DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE CÁPSULAS DE HUEVO Y ASPECTOS DEL DESARROLLO EMBRIONARIO DE LAS RAYAS *Bathyraja brachyurops* Y *Bathyraja macloviana* EN LA PLATAFORMA BONAERENSE

Diego M. Vazquez^{1, 2}, Valeria Gabbanelli^{1, 3}, Juan M. Díaz de Astarloa^{1, 2} y Ezequiel Mabragaña^{1, 2}

¹Laboratorio de Biotaxonomía Morfológica y Molecular de Peces (BIMOPE), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP), Funes 3350, B7602AYL Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina correo electrónico: martin_vazquez_1991@hotmail.com
 ²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina
 ³Consejo Interuniversitario Nacional (CIN), Argentina

RESUMEN. En el presente trabajo se analiza la distribución y abundancia de cápsulas de huevo de las rayas *Bathyraja brachyurops* y *B. macloviana* en la plataforma continental bonaerense y el cañón submarino frente a Mar del Plata y se describen los estadios del desarrollo embrionario. Aunque la distribución, similar para ambas especies, se registró al sur de los 37° S a una profundidad de entre 84-251 m, se hallaron algunas cápsulas de *B. macloviana* hasta los 1.395 m. La mayor abundancia de *B. brachyurops* se registró entre 97-145 m y 251 m y la de *B. macloviana* a 94-105 m. Los resultados indican similares áreas de oviposición que coinciden con el frente de talud argentino y los bancos de vieira patagónica. Se obtuvieron cápsulas con embriones en distintas etapas de desarrollo. Las estructuras anatómicas, similares en ambas especies en las primeras etapas, mostraron diferencias de espinulación y pigmentación en los estadios finales. En ambas especies se evidenciaron estadios iniciales de desarrollo entre julio y septiembre. Los distintos estadios que se observaron en los embriones de *B. brachyurops* en julio sugieren oviposición en distintas épocas del año. Los de *B. macloviana* hallados en el mismo estadio en distintas estaciones y en distintos estadios en la misma estación sugieren un patrón de oviposición similar.

Palabras clave: Distribución, abundancia, Bathyraja, desarrollo embrionario, oviposición, Atlántico Sudoccidental.

DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF EGG CASES AND ASPECTS OF THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF SKATES *Bathyraja brachyurops* AND *Bathyraja macloviana* ON THE BUENOS AIRES CONTINENTAL SHELF

SUMMARY. In this work the distribution and abundance of egg cases of skates *Bathyraja brachyurops* and *B. macloviana* on the Buenos Aires continental shelf and the Mar del Plata submarine canyon are analyzed and stages of embryonic development described. Although distribution, similar for both species, was registered south of 37° S at 84-215 m depth, some cases of *B. macloviana* were found down to 1,395 m. The highest abundance of *B. brachyurops* was recorded between 97-145 m and 251 m and that of *B. macloviana* at 94-105 m. Results indicate similar oviposition areas that coincide with the Argentine break front and the Patagonian scallop banks. Cases with embryos in different stages of development were collected. The anatomical structures, similar for both species in the first stages, showed differences in spinulation and pigmentation in the final ones. In both species early stages of development were found

between July and September. The different stages observed in *B. brachyurops* embryos in July suggest oviposition at different times of the year. Those of *B. macloviana* found in the same stage in different seasons and in different stages in the same season suggest a similar oviposition pattern.

Key words: Distribution, abundance, Bathyraja, embryonic development, oviposition, Southwest Atlantic.

INTRODUCCIÓN

Las rayas del Género Bathyraja se distribuyen en latitudes templadas y templado-frías en aguas de plataforma y talud continental, llegando hasta las llanuras abisales (Stehmann, 1986). Se han descripto más de cincuenta especies, once de éstas habitan en el Océano Atlántico Sudoccidental (ASO) (Ebert v Compagno, 2007; Froese v Pauly, 2015). En la plataforma continental argentina (PCA) es el género mejor representado con un total de ocho especies, y constituyen una proporción dominante del descarte (bycatch) en pesquerías dirigidas hacia peces óseos (Buratti, 2004). En la actualidad están siendo cada vez más explotadas debido a la drástica caída en las poblaciones de peces óseos de interés comercial (Lasta et al., 1999; Colonello et al., 2002). Entre las especies más abundantes del género se destacan la raya de cola corta B. brachyurops (Fowler, 1910) y la raya espinosa *B. macloviana* (Norman 1937), las cuales están ampliamente distribuidas en el ASO desde 36° S hasta los 51° S y en un rango de profundidades entre 82-500 m para la primera y de 63-509 m para la segunda (Bellisio et al., 1979; Menni y Stehmann, 2000; Cousseau et al., 2007).

En los últimos años las capturas de rayas con fines comerciales han aumentado considerablemente en la PCA, de 761 t de desembarque anual en 1992, pasando por casi 27.000 t en 2008 hasta 16.003 t en 2013 (Sánchez *et al.*, 2011; Navarro *et al.*, 2014). Actualmente, existen dos mercados para las rayas. Uno asiático con preferencia por la raya hocicuda *Zearaja chilensis* (Guichenot 1848) (comercializada entera bajo el nombre de

"raya roja") y, en menor medida, el resto de las rayas en su conjunto, sin discriminación de especies, de las cuales sólo se comercializan las aletas ("raya blanca"). Por otra parte, existe un mercado europeo donde se venden las aletas sin preferencias por especie (Massa et al., 2004). Recientemente ha comenzado a comercializarse por separado, bajo el nombre de "raya pintada", la especie Atlantoraja castelnaui (Miranda Ribeiro, 1907) (Patrucco et al., 2011). Esto sitúa a las rayas en una posición crítica dado que cada especie posee características biológicas y ecológicas diferentes. Junto con Z. chilensis, B. brachvurops es una de las especies más explotadas en las pesquerías de altura en aguas argentinas (García de la Rosa et al., 2000). Si bien se han llevado a cabo numerosos estudios en la última década (Mabragaña et al., 2005; Belleggia et al., 2008; Paesch y Oddone, 2009; Scenna, 2011), la información sobre las especies de este género en la PCA es fragmentaria y se conoce poco sobre aspectos reproductivos tales como áreas de oviposición y cría, lo que resulta fundamental para implementar planes de manejo y conservación adecuados.

En cuanto al desarrollo embrionario en condrictios ovíparos, como es el caso de todas las rayas (Rajidae), se han descripto y comparado las cápsulas de 21 especies en el Atlántico Sudoccidental (Mabragaña *et al.*, 2011) y se ha documentado la duración del período de incubación para *Sympterygia acuta* Garman 1877 (Mabragaña *et al.*, 2015). Caldeira Brant (2003) realizó una descripción detallada de estadios del desarrollo embrionario para *S. acuta*. Luer *et al.* (2007) proveen la primera descripción completa del desarrollo embrionario de un batoideo con una línea temporal, utilizando como modelo a *Raja eglanteria* Bosc 1800. En cuanto a los embriones de las dos

especies del Género Bathyraja analizadas, B. brachyurops y B. macloviana, Scenna (2011) presenta una breve descripción de algunos estadios del desarrollo de ambas. Sin embargo, no se conocen hasta la actualidad estudios detallados del desarrollo embrionario en estas especies. Más aún, en el marco del Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Condrictios (PANtiburones), ha surgido la necesidad de profundizar los estudios para conocer la estacionalidad reproductiva y parámetros biológicos con el fin de elaborar modelos demográficos, delimitar espacial y temporalmente áreas sensibles (apareamiento, nacimiento y cría), obtener estimadores de fecundidad/fertilidad, longitud de nacimiento y proporción de sexos al nacer mediante estudios en cautiverio de especies ovíparas (Colonello *et al.*, 2011).

En este marco, los objetivos del presente trabajo fueron: a) analizar la distribución y abundancia de las cápsulas de huevos de *B. brachyurops* y *B. macloviana* en la plataforma bonaerense (PB) y cañón submarino frente a Mar del Plata y b) describir morfológicamente estadios del desarrollo embrionario en estas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta y mantenimiento de las cápsulas

Las muestras provinieron principalmente de campañas de investigación realizadas por el Buque Oceanográfico Puerto Deseado (BOPD) entre 2009 y 2014 en PB (36° S-41° S) entre los 50 y 200 m de profundidad, aproximadamente. Además, se consideraron datos provenientes del talud continental a la altura del cañón de Mar del Plata (de 200 a 3.447 m), ubicado alrededor de los 38° S (Figura 1). Muestras adicionales se obtuvieron de buques comerciales (BC). Los meses muestreados comprendieron marzo, julio, agosto, septiembre y noviembre. Las muestras se obtuvieron con una red camaronera de arrastre de fondo

(mallero en las alas = 50 mm, mallero en el copo = 20 mm, distancia entre alas = 4 m y apertura vertical = 1 m). En algunas ocasiones también se utilizó una red de dimensiones mayores (mallero en las alas = 135 mm, mallero en el copo = 60 mm, distancia entre alas = 10 m y apertura vertical = 3,7 m) y dos rastras (apertura horizontal de 0,6 y 0,8 m). El tiempo de arrastre varió entre 20 y 30 min para cada lance y la velocidad de arrastre entre 1,5 a 3 nudos (dependiendo de las condiciones climáticas). Se realizó un total de 122 lances de pesca: 63 en el cañón submarino y 59 en la PB, desde los 50 m hasta los 3.447 m. Para cada lance se registró fecha, latitud, longitud y profundidad. Las muestras colectadas se almacenaron congeladas hasta su posterior análisis en laboratorio.

Identificación taxonómica de las cápsulas

Para cada una de las cápsulas se registró su longitud total (sin considerar los cuernos) y su ancho máximo. Ellas fueron asignadas a su correspondiente especie siguiendo a Mabragaña *et al.* (2011). Una porción de músculo se extrajo de cada embrión para futuros estudios moleculares. Las cápsulas fueron fijadas en formol al 4% y luego almacenadas en alcohol al 70%.

Análisis de la distribución y abundancia

Para cada lance se registró el número de cápsulas por especie. Para describir los patrones de distribución de cada especie se tuvieron en cuenta tanto las campañas efectuadas por el BOPD como los registros de BC.

Para estimar la abundancia de cada una de las especies solo se tuvieron en cuenta los datos obtenidos de las campañas efectuadas por el BOPD a partir de redes de arrastre. La abundancia relativa de las cápsulas de huevo de las distintas especies fue estimada mediante el método del área barrida (Alverson y Pereira, 1969), expresándose como cápsulas por milla náutica cuadrada (cáps mn⁻²). En cada caso, el área fue calculada como $v \times t \times t$

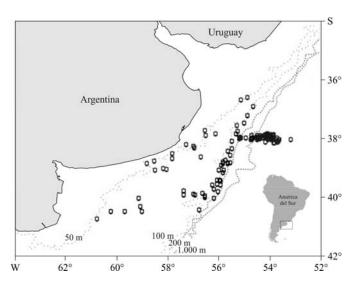


Figura 1. Mapa del área de estudio que muestra la localización de las estaciones de pesca donde se obtuvieron las cápsulas de huevo de *Bathyraja brachyurops* y *B. macloviana* para analizar su distribución y abundancia.

Figure 1. Map of the study area that shows the location of the fishing stations where egg cases of Bathyraja brachyurops and B. macloviana were obtained to analyze their distribution and abundance.

ah, donde *v* y *t* representan la velocidad y duración del arrastre respectivamente y *ah* la apertura horizontal de la red.

Caracterización de estadios del desarrollo y estimación de época/s de oviposición

Las cápsulas se abrieron utilizando una tijera por el extremo posterior evitando dañar el contenido. Se registró la longitud del embrión, el ancho de disco, el diámetro del saco vitelino externo e interno en caso de estar presente. Se asignó un estadio del desarrollo de acuerdo con lo propuesto por Caldeira Brant (2003), que propone un total de 35 estadios (los primeros 17, microscópicos) y con Luer et al. (2007), quienes agrupan eventos del desarrollo en cuatro estadios. Ambas escalas consideran diferentes características de los embriones, con lo cual se complementan entre sí. Para esto se utilizaron caracteres morfológicos tales como: arcos branquiales, filamentos branquiales, esbozos y pliegues de las aletas, ojos, espiráculos, pigmentación y espinulación. Se realizó una descripción de cada uno de los embriones, los cuales se fotografiaron con cámara digital y cámara adosada a lupa binocular (Marca Biotraza) cuando el tamaño era pequeño. Se estimaron las posibles épocas de oviposición para cada especie a partir de la fecha de colecta del material, recurriendo a datos bibliográficos previos sobre desarrollo en otras especies.

RESULTADOS

Distribución y abundancia

En el 50,8% de los lances efectuados en PB se registraron cápsulas de huevos, mientras que en el cañón sólo el 4,9% resultó positivo. Se colectaron 49 cápsulas de *B. brachyurops* y 94 de *B. macloviana* (Figura 2). Del total de cápsulas colectadas, el 39% de las de *B. brachyurops* presentaron embriones, mientras que en *B. macloviana* el porcentaje fue de 17%. Las cápsulas de *B. brachyurops* provinieron de 18 lances efectuados entre 37° 12,7' S y 40° 26' S y las de *B. macloviana* se colec-

taron en 30 lances ubicados entre 37° 12,7' S y 40° 29,9' S. Las cápsulas de *B. brachyurops* fueron encontradas en profundidades entre 84 y 251 m, mientras que las de *B. macloviana* se colectaron entre 84 y 201 m. De esta última especie, se encontraron además tres cápsulas a 529, 1.006 y 1.395 m en la zona del cañón submarino ubicado frente a Mar del Plata, mientras que para *B. brachyurops* no se encontraron cápsulas en dicha zona (Figura 3 A y B). *B. brachyurops* presentó por lo tanto una frecuencia de ocurrencia (FO) nula en el cañón, mientras que este valor para *B. macloviana* fue de 4,9. En la PB, las FO para *B. brachyurops* y *B. macloviana* fueron de 29 y 44%, respectivamente.

Para *B. brachyurops* se obtuvieron lances con densidades entre 211 y 1.852 cáps mm⁻², encontrándose las mayores densidades a 37° 12,7' S-97 m de profundidad, a 37° 59,7' S-251 m y entre 39° 33' S y 40° 2,4' S en un rango de profundidades entre 94 y 145 m (Figura 4 A). *B. macloviana* presentó densidades entre 578 y 5.553 cáps mm⁻². Las mayores densidades de cápsulas fueron halladas entre 39° 34,3' S y 40° 26' S en un rango de profundidades entre 94 y 105 m (Figura 4 B).

Caracterización de estadios del desarrollo

Se registró un total de 19 embriones para *B. brachyurops* y 16 para *B. macloviana*. Sólo pudieron caracterizarse 12 para cada especie ya que los restantes correspondieron a estadios del desarrollo iniciales, que no pueden observarse a simple vista (Tabla 1).

A continuación, se presenta una descripción de los eventos más significativos del desarrollo embrionario para las dos especies consideradas. Las primeras etapas son descriptas en conjunto dado que no se observaron diferencias significativas entre ambas especies. En la última etapa del desarrollo se observaron diferencias en relación a la pigmentación corporal y patrón de espinas.

Al inicio del desarrollo (estadio < 17 de Caldeira y I de Luer) se observa un saco vitelino externo (SVE) de gran tamaño, sin rastros visi-

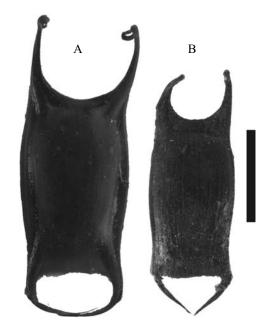


Figura 2. Cápsulas de huevo de *Bathyraja brachyurops* (A) y *B. macloviana* (B) de la plataforma continental bonaerense. La escala corresponde a 5 cm.

Figure 2. Egg cases of Bathyraja brachyurops (A) and B. macloviana (B) from the Buenos Aires continental shelf. The scale corresponds to 5 cm.

bles de embrión ya que aún éste es diminuto y sólo se puede observar mediante microscopio óptico. Los primeros estadios (19 a 23, III) muestran al embrión en crecimiento con un pedúnculo vitelínico amplio que lo sostiene. Se diferencian las vesículas ópticas y posteriormente los cálices ópticos; seis pares de arcos faríngeos son visibles, inicialmente abiertos hacia el vientre sin formar una cavidad y luego cerrados ventralmente. La boca aún no se ha formado. Se observan pequeñas crestas pectorales que constituyen los primordios de las aletas pectorales (Figuras 5 A y 6 A).

En una etapa posterior (24 a 29, III y IV) ya se diferencian las aletas pares, aunque aún no se han desarrollado completamente; las aletas dorsales están aún unidas pero comenzando a diferenciarse una de otra. De los cinco pares de arcos branquiales emergen pequeños filamentos. Comienza la formación de la boca, que está terminando de cerrarse posteriormente. En la cola se observa un

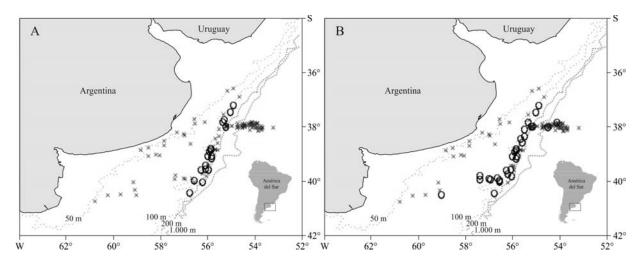


Figura 3. Distribución de cápsulas de huevo de *Bathyraja brachyurops* (A) y *B. macloviana* (B) en la plataforma continental bonaerense. Los círculos vacíos indican lances positivos; las cruces representan los lances en los que no se reportaron capturas.

Figure 3. Bathyraja brachyurops (A) and B. macloviana (B) egg cases distribution on the Buenos Aires continental shelf. The empty circles indicate positive trawls; the crosses represent those in which no catches were reported.

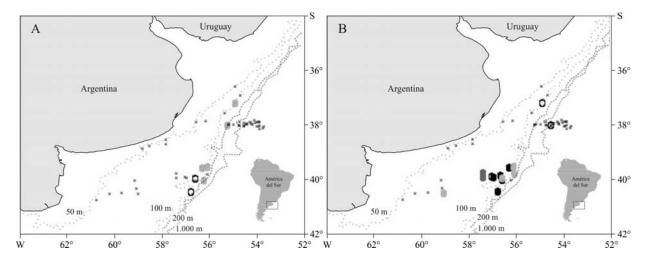


Figura 4. Abundancia relativa de cápsulas de huevo de *Bathyraja brachyurops* (A) y *B. macloviana* (B) en la plataforma continental bonaerense. ×: 0, círculos vacíos: 1-1.000, círculos gris claro: 1.000-2.000, círculos gris oscuro: 2.000-3.700 y círculos negros: > 3.700. Los valores se expresan como cápsulas de huevo por milla náutica cuadrada.

Figure 4. Relative abundance of egg cases of Bathyraja brachyurops (A) and B. macloviana (B) on the Buenos Aires continental shelf. ×: 0, empty circles: 1-1,000, light gray circles: 1,000-2,000, dark gray circles: 2,000-3,700 and black circles: > 3,700. Values are expressed as egg cases per square nautical mile.

velo o membrana dorso-ventral en todo su recorrido, con la cloaca en formación. El SVE está iniciando el proceso de vascularización. Hacia el

final de esta etapa, las aletas pectorales en su extremo anterior aún no se han unido a la zona cefálica. Las aletas pélvicas están divididas en un

Tabla 1. Estadios de desarrollo que se hallaron en *Bathyraja brachyurops* y *B. macloviana* en los distintos meses muestreados. Los números indican la cantidad de embriones encontrados. Los estadios se basan en Caldeira Brant (2003) y Luer *et al.* (2007). LT: longitud total (mm), AD: ancho de disco (mm).

Table 1. Stages of development found in Bathyraja brachyurops and B. macloviana in the different months sampled. The numbers indicate the amount of embryos found. The stages are based on Caldeira Brant (2003) and Luer et al. (2007). LT: total length (mm), AD: disc width (mm).

Caldeira Brant (2003)	Luer et al. (2007)	Rango de LT	Rango de AD	Mar.	Jul.	Ago.	Sep.	Total
Bathyraja brachyurops	(n = 19)							
< 17	I	-	-		3	1	3	7
23	III	21,4	< 5		1			1
24/25	III	23	< 5			1		1
25	III	30,5	< 5			1		1
28/29	IV	58,3	11,4		1			1
29	IV	59,8-62,9	11,5-12,3		2			2
30	IV	70,3	20,4		1			1
32/33	IV	90,2-92,9	26,2-26,8		3			3
33/34	IV	108,4	39,5		1			1
35	V	155,5	82,5			1		1
Bathyraja macloviana ((n = 16)							
< 17	I	-	-		3	1		4
19	III	9,23	< 5		1			1
26	IV	34,3-35,7	4,2-5,3		2			2
27	IV	40	5		1			1
29	IV	65,9	15,5	1				1
32/33	IV	95	33,3			1		1
33	V	101	42			1		1
33/34	V	100,8-128,7	38,9-54,8	1		1		2
34/35	V	122,1-131,1	55,8-65,3	1		1		2
35	V	135	71,6			1		1

lóbulo anterior y otro posterior, bien diferenciados. De éste último se desprende una prolongación redondeada que constituye el primordio de los cláspers en machos. Las aletas dorsales se separan completamente. En todas las aletas los radios son visibles. Los filamentos branquiales alcanzan su longitud máxima. La boca se torna triangular y junto a las narinas adquieren la forma del neonato. En esta etapa la cloaca ya se ha formado. Los globos oculares adquieren progresivamente más pigmentación oscura (Figuras 5 B, C y 6 B).

En la etapa subsiguiente del desarrollo (30 a 32, IV), las aletas pectorales se fusionan completamente a la zona cefálica. Los filamentos branquiales se acortan, comenzando el proceso de reabsorción. El aro de pigmentación ocular se engrosa. Comienza a formarse el saco vitelino interno (SVI) y se hacen visibles los espiráculos próximos a los ojos (Figuras 5 D, 6 C y D).

En la última etapa del desarrollo (33 a 35, V), el embrión presenta la forma típica de una raya, con un disco perfectamente formado, cinco pares de aberturas branquiales ventrales, boca y narinas ventrales iguales al neonato y pigmentación total de los globos oculares. Los filamentos branquiales han sido reabsorbidos por completo. Los cláspers sufren un alargamiento en los machos. El SVI comienza a aumentar de tamaño a medida que el SVE se va reabsorbiendo hasta que desaparece. En estos estadios aparecen tanto la pigmentación corporal como la espinulación (patrón de espinas), las cuales difieren significativamente entre las dos especies analizadas.

En B. macloviana, los primeros signos de pigmentación se dan en la zona central del dorso en forma de manchas marrón claro, muy débil. Progresivamente, la pigmentación se torna más fuerte en la zona central y aparecen pequeñas manchas blancas circulares por todo el disco. Posteriormente, se establece un color marrón claro homogéneo con pequeños puntos blancos difusos en el disco y se destacan dos manchas de mayor tamaño por delante y hacia afuera con respecto a la axila anterior de las aletas pélvicas, en el tercio posterior del disco. En cuanto a la espinulación, aparecen sucesivos desgarros triangulares de la piel en la cola, que constituyen los primordios de las espinas y que van desde la línea media pectoral hasta el inicio de la primera aleta dorsal. En el margen interno de cada ojo puede verse un par de primordios de espinas y en la línea media del disco, a cada lado de la hilera central, otro primordio (escapular). Finalmente, estos primordios se transforman en verdaderas espinas conformando el patrón del neonato: un par de fuertes espinas en el margen ocular interno (oculares), otro par a cada lado de la hilera de espinas, a la altura de la línea media de las aletas pectorales (escapulares), la línea central con 29 espinas más dos interdorsales y la totalidad de la superficie corporal cubierta por espinas de pequeño tamaño (Figura 5 E-I).

En *B. brachyurops*, también aparecen los primeros puntos iniciales de coloración, más evidentes en la zona central. Hacia el final del desarrollo la superficie dorsal presenta un color marrón oscuro, con varias manchas circulares blancas

dispersas en el disco. En relación a la espinulación, la cola también presenta inicialmente una hilera de rasgaduras de la piel que constituyen primordios de las espinas. El patrón final consiste de dos espinas fuertes en la línea media a la altura de la zona escapular, 18 en la zona caudal (17 más una interdorsal) y toda la superficie corporal cubierta de pequeñas espinas, las cuales son menos abundantes en el margen posterior del disco (Figura 6 E-H).

Grado de desarrollo en relación a la fecha de colecta

De los meses muestreados, se registraron embriones en marzo, julio, agosto y septiembre, no se encontraron en mayo y noviembre. Se consideró que una cápsula cuyo embrión se encuentra en un estadio inicial ha sido liberada recientemente. Para *B. brachyurops* se encontraron embriones en los meses de julio, agosto y septiembre. Embriones en estadios iniciales (< 17) fueron encontrados en los tres meses muestreados. A su vez, tanto en julio como en agosto se encontraron embriones en diferentes estadios. Para *B. macloviana* se registraron embriones en los meses de marzo, julio y agosto. Estadios iniciales (< 17), intermedios y avanzados se encontraron en julio y agosto.

DISCUSIÓN

Distribución y abundancia

En los últimos años las capturas de rayas han aumentado considerablemente en la PCA (Navarro *et al.*, 2014), debido principalmente al *bycatch* obtenido de las pesquerías de peces óseos (Colonello *et al.*, 2002). Como se ha mencionado en la introducción, *B. brachyurops* y *B. macloviana* se distribuyen ampliamente en el ASO. Es necesario profundizar los estudios sobre aspectos reproduc-

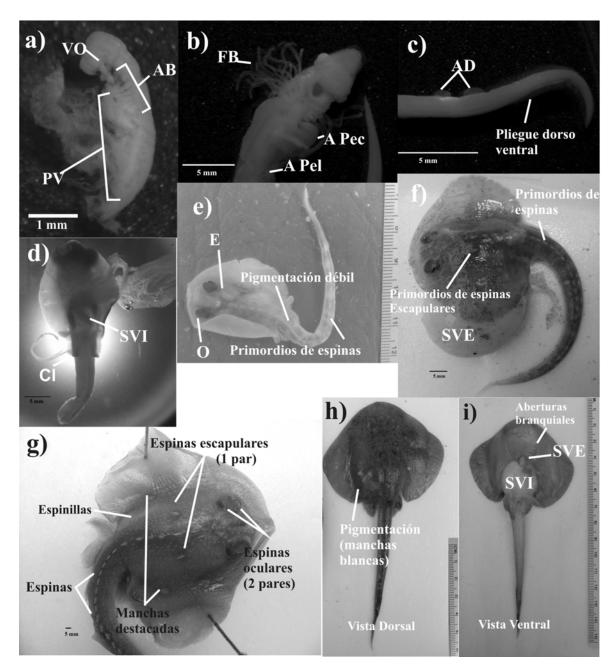


Figura 5. Estadios de desarrollo que se encontraron en *Bathyraja macloviana*, 19 III (A), 26 III (B), 27 IV (C), 29 IV (D), 32/33 IV (E), 33 V (F), 34/35 V (G) y 35 V (H e I). AB: arcos branquiales, PV: pedúndulo vitelínico, VO: vesículas ópticas, A Pec: aletas pectorales, A Pel: aletas pélvicas, FB: filamentos branquiales, AD: aletas dorsales, Cl: cláspers, SVI: saco vitelino interno, E: espiráculos, O: ojos, SVE: saco vitelino externo.

Figure 5. Stages of development found in Bathyraja macloviana, 19 III (A), 26 III (B), 27 IV (C), 29 IV (D), 32/33 IV (E), 33 V (F), 34/35 V (G) and 35 V (H and I). AB: gill arches, PV: yolk peduncle, VO: optic vesicles, A Pec: pectoral fins, A Pel: pelvic fins, FB: gill filaments, AD: dorsal fins, Cl: claspers, SVI: internal yolk sac, E: spiracles, O: eyes, SVE: external yolk sac.

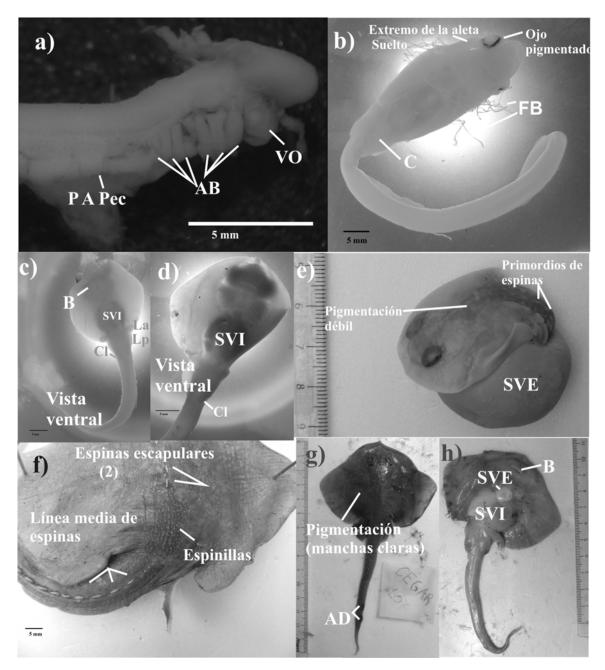


Figura 6. Estadios de desarrollo que se encontraron en *Bathyraja brachyurops*, 23 III (A), 28/29 IV (B), 30 IV (C), 32/33 IV (D), 33/34 IV (E), y 35 V (F-H). AB: arcos branquiales, P A Pec: primordios de las aletas pectorales, VO: vesículas ópticas, C: cloaca, FB: filamentos branquiales, B: boca, Cl: cláspers, La: lóbulo anterior de la aleta pélvica, Lp: lóbulo posterior de la aleta pélvica, SVI: saco vitelino interno, SVE: saco vitelino externo, AD: aletas dorsales.

Figure 6. Stages of development found in Bathyraja brachyurops, 23 III (A), 28/29 IV (B), 30 IV (C), 32/33 IV (D), 33/34 IV (E) y 35 V (F-H). AB: gill arches, P A Pec: primordiums of the pectoral fins, VO: optic vesicles, C: cloaca, FB: gill filaments, B: mouth, Cl: claspers, La: anterior lobe of the pelvic fin, Lp: posterior lobe of the pelvic fin, SVI: internal yolk sac, SVE: external yolk sac, AD: dorsal fins.

tivos y de historia de vida de estas especies en la PCA. La identificación de cápsulas de huevo bentónicas puede proporcionar información muy valiosa en cuanto a la distribución y biología reproductiva de las especies (época de oviposición, fecundidad, fertilidad y áreas de cría), lo que resulta crucial para la conservación de las mismas. El presente trabajo constituye una aproximación inicial a la descripción de la distribución y abundancia de cápsulas que depositan estas especies, en el sector de la PB comprendido entre 50 y 200 m de profundidad y en el cañón submarino frente a Mar del Plata.

Las cápsulas de B. macloviana y B. brachyurops presentaron distribuciones similares y coincidieron en gran medida con el patrón de distribución conocido de cada una de las especies. En el caso de B. macloviana, aunque la distribución conocida es a partir de los 63 m, entre esta profundidad y 84 m no se registraron cápsulas, por lo que las zonas menos profundas no serían sitios de oviposición al menos en PB. Además, las cápsulas encontradas a 529, 1.006 y 1.395 m indicarían que esta especie es capaz de alcanzar aguas del talud para realizar la oviposición. En el caso de B. brachyurops, la distribución de sus cápsulas estuvo limitada a aguas de plataforma, no registrándose más allá de los 251 m. El hecho de haber realizado un número alto de lances en el cañón submarino frente a Mar del Plata y que no se hayan registrado cápsulas en los mismos sugeriría que esta especie no utiliza esta área como zona de oviposición, y prefiere aguas de plataforma, menos profundas.

En cuanto a las densidades, *B. macloviana* presentó valores mayores en comparación con los hallados para *B. brachyurops*. La mayor densidad registrada para la primera especie fue de 5.553 cáps mn⁻² mientras que para la segunda fue de 1.852 cáps mn⁻². Sin embargo, estos valores están muy por debajo de los encontrados para otras especies del Género *Bathyraja* (Hoff, 2010). Por otra parte, estas especies presentan una distribución de cápsulas que se superpone geográfica-

mente, lo que podría indicar áreas de oviposición similares. Mabragaña et al. (2011) hallaron hembras de ambas especies portando huevos sólo en aguas de la Patagonia en un rango de 106-144 m para B. macloviana y de 104-137 m para B. brachyurops. Es por esto que el rango de profundidades de 90-150 m hallado en el presente trabajo resulta muy importante para la oviposición de estas dos especies. De hecho, en este rango se encuentra el frente de talud argentino y los bancos densos de vieira patagónica (Zygochlamys patagonica), desde 38° 30' S hasta 43° S aproximadamente (Acha et al., 2004). Los frentes marinos son zonas de alta productividad biológica, tanto primaria como secundaria (Olson y Backus, 1985), por lo que constituyen áreas de gran disponibilidad de alimento. Los resultados del presente trabajo sustentan la idea de que la zona del frente de talud argentino, y en particular los bancos de vieira Z. patagonica, serían importantes para realizar la oviposición de las dos especies en cuestión, y esto podría ser atribuido probablemente a la gran disponibilidad de alimento que obtendrían los neonatos al eclosionar. Lucifora et al. (2012) analizaron los patrones de distribución de la diversidad de condrictios en el Atlántico Sudoccidental y concluyeron que la diversidad es mayor en las zonas de frentes del Mar Argentino en relación a otros sitios. Los resultados del presente trabajo serían por tanto coincidentes con los de Lucifora et al. (2012). Según Acha et al. (2004), los frentes marinos deben ser reconocidos como estructuras oceanográficas clave para entender las estrategias tanto de alimentación como reproductivas y también los patrones migratorios de las poblaciones locales, enfatizando en mejorar la interacción de procesos biológicos y físicos.

Caracterización de los estadios del desarrollo

El estudio del desarrollo embrionario en condrictios resulta dificultoso dadas sus particulares características reproductivas y se realiza a partir de ejemplares mantenidos en cautiverio (Luer *et al.*,

2007). Dado que las especies de *Bathyraja* habitan aguas de profundidad, resulta muy dificil mantenerlas en cautiverio en condiciones similares a las de su hábitat natural. Para describir el desarrollo en estas especies una posibilidad consiste en analizar y caracterizar los embriones encontrados en cápsulas extraídas del fondo marino. En el presente trabajo pudieron observarse embriones en distintas etapas del desarrollo en las dos especies analizadas (19 en B. brachyurops y 16 en B. macloviana), identificándose varios de los estadios propuestos por Caldeira Brant (2003) y Luer et al. (2007). En todos los casos se encontró un solo embrión en desarrollo por cápsula, condición que suele ser la predominante, aunque también se ha documentado poliembrionía de hasta cinco embriones por cápsula en rayas de gran tamaño (Ishiyama, 1958; Hitz, 1964). No fue posible conocer con exactitud el tiempo de desarrollo de cada embrión ya que no se conoce la duración del período de incubación para estas especies.

Al comparar los embriones de ambas especies en las primeras etapas del desarrollo, se observó un orden de aparición de estructuras anatómicas similar que siguió la siguiente secuencia: vesículas ópticas y arcos branquiales, primordios de aletas pares, boca, primordios de aletas dorsales, copas ópticas y filamentos branquiales, espiráculos y cloaca, globo ocular pigmentado y narinas y, por último, cláspers. Esto se ha visto también en las primeras etapas del desarrollo embrionario en otras especies de rayas (Caldeira Brant, 2003; Luer et al., 2007). Las principales diferencias entre las dos especies se observaron en los estadios finales, principalmente en referencia a la espinulación y pigmentación. Tanto el patrón de espinulación como el de pigmentación encontrados en los embriones más longevos de ambas especies coincide con lo descripto por Cousseau et al. (2007) para individuos juveniles y adultos. Tanto la espinulación como la pigmentación serían, por tanto, útiles para identificar y diferenciar neonatos de estas especies lo que adquiere importancia en el contexto de identificar posibles áreas de cría. De

hecho, en especies del género *Psammobatis* se ha visto que el patrón de espinulación de los neonatos no es coincidente con el de los adultos, haciendo más difícil su identificación (Mabragaña, 2007).

En cuanto a las tallas observadas, los embriones de *B. brachyurops* oscilaron entre 21,4 y 155,5 mm de longitud total (LT). La LT de nacimiento calculada para esta especie es de 154 mm en hembras y 157 mm en machos (Arkhipkin *et al.*, 2008), por lo cual los individuos en estadios avanzados encontrados en el presente trabajo estarían próximos a la eclosión. En *B. macloviana*, el rango de tallas estuvo entre 9,23 y 135 mm. La LT de nacimiento estimada para ambos sexos en *B. macloviana* es de 104 mm (Bücker, 2006), por lo que el presente trabajo sugeriría una mayor talla de eclosión para esta especie.

El ciclo reproductivo de los condrictios ovíparos depende de varios factores, siendo el hábitat y las variables ambientales los más importantes. Wourms (1977) señala la existencia de tres tipos de ciclos reproductivos en elasmobranquios: 1) reproducción continua a lo largo de todo el año, 2) ciclos reproductivos anuales parcialmente definidos con uno o dos picos de actividad, y 3) ciclos anuales o bienales definidos. Las especies costeras suelen tener ciclos reproductivos estacionales (Hamlett y Kobb, 1999; Mabragaña et al., 2002; 2015). Las especies de aguas profundas, como las consideradas en este trabajo, pueden depositar cápsulas ováricas durante todo el año; esta falta de estacionalidad estaría explicada debido a menores variaciones del ambiente (Hamlett y Kobb, 1999; Ruocco et al., 2006).

En el presente trabajo, tanto en *B. brachyurops* como en *B. macloviana* se encontraron cápsulas con embriones en estadios iniciales del desarrollo entre julio y septiembre. Además, *B. brachyurops* presentó todos los estadios en época invernal (entre julio, agosto y septiembre). Embriones en estadios avanzados de *B. macloviana* se registraron en marzo y agosto. Estos resultados sugerirían un ciclo reproductivo continuo o asincrónico para ambas especies dada la presencia de distin-

tos estadios en un mismo mes y la presencia de un mismo estadio en distintos meses. Esto es concordante con lo que plantea Scenna (2011), quien sugiere que estas especies tendrían un ciclo reproductivo continuo a lo largo del año.

Estas observaciones constituyen las primeras aproximaciones en cuanto a ciclos reproductivos basadas en el análisis del grado de desarrollo embrionario en cápsulas del bentos. Sería deseable contar con un mayor número de muestras y cubrir la totalidad de los meses del año, con el fin de poder confirmar dicha modalidad reproductiva, relacionando esta información con las épocas donde se han encontrado hembras maduras portando cápsulas. Es necesario llevar a cabo estudios en cautiverio para conocer la duración del período de incubación en las diferentes especies —así como el tiempo que transcurre entre cada estadio— con el fin último de aportar parámetros para contribuir a la conservación de las mismas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la tripulación del BO "Puerto Deseado" (CONICET) por la ayuda brindada en la colección de muestras. También a las Dras. C. Bremec y L. Schejter por brindar muestras de buques comerciales. Al Dr. M. Delpiani, Dr. D. Bruno y Lic. N. Lajud por su colaboración en la colección de muestras provenientes de buques de investigación. Por último, se agradece a dos revisores anónimos cuyas valiosas sugerencias mejoraron notablemente este trabajo. Esta investigación fue parcialmente financiada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, PIP CONICET 11220130100339, Agencia Nacional de Promoción Científica, PICT-2014-0665, Fondo iBOL Argentina y Universidad Nacional de Mar del Plata, EXA669/14. El Lic. Vazquez posee una beca doctoral otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

BIBLIOGRAFÍA

- ACHA, E.M., MIANZÁN, H.W., GUERRERO, R.A., FAVERO, M. & BAVA, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. J. Marine Syst., 44: 83-105.
- ALVERSON, D.L. & PEREYRA, W.T. 1969. Demersal fish explorations in the northeastern Pacific Ocean An evaluation of exploratory fishing methods and analytical approaches to stock size and yield forecasts. J. Fish. Res. Board Canada, 26: 1985-2001.
- ARKHIPKIN, A.I., BAUMGARTNER, N., BRICKLE, P., LAPTIKHOVSKY, V.V., POMPERT, J.H.W. & SHCHERBICH, Z.N. 2008. Biology of skates *Bathyraja brachyurops* and *B. griseocauda* in waters around the Falkland Islands, Southwest Atlantic. ICES J. Mar. Sci., 50: 81-92.
- Belleggia, M., Mabragaña, E., Figueroa, D.E., Scenna, L.B., Barbini, S.A. & Díaz de Astarloa, J.M. 2008. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. Sci. Mar., 72 (4): 701-710.
- Bellisio, N.B., López, R.B. & Torno, A. 1979. El Mar Argentino. En: Peces Marinos Patagónicos (Ministerio de Economía, Secretaría de Estado de Intereses Marítimos, Subsecretaría de Pesca): 2-6. Codex S.A., Buenos Aires.
- BÜCKER, A. 2006. Age and growth of skates of the genus *Bathyraja* in Argentina. Tesis de Maestría, Universidad de Bremen, 56 pp.
- BURATTI, C.C. 2004. Fauna acompañante de la merluza (*Merluccius hubbsi*) en la zona común de pesca argentino-Uruguaya y Mar argentino hasta 41°S, en 1994, 1999 y 2001. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 10/2004, 90 pp.
- CALDEIRA BRANT, F. 2003. Morfologia e Biometria do desenvolvimento embrionário da raia *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Elasmobranchii, Rajidae). Tesis de Maestría, Univer-

- sidad Federal de Río Grande, 86 pp.
- COLONELLO, J.H., FIGUEROA, D.E. & COUSSEAU, M.B. 2011. Análisis de la información producida en Argentina sobre la biología de peces cartilaginosos. En: Wöhler, O.C., Cedrola, P. & Cousseau, M.B. (Eds.). Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional. Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires: 101-113.
- COLONELLO, J.H., MASSA, A.M. & LUCIFORA, L.O. 2002. Composición de la captura de rayas del buque palangrero "Sureste 501" en el norte del Mar Argentino. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N°107/2002, 13 pp.
- Cousseau, M.B., Figueroa, D.E., Díaz de Astarloa, J.M., Mabragaña, E. & Lucifora, L.O. 2007. Rayas, chuchos y otros batoideos del Atlántico Sudoccidental (34° S-55° S). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 102 pp.
- EBERT, D.A. & COMPAGNO, L.J.V. 2007. Biodiversity and systematics of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). Environ. Biol. Fish., 80 (2-3): 111-124.
- FROESE, R. & PAULY, D. [base de datos en línea; actualizado en abril 2015] FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. [Consulta: 7 agosto 2015].
- GARCÍA DE LA ROSA, S.B., SÁNCHEZ, F. & PRENSKI, L.B. 2000. Rayas, pesca de altura. En: BEZZI, S., AKSELMAN, R. & BOSCHI, E.E. (Eds.). Síntesis del estado de la pesquería marítima argentina y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con la actualización de 1999. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 295-308.
- HAMLETT, W.C. & KOOB, T.J. 1999. Female reproductive systems. En: HAMLETT, W.C. (Ed.). Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranchs fishes: Johns Hopkins University Press, Baltimore: 398-443.

- HITZ, C.R. 1964. Observations on egg cases of the big skate *Raja binoculata* (Girard) found in Oregon coastal waters. J. Fish. Res. Board. Can., 2: 851-854.
- HOFF, G.R. 2010. Identification of skate nursery habitat in the eastern Bering Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 403: 243-254.
- ISHIYAMA, R. 1958. Studies on the rajid fishes (Rajidae) found in the waters around Japan. J. Shimonoseki Coll. Fish., 7: 191-394.
- LASTA, C., RUARTE, C., CAROZZA, C. & JAUREGUIZAR, A. 1999. Ordenamiento pesquero en el ecosistema costero bonaerense. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 25/1999, 27 pp.
- LUCIFORA, L.O., GARCÍA, V.B., MENNI, R.C. & WORM, B. 2012. Spatial patterns in the diversity of sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. Biodivers. Conserv., 21 (2): 407-419.
- LUER, C.A., WALSH, C.J., BODINE, A.B. & WYFFELS, J.T. 2007. Normal embryonic development in the clear nose skate, *Raja eglante-ria*, with experimental observations on artificial insemination. Environ. Biol. Fish., 80: 239-255.
- MABRAGAÑA, E. 2007. Las rayas del género *Psammobatis* de la Plataforma Argentina: Biología y Ecología. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 178 pp.
- MABRAGAÑA, E., GIBERTO, D.A. & BREMEC, C.S. 2005. Feeding ecology of *Bathyraja macloviana* (Rajiformes: Arhynchobatidae): a polychaete-feeding skate from the south-west Atlantic. Sci. Mar., 69 (3): 405-413.
- MABRAGAÑA, E., LUCIFORA, L.O. & MASSA, A.M. 2002. The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the south-west Atlantic. J. Fish Biol., 60: 951-967.
- Mabragaña, E., Lucifora, L.O., Corbo, M. de L. & Díaz de Astarloa, J.M. 2015. Seasonal reproductive biology of the big nose fanskate *Sympterygia acuta* (Chondrichthyes, Rajidae). Estuar. Coast., 38 (5): 1466-1476.

- MABRAGAÑA, E., FIGUEROA, D.E., SCENNA, L.B., DÍAZ DE ASTARLOA, J.M., COLONELLO, J.H. & DELPIANI, G. 2011. Chondrichthyan egg cases from the South-west Atlantic Ocean. J. Fish. Biol., 79: 1261-1290.
- MASSA, A.M., LUCIFORA, L.O. & HOZBOR, N.M. 2004. Condrictios de las regiones costeras bonaerense y uruguaya. En: SÁNCHEZ, R.P. & BEZZI, S.I. (Eds.). El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata: 85-99.
- MENNI, R.C. & STEHMANN, M.F.W. 2000. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., n.s., 2: 69-109.
- NAVARRO, G., ROZYCKI, V. & MONSALVO, M. 2014. Estadísticas de la Pesca Marina en la Argentina. Evolución de los desembarques 2008-2013. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación, Buenos Aires, 144 pp.
- OLSON, D.B. & BACKUS, R.H. 1985. The concentrating of organisms at fronts: a cold water fish and a warm-core Gulf Stream ring. J. Mar. Res., 43: 113-137.
- PAESCH, L. & ODDONE, M.C. 2009. Size at maturity and egg capsules of the softnose skates *Bathyraja brachyurops* (Fowler, 1910) and *Bathyraja macloviana* (Norman, 1937) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic (37°00'-39°30'S). J. Appl. Ichthyol., 25 (Suppl. 1): 66-71.
- Patrucco, M., Massa, A.M. & Hozbor, N.M. 2011. Declaración de las exportaciones de rayas en Argentina. Inf. Ases. Transf. INIDEP N° 80/2011, 3 pp.

- RUOCCO, N.L., LUCIFORA, L.O., DÍAZ DE ASTARLOA, J.M. & WÖHLER, O. 2006. Reproductive biology and abundance of the white—dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. ICES J. Mar. Sci., 63: 105-116.
- SÁNCHEZ, R.P., NAVARRO, G., CALVO, E. & DEL CASTILLO, F. 2011. La pesca y comercialización de condrictios en la Argentina. Aportes de la Dirección Nacional de Planificación Pesquera para la elaboración del Plan de Acción Nacional. En: Wöhler, O.C., Cedrola, P. & Cousseau, M.B. (Eds.). Contribuciones sobre biología, pesca y comercialización de tiburones en la Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional. Consejo Federal Pesquero, Buenos Aires: 151-184.
- Scenna, L.B. 2011. Biología y ecología reproductiva de las especies del Género *Bathyraja* (Elasmobranchii, Rajidae) en la plataforma continental argentina. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 176 pp.
- STEHMANN, M. 1986. Notes on the systematics of the Rajid genus *Bathyraja* and its distribution in the world oceans. En: UYENO, T., ARAI, R., TANIUCHI, T. & MATSUURA, K. (Eds.). Indo-Pacific fish biology: proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes. Ichthyol. Soc. of Japan, Tokyo, 261-268.
- WOURMS, J.P. 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. Am. Zool., 17: 379-410.

Recibido: 22-09-2015 Aceptado: 30-03-2016