CHAPITRE 2.2.1.12: REQUIN CROCODILE **AUTEURS:**

MILLER P., DOMINGO FORSELLEDO R. et MAS F.

DERNIÈRE MISE À JOUR:

Août 2022

Original: espagnol

2.2.1.12. Description du requin crocodile (PSK)

1. Noms

1.a. Classification et taxonomie

Nom de l'espèce : Pseudocarcharias kamoharai (Matsubara, 1936)

Synonymes: Carcharias kamoharai (Matsubara, 1936), Carcharias yangi (Teng, 1959), Pseudocarcharias pelagicus (Cadenat, 1963)

Étymologie : Selon Castro (2011), *Pseudocarcharias* vient du grec, *psudes*, faux et *karcharios*, le nom des requins mangeurs d'hommes. D'autre part, *kamo harai* vient de la latinisation du nom du Professeur Toshiji Kamohara, qui a obtenu le spécimen type du marché Kôti Fish Market, qui a par la suite été cédé à Matsubara pour sa description officielle.

Code espèce ICCAT: PSK

Noms ICCAT: crocodile shark (anglais), tiburón cocodrilo (español), requin crocodile (français).

Selon l'ITIS (Integrated Taxonomy Information System), le requin crocodile est classé comme suit :

Embranchement : Chordés
Sous-embranchement : Vertébrés
Super-classe : Gnathostomes
Classe : Chondrichtyens
Sous-classe : Élasmobranches
Super-ordre: Euselachii

Super-ordre: EuselachOrdre : Lamniformes

Famille : PseudocarchariidaeGenre : Pseudocarcharias

1. b. Noms communs

La liste des noms vernaculaires utilisés par différents pays selon l'ICCAT, la FAO et Fishbase (www.fishbase.org) est présentée ci-dessous. La liste des pays n'est pas exhaustive et certains noms locaux pourraient ne pas y être inclus.

Afrique du Sud: Krokodilhaai, Grootoog-skeurtandhaai, Crocodile shark, Bigeye ragged-tooth shark

Allemagne : Krokodilhai Australie : Crocodile shark Brésil : Tubarão-crocodilo

Chine: 大洋拟锥齿鲨, 大洋擬錐齒鯊, 杨氏锥齿鲨, 楊氏錐齒鯊, 蒲原拟锥齿鲨

Comores : N'ganu Corée : 강남상어

Costa Rica: Tiburón cocodrilo Danemark: Krokodillehaj Équateur: Tiburón cocodrilo Espagne: Tiburón cocodrilo Estonie: Krokodillhai

MANUEL DE L'ICCAT

États-Unis : Crocodile shark France : Requin crocodile Hawaï : Crocodile shark

Indonésie: Hiu buaya, Hiu tongar, Japanese ragged-tooth shark, Kamohara's sand-shark

Japon : Mizuwani, ミズワニ Mexique : Tiburón cocodrilo Mozambique : Tubarão-crocodilo

Pays-Bas: Krokodilhaai

Polynésie française : Requin crocodile

Portugal: Tubarão-crocodilo Sainte-Hélène: Crocodile shark Taipei chinois: 蒲原氏擬錐齒鯊 Uruguay: Tiburón cocodrilo

Venezuela: Tiburón cocodrilo, Tiburón tártaro

2. Identification

Caractéristiques de Pseudocarcharias kamoharai (figure 1)



Figure 1. Requin crocodile (Pseudocarcharias kamoharai) (Matsubara, 1936). Photo: Tassapon Krajangdara.

Tailles

Toute référence aux tailles dans le présent document renvoie à la longueur totale (TL), sauf expressément spécifié (par ex. longueur à la fourche : FL).

Le plus grand spécimen connu était une femelle de 117 cm (FL) capturée dans l'océan Atlantique, signalée par Coelho *et al.* (2012). D'autres travaux réalisés sur des spécimens capturés dans l'océan Atlantique font état de tailles maximales sensiblement inférieures, et dans tous les cas concernant des femelles: 122 cm (Oliveira *et al.*, 2010), 101 cm FL (Kindong *et al.*, 2020), 99 cm FL (Wu *et al.*, 2020), 112 cm (Vieira et Lessa, 2010) et 97 cm FL (Gao *et al.*, 2013). S'agissant des spécimens capturés dans l'océan Indien, la taille maximale communiquée est de 106 cm FL, correspondant à une femelle capturée dans l'océan Indien oriental (Novianto *et al.*, 2014). Dans le Pacifique, la taille maximale connue est de 117 cm (Tibán-Vivar, 2013), correspondant à une femelle capturée en Équateur.

Coloration

Couleur gris brunâtre clair à gris foncé sur la région dorsale et les flancs supérieurs, s'éclaircissant progressivement vers la partie ventrale. La surface ventrale est blanchâtre et présente parfois de petites marques plus foncées qui peuvent atteindre la partie inférieure des flancs. La surface dorsale des nageoires pectorales est foncée tandis que la surface ventrale est claire, et dans certains cas les extrémités postérieures des pectorales sont claires. Certains spécimens présentent une tache arrondie claire (presque blanche) sur les côtés de la tête, située avant les fentes branchiales (Intriago, 2013, Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016).

Caractéristiques externes

C'est la plus petite espèce de l'ordre des Lamniformes. Ses yeux sont de très grande dimension et dépourvus de membranes nictitantes, les fentes branchiales sont largement développées, son corps est mince et allongé, ses dents antérieures sont très allongées et proéminentes sans cuspides latérales. Elle est dotée de petites nageoires pectorales, de deux nageoires dorsales sans épines, d'une nageoire anale postérieure à la seconde dorsale, de quilles peu évidentes sur le pédoncule caudal, de sillons précaudaux supérieur et inférieur et d'une nageoire caudale asymétrique (non alignée) dotée d'un lobe ventral relativement grand. Certains travaux font état de l'absence de quilles sur le pédoncule caudal, comme dans le cas d'un spécimen capturé au Chili (Meléndez *et al.*, 2006), d'un spécimen capturé dans le Pacifique Nord-Ouest (Dolganov et Ginanova, 2016) et de trois spécimens capturés dans le sud des Caraïbes (Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016).

Caractéristiques internes

Dents fines très allongées. Les dents antérieures sont protubérantes et dépourvues de cuspides latérales, les dents latérales ont une base développée et on peut observer la présence de vestiges de petites cuspides latérales. Soto (2000) signale des variations dans la formule dentaire (12-1-2/2-1-12, 11-2/2-11, 9-1-2/2-1-9, 9-2/2-9), tandis que Stewart (2001) rapporte une formule (de droite à gauche) 10-1-2-2-1-10 (mâchoire supérieure) et 9-2-2-9 (mâchoire inférieure). Meléndez (2006) indique, chez une femelle adulte, la présence de 24 dents sur la mâchoire supérieure, dont la formule est la suivante (de gauche à droite) : 9-1-2-2-1-9, et de 20 dents sur la mâchoire inférieure, dont la formule est la suivante : 8-2-2-8. Stewart (2001) a analysé un mâle adulte de 110 cm TL, révélant que sa colonne vertébrale se composait de 131 vertèbres (notant 54 monospondyles et 32 précaudales diplospondyles).

3. Distribution et écologie de la population

3.a. Distribution géographique

P. kamoharai a une distribution cosmopolite dans les régions tropicales et subtropicales, et est essentiellement présent dans les eaux océaniques. Sa présence est avérée dans l'océan Atlantique, l'océan Indien et l'océan Pacifique, mais aucun registre de présence n'a été documenté en Méditerranée ou dans la mer Rouge. La plupart des registres documentés dans l'océan Atlantique correspondent à des captures réalisées dans des pêcheries ciblant les grands poissons pélagiques opérant à la palangre pélagique dans des zones éloignées des plateformes continentales, aussi bien dans les eaux internationales (Castro et Mejuto, 1995; Martínez et Correia, 2010; Oliveira et al., 2010; Pacheco et al., 2011; Andrade et al., 2012; Coelho et al., 2012; Gao et al., 2013; da Silva Ferrette et al., 2015; Lessa et al., 2016; Wu et al., 2020; Kindong et al., 2020), que dans les ZEE de divers pays, y compris mais sans s'y limiter celles du Venezuela (Rodríguez-Acosta et al., 2016), du Brésil (Amorim et al., 1998, Gadig, 2000; Soto, 2000; Vieira et Lessa, 2010; Lessa et al., 2016), de Sainte Hélène (Edwards, 1993), de l'Angola (Cadenat et Blache, 1981) et de l'Afrique du Sud (Petersen et al., 2009). S'agissant de l'océan Indien, sa présence est documentée par plusieurs travaux, incluant le Sud-Ouest de l'océan Indien (Moon et al., 2007; Petersen et al., 2009; Coelho et al., 2011), les eaux peu profondes du Kenya (Kiilu et al., 2016), le Pakistan (Moazzam, 2012), et le Sud-Est de l'océan Indien (Novianto et al., 2014) et l'Australie (Stevens et Wayte, 2008). Dans le Pacifique, sa présence a été documentée dans le Pacifique Est (Bearez et al., 2001, Meléndez et al., 2006, Ruiz-Campos et al., 2010; Dai et al., 2012; Intriago, 2013, Estupiñán-Montaño et Galván-Magaña, 2020) ainsi que dans le Pacifique Ouest (Stewart, 2001; Moon et al., 2007; Curran et Bigelow, 2011; Dolganov et Ginanova, 2016).

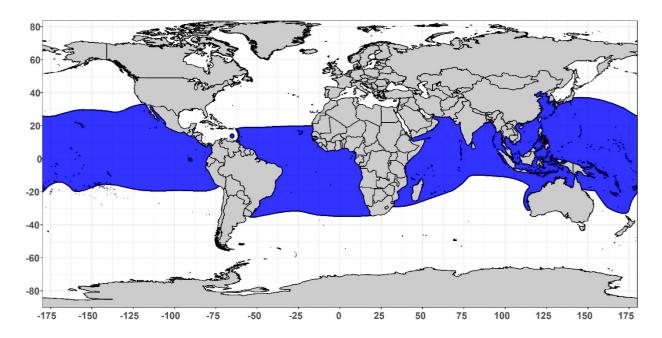


Figure 2. Carte de la distribution du requin crocodile (*Pseudocarcharias kamoharai*). Extrait de l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN) (IUCN SSC Shark Specialist Group 2018. *Pseudocarcharias kamoharai*. Liste rouge de l'IUCN des espèces menacées. Version 2021-1).

3.b. Préférences en matière d'habitat

Les connaissances disponibles sur les préférences en matière d'habitat de P. kamoharai se limitent quasiment aux informations découlant de l'analyse de la distribution de ses captures. Compagno (2001) indique qu'il s'agit d'une espèce océanique rare ou localement abondante, épipélagique et possiblement mésopélagique, généralement rencontrée loin du littoral et à des profondeurs comprises entre la surface et jusqu'à au moins 590 m. Fujita (1981) fait référence à des spécimens capturés par des palangriers à environ 180 mètres au-dessous de la surface. Walsh et al. (2009) ont indiqué que pour les flottilles palangrières opérant aux alentours d'Hawaï, la fréquence de présence et l'abondance relative de P. kamoharai étaient plus élevées dans les captures réalisées avec des palangres de profondeur qu'avec les palangres de surface. Li et al. (2013) ont analysé les données obtenues d'une campagne de recherche menée dans l'océan Indien central, au cours de laquelle la profondeur de l'engin avait été mesurée. Il s'est avéré que tous les P. kamoharai (n=21) avaient été capturés par des hameçons opérant entre 200-320 mètres de profondeur, et qu'aucune capture de cette espèce n'avait été enregistrée avec des hameçons opérant dans des strates plus superficielles. Ces travaux indiquent que les opérations de pêche enregistrant des captures de P. kamoharai avaient été réalisées dans des eaux avec une température à la surface de la mer entre 28,1-30,5°C. En référence aux conclusions de Xu et al. (2012), Li et al. (2013) indiquent que les palangres pélagiques avaient capturé P. kamoharai à des profondeurs moyennes oscillant entre 169 et 191 mètres. La plupart des cas de présence de cette espèce ont été enregistrés lors d'opérations de pêche dans des eaux avec une température de surface supérieure à 22°C.

3.c. Migrations

Les migrations de cette espèce sont inconnues. Un très faible nombre d'individus a été marqué et aucune recapture n'a été déclarée. Dans le rapport le plus récent sur le *National Marine Fisheries Service* (NMFS) *Cooperative Shark Tagging Program*, Kohler et Turner (2019) ont indiqué que seuls 20 spécimens avaient été marqués dans la zone équatoriale, du Brésil jusqu'au Ghana (entre les latitudes 2°S et 4°N, et les longitudes 0° et 35°W), et qu'aucun d'entre eux n'avait été recapturé.

4. Biologie

4.a. Croissance

Les études existantes sur l'âge et la croissance de *P. kamoharai* sont relativement peu nombreuses (**tableau 1**). En général, ces travaux ont été élaborés principalement à partir de spécimens d'une gamme de tailles fortement biaisée, en faveur de grands spécimens, ce qui pourrait être dû à la sélectivité des engins de pêche ayant réalisé les captures. Les travaux élaborés par Gago (2014) se basent en grande partie sur des spécimens de plus de 70 cm FL. Il en va de même pour les travaux de Lessa *et al.* (2016), qui comportent un seul spécimen de moins de 70 cm TL, et les travaux de Kindong *et al.* (2020) dans le cadre desquels plus de 90 % des spécimens analysés mesurent plus de 65 cm FL.

L'âge maximal déterminé par Lessa *et al.* (2016) atteignait 8 et 13 ans, pour les mâles et les femelles, respectivement, capturés dans l'océan Atlantique équatorial et tropical Ouest. Dans une étude ultérieure, Kindong *et al.* (2020) ont conclu que les âges maximaux observés atteignaient 11 et 10 ans, pour les mâles et les femelles, respectivement. Les spécimens ayant la plus longue durée de vie ont été signalés par Rosa *et al.* (2017), qui ont rapporté des âges maximums de 13 et 14 ans pour les mâles et les femelles respectivement. Ces auteurs ont noté que les différences dans les âges maximaux estimés pouvaient être liées à des différences dans les populations, les zones ou les tailles échantillonnées, ainsi qu'à des différences dans la méthodologie de traitement et de coloration des vertèbres. En ce qui concerne les paramètres de croissance, Rosa *et al.* (2017) ont évalué plusieurs modèles, après quoi ils ont noté que tous ont produit des courbes similaires et ont indiqué qu'il y a très peu de différence statistique entre eux.

Tableau 1. Paramètres de croissance de *Pseudocarcharias kamoharai* selon le modèle de croissance de Von-Bertalanffy. L_{oo} : longueur asymptotique maximale (cm); k: coefficient de croissance (ans⁻¹); t_o: âge théorique à la taille 0 (ans).

| Paramètre de croissance | | | Zone | Référence | Sexe | Méthode |
|-------------------------|-------|-------------------------|--------------------|-----------------------|----------|-----------|
| L_{oo} | k | t _o | | | | |
| 123,6 (FL) | 0,067 | 35 (FL) ^a | Atlantique | Gago (2014) | Mâles | Vertèbres |
| 152,0 (FL) | 0,049 | 35 (FL) ^a | Atlantique | Gago (2014) | Femelles | Vertèbres |
| 139,6 (FL) | 0,055 | 35 (FL) ^a | Atlantique | Gago (2014) | Les deux | Vertèbres |
| 115,9 (FL) | 0,081 | -3,9 | Atlantique | Gago (2014) b | Mâles | Vertèbres |
| 168,5 (FL) | 0,039 | -6,4 | Atlantique | Gago (2014) b | Femelles | Vertèbres |
| 141,5 (FL) | 0,053 | -5,4 | Atlantique | Gago (2014) b | Les deux | Vertèbres |
| 129,2 (TL) | 0,137 | -3,9 | Atlantique Ouest | Lessa et al. (2016) | Les deux | Vertèbres |
| 107,8 (FL) | 0,18 | 41,34 (FL) ^c | Atlantique central | Kindong et al. (2020) | Les deux | Vertèbres |
| 94,55 (FL) | 0,18 | 32 (FL) ^d | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) | Mâles | Vertèbres |
| 105,6 (FL) | 0,14 | 32 (FL) ^d | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) | Femelles | Vertèbres |

TL: longueur totale (cm); FL: longueur à la fourche (cm); BRC: carbone radioactif.

4.b. Relation taille-poids

Le **tableau 2** présente les relations taille-poids publiées pour diverses zones géographiques de l'océan Atlantique.

a :Une version modifiée de Von-Bertalanffy a été utilisée avec la taille à la naissance établie à 35 cm FL. b : Selon les auteurs, le modèle de Von-Bertalanffy avec une taille à la naissance établie présentait un ajustement légèrement supérieur au modèle traditionnel de Von-Bertalanffy, mais ce dernier est présenté dans le tableau à des fins de comparaison avec les autres modèles publiés. c: Une version de Von-Bertalanffy re-paramétrée a été utilisée pour estimer L_0 à la place de t_0 . d : Une version modifiée de Von-Bertalanffy a été utilisée avec une taille de naissance fixée à 32 cm de FL.

Tableau 2. Relations taille-poids publiées pour *Pseudocarcharias kamoharai*. TW: poids total (kg); TL: longueur totale (cm); FL: longueur à la fourche (cm).

| Équation | N | Gamme de tailles | R ² | Zone | Référence |
|---|----------------|---------------------|----------------|--------------------------|--------------------|
| $TW = 2x10^{-5} x (FL)^{2,7614}$ | 238 (femelles) | 56-99 | 0,836 | Atlantique Nord tropical | Gao et al. (2013) |
| $TW = 2x10^{-6} x (FL)^{3,3287}$ | 89 (mâles) | 48-97 | 0,853 | Atlantique Nord tropical | Gao et al. (2013) |
| $TW = 3,3532 \times 10^{-4} \times (FL)^{2,1156}$ | 319 | 69-102 | 0,43 | Océan Indien SO | Ariz et al. (2007) |
| $TW = 9,0843 \times 10^{-3} \times (TL)^{1,3455}$ | 377 | 78-118 | 0,27 | Océan Indien SO | Ariz et al. (2007) |
| $TW = 4,2536 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,07}$ | 385 | 44,2-101,5 | 0,84 | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) |
| $TW = 7,1546 \times 10^{-6} \times (FL)^{2,94}$ | 169 (mâles) | 44,2-92,8 | 0,88 | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) |
| $TW = 3.9265 \times 10^{-6} \times (FL)^{3.09}$ | 216 (femelles) | 57-101,5 | 0,82 | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) |

4.c. Facteurs de conversion

Tableau 3. Relations taille-taille publiées pour *Pseudocarcharias kamoharai*. TL : longueur totale (cm) ; FL : longueur à la fourche (cm) ; PCL: longueur précaudale (cm).

| Équation | N | Gamme de tailles | \mathbb{R}^2 | Zone | Référence |
|------------------------------|-----|------------------|----------------|--------------------------|-----------------------|
| FL = 0.7516 x (TL) + 11.33 | 238 | - | 0,856 | - | Romanov et al. (2008) |
| | | | | Atlantique équatorial | |
| FL = 0.8325 x (TL) + 1.7341 | 27. | 81,5 – 112 (TL) | 0,91 | Ouest | Vieira et Lesa (2010) |
| TL = 1,1513 x (FL) - 0,3496 | 248 | - | 0,94 | Atlantique Nord tropical | Gao et al. (2013) |
| FL = 0.8083 x (TL) + 7.1478 | 407 | 68 – 118 (TL) | 0,85 | Océan Indien SO | Ariz et al. (2007) |
| TL = 1,11 x (FL) + 5,18 | 380 | 44,2-101,5 (FL) | 0,96 | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) |
| TL = 1.21 x (PCL) + 6.81 | 380 | 42,2-91,5 (PCL) | 0,95 | Atlantique Est | Rosa et al. (2021) |

4.d. Reproduction

Plusieurs études fournissent des informations sur les différents aspects de la biologie de la reproduction de *P. kamoharai* même si elles se basent sur l'analyse de spécimens capturés dans diverses régions et présentent parfois des biais de tailles et de couverture spatio-temporelle de l'échantillonnage.

Gestation et parturition

Comme toutes les espèces appartenant à l'ordre des Lamniformes, P. kamoharai est vivipare aplacentaire et les embryons de cette espèce sont oophages, c'est-à-dire qu'ils se nourrissent activement d'ovules non fécondés durant une partie de leur développement. Cela a été mis en évidence d'après l'analyse du contenu stomacal des embryons qui présentent des restes de vitellus (Fujita, 1981; Whitea 2007; Oliveira et al., 2010). Contrairement aux autres espèces de requins vivipares, les embryons de P. kamoharai absorbent le sac vitellin, et le cordon ombilical disparaît alors qu'ils sont encore très petits (Fujita, 1981). À partir de ce moment-là, les embryons s'alimentent en ingérant les ovocytes riches en vitellus libérés par leur mère durant la gestation. Fujita (1981) a observé que les plus petits embryons (38-41 mm) présentaient des capsules ovigères collées sur l'abdomen, et même si la valve spirale contenait du matériel vitellin, l'estomac vide ne semblait pas être utilisé au cours de ce stade de développement. Les plus grands embryons (410-428 mm) avaient un abdomen développé, présentant une quantité considérable de matériel vitellin dans l'estomac, atteignant près de 25% du poids du corps, et ne présentaient pas de cicatrice ombilicale. White (2007) a constaté que l'ovaire fonctionnel de trois femelles en gestation analysées comportait de nombreux œufs avec du vitellus, signe d'oophagie. Cet auteur a indiqué que bien que Compagno et al. (2005) aient évoqué la possibilité d'adelphophagie (ou cannibalisme in utéro) chez cette espèce, la présence majoritaire de deux embryons dans chaque utérus, également observée dans des études ultérieures conduites avec de plus grands échantillons, donne fortement à penser que les embyrons de P. kamoharai ne pratique pas l'adelphophagie. Oliveira et al. (2010) ont observé une intense activité de vitellogénèse au cours des premiers stades de la gestation, avec la présence d'un nombre relativement élevé d'œufs non fécondés dans chaque utérus, diminuant au cours des stades intermédiaires de la gestation et disparaissant complètement chez les femelles à terme, ayant été vraisemblablement consommés par les embryons.

En ce qui concerne le caractère saisonnier du cycle de reproduction, Fujita (1981) a indiqué que la différence marquée entre les tailles des embryons de deux femelles gravides capturées au même moment suggère que l'époque d'accouplement pourrait avoir une longue durée dans l'océan Pacifique central. White (2007) a formulé des remarques similaires pour des spécimens analysés en Indonésie, signalant que le caractère saisonnier de la reproduction n'avait pas pu être déterminé, étant donné que les embryons aux dernières stades de développement avaient été enregistrés en mars, avril et octobre et les nouveau-nés essentiellement en juillet et décembre. Dans le même sens, Oliveira et al. (2010) indiquent que la variation morphologique et le poids des gonades, ainsi que les embryons à différents stades de développement tout au long de l'année, suggèrent que le caractère saisonnier de la reproduction de P. kamoharai n'est pas bien défini dans l'océan Atlantique tropical, où l'accouplement et la parturition ont possiblement lieu durant une longue période de l'année. Ces auteurs ont constaté une diminution de l'indice gonado-somatique vers la fin de la gestation, apparemment liée à l'oophagie comme stratégie de reproduction. Cela indique qu'à la fin de la gestation les embryons ont reçu toute l'énergie nécessaire pour achever leur développement, de sorte que la production d'ovocytes dans l'ovaire se réduit, ce qui pourrait impliquer que les femelles nécessitent une phase de repos relativement longue afin d'accumuler suffisamment d'énergie pour mener à terme le cycle de reproduction suivant, donnant possiblement lieu à un cycle plus long que le cycle annuel.

En ce qui concerne la taille à la naissance, plusieurs travaux fournissent des informations à ce sujet. White (2007) a constaté que les plus grands embryons pratiquement à terme mesuraient entre 298-450 mm, et que le plus petit nouveau-né mesurait 363 mm, ce qui donne à penser que la taille à la naissance se situerait entre 360 et 450 mm. Shimada (2002) a révélé que le plus grand embryon mesurait 43 cm et que le plus petit nageur libre mesurait 59 cm. Oliveira *et al.* (2010) ont fait état d'une taille à la naissance estimée de 41,5 cm. Dai *et al.* (2012) ont rapporté que les tailles maximales des embryons atteignaient 36 cm FL pour les femelles et 34 cm FL pour les mâles. Coelho *et al.* (2012) ont rencontré des nouveau-nés avec une taille minimale de 38 cm FL. Wu *et al.* (2020) ont analysé un total de 146 embryons et ont déterminé que leur taille maximale était de 39,5 cm FL pour les femelles et de 36,5 cm FL pour les mâles.

Maturité

Plusieurs travaux concluent que la taille à la maturité chez les femelles est supérieure à celle des mâles, aussi bien dans l'Atlantique (Oliveira et al., 2010 ; Gao et al., 2013 ; Wu et al., 2020, Kindong et al., 2020 ; Rosa et al., 2021), que dans l'océan Indien (White, 2007) et l'océan Pacifique (Intriago, 2013). Oliveira et al. (2010), en se basant sur 490 spécimens capturés dans l'océan Atlantique tropical Ouest, ont constaté que la maturité sexuelle était atteinte entre 760-810 mm FL pour les mâles (TL₅₀ = 800 mm) et entre 870-980 mm TL pour les femelles (TL₅₀ = 916 mm). Gao et al. (2013) ont révélé que pour des spécimens capturés dans l'Atlantique Nord, la taille à 50% de maturité était de 84,6 cm FL pour les femelles et de 78,96 cm FL pour les mâles. Des travaux plus récents ont déterminé que la taille à laquelle 50% des spécimens atteignent la maturité est de 84,9 cm FL pour les femelles et de 78,5 cm FL pour les mâles en se fondant sur un échantillons de 383 spécimens capturés dans les eaux internationales de l'Atlantique tropical Nord (Wu et al., 2020). Kindong et al. (2020) ont indiqué que, pour des spécimens de l'océan Atlantique également, la majorité des femelles de plus de 86 cm étaient en gestation et ont noté la présence, chez les mâles de plus de 72 cm FL, de ptérygopodes de plus de 9 cm et de sperme dans le spermiducte, alors que la majorité des mâles de plus de 77 cm FL avaient des ptérygopodes articulés, pouvant effectuer une rotation antérieure. Dans cette étude, compte tenu des tailles de maturité établies par Wu et al. (2020), les auteurs ont déterminé que l'âge de maturité pour 50% des spécimens est de 4,55 ans pour les mâles et de 5,91 ans pour les femelles, en utilisant leur modèle de croissance ayant le meilleur ajustement. Rosa et al. (2021) ont analysé 387 spécimens capturés dans l'Atlantique Est, déterminant des longueurs à mi-maturité (L50) de 67,2 cm FL pour les mâles et 81,57 cm FL pour les femelles, correspondant à des âges estimés de 4,85 et 8,21 ans respectivement. Le même ouvrage rapporte que la taille du plus grand mâle immature atteignait 77,6 cm FL, tandis que le plus petit mâle mature mesurait 62,2 cm FL. Dans le cas des femelles, la plus grande femelle immature mesurait 93,7 cm FL, et la plus petite femelle mature mesurait 75,5 cm FL. S'agissant de l'océan Indien, White (2007) a indiqué que les mâles atteignent la maturité à des tailles d'environ 72,5 cm, et les femelles dans une plage comprise entre 87 et 103 cm, la femelle en gestation la plus petite mesurant 103,2 cm TL. Pour l'océan Pacifique, Fujita (1981) et Dai et al. (2012) ont rapporté des tailles minimales pour des femelles gravides de 98,2 cm TL et de 80 cm FL respectivement. Une étude réalisée sur des spécimens capturés par la flottille équatorienne à moyenne échelle a déterminé que les femelles atteignent la maturité sexuelle à 88 cm TL et que les mâles à 84 cm TL (Intriago, 2013), sur la base de l'analyse de 146 spécimens. Pour des spécimens également capturés dans les eaux équatoriennes, Estupiñán-Montaño et Galván-Magaña (2020) ont établi une taille à la maturité moyenne de 78,9 cm pour les mâles, d'après l'analyse de la calcification de leurs ptérygopodes.

Ratio des sexes

Plusieurs travaux apportent des informations sur le ratio des sexes, révélant une hétérogénéité potentiellement liée à des schémas spatio-temporels de regroupement.

Castro et Mejuto (1995) ont analysé 113 spécimens capturés dans l'océan Atlantique équatorial Est, identifiant 83 mâles et 30 femelles. Amorim et al. (1998) ont indiqué que pour un groupe de 52 spécimens étudiés au Brésil entre avril et octobre 1990, le ratio des sexes était de 37 mâles et 15 femelles. Ultérieurement, Oliveira et al. (2010) ont rapporté que pour un total de 490 spécimens capturés dans l'Atlantique tropical Ouest, le ratio des sexes obtenu était biaisé en faveur des femelles (1:1,8), avec un total de 177 mâles et de 313 femelles. D'après l'analyse de 383 spécimens capturés entre novembre 2011 et mars 2012 dans les eaux internationales de l'Atlantique tropical Nord, Wu et al. (2020) ont conclu à un ratio des sexes de 1F:2,79M (101 femelles et 282 mâles). Kindong et al. (2020) indiquent que le ratio des sexes obtenu dans leur étude était biaisé en faveur des mâles, avec un total de 1F:1.91M. En ce qui concerne les embryons, Oliveira et al. (2010) ont signalé que dans leur échantillon de l'océan Atlantique tropical Ouest le ratio des sexes était proche de 1:1, favorisant légèrement les femelles (53,7%F vs 46,3%M), mais qu'aucune différence statistique significative n'avait été constatée. Rosa et al. (2021) ont obtenu un résultat presque identique à celui de Oliveira et al. (2021), avec un ratio des sexes des embryons de 53,2 % de femelles contre 46,8 % de mâles. Pour l'océan Indien Sud-Est, Novianto et al. (2014) ont déterminé un ratio des sexes entre les mâles et les femelles de 1M:0,67F (169 mâles, 114 femelles). Des informations sont également disponibles pour l'océan Pacifique. Dai et al. (2012) ont signalé que pour un total de 142 spécimens analysés au cours d'une campagne de pêche réalisée dans le Pacifique oriental pendant cinq mois, le ratio des sexes pour chaque mois n'était pas très différent de 1:1, sauf pour un mois. Le ratio des sexes pour toute la période échantillonnée était largement différent de 1:1, les femelles étant plus nombreuses que les mâles (88 femelles, 54 mâles). D'après l'échantillonnage des débarquements réalisés entre juin 2012 et mai 2013 au port de Santa Rosa (Équateur), Intriago (2013) a déterminé un ratio des sexes de 1F:0,89M pour un échantillonnage total de 146 spécimens (77 femelles et 69 mâles). Dans le Pacifique Est également, Estupiñán-Montaño et Galván-Magaña (2020) ont déterminé que pour un total de 59 spécimens capturés entre 2003-2009 par la flottille palangrière artisanale dans les eaux équatoriennes, le ratio des sexes était de 1,9F:1M.

Fécondité

Tout comme les autres espèces oophages, la taille de la portée est réduite. La plupart des études concordent sur le fait que les femelles gravides ont 4 embryons, 2 dans chaque utérus (Fujita, 1981; Amorim et al., ; 1998, Soto, 2000 ; White, 2007 ; Oliveira et al., 2010 ; Dai et al., 2012 ; Wu et al., 2020 ; Rosa et al., 2021). Dans une étude menée sur des spécimens capturés dans l'océan Atlantique occidental, Oliveira et al. (2010) ont indiqué que la plupart des femelles contenaient deux embryons dans chaque utérus, rapportant en outre que 12,3 % des utérus analysés contenaient un seul embryon et que, dans un seul cas, un utérus contenait trois embryons. Cette étude calculait une fécondité moyenne de 3,9 ± 0,6 dans chaque cycle de reproduction, en se basant sur le nombre d'embryons quasiment à terme complètement développés. Dans une étude menée sur des femelles capturées dans le sud des Caraïbes, Rodríguez-Acosta et al. (2016) ont fait part de la découverte de deux femelles en gestation : l'une d'entre elles portant cinq embryons et l'autre quatre. Wu et al. (2020) ont analysé des femelles capturées dans l'océan Atlantique tropical Nord, rencontrant essentiellement deux embryons dans chaque utérus, tout en signalant avoir rencontré des femelles avec un embryon dans chaque utérus, et sept femelles avec des embryons dans un seul utérus, parmi lesquelles trois portaient 4 embryons dans le même utérus. Sur la base de l'analyse de 34 femelles gravides capturées dans l'Atlantique Est, Rosa et al. (2021) ont obtenu une fécondité moyenne de 3,7 embryons par portée. Dans une étude menée sur des femelles capturées dans le Pacifique oriental, Oliveira et al. (2012) ont indiqué que même si près de 90 % contenait deux embryons dans chaque utérus, certaines femelles portaient un total de 3 ou 2 embryons.

4.e Régime alimentaire

Les informations sur le régime alimentaire de *P. kamoharai* sont assez limitées. Seuls quelques travaux traitent de cette question. Trois d'entre eux se basent sur l'analyse du contenu stomacal de spécimens capturés dans l'océan Pacifique oriental, et les autres travaux donnent une idée du niveau trophique de *P. kamoharai* à partir de l'analyse des isotopes stables chez des spécimens capturés dans l'océan Indien Sud-Ouest.

Compagno (1984) indique que les habitudes alimentaires de cette espèce sont très peu connues, mais que ses dents longues et recourbées suggèrent que les proies peuvent se composer d'espèces océaniques modérément grandes et actives. Sur cinq spécimens analysés, quatre avaient un estomac vide et le cinquième contenait quelques petits poissons (*Gonostomatidae* et possiblement *Mychtophidae*) ainsi que de petites crevettes et des

becs de calmars, dont des *Onychoteutis*, *Mastigoteutis* et *Pholidoteutis*. Ultérieurement, Compagno (2001) a indiqué avoir analysé deux autres spécimens dont l'estomac contenait les mêmes aliments que ceux analysés préalablement.

Tibán-Vivar (2013) a analysé 146 spécimens capturés et débarqués dans le Pacifique oriental (Santa Rosa, Équateur). 64 % avait un estomac vide, et il est parvenu à identifier, chez les 52 spécimens qui avaient du contenu, 12 proies différentes, dont au moins 7 espèces de céphalopodes et trois espèces d'ostéichthyens. L'analyse montrait que les aliments les plus importants étaient des céphalopodes, principalement Ancistrocheirus lessuerii (% IIR = 58,8), Histioteuthis sp. (% IIR = 28,2) et Sthenoteuthis oualaniensis (% IIR = 5,9). Avec une moindre importance relative, les poissons présents étaient Auxis thazard, Sarda sarda, et Scarus ghobban. Ces travaux évaluaient également l'amplitude du régime alimentaire, déterminée par l'indice de Levin, concluant qu'elle était basse (Bi: 0.22), ce qui indiquerait que P. kamoharai peut être considéré comme un prédateur spécialisé dans l'utilisation de proies spécifiques pour sa consommation. Ces résultats diffèrent des informations communiquées par Compagno (2001), qui faisaient état de petits poissons mésopélagiques (Gonostomatidae et Mychtophidae) et de petites crevettes, aucune de ces espèces n'étant présente dans les estomacs analysés par Tibán-Vivar (2013). Dans une étude ultérieure également menée en Équateur, Estupiñán-Montaño et Galván-Magaña (2020) ont analysé le contenu stomacal de 59 spécimens capturés par la flottille de pêche artisanale opérant dans les ports de Manta et Puerto López, et ont constaté que seuls deux spécimens avaient des aliments dans leur estomac. Dans les deux cas, la seule espèce présente était le calmar mésopélagique (Ancistrocheirus lesueuri). Calle-Morán et al. (2022) ont analysé le contenu de l'estomac de 401 spécimens capturés dans le Pacifique sud-est, provenant de débarquements de la pêche artisanale dans le port de Santa Rosa (Équateur), et ont rapporté que 62,8 % des estomacs étaient vides, et que dans ceux contenant des aliments, ils ont pu identifier au moins dix espèces de céphalopodes et cinq espèces de poissons. Les trois proies les plus abondantes étaient les céphalopodes Histioteuthis heteropsis, A. lesueurii, et S. oualaniensis, et aucune différence significative n'a été trouvée entre la composition du régime alimentaire des mâles et des femelles. Les poissons représentaient moins de 3 % du poids total des éléments trouvés dans les estomacs. Ces résultats confirment les rapports précédents de Tibán-Vivar (2013) et suggèrent que P. kamoharai est un prédateur spécialisé.

Dans le cadre d'une étude menée sur des spécimens capturés dans l'océan Indien Sud-Ouest, Kiszka *et al.* (2015) ont déterminé que le niveau trophique de *P. kamoharai*, basé sur les isotopes de l'azote, était relativement élevé compte tenu de sa petite taille par rapport à d'autres espèces de requins pélagiques incluses dans cette analyse, et ont indiqué que les fortes valeurs de $\delta15N$ pourraient résulter d'une plus grande ligne de base azotée dans les profondeurs où cette espèce s'alimente. La concentration en mercure rencontrée chez *P. kamoharai* était également supérieure à celle des autres espèces, ce qui est un résultat inattendu étant donné que cette espèce semble s'alimenter au même niveau trophique que les autres espèces. Étant donné que certaines espèces de grands prédateurs qui s'alimentent de proies mésopélagiques présentaient des concentrations en mercure nettement supérieures à celles de prédateurs épipélagiques, Kiszka *et al.* (2015) suggèrent que les hautes concentrations en mercure rencontrées chez *P. kamoharai* sont très vraisemblablement dues au fait que cette espèce s'alimente dans un habitat bien plus profond que les autres espèces analysées (y compris, entre autres, *Isurus oxyrinchus, Prionace glauca* et *Carcharhinus longimanus*), qui prédominent dans des eaux plus proches de la surface.

4.f. Physiologie

On ne dispose pas d'informations sur la physiologie de *P. kamoharai*.

4.g. Mortalité

On ne dispose pas d'informations sur la mortalité naturelle de *P. kamoharai*.

En ce qui concerne la mortalité à la capture, Coelho *et al.* (2012) ont rapporté que la mortalité a atteint 13,3 % d'un total de 1.621 spécimens capturés par les palangriers opérant dans l'Atlantique. Par la suite, Jordaan *et al.* (2020) ont constaté qu'au cours de 11 sorties de pêche (71.102 hameçons observés) par des palangriers sudafricains, sur un total de 11 spécimens observés, 10 étaient vivants et rejetés en bon état. Gilman *et al.* (2016), ont réalisé une méta-analyse des travaux portant sur l'évaluation des effets des mesures d'atténuation des prises accidentelles dans les pêcheries palangrières, concluant que la mortalité moyenne de *P. kamoharai* atteignait une valeur de 26,24% des spécimens.

5. Biologie des pêcheries

5.a. Populations/structure du stock

À partir de l'analyse de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial de 255 spécimens, da Silva Ferrette et al. (2015) ont déterminé qu'il n'existe pas de différences dans la structure de la population entre différentes zones échantillonnées dans l'océan Atlantique, ni entre l'océan Atlantique et l'océan Indien occidental. Les résultats montraient un haut niveau de flux génétique entre les zones à l'étude, déterminant l'existence d'un seul stock génétique avec une variabilité de la population réduite. Les deux haplotypes les plus fréquents ont été rencontrés dans toutes les régions échantillonnées, représentant 74,5 % des spécimens analysés. Lors de l'examen de possibles différences entre les différentes zones échantillonnées dans l'océan Atlantique, les résultats indiquaient l'absence de structure et aucune différence significative. Cette absence de différence significative a été observée en testant diverses hypothèses, incluant une structuration entre les hémisphères nord et sud et entre l'océan Atlantique Est et Ouest. De la même façon, cette analyse visant à tester l'hypothèse d'une structuration entre l'océan Atlantique et l'océan Indien occidental a également révélé l'absence de différenciation génétique dans la population. En comparant les indices de structuration entre des paires de régions, aucune preuve de différenciation de la population n'a été constatée dans aucun des cas, même en comparant des paires entre l'océan Atlantique et l'océan Indien occidental. Les auteurs signalent que l'on peut supposer que P. kamoharai constitue un stock génétique unique avec un haut niveau de flux génétique dans l'ensemble de son aire de répartition dans l'océan Atlantique et qu'il n'existe pas de différenciation de structure génétique entre les spécimens analysés originaires de l'océan Indien occidental et ceux de l'Atlantique, indiquant qu'il est possible qu'il s'agisse du même stock génétique réparti dans les deux bassins océaniques, constituant une seule population. Nonobstant ce qui précède, il est important de tenir compte du fait que les échantillons provenant de l'océan Indien analysés dans les travaux de da Silva Ferrette et al. (2015) sont issus de spécimens capturés essentiellement dans les eaux d'Afrique du Sud et que des échantillons obtenus d'autres régions de l'océan Indien n'ont pas été inclus dans l'analyse. Cette absence d'échantillons d'autres régions de l'océan Indien pourrait expliquer pourquoi aucune différence n'a été constatée dans la structure génétique entre les deux bassins, comme le suggèrent Kindong et al., 2021.

5.b. Description des pêcheries : prise et effort

Bien que *P. kamoharai* ne soit pas une espèce cible des pêcheries, il est capturé de façon accidentelle par diverses flottilles opérant dans différentes régions. Même si les statistiques sur les captures et les débarquements de cette espèce n'existent pratiquement pas, divers travaux font état des captures réalisées par différentes flottilles, notamment celles ciblant les thons tropicaux et l'espadon avec la palangre pélagique. En outre, il existe également quelques registres de captures occasionnelles de *P. kamoharai* avec d'autres engins de pêche, dont les chaluts pélagiques (Dolganov et Ginanova, 2016), les filets maillants dérivants (Moazzam, 2012, Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016) et les chaluts de fond (Kiilu *et al.*, 2019).

Les informations disponibles sur la présence de P. kamoharai dans les captures des flottilles palangrières de l'océan Atlantique indiquent que cette espèce est relativement fréquente, bien que ses captures reflètent une abondance relative faible par rapport aux autres espèces. Castro et Mejuto (1995) ont signalé la capture de 113 spécimens durant une campagne de pêche réalisée par un palangrier ciblant l'espadon et ayant opéré dans le golfe de Guinée entre mai et septembre 1993. Au total, 77 opérations de pêche (242.200 hameçons) ont été réalisées, soit une CPUE de 0,47 spécimens/1.000 hameçons. Lors de cette campagne de pêche, P. kamoharai a été la quatrième espèce la plus capturée parmi les requins (en nombre de spécimens). Joung et al. (2005) apportent des informations sur la capture de 242 spécimens lors de 401 opérations de pêche (1.142.300 hameçons) réalisées entre 1999 et 2003 par des palangriers du Taipei chinois ciblant le thon obèse et opérant dans l'Atlantique entre 5°N et 15°S, au cours desquelles P. kamoharai a totalisé 11,9 % de la capture totale de requins, représentant la deuxième espèce la plus capturée (en nombre de spécimens). Pacheco et al. (2011) ont signalé la capture de 25 spécimens, lors d'une capture totale de 2.292 spécimens capturés au cours de 81 opérations de pêche (50.170 hameçons) réalisées par des palangriers brésiliens opérant dans l'Atlantique équatorial Ouest entre 2006 et 2007, dans une zone comprise entre 5°N - 5°S et 27°W-32°W. Andrade et al. (2012) font état de la capture de sept spécimens lors de 827 opérations de pêche réalisées en 2010 par 4 navires espagnols ciblant l'espadon dans l'Atlantique occidental au large du Brésil. Amorim et al. (2015) ont enregistré la capture de 219 P. kamoharai lors de 310 opérations de pêche de palangriers portugais ciblant l'espadon dans l'Atlantique Sud en 2008-2012, avec une CPUE=0.49 spécimens/1.000 hameçons. Frédou et al. (2015) ont analysé les données de capture et d'effort de la flottille brésilienne affrétée opérant principalement dans l'Atlantique équatorial Ouest et tropical Sud-Ouest entre 2004-2010, révélant que P. kamoharai représentait 1,97 % du total des spécimens capturés. Nunes et al. (2019) ont indiqué que P. kamoharai avait représenté 1,2 %

(23 spécimens) de la capture totale lors de 53 opérations de pêche suivies pour rechercher les variables qui pourraient affecter la mortalité après capture dans la flottille brésilienne de l'Atlantique équatorial Ouest. Coelho et al. (2012) signalent la capture de 1.621 spécimens, soit 5% du total des requins capturés par cinq palangriers portugais au cours de 834 calées (1.078.200 hameçons) lors de 18 sorties dans une vaste zone de l'océan Atlantique entre 2008-2011. Dans ces travaux, *P. kamoharai* était la deuxième espèce de requin la plus capturée, totalisant une CPUE de 1,5 spécimens/1.000 hameçons. Fernandez-Carvalho et al. (2015) ont rapporté des captures de 664 spécimens dans un total de 202 opérations de pêche expérimentale à la palangre pélagique (254 520 hameçons), réalisées principalement entre octobre et janvier dans la ZEE de Cabo Verde et à proximité. Muñoz-Lechuga et Coelho (2018) ont indiqué que pour un ensemble de 787 calées de la flottille palangrière portugaise entre 2011-2016 dans l'océan Atlantique, 1.250 *P. kamoharai* avaient été capturés, étant le deuxième requin le plus capturé et représentant 2,3 % de la capture totale. Cette étude analyse également les données sur la flottille qui opérait dans l'océan Indien réalisant 903 calées durant cette période, et pour laquelle la contribution de *P. kamoharai* aux captures était moindre, totalisant 41 spécimens représentant 0,1% du total de spécimens capturés.

Petersen et al. (2009) ont indiqué que même si P. kamoharai est rarement capturé, il représentait 4,2% du total des requins capturés par les flottilles palangrières opérant en Afrique du Sud entre 1998-2005, avec un maximum de 81 spécimens au cours d'une même opération de pêche au large de la côte Est d'Afrique du Sud en février 2002. Ces travaux indiquent que la CPUE de la flottille asiatique opérant en Afrique du Sud était de 0,12 spécimens/1.000 hameçons, tandis que pour la flottille nationale la CPUE atteignait 0,64 spéc./1.000 hameçons. Foulis (2013) mentionne que pour la flottille palangrière sud-africaine ciblant l'espadon, P. kamoharai était le requin le plus capturé (22,5 % du total de requins) au cours de sorties de pêche réalisées au large de la côte Est d'Afrique du Sud entre 2002 et 2010, en se basant sur l'analyse des données d'observateurs. Pour la flottille ciblant les thonidés, le requin crocodile était la quatrième espèce de requins la plus capturée, représentant 2,1% du total de requins. Li et al. (2013) ont signalé la capture de 21 spécimens lors d'une sortie réalisée par un palangrier chinois dans l'océan Indien équatorial central, entre novembre 2012 et mars 2013. À partir des informations obtenues par les observateurs à bord de six palangriers indonésiens opérant dans une zone relativement restreinte de l'océan Indien oriental (au sud de Java) entre 2010-2011, Setyadji et Nugraha (2013) ont déterminé que 191 P. kamoharai avaient été capturés avec un effort de 262.527 hameçons, soit une CPUE de 0,73 spécimens/1.000 hameçons. Ultérieurement, Novianto et al. (2014) ont analysé un autre jeu de données obtenues par des observateurs à bord de la flottille palangrière indonésienne, correspondant à un total de 2.268 calées au cours de 94 sorties de pêche réalisées dans l'océan Indien Sud-Est (à l'est de 75°E) entre 2013-2015, au cours desquelles 1.099 spécimens de P. kamoharai avaient été capturés, représentant 32,1 % du nombre de requins capturés.

Tout comme dans l'Atlantique, *P. kamoharai* est également capturé par diverses pêcheries dans l'océan Pacifique. Moon *et al.* (2007) fournissent des informations sur la capture de *P. kamoharai* lors de quatre des six sorties réalisées par des palangriers coréens entre 2004-2007 dans l'océan Pacifique équatorial central et occidental, indiquant que tous les spécimens avaient été rejetés, et que cette espèce avait représenté 15,3% du total des requins capturés (deuxième en nombre de spécimens). Stevens et Wayte (2008) indiquent que *P. kamoharai* a représenté 2,1 % du total des requins (en nombre) capturés par des palangriers japonais opérant dans les eaux australiennes entre 1992-1996, sur un total de 44.306 requins. Cette espèce est également capturée aux alentours d'Hawaï. Walsh *et al.* (2008) ont communiqué la capture de 1.927 spécimens au cours de 26.507 opérations de pêche totales réalisées par la flottille basée à Hawaï entre 1995-2006, cette espèce ayant été capturée dans 4,8% des calées, avec une CPUE totale de 0,037 spécimens/1.000 hameçons. Une étude ultérieure conduite dans cette même zone par Curran et Bigelow (2011) a fait état de la capture de 66 spécimens lors d'un total de 1.393 opérations (2.773.427 hameçons) réalisées par 16 navires. Dai *et al.* (2013) ont signalé la capture d'au moins 142 spécimens lors d'une sortie réalisée par un palangrier chinois ciblant le thon obèse dans l'océan Pacifique Est, entre juillet et novembre 2003.

P. kamoharai est actuellement classé au niveau mondial comme une espèce présentant une préoccupation mineure dans la Liste rouge de l'IUCN (Kyne *et al.*, 2019).

6. Bibliographie

- Amorim, A.F., Arfelli, C.A., Fagundes, L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off southern Brazil during 1974 97: an overview. Marine and Freshwater Research 49: 621.
- Amorim, S., Santos, M.N., Coelho, R., Fernandez-Carvalho, J. 2015. Effects of 17/0 circle hooks and bait on fish catches in a Southern Atlantic swordfish longline fishery. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 25: 518–533.
- Andrade, H.A., Simoni, M.E.R. 2012. Discards of sharks by the Brazilian leased fleet in 2010. Collective Volumes of Scientific Papers ICCAT 68: 1938–1948.
- Ariz, J., Delgado de Molina, A., Ramos, M.L., Santana, J.C. 2007. Length-weight relationships, conversion factors and analyses of sex-ratio, by length-range, for several species of pelagic sharks caught in experimental cruises on board Spanish longliners in the southwestern Indian Ocean during 2005. IOTC-2007-WPEB-04. Presented at the Indian Ocean Tuna Commission.
- Bearez, P., Zambrano, M., Treviño, H. 2001. Premier signalement pour le Pérou de trois poissons océaniques: *Pseudocarcharias kamoharai* (Chondrichthyes, Pseudocarchariidae), *Alepisaurus ferox* (Osteichthyes, Alepisauridae) et *Pteraclis velifera* (Osteichthyes, Bramidae). Cybium 25: 181–184.
- Cadenat, J., Blache, J. 1981. Requins de Méditerranée et d'Atlantique (plus particulièrement de la côte occidentale d'Afrique). Faune Tropicale 21: 1–330.
- Calle-Morán, M.D., Hernández-Téllez, A.R., Tibán-Vivar, E.R., Intriago-Vera, Y.E., Del Valle-Coello, I.G., Loor-Jama, B.C., Ganchozo-López, Á.R. 2022. Diet composition and feeding habits of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*. Environmental Biology of Fishes 105: 685–697.
- Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.) 2008. Sharks of the Open Ocean. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.
- Castro, J., Mejuto, J. 1995. Reproductive parameters of blue shark, *Prionace glauca*, and other sharks in the Gulf of Guinea. Marine and Freshwater Research 46(6): 967.
- Castro, J.I. 2011. The sharks of North America. New York: Oxford University Press. 613 pp.
- Coelho, R., Fernandez-Carvalho, J., Lino, P.G., Santos, M.N. 2012. An overview of the hooking mortality of elasmobranchs caught in a swordfish pelagic longline fishery in the Atlantic Ocean. Aquatic Living Resources 25: 311–319.
- Coelho, R., Lino, P.G., Santos, M.N. 2011. At-haulback mortality of elasmobranchs caught on the Portuguese longline swordfish fishery in the Indian Ocean. IOTC-2011-WPEB07- 31. Presented at the Indian Ocean Tuna Commission, Mahe, Seychelles, p. 9.
- Compagno, L.J.V. 1984. Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, FAO fisheries synopsis. United Nations Development Program, Rome.
- Compagno, L.J.V. 2001. Bullhead, mackerel and carpet sharks: Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes, Sharks of the world. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Curran, D., Bigelow, K. 2011. Effects of circle hooks on pelagic catches in the Hawaii-based tuna longline fishery. Fisheries Research 109: 265–275.
- Da Silva Ferrette, B.L., Mendonça, F.F., Coelho, R., de Oliveira, P.G.V., Hazin, F.H.V., Romanov, E.V., Oliveira, C., Santos, M.N., Foresti, F. 2015. High Connectivity of the Crocodile Shark between the Atlantic and Southwest Indian Oceans: Highlights for Conservation. PLoS ONE 10, e0117549.
- Dai, X.J., Zhu, J.F., Chen, X.J., Xu, L.X., Chen, Y. 2012. Biological observations on the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. Journal of Fish Biology 80: 1207–1212.
- Dolganov, V.N., Ginanova, T.T. 2016. Pseudocarchariidae, a family of lamnoid sharks that are new to the fauna of Russia. Russian Journal of Marine Biology 42: 100–101.
- Edwards, A.J. 1993. New records of fishes from the Bonaparte Seamount and Saint Helena Island, South Atlantic. Journal of Natural History 27: 493–503.
- Estupiñán-Montaño, C., Galván-Magaña, F. 2020. First Insight into the Biological Aspects of the Crocodile Shark *Pseudocarcharias kamoharai* in the Eastern Pacific Ocean. Thalassas: An International Journal of Marine Sciences 37: 229–233.

- Fernandez-Carvalho, J., Coelho, R., Santos, M.N., Amorim, S. 2015. Effects of hook and bait in a tropical Northeast Atlantic pelagic longline fishery: Part II—Target, bycatch and discard fishes. Fisheries Research 164: 312–321.
- Foulis, A. 2013. A retrospective analysis of shark catches made by pelagic longliners off the east coast of South Africa and biology and life history of shortfin make shark, *Isurus oxyrinchus* (Master's Thesis). University of Kwazulu-Natal, Durban, South Africa.
- Fujita, K. 1981. Oviphagous Embryos of the Pseudocarchariid Shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, from the Central Pacific. Japanese Journal of Ichthyology 28: 37–44.
- Gadig, O.B.F. 2001. Tubarões da costa brasileira (PhD Thesis). Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP, Brasil.
- Gadig, O.B.F., Bezerra, M.A., Feitosa, R.D., Furtado-Neto, M.A.A. 2000. Ictiofauna marinha do estado do Ceará, Brasil: I. Elasmobranchii. Arquivos de Ciências do Mar 33: 127–132.
- Gago, M. 2014. Idade e crescimento do tubarão-crocodilo, *Pseudocarcharias kamoharai*, no Oceano Atlântico (Master's Thesis). Universidade do Algarve, Faro, Portugal.
- Gao, C.X., Tian, S.Q., Dai, X.J., Wu, F., Xu, Y.W. 2013. Preliminary analysis of the biology of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai* in the tropical Eastern-central Atlantic Ocean. Journal of Shanghai Ocean University 22: 289–294.
- Gilman, E., Chaloupka, M., Swimmer, Y., Piovano, S. 2016. A cross-taxa assessment of pelagic longline bycatch mitigation measures: conflicts and mutual benefits to elasmobranchs. Fish and Fisheries 17(3): 748–784.
- Intriago, Y.E. 2013. Aspectos reproductivos del tiburón cocodrilo (*Pseudocarcharias kamoharai*) desembarcados en el puerto Santa Rosa, Salinas, provincia de Santa Elena, junio 2012 a mayo 2013 (tesis de grado). Universidad de Guayaquil, Guayaquil, Ecuador.
- IUCN SSC Shark Specialist Group. 2018. *Pseudocarcharias kamoharai*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. https://www.iucnredlist.org. Downloaded on 20 May 2021.
- Jordaan, G.L., Santos, J., Groeneveld, J.C. 2020. Shark discards in selective and mixed-species pelagic longline fisheries. PLoS ONE 15: e0238595.
- Joung, S.J., Liu, K.M., Liao, Y.Y., Hsu, H.H. 2005. Observed By-catch of Taiwanese Tuna Longline Fishery in the South Atlantic Ocean. Journal of the Fishery Society of Taiwan 32: 69–77.
- Kiilu, B., Kaunda-Arara, B., Oddenyo, R., Thoya, P., Njiru, J. 2019. Spatial distribution, seasonal abundance and exploitation status of shark species in Kenyan coastal waters. African Journal of Marine Science 41: 191–201.
- Kindong, R., Wang, H., Wu, F., Dai, X., Tian, S. 2020. Age, Growth, and Sexual Maturity of the Crocodile Shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, From the Eastern Atlantic Ocean. Frontiers in Marine Science 7: 586024.
- Kindong, R., Xia, M., Pandong, N.A., Sarr, O., Wu, F., Tian, S., Dai, X. 2021. All we know about the crocodile shark (*Pseudocarcharias kamoharai*): Providing information to improve knowledge of this species. Journal for Nature Conservation 63: 126039.
- Kiszka, J.J., Aubail, A., Hussey, N.E., Heithaus, M.R., Caurant, F., Bustamante, P. 2015. Plasticity of trophic interactions among sharks from the oceanic south-western Indian Ocean revealed by stable isotope and mercury analyses. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 96: 49–58.
- Kohler, N.E., Turner, P.A. 2020. Distributions and Movements of Atlantic Shark Species: A 52-Year Retrospective Atlas of Mark and Recapture Data. Marine Fisheries Review 81: 1–93.
- Kyne, P.M., Romanov, E., Barreto, R., Carlson, J., Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Jabado, R.W., Liu, K.M., Marshall, A., Pacoureau, N., Sherley, R.B. 2019. *Pseudocarcharias kamoharai* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39337A171964644. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T39337A171964644.en. Downloaded on 08 June 2021.
- Lessa, R., Andrade, H.A., de Lima, K.L., Santana, F.M. 2016. Age and growth of the midwater crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. Journal of Fish Biology 89(1): 371–385.

- LI, J., Song, L., Li, D. 2013. The capture depth of the dominant bycatch species and the relationship between their catch rates and the sea surface temperature. IOTC-2013-WPEB09-39. Presented at the Indian Ocean Tuna Commission, Mahe, Seychelles, p. 18.
- Lucena Frédou, F., Tolotti, M.T., Frédou, T., Carvalho, F., Hazin, H., Burgess, G., Coelho, R., Waters, J.D., Travassos, P., Hazin, F.H.V. 2015. Sharks caught by the Brazilian tuna longline fleet: an overview. Reviews in Fish Biology and Fisheries 25: 365–377.
- Martínez, J., Correia, M. 2010. Reporte de tiburón cocodrilo o tártaro, *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936). Boletín Cofa: Convivencia Pesquera 8: 12–24.
- Meléndez, R., Lopez, S., Yáñez, E. 2006. Nuevos antecedentes de *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936) (Chondrichthyes: Lamniformes: Pseudocarchariidae), frente al norte de Chile. Investigaciones Marinas 34(2): 223–226.
- Moazzam, M., 2012. Status report on bycatch of tuna gillnet operations in Pakistan. Presented at the IOTC 8th Session of The Working Party on Ecosystems and Bycatch (WPEB), Cape Town, p. 12.
- Moon, D.Y., Hwang, S.J., An, D.H., Kim, S.S. 2007. Bycatch of sharks in Korean tuna longline fishery. Bulletin of the Korean society of Fisheries Technology 43: 329–338.
- Muñoz-Lechuga, R., Coelho, R. 2018. Depredation in pelagic surface longlines in the Atlantic and Indian Oceans. Fisheries Management and Ecology 25(6): 429–440.
- Novianto, D., Rochman, F., Nugraha, B. 2014. Species composition, CPUE and length frequency of oceanic sharks based on observer data from the Indonesian longline fishery in the Indian Ocean. IOTC-2014—WPEB10-13 Rev_1. Presented at the Indian Ocean Tuna Commission, Mahe, Seychelles, p. 12.
- Nunes, D., Hazin, F., Branco, I., Hazin, H., Pacheco, J., Afonso, A., Mourato, B., Carvalho, F. 2019. Survivorship of species caught in a longline tuna fishery in the western equatorial Atlantic Ocean. Latin American Journal of Aquatic Research 47(5): 798–807.
- Oliveira, P., Hazin, F.H.V., Carvalho, F., Rego, M., Coelho, R., Piercy, A., Burgess, G. 2010. Reproductive biology of the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. Journal of Fish Biology 76: 1655–1670.
- Pacheco, J.C., Kerstetter, D.W., Hazin, F.H., Hazin, H., Segundo, R.S.S.L., Graves, J.E., Carvalho, F., Travassos, P.E. 2011. A comparison of circle hook and J hook performance in a western equatorial Atlantic Ocean pelagic longline fishery. Fisheries Research 107: 39–45.
- Petersen, S.L., Honig, M.B., Ryan, P.G., Underhill, L.G., Compagno, L.J. 2009. Pelagic shark bycatch in the tuna and swordfish directed longline fishery off Southern Africa. African Journal of Marine Science 31: 215–225.
- Rodríguez-Acosta, E.D.V., Figueredo Rodríguez, A.J., Espinoza Moya, H.L., Ron Esteves, E.J. 2016. Acerca de la presencia de *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara) (Lamniformes: Pseudocarchariidae) en aguas al suroeste de la isla de Margarita, Estado Nueva Esparta, Venezuela. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 45: 335–344.
- Romanov, E.V., Ward, P., Levesque, J.C., Lawrence, E. 2008. Preliminary analysis of crocodile shark (*Pseudocarcharias kamoharai*) distribution and abundance trends in pelagic longline fisheries. IOTC-2008-WPEB-09. Presented at the Indian Ocean Tuna Commission, Bangkok, Thailand, p. 29.
- Rosa, D., Gago, M., Fernandez-Carvalho, J., Coelho, R. 2021. Life history parameters of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai*, in the tropical Atlantic Ocean. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 101(4): 753-763.
- Ruiz-Campos, G., Castro-Aguirre, J.L., Balart, E.F., Campos-Dávila, L., Vélez-Marín, R. 2010. Nuevos ejemplares y nuevos registros de peces cartilaginosos (*Vertebrata: Chondrichthyes*) de la costa del Pacífico mexicano. Revista Mexicana de Biodiversidad 81: 363–371.
- Setyadji, B., Nugraha, B. 2013. Discards of the Indonesian tuna longline fishery in Indian Ocean. Indonesian Fisheries Research Journal 19: 25-32.
- Shimada, K. 2002. Teeth of Embryos in Lamniform Sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). Environmental Biology of Fishes 63: 309-319.
- Soto, J.M.A. 2000. Sobre a presença do tubarão-crocodilo *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936) (Condrichthyes, Pseudocarchariidae) no Sudoeste do Atlantico. Estudos de Biologia 46: 59–70.

- Stewart, A.L. 2001. First record of the crocodile shark, *Pseudocarcharias kamoharai* (Chondrichthyes: Lamniformes), from New Zealand waters. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 35: 1001–1006.
- Tibán-Vivar, E. del R. 2013. Hábitos alimenticios del tiburón cocodrilo (*Pseudocarcharias kamoharai*) desembarcados en el puerto pesquero Santa Rosa, Salinas, provincia de Santa Elena (tesis de grado). Universidad de Guayaquil, Guayaquil, Ecuador.
- Vieira, R.S., Lessa, R.P. 2010. Morfometria do tubarão crocodilo, *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936) capturado na Zona Econômica Exclusiva ZEE. Presented at the X Jornada de Ensino, Pesquisa e Extensão Jepex 2010 UFRPE, Recife, p. 3.
- Walsh, W.A., Bigelow, K.A., Sender, K.L. 2009. Decreases in Shark Catches and Mortality in the Hawaii-Based Longline Fishery as Documented by Fishery Observers. Marine and Coastal Fisheries 1: 270–282.
- White, W.T. 2007. Biological observations on lamnoid sharks (Lamniformes) caught by fisheries in eastern Indonesia. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 87(3): 781–788.
- Wu, F., Kindong, R., Dai, X., Sarr, O., Zhu, J., Tian, S., Li, Y., Nsangue, B.T.N. 2020. Aspects of the reproductive biology of two pelagic sharks in the eastern Atlantic Ocean. Journal of Fish Biology 97(6): 1651–1661.
- Xu, Y., Dai, X., Zhuang, Z., Zhu, J., Chen, Y. 2012. Vertical distribution of bycatch species captured by tuna longline fishery in the Atlantic Ocean. Transaction of Oceanology and Limnology 4: 55–63.