

Nota de Investigación/Research Note

Notas sobre la estructura poblacional del tiburón *Squalus megalops* en el sureste de Australia

Notes on the population structure of the piked spurdog (*Squalus megalops*) in southeastern Australia

JM Braccini^{1,2*}, BM Gillanders¹, TI Walker²

¹ Southern Seas Ecology Laboratories, Darling Building DP 418, School of Earth and Environmental Sciences, University of Adelaide, Adelaide, SA 5005, Australia. * E-mail: matias.braccini@adelaide.edu.au

² Primary Industries Research Victoria, P.O. Box 114, Queenscliff, Vic 3225, Australia.

Resumen

Un muestreo oportunista reveló una estructura poblacional compleja para *Squalus megalops* en el sureste de Australia. Se analizaron un total de 929 tiburones. La razón de sexos estuvo sesgada hacia las hembras y se observó dimorfismo sexual en la talla, alcanzando las hembras una mayor talla máxima que los machos. El análisis individual de algunos lances de pesca mostró que *S. megalops* tiene una estructura poblacional compleja y que presenta segregación por sexo, talla y condición reproductiva. Las hembras y los machos de talla pequeña se segregaron de las hembras grandes, y las hembras en su primer año de preñez parecieran separarse de las que estaban en su segundo año de preñez.

Palabras clave: *Squalus megalops*, estructura poblacional, dimorfismo en talla.

Abstract

Opportunistic sampling suggested a complex population structure for *Squalus megalops* in southeastern Australia. A total of 929 sharks were analyzed. The sex ratio was biased towards females and there was sexual size dimorphism, with females attaining a larger maximum size than males. Individual analysis of selected fishing shots suggested that *S. megalops* had a complex population structure, and was segregated by sex, size and breeding condition. Small females and males segregated from large females. In addition, large females in the first year of pregnancy seemed to be separated from those in the second year of pregnancy.

Key words: *Squalus megalops*, population structure, size dimorphism.

Introducción

La mayoría de las especies de tiburones pequeños del orden Squaliformes tienen estructuras poblacionales complejas. Una característica común de este grupo de peces es la segregación temporal y espacial por sexo, talla y condición de madurez. Se ha observado que las hembras preñadas y en la fase de ovulación de *Centroscyrnus owstoni* se separan de los especímenes inmaduros (Yano y Tanaka 1988). Existen reportes sobre la segregación por talla y sexo de *Centroscyllium fabricii* (Yano 1995), *Etmopterus granulosus* (Wetherbee 1996), *Centrophorus squamosus* y *Centroscyrnus coelolepis* (Clarke 2000), y *Deania calcea* (Clark y King 1989, Clarke *et al.* 2002). Entre las especies del género *Squalus*, *S. acanthias* L muestra una compleja estructura poblacional relacionada con su ciclo reproductivo (e.g., Ketchen 1986). Enfrente de Nueva Zelanda, el alumbramiento, la ovulación y el apareamiento se producen en aguas profundas, mientras que las hembras preñadas permanecen en aguas someras durante su primer año de gestación, antes de migrar de nuevo a aguas profundas durante su segundo año (Hanchet 1988).

Introduction

Most dogfish species (Squaliformes) have complex population structures. Segregation in time and space by sex, size and mature condition is a common feature of this group. Pregnant and ovulating females of *Centroscyrnus owstoni* segregate from immature specimens (Yano and Tanaka 1988). Size and sexual segregation have been reported for *Centroscyllium fabricii* (Yano 1995), *Etmopterus granulosus* (Wetherbee 1996), *Centrophorus squamosus* and *Centroscyrnus coelolepis* (Clarke 2000), and *Deania calcea* (Clark and King 1989, Clarke *et al.* 2002). Among *Squalus* species, *S. acanthias* L exhibits a complex population structure related to its reproductive cycle (e.g., Ketchen 1986). Off New Zealand, parturition, ovulation and mating occur in deep water, whereas pregnant females spend the first year of gestation in shallow waters before migrating back to deep water during the second year of pregnancy (Hanchet 1988).

A complex size structure has also been reported for *Squalus megalops* (Macleay 1881) (fig. 1). In South Africa, *S. cf. megalops* forms large schools often segregated by sex and size (Compagno 1990). In New South Wales, southeast coast of

Squalus megalops (Macleay 1881) (fig. 1) es otra especie que presenta una estructura poblacional compleja. En Sudáfrica, *S. cf. megalops* forma cardúmenes grandes, frecuentemente segregados por sexo y talla (Compagno 1990). En las costas de Nueva Gales del Sur, al sureste de Australia, las hembras de talla grande se separan de los machos y juveniles, agrupándose en aguas más profundas y en regiones diferentes (Graham 2005). En Australia, particularmente en el sur, se han agotado muchas de las especies de tiburón capturadas y la abundancia de la mayoría de las otras especies de tiburón ha disminuido (Graham *et al.* 2001). La abundancia natural de *S. megalops* aún es alta (Bulman *et al.* 2001, Graham *et al.* 2001), por lo que es de esperarse que aumente el interés en esta especie. Considerando que *S. megalops* ya compone la mayor parte de la captura comercial de tiburones pequeños en el sureste de Australia (Daley *et al.* 2002), es necesario un mejor conocimiento de su estructura poblacional.

Este estudio tiene por objeto determinar la estructura poblacional de *S. megalops* en el sureste de Australia. Debido a la complejidad de los patrones de segregación que presentan las especies del género *Squalus*, se hace énfasis en la separación entre sexos, tallas y condiciones reproductivas.

Material y métodos

Se recolectaron especímenes de *S. megalops* de manera oportunista entre la captura incidental de las embarcaciones de pesca con red de enmalle para tiburón y red de arrastre demersal que operan en la pesquería de tiburón y peces de escama en el sur y este de Australia. Las muestras se recolectaron entre octubre de 2002 y abril de 2004, principalmente de las localidades de Robe, Lakes Entrance y Ulladulla (fig. 2). Se empleó de 4 a 8 horas una red de enmalle para tiburón, de monofilamento, luz de malla de 16.5 cm, ~4000 m de longitud y 2.4 m de profundidad, durante la noche y el día. Los aparejos de arrastre de fondo utilizados fueron la red de arrastre de puertas y la red danesa, el primero con una relinga superior de 24–50 m y luz de malla estirada en el copo de 90 mm y el segundo con una relinga superior de 30–59 m y luz de malla estirada en el copo de 38 mm. Los arrastres se realizaron por 3–4 horas durante la noche y el día. La profundidad de pesca fue de entre 21 y 238 m y varió según la localidad y el arte de pesca. Las longitudes totales (LT) de *S. megalops* fueron medidas al milímetro más cercano y la condición reproductiva de los machos y las hembras se determinó siguiendo las recomendaciones de Braccini *et al.* (2006).

Se determinaron la razón de sexos y la distribución de frecuencias de longitud para la totalidad de la muestra y por lance de pesca cuando se contaba con los datos de profundidad y el tamaño de muestra por lance fue ≥ 10 . Para la muestra total se utilizaron la prueba chi-cuadrada con la corrección de continuidad de Yates y la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS) (Zar 1999) para probar si existían diferencias en la razón de sexos y la distribución de frecuencia de longitud de machos y hembras, respectivamente.

Australia, large females segregate from males and juveniles, aggregating in deeper waters and different regions (Graham 2005). In Australia, particularly in the south, many of the harvested species of sharks have been depleted and the abundance of most other shark species has declined (Graham *et al.* 2001). *Squalus megalops* has a high natural abundance (Bulman *et al.* 2001, Graham *et al.* 2001) and so is likely to become a more sought after species. As *S. megalops* already comprises most of the marketed catch of dogfish in southeastern Australia (Daley *et al.* 2002), a better understanding of the population structure of this species is needed.

The aim of the present study is to determine the population structure of *S. megalops* in southeastern Australia. Owing to complex segregation patterns found in *Squalus* species, emphasis is put on separation between sexes, sizes and breeding condition.

Material and methods

Specimens of *S. megalops* were collected opportunistically from the by-catch of shark gillnet and demersal trawl fishing vessels operating in the Australian Southern and Eastern Scalefish and Shark Fishery between October 2002 and April 2004. Samples were mainly collected from Robe, Lakes Entrance and Ulladulla (fig. 2). Shark gillnet fishing gear consisted of 16.5 cm monofilament mesh-size, ~4000 m long and 2.4 m deep, deployed for 4–8 hours during the night and day. Demersal trawl fishing gear consisted of otter trawl or Danish seine nets. Otter trawl nets had a headline length of 24–50 m, with a stretched codend mesh size of 90 mm, and Danish seine nets had a headrope length of 30–59 m, with a stretched codend mesh size of 38 mm. Trawling operations lasted for 3–4 hours during the night and day. Fishing depth was between 21 and 238 m, and varied with location and fishing gear. *Squalus megalops* total lengths (TL) were measured to the nearest millimetre. The reproductive condition of males and females was determined following Braccini *et al.* (2006).

Sex ratio and length-frequency distribution were determined for the entire sample and per fishing shot when depth information was available and sample size per shot was ≥ 10 . For the entire sample, a chi-square test with Yates' continuity correction and a Kolmogorov-Smirnov test (KS) (Zar 1999) were used to test for differences in the sex ratio and the length-frequency distribution of males and females, respectively.

Results

Data from a total of 929 sharks were analyzed. For the entire sample, the sex ratio (males:females) was significantly biased towards females (1:3.49, $\chi^2 = 284.39$, d.f. = 1, $P < 0.001$). By fishing gear, the sex ratio was also biased towards females (1:25.34, $\chi^2 = 133.07$, d.f. = 1, $P < 0.001$, for shark gillnets; and 1:2.83, $\chi^2 = 175.64$, d.f. = 1, $P < 0.001$, for demersal trawl nets). Size ranged from 274 to 470 mm TL for males and from 270 to 635 mm TL for females. There was sexual



Figura 1. *Squalus megalops* de las costas de Nueva Gales del Sur, Australia.

Figure 1. *Squalus megalops* of the coasts of New South Wales, Australia.

Resultados

Se analizaron datos de un total de 929 tiburones. Para la totalidad de la muestra, la razón de sexos (macho:hembra) estuvo muy sesgada hacia las hembras (1:3.49, $\chi^2 = 284.39$, g.l.=1, $P < 0.001$). Por arte de pesca, la razón de sexos también presentó un sesgo hacia las hembras (1:25.34, $\chi^2 = 133.07$, g.l. = 1, $P < 0.001$, para las redes de enmalle; y 1:2.83, $\chi^2 = 175.64$, g.l. = 1, $P < 0.001$, para las redes de arrastre de fondo). La talla varió de 274 a 470 mm LT para los machos y de 270 a 635 mm LT para las hembras. Se observó dimorfismo sexual en la talla máxima, siendo la LT media ($\pm$ EE) de machos de 404($\pm$ 2) mm, mientras que la de hembras fue de 480($\pm$ 3) mm. Las distribuciones de frecuencias de longitud de los machos y las hembras (fig. 3a) fueron significativamente diferentes (KS, $d_{MAX} = 0.685$, $n_{machos} = 207$, $n_{hembras} = 722$, $P < 0.001$). Las redes de enmalle capturaron principalmente hembras de talla grande (fig. 3b), por lo que las muestras recolectadas con éstas fueron excluidas del análisis de la estructura poblacional ya que probablemente no se muestrearon hembras y machos pequeños debido a la posible selectividad de talla de este aparejo. En vista de que la red de arrastre de puertas y la red danesa capturaron ambos sexos con mayor intervalo de tallas (fig. 3c, d), estas muestras sí se usaron para tal análisis.

Los análisis de la razón de sexos y las distribuciones de frecuencias de longitud de algunos arrastres seleccionados ($n=18$) indicaron que *S. megalops* presenta un patrón de agrupación complejo. En algunos lances, machos y hembras pequeñas (<460 mm LT) fueron capturados juntos (fig. 4a; tabla 1, lances 146, 155), mientras que en otros, se capturaron principalmente hembras inmaduras (fig. 4b; tabla 1, lance 205)

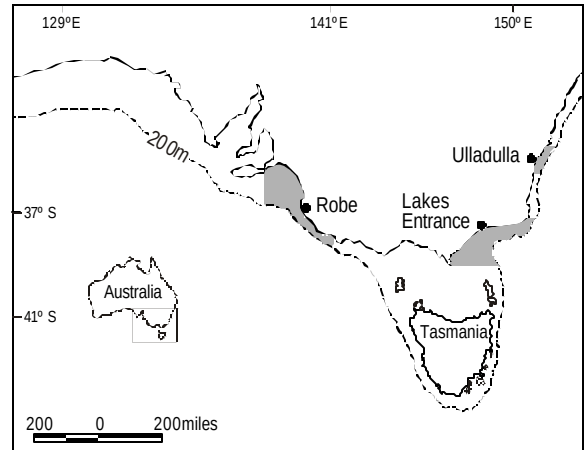


Figura 2. Mapa del área de estudio en el sureste de Australia.

Figure 2. Map of the sampling area in southeastern Australia.

dimorphism in maximum size: mean TL ($\pm$ SE) of males was 404 ($\pm$ 2) mm, whereas mean TL of females was 480 ($\pm$ 3) mm. Length-frequency distributions (fig. 3a) were significantly different between males and females (KS, $d_{MAX} = 0.685$, $n_{males} = 207$, $n_{females} = 722$, $P < 0.001$). Shark gillnets mainly captured large females (fig. 3b), so samples collected with this fishing method were excluded from the analysis of population structure since small females and males may have not been sampled by the gillnet due to possible size-selectivity of this fishing gear. Otter trawl and Danish seine nets caught both sexes with a broader range of sizes (fig. 3c, d), so these samples were used for the analysis of population structure.

Analyses of sex ratio and length-frequency distributions of selected trawl fishing shots ($n = 18$) suggested that *S. megalops* had a complex schooling pattern. In some cases, males and small females (<460 mm TL) were trawled together (fig. 4a; table 1, shots 146, 155), but in other shots, mainly small immature females (fig. 4b; table 1, shot 205) or large females were captured (fig. 4c; table 1, shots 497, 509, 540). Among large females, those in the first year of pregnancy tended to be separated from those in the second year of pregnancy (table 1, shots 497, 509, 540). In one shot, a school of large males was caught (fig. 4d; table 1, shot 491).

Discussion

The present study provides evidence of a complex population structure for *S. megalops* in southeastern Australia. Although the opportunistic nature of the sampling design did not allow for the effects of time, region, depth or sampling gear to be rigorously tested, individual analysis of selected fishing shots suggests that *S. megalops* segregates by sex, size and breeding condition. Sexual and size segregation is a common characteristic of many shark species, where juveniles, adult males and adult females separate into different groups (Springer 1967). Male and small female *S. megalops* were caught together and did not occur with large females.

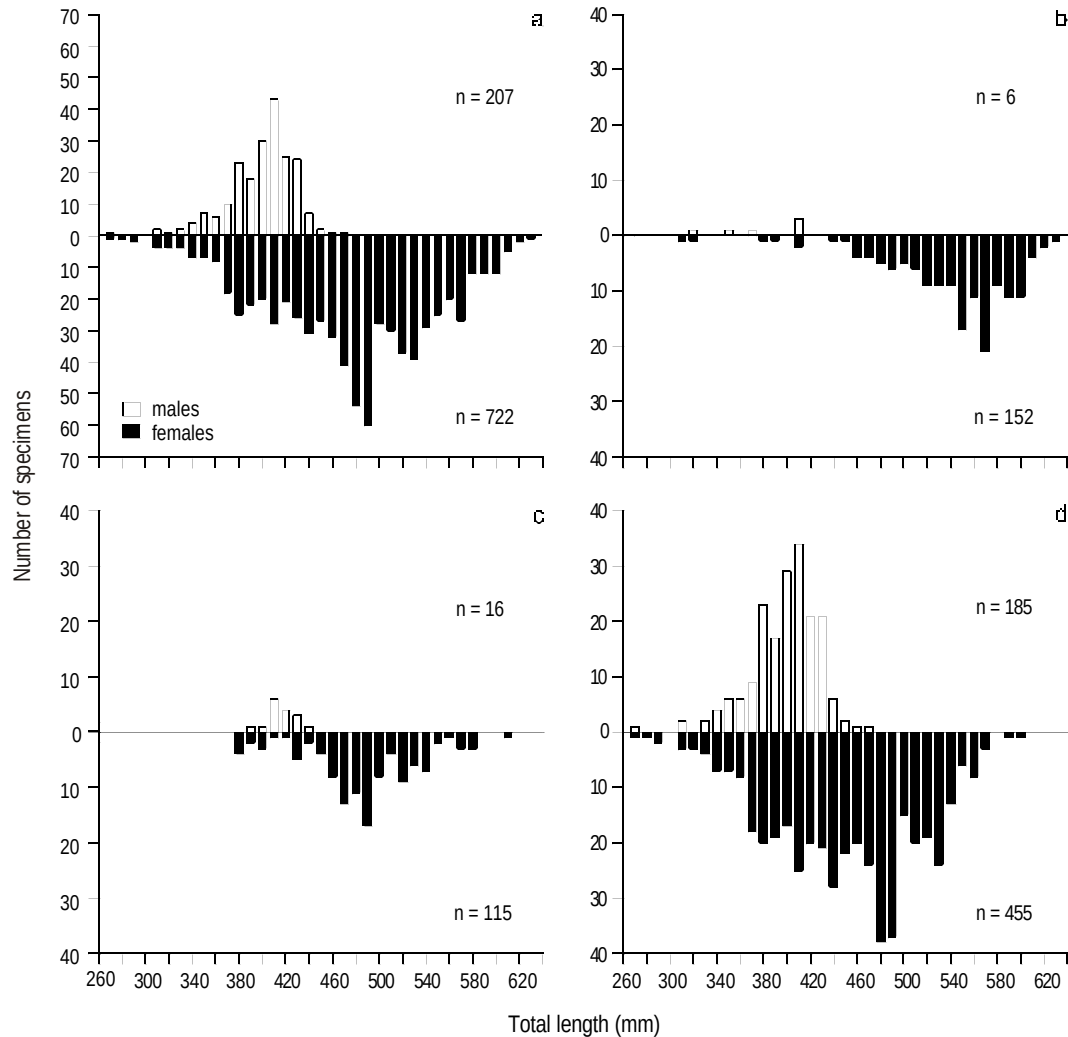


Figura 3. Distribuciones de frecuencias de longitud de *Squalus megalops* para la totalidad de la muestra (a) y por arte de pesca: (b) red de enmalle para tiburón, (c) red de arrastre con puertas y (d) red danesa.

Figure 3. Length-frequency distributions of *Squalus megalops* for the entire sample (a) and by fishing gear: (b) shark gillnet, (c) otter trawl net, and (d) Danish seine net.

o de talla grande (fig. 4c; tabla 1, lances 497, 509, 540). Entre las hembras grandes, las que se encontraban en su primer año de preñez tendían a separarse de las que estaban en su segundo año (tabla 1, lances 497, 509, 540). En un lance se capturó un cardumen de machos de talla grande (fig. 4d; tabla 1, lance 491).

Discusión

El presente estudio evidencia una estructura poblacional compleja para *S. megalops* en el sureste de Australia. A pesar de que la naturaleza oportunista del diseño de muestreo no permitió comprobar rigurosamente los efectos del tiempo, la región, la profundidad o el arte de pesca, el análisis individual de algunos lances de pesca indica que *S. megalops* se segrega por sexo, talla y condición reproductiva. La segregación por sexo y talla es una característica común de muchas especies de

Furthermore, in one of the shots, a school of only large mature males was collected and on other occasions, schools of only large females were captured. Graham (2005) reported a similar pattern off New South Wales, where large females and males occur in different regions and depths. In addition, large females in the first year of pregnancy seemed to be separated from those in the second year of pregnancy. Similarly, large female *S. acanthias* segregate by breeding condition. Pregnant females spend the first year of pregnancy in shallow waters, perhaps due to warmer water requirements for early embryo development, and migrate to deeper offshore waters during the second year of pregnancy (Hanchet 1988). Our results, although fragmentary, also suggest that female *S. megalops* in the second year of pregnancy occur in deeper waters than females in the first year of pregnancy.

Female *S. megalops* attained larger sizes than males. Sexual size dimorphism is frequently observed in sharks and it

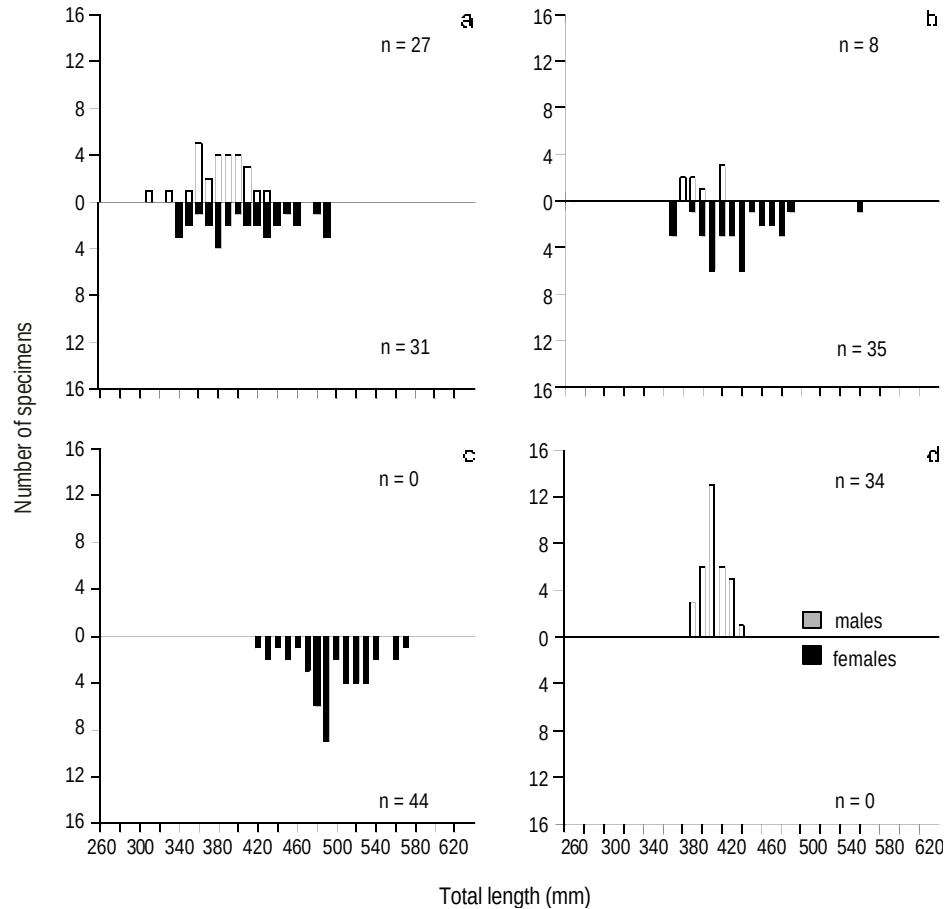


Figura 4. Distribuciones de frecuencias de longitud de algunos de los lances de pesca seleccionados: (a) 146 (Lakes Entrance, red danesa, verano), (b) 205 (Lakes Entrance, red danesa, otoño), (c) 509 (Lakes Entrance, red danesa, verano) y (d) 491 (Queenscliff, red danesa, verano)

Figure 4. Length-frequency distributions of some of the selected fishing shots: (a) 146 (Lakes Entrance, Danish seine net, summer), (b) 205 (Lakes Entrance, Danish seine net, autumn), (c) 509 (Lakes Entrance, Danish seine net, summer), and (d) 491 (Queenscliff, Danish seine net, summer).

Tabla 1. Detalles de los lances de pesca seleccionados mostrando el número de machos inmaduros (I) y maduros (M), así como el número de hembras inmaduras (I), en su primer año de preñez (Year 1), en su segundo año de preñez (Year 2) y en ovulación y postparto (O & P-p). Artes de pesca: red danesa (Ds) y red de arrastre (Tn).

Table 1. Sample details for selected fishing shots showing the number of immature (I) and mature (M) males, and the number of immature (I), first year of pregnancy (Year 1), second year of pregnancy (Year 2) and ovulating and post-partum (O & P-p) females. Gear: Danish seine net (Ds) and trawl net (Tn).

Shot	Location	Month	Gear	Mean depth (m)	Number						Sex ratio (m:f)	Mean size (±SE)	
					Male		Female					Male	Female
					I	M	I	Year 1	Year 2	O & P-p			
146	Lakes Entrance	February	Ds	73.0	22	5	28	2	1	0	1:1.1	386 (5)	421 (8)
509	Lakes Entrance	February	Ds	68.5	0	0	10	29	4	1	–	–	500 (5)
155	Lakes Entrance	March	Ds	38.0	3	6	7	2	0	2	1:1.2	434 (4)	476 (12)
205	Lakes Entrance	April	Ds	40.5	3	5	29	2	1	3	1:4.4	406 (6)	438 (7)
491	Queenscliff	February	Tn	75.0	1	33	0	0	0	0	–	416 (2)	–
497	Ulladulla	February	Tn	210.5	0	2	3	0	9	0	1:6	429 (17)	491 (16)
540	Ulladulla	March	Tn	164.0	0	1	1	23	3	0	1:27	433 (0)	506 (5)

tiburón, formando los juveniles, machos adultos y hembras adultas grupos diferentes (Springer 1967). Machos y hembras pequeñas de *S. megalops* fueron capturados juntos pero no coincidieron con hembras de talla grande. Asimismo, en un lance se capturó un cardumen compuesto exclusivamente por machos maduros y grandes, mientras que en otras ocasiones se capturaron cardúmenes formados sólo de hembras grandes. Graham (2005) observó un patrón similar frente a Nueva Gales del Sur, donde hembras y machos se encuentran en diferentes regiones y profundidades. Además, las hembras grandes en su primer año de preñez parecieran separarse de las que se encontraban en su segundo año. Las hembras de *S. acanthias* también presentan segregación por condición reproductiva, ya que éstas permanecen en aguas someras durante su primer año de preñez, posiblemente debido a los requerimientos de agua más cálida para el desarrollo embrionario temprano, y luego migran a aguas más profundas durante su segundo año de gestación (Hanchet 1988). Nuestros resultados, aunque fragmentarios, también indican que las hembras de *S. megalops* en su segundo año reproductivo habitan aguas más profundas que las que están en su primer año de preñez.

Las hembras de *S. megalops* alcanzaron tallas mayores que los machos. Frecuentemente se observa dimorfismo sexual en talla entre tiburones y éste es más común entre especies vivíparas ya que, debido a que el modo reproductivo de las hembras es más energéticamente demandante, existe una fuerte presión de selección para una talla más grande (Sims 2003). Varias especies que presentan dimorfismo sexual en talla también muestran segregación sexual (Sims 2003). En mamíferos que presentan dimorfismo sexual los machos alcanzan una mayor talla y buscan hábitats con mayor disponibilidad de alimento, mientras que las hembras prefieren hábitats que brindan mayor protección contra depredadores (Main *et al.* 1996). El uso de hábitats específicos por machos y hembras ha sido registrado para varias especies de tiburón (e.g., McLaughlin y O’Gower 1971, Sims *et al.* 2001). Hembras del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith) seleccionan hábitats con mayor abundancia de presas de alto contenido energético (Klimley 1987). Las hembras grandes de *Squalus megalops* tuvieron una dieta diferente y consumieron mayor cantidad de presas ricas en energía que los machos y las hembras pequeñas durante el verano y otoño (Braccini *et al.* 2005). Si las hembras de talla grande tienen diferentes requerimientos energéticos, la selección de una calidad de dieta diferente puede resultar en la segregación por talla y sexo (Main *et al.* 1996). Las hembras grandes pueden habitar zonas con mayor disponibilidad de alimento, mientras que los machos y hembras pequeñas cambian preferencias de alimento por áreas con menos depredadores (Bowyer 2004). Otras hipótesis, sin embargo, tales como la migración, diferencias en la capacidad natatoria, evitar a los machos o la agresión entre individuos del mismo tamaño, también han sido propuestas para explicar la segregación entre tiburones (Springer 1967, Sims 2003). En vista de que *S. megalops* es la especie de tiburón de mayor captura incidental en el sureste de Australia (Walker *et al.* 2005), se requiere

es más común among viviparous species, since for females, due to their more energetically demanding reproductive mode, there is a strong selection pressure for a larger body size (Sims 2003). Many species that have sexual size dimorphism also exhibit sexual segregation (Sims 2003). In sexually dimorphic mammals, males attain a larger size and seek habitats with higher food availability, whereas females prefer habitats safe from predation (Main *et al.* 1996). Sex-specific habitat use has been reported for several shark species (e.g., McLaughlin and O’Gower 1971, Sims *et al.* 2001). Female scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith), select habitats with more abundant, energy-rich prey (Klimley 1987). Large female *Squalus megalops* had a different diet and consumed more energy-rich prey than males and small females during summer and autumn (Braccini *et al.* 2005). If large females have different energetic requirements, selection of different diet quality may lead to sexual size segregation (Main *et al.* 1996). Large females may inhabit areas with higher food availability, while males and small females trade off food preference for areas with fewer predators (Bowyer 2004). Other hypotheses, however, such as migration, differences in swimming capabilities, male-avoidance or absence of aggression between similar-sized individuals, have also been proposed to explain segregation among sharks (Springer 1967, Sims 2003). As *S. megalops* is the most common by-catch shark species in southeastern Australia (Walker *et al.* 2005), further information is needed on the location of parturition areas, and on the spatial distribution of juveniles and mature males and females in different breeding condition. A more rigorous sampling design would allow determining the extent of the segregation pattern of *S. megalops* and testing the hypotheses proposed to explain this phenomenon.

Small *S. megalops* were not collected by the sampling gears. The small length-classes are often missing in dogfish studies (Clarke 2000). Gillnets select larger-sized specimens, but demersal trawl nets are likely to catch the smaller *S. megalops*; it has been shown that, when present, the small size-classes are retained by the 90-mm mesh-size codend (Graham 2005). Consequently, small individuals probably occur outside the trawling grounds. For *S. acanthias*, parturition and early life-stages have been reported to be in mid-water (Ketchen 1986), and a pelagic phase has been proposed for juvenile *S. megalops* (Compagno *et al.* 1991). This life strategy would decrease predation risk as larger predatory sharks and teleosts probably occur more frequently near the seabed (Graham 2005).

The sex ratio suggests that either females are more common in the population, or that they are more vulnerable to fishing than males. If the latter, this must be considered in the management of this species, since the selective removal of females may have a disproportionate effect on the reproductive output of the population. The segregation pattern of *S. megalops* also needs to be considered in management plans. Different management of males and females has already been

información adicional sobre la localización de las zonas de alumbramiento y sobre la distribución espacial de los juveniles, así como de los machos y las hembras maduras en diferentes condiciones reproductivas. Un diseño de muestreo más riguroso permitiría determinar el grado del patrón de segregación de *S. megalops* y comprobar la hipótesis propuesta para explicar este fenómeno.

No se obtuvieron especímenes pequeños de *S. megalops* con las artes de pesca utilizadas. Las clases de talla pequeña frecuentemente están ausentes en los estudios sobre galludos (Clarke 2000). Las redes de enmalle seleccionan especímenes de mayor tamaño, pero las de arrastre de fondo pudieron capturar *S. megalops* más pequeños. Se ha demostrado que, cuando están presentes, las clases de menor talla son capturadas por el copo de 90 mm de luz de malla (Graham 2005); por tanto, es probable que existan individuos pequeños fuera de las zonas de arrastre. Para *S. acanthias* se ha informado que el alumbramiento y los estadios de vida tempranos se desarrollan en el nivel medio del agua (Ketchen 1986), y para juveniles de *S. megalops* se ha propuesto una fase pelágica (Compagno *et al.* 1991). Esta estrategia de vida podría disminuir el riesgo de predación, ya que los tiburones y teleósteos predadores de mayor talla tienden a encontrarse cerca del fondo del mar (Graham 2005).

La razón de sexos sugiere ya sea que las hembras son más comunes en la población o que son más vulnerables a la pesca que los machos. En este último caso, esto tendría que considerarse en el manejo de la especie puesto que la captura selectiva de hembras pudiera tener un efecto desproporcionado sobre el rendimiento reproductivo de la población. También es necesario considerar el patrón de segregación de *S. megalops* en los planes de manejo. Ya se ha propuesto un manejo diferente de machos y hembras para mamíferos que presentan segregación sexual (Bowyer 2004).

Agradecimientos

Agradecemos a P Risley, G Richardson y la tripulación del barco pesquero *Nungurner* su ayuda en la recolección de muestras, así como el apoyo de los siguientes programas: International Postgraduate Research Scholarship y University of Adelaide Postgraduate Research Scholarship a JMB, Australian Fisheries Research and Development Corporation (beca FRDC 2002/033) a TIW, y Australian Research Council QEII Research Fellowship a BMG. Las siguientes instituciones proporcionaron fondos para el material de laboratorio y campo: Sea World Research and Rescue Foundation, Royal Zoological Society of New South Wales, Nature Foundation SA y Royal Zoological Society of South Australia.

Traducido al español por Christine Harris.

Referencias

Bowyer TR. 2004. Sexual segregation in ruminants: Definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. *J. Mammal.* 85(6): 1039–1052.

proposed for mammals showing sexual segregation (Bowyer 2004).

Acknowledgements

We are grateful to P Risley, G Richardson and the crew of the fishing vessel *Nungurner* for help in sample collection. This research was supported by an International Postgraduate Research Scholarship and a University of Adelaide Postgraduate Research Scholarship to JMB, an Australian Fisheries Research and Development Corporation grant (FRDC 2002/033) to TIW, and an Australian Research Council QEII Research Fellowship to BMG. Funding for the field and laboratory components was provided by Sea World Research and Rescue Foundation, Royal Zoological Society of New South Wales, Nature Foundation SA, and Royal Zoological Society of South Australia.

-
- Braccini JM, Gillanders BM, Walker TI. 2005. Sources of variation in the feeding ecology of the piked spurdog (*Squalus megalops*): Implications for inferring predator-prey interactions from overall dietary composition. *ICES J. Mar. Sci.* 62(6): 1076–1094.
- Braccini JM, Gillanders BM, Walker TI. 2006. Determining reproductive parameters for population assessments of chondrichthyan species with asynchronous ovulation and parturition: piked spurdog (*Squalus megalops*) as a case study. *Mar. Freshwat. Res.* 57: 105–119.
- Bulman C, Althaus F, He X, Bax NJ, Williams A. 2001. Diets and trophic guilds of demersal fishes of the south-eastern Australian shelf. *Mar. Freshwat. Res.* 52: 537–548.
- Clark MR, King KJ. 1989. Deepwater fish resources off the North Island, New Zealand: Results of a trawl survey, May 1985 to June 1986. *New Zealand Fish. Tech. Rep.* No. 11, 56 pp.
- Clarke MW. 2000. Aspects of the biology of three exploited deepwater sharks *Centrophorus squamosus*, *Centroscymnus coelolepis* and *Deania calceus* (Elasmobranchii: Squalidae) from the continental slopes of the Rockall Trough and Porcupine Bank. Ph.D. thesis, University College Dublin, 306 pp.
- Clarke MW, Connolly PL, Bracken JJ. 2002. Catch, discarding, age estimation, growth and maturity of the squalid shark *Deania calceus* west and north of Ireland. *Fish. Res.* 56: 139–153.
- Compagno LJ. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environ. Biol. Fish.* 28: 33–75.
- Compagno LJ, Ebert DA, Cowley PD. 1991. Distribution of offshore demersal cartilaginous fish (Class Chondrichthyes) off the west coast of Southern Africa, with notes on their systematics. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 11: 43–139.
- Daley RK, Stevens JD, Graham KJ. 2002. Catch analysis and productivity of the deepwater dogfish resource in southern Australia. *FRDC Project 1998/108*, 106 pp.
- Graham KJ. 2005. Distribution, population structure and biological aspects of *Squalus* spp. (Chondrichthyes: Squaliformes) from New South Wales and adjacent Australian waters. *Mar. Freshwat. Res.* 56: 405–416.
- 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: 549–561.
- Hanchet S. 1988. Reproductive biology of *Squalus acanthias* from the east coast, South Island, New Zealand. *N.Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 22(4): 537–549.

- Ketchen KS. 1986. The spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the northeast Pacific and a history of its utilization. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 88: 78.
- Klimley AP. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*. Environ. Biol. Fish. 18: 27–40.
- Main MB, Weckerly FW, Bleich VC. 1996. Sexual segregation in ungulates: New directions for research. J. Mammal. 77(2): 449–461.
- McLaughlin RH, O’Gower AK. 1971. Life history and underwater studies of a Heterodont shark. Ecol. Monogr. 41(4): 271–289.
- Sims DW. 2003. Tractable models for testing theories about natural strategies: Foraging behaviour and habitat selection of free-ranging sharks. J. Fish Biol. 63(A): 53–73.
- 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(6): 1165–1175.
- Springer S. 1967. Social organization of shark populations. In: Gilbert PW, Mathewson RF, Rall DP (eds.), Sharks, Skates, and Rays. Johns Hopkins Press, Baltimore, pp. 149–174.
- Walker TI, Hudson RJ, Gason AS. 2005. Catch evaluation of target, by-product and by-catch species taken by gillnets and longlines in the shark fishery of south-eastern Australia. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 35: 505–530.
- Wetherbee BM. 1996. Distribution and reproduction of the southern lantern shark from New Zealand. J. Fish Biol. 49(6): 1186–1196.
- Yano K. 1995. Reproductive biology of the black dogfish, *Centroscyllium fabricii*, collected from waters off western Greenland. J. Mar. Biol. Assoc. UK, 75(2): 285–310.
- Yano K, Tanaka S. 1988. Size at maturity, reproductive cycle, fecundity, and depth segregation of the deep sea squaloid sharks *Centroscyrmus owstoni* and *C. coelolepis* in Suruga Bay, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi 54(2): 167–174.
- Zar JH. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, London, 663 pp.

Recibido en noviembre de 2005;
aceptado en septiembre de 2006.