



CAPÍTULO 2.2.1.12: TIBURÓN COCODRILO	AUTORES: MILLER P., DOMINGO A., FORSELLEDO R. y MAS F.	ÚLTIMA ACTUALIZACIÓN: agosto de 2022 Original: español
---	---	---

2.2.1.12. Descripción del tiburón cocodrilo (PSK)

1. Nombres

1.a. Clasificación y taxonomía

Nombre de la especie: *Pseudocarcharias kamoharai* (Matsubara, 1936)

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

Etimología: Según Castro (2011), *Pseudocarcharias* deriva del griego, *psudes*, falso y *karcharios*, el nombre de los tiburones comedores de hombres. Por su parte, *kamo harai* proviene de la latinización del apellido del Profesor Toshiji Kamohara, quien obtuvo el espécimen tipo del mercado Kôti Fish Market y luego se lo cedió a Matsubara para su descripción formal.

Código de especie ICCAT: PSK

Nombres ICCAT: crocodile shark (inglés), requin crocodile (francés), tiburón cocodrilo (español).

Según ITIS (Integrated Taxonomy Information System), el tiburón cocodrilo se clasifica de la siguiente manera:

- Phylum: Chordata
- Subphylum: Vertebrata
- Superclase: Gnathostomata
- Clase: Chondrichthyes
- Subclase: Elasmobranchii
- Superorden: Euselachii
- Orden: Lamniformes
- Familia: Pseudocarchariidae
- Género: *Pseudocarcharias*

1. b. Nombres comunes

Lista de nombres vernáculos empleados según ICCAT, FAO y Fishbase (www.fishbase.org). La lista no es exhaustiva, y podrían no haberse incluido algunos nombres locales.

Alemania: krokodilhai

Australia: crocodile shark

Brasil: tubarão-crocodilo

China: 大洋拟锥齿鲨, 大洋拟锥齿鲨, 杨氏锥齿鲨, 楊氏锥齿鲨, 蒲原拟锥齿鲨

Comores: N'ganu

Corea: 강남상어

Costa Rica: tiburón cocodrilo

Dinamarca: krokodillehaj

Ecuador: tiburón cocodrilo

España: tiburón cocodrilo

Estados Unidos: crocodile shark

Estonia: krokodillhai

Francia: requin crocodile

Hawái: crocodile shark

Indonesia: hiu buaya, hiu tongar, japanese ragged-tooth shark, kamohara's sand-shark

Japón: mizuwani, ミズワニ

México: tiburón cocodrilo

Mozambique: tubarão-crocodilo

Países Bajos: krokodilhai

Polinesia Francesa: requin crocodile

Portugal: tubarão-crocodilo

Santa Helena: crocodile shark

Sudáfrica: krokodilhaai, grootoog-skeurtandhaai, crocodile shark, Bigeye ragged-tooth shark

Taipei Chino: 蒲原氏擬錐齒鯊

Uruguay: tiburón cocodrilo

Venezuela: tiburón cocodrilo, tiburón tártaro

2. Identificación

Características de *Pseudocarcharias kamoharai* (véase Figura 1).



Figura 1. Tiburón cocodrilo (*Pseudocarcharias kamoharai*) (Matsubara, 1936). Foto: Tassapon Krajangdara.

Tallas

A lo largo de este documento, siempre que se haga referencia a tallas se lo hará en función de la longitud total (TL), salvo en los casos en que se especifique (por ejemplo, longitud a la horquilla: FL).

El mayor individuo del que se tiene conocimiento fue una hembra de 117 cm (FL) capturada en el océano Atlántico, reportada por Coelho *et al.* (2012). Otros trabajos realizados sobre individuos capturados en el Atlántico reportan tallas máximas sensiblemente menores, en todos los casos correspondiendo a hembras; 122 cm (Oliveira *et al.*, 2010), 101 cm FL (Kindong *et al.*, 2020), 99 cm FL (Wu *et al.*, 2020), 112 cm (Vieira y Lessa, 2010), y 97 cm FL (Gao *et al.*, 2013). Para individuos capturados en el Índico, la talla máxima reportada es de 106 cm FL, correspondiendo a una hembra capturada en el Índico oriental (Novianto *et al.*, 2014). En el Pacífico, la talla máxima conocida es de 117 cm (Tibán-Vivar, 2013), correspondiendo a una hembra capturada en Ecuador.

Coloración

Color gris amarronado claro a gris oscuro en el área dorsal y flancos superiores, que se aclara gradualmente hacia la parte ventral. La superficie ventral es blancuzca y en algunos casos presenta pequeñas marcas más oscuras que pueden alcanzar la parte baja de los flancos. La superficie dorsal de las aletas pectorales es oscura, mientras que la ventral es clara, en algunos casos se aprecia que los bordes posteriores de las pectorales son claros. Algunos individuos presentan una mancha redondeada clara (casi blanca) en los costados de la cabeza, ubicada con anterioridad a las hendiduras branquiales (Intriago, 2013, Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016).

Características externas

Es la menor de las especies del Orden Lamniformes, sus ojos son de muy gran tamaño y no cuentan con membranas nictitantes, las hendiduras branquiales están largamente desarrolladas, su cuerpo es delgado y alargado, los dientes anteriores muy alargados y prominentes sin cúspides laterales, aletas pectorales pequeñas, dos aletas dorsales sin espinas, aleta anal posterior a la segunda dorsal, quillas poco evidentes en el pedúnculo caudal, surcos pre-caudales superior e inferior, y aleta caudal asimétrica (no alunada) con un lóbulo ventral relativamente grande. Algunos trabajos indican la ausencia de quillas en el pedúnculo caudal, como en el caso de un individuo capturado en Chile (Meléndez *et al.*, 2006), uno capturado en el Pacífico noroccidental (Dolganov y Ginanova, 2016), y tres individuos capturados en el Caribe sur (Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016).

Características internas

Dientes delgados muy alargados, los anteriores sin cúspides laterales y protruyen de la boca, los laterales con la base expandida y presencia de vestigios de pequeñas cúspides laterales. Soto (2000) menciona variaciones en la fórmula dentaria (12-1-2/2-1-12, 11-2/2-11, 9-1-2/2-1-9, 9-2/2-9), mientras que Stewart (2001) refiere (de derecha a izquierda) a 10-1-2-2-1-10 (mandíbula superior) y 9-2-2-9 (mandíbula inferior). Meléndez (2006) indica para una hembra adulta la presencia de 24 dientes en la mandíbula superior, cuya fórmula dentaria es de izquierda a derecha: 9-1-2-2-1-9, y 20 dientes en la mandíbula inferior, cuya fórmula dentaria es: 8-2-2-8. Stewart (2001) analizó un macho adulto de 110 cm TL, encontrando que su columna vertebral estaba compuesta por 131 vértebras (mencionando 54 monospondilas y 32 precaudales dispondilas).

3. Distribución y ecología de la población

3.a. Distribución geográfica

P. kamoharai tiene una distribución cosmopolita en regiones tropicales y subtropicales, y está presente sobre todo en aguas oceánicas. Se conoce su presencia en el Atlántico, Índico y Pacífico, pero no se ha documentado ningún registro de su presencia en el mar Mediterráneo ni en el mar Rojo. La mayoría de los registros documentados en el océano Atlántico, corresponden a capturas en pesquerías dirigidas a grandes peces pelágicos operando con palangres pelágicos, en zonas alejadas de las plataformas continentales, comprendiendo tanto aguas internacionales (Castro y Mejuto, 1995; Martínez y 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), como dentro de las ZEE de varios países, lo que incluye sin limitarse a ello las de Venezuela (Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016), Brasil (Amorim *et al.*, 1998; Gadig, 2000; Soto, 2000; Vieira y Lessa, 2010; Lessa *et al.*, 2016), Santa Helena (Edwards, 1993), Angola (Cadenat y Blache, 1981) y Sudáfrica (Petersen *et al.*, 2009). Para el Índico, su presencia está documentada por varios trabajos, lo que incluye el Índico Suroccidental (Moon *et al.*, 2007; Petersen *et al.*, 2009; Coelho *et al.*, 2011), aguas someras en Kenia (Kiilu *et al.*, 2016), Pakistán (Moazzam, 2012), Índico sudeste (Novianto *et al.*, 2014) y Australia (Stevens y Wayte, 2008). En el Pacífico su presencia ha sido documentada en el Pacífico este (Bearez *et al.*, 2001; Meléndez *et al.*, 2006; Ruiz-Campos *et al.*, 2010; Dai *et al.*, 2012; Intriago, 2013; Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña, 2020), Pacífico oeste (Stewart, 2001; Moon *et al.*, 2007; Curran y Bigelow, 2011; Dolganov y Ginanova, 2016).

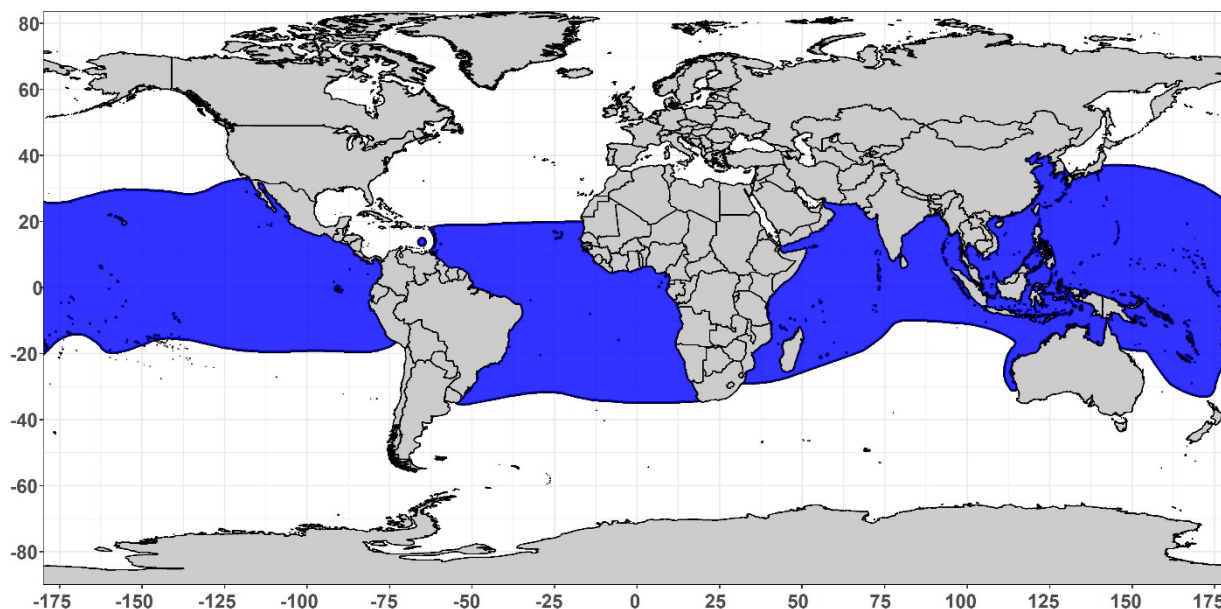


Figura 2. Mapa de distribución del tiburón cocodrilo (*Pseudocarcharias kamoharai*). Tomado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (IUCN SSC Shark Specialist Group 2018. *Pseudocarcharias kamoharai*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2021-1).

3.b. Preferencias de hábitat

El conocimiento disponible sobre las preferencias de hábitat de *P. kamoharai* está prácticamente limitado a aquel que surge del análisis de la distribución de sus capturas. Compagno (2001) indica que es una especie oceánica rara a localmente abundante, epipelágica y posiblemente mesopelágica, encontrada usualmente lejos de la costa y a

profundidades desde la superficie hasta al menos 590 m. Fujita (1981) refiere a individuos capturados por buques palangreros a alrededor de 180 m debajo de la superficie. Walsh *et al.* (2009) encontraron que para las flotas palangreras operando en los alrededores de Hawái, la frecuencia de presencia y la abundancia relativa de *P. kamoharai* fueron mayores en las capturas obtenidas con palangres profundos en comparación con las de palangres más superficiales. Li *et al.* (2013) analizaron datos obtenidos durante un crucero de investigación en el Índico central, en el cual la profundidad del arte fue medida. Se constató que todos los *P. kamoharai* (n=21) fueron capturados en anzuelos que operaron en profundidades entre 200 y 320 m, y no se registraron capturas de esta especie en los anzuelos que operaron en estratos más superficiales. En el mismo trabajo, se indica que los lances de pesca donde se registraron las capturas de *P. kamoharai* fueron realizados en aguas con temperaturas de la superficie del mar (SST) entre 28,1-30,5 °C. Haciendo referencia a lo concluido por Xu *et al.* (2012), Li *et al.* (2013) expresan que las profundidades promedio a las que *P. kamoharai* fue capturado por palangres pelágicos estuvo entre 169-191 m. La mayor parte de las constataciones de presencia de esta especie, se han registrado en operaciones pesqueras en aguas con temperaturas superficiales por encima de los 22 °C.

3.c. Migraciones

El conocimiento sobre las migraciones de esta especie es nulo. Se han marcado muy pocos individuos, para los cuales no ha sido reportada ninguna recaptura. En el informe más reciente acerca del *National Marine Fisheries Service (NMFS) Cooperative Shark Tagging Program*, Kohler y Turner (2019) informaron de que se han marcado apenas 20 individuos, todos ellos en la zona ecuatorial del Atlántico de Brasil hasta Ghana (entre las latitudes 2°S y 4°N, y longitudes 0° a 35°W), de los cuales ninguno fue recapturado.

4. Biología

4.a. Crecimiento

Los estudios existentes sobre la edad y crecimiento de *P. kamoharai* son escasos (**Tabla 1**). En general, estos trabajos han sido elaborados mayoritariamente a partir de individuos con un rango de tallas fuertemente sesgado hacia los individuos mayores, posiblemente como resultado de la selectividad de los artes de pesca en los que fueron capturados. El trabajo elaborado por Gago (2014) está basado en su gran mayoría en individuos mayores de 70 cm FL. Algo similar ocurre con el trabajo de Lessa *et al.* (2016), que cuenta un solo individuo menor de 70 cm de TL, y el trabajo de Kindong *et al.* (2020), donde más del 90 % de los individuos analizados tienen un largo superior a 65 cm FL.

La edad máxima determinada por Lessa *et al.* (2016) alcanzó los 8 y 13 años, para machos y hembras respectivamente capturados en el Atlántico oeste ecuatorial y tropical. En un estudio posterior, Kindong *et al.* (2020) encontraron que las edades máximas observadas alcanzaron 11 y 10 años, para machos y hembras respectivamente. Los individuos más longevos fueron reportados por Rosa *et al.* (2017), quienes informaron edades máximas de 13 y 14 años para machos y hembras respectivamente. Estos autores señalaron que las diferencias en las edades máximas estimadas podrían estar relacionadas a diferencias en las poblaciones, áreas o tallas muestreadas, así como también a diferencias en la metodología de procesamiento y tinción de las vértebras. En relación a los parámetros de crecimiento, Rosa *et al.* (2017) evaluaron varios modelos, tras lo cual señalaron que todos ellos produjeron curvas similares e indicaron que hay muy poca diferencia estadística entre los mismos.

Tabla 1. Parámetros de crecimiento para *Pseudocarcharias kamoharai* según el modelo de crecimiento de Von-Bertalanffy. L_{∞} : longitud máxima asintótica (cm), k : coeficiente de crecimiento (años^{-1}), t_0 : edad teórica en la talla 0 (años).

Parámetro de crecimiento			Área	Referencia	Sexo	Método
L_{∞}	k	t_0				
123,6 (FL)	0,067	35 (FL) ^a	Atlántico	Gago (2014)	Machos	Vértebras
152,0 (FL)	0,049	35 (FL) ^a	Atlántico	Gago (2014)	Hembras	Vértebras
139,6 (FL)	0,055	35 (FL) ^a	Atlántico	Gago (2014)	Ambos	Vértebras
115,9 (FL)	0,081	-3,9	Atlántico	Gago (2014) ^b	Machos	Vértebras
168,5 (FL)	0,039	-6,4	Atlántico	Gago (2014) ^b	Hembras	Vértebras
141,5 (FL)	0,053	-5,4	Atlántico	Gago (2014) ^b	Ambos	Vértebras
129,2 (TL)	0,137	-3,9	Atlántico occidental	Lessa <i>et al.</i> (2016)	Ambos	Vértebras
107,8 (FL)	0,18	41,34 (FL) ^c	Atlántico central	Kindong <i>et al.</i> (2020)	Ambos	Vértebras
94,55 (FL)	0,18	32 (FL) ^d	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)	Machos	Vértebras
105,6 (FL)	0,14	32 (FL) ^d	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)	Hembras	Vértebras

TL: longitud total (cm); FL: longitud a la horquilla (cm); BRC: Bomba de radiocarbono. **a:** se utilizó una versión modificada de Von-Bertalanffy con la talla de nacimiento fijada en 35 cm FL. **b:** de acuerdo con los autores, el modelo de Von-Bertalanffy con talla de nacimiento fijada presentó un ajuste marginalmente superior al de Von-Bertalanffy tradicional, pero este último es presentado en la tabla a efectos comparativos con otros modelos publicados. **c:** se utilizó una versión de Von-Bertalanffy re-parametrizada para estimar L_0 en lugar de t_0 . **d:** se utilizó una versión modificada de Von-Bertalanffy con la talla de nacimiento fijada en 32 cm FL.

4.b. Relación talla-peso

En la **Tabla 2** se presentan las relaciones talla-peso publicadas para diversas zonas geográficas en el Atlántico.

Tabla 2. Relaciones talla-peso publicadas para *Pseudocarcharias kamoharai*. TW: peso total (kg); TL: longitud total (cm); FL: longitud a la horquilla (cm).

Ecuación	N	Rango de talla	R ²	Área	Referencia
$TW = 2 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,7614}$	238 (hembras)	56-99	0,836	Atlántico norte tropical	Gao <i>et al.</i> (2013)
$TW = 2 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,3287}$	89 (machos)	48-97	0,853	Atlántico norte tropical	Gao <i>et al.</i> (2013)
$TW = 3,3532 \times 10^{-4} \times (FL)^{2,1156}$	319	69-102	0,43	Índico sudoccidental	Ariz <i>et al.</i> (2007)
$TW = 9,0843 \times 10^{-3} \times (TL)^{1,3455}$	377	78-118	0,27	Índico sudoccidental	Ariz <i>et al.</i> (2007)
$TW = 4,2536 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,07}$	385	44,2-101,5	0,84	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)
$TW = 7,1546 \times 10^{-6} \times (FL)^{2,94}$	169 (machos)	44,2-92,8	0,88	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)
$TW = 3,9265 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,09}$	216 (hembras)	57-101,5	0,82	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)

4.c. Factores de conversión

Tabla 3. Relaciones talla-talla publicadas para *Pseudocarcharias kamoharai*. TL: longitud total (cm); FL: longitud horquilla; PCL: longitud precaudal (cm).

Ecuación	N	Rango de talla	R ²	Área	Referencia
$FL = 0,7516 \times (TL) + 11,33$	238	-	0,856	-	Romanov <i>et al.</i> (2008)
$FL = 0,8325 \times (TL) + 1,7341$	27	81,5 – 112 (TL)	0,91	Atlántico ecuatorial oeste	Vieira y Lesa (2010)
$TL = 1,1513 \times (FL) - 0,3496$	248	-	0,94	Atlántico norte tropical	Gao <i>et al.</i> (2013)
$FL = 0,8083 \times (TL) + 7,1478$	407	68 – 118 (TL)	0,85	Índico sudoccidental	Ariz <i>et al.</i> (2007)
$TL = 1,11 \times (FL) + 5,18$	380	44,2-101,5 (FL)	0,96	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)
$TL = 1,21 \times (PCL) + 6,81$	380	42,2–91,5 (PCL)	0,95	Atlántico oriental	Rosa <i>et al.</i> (2021)

4.d. Reproducción

Existen varios estudios que brindan información sobre diferentes aspectos de la biología reproductiva de *P. kamoharai*, aunque los mismos están basados en el análisis de ejemplares capturados en diversas regiones y en algunos casos presentan sesgos de tallas y en la cobertura espacial y temporal del muestreo.

Gestación y parición

Como en todas las especies pertenecientes al Orden Lamniformes, *P. kamoharai* tiene una reproducción vivípara aplacentaria, y los embriones de esta especie son ófagos, es decir que se alimentan activamente consumiendo óvulos no fecundados durante parte de su desarrollo. Esto ha sido evidenciado basándose en el análisis del contenido estomacal de embriones, en los cuales se observó la presencia de restos de vitelo (Fujita, 1981; White, 2007; Oliveira *et al.*, 2010). En contraste con lo que ocurre en otras especies de tiburones vivíparos, los embriones de *P. kamoharai* absorben el saco vitelino, y el cordón umbilical desaparece cuando los mismos son aún muy pequeños (Fujita, 1981). A partir de esto, los embriones se alimentan ingiriendo ovocitos ricos en vitelo que son liberados por su madre durante la gestación. Fujita (1981) observó que los embriones más pequeños (38-41mm) presentaban cápsulas ovígeras adheridas al abdomen y, si bien la válvula espiral contenía material vitelino, el estómago vacío aparentaba no estar siendo utilizado durante esa etapa del desarrollo. En el caso de embriones mayores (410-428 mm), estos tenían el abdomen expandido, presentando una considerable cantidad de material vitelino en el estómago, alcanzando alrededor del 25 % del peso del cuerpo, y no presentaban cicatriz umbilical. White (2007) observó que el ovario funcional de tres hembras grávidas que fueron analizadas contenía numerosos huevos con vitelo, señalando esto como una indicación de oofagia. El mismo autor indicó que a pesar de que Compagno *et al.* (2005) mencionaron que la adelfofagia (o canibalismo intrauterino) es posible en esta especie, la presencia mayoritaria de dos embriones en cada útero, también observada en estudios posteriores con muestreos mayores, constituye una fuerte indicación de que los embriones de *P. kamoharai* no practican la adelfofagia. Oliveira *et al.* (2010) observaron una intensa actividad de vitelogénesis durante las etapas tempranas de la preñez, con un número relativamente alto de huevos sin fertilizar presentes en cada útero, el cual decreció durante las etapas intermedias de la preñez, llegando a desaparecer completamente en las hembras a término, presumiblemente habiendo sido todos consumidos por los embriones.

Con relación a la temporalidad del ciclo reproductivo, Fujita (1981) indicó que la contrastante diferencia entre las tallas de los embriones de dos hembras grávidas capturadas en el mismo momento sugiere que la época de cópula podría tener una extensa duración en el Pacífico central. Algo similar fue indicado por White (2007) para individuos analizados en Indonesia, quien señala que no se pudo determinar la estacionalidad reproductiva ya que embriones en las últimas etapas de desarrollo fueron registrados durante marzo, abril y octubre, y neonatos principalmente en julio y diciembre. En el mismo sentido, Oliveira *et al.* (2010) mencionan que la variación en la morfología y el peso gonadal, así como embriones en diferentes etapas de desarrollo a lo largo del año, sugieren que *P. kamoharai* no tiene una estacionalidad reproductiva bien definida en el Atlántico tropical, donde la cópula y la parición posiblemente ocurren durante un extenso período del año. Los mismos autores observaron un decrecimiento del índice gónado-somático hacia el fin de la preñez, aparentemente vinculado a la oofagia como estrategia reproductiva, indicando que hacia el final de la preñez los embriones habrán recibido toda la energía que requieren para completar su desarrollo, por lo cual la producción de ovocitos en el ovario se reduce, indicando que esto podría implicar que las hembras requieren una fase de reposo relativamente prolongada para acumular suficiente energía para llevar a cabo un siguiente ciclo reproductivo, posiblemente resultando en un ciclo más extenso que el anual.

Respecto a la talla de nacimiento, varios trabajos brindan información sobre la misma. White (2007) encontró que los mayores embriones casi a término medían entre 298-450 mm, y el menor neonato medía 363 mm, indicando que la talla al nacimiento estaría situada entre 360-450 mm. Shimada (2002) encontró que el embrión más grande medía 43 cm, y el nadador libre más pequeño 59 cm. Oliveira *et al.* (2010) reportaron que la talla estimada al nacer es de 41,5 cm. Dai *et al.* (2012) constataron que las tallas máximas de los embriones alcanzaron 36 cm FL para hembras y 34 cm FL para los machos. Coelho *et al.* (2012) encontraron neonatos con una talla mínima de 38 cm FL. Wu *et al.* (2020) analizaron un total de 146 embriones, y determinaron que la talla máxima de estos fue de 39,5 cm FL para las hembras y 36,5 cm FL para los machos.

Madurez

Diversos trabajos concluyen que la talla de madurez de las hembras es mayor que la de los machos, tanto en el Atlántico (Oliveira *et al.*, 2010; Gao *et al.*, 2013; Wu *et al.*, 2020; Kindong *et al.*, 2020; Rosa *et al.*, 2021), como en el Índico (White 2007) y en el Pacífico (Intriago, 2013). Oliveira *et al.* (2010), en base a 490 ejemplares capturados en el Atlántico tropical oeste, encontró que la madurez sexual fue alcanzada a entre 760-810 mm TL para machos ($LT_{50} = 800$ mm) y 870-980 mm TL para hembras ($TL_{50} = 916$ mm). Gao *et al.* (2013) encontraron que, para individuos capturados en el Atlántico norte, la talla al 50 % de madurez fue de 84,6 cm FL para las hembras y 78,96 cm FL para los machos. En un trabajo más reciente, se determinó que la talla en la cual el 50 % de los individuos alcanza la madurez es de 84,9 cm FL para hembras, y 78,5 cm FL para machos, resultando de una muestra de 383 individuos capturados en aguas internacionales del Atlántico norte tropical (Wu *et al.*, 2020). También para individuos del Atlántico, Kindong *et al.* (2020) señalaron que la mayoría de las hembras mayores de 86 cm estaban preñadas, y que los machos de más de 72 cm FL tenían pterigopodios superiores a 9 cm y esperma presente en el ducto espermático, mientras que la mayor parte de los machos mayores a 77 cm FL tenían los pterigopodios articulados y capaces de rotar anteriormente. En el mismo estudio, considerando las tallas de madurez establecidas por Wu *et al.* (2020), los autores establecieron que la edad de madurez para el 50 % es de 4,55 años para los machos y 5,91 años para las hembras, utilizando su modelo de crecimiento con mejor ajuste. Rosa *et al.* (2021) analizaron 387 individuos capturados en el Atlántico oriental,

determinando tallas de mediana madurez (L50) de 67,2 cm FL para machos y 81,57 cm FL para hembras, correspondientes a edades estimadas de 4,85 y 8,21 años respectivamente. En el mismo trabajo se informa que la talla del mayor macho inmaduro alcanzó 77,6 cm FL, mientras que el menor macho maduro midió 62,2 cm FL. En el caso de las hembras, la hembra más grande inmadura midió 93,7 cm FL, y la menor hembra madura midió 75,5 cm FL. Para el Índico, White (2007) reportó que los machos maduran a tallas próximas a 72,5 cm, mientras que para las hembras indicó un rango de entre 87 y 103 cm para la talla de madurez, y la menor hembra preñada tenía una talla de 103,2 cm TL. Para el Pacífico, Fujita (1981) y Dai *et al.* (2012) han reportado tallas mínimas de hembras grávidas de 98,2 cm TL y 80 cm FL respectivamente. En un estudio realizado sobre individuos capturados por la flota de mediana escala en Ecuador, se determinó que las hembras alcanzan su madurez sexual a los 88 cm TL y los machos maduran a los 84 cm TL (Intriago 2013), en base al análisis de 146 individuos. También para individuos capturados en aguas de Ecuador, Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020) determinaron una talla media de madurez para machos de 78,9 cm, a partir del análisis de calcificación de sus pterigopodios.

Proporción de sexos

Varios trabajos proporcionan información sobre proporción de sexos, de los cuales se desprende una heterogeneidad que posiblemente esté relacionada con patrones espacio-temporales de segregación.

Castro y Mejuto (1995) analizaron 113 ejemplares capturados en el Atlántico ecuatorial este, e identificaron 83 machos y 30 hembras. Amorim *et al.* (1998) informaron que para un grupo de 52 ejemplares examinados en Brasil entre abril y octubre de 1990, la proporción de sexos encontrada fue de 37 machos y 15 hembras. Posteriormente, Oliveira *et al.* (2010) reportaron que para un total de 490 ejemplares capturados en el Atlántico tropical oeste, la proporción de sexos encontrada estuvo sesgada hacia las hembras (1:1,8), habiendo encontrado 177 machos y 313 hembras. Wu *et al.* (2020), en base al análisis de 383 ejemplares capturados entre noviembre de 2011 y marzo de 2012 en aguas internacionales del Atlántico norte tropical, encontraron una proporción de sexos de 1F:2,79M (101 hembras y 282 machos). Kindong *et al.* (2020) indican que la proporción de sexos encontrada en su estudio estuvo sesgada hacia los machos, habiendo encontrado 1F:1,91M. En relación con los embriones, Oliveira *et al.* (2010) encontraron que en su muestra del Atlántico tropical oeste la proporción sexual fue muy cercana a 1:1, favoreciendo apenas a las hembras (53,7 %F vs 46,3 %M), pero no se detectaron diferencias estadísticas significativas. Rosa *et al.* (2021) encontraron un resultado prácticamente idéntico al de Oliveira *et al.* (2021), con una proporción de sexos de embriones de 53,2 % F vs 46,8 % M. Para el Índico SE, Novianto *et al.* (2014) encontraron una proporción de sexos entre machos y hembras 1M:0,67F (169 machos, 114 hembras). Existe también información generada en el océano Pacífico. Dai *et al.* (2012) encontraron para un total de 142 individuos analizados durante un viaje de pesca realizado en el Pacífico oriental durante 5 meses, la proporción de sexos para cada mes no fue significativamente diferente que 1:1, excepto en un mes. La proporción de sexos para todo el periodo muestreado fue significativamente diferente a 1:1, habiendo sido las hembras más numerosas que los machos (88 hembras, 54 machos). Intriago (2013), en base a muestreos de desembarque realizados entre junio de 2012 y mayo de 2013 en el puerto de Santa Rosa (Ecuador), encontró una proporción sexual 1H:0,89M para una muestra total de 146 individuos (77 hembras y 69 machos). También en el Pacífico este, Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020) encontraron que para un total de 59 individuos capturados entre 2003-2009 por la flota palangrera artesanal en aguas de Ecuador, la proporción de sexos fue de 1,9F:1M.

Fecundidad

Al igual que en otras especies oófagas, el tamaño de camada es reducido. La mayor parte de los estudios coinciden en que lo más frecuente es que las hembras grávidas tengan cuatro embriones, dos en cada útero (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). En un estudio realizado con individuos capturados en el Atlántico occidental, Oliveira *et al.* (2010) reportan que la mayoría de las hembras contenían dos embriones en cada útero, informando además que el 12,3 % de los úteros analizados contenían un solo embrión, y en un único caso un útero contenía tres embriones. Este mismo estudio calculó una fecundidad media de $3,9 \pm 0,6$ en cada ciclo reproductivo, basado en el conteo de embriones casi a término completamente desarrollados. En un estudio realizado en hembras capturadas en el Caribe sur, Rodríguez-Acosta *et al.* (2016) informaron el hallazgo de dos hembras grávidas, una de las cuales portaba cinco embriones, mientras que la otra tenía cuatro. Wu *et al.* (2020) analizaron hembras capturadas en el Atlántico norte tropical, encontrando mayormente dos embriones en cada útero, pero señalaron que encontraron hembras con un embrión en cada útero, y siete hembras que tenían embriones solamente en un útero, de las cuales tres tenían 4 embriones en el mismo útero. En base al análisis de 34 hembras grávidas capturadas en el Atlántico oriental, Rosa *et al.* (2021) encontraron una fecundidad media de 3,7 embriones por camada. En un estudio realizado sobre hembras capturadas en el Pacífico oriental, Dai *et al.* (2012) encontraron que, si bien casi el 90 % contenía dos embriones en cada útero, algunas hembras contenían un total de dos o tres embriones.

4.e. Dieta

La información sobre la dieta de *P. kamoharai* es bastante escasa. Existen apenas unos pocos trabajos en los que este tema ha sido abordado; tres de ellos están basados en el análisis del contenido estomacal de individuos capturados en el océano Pacífico oriental, mientras que el restante brinda una aproximación a la posición trófica de *P. kamoharai* a partir del análisis de isótopos estables en individuos capturados en el océano Índico sudoccidental.

Compagno (1984) indica que los hábitos alimenticios de esta especie son muy poco conocidos, pero que sus dientes largos y curvados sugieren que las presas puedan ser especies oceánicas moderadamente grandes y activas. De cinco individuos analizados, cuatro tenían sus estómagos vacíos, mientras que el quinto contenía algunos pequeños peces (gonostomátidos y posiblemente mictófidios), así como también pequeños camarones y picos de calamares, incluyendo Onychoteutidos, Mastigoteutidos, y Pholidoteutidos. Posteriormente, Compagno (2001) reportó que analizó otros dos individuos, que contenían en sus estómagos los mismos ítems alimenticios que en los analizados anteriormente.

Tibán-Vivar (2013) analizó 146 individuos capturados y desembarcados en el Pacífico oriental (Santa Rosa, Ecuador), encontrando que un 64 % tenían el estómago vacío, y en los 52 que sí tenían contenido logró identificar 12 presas diferentes, incluyendo al menos siete especies de cefalópodos y tres de osteíctios. El análisis arrojó que los ítems más importantes fueron todos cefalópodos, principalmente *Ancistrocheirus lessuerii* (% IIR = 58,8), *Histioteuthis* sp. (% IIR = 28,2) y *Sthenoteuthis oualaniensis* (% IIR= 5,9). Con menor importancia relativa, los peces encontrados fueron *Auxis thazard*, *Sarda sarda*, y *Scarus ghobban*. En este trabajo también se evaluó la amplitud de la dieta, determinada con el índice de Levin, encontrando que la misma es baja (Bi: 0,22), lo que indicaría que *P. kamoharai* puede ser considerado como un depredador especialista en usar presas específicas para su consumo. Estos resultados difieren de lo informado por Compagno (2001), quien reporta haber encontrado pequeños peces meso-pelágicos (gonostomátidos y mictófidios) y pequeños camarones, ninguno de los cuales estuvieron presentes en los estómagos analizados por Tibán-Vivar (2013). En un posterior estudio también realizado en Ecuador, Estupiñán-Montaño y Galván-Magaña (2020) analizaron el contenido estomacal de 59 individuos capturados por la flota de pesca artesanal que opera en los puertos de Manta y Puerto López, y observaron que apenas dos de los individuos tenían ítems alimenticios en sus estómagos. En ambos casos, la única especie encontrada fue el calamar mesopelágico (*Ancistrocheirus lesueuri*). Calle-Morán *et al.* (2022) analizaron el contenido estomacal de 401 individuos capturados en el Pacífico sudoriental, obtenidos en desembarques de pesquerías artesanales en el puerto de Santa Rosa (Ecuador), informando que 62,8 % de los estómagos estaban vacíos, y que en aquellos que contenían ítems alimenticios lograron identificar al menos diez especies de cefalópodos y cinco de peces. Las tres presas más abundantes fueron los cefalópodos *Histioteuthis heteropsis*, *A. lesueuri*, y *S. oualaniensis*, no habiéndose encontrado diferencias significativas entre la composición de la dieta de machos y hembras. Los peces representaron menos del 3 % del peso total de los ítems encontrados en los estómagos. Estos resultados confirman lo reportado previamente por Tibán-Vivar (2013) y sugieren que *P. kamoharai* es un predador especialista.

En un estudio realizado en individuos capturados en el Índico sudoccidental, Kiszka *et al.* (2015) determinaron que la posición trófica de *P. kamoharai* basada en isótopos de nitrógeno fue relativamente alta teniendo en cuenta su pequeño tamaño en comparación con otras especies de tiburones pelágicos incluidas en el mismo análisis, e indican que los elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ podrían ser el resultado de una mayor línea de base de nitrógeno en las profundidades donde esta especie se alimenta. La concentración de mercurio encontrada en *P. kamoharai* fue también mucho mayor que las demás especies, siendo este un resultado no esperado ya que la especie parece alimentarse en una posición trófica similar a las otras especies. Considerando que algunas especies de grandes predadores que se alimentan de presas meso-pelágicas han exhibido concentraciones de mercurio significativamente mayores que predadores epipelágicos, Kiszka *et al.* (2015) sugieren que las altas concentraciones de mercurio encontradas en *P. kamoharai* son muy posiblemente debido a que esta especie se alimenta en un hábitat significativamente más profundo que las otras especies analizadas (incluyendo, entre otras, a *Isurus oxyrinchus*, *Prionace glauca* e *Carcharhinus longimanus*), que son más superficiales.

4.f. Fisiología

No existe información sobre la fisiología de *P. kamoharai*.

4.g. Mortalidad

No existe información sobre la mortalidad natural de *P. kamoharai*.

En relación con la mortalidad al momento de la captura, Coelho *et al.* (2012) informaron que la mortalidad alcanzó el 13,3 % de un total de 1.621 individuos capturados por palangreros operando en el Atlántico. Posteriormente, Jordaan *et al.* (2020) encontraron que, durante 11 viajes de pesca (71.102 anzuelos observados) realizados por palangreros de Sudáfrica, de un total de 11 individuos observados, 10 se encontraban vivos y fueron descartados en buenas condiciones. Gilman *et al.* (2016) realizaron un metaanálisis sobre trabajos enfocados en evaluar los efectos causados por las medidas de mitigación de captura incidental en pesquerías con palangre, encontrando que la mortalidad media de *P. kamoharai* alcanzó un valor de 26,24 % de los individuos.

5. Biología de pesquerías

5.a. Poblaciones/estructura de stock

A partir del análisis de la región control del ADN mitocondrial de 255 individuos, da Silva Ferrette *et al.* (2015) determinaron que no hay diferencias en la estructura poblacional entre diferentes áreas muestreadas en el Atlántico, ni tampoco entre el Atlántico y el Índico occidental. Los resultados mostraron un alto grado de flujo genético entre las áreas estudiadas, determinando la existencia de un único stock genético con una reducida variabilidad poblacional. Los dos haplotipos más comunes fueron encontrados en todas las regiones muestreadas, representando el 74,5 % de los ejemplares analizados. Al considerar posibles diferencias entre las diferentes áreas que fueron muestreadas en el Atlántico, los resultados indicaron una ausencia de estructura y diferencias no significativas. Estas diferencias no significativas fueron observadas al probar varias hipótesis, incluyendo una estructuración entre hemisferios norte y sur, y entre el Atlántico este y oeste. De modo similar, el mismo análisis para testar la hipótesis de estructuración entre el Atlántico y el Índico occidental también reveló la ausencia de diferenciación genética en la población. Al comparar los índices de estructuración entre pares de regiones, no se encontró ninguna evidencia de diferenciación poblacional en ninguno de los casos, aun comparando pares entre el Atlántico y el Índico occidental. Los autores señalan que se puede asumir que *P. kamoharai* constituye un único stock genético con un alto grado de flujo genético a lo largo de su distribución en el océano Atlántico, y que no existe una diferenciación de estructura genética entre los individuos analizados provenientes del Índico occidental y los del Atlántico, indicando que es posible que se trate del mismo stock genético distribuido en ambas cuencas oceánicas, constituyendo una única población. A pesar de lo mencionado, es importante tener en cuenta que las muestras provenientes del Índico analizadas en el trabajo de da Silva Ferrette *et al.* (2015), provienen de individuos capturados mayormente en aguas de Sudáfrica, no habiéndose incorporado al análisis muestras obtenidas en otras regiones del océano Índico. Esta ausencia de muestras de otras regiones del Índico podría ser la razón por la cual no se observó diferencia en la estructura genética entre ambas cuencas, como lo sugieren Kindong *et al.* 2021.

5.b. Descripción de pesquerías: captura y esfuerzo

Si bien *P. kamoharai* no es especie objetivo de ninguna pesquería, es capturada de forma incidental por varias flotas que operan en diversas regiones. Si bien la información estadística sobre capturas y desembarques de esta especie es prácticamente inexistente, existen varios trabajos que reportan su captura por parte de diferentes flotas, especialmente aquellas que se dirigen a la pesca de atunes tropicales y pez espada con palangre pelágico. Además, existen también algunos pocos registros sobre la captura ocasional de *P. kamoharai* con otros artes de pesca, incluyendo arrastre pelágico (Dolganov y Ginanova 2016), redes de enmalle de deriva (Moazzam, 2012; Rodríguez-Acosta *et al.*, 2016) y arrastre de fondo (Kiilu *et al.*, 2019).

La información disponible acerca de la ocurrencia de *P. kamoharai* en las capturas de flotas palangreras operando en el océano Atlántico indica que es una especie relativamente frecuente, aunque sus capturas reflejan una abundancia relativa que es baja en comparación con otras especies. Castro y Mejuto (1995) reportaron la captura de 113 individuos durante un viaje de pesca realizado por un palangrero dirigido a pez espada que operó en el golfo de Guinea entre mayo y setiembre de 1993. En total, fueron realizados 77 lances (242.200 anzuelos), lo que implica una CPUE de 0.47 inds./1.000 anzuelos. En este viaje de pesca, *P. kamoharai* fue la cuarta especie más capturada dentro de los tiburones (en número de individuos). Joung *et al.* (2005) brindan información sobre la captura de 242 individuos en 401 lances (1.142.300 anzuelos) realizados entre 1999 y 2003 por palangreros de Taipei Chino dirigidos a BET operando en el Atlántico entre 5°N y 15°S, durante los cuales *P. kamoharai* alcanzó el 11,9 % de la captura total de tiburones, siendo la segunda especie más capturada (en número de individuos). Pacheco *et al.* (2011) reportaron la captura de 25 ejemplares, en una captura total de 2.292 individuos, que fueron capturados en 81 lances (50.170 anzuelos) realizados por palangreros brasileños operando en el Atlántico ecuatorial oeste entre 2006 y 2007, en un área comprendida entre 5°N – 5°S y 27°W – 32°W. Andrade *et al.* (2012) informa la captura de siete individuos en 827 lances realizados en 2010 por cuatro buques españoles dirigidos a la captura de pez espada en el Atlántico occidental frente a Brasil. Amorim *et al.* (2015) registraron la captura de 219 *P. kamoharai* en 310 lances de buques palangreros portugueses dirigidos a pez espada en el Atlántico sur durante 2008-2012, con una CPUE=0,49 inds/1.000 anzuelos. Frédou *et al.* (2015) analizaron datos de captura y esfuerzo de la flota arrendada brasilera que operó principalmente en el Atlántico ecuatorial oeste y tropical SW entre 2004-2010, encontrando que *P. kamoharai* representó el 1,97 % del total de individuos capturados. Nunes *et al.* (2019) reportaron que *P. kamoharai* representó el 1,2 % (23 individuos) de la captura total durante 53 lances de pesca monitoreados para investigar las variables que potencialmente afectan la mortalidad post-captura en la flota brasilera en el Atlántico oeste ecuatorial. Coelho *et al.* (2012) reporta la captura de 1.621 ejemplares, correspondiendo al 5 % del total de tiburones capturados por 5 palangreros portugueses que hicieron 834 lances (1.078.200 anzuelos) durante 18 viajes realizados sobre una amplia zona del océano Atlántico entre 2008-

2011. En dicho trabajo, *P. kamoharai* fue la segunda especie de tiburón más capturada, alcanzando una CPUE de 1,5 individuos cada 1.000 anzuelos. Fernandez-Carvalho *et al.* (2015) informaron la captura de 664 individuos en un total de 202 lances de pesca experimental con palangre pelágico (254.520 anzuelos), realizados mayormente entre octubre y enero dentro y en las inmediaciones de la ZEE de Cabo Verde. Muñoz-Lechuga y Coelho (2018) informaron que para un conjunto de 787 lances de la flota palangrera de Portugal realizados entre 2011-2016 en el océano Atlántico, fueron capturados 1.250 ejemplares de *P. kamoharai*, siendo el segundo tiburón más capturado, representando un 2,3 % de la captura total. Este mismo estudio también analiza datos sobre la flota que operó en el Índico sur realizando 903 lances en el mismo periodo, para la cual la participación de *P. kamoharai* en las capturas fue menor, alcanzando un total de 41 individuos que representaron el 0,1 % del total de individuos capturados.

Petersen *et al.* (2009) reportan que si bien *P. kamoharai* es raramente capturada, esta especie alcanzó el 4,2 % del total de tiburones capturados por flotas palangreras operando en Sudáfrica entre 1998-2005, con un máximo de 81 individuos en un mismo lance de pesca frente a la costa este de Sudáfrica en febrero de 2002. El mismo trabajo reporta que la CPUE para la flota asiática operando en Sudáfrica fue de 0,12 inds./1.000 anzuelos, mientras que para la flota nacional la CPUE alcanzó 0,64 inds./1.000 anzuelos. Foulis (2013) menciona que para la flota palangrera de Sudáfrica dirigida a pez espada, *P. kamoharai* fue el tiburón más capturado (22,5 % del total de tiburones) en viajes de pesca realizados frente a la costa este de Sudáfrica entre 2002 y 2010, basándose en el análisis de datos de observadores. Para la flota dirigida a la captura de atunes, el tiburón cocodrilo fue la cuarta especie de tiburón más capturada, alcanzando el 2,1 % del total de tiburones. Li *et al.* (2013), reportan la captura de 21 individuos en un viaje realizado por un palangrero chino en el Índico ecuatorial central entre noviembre de 2012 y marzo de 2013. A partir de información obtenida por observadores a bordo de seis palangreros de Indonesia que operaron un área relativamente pequeña del Índico oriental (al sur de Java) entre 2010-2011, Setyadji y Nugraha (2013) determinaron que 191 *P. kamoharai* fueron capturados con un esfuerzo de 262.527 anzuelos, lo que representa una CPUE de 0,73 individuos cada 1.000 anzuelos. Posteriormente, Novianto *et al.* (2014) analizaron otro conjunto de datos obtenidos por observadores en la flota palangrera de Indonesia, correspondiendo a un total de 2.268 lances durante 94 viajes de pesca realizados en el Índico sudeste (al este de 75°E) entre 2013-2015, durante los cuales se capturaron 1.099 individuos de *P. kamoharai*, representando el 32,1 % del número de tiburones capturados.

De modo similar a lo que ocurre en el Atlántico, *P. kamoharai* también es capturada por diversas pesquerías en el océano Pacífico. Moon *et al.* (2007) informa sobre la captura de *P. kamoharai* en cuatro de seis viajes realizados por palangreros de Corea entre 2004-2007 en el Pacífico ecuatorial central y oeste, indicando que todos los individuos fueron descartados, y que la especie representó al 15,3 % del total de tiburones capturados (segunda en número de individuos). Stevens y Wayte (2008) mencionan que *P. kamoharai* alcanzó el 2,1 % del total de tiburones (en número) capturados por palangreros japoneses operando en aguas de Australia entre 1992-1996, de un total de 44.306 tiburones. La especie también es capturada en los alrededores de Hawái. Walsh *et al.* (2008) reportaron la captura de 1.927 individuos en un total de 26.507 lances de pesca realizados por la flota basada en Hawái entre 1995-2006, habiendo sido capturada en 4,8 % de los lances, con una CPUE total de 0,037 inds/1.000 anzuelos. Posteriormente, en un estudio realizado en la misma zona, Curran y Bigelow (2011) informaron de que 66 individuos fueron capturados en un total de 1.393 lances (2.773.427 anzuelos) realizados por 16 buques. Dai *et al.* (2012) reportan la captura de al menos 142 individuos en un viaje realizado por un palangrero chino dirigido al BET en el Pacífico este entre julio y noviembre de 2003.

Actualmente, *P. kamoharai* se encuentra catalogada a nivel global como una especie de “baja preocupación” dentro de las listas rojas de la UICN (Kyne *et al.*, 2019).

6 Bibliografía

- 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). *Cybius* 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., Looor-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-Montaña, 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 mako 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 by-catch 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., Pacoureaux, 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) (Chondrichthyes, Pseudocarchariidae) no Sudoeste do Atlântico. 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.