

## Reproductive biology of the angular angel shark *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Patagonia (Argentina, southwestern Atlantic)

### Biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) en la costa de Patagonia (Argentina, Atlántico suroeste)

CA Awruch<sup>1\*</sup>, FL Lo Nostro<sup>2</sup>, GM Somoza<sup>3</sup>, E Di Giácomo<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Biología Marina y Pesquera “Almirante Storni”, San Antonio Oeste (8520), Provincia de Río Negro, Argentina.

\* E-mail: Cynthia.Awruch@utas.edu.au

<sup>2</sup> Laboratorio de Embriología Animal, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires (C1428EHA), Argentina.

<sup>3</sup> IIB-INTECH (CONICET-Universidad de San Martín), Chascomús (B7130IWA), Provincia de Buenos Aires, Argentina.

#### Abstract

The reproductive biology of the angel shark *Squatina guggenheim* was described based on 584 animals sampled in the San Matías Gulf, Argentina, between January and December 1996. Both sexes of *S. guggenheim* reached similar total length and matured at similar sizes (between 73 and 76 cm total length). In males, testes were paired and showed diametric development. Adult males were predominant in the austral autumn and winter, and were capable of mating all year round. In females, only the left ovary was functional. The maximum follicular diameter recorded (6 cm) was observed during the austral autumn and winter, with ovulation occurring during spring and summer. The size distribution of the follicles indicated that adult females presented different maturational stages in all the seasons. No post-ovulatory follicles were distinguished in any of the females examined. The seasonal analysis showed significant differences in sex abundance. Adult males were predominant in autumn and winter, juvenile males in spring, and adult females in summer. Only a few pregnant animals were caught in January, May and September. The results suggest that *S. guggenheim* females show a biannual reproductive cycle with gestation taking at least one year, and that the San Matías Gulf is not one of their main breeding areas.

*Key words:* Chondrichthyes, Squatinidae, *Squatina guggenheim*, reproductive biology, Patagonia, southwestern Atlantic.

#### Resumen

Se describe la biología reproductiva del tiburón ángel *Squatina guggenheim* con base en 584 organismos muestreados en el Golfo de San Matías, Argentina. La longitud total y el tamaño de madurez sexual fueron similares para ambos sexos (entre 73 y 76 cm de longitud total). Los machos exhibieron testículos pares con desarrollo diametral. Se encontraron machos adultos predominantemente en otoño e invierno (hemisferio sur), pero éstos fueron capaces de producir esperma durante todo el año. Las hembras exhibieron sólo un ovario funcional, el izquierdo. El diámetro máximo de los folículos alcanzó los 6 cm y se observó en otoño e invierno, ocurriendo la ovulación en primavera y verano. La distribución del tamaño de los folículos indicó que las hembras adultas presentaron diferentes estadios de madurez en todas las estaciones. No se observaron folículos postovulatorios en ninguna de las hembras examinadas. La abundancia estacional de sexos reveló diferencias significativas. Los machos adultos predominaron en otoño e invierno, los machos juveniles en primavera y las hembras adultas en verano. Se capturaron pocas hembras grávidas en enero, mayo y septiembre. Los resultados sugieren que las hembras poseen un ciclo reproductivo bianual, con un periodo de gestación de por lo menos un año, y que el Golfo de San Matías no es una de las principales áreas de cría de esta especie.

*Palabras clave:* Chondrichthyes, Squatinidae, *Squatina guggenheim*, biología reproductiva, Patagonia, Atlántico suroeste.

#### Introduction

Elasmobranch populations around the world are harvested by commercial and recreational fisheries, and are mostly caught as bycatch of fisheries targeting other marine species (Walker 1998, Stevens *et al.* 2000). Several species of sharks, rays and skates, either targeted or caught as bycatch, have shown substantial population declines over the past 20 years (Pauly *et al.* 1998, Stevens *et al.* 2000, Graham *et al.* 2001,

#### Introducción

Los elasmobranquios son capturados alrededor del mundo por pesquerías comerciales y deportivas, principalmente como fauna de acompañamiento en pesquerías dirigidas a otras especies marinas (Walker 1998, Stevens *et al.* 2000). En los últimos 20 años se ha observado una marcada reducción de las poblaciones de varias especies objetivo o no objetivo de tiburones, rayas y mantas (Pauly *et al.* 1998, Stevens *et al.* 2000, Graham

Baum *et al.* 2003). Consequently, and fundamental to the conservation and management of any species, reproductive data are needed to ensure that populations contribute to future generations (Walker 2005, Tavares *et al.* 2006).

All squatinids are bottom dwellers and are widely distributed in tropical and temperate waters, ranging from inshore down to 1000 m (Compagno 1984). Several aspects of the reproductive biology have been reported for angel sharks, including the Pacific angel shark *Squatina californica* (Natanson and Cailliet 1986), the ornate angel shark *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. occulta* (Sunye and Vooren 1997), the sawback angel shark *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005), the common angel shark *S. squatina*, and the smooth-back angel shark *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002). Studies on *S. guggenheim* (Marini 1936) from the continental shelf off northern Argentina (35–41° S) and southern Brazil (30–33° S), suggested that both sexes reach sexual maturity at about 75 cm total length, that the reproductive mode is lecithotrophic, that the onset of gestation occurs in summer, and that parturition occurs in spring (Cousseau 1973, Sunye and Vooren 1997, Cousseau and Figueroa 2001, Colonello *et al.* 2006). Cousseau (1973) also reported a resting period in females during which the follicular cycle is temporally separated from the pregnancy.

This study has focused on the angel shark *S. guggenheim*. This species is distributed from Rio Grande do Sul, Brazil (30° S) to Rawson, Argentina (43° S) (Cousseau 1973, Milessi 2001). Locally known as *escuadro* or *angelote*, this species is commonly caught in Patagonian waters as a bycatch of the hake (*Merluccius hubbsi*) fishery (Di Giacomo and Perier 1991). Since reproductive data to ensure population sustainability is essential for species management, the aim of the present work was to provide a detailed account of the reproductive biology of *S. guggenheim* off Patagonia, based on specimens caught in the San Matías Gulf (Argentina, southwestern Atlantic).

## Material and methods

### Field sampling

Angel sharks were obtained between January and December 1996 from samples caught in bottom-trawl nets off the coast of the San Matías Gulf (fig. 1). Three-hour commercial and 30-min research hauls were made at depths ranging from 20 to 130 m, using a 29-m commercial otter trawl with rectangular doors.

### Biological measurements

Measurements of total body length (TL, cm), body weight (BW, g), gonadal weight (GW, g), and liver weight (LW, g) were obtained for both sexes. In males, clasper length (CL, mm) was measured from the distal end of the metapterygium to the tip of the clasper. In females, maximum follicular diameter

*et al.* 2001, Baum *et al.* 2003). Consecuentemente, es fundamental para su conservación y manejo, como para el de cualquier especie, contar con datos reproductivos que permitan asegurar que las poblaciones contribuyan a generaciones futuras (Walker 2005, Tavares *et al.* 2006).

Todos los escuatínidos son especies demersales y se encuentran ampliamente distribuidos en aguas tropicales y templadas desde la costa hasta 1000 m de profundidad (Compagno 1984). Se han reportado varios aspectos de la biología reproductiva de los tiburones ángeles o angelotes, incluyendo el angelote del Pacífico *Squatina californica* (Natanson y Cailliet 1986), el angelote adornado *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), el angelote *S. occulta* (Sunye y Vooren 1997), el angelote espinoso *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005), el angelote común *S. squatina*, y el angelote manchado *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002). Los estudios sobre el angelote argentino *S. guggenheim* (Marini 1936) de la plataforma continental frente al norte de Argentina (35–41° S) y el sur de Brasil (30–33° S), indican que ambos sexos alcanzan la madurez sexual alrededor de los 75 cm de longitud total, que se reproducen lecitotróficamente, que su gestación inicia en verano y que el alumbramiento ocurre en primavera (Cousseau 1973, Sunye y Vooren 1997, Cousseau y Figueroa 2001, Colonello *et al.* 2006). Cousseau (1973) también reportó un periodo de descanso para las hembras durante el cual el ciclo folicular se separa temporalmente de la gravidez.

Este trabajo se ha enfocado en el tiburón ángel *S. guggenheim*, especie que se distribuye desde Rio Grande do Sul, Brasil (30° S) hasta Rawson, Argentina (43° S) (Cousseau 1973, Milessi 2001). Conocido localmente como *escuadro* o *angelote*, esta especie comúnmente se captura en aguas patagónicas como fauna de acompañamiento en la pesquería de la merluza (*Merluccius hubbsi*) (Di Giacomo y Perier 1991). Dada la necesidad de contar con datos reproductivos para asegurar la sustentabilidad de la población, el objetivo del presente estudio es proporcionar información detallada sobre la biología reproductiva de *S. guggenheim* en la costa de Patagonia, con base en especímenes capturados en el Golfo de San Matías (Argentina, Atlántico suroeste).

## Material y métodos

### Muestreo de campo

Se capturaron especímenes de *S. guggenheim* entre enero y diciembre de 1996 mediante una red de arrastre de fondo en el Golfo de San Matías (fig. 1). Se realizaron lances comerciales de 3 h, y de investigación de 30 min, a profundidades de 20 a 130 m, utilizando una red de arrastre comercial de 29 m con puertas rectangulares.

### Mediciones biológicas

Se obtuvieron mediciones de longitud total del cuerpo (LT, cm), peso corporal (PC, g), peso gonadal (PG, g) y peso



Figure 1. Geographical location of San Matías Gulf, Patagonia, Argentina.  
 Figura 1. Localización geográfica del Golfo de San Matías, Patagonia, Argentina.

(MFD, cm) was measured in the ovary with a vernier caliper. For pregnant females, TL (cm), sex and the number of embryos were also recorded.

### Histology

Right testes removed for histological analysis were fixed in 0.1 M phosphate-buffered (pH 7.4) 5% formalin. The samples were then dehydrated and embedded in paraffin. Tissue sections cut at 7  $\mu$ m were stained with haematoxylin-eosin. Micrographs were taken on a Nikon Microphot-FX microscope. The nomenclature used for the histological description of the testes was adapted from Callard (1991).

### Classification of the sexual stage of *S. guggenheim*

For males, the condition of the claspers was used to determine sexual maturity (Clark and Von Schmidt 1965). Both the extent of calcification and the degree of rotation of claspers were analyzed. Two stages were distinguished:

1. Juveniles: no calcification and no rotation of claspers.
2. Adults: full calcification and rotation of claspers.

Those specimens with claspers showing partial calcification and slight mobility were considered juveniles.

For females, the condition of the ovary, oviduct and oviducal gland, and the presence of an embryo in the uterus were

del hígado (PH, g) de especímenes de ambos sexos. En los machos, la longitud del mixopterigio o cláspes (LC, mm) se midió de la parte distal del metapterigio a la punta del cláspes. En las hembras se midió el diámetro máximo de los folículos (DMF, cm) en el ovario con un vernier. En hembras grávidas, también se registraron LT (cm), sexo y número de embriones.

### Histología

Para el análisis histológico se retiraron los testículos derechos y se fijaron en fomol al 5% amortiguada con fosfato 0.1 M (pH 7.4). Posteriormente las muestras fueron deshidratadas e incluidas en parafina. Las secciones de tejido de 7  $\mu$ m fueron teñidas con hematoxilina-eosina. Se tomaron micrografías en un microscopio Nikon Microphot FX. La nomenclatura empleada para la descripción histológica de los testículos fue adaptada de Callard (1991).

### Clasificación del estado sexual de *S. guggenheim*

La madurez sexual de los machos se determinó con base en la condición de los cláspes (Clark y Von Schmidt 1965). Se analizaron tanto el grado de calcificación como el grado de rotación, y se distinguieron dos etapas:

1. Juveniles: sin calcificación ni rotación de los cláspes.
2. Adultos: con calcificación y rotación total de los cláspes.

Los especímenes que mostraron una calcificación parcial o ligera movilidad fueron considerados juveniles.

Para las hembras se utilizaron las condiciones del ovario, el oviducto y la glándula oviducal, así como la presencia de un embrión en el útero, para determinar tres estados reproductivos (Natanson y Cailliet 1986, Capapé *et al.* 1990):

1. Juveniles: ovarios pequeños y blanquecinos, y folículos de tamaño pequeño y translúcidos con poca acumulación de yema. Oviductos no diferenciados de los úteros, o en caso de haber diferenciación, con glándulas oviducal inconspicuas.
2. Adultas: ovarios con un grupo evidente y bien definido de folículos en maduración con acumulación de yema. Oviductos bien diferenciados de los úteros y glándulas oviducal bien desarrolladas.
3. Adultas grávidas: presencia de un embrión en el útero.

### Análisis de los datos

Las desviaciones de la razón de sexos de 1:1 fueron evaluadas con una prueba chi-cuadrada (Quinn y Keough 2002). Se calculó una relación peso-longitud para cada sexo usando la ecuación  $W = aL^b$ . Los parámetros  $a$  y  $b$  se obtuvieron por transformación logarítmica mediante un análisis de regresión lineal. Se compararon los coeficientes de regresión para cada sexo empleando la prueba  $t$  de Student (Quinn y Keough 2002).

used to classify females in three reproductive stages (Natanson and Cailliet 1986, Capapé *et al.* 1990):

1. Juveniles: small and whitish ovaries, follicles of small size and translucent with little accumulation of yolk. Oviducts not differentiated from the uteri or, if differentiated, with inconspicuous oviducal glands.
2. Adults: ovaries containing a well-defined group of maturing follicles with accumulation of yolk. Oviducts well differentiated from the uteri and oviducal glands well developed.
3. Pregnant adults: presence of embryo in uterus.

#### Data analysis

Sex ratio deviations from 1:1 were evaluated using the chi-square test (Quinn and Keough 2002). A length-weight relationship was calculated for each sex using the equation  $W = aL^b$ . The parameters  $a$  and  $b$  were obtained from a logarithmic transformation using linear regression analysis. Regression coefficients for each sex were compared using Student's  $t$ -test (Quinn and Keough 2002).

The gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HSI) were calculated as follows:

$$\begin{aligned} \text{GSI} &= (\text{GW}/\text{BW}) \times 100 \\ \text{HSI} &= (\text{LW}/\text{BW}) \times 100 \end{aligned}$$

Differences in both indices between seasons were tested by one-way ANOVA (Quinn and Keough 2002), and ANOVA residual plots were used to assess equality of variances. Data were square-root- or log-transformed when necessary.

Size at 50% maturity was determined by logistic regression analysis. The logistic plot of the proportion of adult animals ( $P$ ) resulted in the following equation (Walker 2005):

$$P = P_{max} \left[ 1 + e^{-\ln(19) \frac{l - l_{50}}{l_{50} - l_{95}}} \right]^{-1}$$

where  $P_{max}$  is the maximum proportion (%) of animals in adult stage,  $l_{50}$  is the length at which 50% of the maximum proportion of animals is in adult condition, and  $l_{95}$  is the length at which 95% of the maximum proportion of animals is in adult condition. The parameters for the equation were estimated by using the Solver function in the Excel statistical package (Microsoft® Excel 2000).

The significance level was set at  $P = 0.05$  for all analyses.

#### Results

A total of 254 females and 330 males were examined for this study.

El índice gonadosomático (IGS) y el índice hepatosomático (IHS) fueron calculados de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \text{IGS} &= (\text{PG}/\text{PC}) \times 100 \\ \text{IHS} &= (\text{PH}/\text{PC}) \times 100 \end{aligned}$$

Se aplicó un análisis de varianza de una vía para determinar las diferencias en ambos índices entre estaciones del año (Quinn y Keough 2002), y se utilizaron gráficas residuales de tal análisis para evaluar la igualdad de varianzas. Los datos fueron transformados por raíz cuadrada o logaritmo en los casos necesarios.

La talla de madurez de 50% se determinó mediante un análisis de regresión logística. La gráfica logística de la proporción de animales adultos ( $P$ ) dio por resultado la siguiente ecuación (Walker 2005):

$$P = P_{max} \left[ 1 + e^{-\ln(19) \frac{l - l_{50}}{l_{50} - l_{95}}} \right]^{-1}$$

donde  $P_{max}$  es la proporción máxima (%) de animales en estado adulto,  $l_{50}$  es la longitud a la que 50% de la proporción máxima de animales se encuentra en estado adulto, y  $l_{95}$  es la longitud a la que 95% de la proporción máxima de animales se considera en estado adulto. Los parámetros de la ecuación fueron estimados con la función Solver del paquete estadístico Excel (Microsoft® Excel 2000).

Para todos los análisis el nivel de significancia se estableció en  $P = 0.05$ .

#### Resultados

En el presente estudio se examinaron un total de 254 hembras y 330 machos.

#### Sistema reproductor

El examen macroscópico del sistema reproductor de los machos reveló testículos pares, de color rosado y forma lobular, suspendidos por un mesorquio dentro de la cavidad abdominal. Se observó un órgano epigonal que cubre toda la superficie distal del testículo. El peso de los testículos varió de 8 g ( $\pm 2.33$  EE) en juveniles a 36 g ( $\pm 2.25$  EE) en adultos. Al microscopio óptico los testículos aparecían organizados en espermatocistos que maduraban e incrementaban de talla de la zona germinal a la zona degenerativa donde se localizan los conductos deferentes para la liberación de espermia (fig. 2).

En las hembras se encontró que sólo el ovario izquierdo era funcional en los especímenes adultos. El ovario derecho estaba reducido y aunque ocasionalmente se observaron algunos folículos, éstos nunca se desarrollaron. El peso de los ovarios varió de 5 g ( $\pm 0.48$  EE) en juveniles a 25 g ( $\pm 4.88$  EE) en adultas grávidas y 164 g ( $\pm 13.8$  EE) en adultas. El DMF fue de 6 cm (media  $3.2 \pm 0.16$  cm EE). Ambos úteros se encontraron funcionales.

### Reproductive system

Macroscopic examination of the reproductive system in males showed paired testes, pinkish in colour and lobular in shape, suspended by a mesorchium within the abdominal cavity. An epigonal organ was observed surrounding the entire testis distal surface. Testis weight ranged from 8 g ( $\pm 2.33$  SE) in juveniles to 36 g ( $\pm 2.25$  SE) in adults. Under light microscopy the testes were organized into spermatocysts. Spermatocysts matured and increased in size from the germinal zone to the degenerative zone where the efferent ducts are located for sperm release (fig. 2).

In females, only the left ovary was found to be functional in adults. The right ovary was reduced and even though some follicles were occasionally distinguished, they were never observed to develop. Ovary weight ranged from 5 g ( $\pm 0.48$  SE) in juveniles to 25 g ( $\pm 4.88$  SE) in pregnant adults and 164 g ( $\pm 13.8$  SE) in adults. The MFD was 6 cm (mean  $3.2 \pm 0.16$  cm SE). Both uteri were functional.

### Size distribution

The female:male sex ratio was 1:1.1 for juveniles and 1:1.3 for adults, not significantly different from the expected 1:1 ratio (juveniles:  $\chi^2 = 2.668$ , d.f.<sub>1</sub>,  $P > 0.05$ ; adults:  $\chi^2 = 3.80$ , d.f.<sub>1</sub>,  $P > 0.05$ ). The seasonal analysis, however, showed significant differences in sex abundance. Adult males were predominant in the austral autumn and winter, and adult females in summer ( $\chi^2 = 4.319$ , d.f.<sub>1</sub>,  $P < 0.05$ ), while juvenile males dominated in spring ( $\chi^2 = 5.523$ , d.f.<sub>1</sub>,  $P < 0.05$ ).

The maximum TL recorded was 95 cm for both sexes. Length-frequency distribution showed a single peak with modal frequencies of 75–90 and 80–95 cm for males and females, respectively (fig. 3a). Both sexes had similar length-weight relationships. The regression coefficients did not differ significantly between sexes (males:  $W = 2.89 \times L_T^{1.905}$ ,  $r^2 = 0.97$ ; females:  $W = 3.13 \times L_T^{2.308}$ ,  $r^2 = 0.96$ ; Student's *t*-test:  $t = 1.994$ , d.f.<sub>570</sub>,  $P > 0.05$ ) (fig. 3b).

### Length at sexual maturity

In males, CL increased abruptly at 75–80 cm TL (fig. 4a). The largest juvenile male was 84 cm TL, while the smallest adult male was 75 cm TL. Males reached 50% sexual maturity at 76 cm TL (fig. 4b). In females, MFD increased noticeably in those specimens larger than 79 cm TL (fig. 5a). All females smaller than 71 cm TL were juveniles, whereas females larger than 83 cm TL were adults. Females reached 50% sexual maturity at 73 cm TL (fig. 5b).

### Reproductive cycle

For adult males, no significant differences were found in the values of the gonadosomatic index ( $F = 2.55$ ; d.f.<sub>3, 196</sub>;  $P > 0.05$ ) between seasons (fig. 6a). Similarly, both macroscopic and microscopic examinations of the testes showed no change

### Distribución de talla

La proporción de sexos (hembras:machos) fue 1:1.1 para juveniles y 1:1.3 para adultos, sin diferir significativamente de la razón esperada de 1:1 (juveniles:  $\chi^2 = 2.668$ , g.l.<sub>1</sub>,  $P > 0.05$ ; adultos:  $\chi^2 = 3.80$ , g.l.<sub>1</sub>,  $P > 0.05$ ). Sin embargo, el análisis estacional mostró diferencias significativas en la abundancia de sexos. Los machos adultos predominaron en otoño e invierno (hemisferio sur) y las hembras adultas en verano ( $\chi^2 = 4.319$ , g.l.<sub>1</sub>,  $P < 0.05$ ), mientras que los machos juveniles predominaron en primavera ( $\chi^2 = 5.523$ , g.l.<sub>1</sub>,  $P < 0.05$ ).

Se registró una LT máxima de 95 cm para ambos sexos. La distribución de frecuencia de longitud mostró un solo pico con frecuencias modales de 75–90 y 80–95 cm para machos y hembras, respectivamente (fig. 3a). Ambos sexos presentaron relaciones peso-longitud similares. Los coeficientes de regresión no difirieron significativamente entre sexos (machos:  $W = 2.89 \times L_T^{1.905}$ ,  $r^2 = 0.97$ ; hembras:  $W = 3.13 \times L_T^{2.308}$ ,  $r^2 = 0.96$ ; prueba *t* de Student:  $t = 1.994$ , g.l.<sub>570</sub>,  $P > 0.05$ ) (fig. 3b).

### Longitud de madurez sexual

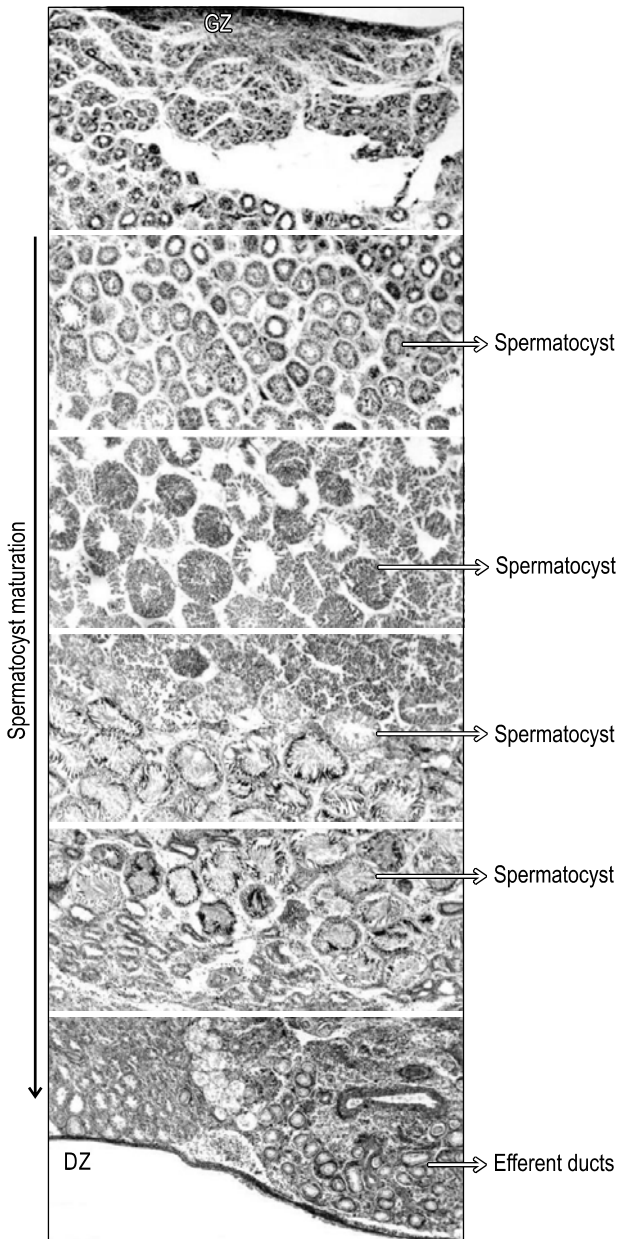
En los machos la LC incrementó abruptamente a los 75–80 cm LT (fig. 4a). El juvenil más grande midió 84 cm LT y el macho adulto más pequeño, 75 cm LT. Los machos alcanzaron la talla de madurez sexual de 50% a los 76 cm LT (fig. 4b). En las hembras el DMF incrementó notablemente en los especímenes mayores a 79 cm LT (fig. 5a). Todas las hembras menores de 71 cm LT fueron juveniles y las mayores de 83 cm LT fueron adultas. Las hembras alcanzaron la talla de madurez sexual de 50% a los 73 cm LT (fig. 5b).

### Ciclo reproductivo

En los machos adultos no se encontraron diferencias significativas en los valores del índice gonadosomático ( $F = 2.55$ ; g.l.<sub>3, 196</sub>;  $P > 0.05$ ) entre las estaciones del año (fig. 6a). Las evaluaciones macro y microscópica de los testículos tampoco mostraron cambios temporales. La forma, el color y la lobulación de los testículos, así como la proporción de los diferentes estadios de madurez de los espermatocistos fueron similares durante el periodo de estudio.

En las hembras adultas los niveles del índice gonadosomático fueron similares durante verano y otoño, aumentando significativamente en invierno para luego disminuir en primavera ( $F = 6.10$ ; g.l.<sub>3, 134</sub>;  $P < 0.05$ ) (fig. 6b). En contraste, la relación entre el índice hepatosomático y la temporada no mostró ningún cambio estacional evidente ( $F = 2.85$ ; g.l.<sub>3, 134</sub>;  $P > 0.05$ ) (fig. 6c).

La distribución del tamaño de los folículos mostró que las hembras adultas presentaron diferentes estadios de madurez en todas las estaciones (fig. 7). El DMF fue mayor en otoño e invierno (fig. 7). No se distinguieron folículos postovulatorios en ninguna de las hembras examinadas.

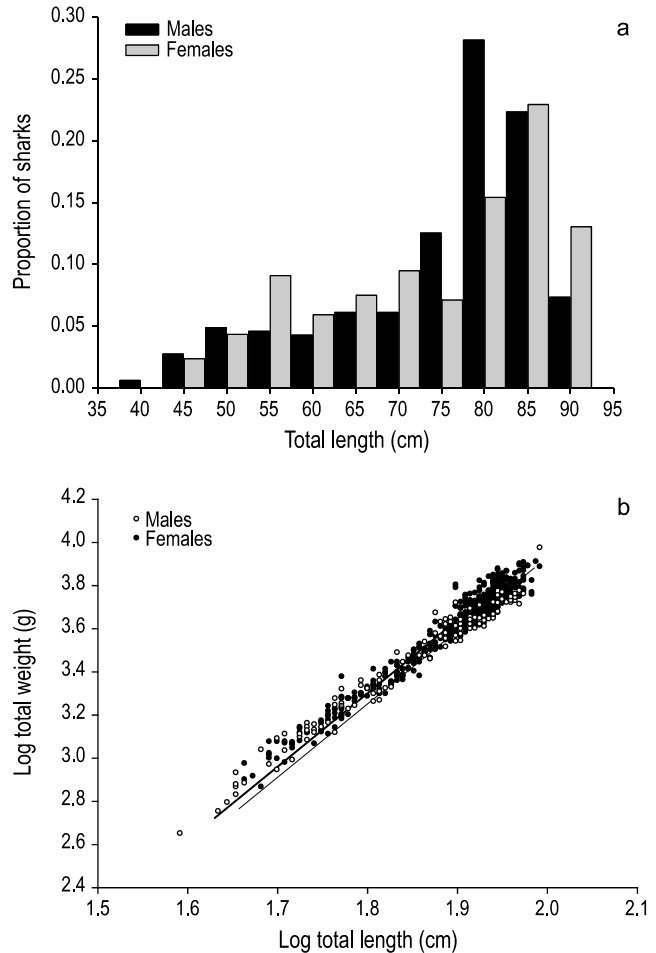


**Figure 2.** Cross-section of *Squatina guggenheim* testis: DZ, degenerative zone; GZ, germinal zone. Light microscope photograph  $\times 40$ . Stain: haematoxylin-eosin.

**Figura 2.** Sección transversal de testículo de *Squatina guggenheim*. DZ, zona degenerativa; GZ, zona germinal. Fotografía con microscopio óptico  $\times 40$ . Tinción: hematoxilina-eosina.

over time. Similar shape, colour and lobulation of the testes, and similar proportion of the different spermatocyst maturational stages were found during the study period.

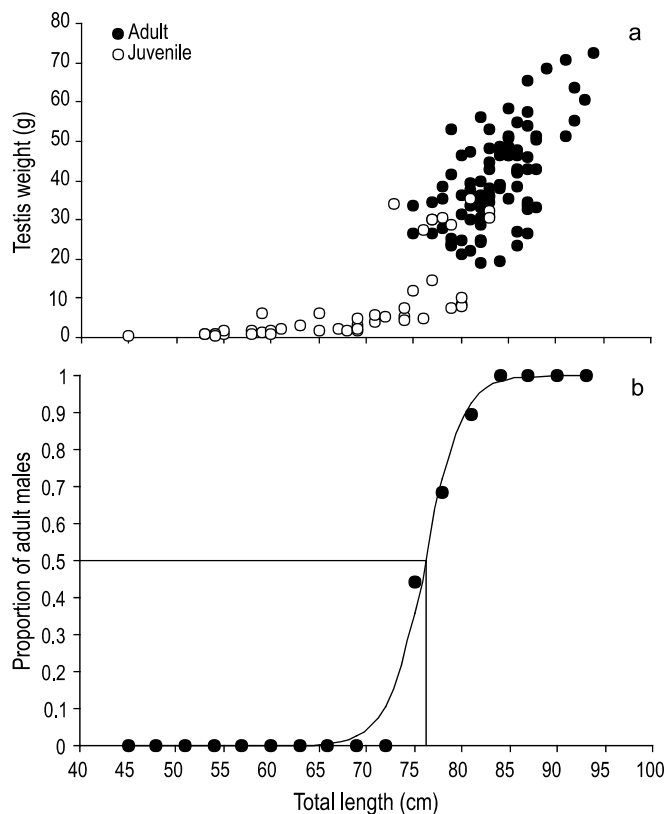
For adult females, similar levels in the gonadosomatic index were found during summer and autumn, followed by a significant increase in winter and subsequent decline in spring ( $F = 6.10$ ; d.f.<sub>3, 134</sub>;  $P < 0.05$ ) (fig. 6b). In contrast, the relationship between hepatosomatic index and season showed no clear seasonal change ( $F = 2.85$ ; d.f.<sub>3, 134</sub>;  $P > 0.05$ ) (fig. 6c).



**Figure 3.** *Squatina guggenheim* size distribution. (a) Length-frequency distribution for males ( $n = 330$ ) and females ( $n = 254$ ). (b) Length-weight relationship for males and females. Data were logarithmically transformed; the linear regression slopes of the logarithmic transformations did not differ significantly. Males (—), females (—).

**Figura 3.** Distribución de tallas de *Squatina guggenheim*. (a) Distribución de frecuencias de longitud para machos ( $n = 330$ ) y hembras ( $n = 254$ ). (b) Relación peso-longitud para machos y hembras. Los datos fueron transformados logarítmicamente; las pendientes de la regresión lineal de las transformaciones logarítmicas no difirieron significativamente. Machos (—), hembras (—).

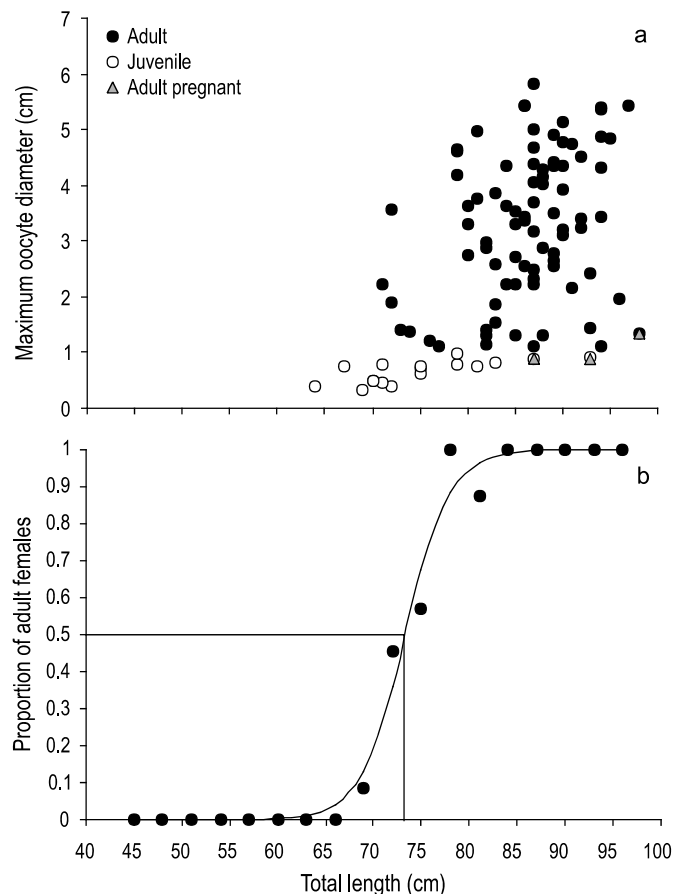
Se encontraron ocho hembras grávidas durante el estudio, una en enero, cinco en mayo y dos en septiembre. No se observaron hembras con embriones en estado temprano de desarrollo, ni cápsulas de huevo individuales rodeando los embriones. En mayo y septiembre todas las hembras mostraron de seis a ocho embriones de 19 a 21 cm LT, siendo fácilmente distinguibles sexo y saco vitelino exterior en cada embrión. En enero, dentro del útero materno sólo se encontró un embrión (hembra) de 20 cm LT sin evidencia de saco vitelino exterior. El DMF de las hembras grávidas fue similar en mayo y septiembre, de 1.16 cm ( $\pm 0.16$  EE), mientras que el de la hembra encontrada en enero fue de 2 cm. Aunque no se realizó un análisis estadístico debido al reducido tamaño de muestra, no se encontraron diferencias en el índice gonadosomático de las



**Figure 4.** Size at maturity for *Squatina guggenheim* males. (a) Changes in clasper length with total length for *S. guggenheim*. (b) Male maturity ogive:  $P = P_{\max} 1/(1 + e^{(-\ln(19) * ((L-76.14)/(81.81-76.14))}))$  ( $P_{\max} = 1, n = 133, r^2 = 0.82$ ).  
**Figura 4.** Talla de madurez para machos de *Squatina guggenheim*. (a) Cambios en la longitud del cláspes con la longitud total de *S. guggenheim*. (b) Ojiva de madurez para machos:  $P = P_{\max} 1/(1 + e^{(-\ln(19) * ((L-76.14)/(81.81-76.14))}))$  ( $P_{\max} = 1, n = 133, r^2 = 0.82$ ).

The size distribution of the follicles indicated that adult females presented different maturational stages in all the seasons (fig. 7). The MFD was greater in autumn and winter (fig. 7). No post-ovulatory follicles were distinguished in any of the samples examined.

Eight pregnant females were found during this study, one in January, five in May, and two in September. No females with embryos in early stage of development were observed, and no individual egg capsules surrounding the embryos were found. During May and September, all females showed 6–8 embryos of 19–21 cm TL; the sex and the external vitelline sac were easily distinguished in each embryo. In January, only one embryo (female) of 20 cm TL with no external vitelline sac was found inside the maternal uterus. Pregnant females showed a similar MFD in May and September, 1.16 cm ( $\pm 0.16$  SE), while 2 cm was the MFD of the female found in January. Although no statistical analysis was undertaken due to the small sample size, no differences were found in the gonadosomatic index of the pregnant angel sharks. The values were 0.40 in January, 0.36 ( $\pm 0.017$  SE) in May and 0.41 ( $\pm 0.06$  SE) in September.



**Figure 5.** Size at maturity for *Squatina guggenheim* females. (a) Changes in maximum follicular diameter with total length for *S. guggenheim*. (b) Female maturity ogive:  $P = P_{\max} 1/(1 + e^{(-\ln(19) * ((L-73.30)/(80.02-73.30))}))$  ( $P_{\max} = 1, n = 188, r^2 = 0.92$ ).  
**Figura 5.** Talla de madurez para hembras de *Squatina guggenheim*. (a) Cambios en el diámetro máximo de los folículos con la longitud total de *S. guggenheim*. (b) Ojiva de madurez para hembras:  $P = P_{\max} 1/(1 + e^{(-\ln(19) * ((L-73.30)/(80.02-73.30))}))$  ( $P_{\max} = 1, n = 188, r^2 = 0.92$ ).

hembras grávidas. Los valores fueron 0.40 en enero, 0.36 ( $\pm 0.017$  EE) en mayo y 0.41 ( $\pm 0.06$  EE) en septiembre.

## Discusión

La observación al microscopio de los testículos de *S. guggenheim* mostró desarrollo de los espermatocistos desde la zona germinal hasta la pared opuesta del testículo, donde se localizan los conductos deferentes. De acuerdo con la clasificación de Pratt (1988) sobre el origen, desarrollo y propagación de los espermatocistos, este patrón de madurez corresponde al tipo diametral. Se ha descrito un patrón similar en la maduración de espermatocistos de *S. dumeril* (Pratt 1988). En el sistema reproductor de las hembras de *S. guggenheim* se observaron ambos úteros pero sólo un ovario funcional, el izquierdo. Tal asimetría ovárica y simetría uterina funcional ha sido observada en otras especies de tiburones ángeles, como *S. californica* (Natanson y Cailliet 1986) y *S. occulta* (Sunye y

## Discussion

The microscopic observation of *S. guggenheim* testes showed spermatocyst development spreading from the germinal zone to the opposite wall of the testis, where the efferent duct system is located. According to Pratt's (1988) classification of the origin, development, and propagation of spermatocysts, the present maturity pattern corresponds to the diametric type. A similar pattern of spermatocyst maturation was described for *S. dumeril* (Pratt 1988). The reproductive system of *S. guggenheim* females showed both uteri and only the left ovary functional. In concordance, such functional uterine symmetry and ovarian asymmetry has been reported in other angel shark species, such as *S. californica* (Natanson and Cailliet 1986) and *S. occulta* (Sunye and Vooren 1997). In contrast, symmetrically functional uteri and ovaries were described for *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002), *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. squatina* (Capapé *et al.* 1990), and *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005).

Changes in the *S. guggenheim* sex ratio were not apparent throughout the year; however, grouping the data by season indicated that adult males were predominant in autumn and winter, whereas adult females dominated in summer. Changes in sex ratio (with higher proportion of adult females over males throughout the year) have also been reported for *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002), and *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005). These differences in sex ratio in *Squatina* species could be the consequence of sexual segregation. Segregation of the sexes within a species has been reported among elasmobranch populations as a result of a combination of social, reproductive, and sex-specific factors (Klimley 1987, Sims *et al.* 2001, Sims 2005).

No sexual size dimorphism was found in *S. guggenheim*. Both sexes reached similar TLs and showed similar length-weight relationships. In contrast, sexual dimorphism by size has been reported for other squatinids, such as *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. squatina*, and *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002), with females attaining larger sizes than males. In addition, Bridge *et al.* (1998) reported that the differences in size for *S. tergocellata* arise at the onset of sexual maturity when females begin to grow larger than males. It is interesting to note that both ovaries are functional in those *Squatina* species showing sexual dimorphism. This fact suggests that the larger female sizes may be associated with a greater body cavity in order to accommodate large quantities of reproductive material.

In the present study, both sexes of *S. guggenheim* reached sexual maturity at similar sizes (between 73 and 76 cm). Similar size at maturity was reported for *S. guggenheim* from northern Argentinean (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007) and southern Brazilian waters (Sunye and Vooren 1997). In contrast, the size at maturity of *S. guggenheim* females from the La Plata River estuary (northern Argentina and Uruguay) was slightly smaller (71 mm TL) (Colonello *et al.* 2007).

Vooren 1997). En contraste, se han descrito úteros y ovarios simétricamente funcionales en *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002), *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. squatina* (Capapé *et al.* 1990) y *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005).

No se observaron cambios aparentes en la proporción de sexos de *S. guggenheim* durante el año; sin embargo, la agrupación de los datos por estación indicó que predominaron los machos adultos en otoño e invierno y las hembras adultas en verano. Se han encontrado cambios en la razón de sexos (con mayor proporción de hembras adultas que machos a lo largo del año) para *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002) y *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005). Estas diferencias en la razón de sexos de las especies de *Squatina* puede ser consecuencia de una segregación sexual. Se ha observado tal segregación intraespecífica de sexos en poblaciones de elasmobranchios como resultado de una combinación de factores sociales, reproductivos y sexuales (Klimley 1987, Sims *et al.* 2001, Sims 2005).

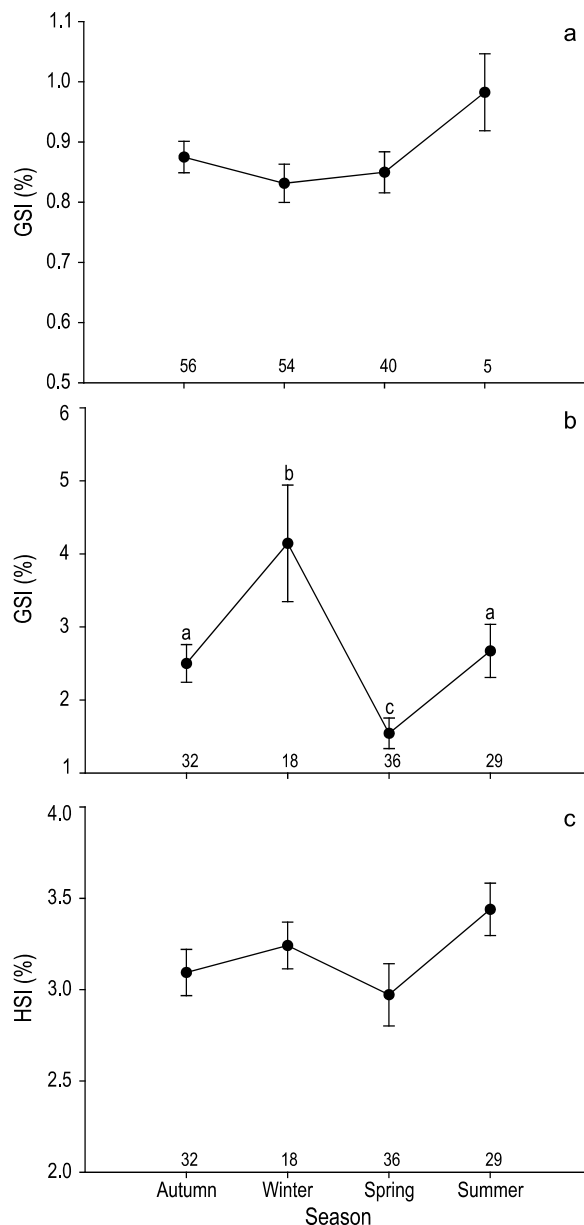
No se observó dimorfismo sexual en cuanto a la talla de *S. guggenheim*. Ambos sexos alcanzaron LTs similares y mostraron relaciones peso-longitud similares. En contraste, se ha informado sobre tal dimorfismo sexual en otros escuatínidos, como *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. squatina* y *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002), con las hembras alcanzando mayores tallas que los machos. Asimismo, Bridge *et al.* (1998) encontraron que las diferencias en las tallas de *S. tergocellata* comienzan al inicio de la madurez sexual cuando las hembras empiezan a crecer más que los machos. Es interesante mencionar que ambos ovarios son funcionales en las especies de *Squatina* que muestran dimorfismo sexual. Este hecho sugiere que las tallas mayores de las hembras pueden estar asociadas con una cavidad corporal más grande para poder acomodar grandes cantidades de material reproductivo.

En el presente trabajo el tamaño de madurez sexual fue similar para ambos sexos de *S. guggenheim* (entre 73 y 76 cm). Una talla de madurez similar fue registrada para *S. guggenheim* de aguas del norte de Argentina (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007) y del sur de Brasil (Sunye y Vooren 1997); sin embargo, hembras de *S. guggenheim* del estuario del Río de la Plata (costas del norte de Argentina y Uruguay) mostraron una talla ligeramente menor (71 mm TL) (Colonello *et al.* 2007).

El índice gonadosomático de los machos de *S. guggenheim* no varió estacionalmente. Además, los testículos recolectados a lo largo del año contenían espermatocistos maduros, lo que indica que los machos son capaces de aparearse durante todo el año. Aunque no se han registrado resultados comparables para la mayoría de los machos escuatínidos estudiados (Cousseau 1973; Capapé *et al.* 1990, 2002, 2005; Bridge *et al.* 1998), se han descrito resultados similares para *S. californica* (Natanson y Cailliet 1986).

En las hembras de *S. guggenheim* el índice gonadosomático mostró un pico en invierno y los mayores valores del DMF se obtuvieron en otoño e invierno. Estos resultados indican que la madurez folicular termina durante las estaciones frías (en el hemisferio sur) y que la ovulación ocurre en primavera.

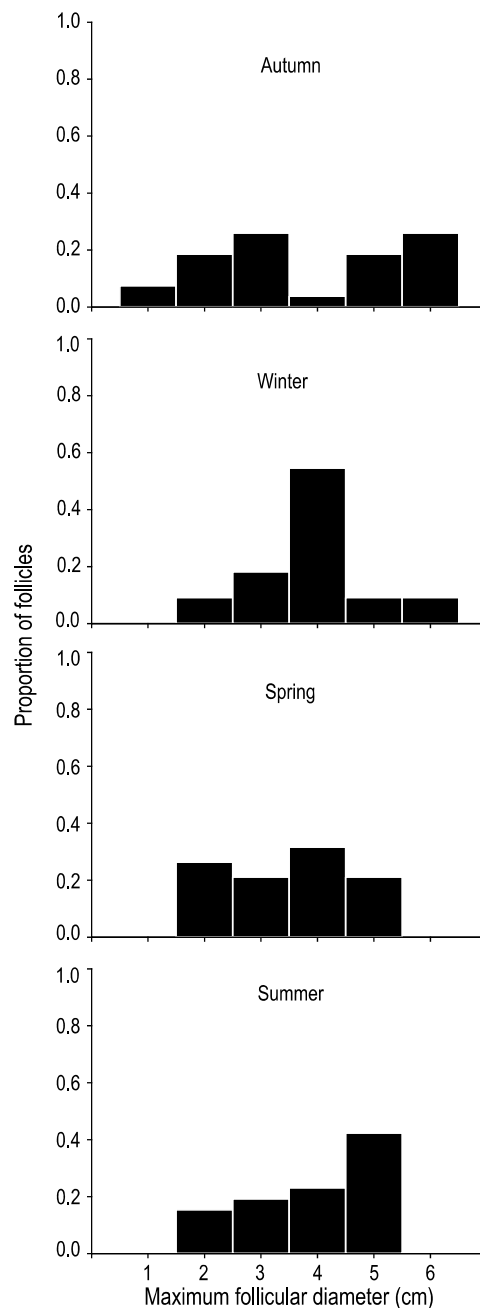




**Figure 6.** Seasonal changes in the gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HIS) of *Squatina guggenheim* adults: GSI for males (a) and females (b), and HIS for females (c). Values are means  $\pm$  SE. Different letters show significant differences between seasons. Numbers above x axis indicate sample sizes.

**Figura 6.** Cambios estacionales en el índice gonadosomático (GSI) y el índice hepatosomático (HIS) de adultos de *Squatina guggenheim* (valores medios  $\pm$  error estándar): GSI para machos (a) y hembras (b), y HIS para hembras (c). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones y los números sobre el eje x indican el tamaño de las muestras.

In *S. guggenheim* males, the gonadosomatic index did not vary seasonally. In addition, testes collected at various times throughout the year contained mature spermatocysts, indicating that males are capable of mating all year round. Although no comparable results have been reported for the majority of the squatimid males studied (Cousseau 1973; Capapé *et al.*



**Figure 7.** Proportion of maximum follicular diameter for *Squatina guggenheim* females in each season.

**Figura 7.** Proporción del diámetro máximo de los folículos para hembras de *Squatina guggenheim* en cada estación del año.

Coincidentemente, especímenes de esta misma especie capturados en aguas del norte de Argentina presentaron ovulación en primavera/verano (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007), mientras que los capturados en aguas brasileñas lo hicieron en verano (Sunye y Vooren 1997). En otros escuatínidos como *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. squatina* (Capapé *et al.* 1990) y *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002), se ha observado que la ovulación ocurre de manera similar a finales de la temporada fría.

1990, 2002, 2005; Bridge *et al.* 1998), similar results have been described for *S. californica* (Natanson and Cailliet 1986).

In *S. guggenheim* females, the gonadosomatic index peaked in winter and the MFD showed the highest values in autumn and winter. These results indicate that follicle maturation finishes during cold seasons (in the Southern Hemisphere) and ovulation occurs in spring. In concordance, ovulation was reported to occur in spring/summer in *S. guggenheim* specimens caught in northern Argentinean waters (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007), while ovulation takes place in summer in specimens caught in Brazilian waters (Sunye and Vooren 1997). For other squatinids such as *S. tergozellata* (Bridge *et al.* 1998), *S. squatina* (Capapé *et al.* 1990), and *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002), ovulation was similarly observed to occur at the end of the cold season.

The MFDs observed in gravid females, with near-term embryos, were less than half of the follicle size at ovulation. This result suggests that these sharks are unable to ovulate soon after parturition. These observations are consistent with those reported for other *Squatina* species (Cousseau 1973; Capapé *et al.* 1990, 2002, 2005; Cousseau and Figueroa 2001). Capapé (1990) mentioned that the Squatinidae family exhibited arrested development of the follicles during pregnancy, with follicle development blocked from the beginning to the middle of gestation.

As reported for *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002), *S. tergozellata* (Bridge *et al.* 1998), and *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005), a single egg case surrounding all uterine ova was not observed in *S. guggenheim*. However, Sunye and Vooren (1997) reported uterine-cloacal gestation in *S. guggenheim* and *S. occulta*, describing a single egg capsule surrounding all uterine ova until embryos reach 6 cm TL, and Capapé *et al.* (1999) reported a thick and dense jelly-like structure surrounding the fertilized eggs in the uterus of *S. oculata*. Since only near full-term embryos were found in this study, further studies on *S. guggenheim* embryo development are necessary to determine the possible presence of egg capsules and to define whether the angel sharks from Patagonian waters possess uterine-cloacal gestation.

Different gestation periods have been reported for different angel shark species: 6–12 months for *S. tergozellata* (Bridge *et al.* 1998); 10 months for *S. californica*, with parturition occurring from March to June and mating soon after (Natanson and Cailliet 1986); and at least one year for *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002) and *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005). Particularly, a gestation period of 10–12 months was reported for the other *S. guggenheim* species from Brazil (Sunye and Vooren 1997) and northern Argentina (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007). The few gravid females found during this study made it difficult to establish the length of the gestation period. All pregnant females with near-term embryos were found in January, May and September, potentially suggesting a continuous reproductive cycle. However, follicle development and the MFD found in females carrying full-term embryos showed that females are not able to ovulate soon after parturition, so a continuous

Los DMFs observados en hembras grávidas con embriones casi terminales, midieron menos de la mitad del tamaño folicular durante la ovulación. Este resultado sugiere que estos tiburones no pueden ovular poco después del alumbramiento. Estas observaciones coinciden con lo descrito para otras especies de *Squatina* (Cousseau 1973; Capapé *et al.* 1990, 2002, 2005; Cousseau y Figueroa 2001). Capapé (1990) menciona que la familia Squatinidae exhibía un desarrollo retardado de los folículos durante la gravidez, con el desarrollo folicular bloqueado desde el inicio hasta la mitad de la gestación.

Al igual que ha sucedido con *S. oculata* (Capapé *et al.* 1990, 2002), *S. tergozellata* (Bridge *et al.* 1998) y *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005), no se observó ni una sola cápsula de huevo rodeando los huevos uterinos en *S. guggenheim*. Sunye y Vooren (1997) registraron gestación uterina-cloacal en *S. guggenheim* y *S. occulta*, y describen una cápsula de huevo que rodea todos los huevos uterinos hasta que los embriones alcanzan 6 cm LT. Capapé *et al.* (1999) observaron una estructura gelatinosa gruesa y densa que cubría los huevos fertilizados en el útero de *S. oculata*. En este estudio sólo se encontraron embriones casi terminales, por lo que se requieren estudios adicionales sobre el desarrollo embrionario de *S. guggenheim* para determinar la posible presencia de cápsulas de huevo y definir si los tiburones ángeles de aguas patagónicas presentan gestación uterina-cloacal.

Se han encontrado diferentes periodos de gestación para diferentes especies de tiburón ángel: de 6 a 12 meses para *S. tergozellata* (Bridge *et al.* 1998); de 10 meses para *S. californica*, con alumbramiento de marzo a junio y apareamiento poco después (Natanson y Cailliet 1986); y de por lo menos un año para *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002) y *S. aculeata* (Capapé *et al.* 2005). En particular, se han mencionado periodos de gestación de 10 a 12 meses para otras especies de *S. guggenheim* de Brasil (Sunye y Vooren 1997) y el norte de Argentina (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007). En vista de las pocas hembras grávidas encontradas en este estudio resultó difícil establecer la duración del periodo de gestación. Todas las hembras grávidas con embriones casi terminales fueron encontradas en enero, mayo y septiembre, lo que podría sugerir un ciclo reproductivo continuo. Sin embargo, el desarrollo de los folículos, y los DMFs observados en hembras con embriones terminales, indicaron que las hembras no son capaces de ovular poco después del alumbramiento, por lo que no es factible un proceso reproductivo continuo para esta especie. Además, los datos gonadosomáticos sugieren un ciclo reproductivo estacional. En su conjunto estos resultados indican un ciclo reproductivo bianual para la especie, con ovulación durante primavera y verano y un periodo de gestación de por lo menos un año. Capapé (1990, 2002, 2005) ha supuesto duraciones similares para los ciclos reproductivos de *S. oculata*, *S. squatina* y *S. aculeata*. Asimismo, Koob y Callard (1999) notaron que en las especies cuyo desarrollo folicular está temporalmente separado del periodo de gestación, como en *S. guggenheim*, la gravidez duró aproximadamente un año completo, pero con un año o dos

reproductive process is not possible for this species. In addition, the gonadosomatic data suggest a seasonal reproductive cycle. These results indicate a biannual reproductive cycle for this species, with ovulation occurring during spring and summer, and gestation taking at least one year. A similar length of the reproductive cycle was hypothesized by Capapé (1990, 2002, 2005) for *S. oculata*, *S. squatina*, and *S. aculeata*. Furthermore, Koob and Callard (1999) noted that in species where follicle development is temporally separated from the gestation period, as in *S. guggenheim*, pregnancy lasted for approximately one full year, but with an intervening year or two of non-pregnancy. Colonello *et al.* (2007) reported a three-year reproductive cycle (maturation of the follicles taking two years and one year of gestation) in *S. guggenheim* from La Plata River estuary.

Although monthly catch data of *S. guggenheim* in the San Matías Gulf showed a regular presence of this species in the area, the scarcity of gravid females during this study together with the lack of post-ovulatory follicles clearly suggested that this gulf is not one of the main breeding areas of this species. Since the San Matías Gulf is adjacent to the main distribution area of *S. guggenheim* in South Atlantic waters, and pregnant females and females carrying post-ovulatory follicles have been reported in northern Argentina (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007), it is possible that this gulf is a marginal reproductive region. Thus, the gulf would be located at the southern end of the main reproductive area, with the majority of the pregnant females occurring outside the gulf during the gestation and parturition periods.

## Acknowledgements

We would like to thank the Instituto de Biología Marina y Pesquera (Argentina) for funding this project; the company Camaronera Patagónica and crew of the R/V *Capitán Canepa* for their assistance in collecting the samples; and N Pankhurst, J Stevens and F Neira for comments and suggestions. The *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals* was followed (National Academy Press, 1996 version).

## References

- Baum JK, Myers RA, Kehler DG, Worm B, Harley SJ, Doherty PA. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299: 389–392.
- Bridge NF, Duncan M, Newton G. 1998. Biology of the ornate angel shark (*Squatina tergocellata*) from the Great Australian Bight. *Mar. Freshwat. Res.* 49: 679–686.
- Callard GV. 1991. Spermatogenesis. In: Pang PTK, Schreibman MP (eds.), *Vertebrate Endocrinology: Fundamentals and Biomedical Implications*. Academic Press, New York, pp. 303–341.
- Capapé C, Quignard JP, 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. *J. Fish Biol.* 37: 347–356.

intermedios sin gravidez. Colonello *et al.* (2007) observaron un ciclo reproductivo de tres años (dos años para la maduración de los folículos y un año de gestación) en *S. guggenheim* del estuario del Río de la Plata.

Aunque los datos de captura mensual de *S. guggenheim* en el Golfo de San Matías mostraron una presencia regular de la especie en el área, la escasez de hembras grávidas durante el estudio aunada a la falta de folículos postovulatorios indican claramente que el Golfo de San Matías no es una de las principales áreas de crianza de esta especie. Dado que el Golfo de San Matías es adyacente a la zona principal de distribución de *S. guggenheim* en aguas del Atlántico Sur, y que se han encontrado hembras grávidas y hembras con folículos postovulatorios en el norte de Argentina (Cousseau 1973, Colonello *et al.* 2007), es posible que este golfo sea una región reproductiva marginal. Por tanto, el golfo se localizaría en la parte sur de la principal área de reproducción, encontrándose la mayoría de las hembras grávidas afuera del golfo durante los periodos de gestación y alumbramiento.

## Agradecimientos

Agradecemos al Instituto de Biología Marina y Pesquera (Argentina) el apoyo brindado a este proyecto; a la compañía Camaronera Patagónica y a la tripulación del B/O *Capitán Canepa* su asistencia en la recolección de las muestras; y a N Pankhurst, J Stevens y F Neira sus comentarios y sugerencias. Se siguió la *Guía para el Cuidado y Uso de los Animales de Laboratorio* (National Academy Press, versión 1996).

Traducido al español por Christine Harris.

- Capapé C, Zorzi G, Seck AA. 1999. New data on the eggs of angel shark, *Squatina oculata* Bonaparte, 1840 (Pisces: Squatinidae). *Oebalia* XXV: 53–60.
- Capapé C, Seck AA, Gueye-Ndiaye A, Diatta Y, Diop M. 2002. Reproductive biology of the smoothback angel shark, *Squatina oculata* (Elasmobranchii: Squatinidae), from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 82: 635–640.
- Capapé C, Diatta Y, Seck AA, Guélorget O, Ben Souissi J, Zaouali J. 2005. Reproduction of the sawback angel shark *Squatina aculeata* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Senegal and Tunisia. *Cybium* 29: 147–157.
- Clark E, Von Schmidt K. 1965. Sharks of the central gulf coast of Florida. *Bull. Mar. Sci.* 15: 13–83.
- Colonello JH, Lucifora LO, Massa AM. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): Geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 131–140.
- Compagno LJV. 1984. *Sharks of the World*. FAO, Rome, pp. 251–655.
- Cousseau MB. 1973. Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina*, Marini (Pisces, Squatinidae). *Physis* 32: 175–195.
- Cousseau MB, Figueroa DE. 2001. Las especies del género *Squatina* en aguas de Argentina (Pisces: Elasmobranchii: Squatinidae). *Neotrópica* 47: 85–86.
- Di Giacomo E, Perier MR. 1991. Evaluación de la biomasa y explotación comercial del pez gallo (*Callorhynchus callorhynchus*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marít.* 9(A): 7–13.

- Graham KJ, Andrew NL, Hodgson KE. 2001. Changes in relative abundance of sharks and rays on Australian South East Fishery trawl grounds after twenty years of fishing. *Mar. Freshwat. Res.* 52: 549–61.
- Klimley AP. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environ. Biol. Fish.* 18: 27–40.
- Koob TJ, Callard IP. 1999. Reproductive endocrinology of female elasmobranchs: Lessons from the little skate (*Raja erinacea*) and spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *J. Exp. Zool.* 284: 557–574.
- Milessi A, Vögler R, Bazzino G. 2001. Identificación de tres especies del genero *Squatina* (Elasmobranchii, Squatinidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguay (ZCPAU). *Gayana* 65: 167–172.
- Natanson LJ, Cailliet GM. 1986. Reproduction and development of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia* 4: 987–994.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860–863.
- Pratt JHL. 1988. Elasmobranch gonad structure: A description and survey. *Copeia* 3: 719–729.
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 538 pp.
- Sims DW. 2005. Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. In: Ruckstuhl KE, Neuhaus P (eds.), *Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 127–147.
- Sims DW, Nash JP, Morritt D. 2001. Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: Alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Mar. Biol.* 139: 1165–1175.
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 476–494.
- Sunye PS, Vooren CM. 1997. On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. *J. Fish Biol.* 50: 86–94.
- Tavares R, Lemus M, Chung KS. 2006. Evaluation of the instantaneous growth of juvenile smooth dogfish sharks (*Mustelus canis*) in their natural habitat, based on the RNA/DNA ratio. *Cienc. Mar.* 32: 297–302.
- Walker TI. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Mar. Freshwat. Res.* 49: 533–572.
- Walker TI. 2005. Reproduction in fisheries science. In: Hamlet W (ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Rays and Chimaeras*. Einfield, New Hampshire, pp. 81–127.

*Recibido en marzo de 2007;  
aceptado en noviembre de 2008.*