

En la estimación de la talla de madurez mediante el ajuste de un modelo logístico a los datos binomiales de madurez para el caso de las hembras el intervalo entre 70 – 80 cm de LT, que corresponde a la región de los individuos cercanos a la madurez, estuvo poco representado por lo que fue difícil observar la variación individual de los ejemplares.

8.5. Análisis Histológico

Se han realizado pocos estudios a nivel histológico para las especies del género *Squatina*, estos análisis complementan la observación macroscópica de las estructuras reproductivas y ayuda a identificar mejor las escalas de madurez.

En los machos de acuerdo al patrón de propagación de los folículos seminíferos se pudo identificar un desarrollo diamétrico en los testículos del *S. californica* característica común para el orden Carchariniformes (Pratt, 1988) que también ha sido observado en *S. dumerili* (Pratt, 1988) y en *S. guggenheim* (Awruch, 2000). Los espermatozoides maduros se encuentran agrupados en paquetes con las cabezas hacia la periferia de los túbulos seminíferos y la zona degenerativa después de la zona de expulsión de los espermatozoides, observaciones que concuerdan con lo descrito para otras especies con este tipo de desarrollo (Awruch, 2000; Conrath y Musick, 2002 y Silva-Santos, 2012).

En los conductos del epidídimo de los machos maduros se observó espermatozoides dispersos que no tenían ningún tipo arreglo aparente, diferente a lo encontrado para otras especies, como el tiburón azul en donde el esperma almacenado se encuentra en forma de espermatóforos (Carrera-Fernández, 2004). En el caso de la vesícula seminal no se han realizado análisis histológicos en Squatínidos con el fin de observar el tipo de arreglo que presentan los espermatozoides en esta estructura.

En las hembras la porción diferenciada del oviducto denominada “glándula oviducal” en donde ocurre la fertilización puede cumplir varias funciones como son: la producción de cubiertas para el huevo, la formación de una cápsula resistente en especies ovíparas, el transporte de huevos fertilizados y el almacenamiento de esperma (Hamlett *et al.*, 1998). En el tiburón angelito esta glándula es de forma más o menos ovoide y sobresale claramente de los oviductos en hembras maduras.

El análisis microscópico de la glándula oviducal mostró que esta posee las cuatro zonas comunes en los elasmobranquios: la zona club, la zona papilar, la zona “baffle” y la zona terminal (Hamlett *et al.*, 1998). Estas zonas están diferenciadas por las papilas, orientadas hacia el lumen, y por el sistema glandular que poseen los cuales en la parte anterior producen una secreción mucosa y en la parte posterior una secreción serosa (Colonello, 2009).

A pesar de la necesidad de conocer la estructura y funciones de la glándula oviducal en Squatínidos, se carecen de investigaciones a nivel microscópico de esta y resultan en una herramienta útil en el conocimiento de los aspectos de la biología reproductiva de una especie, sobre todo, en cuanto a la posibilidad de que las hembras almacenen esperma. En las muestras de la glándula oviducal del tiburón angelito observadas en este trabajo no se encontró almacén de esperma lo cual, de acuerdo al comportamiento sedentario de esta especie que facilitaría el contacto entre ambos sexos, evidenciaría que no utiliza este mecanismo en su estrategia reproductiva pero debido a que se analizaron un número reducido de muestras esto amerita una investigación más profunda. El almacén de esperma tendría lugar, según lo menciona Hamlett *et al.* (1998), en los túbulos de la zona terminal, pero de acuerdo a las observaciones de Silva-Santos (2012) para el tiburón mamón pardo *Mustelus henlei* el almacén de esperma se notó en todo el borde de la glándula oviducal hasta la parte superior de la misma.

8.6. Fecundidad

La fecundidad máxima observada en el presente trabajo de acuerdo al contenido de los úteros fue de 10, que fue significativamente inferior al número de oocitos maduros encontrados en el ovario, esto ya ha sido observado para otras especies de tiburones como *Galeorhinus galeus* (Capapé *et al.*, 2005a), *S. aculeata* (Capapé *et al.*, 2005b) y *S. oculata* (Capapé *et al.*, 2002) y se presentaría como consecuencia de oocitos no ovulados que entraron en atresia (Capapé *et al.*, 2005a). Aunque no se

puede descartar por completo el hecho de que la fecundidad uterina puede ser menor porque las hembras expulsan sus crías como respuesta al estrés de la captura.

En nuestras observaciones no se encontró una relación lineal entre el número de embriones y la LT, sin embargo, existe una tendencia a que las hembras más grandes sean más fecundas de ahí las diferencias entre las zonas. Zayas (1998) encontró una fecundidad máxima de 7 embriones, menor a la reportada en esta investigación; y de 11 embriones la registrada para California (Natanson y Cailliet, 1986).

8.7. Ciclo reproductivo

La identificación de las tres categorías de hembras maduras discutido anteriormente, la presencia en el mismo momento de hembras maduras con folículos pequeños y hembras maduras con folículos grandes nos hace pensar que la vitelogénesis tendría una duración de al menos un año. Aunque no se cuenta con información suficiente para definir con precisión la duración del ciclo reproductivo, la evidencia sobre el desarrollo de oocitos y el pequeño tamaño de los folículos ovulatorios en las hembras grávidas comparado con aquellos que asumimos como preovulatorios muestran que un ciclo anual, establecido por otros investigadores para este tiburón, es poco probable.

El proceso antes mencionado sobre el desarrollo de los oocitos ha sido denominado por Capapé *et al.* (1990) como vitelogénesis “semi-retrasada” y se da mediante un bloqueo de la vitelogénesis al inicio de la gestación, comenzando nuevamente a la mitad de la misma. Estas observaciones coinciden con lo reportado por Colonello *et al.* (2007), Capapé *et al.*, (2005a), Capapé *et al.*, (2002), Sunye y Vooren (1997) y constituiría una regla dentro del grupo de los Squatiniformes. Debido a que este fenómeno ha sido observado en especímenes tanto de aguas templadas como tropicales por lo que los factores ambientales, aparentemente no tendrían un papel determinante en este proceso (Capapé *et al.*, 2002).

En las observaciones realizadas por Natanson y Cailliet (1986) y Zayas (1998) para *S. californica* en California y el Golfo de California respectivamente se puede observar también una gran variación en el diámetro de los folículos ováricos.

Con base a nuestras observaciones no fue posible determinar la duración del periodo de gestación aunque Natanson y Cailliet, (1986) y Zayas, (1998) han propuesto una duración aproximada de 10 meses.

Por su parte Capapé *et al.* (2005a) y Capapé *et al.* (2002) para *S. aculeata* y *S. oculata* proponen la hipótesis de ciclos bienales con un periodo de gestación de 12 meses para estas especies; mientras que Colonello *et al.* (2007) para *S. guggenheim* distinguieron efectivamente tres estadios en hembras maduras y mediante el análisis de los índices gonadosomático y hepatosomático infirieron que los estadios de hembras maduras con folículos pequeños y de hembras maduras con folículos grandes, y su ocurrencia conjunta, tienen una duración de un año cada uno y además que la gestación dura entre 10 y 12 meses.

Entre los elasmobranchios son comunes los ciclos reproductivos extensos, sin embargo ciclos de 3 años de duración se han identificado en pocos tiburones y estas especies no están estrechamente relacionadas y poseen un modo reproductivo diferente, lo cual indica que este patrón ha evolucionado varias veces independientemente y no depende del modo reproductivo (Colonello *et al.*, 2007).

9. CONCLUSIONES

- El tiburón angelito está presente en las capturas de la pesca artesanal del Golfo de California principalmente en los meses correspondientes a otoño y primavera.
- Las tallas más abundantes presentes en la capturas corresponden a organismos que están en proceso de madurez o han alcanzado la madurez sexual.
- Se observó segregación por sexos en la cual las hembras están mayormente representadas, por lo que estarían presentes en una zona menos profunda relacionada con procesos reproductivos, siendo más vulnerables a ser capturadas.
- Las hembras alcanzan la talla de madurez L_{50} a una longitud mayor a los machos y para ambos sexos es diferente a la observada para la misma especie en otras zonas de Pacífico.
- Las características del desarrollo de los folículos ovulatorios en hembras grávidas y maduras y considerando la presencia de embriones en etapas finales del desarrollo en el invierno indican la posibilidad de un ciclo bienal para esta especie.
- Dentro del Golfo de California la fecundidad es mayor a la reportada por otros autores para esta especie.

10. RECOMENDACIONES

Debido a que el tiburón angelito *Squatina californica* es un recurso importante en las capturas de la pesca artesanal y además que por sus características biológicas puede ser vulnerable a la sobreexplotación pesquera se recomienda realizar un monitoreo continuo de esta especie delimitando su distribución espacial y temporal, incluyendo además nuevas zonas de muestreo.

Es recomendable que durante los meses en los que está presente en las capturas se realice un muestreo extenso en el cual se pueda obtener la mayor cantidad de información biológica para definir con mayor precisión su ciclo reproductivo y poder así, en conjunto con otros aspectos de la dinámica poblacional, establecer medidas de manejo adecuadas para esta especie.

11. BIBLIOGRAFÍA

Álvarez del Villar, J. 1978. Los Cordados. Origen, evolución y hábitos de los vertebrados. Ed. CECSA. México D. F. 372pp.

Álvarez, A. y C. Molina, 1984. Aspectos paleogeográficos cuaternarios del Golfo de California, evidenciados por conjuntos de radiolarios. Anales del Instituto Ciencias del Mar y Limnología. 13 (2): 67-94.

Alonso, C. 1998. Capturas comerciales de elasmobranchios en Baja California Sur, México (1990-1996). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 67 pp.

Awruch, C. A. 2000. Biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina guggenheim* Marini, 1936 (Elasmobranchii, Squatinidae) en el Golfo San Matías, Pcia. de Río Negro, Argentina. MSc thesis, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 67 pp.

Bizzarro, J.J., Smith, W.D., Hueter, R.E., Tyminski, J., Márquez-Farías, J.F., Castillo-Géniz, J.L., Cailliet, G.M., Villavicencio-Garayzar, C.J., 2007. El estado actual de los tiburones y rayas sujetos a explotación comercial en el Golfo de California: Una investigación aplicada al mejoramiento de su manejo pesquero y conservación. Traducción por: J. Leonardo Castillo-Géniz. Moss Landing Marine Laboratories Tech. Pub. 2009-02.

Bridge, N. F., Mackay, D., y Newton, G. 1998. Biology of the ornate angel shark (*Squatina tergocellata*) from the Great Australian Bight. Marine and Freshwater Research, 49: 679-686.

- Cailliet, G. M., Mollet, H. F., Pittenger, G. G., Bedford, D., y Natanson, L. J. 1992. Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 43:1313–1330.
- Capapé, C., Quignard, J. P. y Mellinger, J. 1990. Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* and *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coasts: semi-delayed vitellogenesis, lack of egg capsules, and lecithotrophy. Journal of Fish Biology, 37: 347–356.
- Capapé, C., Seck, A. A., Gueye-Ndiaye, A., Diatta, Y. y Diop, M. 2002. Reproductive biology of the smoothback angel shark, *Squatina oculata* (Elasmobranchii: Squatinidae), from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic). Journal of the Marine Biological Association of the UK, 82: 635–640.
- Capapé, C., Diatta, Y., Seck, A. A., Guélorget, O., Ben Souissi, J. y Zaouali, J. 2005a. Reproduction of the sawback angelshark *Squatina aculeata* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Senegal and Tunisia. Cybium, 29: 147–157.
- Capapé, C., Ben, S. A., Méjri, H., Guélorget, O. y Hemida, F. 2005b. The reproductive biology of the school shark, *Galeorhinus galeus* Linnaeus 1758 (Chondrichthyes: Triakidae), from the Maghreb shore (southern Mediterranean). ACTA ADRIAT. 46 (2): 109 – 124.
- Carlson J.K. y G.R. Parsons. 1997. Age and growth of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northwest Florida, with comments on clinal variation. Environmental Biology of Fishes 50: 331-341.
- Carrera-Fernández M. 2004. Biología reproductiva del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la costa Occidental de Baja California Sur. Centro

Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). Tesis de Maestría en Ciencias. México. 67 pp.

Castro, J. I. 2009. Observations on the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. *Aqua, International Journal of Ichthyology*. 15:205 – 222.

Colonello, J. H., L. O. Lucifora y A. M. Massa. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): geographic differences, reproductive cycle and sexual dimorphism. *ICES. J. Mar. Sci.* 64: 131-140.

Colonello, J. 2009. Ecología reproductiva de tres batoideos (Chondrichthyes): *Atlantoraja castelnaui* (Rajidae), *Rioraja agassizi* (Rajidae) y *Zapteryx brevirostris* (Rhinobatidae). Implicancias de distintas estrategias adaptativas en un escenario de explotación comercial intensiva. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 48 pp.

Compagno, L., M. Dando y S. Fowler. *Sharks of the world*. 2005. Princeton University Press. E. U. A. 368 pp.

Compagno, C. J. V., Krupp, F. y Schneider, W. 1995. Tiburones. *En: Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. PacíficoCentro-Oriental. Volumen II. Vertebrados-parte 1.* (eds) Fisher, W., Krupp, F., Scheneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. y Niem, V. H. FAO. Roma.647-218.

Conrath C. L. y J. A. Musick. 2002. Reproductive biology of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. *E.U.A. Environmental Biology of Fishes* 64: 367–377.

Conrath, C. L. 2004. Reproductive Biology. Pp. 133-164. *En: Elasmobranch Fisheries Management Techniques.* John A. Musick y Ramón Bonfil (Eds.).

- Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. Review in Fisheries Science. 8: 299 – 344.
- Cousseau M.B. 1973. Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina* Marini (Pisces, Squatinidae). Physis 32A: 175-195.
- Dood, J. M. 1983. Reproduction in cartilaginous fishes (Chondrichthyes). En: Fish Physiology. Hoar, W. S., D. J. Randall y E. M. Donalson. (ed.). Academic Press, Inc. 9A:31-95
- Ebert D. A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama) along the Eastern Bering Sea continental slope. Journal of Fish Biology 66: 618 – 649.
- Escobar-Sánchez, O. 2004. Hábitos alimentarios del tiburón ángel *Squatina californica* (Ayres, 1859) en el Suroeste del Golfo de California, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 99 pp.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro Oriental. Vol. II Vertebrados-parte 1. Roma FAO. 647-1200.
- Fouts, W. y Nelson, D. 1999. Prey capture by the Pacific Angel Shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia* (2):304-312.
- Gaida, I. H. 1997. Population structure of the Pacific angel shark, *Squatina californica* (Squatiniformes: Squatinidae), around the California Channel Islands. *Copeia*, 1997: 738–744.

- Garcia V. B., L. O. Lucifora y R. A. Myers. 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proceeding of the Royal Society of London*. 275: 83 – 89.
- Gerritsen H. D. y D. McGranth. 2006. Variability in the assignment of maturity stages of plaice (*Pleuronectes platessa*) and whiting (*Merlangius merlangus*) using macroscopic maturity criteria. *Fisheries Research* 77: 72 – 77.
- Ham A.W. y H. D. Cormak. 1986. *Tratado de Histología*. Ed. Interamericana. Octava edición. México. 1079 pp.
- Hamlett, W. C., Knight, D. P., Koob, T., Jezior, M., Luong, T., Rozycki, T., Brunette, N., y Hysell, M., 1998. Survey of oviducal gland structure and function in elasmobranchs. *Journal of Experimental Zoology* 282, 399–420.
- Hamlett W.C., A.G. Ferri y M.A. Miglino. 1992. Modes of reproduction in the elasmobranchs of Brazil. En: *Reproductive Biology of South American Vertebrates* (W.C. Hamlett, ed), 3-18. Springer Verlag Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Harshman L. G. y A.J. Zera. 2006. The cost of the reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 80 – 86.
- Hoenig J.M. y S.H. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. *En: Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (Pratt Jr. H.L., S.H. Gruber & T. Taniuchi, eds.), NOAA Technical Report NMFS 90: 1-16.).
- Hunter J. R. y B.J. Macewicz. 2003. Improving the accuracy and precision of reproductive information used in Fisheries. En: *Report of the Working Group on*

Modern Approaches to Assess Maturity and Fecundity of Warm – and Coldwater Fish and Squids. *Fisken og havet* vol. 12 (Kjesbu O. S., J. R. Hunter y P. Witthames, eds), pp 57 – 68. Institute for Marine Research, Alemania.

Lavín, M. y S. Marinone. 2003. An overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. *En: Nonlinear Processes in Geophysical Fluids Dynamics*, edited by O. U. Velasco, J. Sheinbaum and J. Ochoa, pp. 173-204, Springer, New York.

Lender, T., Delavault, R y Le Moigne, A. 1982. *Diccionario de Biología*. Ediciones Grijalvo, S.A. 203 pp.

Lombardi-Carlson L.A., E. Cortés, G.R. Parson y C.A. Manire. 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research* 54: 875-883.

Lucifora L.O. 2003. *Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 405 p.).

Mejía-Falla, P. A., Navia, A. F. y Cortés, E. 2012. Reproductive variables of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): a specie with a triannual reproductive cycle in the Eastern tropical Pacific Ocean.

Miller, D. y R. Lea. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California. *Calif. Fish and Game, Fish Bull.* (157): 1-249.

Mollet, H. F., Cliff, G., Pratt, H. L. Jr. y Stevens, J. D. (2000). Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fishery Bulletin* 98, 299–318.

- Naghama Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. 223-276 pp. *En: Hoar W. S. y D.J. Randall. Fish Physiology. Vol. IX A. Reproduction, Endocrine Tissues and Hormones. Academic Press, Inc.*
- Natanson, L. J. y Cailliet, G. M., 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia*. 4: 987-994.
- Natanson, L. J. y Cailliet, G. M., 1990. Vertebral growth zone deposition in Pacific Angel Sharks. *Copeia*, 4: 1133-1145 pp.
- Obeso-Nieblas M, B Shirasago-Germán, J Garino-Rodríguez, E Perez-Lezama, H Obeso-Huerta y A Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en la Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995 – 2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 43(3): 559-567.
- Pittenger, L. J. 1984. Movements, distribution, feeding, and growth of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, at Catalina Island, California. M. S. Thesis, California State University, Long Beach, 83 pp.
- Pratt H. L. 1988. Elasmobranch gonad structure – a description and survey. *Copeia* 1988: 719–729.
- Pratt, H. L. y Otake, T. 1990. Recommendations for work needed to increase our knowledge of reproduction relative to fishery management NOAA Tech. Rep. NMFS, 90: 509-510.
- Pratt, H. L. y J. I. Castro, 1990. Shark reproduction: Parental investment and limited fisheries, and overview. *En: Discovering sharks. 1990. S H. Gruber (ed.) American littoral society, Highlands, N. J. pp. 56-60.*
<http://www.na.nmfs.gov/sharks/repro/reproprint.html>

- Ramírez, A. S. 2009. Variabilidad de la región control del ADN mitocondrial del tiburón angelito (*Squatina californica*) en el Golfo de California y la costa occidental de la península de Baja California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Silva-Santos J. 2012. Biología reproductiva del tiburón mamón pardo *Mustelus henlei* (Gill, 1863) en la costa Occidental de Baja California Sur. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). Tesis de Maestría en Ciencias. México. 19 pp.
- Standora, E. A., y Nelson, D. R. 1977. A telemetric study of the behavior of free-swimming Pacific angel sharks, *Squatina californica* Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 76:193–201.
- Stearns S. C. 1992. The Evolution of the Life Histories. Oxford Universtiy Press. Nueva York, Estados Unidos, 249 p.
- Stehmann M. F. W. 2002. Proposal of a maturity stages for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). Archive of Fishery and Marine Research. 50: 23 – 48.
- Sunyé, P. S., y Vooren, C. M. 1997. On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. Journal of Fish Biology, 50: 86–94.

- Taniuchi T., H. Tachikawa, M. Shimizu y Y. Nose. 1993. Geographical variations in reproductive parameters of shortspine spurdog in the North Pacific. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59: 45-51.
- Tyler C.R. y J. P. Sumpter. 1996. Oocyte growth and development in the teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. Vol 6: 287-318.
- Villavicencio-Garayzar, C.J. 1996. Aspectos poblacionales del angelito, *Squatina californica*, en Baja California, México. *Revista de investigación científica. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Serie Ciencias del mar. La Paz* 7(12): 15-21.
- Walker, T. 1992. Fishery simulation model for sharks applied to the gummy *Mustelus antarticus* from southern Australian waters. *Aus. J. Mar. Freshwater Res.* 43:195-212.
- Wourms, J.P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *Amer. Zool.*, 17: 379–410.
- Zayas, J. 1998. Biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina californica* Ayres, 1859 (Pisces: Squatinidae) en el Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 49 pp.