

Biología reproductiva en soporte de la conservación: primera descripción de algunos estadios reproductivos del angelote chileno *Squatina armata* (Phillipi, 1987)

Reproductive biology in support of conservation: First description of some reproductive stages of the Chilean angelshark *Squatina armata* (Phillipi, 1987)

Nelly Peña-Cutimbo^{1*}, Rosa Maria Cañedo-Apolaya¹,
Cristel Cordero-Maldonado¹, Adrian Custodio-Urbe¹,
Jeffrey Mangel^{1,2}, Francisco Polanco-Vásquez^{3,4,5},
Joanna Alfaro-Shigueto^{1,2,6}

- 1 ProDelphinus. Lima, Perú.
- 2 Centre for Ecology and Conservation, University of Exeter. Penryn, Cornwall.
- 3 Wildlife Conservation Society. Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- 4 Centro de Estudios del Mar y Acuicultura, Universidad de San Carlos de Guatemala. Ciudad de Guatemala, Guatemala.
- 5 Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, México.
- 6 Facultad de Biología Marina, Universidad Científica del Sur. Lima, Perú.



Citar como: Peña-Cutimbo *et al.* (2024). «Biología reproductiva en soporte de la conservación: primera descripción de algunos estadios reproductivos del angelote chileno *Squatina armata* (Phillipi, 1987)». *South Sustainability*, 5(2), e103. DOI: 10.21142/SS-0502-2024-e103

Artículo recibido: 13/4/2024
Arbitrado por pares
Artículo aceptado: 10/7/2024



© Los autores, 2024. Publicado por la Universidad Científica del Sur (Lima, Perú)

*E-mail de correspondencia:
nelly@prodelphinus.org

RESUMEN

En el océano Pacífico oriental (OPO) se ha descrito la presencia del angelote chileno *Squatina armata*, una especie que ha estado sometida a una fuerte presión pesquera en la región. A pesar de ello, se conoce poco sobre la biología de la especie, y en la actualidad se encuentra en estado de "Peligro Crítico" según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés). El objetivo de este estudio fue describir los estadios reproductivos de *S. armata* colectados de la pesca artesanal. Se colectaron 74 ejemplares (43 hembras y 31 machos), desembarcados en el puerto de San José, Lambayeque. Se extrajeron los sistemas reproductivos completos para posteriormente determinar el estadio, adaptándolo a la escala de madurez propuesta por Osaer *et al.* (2015) con el tiburón ángel *Squatina squatina*. Asimismo, con el registro fotográfico se obtuvieron tres de cinco estadios reproductivos femeninos y masculinos. Este es uno de los primeros estudios de biología reproductiva de elasmobranchios en el Perú y el primero en describir los estadios reproductivos de *S. armata* en el OPO. Estos resultados aportarán al conocimiento científico de esta importante pero vulnerable especie para la región. Asimismo, sentará bases para futuras investigaciones de biología reproductiva de tiburones en el Perú y contribuirá a su conservación.

Palabras clave: estadios reproductivos, tiburón ángel, pesca artesanal, biología reproductiva, gónadas

ABSTRACT

In the Eastern Pacific Ocean (EPO), the presence has been described of the Chilean angelshark (*Squatina armata*), a species that has been subject to heavy fishing pressure in the region. However, little is known about the biology of this species, and it is listed currently as "Critically Endangered", according to the International Union for Conservation of Nature (IUCN). The aim of this study was to describe the reproductive stages of specimens of *S. armata* collected through small-scale fishing activities. We collected 74 (females = 43, males = 31) specimens landed at the port of San Jose, Lambayeque. The complete reproductive systems were extracted, in order to subsequently determine the stage, adapted to the maturity scale proposed by Osaer *et al.* (2015) for the angelshark *Squatina squatina*. In addition, a photographic record was made, through which three of five female and male reproductive stages were obtained. This is one of the first studies of elasmobranch reproductive biology in Peru and the first to describe the reproductive stages of *S. armata* in the EPO. These results will contribute to the scientific knowledge for the region of this important but vulnerable species. It will also help to lay the groundwork for future research on the reproductive biology of sharks in Peru and contribute to their conservation.

Keywords: reproductive stages, angel shark, small-scale fishing, reproductive biology, gonads



Introducción

La diversidad de formas de reproducción en los elasmobranquios (tiburones y rayas) se expresa desde la variabilidad de tamaños de las crías, ciclos ováricos, periodos de gestación, uso de zonas de crianza, entre otros (Carrier et al., 2004). Se conocen dos tipos de reproducción. La primera es la oviparidad, la más primitiva existente en el grupo (Castro, 2013; Carrier et al., 2022), que se desarrolla en algunas familias de tiburones, como Heterodontidae, Parascylliidae, Scyliorhinidae, Hemiscylliidae, Stegostomatidae, Scyliorhinidae, entre otras (Conrath, 2005; Castro, 2013; Ebert, Dando y Fowler, 2013). Esta se divide en «inmediata o única» y «retenida o múltiple» (Castro, 2013; Ebert, Dando y Fowler, 2013, 2014). El segundo tipo de reproducción es tipo de reproducción es la viviparidad, en el cual las crías nacen ya completamente desarrolladas (Ebert, Dando y Fowler, 2013). Este es el caso de algunas familias como la Squalidae, Centrophoridae, Lamnidae, Somniosidae, Squatinidae, entre otras (Ebert, Dando y Fowler, 2013; Buddle et al., 2018). Este tipo de reproducción se divide en «aplacentada» y «placentada» (Ebert, Dando y Fowler, 2013). No obstante, Nakaya, White y Ho (2020) proponen un nuevo tipo de reproducción llamada «oviparidad única sostenida», en la cual existe una retención prolongada de una única cápsula de óvulos en un oviducto hasta que el embrión alcanza un tamaño considerable.

Los angelotes son tiburones, también conocidos como «tiburones ángel»; son similares a las rayas, principalmente en la forma de su cuerpo, que es dorsoventralmente aplanado (Ebert, Dando y Fowler, 2013). Su diferencia con ellas es que sus aberturas branquiales están a los lados de la cabeza y estas, a su vez, no están unidas a las aletas pectorales (Ebert, Dando y Fowler, 2013). Tienen una boca amplia en posición terminal, diferente a los tiburones convencionales (Ebert, Dando y Fowler, 2013), y la zona inferior es generalmente pálida (Ebert, Dando y Fowler, 2013 y 2014). Poseen una reproducción vivípara aplacentada con saco vitelino como fuente de alimentación (lecitotrofia) (Ebert, Dando y Fowler, 2013; Ellis et al., 2020), con periodo de gestación entre los 6 a 12 meses (Awruch et al., 2008) y un ciclo reproductivo que puede durar entre 2 y 3 años (Capapé et al., 1990, 2005; Colonello et al., 2007). Asimismo, el número de crías depende de la especie, por lo que oscila entre 1 a 22 crías (Natanson y Cailliet, 1986; Patterson, 1905).

En el Pacífico sudeste (Ebert et al., 2014) el tiburón ángel chileno *Squatina armata* (Philippi, 1887) se distribuye desde Colombia (Mantilla, 1998) hasta el sur de Chile (Ebert, Dando y Fowler, 2013). En el Perú, sus principales amenazas son la captura dirigida con redes de enmalle para el consumo de sus huevos (ovocitos y óvulos) y carne, así como la captura incidental principalmente en las redes de arrastre y de enmalle (Elliot et al., 2011; Lawson et al., 2020). La caleta de San José ha sido considerada

uno de los principales puntos de desembarque a nivel nacional (Gonzalez-Pestana et al., 2016) y hasta 1996 sus desembarques eran registrados de manera general como «angelotes» *Squatina* sp, que han mostrado una fuerte y significativa reducción de sus desembarques (Gonzalez-Pestana et al., 2016). Sin embargo, sus desembarques son todavía muy generales para este grupo (Cañedo-Apolaya et al., 2021). Esta falta de precisión puede llevar a identificaciones erróneas con otra especie, como el angelote del Pacífico *Squatina californica* (Ayres, 1856) (C. Bustamante, datos inéditos de 2020, citado en Dulvy et al., 2020).

La información biológica para *S. armata*, en particular respecto a los aspectos reproductivos, siguen siendo muy escasos en la región del Pacífico sureste. En ese sentido, el presente estudio pretende presentar la descripción de algunos estadios reproductivos del tiburón ángel chileno *S. armata* capturado por la pesca artesanal, para contribuir con información biológica para la región.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los ejemplares de tiburón ángel chileno *S. armata* fueron colectados en el norte del Perú (6°47'54"S y 79°59'30"W, San José, Lambayeque) (figura 1). El periodo de colecta se realizó entre julio de 2022 y agosto de 2023 en la pesquería de redes de enmalle de fondo, dedicada principalmente a la pesca de elasmobranquios (por ejemplo, tollo mama, raya águila) y, en poca medida, con redes de trasmallo dedicada a la pesca de peces óseos (por ejemplo, lenguado, cachema, congrio).



Figura 1. Mapa de la zona de desembarque San José, donde se colectaron los ejemplares de *S. armata*.

Procedimiento

El área de muestreo abarcó desde Lambayeque hasta Piura, incluyendo las islas Lobo de Afuera y Lobos de Tierra, y cubrió un rango de profundidad de 4-84 m. Los 74 ejemplares colectados fueron identificados (figura 2) en campo utilizando la *Clave para identificar los peces marinos del Perú* de Chirichigno y Vélez (1998). Una vez colectados en el centro de acopio y la playa de San José, los ejemplares fueron transportados al laboratorio de Biología Pesquera de la Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo (UNPRG), en coolers con *gelpacks* para su análisis. Se identificó el sexo a través de la presencia de gonopterigios en machos y su ausencia en hembras. Se tomaron fotografías de la anatomía interna, específicamente el sistema reproductor dentro y fuera de la cavidad, en posición ventral y dorsal. Por último, el sistema reproductor fue conservado en formol al 10 %.

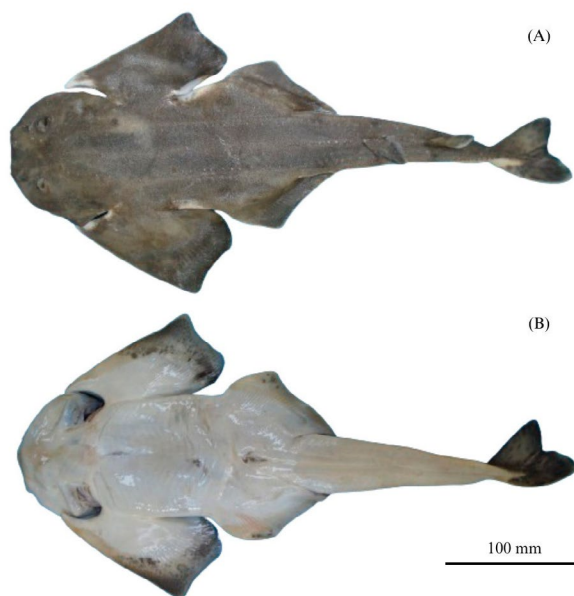


Figura 2. Ejemplar de angelote chileno *Squatina armata* en (A) vista dorsal y (B) vista ventral, colectado de la pesca artesanal de la caleta de San José, Lambayeque.

Nota. Cuerpo aplanado dorsoventralmente. Presenta una muesca profunda detrás de la cabeza. Posee 5 aberturas branquiales muy próximas entre sí. Coloración gris-parduzca en la zona dorsal, con manchas o puntos cafés y coloración blanca en la zona ventral. Barbillas nasales angostas muesqueadas. Pequeñas espinas presentes en la línea media de la espalda y la cola desde la cabeza, hasta las aletas dorsales y entre las bases de las aletas (Bustamante y Vargas-Caro, s. f.; Chirichigno y Vélez, 1998).

Se adaptó la escala de madurez sexual de *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) propuesta por Osaer *et al.* (2015) a *S. armata*. En los ejemplares hembra, los estadios fueron diferenciados considerando el estado de desarrollo, coloración, forma y grosor, principalmente de los oviductos, glándulas oviducuales, ovarios y útero. Mientras que, en los machos, estos fueron diferenciados considerando el estado de desarrollo, forma y grosor, en especial de los testículos, epidídimo, órgano epigonal, conductos deferentes y vesícula seminal. Asimismo,

externamente en los machos se consideró el tamaño y calcificación de los gonopterigios, apertura del rifiodón y la presencia/ausencia de semen (Galíndez, 2016; Romero-Caicedo *et al.*, 2016). Por otro lado, se recomienda revisar el glosario («Material suplementario 1») para una mejor comprensión de las estructuras identificadas y determinadas definiciones.

Resultados

Sistema reproductivo femenino

El sistema reproductor femenino de *S. armata* presenta un desarrollo pareado (lado derecho e izquierdo) y visualmente muestra un desarrollo ovárico asimétrico, donde el ovario izquierdo (longitud: 24,9-179,5 mm) es más grande que el derecho (longitud: 11,3-93,1 mm). Se realizó una prueba de normalidad Shapiro-Wilk y una prueba de homogeneidad de varianza, y se concluyó que los datos del ovario izquierdo no mostraron una distribución normal para realizar la prueba t-Student. Por ello, se realizó una prueba no paramétrica Wilcoxon, con la cual se demostró una diferencia estadísticamente significativa con un p-valor = 0.0000002049 al nivel de significancia del 5 % ($p < 0,05$). Asimismo, el ovario presenta desarrollo externo y los ovocitos son visibles. El lado derecho e izquierdo del aparato reproductor serían activos como *S. squatina* (Osaer *et al.*, 2015).

Estadio II: subadulto (inmaduro) - (C) temprano

Se identificaron 16 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 28,2 y 72,4 cm. En la figura 3 se observa la diferenciación entre oviducto y ostium. Las glándulas oviducuales (GO) se encuentran sin desarrollar, mientras que los ovarios (longitud: izquierdo 24,9-48,3 mm, derecha 11,3-37,9 mm) tienen una coloración ligeramente blanquecina y sin folículos distinguibles, sin ovocitos presentes. El órgano epigonal (OE) es distinguible. El útero se presenta con pared delgada y con forma cilíndrica. Cérvix poco perceptible.

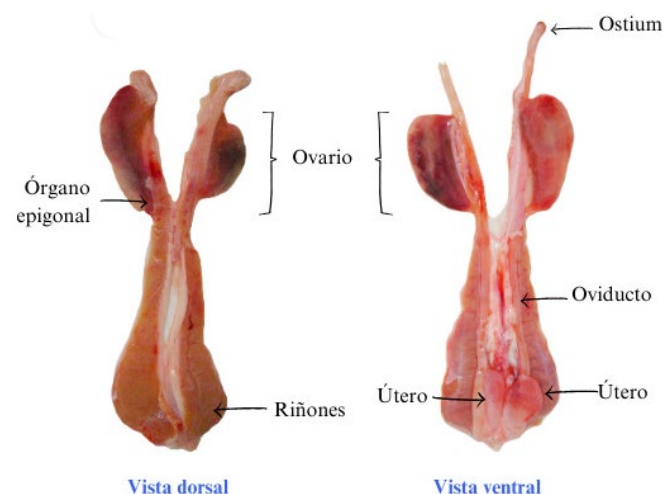


Figura 3. Sistema reproductivo de una hembra de *S. armata* subadulta inmadura temprana de estadio II.

Estadio II: subadulto (inmaduro) - (D) tardío

Se identificaron 9 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 65,4 y 89,0 cm. En la figura 4, se muestra una diferenciación entre oviducto, ostium y GO. Ambas GO son distinguibles. Oviducto anterior (OVI-A) poco más estrecho que el oviducto posterior (OVI-P) (después de la glándula oviducal y antes del UT). Ovarios (longitud: izquierdo 46,7-72,4 mm, derecha 22,2-44,4 mm) con pequeños folículos definidos dispersos y de tamaños similares (mayor desarrollo en el lado izquierdo). Presencia predominante de OE. Ambos úteros más anchos que el anterior estadio.

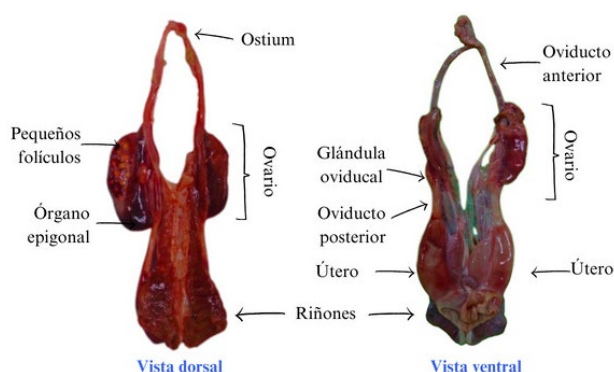


Figura 4. Sistema reproductivo de una hembra de *S. armata* subadulto inmadura tardía de estadio II.

Estadio III: en desarrollo (maduro) - (E) temprano

Se identificaron 10 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 71,0 y 91,0 cm. En la figura 5, se observa una diferenciación entre oviducto, ostium y GO. GO completamente desarrollados. OVI-A más estrecho que OVI-P. Los ovarios (longitud: izquierdo 57,4-121,5 mm, derecha 24,5-82,4 mm) con ovocitos (2,85-17,65 mm de diámetro) y con pocos folículos bien definidos de distintos tamaños. Con mayor cantidad de ovocitos en el lado izquierdo, en relación con el mayor desarrollo del ovario izquierdo, por lo que tiene capacidad de albergar más ovocitos.

Útero ancho con paredes gruesas. Cérvix abierto y visible.

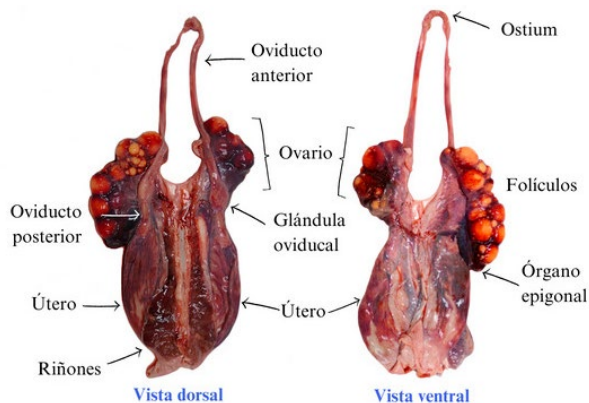


Figura 5. Sistema reproductivo de una hembra de *S. armata* en desarrollo, madura temprana de estadio III.

Estadio III: en desarrollo (maduro) - (F) tardío

Se identificaron 6 individuos pertenecientes a este estadio y las tallas fluctuaron entre 80,0 y 93,2 cm. En la figura 6, el OVI-A presenta una estructura estrecha (casi tubular) y el OVI-P es poco visible. GO completamente desarrollados. Ovario (longitud: izquierdo 80,8-179,5 mm, derecha 50,7-93,1 mm) con ovocitos (10,2-35,0 mm de diámetro) y folículos vitelogénicos notorios de tamaño similar, con mayor número de ovocitos en el lado izquierdo (que ocupan la tercera parte de toda la cavidad), acompañados de folículos pequeños. El OE es casi imperceptible. El útero tiene una forma tubular con paredes gruesas y vascularizadas. Cérvix abierto.

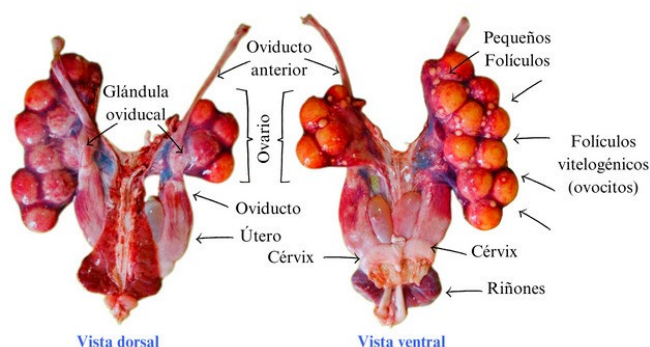


Figura 6. Sistema reproductivo de una hembra de *S. armata* en desarrollo, madura tardía de estadio III.

Estadio IV: Preñada (maduro) - (G) temprano

Se identificaron 2 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 88,4 y 101,5 cm. En la figura 7, hay una diferenciación entre OVI-S, ostium y GO. OVI-P poco visible. GO totalmente desarrolladas. OE poco visible. Ovarios (longitud: izquierdo 45,5-85,5 mm, derecha 51,6-55,1 mm) con ovocitos (diámetro: 8,0-10,5 mm) y folículos posovulatorios. Úteros distendidos y vascularizados con óvulos. Aún no presentan embriones. Cérvix poco abierto.

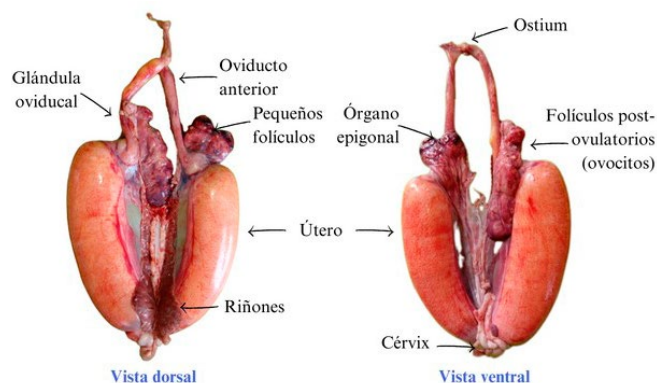


Figura 7. Sistema reproductivo de *S. armata* hembra preñada, madura temprana de estadio III.

Sistema reproductivo masculino

El sistema reproductor masculino de *S. armata* presenta un desarrollo pareado (lado derecho e izquierdo) y visualmente muestra un desarrollo testicular asimétrico. El testículo izquierdo (longitud: 30,0-108,3 mm) se observa más grande que el derecho (longitud: 24,7-100,1 mm). Luego de realizar la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de homogeneidad de varianza, se realizó una prueba t-Student y se obtuvo un p-valor = 0,0497 al nivel de significancia del 5 % ($p < 0,05$). Se obtuvo un resultado ligeramente menor, pero demuestra una diferencia estadísticamente significativa entre el tamaño del testículo izquierdo y derecho.

Estadio I: juvenil (inmaduro) - (B) tardío

Se identificaron 2 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 47,00 y 50,2 cm. En la figura 8, los testículos (longitud: izquierdo 30,00-42,9 mm; derecho 24,7-30,3) se encuentran en forma de pliegue y el OE cubre todo el testículo. El conducto deferente (CD) se observa como una línea blanca translúcida y no se distingue del epidídimo. La vesícula seminal (VS) es pequeña pero distinguible. Los gonopterigios (también conocidos como «claspers») no sobrepasan las aletas pélvicas, no están calcificados, sin rotación, sin moretones, sin presencia de semen y rifiodón cerrado.

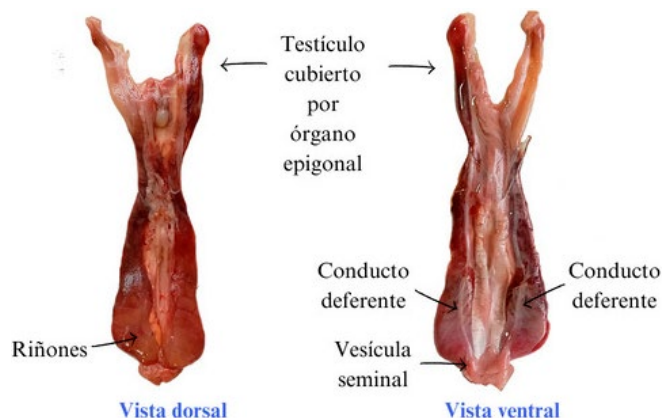


Figura 8. Sistema reproductivo de *S. armata* de un macho juvenil inmaduro tardío de estadio I.

Estadio II: subadulto (inmaduro) - (C) temprano

Se identificó 14 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 54,2 y 80,5 cm. En la figura 9, los testículos (longitud: izquierdo 38,3-69,1 mm; derecho 27,3-65,7 mm) delgados parcialmente lobulados y cubiertos por OE. CD se observa como una línea blanca y translúcida, ondulado inconspicuo y sin distinción del epidídimo. VS pequeña pero distinguible. Gonopterigios no sobrepasan las aletas pélvicas, no están calcificados, sin rotación, sin moretones, sin presencia de semen y rifiodón cerrado.

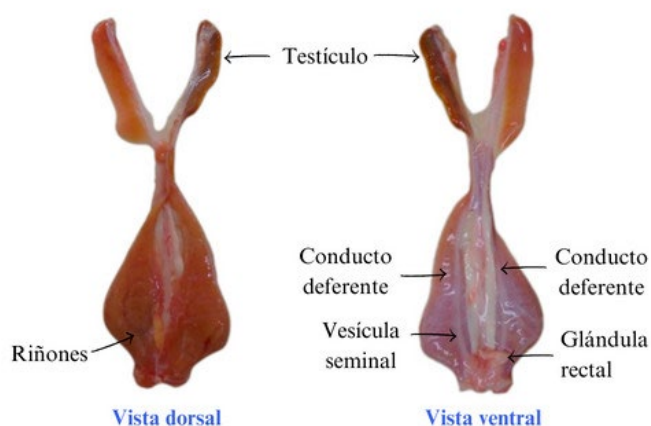


Figura 9. Sistema reproductivo de *S. armata* macho subadulto inmaduro temprano de estadio II.

Estadio II: subadulto (inmaduro) - (D) tardío

Se identificaron 12 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 68,5 y 100,7 cm. En la figura 10, los testículos (longitud: izquierdo 52,7-104,8 mm, derecho 40,9-100,1 mm) se observan parcialmente voluminosos y lobulados. OE insignificante, poco visible. CD ondulado de forma conspicua y se puede observar cierta diferencia con el epidídimo. Saco espermático (SC) diferenciados del sinus urogenital. Es visible la cabeza del epidídimo y el pliegue pregerminal en los testículos. Gonopterigios parcialmente calcificados, con rotación, presencia de moretones, presencia de semen y rifiodón abierto.

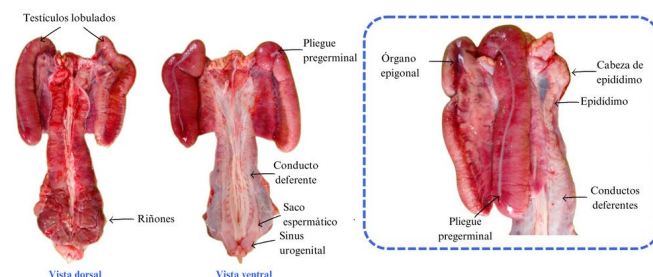


Figura 10. Sistema reproductivo de *S. armata* de un subadulto inmaduro tardío de estadio II.

Estadio III: adulto (maduro) - (E) en desarrollo

Se identificaron 3 individuos pertenecientes a este estadio. Las tallas fluctuaron entre 98,2 y 100,6 cm. En la figura 11, los testículos (longitud: izquierdo 92,2-108,3 mm, derecho 65,9-90,3 mm) están completamente lobulados, vascularizados y de mayor tamaño al estadio de subadulto. OE insignificante pero visible. CD completamente ondulado y conspicuo, diferenciado totalmente del epidídimo. Con cabeza de epidídimo notorio. SC diferenciados del sinus urogenital. Gonopterigios plenamente calcificados, con rotación, presencia de moretones, presencia de semen y rifiodón abierto.

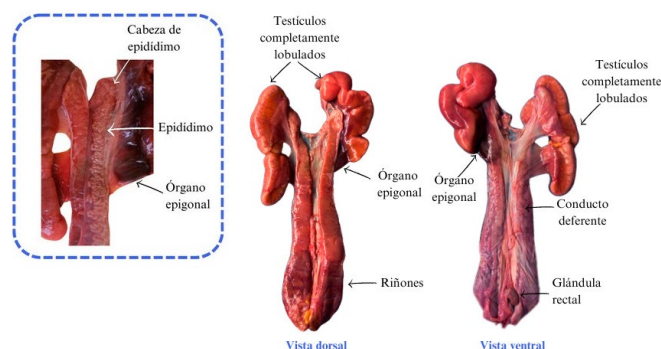


Figura 11. Sistema reproductivo de *S. armata* de un macho adulto maduro en desarrollo de estadio III.

Discusión

En los últimos años se ha visto una alarmante preocupación por la conservación de los elasmobranquios y su gran diversidad enfrenta numerosas amenazas a pesar de su importancia ecológica. Desde 1970 la abundancia mundial de elasmobranquios oceánicos ha disminuido en un 71 % debido a un aumento de 18 veces la presión pesquera (Pacoureau et al., 2021). Además, se han hallado ingesta y enredos con plásticos (Parton, 2020; Morgan, Hutchinson y Gaion, 2021; Pinho et al., 2022; Afonso y Fidelis, 2023) e incluso contaminantes en sus tejidos (Bordbar et al., 2023; Martins, Costa y Bianchini, 2020; Weijs et al., 2020). Por otro lado, las características de historia de vida como edad, crecimiento lento, baja fecundidad, maduración sexual tardía, alta longevidad y largos periodos de fecundación (Hoenig y Gruber, 1990) convierten a los elasmobranquios en organismos vulnerables (Barría y Colmenero, 2019). En ese sentido, el estudio de la biología reproductiva de *S. armata* es un paso importante para mejorar la comprensión de su riesgo de extinción, ya que en este aspecto posee escasa información. De esta manera, este estudio es uno de los primeros que describen los estadios reproductivos de elasmobranquios en el Perú y el primero de *S. armata*.

Diversos estudios de biología reproductiva en tiburones utilizan altos números de ejemplares, como los realizados por Galván-Tirado, Galván-Magaña y Ochoa-Baéz (2015); Fujinami et al. (2017); Tagliafico, Rangel y Broadhurst (2017); Soto-López et al. (2018); Macías-Cuyare, Tavares y Oddone (2020), y Wu et al. (2020). Estos estudios abarcan periodos de muestreo mayores a un año, con la finalidad de coleccionar todos los estadios reproductivos (inmaduro, maduro, grávido) de acuerdo con aspectos externos. En este caso, el periodo de colecta duró 13 meses y se adquirieron determinados ejemplares, dado su alto valor comercial en el norte peruano (Córdova-Zavaleta et al., 2014, 2022; Gonzalez-Pestana et al., 2016; Ministerio de la Producción, Produce, 2014). Por lo tanto, la información dada en este estudio debe ser tomada con cautela, ya que no se obtuvieron todos los estadios. Sin embargo, es importante destacar que la falta de neonatos, hembras

con crías o machos muy desarrollados podría ser una señal positiva, lo que indica que los pescadores no están capturando angelotes en estos estadios. Asimismo, se recalca que la identificación de estadios para estimar parámetros reproductivos clave como la talla media de madurez (L50), la tasa y la frecuencia de reproducción son fundamentales para la sostenibilidad de las especies (Morgan, 2008).

Por otro lado, la variabilidad temporal y espacial de los factores ambientales a lo largo del tiempo de la colecta de determinados estadios del angelote chileno también puede influir en la maduración (Moura et al., 2014; Ward-Paige et al., 2014). Aunque para este estudio no se tomaron datos ambientales, la variabilidad de las áreas de pesca son distintas: zonas costeras e islas (por ejemplo, Islas Lobos de Tierra) y pueden condicionar la maduración de los individuos. Asimismo, Zimmermann y Jorgensen (2017) mencionan que el uso de artes de pesca puede influir en la obtención de peces con determinados estadios reproductivos, lo que se relaciona con el tamaño corporal (Tsoukali et al., 2016). Sin embargo, hacer uso de individuos provenientes de la pesca artesanal representa una oportunidad para obtener material biológico. Este puede proporcionar información valiosa como lo presentado por Campos-León et al. (2022), quienes analizaron una hembra de *S. armata* preñada, capturada incidentalmente en redes de enmalle de fondo en el sur del Perú, con la cual se pudo describir por primera vez embriones de esta especie.

Durante nuestro estudio pudimos observar una hembra de estadio IV (temprano) sin desarrollo de embriones. Por otra parte, Campos-León et al. (2022) clasifican una hembra de *S. armata* preñada de estadio IV (utilizando la escala de Osaer et al., 2015), donde encontró seis embriones de apariencia similar al de un adulto y con presencia de saco vitelino externo e interno. Aunque Campos-León et al. (2022) no lo menciona textualmente, se trataría de una hembra de estadio IV (tardío) por la presencia de embriones desarrollados. Pese a no obtener todos los estadios para hembras y machos en este estudio (3 estadios de 5 para ambos), de acuerdo con las observaciones macroscópicas *S. armata* posee un tipo de reproducción vivípara aplacentada con saco vitelino como fuente de alimento (lecitotrofia), lo que caracteriza a la familia Squatinidae (Capapé et al., 2005; Ebert et al., 2014). De igual manera, recomendamos contar con un periodo de muestreo más extenso, ampliar las zonas de colecta para obtener una mayor probabilidad de encontrar más estadios reproductivos, e incluir ejemplares provenientes de cruceros científicos (con la probabilidad de encontrar neonatos y maduros grávidos) y así completar los estadios reproductivos de *S. armata*.

Hasta el momento se han descrito oficialmente dos especies del género *Squatina* en el OPO, *S. armata* y *S. californica* (Cañedo-Apolaya et al., 2021; Compagno, 1984;

Fischer *et al.*, 1995; Weigmann, 2016). De las dos especies, *S. californica* es quien posee más información publicada en el OPO. A pesar de que *S. armata* es una especie en «Peligro Crítico», posee escasa información biológica y ecológica. En ese aspecto, este estudio contribuirá con conocimiento científico a esta importante especie para la región y brinda una línea base para futuras investigaciones de biología reproductiva de tiburones en el Perú.

Agradecimientos y fuente de financiamiento

Con el apoyo de Conservation Leadership Programme (CLP) en el proyecto «Working towards conservation on angelshark based on fisheries research in Peru» y del Fondo Semilla de la Universidad Científica del Sur (UCSUR) en el proyecto «Angelotes: un grupo amenazado y de importancia comercial con necesidades de información biológica y pesquera para su conservación», se realizó esta primera guía de estadios reproductivos para *Squatina armata*.

Agradecemos a los pescadores de la localidad de San José, al apoyo local por parte de Jordy Daniel Garnique Capuñay, Deysi Carolina Sencio Sánchez, Andrea Luisa Loayza Sotomayor, David Sarmiento Barturén, José Manuel Fiestas Querebalú, María Cristina Galán Curo, Lizzett Yumira Vega Pisconte y Kenzo Van Waerebeek Alfaro por su participación y colaboración en el proyecto.

Contribución de autores

Nelly Peña-Cutimbo contribuyó en la identificación de estadios reproductivos, conceptualización, metodología, supervisión y toma de fotografías de los sistemas reproductivos del tiburón ángel chileno, recopilación de información, edición de figuras, redacción y edición del manuscrito (borrador y original). Rosa Cañedo-Apolaya colaboró en la adquisición de fondos, administración del proyecto, supervisión y toma de fotografías de los sistemas reproductivos, metodología, edición de mapa, revisión y edición del manuscrito. Cristel Cordero-Maldonado participó en la supervisión y toma de fotografías de los sistemas reproductivos, redacción y edición del manuscrito. Adrian Custodio-Urbe colaboró con la toma de fotografías del sistema reproductivo, redacción y edición del manuscrito. Francisco Polanco colaboró con la revisión de estadios reproductivos propuestos, revisión y edición del manuscrito. Joanna Alfaro-Shigueto y Jeffrey Mangel contribuyeron equitativamente en la revisión y edición del manuscrito. Todos los autores aprobaron la versión final del texto.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias bibliográficas

- Afonso, A. S. y Fidelis, L. (2023). «The fate of plastic-wearing sharks: Entanglement of an iconic top predator in marine debris». *Marine Pollution Bulletin*, 194(Part A). Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115326>
- Álvarez del Villar, J. (1978). *Los cordados. Origen, evolución y hábitos de los vertebrados*. Ciudad de México: CECSA.
- Awruch, C. A., Frusher, S. D., Pankhurst, N. W. y Stevens, J. D. (2008). «Non-lethal assessment of reproductive characteristics for management and conservation of sharks». *Marine Ecology Progress Series*, 355, pp. 277-285. Disponible en: <https://doi.org/10.3354/meps07227>
- Barría, C. y Colmenero, A. I. (2019). «La pesca de tiburones y rayas en el noroeste del Mediterráneo, una situación compleja». *Derecho Animal. Forum of Animal Law Studies*, 10, pp. 105-111. Disponible en: <https://doi.org/https://doi.org/10.5565/rev/da.468>
- Bordbar, L., Strogyloudi, E., Hatzianestis, I., Paraskevopoulou, V. y Chatzisprou, A. (2023). «First evidence of trace metals and persistent organic contaminants from an endangered marine species, *Mobula mobular* (Bonattiere, 1788) caught in Hellenic waters (Saronikos Gulf)». *Marine Biology Research*, 19(8-9), pp. 399-406. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/17451000.2023.2256343>
- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-rey, F., Beverly, J. y Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). «Special section: Fisheries reproductive biology. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes». *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3(1), pp. 52-70. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>
- Buddle, A. L., Van Dyke, J. U., Thompson, M. B., Simpfendorfer, C. A. y Whittington, C. M. (2018). «Evolution of placentotrophy: Using viviparous sharks as a model to understand vertebrate placental evolution». *Marine and Freshwater Research*, 70(7), pp. 908-924. Disponible en: <https://doi.org/10.1071/MF18076>
- Bustamante, C. y Vargas-Caro, C. (S. f.). «Ficha Participación Ciudadana de antecedentes de especie». Disponible en: https://clasificacionespecies.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2022/09/Squatina_armata_18RCE_PAC.pdf
- Campos-León, S., Kanagusuku, K., Zavalaga, F. y Pinazo, K. (2022). «Primera descripción de embriones de angelote *Squatina armata* (Philippi, 1887) (Squatiniformes: Squatinidae), una especie en peligro crítico de extinción». Disponible en: <https://shorturl.at/b6y5D>
- Cañedo-Apolaya, R. M., Ortiz-Alvarez, C., Alfaro-Cordova, E., Alfaro-Shigueto, J., Velez-Zuazo, X., Mangel, J. C., Siccha-Ramirez, R., Yamashiro, C. y Ramirez, J. L. (2021). «Species delimitation of Southeast Pacific angel sharks (*Squatina* spp.) reveals hidden diversity through. *Diversity*, 13(177), pp. 1-16. Disponible en: <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/d13050177>
- Capapé, C., Diatta, Y., Seck, A. A., Guélorget, O., Ben Souissi, J. y Zaouali, J. (2005). «Reproduction of the sawback angelshark *Squatina aculeata* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Senegal and Tunisia». *Cybiurn*, 29(2), pp. 147-157.
- Capapé, C., Quignard, J. P. y Mellinger, J. (1990). «*Squatina* and *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coasts: semi-delayed vitellogenesis, lack of egg capsules, and lecithotrophy». *Journal of Fish Biology*, 37, pp. 347-356.
- Carrier, J., Musick, J. y Heithaus, M. (2004). *Biology of shark and their relatives*. (1.ª ed.). Florida: CRC Press.
- Carrier, J., Simpfendorfer, C., Heithaus, M. y Yopak, K. (2022). *Biology of shark and their relatives*. (3.ª ed.). Florida: CRC Press.
- Castro, J. I. (2013). «A primer on shark reproduction for aquarists». En K. Sato (ed.), *Reproduction of marine life, birth of new life! Investigating the mysteries of reproduction* (pp. 52-69). Okinawa Churashima Foundation. Disponible en: https://churashima.okinawa/en/userfiles/files/page/ocrc/52-69_castro_edit.pdf
- Chirichigno, N. y Vélez, J. (1998). *Clave para identificar los peces marinos del Perú*. Lima: Instituto del Mar del Perú, Imarpe.
- Colonello, J. H., Lucifora, L. O. y Massa, A. M. (2007). «Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): Geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism». *ICES Journal of Marine Science*, 64(1), pp. 131-140. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl004>
- Compagno, L. J. V. (1984). «Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species know to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes». *FAO Fisheries Synopsis*, 4(125), pp. 1-249. Disponible en: <https://www.fao.org/3/ad122e/ad122e.pdf>
- Conrath, C. L. (2005). «Reproductive biology». En J. A. Musick y R. Bonfil (eds.), *Management techniques for elasmobranch fisheries* (pp. 103-126). Virginia: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Córdova-Zavaleta, F. (2022). *La pesquería artesanal de elasmobranquios en la zona norte-centro del Perú, redes de enmalle como caso de estudio*. [Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas]. Disponible en: https://s6250e2cbcd1c88c4.jimcontent.com/download/version/1688669625/module/9981891168/name/Cordova_Zavaleta_2022_Tesis_de_Maestria.pdf
- Córdova-Zavaleta, C., Alfaro-Shigueto, A., Mangel, J. C., Perales-Acuña, N., Coasaca-Céspedes, J., Pestana-Gonzalez, A., Alfaro-Córdova, E., Jimenez, A., Benites, D. y Espinoza, M. (2014). «La pesquería artesanal de elasmobranquios en la zona norte del Perú, caso redes de cortina». En P. A. Mejía-Falla y A. F. Navia (eds.), *Libro de resúmenes. V Encuentro Colombiano sobre Condrichtios*. Cali: Fundación Squalus.
- Dulvy, N. K., Acuña, E., Bustamante, C., Cevallos, A., Herman, K., Navia, A. F., Pardo, S. A. y Velez-Zuazo, X. (2020). *Squatina armata*, Chilean Angelshark (Vol. 8235). Disponible en: <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T44571A116831653.en>
- Ebert, D. A. y Stehmann, M. (2013). *Sharks, batoids and chimaeras of the North Atlantic*. Roma: FAO.
- Ebert, D. A., Dando, M. y Fowler, S. (2014). *A pocket guide to sharks of the world*. (2.ª ed.). Nueva Jersey: Princeton University Press.
- Elliot, W. R., Caccha, L. A. y Benites, C. R. (2011). «La merluza peruana *Merluccius gayi peruanus* Ginsburg evaluada en el otoño del 2003». *Instituto del Mar del Perú*, 38(2), pp. 197-202. Disponible en: <https://repositorio.imarpe.gob.pe/bitstream/20.500.12958/2133/1/INF38%282%29-5.pdf>
- Ellis, J. R., Barker, J., McCully Phillips, S. R., Meyers, E. K. M. y Heupel, M. (2020). «Angel sharks (Squatinidae): A review of biological knowledge and exploitation». *Journal of Fish Biology*, 98(3), pp. 592-621. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jfb.14613>
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. y Niem, V. H. (1995). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental*. Vol. II. Vertebrados. Parte 1. Disponible en: <https://shorturl.at/DaZ3F>
- Fujinami, Y., Semba, Y., Okamoto, H., Ohshimo, S. y Tanaka, S. (2017). «Reproductive biology of the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Pacific Ocean». *Marine and Freshwater Research*, 68(11), pp. 2018-2027. Disponible en: <https://doi.org/10.1071/MF16101>

- Galíndez, E. J. (2016).** «Reproducción de peces cartilaginosos. Una revisión de algunas adaptaciones reproductivas». *Ciencias Morfológicas*, 18(1), pp. 20-33. Disponible en: <https://revistas.unlp.edu.ar/Morfol/article/view/2659/2596>
- Galíndez, E. J. y Estecondo, S. (2008).** «Histological remarks of the oviduct and the oviducal gland of *Sympterygia acuta* Garman, 1877». *Biology*, 68(2), pp. 359-365. Disponible en: <https://www.scielo.br/j/bjb/a/ZvV7j5XVz6Tjys75QX6yJd/?format=pdf&lang=en>
- Galván-Tirado, C., Galván-Magaña, F. y Ochoa-Baéz, R. I. (2015).** «Reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southern Mexican Pacific». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(3), pp. 561-567. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0025315414001970>
- García-Salinas, P., Gallego, V. y Asturiano, J. (2021).** «Reproductive anatomy of Chondrichthyan: Notes on specimen handling and sperm extraction. II. Sharks and Chimaeras». *Animals*, 11(2191), pp. 1-20. Disponible en: <https://doi.org/doi:10.3390/ani11082191>
- Gilbert, S. (2005).** *Biología del desarrollo*. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Gonzalez-Pestana, A., Kouri J., C. y Velez-Zuazo, X. (2016).** «Shark fisheries in the Southeast Pacific: A 61-year analysis from Peru [version 2; referees: 2 approved with reservations]. *F1000Research*, 3(164). Disponible en: <https://doi.org/10.12688/F1000RESEARCH.4412.2>
- Government of Canada Official Website. (2016).** «Glossary ». Disponible en: <https://www.dfo-mpo.gc.ca/species-especies/skates/info/glossary-eng.html>
- Hamlett, W. C. (1999).** «Male reproductive system». En W. C. Hamlett (ed.), *Sharks, skates, and rays. The biology of Elasmobranch fishes* (pp. 444-470). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Hamlett, W. C. y Koob, T. J. (1999).** «Female reproductive system». En W. C. Hamlett (ed.), *Sharks, skates, and rays. The biology of Elasmobranch fishes* (pp. 398-433). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Hoenig, J. M. y Gruber, S. H. (1990).** «Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management». *NOAA Technical Report NMFS*, 90, pp. 1-16.
- Honma, Y., Okabe, K. y Chiba, A. (1984).** «Comparative histology of the Leydig and epigonal organs in some elasmobranchs». *Japanese Journal of Ichthyology*, 31(1), pp. 47-54.
- Hoyos Padilla, E. M. (2003).** *Biología reproductiva del tiburón piloto Carcharhinus falciformis (Bibron, 1839) de Baja California Sur*. [Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional (IPN), Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas].
- Instituto de Fomento Pesquero. (2004).** *Informe final. Monitoreo y prospección orange roughy. año 2001*. Disponible en: https://www.subpesca.cl/fipa/613/articles-88960_informe_final.pdf
- Lawson, J. M., Pollom, R. A., Gordon, C. A., Barker, J., Meyers, E. K. M., Morey, G., Fowler, S. L., Zidowitz, H., Ellis, J. R., Fordham, S. V., Sharp, R., Hood, A. R. y Dulvy, N. K. (2020).** «Extinction risk and conservation of critically endangered angel sharks in the Eastern Atlantic and Mediterranean sea». *ICES Journal of Marine Science*, 77(1), pp. 12-29. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz222>
- Leeson, T. S. y Leeson, C. R. (1985).** *Histología*. (4.ª ed.). Ciudad de México: Nueva Editorial Interamericana.
- Macías-Cuyare, M., Tavares, R. y Oddone, M. C. (2020).** «Reproductive biology and placentotrophic embryonic development of the small smooth-hound shark, *Mustelus higmani*, from the south-eastern Caribbean». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100, pp. 1337-1347. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0025315420001186>
- Mantilla, L. (1998).** «Lista de especies elasmobranchios de Colombia». *Revista de Fenología y Anatomía*, 1, pp. 1-43. Disponible en: <http://hdl.handle.net/1834/30816>
- Martins, M. F., Costa, P. G. y Bianchini, A. (2020).** «Contaminant screening and tissue distribution in the critically endangered Brazilian guitarfish *Pseudobatos horkelii*». *Environmental Pollution*, 114923. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114923>
- Ministerio de la Producción, Produce. (2014).** Plan de Acción Nacional para la Conservación y Ordenamiento de Tiburones, Rayas y Especies Afines en el Perú (PAN Tiburón - Perú). <https://shorturl.at/V1wsX>
- Mojetta, A. (2005).** *Guía del mundo submarino. Tiburones*. Ciudad de México: Editorial Diana.
- Morgan, E., Hutchinson, D. y Gaion, A. (2021).** «Plastic ingestion by the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) from the South West coast of the United Kingdom». *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 106(6), pp. 910-915. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00128-021-03129-3>
- Morgan, M. J. (2008).** «Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management». *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41(2003), pp. 37-51. Disponible en: <https://doi.org/10.2960/J.v41.m615>
- Moura, T., Jones, E., Clarke, M. W., Cotton, C. F., Crozier, P., Daley, R. K., Diez, G., Dobby, H., Dyb, J. E., Fossen, I., Irvine, S. B., Jakobsdottir, K., López-Abellán, L. J., Lorange, P., Pascual-Alayón, P., Severino, R. B. y Figueiredo, I. (2014).** «Large-scale distribution of three deep-water squaloid sharks: Integrating data on sex, maturity and environment». *Fisheries Research*, 157, pp. 47-61. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.03.019>
- Moya, A. C. (2017).** *Biología reproductiva de dos especies de rayas del golfo San Matías: la raya platana Atlantoraja platana y la raya marmorada Sympterygia bonapartii. Un enfoque morfofuncional*. Bahía Blanca: Universidad Nacional de Sur.
- Nakaya, K., White, W. T. y Ho, H. C. (2020).** «Discovery of a new mode of oviparous reproduction in sharks and its evolutionary implications». *Scientific Reports*, 10(1), pp. 1-12. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68923-1>
- Natanson, L. J. y Cailliet, G. M. (1986).** «Reproduction and development of the Pacific Angel shark, *Squatina californica*, off Santa Barbara, California. *Copeia*, 1986(4), pp. 987-994. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/1445296>
- Osaer, F., Narváez, K., Pajuelo, J. G. y Lorenzo, J. M. (2015).** «Sexual development and maturity scale for the angel shark *Squatina squatina* (Elasmobranchii: Squatinidae), with comments on the adequacy of general maturity scales». *Sexuality and Early Development in Aquatic Organisms*, 1, pp. 117-132. Disponible en: <https://doi.org/10.3354/sedao00012>
- Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., Fordham, S. V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M. P., Jabado, R. W., Herman, K. B., Liu, K.-M., Marshall, A. D., Pollom, R. A., Romanov, E. V., Simpfendorfer, C. A., Yin, J. S., Kindsvater, H. K. y Dulvy, N. K. (2021).** «Half a century of global decline in oceanic sharks and rays». *Nature*, 589, pp. 567-584. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>
- Parton, K. J. (2020).** *Elasmobranch (sharks and rays) interaction with plastic pollution from global and local perspectives, via entanglement within anthropogenic debris and synthetic fibre ingestion*. [Tesis de doctorado, University of Exeter]. Disponible en: <https://ore.exeter.ac.uk/repository/handle/10871/121568>
- Patterson, A. H. (1905).** *Nature in eastern Norfolk*. London: Methuen & Co.



- Pinho, I., Amezcua, F., Rivera, J. M., Green-Ruiz, C., Piñón-Colin, T. de J. y Wakida, F. (2022).** «First report of plastic contamination in batoids: Plastic ingestion by Haller's Round Ray (*Urobatis halleri*) in the Gulf of California». *Environmental Research*, 211, 113077. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113077>
- Romero-Caicedo, A. F., Galván-Magaña, F., Hernández-Herrera, A. y Carrera-Fernández, M. (2016).** «Reproductive parameters of the Pacific angel shark *Squatina californica* (Selachii: Squatinidae)». *Journal of Fish Biology*, 88, 1430-1440. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jfb.12920>
- Soto-López, K., Ochoa-Báez, R. I., Tovar-Ávila, J. y Galván-Magaña, F. (2018).** «Reproductive biology of the brown smooth-hound shark, *Mustelus henlei* (Chondrichthyes: Triakidae), off northwestern Mexico based on macroscopic and histological analyses». *Ciencias Marinas*, 44(2), pp. 125-139.
- Tagliafico, A., Rangel, S. y Broadhurst, M. K. (2017).** «Reproductive aspects of the Atlantic angel shark *Squatina dumeril* in the southern Caribbean Sea». *Journal of Fish Biology*, 91(4), pp. 1062-1071. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jfb.13401>
- Tsoukali, A. S., Olsson, K. H., Visser, A. W. y Mackenzie, B. R. (2016).** «Adult lifetime reproductive value in fish depends on size and fecundity type». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(9), pp. 1-29. Disponible en: <https://doi.org/https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0378>
- Ward-Paige, C. A., Britten, G. L., Bethea, D. M. y Carlson, J. K. (2014).** «Characterizing and predicting essential habitat features for juvenile coastal sharks». *Marine Ecology*, 36(3), 1-13. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/maec.12151>
- Weigmann, S. (2016).** «Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity». *Journal of Fish Biology*, 88(3), pp. 837-1037. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jfb.12874>
- Weijs, L., Briels, N., Adams, D. H., Lepoint, G., Das, K., Blust, R. y Covaci, A. (2020).** «Maternal transfer of organohalogenated compounds in sharks and stingrays». *Marine Pollution Bulletin*, 92(1-2), pp. 59-68. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.12.056>
- Wu, F., Kindong, R., Dai, X., Sarr, O., Zhu, J., Tian, S., Li, Y. y Nsangue, B. T. (2020).** «Aspects of the reproductive biology of two pelagic sharks in the Eastern Atlantic Ocean». *Journal of Fish Biology*, 97(6), pp. 1651-1661. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jfb.14526>
- Zimmermann, F. y Jorgensen, C. (2017).** «Taking animal breeding into the wild : regulation of fishing gear can make fish stocks evolve higher productivity». *Marine Ecology Progress Series*, 563, pp. 185-195. Disponible en: <https://doi.org/10.3354/meps11996>