

TIBURONES COMUNES A LAS COSTAS DE CHILE, CALIFORNIA-OREGON Y NAMIBIA-SUD AFRICA.

Germán Pequeño*, Jaime Rucabado** y Domingo Lloris**

ABSTRACT. Sharks common to Chile, California-Oregon and Namibia-South Africa.

The sharks common to Chile, California-Oregon and Namibia-South Africa waters were analyzed, comparing families, genera and species. The major similarities were found between California-Oregon and Chilean sharks. Most of the species common to the three regions are pelagic, good swimmers. The largest species known are also common to the three areas. A group of species generally caught on the deep shelf and slope was found common between Chile and Namibia-South Africa. Dendrograms for families, genera and species similarities are shown.

Key words: Sharks, biogeography, Chile.

INTRODUCCION

Los tiburones, pese a ser un grupo de peces de evidente presencia y, a veces, llamativa abundancia, preferentemente en mares templados y cálidos de todo el mundo, siguen siendo desconocidos en muchos aspectos biológicos. Uno de estos aspectos dice relación con su distribución geográfica, la cual está evidentemente ligada a complejos procesos de dispersión, los cuales a su vez son dependientes de la larga trama

evolutiva en la cual se entrelazan aspectos ecológicos, genéticos y conductuales, entre otros.

Los grandes océanos del hemisferio sur, como lo son el Atlántico y el Pacífico, son relativamente bien conocidos en cuanto a su conformación como cuencas y en lo relacionado a los grandes rasgos de las corrientes marinas que poseen, destacándose una clara

* Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

** Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona, Paseo Nacional s/n, Barcelona 08003, España.

analogía circulatoria, como se puede observar en los casos de las corrientes de Chile-Perú o de Humboldt y la corriente de Benguela según descripciones clásicas de la literatura y otros trabajos especializados (Sverdrup, Johnson & Fleming 1970, Wooster & Slevens 1970, Michelchen 1985).

Una analogía, pero invertida, puede encontrarse en las condiciones oceanográficas del Pacífico Norte Oriental y el Pacífico Sur Oriental (Pickard 1971), lo cual fue reconocido como un marco de referencia importante para comparar las conductofaunas de ambos sectores en un estudio reciente (Pequeño 1983). En ese último estudio, se ha concluido, que las faunas comunes a ambas regiones, son aquellas con mayor habilidad natatoria, a la vez que se aprecia que la mayoría de las especies descritas como más primitivas en la literatura, aparecen como comunes a las aguas de Chile y de California-Oregon (Pequeño *op. cit.*).

En este estudio, se ha intentado conocer cuáles son las familias, géneros y especies de tiburones comunes a las costas de Chile, California-Oregon y de Namibia-Sud Africa, en el sector Atlántico Sur Oriental, teniendo presente que en las dos regiones del Hemisferio Sur se produce un giro similar, originado en la deriva del Oeste (West Wind Drift) y que tal situación física ha podido generar dos macroambientes, sino iguales, con una serie de componentes oceanográficos comparables o análogos.

Luego de la comparación de las conductofaunas de Chile y de California-Oregon (Pequeño 1983) se postula que, aun cuando entre Sud América y Africa no se presenta la barrera ecuatorial, las especies comunes probablemente serán también aquellas con mayor habilidad natatoria y hábitos pelágicos, quedando las de tipo bentónico o demersal entre los grupos de mayor endemismo.

MATERIAL Y METODOS

Se ha seguido la metodología de Pequeño (1983) de recopilar la información proporcionada por obras recientes sobre tiburones, que indiquen su distribución geográfica (Compagno 1984 a y b, Hubbs, Follet & Dempster 1979, Lloris 1986, Pequeño 1977, 1979 a y b, 1981 y 1983, Seret 1986, Smith 1986). Luego, para una comparación basada en métodos estadísticos, se ha recurrido a índices de similitud (Dice 1952, Jaccard 1912), mediante uso del paquete estadístico

NTSYS-pc (Rohlf, Kishpaug & Kirk 1971), con el fin de facilitar una cuantificación simple, que también permita comparar con estudios anteriores. Se escogió el índice de Dice (*op. cit.*) para el análisis comparativo, caracterizado por tomar a dos de los tres conjuntos que más se parecen y luego los opone como un todo al tercer conjunto que ha separado, indicando en ambos casos el nivel de similitud de los conjuntos en una escala de 0 a 1, según el procedi-

miento NTSYS. La estrategia de asociación de los dendrogramas fue aquella conocida como "Unweighted pair of cluster analysis using group average method (U.P.M.G.A.)" (Pimentel 1979).

Además, se han revisado colecciones de tiburones de las tres regiones, existentes en el Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona (IIPB), Instituto de Zoología de la Universidad Austral de Chile (IZUA), Division of Verte-

brates, British Museum (Natural History) (BMNH), Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHNC), California Academy of Sciences (CAS) y Colección de peces de la Oregon State University (OSU), con el fin de dilucidar aspectos referentes a su taxonomía. En general, la ordenación sistemática ha seguido las proporciones de Compagno (1984 a y b), con algunas modificaciones basadas en otros autores (Smith 1986, Nelson 1984).

RESULTADOS

FAMILIAS

Las tres áreas poseen, en general, veintidós familias, de acuerdo con los registros conocidos. Sin embargo, sólo doce son compartidas por las tres áreas en estudio, al mismo tiempo. Estas son: Chlamydoselachidae, Hexanchidae, Echinorhinidae, Squalidae, Rhinodontidae, Alopiidae, Cetorhinidae, Lamnidae, Carcharhinidae, Scyllorhinidae, Sphyrnidae y Squatinidae. Si pudiese hablarse de lo contrario, es decir un alto grado de endemismo para una región dada, sólo en el Atlántico Sur Oriental aparecen familias que no están representadas en las otras dos áreas y son: Heterodontidae, Orectolobidae, Proscyllidae, Pseudotriakidae, Mitsukurinidae, Pseudocarcharidae y Pristiphoridae. Las otras dos áreas, Chile y California-Oregon, no poseen familias que sean endémicas de cualquiera de ellas, con respecto al contexto analizado. Sólo hay dos familias no compartidas entre Chile y California-Oregon: Heptranchi-

dae, que se ha registrado frente a la primera de estas regiones y Odontaspidae, que está presente en California-Oregon. Sólo hay una familia común a California-Oregon y Atlántico Sur Oriental y que no es compartida también por Chile: Odontaspidae.

Al estudiar el grado de semejanza entre las áreas mediante el método de Dice, resultó que la mayor similitud se encontró entre Chile y California-Oregon, con un alto grado de significación, ligeramente sobre 0.90, mientras que la similitud entre estas dos áreas y el Atlántico Sur Oriental se manifiesta, aunque también alta, sólo a un nivel ligeramente por encima de 0.75. Esto, parcialmente debido a que entre Chile y California-Oregon hay doce familias compartidas, todas ellas a su vez presentes en el Atlántico Sur Oriental (Fig. 1A).

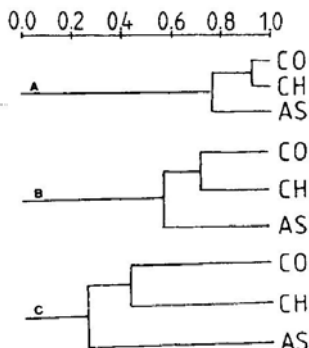


Fig. 1. Dendrogramas que muestran el nivel de similitud en la conductiofauna de tiburones entre California-Oregon (CO), Chile (CH) y Namibia-Sud Africa (AS) en el nivel de: A, Familias; B, Géneros y C, Especies.

GENEROS

El conjunto de las tres áreas posee un total de 69 géneros. Sin embargo, sólo 22 son comunes a las tres: *Chlamydoselachus*, *Hexanchus*, *Notorhynchus*, *Echinorhinus*, *Centroscyllium*, *Euprotomiscrus*, *Somniosus*, *Squalus*, *Rhiniodon*, *Alopias*, *Cetorhinus*, *Carcharodon*, *Isurus*, *Lamna*, *Carcharhinus*, *Galeorhinus*, *Mustelus*, *Prionace*, *Triakis*, *Apristurus*, *Sphyrna* y *Squatina*. En cuanto al endemismo en el contexto estudiado, el Atlántico Sur Oriental presenta 30 géneros propios. La zona de Chile presenta 6 géneros no compar-

tidos con las otras dos áreas, al paso que California-Oregon sólo presenta tres géneros en esa condición. Desde otro punto de vista, Chile y la región de Namibia-Sud Africa presentan siete géneros en común, que no están representados en California-Oregon: *Heptranchias*, *Centroscymnus*, *Deania*, *Etmopterus*, *Scymnodon*, *Cephaloscyllium* y *Halaelurus* (Tabla 1).

Al aplicar el índice de Dice y revisar la similitud entre las áreas, California-Oregon y Chile aparecen con mayor relación, a un nivel de 0.72, en tanto que esas dos áreas juntas versus el Atlántico Sur Oriental se semejan sólo a un nivel de 0.54. Chile, aisladamente, estaría asemejándose con el Atlántico Sur Oriental en un nivel de 0.61, de acuerdo con la matriz obtenida.

ESPECIES

La sumatoria de especies en las tres regiones analizadas, análogamente a lo hecho con familias y géneros, alcanza a 152. De éstas, sólo trece están presentes simultáneamente en las tres áreas: *Chlamydoselachus anguineus*, *Hexanchus griseus*, *Notorhynchus cepedianus*, *Euprotomiscrus bispinatus*, *Squalus acanthias*, *Rhiniodon typus*, *Alopias vulpinus*, *Cetorhinus maximus*, *Carcharodon carcharias*, *Isurus oxyrinchus*, *Galeorhinus galeus*, *Prionace glauca* y *Sphyrna zygaena*. Chile y California-Oregon con exclusión del Atlántico Sur Oriental comparten sólo seis especies, además de las trece citadas: *Echinorhinus cooki*, *Centroscyllium nigrum*, *Somniosus paci-*

ficus, *Carcharhinus galapagensis*, *Carcharhinus obscurus* y *Apristurus brunneus*. En tanto que California-Oregon y el Atlántico Sur Oriental, con exclusión de Chile, comparten otras seis: *Alopias pelagicus*, *A. superciliosus*, *Carcharhinus leucas*, *C. limbatus*, *C. longimanus* y *Sphyrna lewini*. Por otro lado, Chile y el Atlántico Sur Oriental, excluyendo a California-Oregon, comparten diez especies: *Heptranchias perlo*, *Hexanchus vitulus*, *Centroscymnus crepidater*, *Deania calceus*, *Etmopterus granulosus*, *E. lucifer*, *E. pusillus*, *Squalus biainvillei*, *Lamna nasus* y *Apristurus nasutus*.

Si bien el análisis de las especies compartidas en total y en particular por pares de regiones resulta iluminador, no lo es menos el análisis de aquellas especies que, endémicas o no de una región dada, en el marco de este estudio se encuentran sólo en una región, estando ausente de las otras dos. En tal análisis, ha resultado que de las 152 especies presentes en el total de las tres regiones, 83 de ellas sólo se han registrado en el Atlántico Sur Oriental. En cuanto a la zona de Chile, sólo 21 especies presentan tal característica y en la región de California-Oregon trece especies aparecen únicamente allí, en cuanto a este estudio se refiere (Tabla 1).

En el área del Atlántico Sur Oriental hay casos como en la familia Orectolobidae, no compartida con las otras dos regiones, en que todas las especies han sido registradas solamente allí. Por otro lado, llama la atención en la familia Squalidae que mientras Chile y California-Oregon comparten dos espe-

cies, Chile y el Atlántico Sur Oriental comparten seis, pero California-Oregon y el Atlántico Sur Oriental no tienen compartición alguna, todo lo cual contrasta con las dieciocho especies (45% del total de Squalidae representadas en las tres regiones) de esa familia sólo presentes en el Atlántico Sur Oriental.

En el caso particular de la familia Carcharhinidae, en la cual hemos incluido a Triakidae y Hemigaleidae, el total de especies en las tres áreas sumadas alcanza a 45. De este total, 28 especies o el 62.2% se encuentran en el Atlántico Sur Oriental y no son compartidas con ninguna de las otras dos regiones. En cambio California-Oregon presenta sólo siete especies de esa familia que no comparte y Chile tres (*Mustelus mento*, *M. whitneyi* y *Triakis maculata*). El género *Carcharhinus*, con 18 especies en total, presenta a 12 de ellas sólo presentes en el Atlántico Sur Oriental. Solamente dos especies de Carcharhinidae, el 4.4% del total de la familia, son compartidas por las tres regiones estudiadas.

Otra familia con un número relativamente alto de especies representadas en el marco general de referencia es Scyllorhinidae, con 27 especies en total. En esta familia no hay especies compartidas por las tres regiones. Sólo Chile y California-Oregon comparten una (*Apristurus brunneus*) y Chile y el Atlántico Sur Oriental otra (*Apristurus nasutus*), pero California-Oregon y el Atlántico Sur Oriental no comparten especies de esta familia. De esas 27 especies en total para la familia, dieciocho (el 66,6%) están representadas en el Atlántico Sur Oriental y

ausentes de las otras dos regiones. Cinco se encuentran sólo en Chile (*Cephaloscyllium ventriosum*, *Cephalurus cephalus*, *Halaelurus canescens*, *Schroederichthys bivius* y *S. chilensis*), en tanto que California-Oregon ha registrado dos (*Apristurus kampae* y *Parmaturus xianurus*), que no comparte.

Tres familias, Squalidae, Carcharhinidae y Scyllorhinidae suman 112 especies para las tres áreas, lo cual constituye el 73.6% del total de espe-

cies presentes en las tres áreas. Las otras 40 especies se reparten en las dieciséis familias restantes.

Al aplicar el índice de Dice, el dendrograma obtenido señala una mayor similitud, al nivel de 0.43, aproximadamente, entre las regiones de Chile y California-Oregon, en tanto que ambas, enfrentadas a la zona del Atlántico Sur Oriental apenas se asemejan en un nivel cercano a 0,25 de la escala respectiva (Fig. 1C).

TABLA 1. Familias y especies de tiburones que viven en las regiones de California-Oregon (CO), Chile (CH) y Atlántico Sur Oriental (AS), con indicación de su presencia (1) o ausencia (0) en cada caso.

		CO	CH	AS
CHLAMYDOSELACHIDAE	<i>Chlamydoselachus anguineus</i>	1	1	1
HEPTRANCHIDAE	<i>Heptranchias perlo</i>	0	1	1
HEXANCHIDAE	<i>Hexanchus griseus</i>	1	1	1
	<i>Hexanchus vitulus</i>	0	1	1
	<i>Notorhynchus cepedianus</i>	1	1	1
HETERODONTIDAE	<i>Heterodontus ramalheira</i>	0	0	1
ECHINORHINIDAE	<i>Echinorhinus brucus</i>	0	0	1
	<i>Echinorhinus cookei</i>	1	1	0
	<i>Aculeola nigra</i>	0	1	0
SQUALIDAE	<i>Centrophorus granulosus</i>	0	0	1
	<i>Centrophorus lusitanicus</i>	0	0	1
	<i>Centrophorus scalpratus</i>	0	0	1
	<i>Centrophorus squamosus</i>	0	0	1
	<i>Centrophorus uyato</i>	0	0	1
	<i>Centroscyllum granulosum</i>	0	1	0
	<i>Centroscyllum fabricii</i>	0	0	1
	<i>Centroscyllum nigrum</i>	1	1	0
	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	0	0	1
	<i>Centroscymnus crepidater</i>	0	1	1
	<i>Centroscymnus macracanthus</i>	0	1	0
	<i>Centroscymnus obscurus</i>	0	0	1

	<i>Centroscymnus owstoni</i>	0	1	0
	<i>Deania calceus</i>	0	1	1
	<i>Deania profundorum</i>	0	0	1
	<i>Deania quadrispinosus</i>	0	0	1
	<i>Etmopterus brachyurus</i>	0	0	1
	<i>Etmopterus granulosus</i>	0	1	1
	<i>Etmopterus lucifer</i>	0	1	1
	<i>Etmopterus pusillus</i>	0	1	1
	<i>Etmopterus villosus</i>	0	1	0
	<i>Euprotomicroides zantedeschia</i>	0	0	1
	<i>Euprotomicrus bispinatus</i>	1	1	1
	<i>Heteroscymnoides marleyi</i>	0	0	1
	<i>Isistius brasiliensis</i>	0	1	0
	<i>Mollisquama parini</i>	0	1	0
	<i>Oxynotus centrina</i>	0	0	1
	<i>Scymnodalatias</i> sp.	0	1	0
	<i>Scymnodon macracanthus</i>	0	1	0
	<i>Scymnodon obscurus</i>	0	0	1
	<i>Scymnodon squamulosus</i>	0	1	0
	<i>Somniosus microcephalus</i>	0	0	1
	<i>Somniosus pacificus</i>	1	1	0
	<i>Squalus acanthias</i>	1	1	1
	<i>Squalus asper</i>	0	0	1
	<i>Squalus blainvillei</i>	0	1	1
	<i>Squalus fernandinus</i>	0	1	0
	<i>Squalus megalops</i>	0	0	1
	<i>Squalus mitsukurii</i>	0	1	0
ORECTOLOBIDAE	<i>Chiloscyllium caeruleopunctatum</i>	0	0	1
	<i>Ginglymostoma brevicaudatum</i>	0	0	1
	<i>Nebrius concolor</i>	0	0	1
	<i>Stegostoma fasciatum</i>	0	0	1
RHINIODONTIDAE	<i>Rhiniodon typus</i>	1	1	1
ALOPIIDAE	<i>Alopias pelagicus</i>	1	0	1
	<i>Alopias superciliosus</i>	1	0	1
	<i>Alopias vulpinus</i>	1	1	1
CETORHINIDAE	<i>Cetorhinus maximus</i>	1	1	1
LAMNIDAE	<i>Carcharodon carcharias</i>	1	1	1
	<i>Isurus oxyrinchus</i>	1	1	1
	<i>Isurus paucus</i>	0	0	1
	<i>Lamna nasus</i>	0	1	1
	<i>Lamna ditropis</i>	1	0	0
CARCHARHINIDAE	<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	0	0	1
(inc. TRIAKIDAE y	<i>Carcharhinus altimus</i>	0	0	1
HEMIGALEIDAE)	<i>Carcharhinus amblyrhynchus</i>	0	0	1
	<i>Carcharhinus amboinensis</i>	0	0	1

<i>Carcharhinus brachyurus</i>	1	0	0
<i>Carcharhinus brevipinna</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus falciformis</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus galapagensis</i>	1	1	0
<i>Carcharhinus leucas</i>	1	0	1
<i>Carcharhinus limbatus</i>	1	0	1
<i>Carcharhinus longimanus</i>	1	0	1
<i>Carcharhinus macroti</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus obscurus</i>	1	1	0
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus seali</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus sorrah</i>	0	0	1
<i>Carcharhinus wheeleri</i>	0	0	1
<i>Galeocerdo cuvieri</i>	1	0	0
<i>Galeorhinus galeus</i>	1	1	1
<i>Hemipristis elongata</i>	0	0	1
<i>Hypogaleus hyugaensis</i>	0	0	1
<i>Iago omanensis</i>	0	0	1
<i>Leptocharias smithii</i>	0	0	1
<i>Loxodon macrorhinus</i>	0	0	1
<i>Mustelus asterias</i>	0	0	1
<i>Mustelus californicus</i>	1	0	0
<i>Mustelus henlei</i>	1	0	0
<i>Mustelus lunulatus</i>	1	0	0
<i>Mustelus mento</i>	0	1	0
<i>Mustelus mosis</i>	0	0	1
<i>Mustelus mustelus</i>	0	0	1
<i>Mustelus palumbes</i>	0	0	1
<i>Mustelus whitneyi</i>	0	1	0
<i>Negaprion acutidens</i>	0	0	1
<i>Paragaleus leucolomatus</i>	0	0	1
<i>Paragaleus pectoralis</i>	0	0	1
<i>Prionace glauca</i>	1	1	1
<i>Rhizoprionodon acutus</i>	0	0	1
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	1	0	0
<i>Scylliogaleus quecketti</i>	0	0	1
<i>Triaenodon obesus</i>	0	0	1
<i>Triakis maculata</i>	0	1	0
<i>Triakis megalopterus</i>	0	0	1
<i>Triakis semifasciata</i>	1	0	0
<i>Ctenacis fehlmanni</i>	0	0	1
<i>Eridacnis radcliffei</i>	0	0	1
<i>Eridacnis sinuans</i>	0	0	1
<i>Apristurus brunneus</i>	1	1	0

PROSCYLIIDAE

SCYLIORHINIDAE

	<i>Apristurus kampa</i>	1	0	0
	<i>Apristurus microps</i>	0	0	1
	<i>Apristurus nasutus</i>	0	1	1
	<i>Apristurus saldanha</i>	0	0	1
	<i>Cephaloscyllium sufflans</i>	0	0	1
	<i>Cephaloscyllium ventriosum</i>	0	1	0
	<i>Cephalurus cephalus</i>	0	1	0
	<i>Galeus polli</i>	0	0	1
	<i>Gaelus cf. piperatus</i>	0	0	1
	<i>Halaelurus canescens</i>	0	1	0
	<i>Halaelurus lineatus</i>	0	0	1
	<i>Halaelurus lutarius</i>	0	0	1
	<i>Halaelurus natalensis</i>	0	0	1
	<i>Haploblepharus edwardsi</i>	0	0	1
	<i>Haploblepharus fuscus</i>	0	0	1
	<i>Haploblepharus pictus</i>	0	0	1
	<i>Holohalaelurus punctatus</i>	0	0	1
	<i>Holohalaelurus regani</i>	0	0	1
	<i>Parmaturus xaniurus</i>	1	0	0
	<i>Poroderma africanum</i>	0	0	1
	<i>Poroderma marleyi</i>	0	0	1
	<i>Poroderma pantherinum</i>	0	0	1
	<i>Schroederichthys bivius</i>	0	1	0
	<i>Schroederichthys chilensis</i>	0	1	0
	<i>Scyliorbinus capensis</i>	0	0	1
	<i>Scyliorhinus cervigoni</i>	0	0	1
PSEUDOTRIAKIDAE	<i>Pseudotriakis microdon</i>	0	0	1
MITSUKURINIDAE	<i>Mitsukurina owstoni</i>	0	0	1
PSEUDOCARCHARIIDAE	<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>	0	0	1
ODONTASPIDIDAE	<i>Eugomphodus taurus</i>	0	0	1
	<i>Odontaspis ferox</i>	1	0	0
SPHYRNIDAE	<i>Sphyrna lewini</i>	1	0	1
	<i>Sphyrna mokarran</i>	0	0	1
	<i>Sphyrna tiburo</i>	1	0	0
	<i>Sphyrna zygaena</i>	1	1	1
PRISTIOPHORIDAE	<i>Pliotrema warreni</i>	0	0	1
SQUATINIDAE	<i>Squatina aculeata</i>	0	0	1
	<i>Squatina africana</i>	0	0	1
	<i>Squatina armata</i>	0	1	0
	<i>Squatina californica</i>	1	0	0
	<i>Squatina oculata</i>	0	0	1

DISCUSION

El estudio del grado de similitud ictiogeográfica aplicado a tiburones, para las zonas de Chile, California-Oregon y Namibia-Sud Africa, resulta esclarecedor, pues no sólo nos indica el grado de parecido entre esas regiones, sino también nos habla de endemismos y amplias distribuciones entre ellas.

Como es lógico mientras más rango tiene el taxón, mayor es el grado de similitud, pues se está discerniendo a un nivel elevado. Pero a medida que el nivel de jerarquía taxonómica baja la similitud disminuye, pues el análisis se hace sobre unidades cada vez más discretas. Por eso a nivel de especies, los índices para la asociación del dendrograma son más bajas.

Desde el análisis de familias, la zona de Namibia-Sud Africa se diferencia de las otras dos por poseer siete familias que no están representadas en éstas últimas. A partir de ese hecho, la diferenciación a nivel genérico y específico aumenta, en la medida que los géneros de esas siete familias son más o menos numerosos en sus componentes. Por otro lado, el hecho que sólo dos familias no sean compartidas entre California-Oregon y Chile, habla de una similitud relativamente alta en esta jerarquía. Ambas familias, además, están representadas por sólo tres especies en total, en las áreas de California-Oregon y Namibia-Sud Africa, una de ellas, Heptranchidae, considerada como primitiva entre los condrictios.

En cuanto a géneros comunes a las tres regiones, se debe subrayar la presencia de aquellos tiburones que alcanzan los mayores tamaños y que son típicamente pelágicos, con especies de gran habilidad natatoria. La presencia de este tipo de géneros ya se había hecho notar en un estudio biogeográfico de la condrictiofauna del Mar Adriático (Jardas 1984). Sin embargo, entreverados con ellos, aparecen géneros que poseen especies conocidas en el sector demersal o bentónico, que no se caracterizan por alcanzar grandes tamaños, como es el caso de *Centroscyllium*, *Euprotomiscrus*, *Apristurus* y *Squatina*. El mayor endemismo de la región de Namibia-Sud Africa la hace más diferente de las otras dos en estudio.

El análisis a nivel de especies indica que las especies en común a las tres áreas son, en general, consideradas pelágicas y de grandes habilidades natatorias. Se ratifica lo vislumbrado a nivel genérico, en cuanto al gran tamaño que alcanzan muchas de las formas en común. Los mayores conocidos entre los peces.

Queda al fin una visión general de mayor parecido entre Chile y California-Oregon, que cualquiera de las otras dos combinaciones regionales posibles. En los tres niveles jerárquicos taxonómicos analizados hay tal situación, pese a que permanece el antecedente de un mayor número de especies en común (diez), no representadas en California-Oregon, entre las regiones de Chile y Namibia-Sud Africa, en tanto

que California-Oregon y Namibia-Sud Africa sólo presentan seis especies en común y que no están representadas en Chile. Igual número de especies comparten California-Oregon y Chile, sin que ellas estén en Namibia-Sud Africa. Este mayor compartir a nivel de especies entre Chile y Namibia-Sud Africa es el único componente que rompe las relaciones de predominancia establecidas para la similitud entre Chile y California-Oregon.

Pese a ser el Ecuador una barrera geográfica -que afecta a la fisiología animal- uno de los elementos más señalados en biogeografía, a nivel de familias y géneros no estaría representando una barrera mayor que el paso por el extremo sur de Sud América y el cruce del Atlántico -con un West Wind Drift a contracorriente- como áreas de continuidad en el contexto analizado. Tal situación a nivel de especies no es tan clara por la mayor comunidad encontrada entre Chile y Namibia-Sud Africa. Lo llamativo en este último compartir, es que la mayoría de las especies en tal situación no es propiamente pelágica, sino más bien común y encontrada frecuentemente en pescas efectuadas en la plataforma continental profunda y talud. En otras palabras, las trece especies compartidas por las tres áreas, en general, son de hábitos pelágicos reconocidos y buenas nadadoras. Pero las diez que Chile y Namibia-Sud Africa no comparten con California-Oregon parecen encontrarse en esta circunstancia por haber seguido rutas más bien difíciles en la conquista de nuevos territorios. Esto, si suponemos que no están donde se les captura, desde los remotos tiempos de la división del Gondwana.

El hecho que Chile y Namibia-Sud Africa presenten este tipo de similitudes ictogeográficas no es nuevo, ya que en el caso de los Osteichthyes hay una serie de peces comunes del talud que presentan un patrón similar, como por ejemplo: *Notacanthus sexpinnis* Richardson, *Pseudoxenomystax albescens* Barnard, *Coelorhynchus fasciatus* Gunther y el sorprendente caso de *Mancopsetta milfordi* Penrith.

En relación, con la diversidad de formas del talud, refiriéndose a la zoogeografía de los condictios de México, un estudio previo ha señalado conclusiones similares (Castro-Aguirre 1983).

Aun cuando hay algunos casos en los cuales la distribución geográfica de una especie es conocida, como por ejemplo sucede con *Hexanchus griseus* y *Notorynchus cepedianus*, conocidos en Sudáfrica, ello no significa poder entrar en disquisiciones evolutivas asociadas con tal distribución (Bass, D'Aubrey & Kistnasamy 1975). La revisión de una serie de obras relacionadas con la distribución de los peces cartilaginosos y con sus más importantes tendencias evolutivas, hablan de la antigüedad de los grupos y de las derivaciones sistemáticas que hoy conocemos (Briggs 1974, Compagno 1973 y 1977, Schaeffer & Williams 1977, Zangerl 1973), recordándonos que hay evidencias desde el Paleozoico y antes y, además, que "el registro fósil de los condictios, supuesto de gran duración, es muy insatisfactorio para una comprensión de la filogenia y clasificación de sus constituyentes. El origen es esencialmente desconocido, con fuentes posibles pero indistinguibles

entre los Placodermos y/o acantodios" (Olson 1971). Se pueden encontrar ciertas relaciones en la distribución de grupos de peces óseos y ha resultado más fácil comparar a estos peces con otros grupos de vertebrados, que con condriictios (Springer 1982), siendo interesante notar que este último autor ha reconocido que "peces nadadores grandes, poderosos" pueden ser capaces de colonizar la Placa del Pacífico a partir de las vecinas y señala en tal caso al género *Carcharhinus*. También hay valiosa información acerca del posible origen de las cuencas oceánicas del Hemisferio Sur (Darlington 1965, entre otros), pero que no constituyen material suficiente para aventurar vínculos con los variados grupos de tiburones vivientes. Probablemente estas causas han llevado a hacer proposiciones sobre el posible origen de la actual distribución geográfica de los peces óseos, con restricción al Océano Pacífico, pero no extensiva a los peces cartilaginosos (Mead 1970). En un estudio reciente que intenta caracterizar las especies de condriictios de las aguas profundas del hemisferio sur, encontramos elementos de interés, como por ejemplo la consideración de *Chamydoserolachus anguineus* que está presente en las tres áreas analizadas en este estudio. Pero el resto de las formas de aguas profundas que se relaciona con tales áreas, o bien se encuentran fuera de ellas, estando en Oceanía, Océano Índico u otros sectores, o bien están sólo en Chile y Namibia-Sud Africa, como sucede con *Etmopterus gracilispinis*, *E. granulosus*, *E. pusillus*, *Deania calcea* y *Centroscymnus crepidater*. Algunas de las formas de tiburones de aguas profundas sólo se han registrado en el

Atlántico Sur Oriental, como sucede con *Centrophorus uyato*, *Deania profundorum*, *D. quadrispinosa* y *Centroscymnus coelolepis* y en el Pacífico Sur Oriental, como es el caso de *Centroscymnus owstoni* y *Scymnodon squamulosus*. Algunas de estas especies pueden tener distribución circunglobal en el Hemisferio Sur (Shcherbachev, Dolganov & Timokhin 1982). Probablemente estos tiburones no exhiban habilidades nataatorias tan destacadas como otros tiburones que viven cerca de la zona epipelágica y, en cambio, su distribución se haya visto favorecida por condiciones especiales para la depredación y conquista de territorios demersales y bentónicos.

Son muy escasos los aportes en los cuales las condiciones oceanográficas se ligan a la distribución geográfica, por falta de evidencia fisiológica o de carácter biológico en general, pero se conoce el caso de los pequeños escualos pelágicos *Isistius brasiliensis* y *Euprotomicrus bispinatus*, que se relacionarían más con aguas tropicales y subtropicales (Parin 1964). De estos tiburones, el primero está representado sólo en Chile, mientras que el segundo es común a las tres regiones en el contexto de nuestro estudio.

Es de esperar que nuevos estudios, ojalá dedicados a Batofideos y a aspectos biológicos y sistemáticos de Osteichthyes comunes a estas regiones, puedan arrojar más luces sobre sus complejas interrelaciones ictiogeográficas, por ejemplo, dilucidar la posible existencia de subespecies en el caso de algunas especies de amplia distribución, como se ha propuesto para *Hexanchus griseus* en aguas de Taiwán

(Teng 1962) y Chile (De Buen 1960).

No sólo aspectos físicos, como posibles efectos de la traslación de los cuerpos en base a corrientes (Shannon, Stander & Campbell 1973), sino también

aspectos biológicos como los tipos de reproducción y las adaptaciones a diferentes sustratos, podrán ser vías de análisis que, además incluyan otras zonas del globo.

AGRADECIMIENTOS. Los autores agradecen la colaboración de Walter Fischer (FAO, Roma), Alwyne Wheeler y Gordon Howes (British Museum Natural History), Jean-Claude Hureau (Museum National d'Histoire Naturelle de París) y Roberto Meléndez (Museo Nacional de Historia Natural, Chile), por facilitar el uso de colecciones en sus respectivas instituciones. A su vez, Enrique MacPherson (Instituto de Ciencias del Mar, Barcelona), contribuyó a conseguir material adicional de Namibia. La Sra. Corina Zúñiga (Universidad Austral de Chile), compromete nuestra gratitud por su trabajo dactilográfico.

El estudio ha sido posible gracias al apoyo brindado por el Subprograma 4 del Programa de Cooperación con Iberoamérica del Ministerio de Educación y Ciencia de España y al Proyecto RS-86-25 de la Universidad Austral de Chile.

LITERATURA CITADA

- Bass, A.J.; D'Aubrey, J.D. & N. Kistnasamy. 1975. Sharks of the east coast of Southern Africa. Oceanographic Research Institute, Durban, Investigational Report, 43: 1-46.
- Briggs, J.C. 1974. Marine Zoogeography. McGraw Hill Book Co., 475 pp. New York.
- Castro-Aguirre, J.L. 1983. Aspectos zoogeográficos de los elasmobranchios mexicanos. Anales Escuela Nacional Ciencias Biológicas, México, 27: 77-94.
- Compagno, L.J.V. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. In: P.H. Greenwood, R.S. Miles & C. Patterson (eds.), Interrelationships of Fishes, p. 15-61. Zoological Journal of the Linnean Society, 53 (Supplement 1): 1-536.
- Compagno, L.J.V. 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. American Zoologist, 17: 303-322.

- Compagno, L.J.V. 1984a. FAO Species catalogue, 4, Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. FAO fisheries Synopsis 125 (4), Part 1: 1-249.
- Compagno, L.J.V. 1984b. FAO species catalogue, 4, Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. Part 2. Carcharhiniformes, FAO Fisheries Synopsis 125 (4), Part 2: 251-655.
- Darlington, P.J. 1965. Biogeography of the Southern end of the world, 236 p., Harvard University Press, Cambridge.
- De Buen, F. 1960. Tiburones, rayas y quimeras en la Estación de Biología Marina de Montemar, Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 10 (1, 2 y 3): 3-50, 16 figs.
- Dice, L.R. 1952. Natural communities: University of Michigan Press, 547 pp., Ann Arbor.
- Ellis, R. 1976. The book of sharks, 320 p., Grosset & Dunlap, New York.
- Eschmeyer, W.N., Herald, E.S. & H. Hamman. 1983. A Field Guide to Pacific Coast Fishes of North America, 336 p., Houghton Mifflin Company, Boston.
- Garrick, J.A.F. 1960. Studies of New Zealand Elasmobranchii. Part XII, the species of *Squalus* from New Zealand and Australia; and a general account and key to the New Zealand Squaloidea. Transactions Royal Society of New Zealand, 88 (3): 519-557.
- Hubbs, C.L.; W.I. Follett & L.J. Dempster. 1979. List of the fishes of California. California Academy Sciences. Occasional Papers, 133: 18-51.
- Jaccard, P. 1912.. The distribution of the flora in the alpine zone. New Phytologist, 11: 37-50.
- Jardas, I. 1984. Adriatic Chondrichthyes by the biogeographical standpoint. Institut Za Oceanografiju: Ribarstvo-Plit, 59: 1-7.
- Lloris, D. 1986. Ictiofauna demersal y aspectos biogeográficos de la costa sudoccidental de Africa (SWA/Namibia). Monografías Zoología Marina 1: 9-432. 22p figs., I-CCI tols.
- Mead, G. 1970. A history of South Pacific Fishes, p. 236-251. In: W.S. Wooster (Editor). Scientific Exploration of the South Pacific, National Academy of Sciences, 257 pp., Washington.

- Michelchen, N. 1985. About inter-annual coastal upwelling variations of N.W. Africa with reference to changes of "Southern Oscillation". International Symposium on the most important upwelling areas off western Africa (Cape Blanco and Benguela). C. Bas, R. Margalef & P. Rubies, Eds., Instituto Investigaciones Pesqueras, Vol. 1, pp. 93-100, Barcelona.
- Nelson, J. 1984. Fishes of the world, 2nd Ed., Wiley Interscience, 522 pp., New York.
- Olson, E.C. 1971. Vertebrate Paleozoology. Wiley Interscience, 839 pp., New York.
- Parin, N.V. 1964. Data on the biology and distribution of the pelagic sharks *Euprotomicrus bispinatus* and *Isistius brasiliensis* (Squalidae, Pisces), In: I.S. Rass (Editor), Fishes of the Pacific and Indian Oceans Biology and Distribution. Academy of sciences of the USSR, Transactions of the Institute of Oceanology, 73: 173-195.
- Pequeño, G. 1977. El género *Galeorhinus* (Elasmobranchii, Triakidae) en Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 16 (2): 183-188.
- Pequeño, G. 1979a. El género *Notorhynchus* en Chile (Elasmobranchii, Hexanchidae). Revista de Biología Marina, Valparaíso, 16 (3): 247-254.
- Pequeño, G. 1979b. Nota sobre un ejemplar de *Cetorhinus maximus* (Gunner 1765) capturado frente a Corral, Chile. Neotropica, 25 (73): 97-98.
- Pequeño, G. 1981. Comentarios sobre *Apristurus nasutus* De Buen 1959 (Elasmobranchii, Scyliorhinidae) en base a un nuevo registro. Boletín Sociedad de Biología de Concepción, 52: 129-133.
- Pequeño, G. 1983. La condrictiofauna de las regiones de Chile y California-Oregon: Comparación preliminar. pp. 253-267, In: P. Arana (Ed.), Trabajos presentados a la Conferencia Internacional sobre Recursos Marinos del Pacífico, Ed. Universitaria, Santiago.
- Pequeño, G. 1989. Peces de Chile, Lista Sistemática Revisada y Comentada. Revista de Biología Marina, Valparaíso, 24 (2): 1-132.
- Pickard, G.L. 1971. Some physical oceanographic features of inlets of Chile. Journal of the Fisheries Research Board of Canadá, 28: 1077-1106.
- Pimentel, R.A. 1979. Morphometrics. Kendall/Hunt Publishing Company, 276 pp., Dubuque.

- Rohlf, F.J., J. Kishpaug & D. Kirk. 1971. NI-545. Numerical taxonomy system of Multivariate Statistical Program, Technical Report, State University of New York at Stony Brook. 87 pp., New York.
- Schaeffer, B. & M. Williams. 1977. Relationships of fossil and living elasmobranchs. *American Zoologist*, 17: 293-302.
- Seret, B. 1986. Classification et phylogenese des Chondrichthyens. *Oceanis* 12 (3): 161-180.
- Shannon, L.V., G.M. Stander & J.A. Campbell. 1973. Ocean circulation deduced from plastic drift cards. Sea Fisheries Branch, Investigation Report, 108: 1-31.
- Shcherbachev, Yu. N., V.N. Dolganov & I.G. Timokhin. 1982. Deep-sea Chondrichthyan fishes (Chondrichthyes) from the waters of Southern Hemisphere, pp. 6-31, In: N.V. Parin (Editor), *Unsufficiently studied fishes of the open ocean*. Academy of Sciences of the URSS, P.P. Shirshov Institute of Oceanology, 142 pp., Moscow.
- Smith, J.L.V. 1986. The Sea Fishes of Southern Africa, revised and enlarged revision, as (M.M. Smith & P. Heemstra, Eds.), *Smith's Sea Fishes*, MacMillan South Africa, 1047 pp., Johannesburg.
- Springer, V.G. 1984. Pacific Biogeography, with special reference to shore fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 367: 1-182.
- Sverdrup, H.; M. Johnson & R. Fleming. 1970. The Oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice Hall, Inc., 1087 pp. New York.
- Teng, H-T. 1962. Classification and distribution of the Chondrichthyes of Taiwan. Ogawa Press (Translation into English by K. Nayaka and H-C Yang, Laboratory of Marine Zoology, Hokkaido University and Taiwan Fisheries Research Institute), Maizuru, Kyoto Pref., 304 pp., Japan.
- Wooster, W.S. & H. Sievers. 1970. Seasonal variations of temperature drift and heat exchange in surface waters off the west coast of South America. *Limnology and Oceanography* 15: 595-605.
- Zangerl, R. 1973. Interrelationships of early Chondrichthyans, pp. 1-14, In: P.H. Greenwood, R.S. Miles and C. Patterson (Editors), *Interrelationships of Fishes*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 53 (Supplement 1): 1-536.