

# Biología reproductiva y estados de desarrollo embrionario de la gata café *Bythaelurus canescens* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) del centro-norte de Chile

Reproductive biology and embryonic development of the dusky catshark *Bythaelurus canescens* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) from central-northern Chile

Cecilia Gatica<sup>1</sup> y Enzo Acuña<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

<sup>2</sup>Center for Ecology and Sustainable Management of Oceanic Islands (ESMOI), Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile

\*Autor correspondiente: eacuna@ucn.cl

**Abstract.** The dusky catshark *Bythaelurus canescens* is a deep-sea shark caught as bycatch along the Chilean coast in the deep-sea crustacean, the yellownose skate *Dipturus chilensis* and the Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* fisheries. The objective of the present study was to describe the reproductive characteristics and embryonic development of *B. canescens*. A total of 165 specimens (75 females and 90 males) were obtained between June and December 2006. The sex ratio of females to males was 0.8:1; total length (TL) ranged from 23.7 to 76 cm (mean 43.95 ± S.E. 12.92 cm) for females, and 23 to 68 cm for males (44.65 ± 10.96 cm). The reproductive mode of *B. canescens* is oviparity, containing a single egg capsule in each uterus. A total of 94 egg capsules were obtained, 24 in the uterus of gravid females and 70 collected from the sea bottom off Valparaíso, Chile, with a mean size of 60.7 ± 1.3 mm. From the collected egg capsules, a total of 18 embryos with sizes ranging from 1.4 to 8 cm TL (4.2 ± 1.8 cm) were extracted and seven stages of embryonic development were described based on morphological characteristics. Embryos at a size of 6 cm TL have morphological adult characteristics and at 8 cm TL, close to parturition, their yolk sac is reduced to 1 cm in diameter.

**Key words:** Egg capsules, embryos, reproduction, deep-sea, by-catch, size at birth

**Resumen.** *Bythaelurus canescens* es un tiburón de aguas profundas capturado como fauna acompañante a lo largo de la costa chilena en las pesquerías de crustáceos, raya volantín *Dipturus chilensis* y bacalao de profundidad *Dissostichus eleginoides*. El objetivo del presente estudio fue describir algunas características reproductivas y el desarrollo embrionario de *B. canescens*. Se obtuvieron 165 ejemplares (75 hembras y 90 machos) entre junio y diciembre del 2006. La proporción sexual hembra: macho fue de 0,8:1 con rangos de tallas de 23,7 cm a 76 cm de longitud total (LT) en hembras (promedio 43,95 ± DE 12,92 cm) y 23 cm a 68 cm LT en machos (44,65 ± 10,96 cm). El modo reproductivo de esta especie es la oviparidad, conteniendo una cápsula por útero. Se registró un total de 94 cápsulas ovígeras, 24 en el útero de hembras grávidas y 70 recolectadas en el fondo marino frente en la zona de Valparaíso, Chile, con un tamaño promedio de 60,7 ± 1,3 mm. De las cápsulas ovígeras recolectadas se extrajo un total de 18 embriones con tallas entre 1,4 y 8 cm LT (4,2 ± 1,8 cm), a partir de los cuales se describió siete estados de desarrollo embrionario según sus características morfológicas. Los embriones a la talla de 6 cm LT ya poseen características morfológicas de un adulto y a los 8 cm LT su saco vitelino está reducido a 1 cm de diámetro, señal que aproxima su eclosión.

**Palabras clave:** Cápsulas ovígeras, embriones, reproducción, profundidad, fauna acompañante, talla de nacimiento

## INTRODUCCIÓN

La gata café *Bythaelurus canescens* (Günther, 1878) es un tiburón de profundidad perteneciente a la familia Scyliorhinidae, originalmente descrito en el género *Halaelurus* Gill, 1862 (Francis 2006, White *et al.* 2007, Akhilesh *et al.* 2013) por sus características compartidas (McCosker *et al.* 2012). Es endémico del océano Pacífico sureste, y se distribuye desde el sur de Perú hasta el Estrecho de Magallanes entre 250 y 700 m de profundidad (Compagno *et al.* 2005). Según la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza - IUCN (IUCN 2022), *B. canescens* está en la categoría de “Vulnerable A2cd” por una sospecha de reducción de su

población de un 30-49% en los últimos 60 años basado en los niveles de explotación y una disminución en la calidad de su hábitat (Concha *et al.* 2020). En Chile, es una especie sin importancia comercial, pero es comúnmente capturado y descartado como parte de la fauna acompañante de la pesquería de crustáceos, como la del langostino amarillo *Cervimunida johni* Porter, 1903, langostino colorado *Pleuroncodes monodon* (H. Milne Edwards, 1837) y camarón nailon *Heterocarpus reedi* Bahamonde, 1955 (Acuña *et al.* 2005), también de la pesquería de la raya volantín *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) y del bacalao de profundidad *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 (Concha *et al.* 2010). Su estrategia reproductiva fue determinada originalmente



por Springer (1979) quién observó y describió brevemente una cápsula ovígera obtenida del oviducto de una hembra adulta (66 cm LT). Posteriormente, Concha *et al.* (2010) determinaron que *B. canescens* presenta oviparidad simple al analizar ejemplares frescos, entregando, además, una descripción detallada de las cápsulas ovígeras de la especie.

El desarrollo embrionario en los condrictios ovíparos tiene lugar en el interior de las cápsulas ovígeras las cuales son expulsadas por las hembras y liberadas en el mar, por lo que los embriones se nutren exclusivamente de las reservas de vitelo que mantienen en su saco vitelino. Por lo anterior, estudiar el desarrollo embrionario en especies ovíparas de profundidad resulta especialmente complejo. Sin embargo, existen en la literatura descripciones del desarrollo embrionario de otros miembros de la familia Scyliorhinidae, tales como *Halaelurus buergeri* (Müller & Henle, 1841) (Nakaya 1975), *Scyliorhinus retifer* (Garman, 1881) (Castro *et al.* 1988), *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) (Ballard *et al.* 1993) y *Schroederichthys chilensis* (Guichenot, 1848) (Hernández *et al.* 2005).

Por tanto, el objetivo de este trabajo ha sido aportar información sobre la biología reproductiva de *B. canescens*, con la descripción de las características morfológicas y morfométricas de los órganos sexuales de machos y hembras en diferentes estados de madurez sexual. Asimismo, en este trabajo se han caracterizado los estados de su desarrollo embrionario, mediante la descripción morfológica de los embriones.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes de *B. canescens* fueron obtenidos en la captura de la pesca de arrastre del camarón nailon, durante junio a diciembre del 2006. La zona de estudio estuvo comprendida entre los 24°01'S y los 35°01'S, zona centro-norte de Chile y la profundidad del muestreo varió en un rango entre los 270 y 625 m.

Se registró la longitud total (LT;  $\pm 0,1$  cm), el peso total (PT;  $\pm 0,1$  g) y el sexo de cada individuo. La proporción de sexos se determinó a partir de la relación entre el número de hembras y machos (H:M) registrados en el total capturado mientras que la prueba de Ji cuadrado ( $\chi^2$ ) se utilizó para conocer si la proporción de sexos obtenida difería significativamente de la proporción 1:1 (Zar 1996).

El estado de madurez sexual se determinó mediante el análisis de la morfología de las gónadas y órganos reproductivos de ambos sexos, usando una adaptación de la escala de madurez propuesta por Stehmann (2002). Las hembras se clasificaron en 3 estados de madurez sexual: Inmaduro, Maduro y Grávido. Las hembras que se consideraron en estado inmaduro presentaron ovarios de estructura interna en forma granular y de coloración

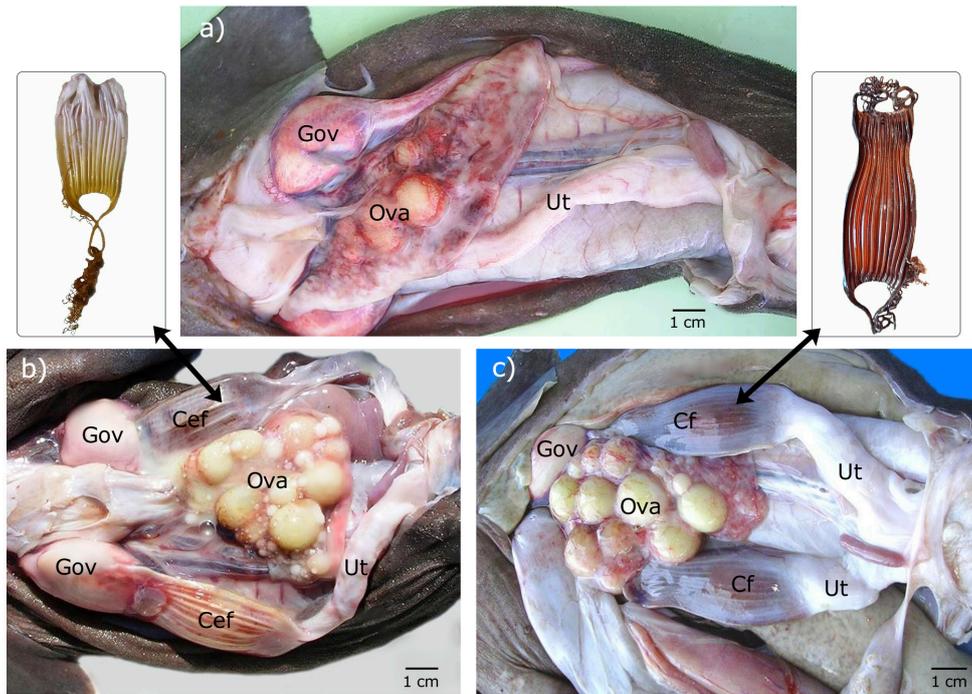
blanquecina; en algunos casos ovario no observable; oviductos de aspecto filiforme y translúcidos; glándulas oviductales poco desarrolladas; y úteros delgados adheridos a la cavidad abdominal. Las hembras que se clasificaron en estado maduro tenían los ovarios diferenciados, de aspecto redondeado, con ovocitos ováricos desarrollados con abundante vitelo; glándulas oviductales totalmente desarrolladas; y útero diferenciado (Fig. 1a). Las hembras clasificadas en estado grávido presentaron cápsulas en formación (Fig. 1b) o cápsulas completamente formadas (Fig. 1c).

En los machos se establecieron tres estados de madurez sexual: Inmaduro, En Maduración y Maduro. Los machos que se determinaron como inmaduros fueron los ejemplares que presentaban testículos poco desarrollados, en algunos casos no observables y tenían conductos en forma de hilos. Los mixopterigios se caracterizaron por ser blandos y su largo no sobrepasó el extremo de las aletas pélvicas. Los machos que se clasificaron en maduración se caracterizaron por presentar los testículos diferenciados y más desarrollados con los conductos deferentes en forma de espiral. Los mixopterigios fueron más rígidos y su largo sobrepasó las aletas pélvicas. Los machos determinados en estado maduro se caracterizaron por tener testículos totalmente desarrollados de coloración rojiza y con el epidídimo claramente diferenciado de los conductos deferentes. Los mixopterigios se observaron totalmente rígidos y su largo sobrepasó las aletas pélvicas; en algunos casos hubo presencia de semen.

En las hembras el ovario fue extraído, se registró su peso (Pov;  $\pm 0,1$  g) y se midió el diámetro de los ovocitos ováricos presentes (0,1 cm). Además, se midió el ancho de la glándula oviductal (Agov;  $\pm 0,1$  cm). Se estableció la relación entre la longitud total de la hembra con el peso total del ovario, el diámetro máximo de los ovocitos y el ancho de la glándula oviductal respectivamente para seguir sus cambios en los distintos estados de madurez, usando la siguiente ecuación exponencial general  $Y = a \cdot X^b$ , donde  $a$  es el intercepto y  $b$  la pendiente (Zar 1996).

En machos se midió la longitud total de los mixopterigios (LTm;  $\pm 0,1$  cm) (Compagno 1984) y se pesaron sus testículos (PTt  $\pm 0,1$  g). Con estos datos se estableció la relación entre el LT y LTm usando la ecuación exponencial  $LTm = a \cdot LT^b$ , y también entre LT y PTt, usando la ecuación exponencial  $PTt = a \cdot LT$  donde  $a$  es el intercepto y  $b$  la pendiente en ambas ecuaciones.

Se examinó un total de 94 cápsulas ovígeras de *B. canescens*, 24 de ellas obtenidas de 12 hembras grávidas y 70 cápsulas recolectadas en el fondo marino, mediante redes de arrastre, las cuales estaban entrelazadas con sus zarcillos, con presencia de restos de algas y algunos ofiuroideos, en el sector de Santo Domingo (33°49'720"S-72°31'280"O), región de Valparaíso, entre los 464-470 m de profundidad.

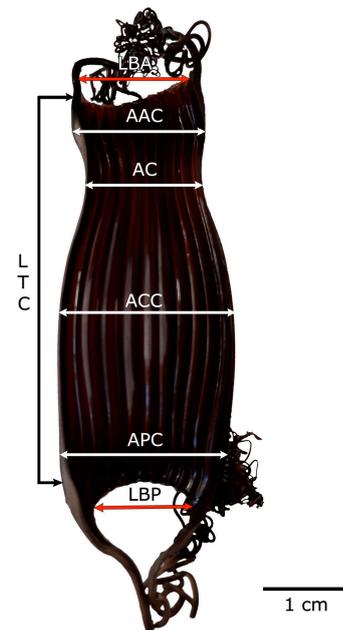


**Figura 1.** Aparato reproductivo de hembras de *Bythaelurus canescens* en distintos estados de madurez, a) maduro; b) grávido con cápsulas ovígeras en formación y c) grávido con cápsulas ovígeras formadas. Cef, Cápsula ovígera en formación; Cf, Cápsula ovígera formada; Gov, glándula oviductal; Ova, ovario; Ut, útero. Autor de las fotografías: Cecilia Gatica / Reproductive organs of *Bythaelurus canescens* females in different maturity stages, a) mature; b) gravid with egg capsules in formation and c) gravid with egg capsules formed. Cef, Egg capsule in formation; Cf, Egg capsule formed; Gov, oviductal gland; Ova, ovary; Ut, uterus. Photos by: Cecilia Gatica

Todas las cápsulas ovígeras fueron medidas con un pie de metro análogo (0,01 mm). Las mediciones morfométricas utilizadas fueron aquellas descritas en Concha *et al.* (2010), Hernández *et al.* (2005) y Ebert *et al.* (2006): longitud total de la cápsula ovígera (LTC), longitud del borde anterior (LBA), ancho anterior de la cápsula (AAC), ancho cintura cápsula (AC), ancho central de la cápsula (ACC), ancho posterior de la cápsula (APC) y longitud del borde posterior (LBP) (Fig. 2). Posteriormente, las cápsulas ovígeras fueron disectadas para observar la presencia de embriones.

De las 70 cápsulas recolectadas se obtuvieron 18 embriones. A los embriones se les midió su longitud total ( $L_{TE} \pm 0,1$  cm), peso total ( $P_{TE} \pm 0,1$  g) y el diámetro del saco vitelino ( $D_{SV} \pm 0,1$  cm) mientras que el sexo fue determinado por la presencia de los mixopterigios en machos. Se estableció la relación entre  $L_{TE}$  y  $P_{TE}$  y entre  $L_{TE}$  y  $D_{SV}$  utilizando la ecuación exponencial general  $Y = a \cdot X^b$ , donde  $a$  es el intercepto y  $b$  la pendiente en ambas ecuaciones.

Posteriormente, los embriones fueron fijados en formalina al 5% y preservados en etanol al 70% para su posterior análisis mediante microscopía de luz y aplicando los criterios propuestos por Castro *et al.* (1988) y Hernández *et al.* (2005) para determinar las características morfológicas importantes de los embriones como tamaño del saco vitelino, presencia o ausencia de filamentos branquiales, pigmentación del cuerpo, entre otras.



**Figura 2.** Medidas morfométricas realizadas a las cápsulas ovígeras de *Bythaelurus canescens*: longitud total de la cápsula (LTC), longitud del borde anterior (LBA), ancho anterior de la cápsula (AAC), ancho cintura cápsula (AC), ancho central de la cápsula (ACC), ancho posterior de la cápsula (APC) y longitud del borde posterior (LBP) / Morphometric measurements made to *Bythaelurus canescens* egg capsules: total egg capsule length (LTC), anterior edge length (LBA), anterior egg capsule width (AAC), capsule waist width (AC) central egg capsule width (ACC), posterior egg capsule width (APC) and posterior edge length (LBP)

## RESULTADOS

### RELACIÓN LONGITUD-PESO

Se analizó un total de 165 especímenes de *B. canescens* que correspondieron a 75 hembras y 90 machos. La relación longitud-peso (Fig. 3) es representada por sexo en las siguientes ecuaciones:

Hembras:  $PT = 0,0003 LT^{3,62}$  ( $r^2 = 0,98$ ;  $n = 75$ )

Machos:  $PT = 0,0005 LT^{3,47}$  ( $r^2 = 0,97$ ;  $n = 90$ )

### ESTRUCTURA DE TALLA

Las tallas mínima y máxima de las hembras fueron de 23,7 y 76 cm LT, respectivamente (promedio  $\pm$  DE;  $43,95 \pm 12,92$  cm LT) y una talla modal de clases de 60-63 cm LT. Los machos presentaron valores de talla mínima de 23 cm LT y talla máxima de 68 cm LT, con una longitud total media de  $44,65 \pm 10,96$  cm LT y talla modal de clases de 50-53 cm LT (Fig. 4). No hubo diferencias significativas entre promedio de tallas entre sexos ( $t = 1,97$ ;  $g.l. = 163$ ;  $P > 0,05$ ), pero las hembras presentaron una máxima longitud total mayor que machos.

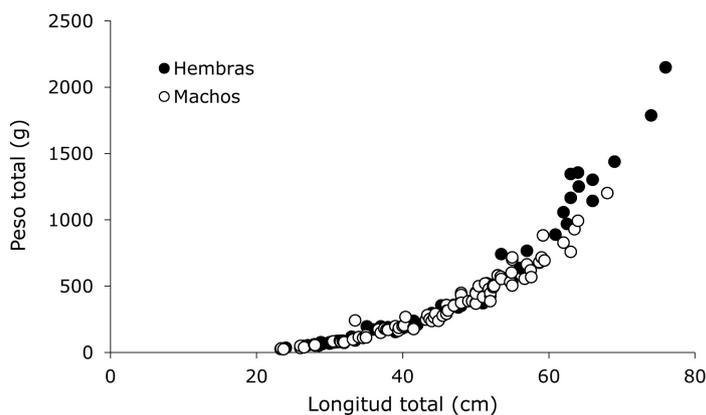


Figura 3. Relación entre la longitud total y el peso total en hembras y machos de *Bythaelurus canescens* / Total length and total weight relationship in *Bythaelurus canescens* females and males

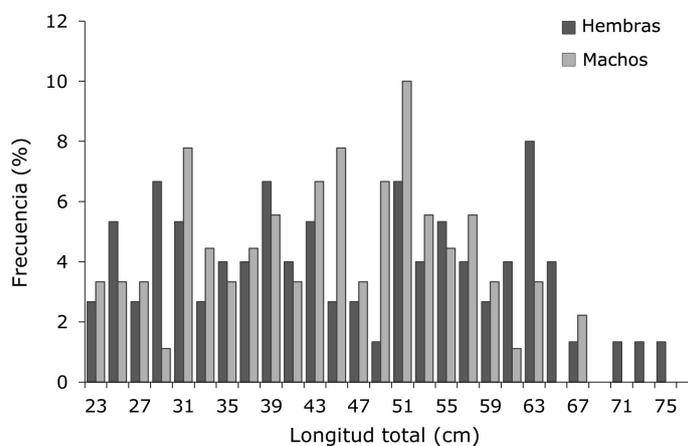


Figura 4. Distribución de frecuencia de longitudes totales de hembras y machos de *Bythaelurus canescens* / Size frequency distribution of female and male total lengths of *Bythaelurus canescens*

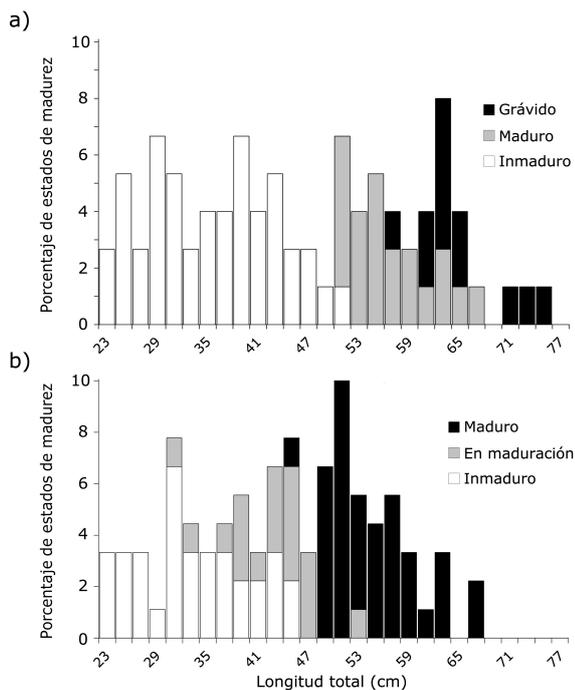
## PROPORCIÓN DE SEXOS

De los ejemplares analizados un 45,45% del total fueron hembras, porcentaje menor al de los machos representado por un 54,55%, resultando una proporción de 0,8:1 (H:M). Sin embargo, esta proporción no fue significativamente diferente a la esperada 1:1 ( $\chi^2_{0,05} = 1,36$ ; g.l.= 1;  $P > 0,05$ ).

## ESTADOS DE MADUREZ SEXUAL

Los tres estados de madurez fueron representados en las hembras, siendo el porcentaje del estado inmaduro el mayor (Fig. 5a) con un 57% (LT 23-51 cm; n= 43), seguido del estado maduro con un 27% (LT 49-67 cm; n= 20) y las hembras en estado grávido representadas con un 16% (LT 57-76 cm; n= 12).

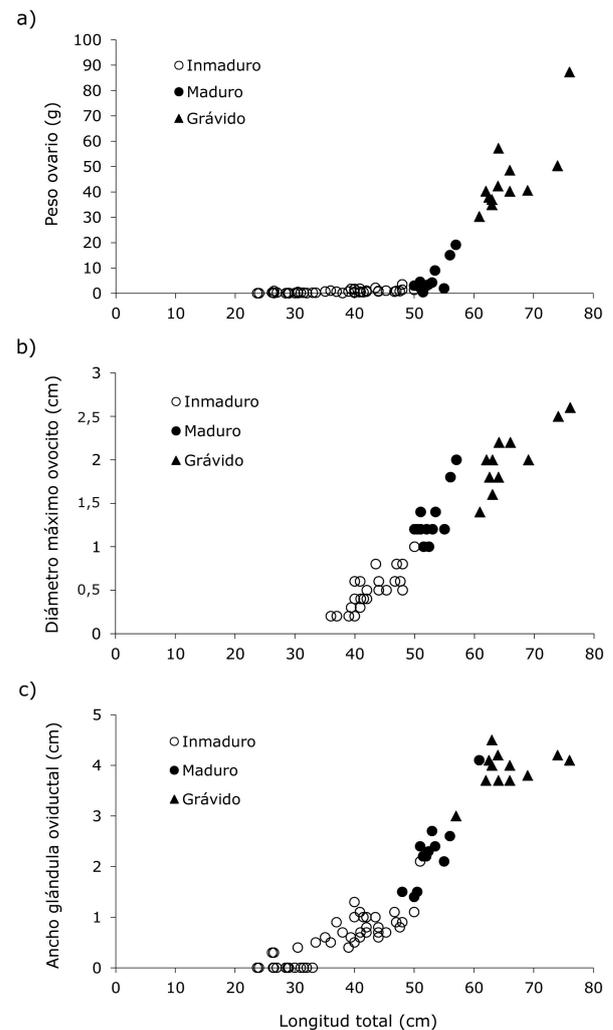
De igual forma, los tres estados definidos de madurez estuvieron representados en los machos (Fig. 5b). El 38% correspondió al estado inmaduro (LT 23-46 cm; n= 34); el 20% al estado en maduración (LT 31-53 cm; n= 18); y el mayor porcentaje de 42% correspondió al estado maduro (LT 45-68 cm; n= 38).



**Figura 5. Porcentaje de estados de madurez en distintas clases de longitud total (cm) de *Bythaelurus canescens* en a) hembras y b) machos / Percentage of maturity stages in different size classes of total length (cm) of *Bythaelurus canescens* in a) females and b) males**

## OVARIO, OVOCITOS Y GLÁNDULA OVIDUCTAL

El peso del ovario mostró un incremento desde los 54 cm LT cuando las hembras se encontraron maduras, alcanzando un peso máximo de 87 g a los 76 cm LT en hembras grávidas (Fig. 6a). El diámetro de los ovocitos de mayor tamaño varió de 0,1 a 1 cm en hembras inmaduras, mientras que, en hembras maduras, los ovocitos presentaron mayor tamaño y desarrollo con 2 cm de diámetro, siendo el diámetro máximo en hembras grávidas de 2,6 cm. La longitud total de la hembra se relacionó positivamente con el ancho de la glándula oviductal ( $r^2= 0,88$ ;  $P < 0,001$ ) presentándose el ancho máximo de 4,5 cm a los 63 cm LT en hembras grávidas (Fig. 6b).



**Figura 6. *Bythaelurus canescens*. a) relación entre longitud total (cm) y peso del ovario (g), b) diámetro máximo de ovocito (cm) y c) ancho de la glándula oviductal (cm) en distintos estados de madurez sexual de hembras / *Bythaelurus canescens*. a) total length (cm) and ovaries weight (g), b) diameter of the largest oocyte and c) oviductal gland width (cm) in different sexual maturity stages in females**

## MIXOPTERIGIOS Y TESTÍCULOS

En *B. canescens*, la longitud total de los mixopterigios presentó un aumento rápido a partir de la talla de los 45 cm LT y se encontró calcificado en ejemplares de más de 50 cm LT (Fig. 7). Se observó una correlación positiva entre la LT de los machos y el peso de sus testículos ( $r^2= 0,61$ ;  $P < 0,001$ ). El incremento en peso de los testículos se registró en individuos maduros donde los testículos alcanzaron un peso máximo de 27 g (Fig. 8).

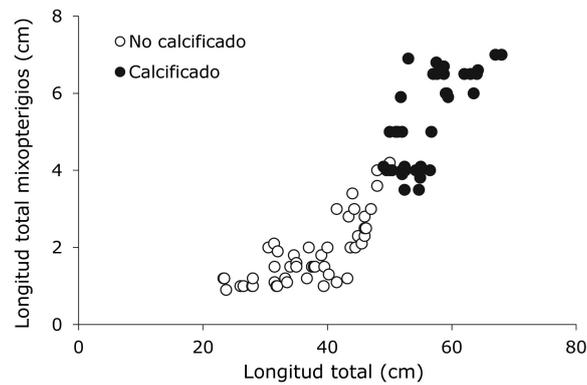
## MORFOMETRÍA DE LAS CÁPSULAS OVÍGERAS

Las cápsulas ovígeras en el útero de las hembras fueron obtenidas durante octubre y noviembre de 2006 en ejemplares con un rango de talla entre 57-76 cm LT, mientras que las cápsulas ovígeras recolectadas del fondo marino se obtuvieron en noviembre del mismo año. El rango de LT de las cápsulas ovígeras fue de 55,1-66,9 mm (n= 94). En la Tabla 1 se presentan los valores promedio de las medidas morfométricas de las cápsulas ovígeras analizadas, las cuales fueron comparadas con las descritas por Concha *et al.* (2010).

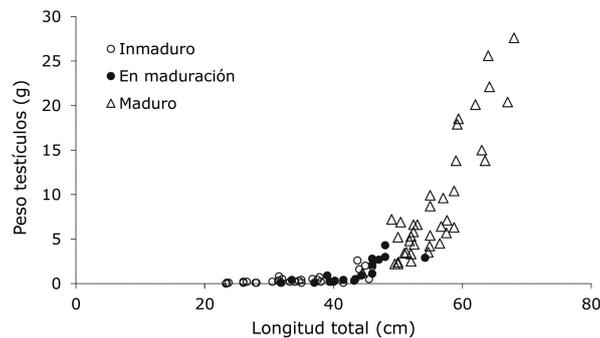
**Tabla 1. Valores promedio de las medidas morfométricas (mm) de las cápsulas ovígeras de *Bythaelurus canescens* comparadas con el trabajo publicado por Concha *et al.* (2010) / Mean values of morphometric measurements (mm) of egg capsules of *Bythaelurus canescens* compared with the work published by Concha *et al.* (2010)**

Medidas morfométricas (mm)	Este estudio n= 94	Concha <i>et al.</i> 2010 n= 18
LTC	60,7 ± 1,3	55,50 ± 1,1
ACC	26,2 ± 0,9	23,27 ± 1,0
LBA	19,7 ± 1,3	18,92 ± 1,4
LBP	14,7 ± 1,9	8,90 ± 1,3
AAC	21,8 ± 1,1	20,70 ± 0,94
APC	25,5 ± 0,8	
AC	19,9 ± 0,7	16,70 ± 1,5
Rango LTC	55,1 - 66,9	53,80 - 57,1

LTC= longitud total de la cápsula; ACC= ancho central de la cápsula; LBA= longitud borde anterior; LBP= longitud borde posterior; AAC= ancho anterior de la cápsula; APC= ancho posterior de la cápsula; AC= ancho cintura de la cápsula



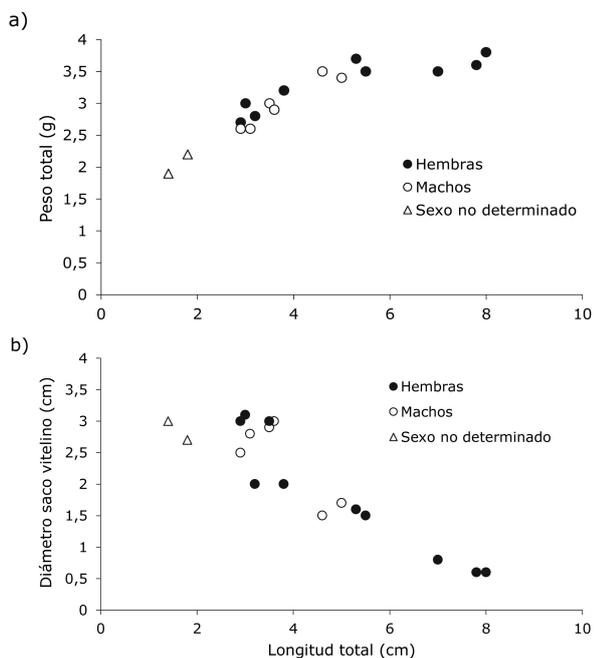
**Figura 7. Relación entre la longitud total (cm) y la longitud total de los mixopterigios (cm) en machos de *Bythaelurus canescens* / Total length (cm) and claspers total length (cm) relationship in males of *Bythaelurus canescens***



**Figura 8. Relación entre la longitud total (cm) y peso total (g) de los testículos en los distintos estados de madurez sexual de machos de *Bythaelurus canescens* / Total length (cm) and total testicles weight (g) relationship in different sexual maturity stages of males of *Bythaelurus canescens***

## ESTRUCTURA DE TALLA DE EMBRIONES

Se registró la talla y peso de 18 embriones, obteniéndose un rango de talla de 1,4 a 8,0 cm LT (promedio  $4,2 \pm 1,8$  cm); y un rango de peso de 1,9 a 3,8 g (Fig. 9a). Del total de embriones, 10 de ellos correspondieron a hembras, 6 a machos y a 2 embriones con sexo indeterminado. La relación longitud total - peso total fue descrita por la siguiente ecuación  $P_T = 1,73 LT^{0,41}$  ( $r^2 = 0,92$ ;  $P < 0,001$ ), considerando todos los embriones en conjunto. El resultado del análisis de regresión lineal entre la LT del embrión y el diámetro del saco vitelino fue  $D_{sv} = -0,427 LT + 43,93$  ( $r^2 = 0,83$ ;  $P < 0,001$ ) registrándose un diámetro máximo de 3,1 cm a los 3 cm LT (Fig. 9b).



**Figura 9.** *Bythaelurus canescens*. a) relación entre la longitud total (cm) y el peso total (g) en embriones, b) relación entre la longitud total (cm) y el diámetro del saco vitelino en embriones / *Bythaelurus canescens*. a) total length (cm) and embryo total weight (g) relationship, b) total length (cm) and yolk sac diameter relationship in embryos

## ESTADOS DE DESARROLLO EMBRIONARIO

Los embriones fueron clasificados en siete estados según sus características morfológicas.

**Estado I:** Dentro de la cápsula se presenta sólo un huevo ovalado de vitelo, con un blastodisco de coloración anaranjada que dará origen al embrión.

**Estado II:** Embrión de 1,4 cm LT. El embrión presenta una flexión curva entre la región cefálica y cervical (Fig. 10), su cuerpo no posee pigmentación, su boca está cerrada al igual que los ojos, las aperturas branquiales están abiertas y en formación. Posee un saco vitelino del doble de tamaño de su LT y éste se encuentra unido a través de un pedúnculo vitelino ancho.

**Estado III:** Embrión de 1,8 cm LT (Fig. 11). En este estado las características del embrión son similares a aquel del estado II, sólo que el embrión ya no presenta una curvatura de su cuerpo tan evidente y además, se comienza a observar la presencia de filamentos branquiales cortos y gruesos.



**Figura 10.** *Bythaelurus canescens*. Embrión en estado de desarrollo II, sin saco vitelino. Autor de la fotografía: Cristián Veliz / *Bythaelurus canescens*. Embryo in developmental stage II without yolk sac. Photo by: Cristián Veliz



**Figura 11.** *Bythaelurus canescens*. Embrión en estado de desarrollo III, sin saco vitelino. Autor de la fotografía: Cristián Veliz / *Bythaelurus canescens*. Embryo in developmental stage III, without yolk sac. Photo by: Cristián Veliz

**Estado IV:** Embrión 2,5 a 3 cm LT (Fig. 12a). En este rango de longitud, el embrión posee el cuerpo alargado con esbozos de aletas amplias, el cuerpo es translúcido, sus ojos son protuberantes con pigmentación y su cavidad bucal está abierta, pero sin dentición. Posee un saco vitelino ovalado, del tamaño de su LT y de coloración amarillo claro. Desde las aberturas branquiales salen filamentos branquiales abundantes y largos (Fig. 12b).

**Estado V:** Desde los 3,1 a 4,4 cm LT. La región cefálica del embrión es de mayor tamaño que el resto del cuerpo delgado. La cantidad de filamentos branquiales disminuye, presenta sus aletas pélvicas claramente definidas, y esbozos de las aletas dorsales. En la región anterior del cuerpo se observa pigmentación incipiente. En la región ocular comienza a desarrollarse una membrana de piel que recubre la parte superior del ojo. El tamaño del saco vitelino con relación a la LT del embrión disminuye de un 80 a un 35% a los 3,1 cm y a los 4,4 cm LT, respectivamente. Se puede diferenciar sexos debido a la presencia evidente de los mixopterigios en el margen interior de la aleta pélvica en machos.

**Estado VI:** Desde los 4,5 cm a los 6 cm LT, el embrión sigue presentando la región cefálica más ancha que el resto del cuerpo (Fig. 13a). Presenta una dentición incipiente y su cuerpo está totalmente pigmentado. Los ojos presentan pigmentación ocular completa. El saco vitelino redondeado está aún presente, pero ahora su tamaño es de un 25% en relación con la LT del embrión. A los 6 cm LT los filamentos branquiales ya han sido reabsorbidos completamente.

**Estado VII:** De los 6,1 a los 8 cm LT (Fig. 13b). El embrión ya presenta la apariencia externa de un adulto y tiene una dentición desarrollada. Todas sus aletas están claramente diferenciadas y con coloración, las aletas anal y caudal presentan pliegues festoneados. El espiráculo es diferenciable y de tamaño pequeño. A los 8 cm LT el saco vitelino está reducido sólo a 1 cm de diámetro, representando un 7,5% en relación con la LT del embrión.

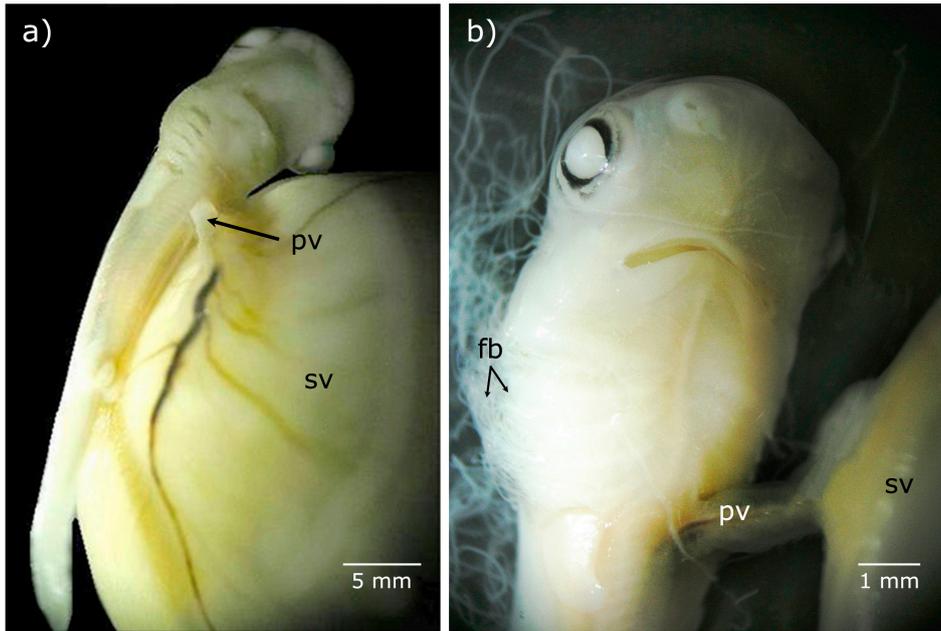


Figura 12. *Bythaelurus canescens*. a) embrión en estado de desarrollo IV, b) detalle de los filamentos branquiales del embrión en estado de desarrollo IV. fb= filamentos branquiales; pv= pedúnculo vitelino; sv= saco vitelino. Autor de las fotografías: Cecilia Gatica / *Bythaelurus canescens*. a) embryo in developmental stage IV, b) detail of the branchial filaments of the embryo in developmental stage IV. fb= branchial filaments; pv= yolk stalk; sv= yolk sac. Photos by: Cecilia Gatica

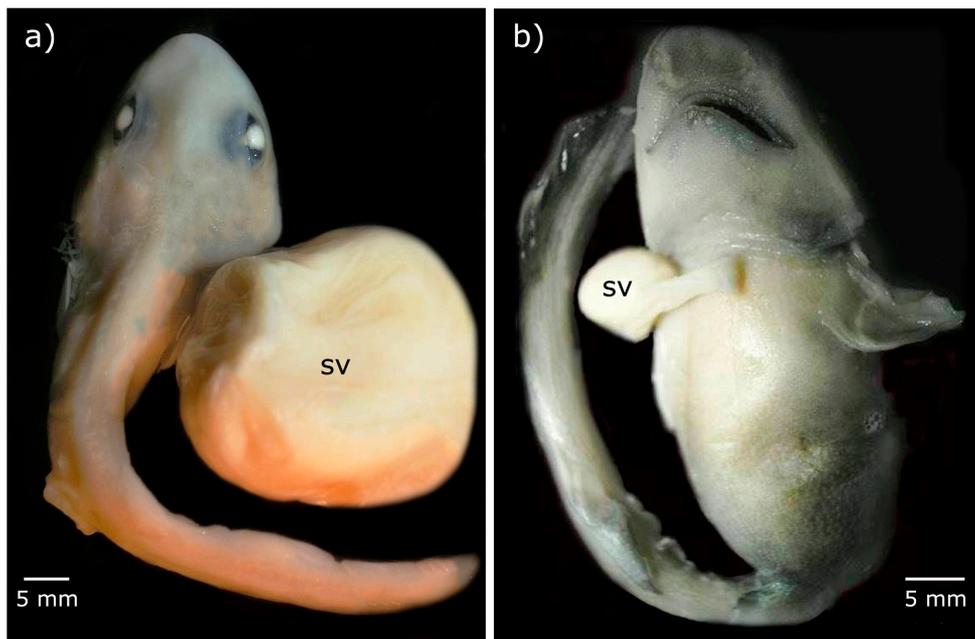


Figura 13. *Bythaelurus canescens*. a) embrión de 4,5 cm LT en estado de desarrollo VI, b) embrión de 8 cm LT en estado de desarrollo VII. sv= saco vitelino. Autor de las fotografías: Cecilia Gatica / *Bythaelurus canescens*. a) embryo of 4.5 cm TL in developmental stage VI, b) 8 cm TL embryo in developmental stage VIII. sv= yolk sac. Photos by: Cecilia Gatica

## DISCUSIÓN

Este estudio proporciona la primera información sobre el desarrollo embrionario de *B. canescens*, que a pesar de ser relativamente limitada representa integralmente los cambios más relevantes que ocurren durante este periodo, teniendo en cuenta además la dificultad para acceder a ejemplares de esta fase que ocurre en el fondo marino y en este caso específico en profundidades mayores a los 300 m.

En la estructura de talla, las longitudes máximas registradas para los ejemplares capturados de *B. canescens* fueron 68 y 76 cm LT para machos y hembras respectivamente, reportando, por lo tanto, hembras de mayor tamaño que los machos, lo que también se registró anteriormente para esta especie en el trabajo de Acuña & Villarroel (2010). La longitud de la hembra más grande se constituye en una nueva talla máxima de las hembras de *B. canescens*, superando los 70 cm LT, reportados para esta especie en Compagno *et al.* (2005).

Los esciliorrínidos miembros del género *Bythaelurus* y *Halaelurus* registrados en la literatura (Tabla 2), exhiben tres modos reproductivos diferentes: la oviparidad simple que es el modo de reproducción de *B. canescens*, según lo reportado por Concha *et al.* (2010) y corroborado en este trabajo, al igual que *Bythaelurus bachi* Weigmann, Ebert, Clerkin, Stehmann & Naylor, 2016, *Bythaelurus dawsoni* (Springer, 1971) y *Bythaelurus naylori* Ebert & Clerkin, 2015; los miembros del género *Halaelurus* presentan oviparidad múltiple, mientras que los otros miembros del género *Bythaelurus* presentan viviparidad aplacental (Springer & D'Aubrey 1972, Nakaya 1975, Compagno 1984, Francis 2006, White *et al.* 2007, Akhilesh *et al.* 2013). De las especies *Bythaelurus alcockii* (Garman, 1913), *Bythaelurus giddingsi* McCosker, Long & Baldwin, 2012, *Bythaelurus immaculatus* (Chu & Meng, 1982) y *Bythaelurus incanus* Last & Stevens, 2008, no se registró en la literatura información por la escasez de datos reproductivos de estas especies.

**Tabla 2. Características de los modos reproductivos de las especies del género *Bythaelurus* y *Halaelurus*, adaptada de Francis (2006) / Characteristics of the reproductive modes of species of the genera *Bythaelurus* and *Halaelurus*, adapted from Francis (2006)**

Especie	Modo reproductivo	Estructura cápsula ovígera	Talla de nacimiento (mm LT)	Referencias
<i>Bythaelurus alcockii</i>	?	?	?	Compagno (1984)
<i>Bythaelurus bachi</i>	Oviparidad simple	Blanda y suave	Probablemente 120	Weigmann <i>et al.</i> (2016)
<i>Bythaelurus canescens</i>	Oviparidad simple	Rígida	Probablemente >80	Este estudio
<i>Bythaelurus clevei</i>	Viviparidad aplacental	Membranosa	Probablemente 140	Francis (2006)
<i>Bythaelurus dawsoni</i>	Oviparidad simple	Blanda y suave	?	Francis (2006)
<i>Bythaelurus giddingsi</i>	?	?	?	McCosker <i>et al.</i> (2012)
<i>Bythaelurus hispidus</i>	Viviparidad aplacental	Membranosa	Probablemente 120	Akhilesh <i>et al.</i> (2013)
<i>Bythaelurus immaculatus</i>	?	?	?	Compagno (1984)
<i>Bythaelurus incanus</i>	?	?	?	Last & Stevens (2008)
<i>Bythaelurus lutarius</i>	Viviparidad aplacental	Membranosa	Probablemente 110	Springer & D'Aubrey (1972); Bass <i>et al.</i> (1975)
<i>Bythaelurus naylori</i>	Oviparidad simple	Gruesa y suave	?	Ebert & Clerkin (2015)
<i>Bythaelurus stewarti</i>	Viviparidad aplacental	Membranosa	Probablemente 150	Weigmann <i>et al.</i> (2016)
<i>Bythaelurus tenuicephalus</i>	Viviparidad aplacental	Membranosa	?	Kaschner <i>et al.</i> (2015)
<i>Bythaelurus vivaldii</i>	Oviparidad simple	Blanda y suave	?	Weigmann <i>et al.</i> (2018)
<i>Halaelurus boesemani</i>	Oviparidad múltiple	Blanda y suave	Probablemente 72	Springer & D'Aubrey (1972)
<i>Halaelurus buergeri</i>	Oviparidad múltiple	Blanda y suave	Probablemente 70	Kudo (1959); Springer & D'Aubrey (1972)
<i>Halaelurus lineatus</i>	Oviparidad múltiple	¿Blanda y suave?	Probablemente 80	Bass <i>et al.</i> (1975); Francis (2006)
<i>Halaelurus maculosus</i>	Oviparidad múltiple	¿Blanda y suave?	Probablemente >60	White <i>et al.</i> (2007)
<i>Halaelurus natalensis</i>	Oviparidad múltiple	¿Blanda y suave?	Embriones bastante desarrollados a los 43	Bass <i>et al.</i> (1975); Francis (2006)
<i>Halaelurus quagga</i>	Oviparidad múltiple	Blanda y suave	Probablemente <80	Springer & D'Aubrey (1972)
<i>Halaelurus sellus</i>	Oviparidad múltiple	Blanda y suave	?	White <i>et al.</i> (2007)

Nakaya (1975) y Dulvy & Reynolds (1997) consideran que la oviparidad simple es un modo reproductivo primitivo y que la oviparidad múltiple es un estado más evolucionado de la oviparidad de dicho modo, o bien, (Nakaya 1975, Dulvy & Reynolds 1997, Francis 2006) un estado intermedio entre la oviparidad simple y la viviparidad aplacentaria. Siendo una de las diferencias importantes entre estos tipos de oviparidad el tiempo de protección maternal, el cual en la oviparidad simple es un periodo corto, porque la hembra libera las cápsulas con el huevo fecundado, en contraste con la oviparidad múltiple donde las hembras liberan las cápsulas con los embriones en un desarrollo más avanzado, lo que involucra un período más largo de protección (Nakaya 1975) y en la viviparidad aplacental, el desarrollo del embrión ocurre en los úteros y es liberado cuando su desarrollo está completo, por lo que esta protección o inversión maternal aumenta las posibilidades de supervivencia de los embriones. Recientemente, Nakaya *et al.* (2020) han descrito un nuevo modo de reproducción registrado en la especie *Cephaloscyllium sarawakensis* Yano, Ahmad & Gambang, 2005, miembro de la familia Scyliorhinidae, que estos autores han nominado como “oviparidad simple prolongada o sostenida”. Dicha estrategia reproductiva involucra la retención de una cápsula por útero durante el tiempo adecuado para que el embrión se desarrolle y luego su liberación al ambiente. Este nuevo modo reproductivo otorgaría a los embriones una mayor supervivencia debido al aporte de inversión maternal en el desarrollo del embrión por un mayor tiempo en su útero, descubrimiento que representa una relevante contribución en la evolución de los modos reproductivos de los miembros ovíparos de esta familia.

En los tiburones ovíparos hay indicadores claros de la madurez (Wourms 1977, Castro *et al.* 1988). En el caso de las hembras, estos indicadores se basan en el incremento en el peso de los ovarios, aumento en el diámetro de los ovocitos, talla de la glándula oviductal y presencia de cápsulas ovígeras. En *B. canescens*, el peso de los ovarios presentó un alto aumento en hembras maduras, la vascularidad del ovario fue más desarrollada, esto debido a que a medida que van alcanzando su madurez los ovocitos aumentan de tamaño (Wourms 1977), luego estos pasan por el oviducto a la glándula oviductal para ser fertilizados y retenidos el interior de las cápsulas. El tamaño de ovocitos es importante porque serán los que originen al embrión y contribuyan con el aporte alimenticio (vitelo) para su desarrollo embrionario (McLaughlin & Morrisey 2005), y los otros ovocitos continuarán su desarrollo, porque a medida que se liberan cápsulas ovígeras, se generarán otras (Rodda & Seymour 2008) a lo largo de la época reproductiva en tiburones ovíparos.

El incremento en tamaño de la glándula oviductal se debe a que cumple funciones múltiples, como la producción del material de la cápsula, la cual, protege y transporta las ovas fertilizadas, además de ser el receptáculo y/o almacenamiento de semen, y donde ocurre la fecundación (Hamlett *et al.* 1998, Carrier *et al.* 2004). Por consiguiente, su principal función depende del tipo de reproducción de las especies. En especies ovíparas como *B. canescens*, la glándula oviductal principalmente produce la cápsula para proteger la ova fertilizada, lo cual requiere de gran desarrollo y gasto energético (Hamlett *et al.* 1998). Por eso, en este estudio se detectó un incremento en el ancho de la glándula oviductal (Agov) a medida que las hembras alcanzaban su talla de madurez sexual con un aumento en su LT (63 cm LT; 4,5 cm Agov). Estas observaciones también han sido comprobadas en otros tiburones ovíparos de la familia Scyliorhinidae tales como *Parmaturus xaniurus* (Gilbert, 1892) donde la glándula oviductal aumenta en un máximo de un 6% con relación a la LT (Flammang *et al.* 2008); en hembras maduras de *Galeus eastmani* (Jordan & Snyder, 1904), *Galeus nipponensis* Nakaya, 1975 (Horie & Tanaka 2000), y también en *S. retifer* y *S. canicula* (Henderson & Casey 2001) se observó este aumento del ancho de la glándula oviductal.

Las cápsulas ovígeras en los úteros estuvieron presentes durante octubre y noviembre, aunque no se puede establecer con certeza que esos meses sean la época reproductiva de la especie, ya que solo se obtuvieron muestras de seis meses del año, y las cápsulas ya desovadas se detectaron solo en noviembre, es relevante destacar que estas cápsulas estaban todas juntas y los embriones en distintos estados de desarrollo, lo que se puede explicar según lo registrado por Nakaya *et al.* (2020), quienes mencionan que los tiburones con oviparidad simple depositan sus cápsulas repetidamente completando hasta 100 cápsulas, lo que daría cuenta de la presencia de embriones en diferentes estados de desarrollo, porque estos intervalos, dependiendo de la especie, pueden ser de algunas horas o días durante su temporada reproductiva.

Los detalles de la morfología de las cápsulas de *B. canescens* han sido previamente descritos detalladamente en Concha *et al.* (2010). Con respecto a las medidas morfométricas de la cápsula ovígera, se registró un tamaño máximo de 66,91 mm LT y promedio de 60,7 mm LT (Tabla 1), en la cual se hace una comparación con los datos reportados por Concha *et al.* (2010). Las diferencias en las mediciones corresponden a la longitud del borde posterior (14,7 mm) que es bastante mayor a lo registrado por Concha *et al.* (2010) que corresponde a 8,95 mm, este aumento en longitud se observó en las cápsulas recolectadas en comparación a las cápsulas ovígeras en útero, lo que puede estar relacionado con el desarrollo del embrión para facilitar su posterior eclosión.

La oviparidad es fundamentalmente un modo reproductivo lecitotrófico en condrictios (Musick & Ellis 2005) como es el caso de *B. canescens*. Esto fue determinado porque el saco vitelino del embrión va decreciendo de tamaño a medida que el embrión crece, por lo que se demuestra su utilización como recurso nutritivo, ya que este vitelo le otorga todos los requerimientos orgánicos que el embrión necesita (Rodda & Seymour 2008). El desarrollo embrionario de *B. canescens* descrito en este estudio fue similar a lo descrito para otros esciliorrinidos ovíparos como *S. retifer* (Castro *et al.* 1988), *S. canicula* (Ballard *et al.* 1993), *S. chilensis* (Hernández *et al.* 2005) y *H. buergeri* (Nakaya 1975), con diferencias morfológicas específicas de cada especie y número de estados de desarrollo, que en el caso de este estudio se dividió en siete estados por la escasez de embriones de diferentes tallas.

Con respecto al desarrollo embrionario de *B. canescens*, se pudo observar que los primeros estados se caracterizaron principalmente por la presencia de filamentos branquiales externos en las aberturas branquiales del embrión, los cuales son utilizados para su nutrición y respiración (Gilmore *et al.* 1983) por la alta demanda de oxígeno en este primer estado de desarrollo. En los siguientes estados de desarrollo, los dos pares de fisuras respiratorias que tiene la cápsula se abren y permiten el acceso de agua rica en oxígeno al embrión para brindarle ventilación y oxigenación (Carrier *et al.* 2004, Ebert *et al.* 2006), reduciendo la cantidad de filamentos branquiales externos en el embrión y permitiendo el desarrollo de las aberturas branquiales solamente. En el estado de desarrollo más avanzado el embrión facilita la ventilación abanicando constantemente su cola, promoviendo el flujo de agua y el intercambio con el agua circundante (Baranes & Wendling 1981), de manera que el embrión pueda adaptarse a su nuevo ambiente.

En los tiburones ovíparos de los géneros *Bythaelurus* y *Halaelurus* las crías nacen a tallas menores que aquellas de los miembros del género *Bythaelurus* con modo reproductivo de viviparidad aplacental, como es el caso de *Bythaelurus hispidus* (Alcock, 1891) Akhilesh *et al.* (2013), *B. clevai* (Séret, 1987) y *B. lutarius* (Springer & D' Aubrey, 1972) en Francis (2006) (Tabla 2). Esto puede ser explicado por las restricciones de espacio determinadas por el tamaño de la cápsula ovígera en ovíparos a diferencia de la flexibilidad y amplitud del útero en vivíparos aplacentales, que en el caso de las especies mencionadas solo tienen un embrión por útero, según lo observado por Francis (2006) y Akhilesh *et al.* (2013).

La talla de nacimiento para embriones de *B. canescens* no fue estimada exactamente en este estudio; pero ciertamente es mayor a los 8 cm LT, porque según lo observado en el embrión, a esta longitud tiene la forma de un ejemplar adulto, pero todavía posee un saco vitelino externo que aunque está reducido, no está completamente absorbido que es lo que se requiere para que esté listo para eclosionar (Baranes & Wendling 1981, Henderson & Casey 1981, Gilmore *et al.* 1983, Castro *et al.* 1988, Ebert *et al.* 2006, Rodda & Seymour 2008).

Tanto los datos de tallas de los ejemplares que se están capturando, como aquellos de la biología reproductiva de *B. canescens*, permiten complementar los antecedentes sobre su biología, que son importantes de considerar, ya que siendo este un tiburón que es capturado frecuentemente como fauna acompañante por distintas pesquerías comerciales de Chile, podría estar sometido a una sobreexplotación pesquera y es necesario tener conocimiento de los distintos aspectos de su historia de vida para efectos de sustentar medidas para su conservación.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al grupo del Área de Pesquerías de la Universidad Católica del Norte, Sede Coquimbo, por la obtención de muestras y disponibilidad de espacio de trabajo, a Sala de Colecciones de la UCN por préstamo de equipos fotográficos y a nuestro revisor anónimo por sus sugerencias para mejorar este trabajo.

## LITERATURA CITADA

- Acuña E & JC Villarroel. 2010.** Feeding habits of two deep-sea sharks from central-northern Chile: hooktooth dogfish *Aculeola nigra* (Etmopteridae) and dusky catshark *Bythaelurus canescens* (Scyliorhinidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45(S1): 737-743.
- Acuña E, JC Villarroel, M Andrade & A Cortés. 2005.** Fauna acompañante en pesquerías de arrastre de crustáceos de Chile: Implicancias y desafíos desde la perspectiva de la biodiversidad. En: Figueroa E (ed). *Biodiversidad marina: Valoración, usos y perspectivas ¿Hacia dónde va Chile?*, pp. 395-425. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Akhilesh KV, WT White, KK Bineesh, U Ganga & NG Pillai. 2013.** Biological observations on the bristly catshark *Bythaelurus hispidus* from deep waters off the south-west coast of India. *Journal of Fish Biology* 82(5): 1582-1591.
- Ballard W, J Mellinger & H Lechenault. 1993.** A series of normal stages for development of *Scyliorhinus canicula*, the lesser spotted dogfish (Chondrichthyes: Scyliorhinidae). *Journal Experimental Zoology* 267: 318-336.

- Baranes A & J Wendling. 1981.** The early stages of development in *Carcharhinus plumbeus*. *Journal of Fish Biology* 18(2): 159-175.
- Bass AJ, JD D'Aubrey & N Kistnasamy. 1975.** Sharks of the east coast of southern Africa. II. The families Scyliorhinidae and Pseudotriakidae. *Oceanographic Research Institute, Investigational Report* 37: 1-64.
- Carrier JC, HL Pratt & J Castro. 2004.** Reproductive biology of elasmobranchs. In: Carrier JC, JA Musick & MR Heithaus (eds). *Biology of sharks and their relatives*, pp. 269-286. CRC Press, Boca Raton.
- Castro JP, M Bubucis & NA Overstrom. 1988.** The reproductive biology of the Chain Dogfish, *Scyliorhinus retifer*. *Copeia* 3: 740-746.
- Compagno L. 1984.** FAO Species Catalogue. Vol. 4: Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2: Carcharhiniformes. FAO Fisheries Synopsis 125(4), Part 2: 251-655.
- Compagno L, M Dando & S Fowler. 2005.** A field guide to the sharks of the world, 368 pp. Collins, London.
- Concha F, C Bustamante, MC Oddone, S Hernández & J Lamilla. 2010.** Egg capsules of the dusky catshark *Bythaelurus canescens* (Carcharhiniformes, Scyliorhinidae) from the south-eastern Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology* 77(4): 963-971.
- Concha F, DA Ebert, K Herman & PM Kyne. 2020.** *Bythaelurus canescens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T61400A124456465. <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T61400A124456465.en>>
- Dulvy NK & JD Reynolds. 1997.** Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1309-1315.
- Ebert DA & PJ Clerkin. 2015.** A new species of deep-sea catsharks (Scyliorhinidae: *Bythaelurus*) from the southwestern Indian Ocean. *Journal of the Ocean Science Foundation* 15: 53-63.
- Ebert DA, LJV Compagno & PD Cowley. 2006.** Reproductive biology of catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the west coast of southern Africa. *Journal of Marine Science* 63: 1053-1065.
- Flammang B, D Ebert & G Cailliet. 2008.** Reproductive biology of deep-sea catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) in the eastern North Pacific. *Environmental Biology of Fishes* 81: 35-49.
- Francis MP. 2006.** Distribution and biology of the New Zealand endemic catsharks, *Halaelurus dawsoni*. *Environmental Biology of Fishes* 75(3): 295-306.
- Gilmore RG, JW Dodrill & PA Linley. 1983.** Reproduction and embryonic development of the sand tiger sharks, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). *Fishery Bulletin* 81(2): 201-225.
- Hamlett WC, DP Knight, TJ Koob, M Jezior, T Loung, T Rozycki, N Brunette & MK Hysell. 1998.** Survey of oviducal gland structure and function in elasmobranchs. *Journal of Experimental Zoology* 282: 399-420.
- Henderson AC & A Casey. 2001.** Reproduction and growth in the lesser-spotted dogfish *Scyliorhinus canicula* (Elasmobranchii; Scyliorhinidae), from the west coast of Ireland. *Cahiers de Biologie Marine* 42(4): 397-405.
- Hernández S, J Lamilla, E Dupré & W Stotz. 2005.** Desarrollo embrionario de la pintarroja común *Schroederichthys chilensis* (Guichenot, 1848) (Chondrichthyes: Scyliorhinidae). *Gayana* 69(1): 191-197.
- Horie T & S Tanaka. 2000.** Reproduction and food habits of two species of sawtail catsharks, *Galeus eastmani* and *G. nipponensis*, in Suruga Bay, Japan. *Fisheries Science* 66(5): 812-825.
- IUCN. 2022.** The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Kaschner CJ, S Weigmann & R Thiel. 2015.** *Bythaelurus tenuicephalus* n. sp., a new deep-water catshark (Carcharhiniformes, Scyliorhinidae) from the western Indian Ocean. *Zootaxa* 4013(1): 120-138.
- Kudo S. 1959.** Studies on the sexual maturation of female and on the embryo of Japanese dogfish *Halaelurus burgeri* (Müller and Henle). *Republic Nankai Regional Fisheries Research Laboratory* 11: 41-45
- Last PR & JD Stevens. 2008.** *Bythaelurus incanus* sp. nov., a new deepwater catshark (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from northwestern Australia. In: Last PR, WT White & JJ Pogonoski (eds). *Descriptions of new Australian Chondrichthyans*. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper 22: 123-128.
- McCosker JE, DJ Long & CC Baldwin. 2012.** Description of a new species of deepwater catsharks, *Bythaelurus giddingsi* sp. nov., from the Galápagos Islands (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). *Zootaxa* 3221: 48-59.
- McLaughlin DM & JF Morrissey. 2005.** Reproductive biology of *Centrophorus* cf. *uyato* from the Cayman Trench, Jamaica. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(5): 1185-1192.
- Musick JA & JK Ellis. 2005.** Reproductive evolution of Chondrichthyans. In: Hamlett WC (ed). *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyans: Shark, batoids and chimaeras* 3: 45-79. Science Publishers, New Hampshire.
- Nakaya K. 1975.** Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Japanese catsharks, Scyliorhinidae. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* 23(1): 1-94.
- Nakaya K, WT White & HC Ho. 2020.** Discovery of a new mode of oviparous reproduction in sharks and its evolutionary implication. *Scientific Reports* 10, 12280. <<https://doi.org/10.1038/s41598-020-68923-1>>
- Rodda KR & RS Seymour. 2008.** Functional morphology of embryonic development in the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer). *Journal of Fish Biology* 72: 961-984.
- Springer S. 1979.** A revision of the catsharks, Family Scyliorhinidae. NOAA Technical Report NMFS Circular 422: 1-152.
- Springer S & JD D'Aubrey. 1972.** Two new scyliorhinid sharks from the east coast of Africa with notes on related species. *Oceanographic Research Institute, Investigational Report* 29: 1-19.

- Stehmann MF. 2002.** Proposal of a maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Archive of Fishery and Marine Research* 50(1): 23-48.
- Weigmann S, DA Ebert, PJ Clerkin, MF Stehmann & G Naylor. 2016.** *Bythaelurus bachi* n. sp., a new deep-water catshark (Carcharhiniformes, Scyliorhinidae) from the southwestern Indian Ocean, with a review of *Bythaelurus* species and a key to their identification. *Zootaxa* 4208(5): 401-432.
- Weigmann S, CJ Kaschner & R Thiel. 2018.** A new microendemic species of the deep-water catshark genus *Bythaelurus* (Carcharhiniformes: Pentanchidae) from the northwestern Indian ocean, with investigations of its feeding ecology, generic review and identification key. *PLoS ONE* 13(12): 1-51. <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207887>>
- White WT, PR Last & JD Stevens. 2007.** *Halaaelurus maculosus* n. sp. and *H. sellus* n. sp., two new species of catshark (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from the Indo-west Pacific. *Zootaxa* 1639: 1-21.
- Wourms JP. 1977.** Reproduction and development Chondrichthyan fishes. *American Zoologist* 17: 379-410.
- Zar JH. 1996.** *Biostatistical analysis*, 920 pp. Prentice-Hall, Upper Saddle River.

---

Editor: Francisco Concha

Recibido el 1 de noviembre 2020

Aceptado el 4 de noviembre 2021