



CAPÍTULO 2.2.1.4: TIBURÓN ZORRO	AUTORES: MAS F., DOMINGO A., FORSELLEDO R. y MILLER P.	ÚLTIMA ACTUALIZACIÓN: agosto de 2022 Original: español
--------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------

2.2.1.4 Descripción del tiburón zorro (ALV)

1. Nombres

1. a. Clasificación y taxonomía

Nombre de la especie: *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788)

Etimología: Según Castro (2011), *Alopias* es una forma abreviada del griego *alopekias*, derivado de *alopex*, el nombre de tiburón zorro, que a su vez deriva de *alopos*, cuyo significado es zorro. Por su parte, *vulpinus* proviene del latín “parecido a un zorro”, derivado de *vulpes*, cuyo significado es zorro.

Sinónimos: *Squalus vulpinus* (Bonnaterre, 1788), *Squalus vulpes* (Gmelin, 1788), *Alopias vulpes* (Gmelin, 1788), *Alopecias vulpes* (Gmelin, 1788), *Carcharias vulpes* (Gmelin, 1788), *Alopias macrourus* (Rafinesque, 1810), *Squalus alopecias* (Gronow 1854), *Alopecias barrae* (Perez Canto, 1886), *Alopecias chilensis* (Philippi, 1902), *Alopecias longimana* (Philippi, 1902), *Vulpecula marina* (Garman, 1913), *Alopias caudatus* (Phillipps, 1932), *Alopias greyi* (Whitley, 1937).

Código de especie ICCAT: ALV

Nombres ICCAT: thresher shark (inglés), requin renard (francés), tiburón zorro (español).

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

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

1. b. Nombres comunes

Lista de nombres vernáculos utilizados en diversos países, según ICCAT, FAO, Fishbase (www.fishbase.org) y Compagno (2001). La lista de países no es exhaustiva y podrían faltar algunas denominaciones locales.

Albania: peshkaqenibishtshpatë, peshkaqenidhelpër, peshkdhelapën, peshkdhelapër, peshkudhelpër

Alemania: Drescher, Drescherhai, Fuchshai, Langschweif, Seefuchs

Australia: atlantic thresher, common thresher, fox shark, thresher shark, thintail thresher

Azores: romano, romão, thresher shark, tubarãoraposo

Brasil: cação-pena, cação-raposa, rabilongo, tubarão-raposa

Canadá: swingletail, swivetail, thresher shark

Chile: pejezorro

China: 狐鲛, 长尾鲨, 长尾沙, 长尾鲨, 弧形长尾鲨, 弧形长尾鲨

Congo: tchissouéndji

Corea: 흰배 환도상어

Croacia: lisica, morskalisica, pas lisica, pas macun, pas sabljias, pas sabljaš, sabljorep

Cuba: common thresher, fox shark, pezzorro, swivetail, thrasher, thresher shark, zorro

Dinamarca: almindeligrævehaj, rævehai, rævehaj, tærsker

Ecuador: zorro de mar

España: chichi espada, guadaña, guilla, peje sable, peje zorra, pez zorro, pichirata, rabo de zorra, raposa marina, tiburón zorro, tiburón zorro común, zorra de mar, zorro, zorro blanco

Estados Unidos: common thresher, fox shark, sea fox, swiveltail, thrasher, thrasher shark

Filipinas: pating

Finlandia: kettuhai

Francia: faux, la faux, pèis rato, poisson-épée, péiaspasuratou, renard, renard de mer, requin-renard, requin-renardcommun, singe de mer, thonblanc, touille à l'épée

Gales: llwynog mor

Ghana: katsi polley

Grecia: αλεπούτησθάλασσας, αλεπούσκυλος, αλεπόσκυλος, aleposkylos, alepouskylos, alepoûskylos, σκυλόψαρο, skylópsaro

Hawái: mano 'ula

India: nigudigumiyaru, threshershark

Italia: peiratu, pesciurattu, piscebandiera, piscibannera, piscicuda longa, piscicudutu, piscisciabula turca, piscisurci, ratto, sorcio, squalovolpe, surci 'mperiali, volpe di mare, volpe, topo, volpe de mar

Islas Canarias: coletto, pejerrabo, zorro

Islas Feroe: revaháur, revahávur

Japón: mao-naga, onagazame, nadebuka, nezomezame

Kiribati: te bakoa, te kimoa

Madagascar: santira

Malta: budenb, pescevolpe, pixxivolpi, threshershark

México: coludo, coludo pinto, grillo, tiburón zorro, zorro threshershark

Montenegro: lisica

Marruecos: kalb

Mozambique: zoro cauda longa

Namibia: fynstert-sambokhaai

Nicaragua: tiburón zorro

Noruega: raevehai, revehai

Nueva Zelanda: mango-ripi, threshershark

Omán: jarjur, qatwa al bahar, watwaalbahar

Países Bajos: voshaii

Perú: peje zorro, tiburón zorro común

Polinesia francesa: requinrenard

Polonia: kosogon

Portugal: raposo, tubarão-raposo, tubarão-zorro, tubarão-zorra, zorro, zorra, arequim, peixealecrim

Reino Unido: big-eye thresher, fox shark, grayfish, sea fox, slasher, swiveltail, thintail thresher, thresher, thresher shark, whip-tailed shark

República Checa: žralokmlatecobecný

Rumania: rechin-vulpe

Rusia: акулапелагическая, акула-лисица, lisitskamorskayia

Serbia: lisica, pas lisica, psinalisica

Sudáfrica: fynstert-sambokhaai, thintail thresher, whiptail shark

Suecia: rävhaj, raefhagen

Tahití: ma'oaero

Taipei Chino: 狐鮫

Tanzania: karage, papa kinengo, papa kinengwe

Türkiye: sapan, sapan baliği

Uruguay: azotador, threshershark

Vietnam: cánhàmđuoidài

2. Identificación (Basado principalmente en Gubanov 1972, Moreno *et al.*, 1989 y Compagno 2001).

Características de *Alopias vulpinus* (ver Figura 1).

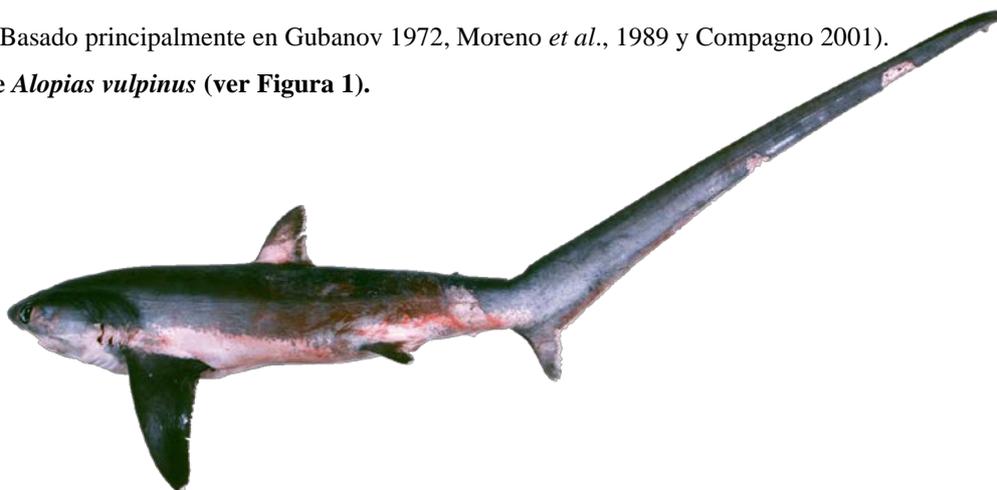


Figura 1. Tiburón zorro (*Alopias vulpinus*) (Bonnaterre 1788). Foto: CSIRO Marine and Atmospheric Research, Australia.

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 lo contrario (e.g. longitud a la horquilla: FL, y longitud precaudal: PCL). Para ejemplares capturados en el océano Atlántico en que se reporte la talla en FL, su valor correspondiente en TL se indica en paréntesis utilizando la ecuación de conversión de Gervelis y Natanson (2013) (**Tabla 2**).

De acuerdo con Compagno (2001), la talla máxima de *A. vulpinus* sería de al menos 573 cm y posiblemente 610 cm. En el Atlántico nororiental y Mediterráneo occidental, las tallas máximas registradas correspondían a tres hembras de 451, 456, 472 cm (Moreno *et al.*, 1989), mientras que en el Mediterráneo oriental Megalofonou *et al.* (2005a) reportaron una talla máxima de 514 cm. Barrull *et al.* (1999) reportaron una talla máxima de 431 y 501 cm para machos y hembras, respectivamente, en base a las capturas de las pesquerías catalanas al noroeste del Mediterráneo. Kabasakal (1998) reportó una hembra de 453 cm en el sureste del mar Negro. En el Atlántico sudoccidental, Berrondo *et al.* (2007) reportaron una talla máxima de 400 cm, mientras que Mancini y Amorim (2006) reportaron la talla de una hembra de 470 cm, estimada a partir del largo de su carcasa (188 cm y 224 kg). Para el Atlántico noroccidental, Natanson (2002) reportó una talla máxima de alrededor de 488 cm. En el Pacífico, la talla máxima reportada fue de 573 cm (Cailliet y Bedford 1983).

Coloración

Azul grisáceo a gris oscuro en el dorso, flancos plateados o cobrizos. Vientre blanco, extendiéndose por encima de las bases de las aletas pectorales formando un parche conspicuo (**Figura 1**).

Características externas

Cabeza relativamente cónica, trompa corta y puntiaguda. La cabeza se diferencia de la de *A. superciliosus* por no poseer prominentes surcos laterales en su dorso. Surcos labiales presentes. Ojos moderadamente pequeños, órbitas redondas y espacio interorbital convexo. Aleta caudal tan larga como el resto del cuerpo. Base de la primera aleta dorsal más próxima a la base de las aletas pectorales que de las pélvicas. Aletas pectorales curvas y de puntas angostas. Machos con pterigopodios muy delgados y en forma de látigo.

Características internas

Dientes pequeños, sin cúspides secundarias y similares en ambas mandíbulas, con bordes lisos y cúspides estrechas ligeramente inclinadas hacia las comisuras de la boca. De 32 a 52 filas de dientes en la mandíbula superior y de 42 a 57 en la mandíbula inferior. El tercer diente de la mandíbula superior es notoriamente más pequeño y recto que el resto. Dientes sinfisarios presentes al menos en la etapa embrionaria (Shimada, 2002). De dos a tres filas de dientes funcionales en cada mandíbula. Columna vertebral compuesta entre 339 y 364 vértebras. Válvula espiral con 33 a 34 giros. A diferencia del resto de las especies del género, el músculo rojo aeróbico se encuentra internalizado, en posición epaxial y próximo a la columna vertebral (Bernal y Sepulveda, 2005; Sepulveda *et al.*, 2005; Patterson *et al.*, 2011).

3. Distribución y ecología de población

3.a. Distribución geográfica

Alopias vulpinus presenta distribución circumglobal en aguas tropicales y templadas (**Figura 2**). En el Atlántico occidental se encuentra en Canadá (Compagno, 2001; Kneebone *et al.*, 2020), Estados Unidos (Bigelow y Schroeder, 1948; Castro, 2011), golfo de México (Kneebone *et al.*, 2020), México (de Veracruz a Campeche), mar Caribe (Tavares y Arocha, 2008), Brasil (Amorim *et al.*, 1998; Gadig, 2001), Uruguay (Berrondo *et al.*, 2007; Forselledo y Domingo, 2015) y Argentina (Cuevas y García, 2015). En el Atlántico oriental se encuentra en el archipiélago de Azores (Santos *et al.*, 2020), aguas escandinavas (Fries *et al.*, 1892), islas británicas y mar del Norte (de Jong *et al.*, 1995; Ellis, 2004; Heessen & Ellis, 2006; Quigley *et al.*, 2008; Howes 2017), golfo de Vizcaya y península ibérica (Muñoz-Chápuli, 1985; Moreno *et al.*, 1998), mar Mediterráneo (Kabasakal, 2007; de Maddalena *et al.*, 2016; Panayiotou *et al.*, 2020; Serena *et al.*, 2020), mar Negro (Kabasakal, 1998; Serena *et al.*, 2020), Sáhara occidental (Muñoz-Chápuli, 1985), Marruecos (Cadenat y Blanche, 1981; Muñoz-Chápuli, 1985; Moreno *et al.*, 1998), islas Canarias (Muñoz-Chápuli, 1985; Moreno *et al.*, 1998), Mauritania y Senegal (Muñoz-Chápuli, 1985), Madeira (Cadenat y Blanche, 1981), Ghana, Côte d'Ivoire, Angola, Namibia y Sudáfrica (Cadenat y Blanche, 1981; Bass *et al.*, 1975; Compagno, 2001; Petersen *et al.*, 2008; Rigby *et al.*, 2019; Ebert *et al.*, 2021; Sekey *et al.*, 2022). Dentro de su familia, *A. vulpinus* es la especie que alcanza mayores latitudes en su distribución geográfica, al menos en el océano Atlántico.

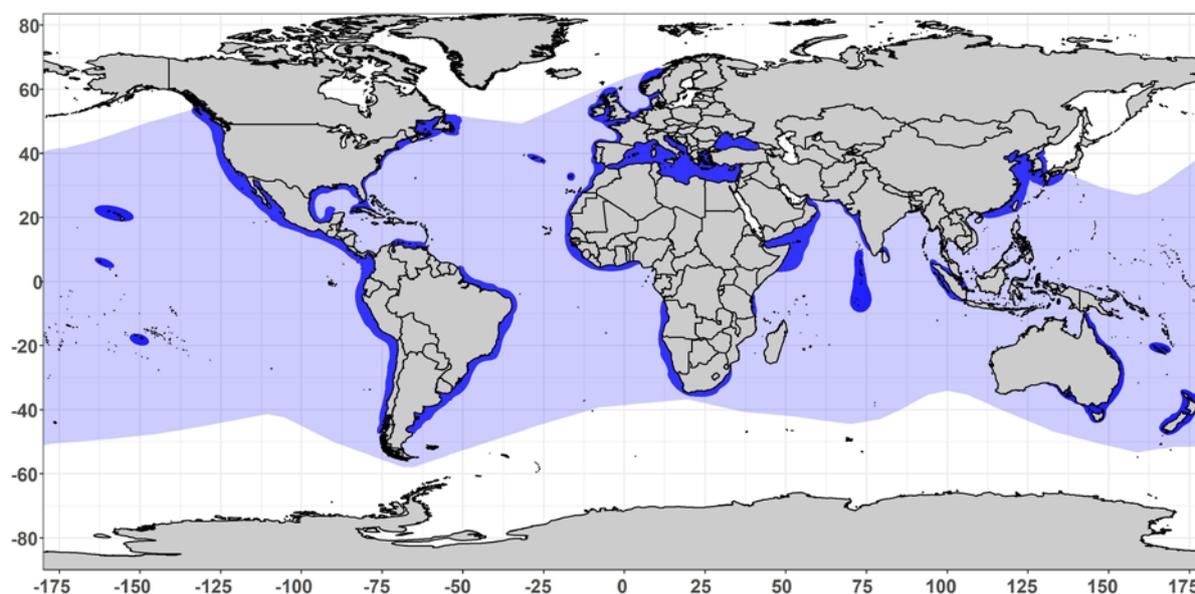


Figura 2. Distribución geográfica de *Alopias vulpinus* en el Atlántico. Tomado y modificado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (IUCN SSC Shark Specialist Group 2018. *Alopias vulpinus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1).

3.b. Preferencias de hábitat

Alopias vulpinus habita en aguas tropicales y templadas neríticas y oceánicas, aunque es aparentemente más abundante en aguas sobre la plataforma continental (Gubanov, 1972; Moreno *et al.*, 1998; Compagno, 2001; Berrondo *et al.*, 2007; Anón., 2008; Smith *et al.*, 2008; Kneebone *et al.*, 2022). Moreno *et al.* (1998) reportaron que las mayores capturas en palangre ocurrían a no más de 40 millas de la costa en el Atlántico noreste, mientras que en el Pacífico central Strasburg (1958) mencionó que las capturas eran virtualmente nulas más allá de las 40 millas de la costa. Moreno *et al.* (1989) incluso mencionaron la ocurrencia de la especie en las proximidades de la costa (desde pocos metros hasta 8-9 millas náuticas, mn) asociada a la presencia de grandes cardúmenes de peces, mientras que Tudela *et al.* (2005) reportaron capturas en redes de deriva a 1-2 mn de la costa por parte de las pesquerías de Marruecos. Estudios más recientes parecen señalar un uso espacial diferencial por las distintas clases de edades, probablemente relacionado con las características del ciclo reproductivo de la especie. En el Pacífico noreste, según Smith y Aseltine-Neilson (2001), luego de la parición y durante los primeros años de vida, los juveniles ocurren cerca de la costa y en bahías poco profundas; mientras que individuos de mayor tamaño (> 300 cm) tienden a presentar una distribución más extensa y alejada de la costa. La implementación de herramientas de telemetría acústica en la misma región ha proporcionado evidencia sobre el uso preferencial de aguas por fuera de la plataforma continental por parte de subadultos y adultos (>120 cm FL; Cartamil *et al.*, 2010a), y la permanencia casi total de juveniles sobre la plataforma (Cartamil *et al.*, 2010b). Si bien los tiempos de

monitoreo con esta técnica son limitados, estos datos, en conjunto con la alta productividad sobre la plataforma continental, sugieren el posible uso de estas aguas como área de cría y parición (Cartamil *et al.*, 2010b). Esta hipótesis ha recibido mayor evidencia empírica recientemente mediante la implementación de telemetría satelital sobre juveniles dentro del área (Cartamil *et al.*, 2016). Las capturas de esta especie en aguas del Pacífico nordeste y Atlántico noroeste evidencian un progresivo uso de aguas más profundas con la ontogenia, siendo que los juveniles suelen ocupar aguas poco profundas, mientras que sub-adultos y adultos expanden su distribución ocupando también aguas más profundas sobre la plataforma continental externa, talud y aguas oceánicas (Smith *et al.*, 2008; Kneebone *et al.*, 2020).

A. vulpinus habita en aguas tropicales y templadas de todos los océanos (Compagno, 2001). Si bien estudios de telemetría indican un uso preferencialmente de las partes superiores de la columna de agua, lo que incluye las aguas superficiales y ocupando aguas por encima de la termoclina durante la mayor parte del tiempo, existe buena evidencia de la capacidad de la especie para realizar extensas migraciones verticales (Heberer *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2010; Cartamil *et al.*, 2011, 2016). En el Pacífico nororiental, datos de telemetría acústica y satelital indican que la especie se encuentra preferencialmente por encima de la termoclina (< 20 m) durante la noche, mientras que durante el día se encuentra a profundidades significativamente mayores y realiza frecuentemente migraciones verticales por debajo de la capa de mezcla, hasta un máximo registrado de 320 m (Cartamil *et al.*, 2010a, 2011; Heberer *et al.*, 2010). Aunque limitados por la menor profundidad sobre aguas de plataforma, los individuos juveniles también muestran un uso diferencial de la columna de agua durante el día y la noche (Cartamil *et al.*, 2010b; Cartamil *et al.*, 2016). Un ejemplar monitoreado mediante telemetría satelital en el este de Australia pasó el 80,3 y 8,9 % del tiempo a profundidades menores de 100 m durante la noche y día, respectivamente (Stevens *et al.*, 2010). Estos autores también reportaron un comportamiento más similar al nocturno durante el atardecer (51 % del tiempo a <100 m), y más similar al diurno durante el amanecer (31 % del tiempo a <100 m). La profundidad máxima alcanzada por este individuo (640 m; Stevens *et al.*, 2010) es 2 veces superior a la reportada para el Pacífico nororiental (Cartamil *et al.*, 2011). Heard *et al.* (2017) marcaron un ejemplar de 175 cm FL en el sur de Australia, observando también un claro uso diferencial de la columna de agua entre el día y la noche.

El uso diferencial de la columna de agua durante el día y la noche ha sido reportado en otras especies de tiburones (p. ej., *Alopias superciliosus*, Weng y Block, 2004; *Carcharodon carcharias*, Nasby-Lucas *et al.*, 2009; *Isurus oxyrinchus*, Vetter *et al.*, 2008). Cartamil *et al.* (2010a) sugirieron que las frecuentes migraciones verticales realizadas durante las horas del día indicarían una mayor actividad de los individuos durante este período, posiblemente relacionado con el forrajeo. La extensa porción de la columna de agua habitada por la especie, producto de sus migraciones verticales, hace que la misma experimente un amplio rango de temperaturas, siendo en promedio más frías durante el día y más cálidas durante la noche (Cartamil *et al.*, 2010a, 2011; Stevens *et al.*, 2010). Estudios de telemetría llevados a cabo en el Pacífico nororiental señalan que la especie frecuenta temperaturas superficiales de entre 16 y 21,7 °C, experimentando temperaturas que descienden hasta 9,1 °C durante sus migraciones verticales (Cartamil *et al.*, 2010a, 2011). Por su parte, el único individuo monitoreado por Stevens *et al.* (2010) experimentó un rango de temperatura de entre 11,0 y 27,0 °C, pasando la mayor parte del tiempo entre 15,0-17,5° C o 22,5-25,0° C.

En el Atlántico noroeste y golfo de México, Kneebone *et al.* (2020) analizaron las capturas de *A. vulpinus* en base a múltiples pesquerías, incluyendo palangres pelágicos, palangres de fondo, redes de arrastre, cercos, redes de enmalle y pesca recreativa. Las capturas ocurrieron en un amplio rango de temperaturas superficiales (4-31 °C), aunque más frecuentemente asociadas a temperaturas de entre 12 y 18 °C. Si bien la especie fue capturada en áreas con un amplio rango batimétrico (1 a 5.427 m), el 47 % ocurrió a profundidades de fondo de entre 10 y 25 m, y el 98 % de los juveniles en su primer año de vida a menos de 50 m. En aguas del Estado de Florida, Estados Unidos, Castro (2011) reportó capturas a temperaturas superficiales de entre 16-19,8 °C. Cao *et al.* (2011) estudiaron las preferencias ambientales de *A. vulpinus* en aguas próximas a las islas Marshall, Pacífico oeste, basándose en 69 lances de pesca con palangre dirigido a la captura de patudo (*Thunnus obesus*). Los autores reportaron los rangos óptimos de profundidad (160-240 m), temperatura (18-20 °C), salinidad (34,5-34,9) y oxígeno disuelto (1,0-1,5 ml/l). Sin embargo, considerando los horarios de calada y virada del arte de pesca durante este estudio, los rangos de las variables ambientales presentados por los autores se corresponderían únicamente con el uso de hábitat de la especie durante el día.

3.c. Migraciones

La información acerca de los movimientos *A. vulpinus* es escasa. Sobre la base de los datos del National Marine Fisheries Service (NMFS) Cooperative Shark Tagging Program, Kohler y Turner (2019) reportaron un porcentaje de recaptura de un 2 % del total de ejemplares marcados (n = 203). La máxima distancia recorrida en base a estos datos fue de 271 km y el tiempo máximo en libertad de ocho años. Sepulveda *et al.* (2015) reportaron distancias recorridas de 425 y 446 km luego de tiempos en libertad de 90 y 81 días, respectivamente, en el Pacífico noreste, mientras que en el océano Índico Gubanov (1976) reportó una distancia recorrida de 1.556 km en base a marcaje y recaptura.

En el Atlántico nororiental, más precisamente sobre las costas ibéricas y de Marruecos, las capturas de *A. vulpinus* ocurren durante todo el año, si bien son más frecuentes entre la primavera y principios del otoño (Moreno *et al.* 1989). Durante los meses de julio y agosto se cree que existe una migración hacia aguas más costeras, en donde se hallan agregaciones predominantemente de neonatos y hembras grávidas (Moreno *et al.* 1989). Estos autores también reportaron una gran abundancia de ejemplares entre julio y agosto a pocos metros de la costa, y hasta 8-9 millas de esta, entre Chafarinas y cabo Quilate (nordeste de Marruecos).

En el Atlántico noroccidental, Kneebone *et al.* (2020) reportan capturas desde Florida, Estados Unidos, a Canadá, constatando una estacionalidad en las capturas a lo largo del año. De acuerdo con estos autores, juveniles y adultos realizarían migraciones periódicas norte-sur y sur-norte, siendo particularmente escasa las capturas al sur de los 37°N en verano y al norte de dicha latitud durante el invierno. Dichos movimientos estarían vinculados a la temperatura del agua, pero otros aspectos biológicos (talla, sexo) como ecológicos (alimentación, reproducción) probablemente afectan en el tiempo y direccionalidad de dichas migraciones (Kneebone *et al.*, 2020; Kinney *et al.*, 2020).

En el Pacífico nordeste también existe evidencia de una migración latitudinal a lo largo del año. De acuerdo con esta hipótesis, la especie migraría en dirección norte desde Baja California hacia aguas al sur de California durante principios de la primavera, donde presuntamente ocurriría la parición y existiría un área de cría (Holts, 1988; Hanan *et al.*, 1993; Smith y Aseltine-Neilson, 2001; Cartamil *et al.*, 2010b; Cartamil *et al.*, 2016; Kinney *et al.*, 2020). Los subadultos permanecerían en la región durante el verano, adentrándose en la costa y alcanzando aguas tan al norte como San Francisco. Por su parte, los adultos (principalmente machos) seguirían su curso en dirección norte, llegando hasta aguas del estado de Oregon, Washington y hasta la Isla de Vancouver a fines del verano y principios del otoño (Bedford, 1985; Holts, 1988; Hanan *et al.*, 1993; Smith y Aseltine-Neilson, 2001; Cartamil *et al.*, 2010b; Kinney *et al.*, 2020). Finalmente, durante el otoño se cree que la especie retraería su distribución hacia aguas más al sur, pasando el invierno en aguas mexicanas (Smith y Aseltine-Neilson, 2001; Anón., 2008; Smith *et al.*, 2008; Cartamil, 2009; Kinney *et al.*, 2020).

4. Biología

4.a. Crecimiento

Los estudios sobre la edad y crecimiento de *A. vulpinus* son particularmente escasos (**Tabla 1**) y restringidos al Pacífico noroeste (Cailliet *et al.*, 1983; Smith *et al.*, 2008), y Atlántico noroeste (Natanson, 2002; Gervelis y Natanson, 2013; Natanson *et al.*, 2015). Estos trabajos concuerdan en general en que *A. vulpinus* es una especie de gran tamaño y crecimiento lento. Sin embargo, en comparación con las otras especies de azotadores (*Alopias pelagicus* y *A. superciliosus*), esta presenta una tasa de crecimiento relativamente más rápida, una edad de madurez menor y una mayor talla máxima (Smith *et al.*, 2008).

Tabla 1. Parámetros de crecimiento para *Alopias vulpinus* según el modelo de crecimiento de Von-Bertalanffy. L_{∞} : longitud máxima asintótica (cm), k : coeficiente de crecimiento (años⁻¹), t_0 : edad teórica a talla 0 (años).

Parámetro de Crecimiento			Área	Referencia	Sexo	Método
L_{∞}	k	t_0				
225 (FL)	0,17	81 (FL)*	Atlántico Noroeste	Gervelis y Natanson (2013)	Machos	Vértebras
274 (FL)	0,09	-4,82	Atlántico Noroeste	Gervelis y Natanson (2013)	Hembras	Vértebras
256 (FL)	0,111	-3,99	Atlántico Noroeste	Natanson <i>et al.</i> (2015) ^f	Ambos	Vértebras/BRC
493 (TL)	0,215	-1,416	Pacífico Noreste	Cailliet <i>et al.</i> (1983)	Machos	Vértebras
636 (TL)	0,158	-1,021	Pacífico Noreste	Cailliet <i>et al.</i> (1983)	Hembras	Vértebras
651 (TL)	0,108	-2,362	Pacífico Noreste	Cailliet <i>et al.</i> (1983)	Ambos	Vértebras
416 (TL)	0,189	-2,080	Pacífico Noreste	Smith <i>et al.</i> (2008)	Machos	Vértebras
464 (TL)	0,124	-3,350	Pacífico Noreste	Smith <i>et al.</i> (2008)	Hembras	Vértebras
465 (TL)	0,129	-2,879	Pacífico Noreste	Smith <i>et al.</i> (2008)	Ambos	Vértebras

TL: longitud total; FL: longitud a la horquilla; BRC: bomba radiocarbono. *: Se utilizó una versión modificada de Von-Bertalanffy con la talla de nacimiento fijada en 81 cm FL. ^c De acuerdo con los autores el modelo de Schunte presentó un ajuste marginalmente superior al de Von-Bertalanffy, pero este último es presentado en la tabla a efectos comparativos con el resto de los modelos publicados.

En el Atlántico noroeste, Gervelis y Natanson (2013) reportaron ejemplares de hasta 22 y 24 años para machos (~413 cm) y hembras (~445 cm), respectivamente, y estimaron que la especie podría alcanzar una longevidad de hasta 31 años. De acuerdo con estos autores, machos y hembras exhiben un crecimiento similar hasta los 8 años,

momento a partir del cual la tasa de crecimiento de los machos se ve reducida. En el caso de las hembras esto no sucede hasta alcanzados los 12 años (Gervelis y Natanson, 2013). Basándose en las curvas de crecimiento generadas y a datos no publicados del NMFS, Gervelis y Natanson (2013) estimaron la edad mediana de madurez de los machos y hembras en 8 y 12 años, respectivamente. Natanson *et al.* (2015) utilizaron la técnica de bomba radiocarbono por primera vez en esta especie para validar la frecuencia de deposición de bandas de crecimiento. Los resultados de dicho trabajo han permitido confirmar la deposición anual para la especie, pero los autores resaltan que los métodos clásicos de conteo de bandas para asignar la edad serían confiables solo hasta los 14 años, dado que en ejemplares más longevos el conteo de bandas tiende a subestimar la edad real. Natanson *et al.* (2015) reportaron una edad máxima de 38 años, evidenciando una longevidad considerablemente mayor a la reportada anteriormente. Cambiando las técnicas clásicas de conteo de vértebras hasta los 14 años (Gervelis y Natanson, 2013), en conjunto con ejemplares datados por radiocarbono, los autores actualizaron las curvas de crecimiento de la especie. De acuerdo con sus resultados la edad de madurez de machos se mantuvo sin cambios en ocho años, mientras que la edad de madurez de hembras aumentó de 12 a 13 años. Más recientemente la periodicidad anual en la formación de bandas de crecimiento fue parcialmente validada también en el Pacífico nordeste basándose la recaptura de ejemplares marcados con oxitetraciclina (Spear, 2017).

En el Pacífico nordeste los individuos más longevos datados por Cailliet *et al.* (1983) alcanzaron los 15 años (510 y 539 cm), aunque extrapolando datos sobre la base de la curva de crecimiento los autores estimaron una edad de 50 años al alcanzar la talla máxima asintótica (651 cm). Dos décadas más tarde, Smith *et al.* (2008) incorporaron nuevos datos a los utilizados por Cailliet *et al.* (1983) y utilizaron una conversión de largo alternativo (distancia entre el origen de la primera y segunda aleta dorsal) a largo total más precisa que la utilizada previamente. Estos autores dataron una edad máxima de 22 años en una hembra de 480 cm, pero dado que la talla de ésta era considerablemente inferior a la talla máxima reportada para la especie, sugirieron que la especie podría alcanzar una longevidad de hasta 25 años. La subestimación de la talla máxima asintótica reportada por Smith *et al.* (2008) con respecto a las tallas máximas reportadas para el Pacífico (ver sección 2) podría ser consecuencia del bajo número de individuos de gran tamaño incluidos en el estudio. En el Pacífico nordeste los machos de esta especie alcanzan la madurez a una edad estimada de 4,8 años, mientras que las hembras lo hacen alrededor de los 5,3 años (Smith *et al.*, 2008). Tanto Cailliet *et al.* (1983) como Smith *et al.* (2008) indicaron un crecimiento similar para ambo sexos dentro del rango de edades analizadas. Comparando los resultados de Smith *et al.* (2008) con los aportados por Natanson *et al.* (2015), los ejemplares de *A. vulpinus* en el Pacífico nordeste alcanzarían la madurez reproductiva a una edad más temprana que sus contrapartes en el Atlántico noroeste.

4.b. Relación talla-peso

Existen pocas relaciones talla-peso en la literatura para esta especie. Las halladas en la presente revisión bibliográfica se detallan en la **Tabla 2**.

Tabla 2. Relaciones talla-peso publicadas para *Alopias vulpinus*. TW: peso total (kg); GW: peso eviscerado (sin cabeza, vísceras ni aletas; kg); TL: longitud total (cm); FL: longitud a la horquilla (cm).

Ecuación	N	Rango de talla (cm)	R ²	Área	Referencia
TW = 1,8821x10 ⁻⁴ x (FL) ^{2,5188}	88	154-262	0,88	Atlántico noroeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
GW = 1,066x10 ⁻⁷ x (FL) ^{2,81}	-	-	-	Pacífico nordeste	Bedford (1985)
TL = 60,7 x (GW) ^{0,351}	18	-	0,99	Mar Mediterráneo	Megalofonou <i>et al.</i> (2005a)
TW = 4,0x10 ⁻⁵ x (FL) ^{2,8156}	693	145-263	0,93	Atlántico noroeste	Gervelis y Natanson (2013)
TW = 6,0x10 ⁻³ x (TL) ^{2,824}	21	142-415	0,80	Mar Adriático	Colombelli y Bonanomi (2022)

4.c. Factores de conversión

Las relaciones talla-talla publicadas para distintas áreas del Atlántico se muestran en la **Tabla 3**.

Tabla 3. Relaciones talla-talla publicadas para *Alopias vulpinus*. TL: longitud total (cm); FL: longitud a la horquilla (cm); PCL: longitud precaudal (cm).

Ecuación	N	Rango de talla (cm)	R ²	Área	Referencia
FL = 0.5474 x (TL) + 7.0262	13	291-450	0,89	Atlántico noroeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
TL = 1,687 x (FL) + 20,483	22	-	0,93	Atlántico nordeste	Buencuerpo <i>et al.</i> (1998)
FL = 1,118 x (PCL) - 2,29	22	-	0,99	Atlántico nordeste	Buencuerpo <i>et al.</i> (1998)
TL = 1.707 x (FL) + 20.2	24	-	0,95	Mar Mediterráneo	Megalofonou <i>et al.</i> (2005a)
FL = 0.5168 x (TL) + 16.466	173	150-262	0,84	Atlántico noroeste	Gervelis y Natanson (2013)

4.d. Reproducción

La biología reproductiva de *A. vulpinus* ha sido relativamente poco estudiada a nivel global, y la mayoría de la información recabada hasta la fecha proviene de las regiones nordeste del Pacífico y del Atlántico, y del occidente del mar Mediterráneo.

Gestación y parición

La oofagia como mecanismo alimenticio durante el desarrollo de los embriones es un rasgo común entre los Lamniformes (Gilmore, 1993; Gilmore *et al.*, 2005) y su ocurrencia en *A. vulpinus* ya ha sido constatada (Gubanov 1972; Moreno *et al.*, 1989; Natanson y Gervelis 2013). De acuerdo con Moreno *et al.* (1989), los embriones se disponen indistintamente en ambos úteros en posición alterna, sin predominancia significativa de ninguno de los sexos, con la aleta caudal replegada, y cubiertos por una grasa fetal en etapas finales del desarrollo que aparentemente se perdería durante o inmediatamente antes del parto. Los embriones presentan la primera hilera de dientes abatida (salvo en embriones a término) y de menor tamaño que las hileras subsiguientes, por lo que se cree que no serían funcionales (Moreno *et al.*, 1989). Basándose en la ausencia de estos dientes dentro del útero materno y del tracto digestivo de los embriones, Moreno *et al.* (1989) sugirieron que estos serían remplazados poco tiempo después del parto. Por su parte, Gilmore (1993) menciona para dos ejemplares de 59 y 61,5 cm la presencia de pequeños dientes embrionarios, erguidos y de distinta morfología en comparación a los dientes de adultos, los cuales aparentemente serían utilizados para romper las cápsulas ovígeras y consumir su interior. Si bien ha sido sugerido que la especie podría presentar canibalismo intrauterino (Compagno, 1984), hasta la fecha no existen informes que confirmen que se produzca dicho comportamiento (Gilmore, 1993; Natanson y Gervelis, 2013). En un estudio reproductivo más reciente, Natanson y Gervelis (2013) observaron un punto de inflexión en la alimentación de los embriones próximo a los 70 cm FL (~ 104 cm TL), talla a partir de la cual se detendría la ovulación y los embriones continuarían su crecimiento a expensas del vitelo consumido y acumulado en su tracto digestivo.

El período de gestación de *A. vulpinus* en el Pacífico está estimado en nueve meses (Bedford, 1985; Hanan *et al.*, 1993; Smith y Aseltine-Neilson, 2001) y, a diferencia de lo que se estima para *A. superciliosus* (p. ej., Chen *et al.*, 1997), esta especie parecería presentar un período de parición y apareamiento más definido en el tiempo. La frecuencia reproductiva de *A. vulpinus* estaría en torno a los 12 meses (Cailliet y Bedford, 1983; Bedford, 1985). En el noroeste del Atlántico, Natanson y Gervelis (2013) constataron que la gestación y vitelogénesis ocurren de forma secuencial en el tiempo, hipotetizando una frecuencia reproductiva bienal con un período de gestación de alrededor de un año y un período de reposo de igual extensión. No obstante, resultados no conclusivos sugieren la posibilidad de que el ciclo fuese incluso trienal. El muestreo llevado a cabo por estos autores, aunque exhaustivo, se encontró limitado a ejemplares capturados durante solo una época del año (principalmente de junio a agosto), resaltando la necesidad de un muestreo más amplio para obtener conclusiones más robustas. De acuerdo con estos autores, el período de apareamiento ocurriría durante el otoño.

Natanson y Gervelis (2013) reportaron para el Atlántico noroeste, en base a la presencia de hembras grávidas a término y hembras en condición de posparto, que la parición tendría lugar entre mayo y junio, pudiendo extenderse hasta el mes de agosto. Los autores también sugieren que el parto tendría lugar en áreas próximas a la costa entre los Estados de Delaware y Massachusetts, Estados Unidos. Kneebone *et al.* (2020) observaron que el 99 % de los individuos en su primer año de vida eran capturados sobre la plataforma continental y al norte de los 35°N, sugiriendo que las aguas del Estado de Carolina del Norte podrían cumplir un rol importante como área de cría para la especie. En el Atlántico noreste (Cádiz y noroeste de Marruecos), Moreno *et al.* (1989) reportaron una gran presencia de neonatos y hembras grávidas portando embriones a término a no más de 40 mn de la costa entre mayo y agosto, sugiriendo además que el pico de parición podría darse durante mayo, al igual que lo reportado para el Atlántico noroeste. En el Mediterráneo, Finotto *et al.* (2016) sugirieron que el norte del mar Adriático podría representar un área de parición y/o cría para la especie basándose en la captura de juveniles en redes de arrastre de media agua. En el Atlántico sudoccidental, más precisamente en el sudeste de Brasil, si bien la presencia de la especie es poco frecuente (Amorim *et al.*, 1998; Gadig *et al.*, 2001), en base a la presencia de hembras grávidas con embriones en etapas tardías del desarrollo y al reporte de neonatos y juveniles en aguas costeras entre abril y julio, Mancini y Amorim (2006) sugirieron que al menos parte del ciclo reproductivo de *A. vulpinus* podría estarse llevando a cabo en esta región durante el verano austral. En la misma región Barcellos (1957) reportó la captura de dos ejemplares de 123 y 131 cm entre abril y mayo, Gadig *et al.* (2002) informó de la captura de un ejemplar de 150 cm durante el invierno, mientras que Sadowsky (1967) y Gadig *et al.* (2001) informaron de la captura ocasional de ejemplares de entre 176 y 190 cm entre julio y noviembre. Piva Silva *et al.* (2008) reportaron la captura de una hembra portando cuatro embriones a término (115,5-118,8 cm) a fines de noviembre al sudeste de Brasil (36°00'S y 33°00'-34°00'W). En aguas de Uruguay, Silveira *et al.* (2018) reportaron la captura de un pequeño juvenil de *A. vulpinus* de 190 cm durante el invierno en la costa Atlántica del Departamento de Rocha, mientras que neonatos y juveniles de entre 110 y 150 cm son ocasionalmente capturados en las pesquerías artesanales de Uruguay entre el verano y principios del otoño (DINARA, datos no publicados). En conjunto, la información de

diversas localidades del Atlántico sudoccidental sugiere que la época de parición se daría principalmente en verano y principios del otoño, de forma análoga al Atlántico noroeste (Natanson y Gervelis, 2013), en aguas costeras del sureste de Brasil y costa este de Uruguay.

En el Pacífico nororiental, subadultos y adultos se congregan anualmente en aguas costeras al sur de California durante la primavera y el verano (Cailliet y Bedford, 1983; Bedford, 1985; Hanan *et al.*, 1993). Varios autores mencionan una alta ocurrencia de hembras grávidas y de neonatos durante los meses de primavera (marzo-junio), sugiriendo que la parición tendría lugar durante dicha estación. El apareamiento podría ocurrir poco tiempo después del parto durante el verano (Cailliet y Bedford, 1983; Bedford, 1985; Smith y Aseltine-Neilson, 2001; Cartamil, 2009). Según Cartamil (2009) el área de cría de *A. vulpinus* dentro del Pacífico noreste se extendería desde Point Concepción, California, hasta Punta Eugenia, Baja California, México. Datos más recientes proporcionan nueva evidencia a favor de esta hipótesis (Cartamil *et al.*, 2016). En el océano Índico noroccidental, entre enero y mayo, Gubanov (1972) informó de una presencia desproporcionada de hembras, de las cuales el 93 % eran grávidas.

La talla de nacimiento de la especie es aparentemente variable. Para el Indo-Pacífico, Last y Stevens (1994) reportaron tallas de nacimiento de entre 114 y 160 cm, mientras que Gubanov (1972) reportó una talla de 110 cm para el océano Índico. Cailliet y Bedford (1983) y Bedford (1985) reportaron para el Pacífico nordeste un rango de tallas de entre 150 y 158 cm, aunque un estudio más reciente dentro de la misma región (Smith *et al.* 2008) reportó un rango de talla más amplio (114-156 cm). En el Atlántico nordeste, Moreno *et al.* (1989) encontraron un amplio solapamiento entre la talla de los mayores embriones observados (156 y 159 cm) y la talla de los neonatos más pequeños (120, 122 y 126 cm). Estos autores concluyeron que la natalidad podría no estar tan estrechamente vinculada con el tamaño embrionario, sino más bien con los cambios morfológicos que se van produciendo a lo largo de su desarrollo (erección de la primera hilera de dientes y pérdida de la grasa fetal), sugiriendo entonces un amplio espectro de tallas de nacimiento (120-160 cm), similar al indicado por Smith *et al.* (2008) para el Pacífico nordeste. Barrull *et al.* (1999) reportaron una talla mínima de 125 cm al noroeste del mar Mediterráneo, la cual coincide con las tallas mínimas reportadas por Moreno *et al.* (1989). En el Atlántico noroeste, Natanson y Gervelis (2013) reportaron una talla máxima para embriones de 81 cm FL (~125 cm TL) basándose en 48 ejemplares muestreados en 14 camadas diferentes. Por otro lado, los neonatos de menor tamaño observados por estos autores fueron de entre 78 y 89 cm FL (~119 y 140 cm TL), sugiriendo entonces una talla promedio de nacimiento de 80 cm FL (~123 cm TL), lo cual es coherente con lo reportado para otras áreas del Atlántico y otros océanos.

Madurez

La información acerca de la talla de madurez de *A. vulpinus* en el océano Atlántico es particularmente escasa. En el Atlántico nordeste Moreno *et al.* (1989) reportaron una talla de 384 cm para la hembra adulta más pequeña, pero no fue posible estimar una talla de madurez para los machos. La comunicación de una hembra grávida de 385 cm por Buencuerpo *et al.* (1998) en la misma región es coherente con la estimación de Moreno *et al.* (1989). Natanson y Gervelis (2013) estudiaron la biología reproductiva de la especie basándose en el estudio de 130 machos y 256 hembras capturadas en el Atlántico noroeste. Los resultados de dicho estudio reportan una talla mediana de madurez de 188 cm FL (~332 cm TL) para machos y de 216 cm FL (~386 cm TL) para hembras. El macho adulto de menor tamaño reportado por estos autores fue de 181 cm FL (~318 cm TL). Cabe destacar que, en todos los individuos, juveniles y adultos, en los que se realizaron técnicas de histología en testículos y epidídimos se encontró esperma maduro, sugiriendo que la presencia de esperma únicamente no es condición suficiente para determinar el estadio de madurez de los machos (Natanson y Gervelis, 2013). La hembra grávida de menor tamaño registrada fue de 221 cm FL (~395 cm TL), mientras que la adulta de menor tamaño midió 208 cm FL (~371 cm TL). De acuerdo con las curvas actualizadas de crecimiento para la misma región las edades a las que machos y hembras alcanzarían la talla mediana de madurez sería de 8 y 13 años, respectivamente (Natanson *et al.*, 2015).

Compagno (1984) mencionó una talla de madurez de 319 y 376 cm para machos y hembras, respectivamente, lo que, en términos generales, es coherente con lo comunicado por Natanson y Gervelis (2013). Estimaciones sobre la talla de madurez de esta especie han sido reportadas para el Pacífico nordeste, sin embargo, diversos estudios reportan distintas estimaciones. Según Cailliet y Bedford (1983) los machos alcanzarían la madurez sexual en torno a los 330 cm y las hembras entre los 260 y 315 cm. Bedford (1985) reportó una talla de madurez para las hembras de 230 cm FL (~413 cm TL), correspondiente a una edad de siete años según las curvas de crecimiento de Cailliet *et al.* (1983). Un estudio más reciente establece una talla de madurez de 293-311 cm y 303 cm para machos y hembras, respectivamente (Smith *et al.*, 2008). De acuerdo con estos autores, ambos sexos alcanzarían la madurez en torno a los cinco años. Para el océano Índico, Gubanov (1972) sugirió una talla de madurez para hembras entre los 260 y 330 cm.

Las tallas mínimas comunicadas para hembras grávidas son de 221 cm FL (~ 396 cm TL, Natanson y Gervelis, 2013) en el Atlántico noroeste, 385 cm en el Atlántico nordeste (Buencuerpo *et al.*, 1998) y 298 cm en el océano Índico (Gubanov, 1972).

Proporción de sexos

La proporción sexual entre embriones de una misma camada no es significativamente distinta de la relación 1:1 (Moreno *et al.*, 1989; Natanson y Gervelis, 2013). Sin embargo, existe evidencia de una segregación sexual a nivel espacial, principalmente asociada a migraciones hacia aguas más costeras relacionadas con el ciclo reproductivo de la especie (Gubanov, 1972; Holts, 1988; Bedford, 1985; Moreno *et al.*, 1989; Hanan, 1993; Smith y Aseltine-Neilson, 2001; Cartamil, 2009; Kinney *et al.*, 2020).

Fecundidad

En general, el tamaño de camada de *A. vulpinus* es de 2 a 4 embriones, siendo por lo general de 4 (2 embriones por útero) (Gubanov, 1972; Cadenat y Blanche, 1981; Cailliet y Bedford, 1983; Compagno, 1984; Bedford, 1985; Buencuerpo *et al.*, 1998; Smith y Aseltine-Neilson, 2001; Mancini y Amorim, 2006; Smith *et al.*, 2008; Natanson y Gervelis, 2013). No obstante, Holts (1988) comunicó tamaños de camada de hasta seis embriones en el Pacífico nordeste, mientras que Moreno *et al.* (1989) reportaron un máximo de siete embriones en el Atlántico nordeste y mar Mediterráneo occidental, mencionando incluso un posible registro de hasta ocho embriones en una camada en base a anécdotas de pescadores. En el Atlántico noroeste, Natanson y Gervelis (2013) reportaron camadas de entre un y cuatro embriones y un promedio de cuatro embriones por camada, sobre la base de un estudio de 12 hembras.

4.e. Dieta

Los tiburones zorro cazan utilizando el largo lóbulo dorsal de su aleta caudal a modo de látigo, desorientando y aturdiendo a las presas que alcanzan con su golpe (Compagno, 2001; Smith *et al.*, 2008; Aalbers *et al.*, 2010). Probablemente ésta sea la razón por la cual la observación de ejemplares enganchados de dicha aleta en las pesquerías de palangre es relativamente común (Gubanov, 1972; Strasburg, 1958; Gubanov, 1972; Stillwell y Casey, 1976; Gruber y Compagno, 1981; Smith *et al.*, 2008; Castro, 2011). En el Pacífico nordeste, algunos pescadores deportivos aprovechan este comportamiento de la especie y utilizan un tipo especial de señuelo para capturarlos directamente por su aleta caudal (CalCOFI, 2009; Heberer *et al.*, 2010).

En general la dieta de *A. vulpinus* consiste principalmente en peces óseos y cefalópodos, aunque se han registrado en ocasiones algunos crustáceos, condrictios e incluso aves (Gubanov, 1972; Compagno, 1984, 2001; Pascoe, 1986; Cortés, 1999; Bowman *et al.*, 2000; Preti *et al.*, 2001, 2004). Los estudios más detallados y exhaustivos de la dieta de *A. vulpinus* se han llevado a cabo en aguas del océano Pacífico nordeste. De acuerdo con estos estudios, *A. vulpinus* cubre un amplio espectro de especies y se alimenta principalmente de peces pelágicos, además de especies mesopelágicas y demersales, aunque la composición de su dieta muestra diferencias significativas a escala latitudinal y bajo distintas condiciones oceanográficas (Preti *et al.*, 2001, 2004, 2012). En particular, Preti *et al.* (2004) presentaron evidencia contundente de un cambio significativo en el espectro trófico utilizado por la especie, tanto en número de taxones como en la composición de especies, durante la influencia de El Niño (aguas cálidas, 20 taxones) y La Niña (aguas frías, ocho taxones).

Bowman *et al.* (2000) analizaron el contenido estomacal de 12 ejemplares de *A. vulpinus* en el Atlántico nordeste, y hallaron que la dieta se encontraba representada principalmente por peces pelágicos (97,1 %), siendo el resto cefalópodos (2,9 %). Un estudio previo llevado a cabo por Cortés (1999) contrasta los resultados de Bowman *et al.* (2000). Compilando información de diversos estudios, y sobre la base del análisis de 399 estómagos, Cortés (1999) reportó una mayor dominancia de cefalópodos (71,8 %) en comparación con peces óseos (26,7 %). Mediante un análisis de isótopos estables en varios tejidos, MacNeil *et al.* (2005) reportaron que *A. vulpinus* presentaría una dieta generalista y consistente a lo largo del año dentro del Atlántico noroeste. Sin embargo, dado el bajo número de muestras analizadas (n = 5) estos resultados deberían ser considerados con cautela. Finotto *et al.* (2016) reportaron una correlación entre las capturas de *A. vulpinus* en el mar Adriático y las capturas de sardina (*Sardina pilchardus*), sugiriendo una relación trófica entre ambas especies. En el sur de Australia, Rogers *et al.* (2012) examinaron 17 estómagos con contenido y encontraron solo pequeños peces pelágicos y particularmente anchoa (*Engraulis astralis*) y sardina (*Sardinops sagax*). Estos autores sugieren que la dieta de *A. vulpinus* podría estar fuertemente especializada en pequeños peces pelágicos.

A continuación, se presenta una lista de las especies mencionadas en la dieta de *A. vulpinus* sobre la base de la bibliografía revisada (Compagno, 1984, 2001; Bowman *et al.*, 2000; Preti *et al.*, 2001, 2004, 2012; Rogers *et al.*, 2012):

Teleósteos: Alepisauridae sp., *Ammodytes dubius*, *Atherinops affinis*, *Citharichthys sordidus*, Clupeidae sp., *Cololabis saira*, Belonidae sp., Engraulidae sp., *Engraulis astralis**, *Engraulis mordax**, Exocoetidae sp., *Genyonemus lineatus*, *Leuresthes tenuis*, *Luvarus imperialis*, *Magnisudis atlantica*, *Merluccius productus**, Myctophidae sp., Paralepididae sp., *Peprilus simillimus*, Pleuronectidae sp., *Pomatomus saltatrix**, *Sarda chiliensis*, *Sardinops sagax**, Scombridae sp., *Scomber japonicus**, *Scomberesox saurus*, *Sebastes* sp., *Sebastes jordani*, *Seriphus politus*, *Sphyræna argentea*, *Trachurus symmetricus*.

Cefalópodos: *Dosidicus gigas*, *Gonatus* sp., *Illex illecebrosus*, *Loligo opalescens**, Ommastrephidae sp., Teuthoidea sp.

Crustáceos: *Pleuroncodes planipes*.

* Especies dominantes en la composición de la dieta (en peso o número)

4.f. Fisiología

La evidencia existente de que varios tiburones del orden Lamniformes son capaces de mantener su temperatura corporal por encima de la del agua circundante mediante la generación de calor metabólico (endotermia regional; Carey y Teal, 1969; Block y Carey, 1985; Block y Finnerty, 1994; Bernal *et al.*, 2001, 2005), llevó históricamente a considerar la posibilidad de que esta habilidad sea compartida por los tiburones zorro (Alopiidae) (por ejemplo, Gruber y Compagno, 1981; Weng y Block, 2004; Smith *et al.*, 2008; Amorim *et al.*, 2009). Sin embargo, estudios detallados de la fisiología de estos tiburones demuestran que sólo *A. vulpinus* posee las especializaciones fisiológicas necesarias como para generar calor metabólico y mantenerlo, permitiendo así generar una endotermia regional (Bernal y Sepulveda, 2005; Sepulveda *et al.*, 2005; Patterson *et al.*, 2011). A diferencia del resto de las especies del género, el músculo rojo aeróbico en *A. vulpinus* se encuentra internalizado, en posición epaxial y próximo a la columna vertebral, lo cual disminuye drásticamente la pérdida del calor generado (Bernal y Sepulveda, 2005; Sepulveda *et al.*, 2005; Patterson *et al.*, 2011).

Para *A. superciliosus* en particular, Weng y Block (2004) reportaron la presencia de una red o plexus de arterias y venas corriendo casi en contacto y en dirección contraria en la región cefálica, y sugirieron que esta especie podría ser capaz de generar una endotermia craneal, manteniendo únicamente la temperatura de los ojos y cerebro por encima de la temperatura ambiental. Esta capacidad permitiría a la especie forrajear en forma más eficiente incluso a las bajas temperaturas encontradas durante sus extensas migraciones verticales (Weng y Block, 2004). En un trabajo anterior, Block y Carey (1985) encontraron esta red en *A. superciliosus* y *A. pelagicus*, pero no en *A. vulpinus*. En los tiburones en que ha sido constatada la endotermia craneal (por ejemplo, *I. oxyrinchus* y *Lamna nasus*) la arteria carótida interna se encuentra reducida, mientras que en tiburones carentes de esta capacidad dicha arteria es el principal suministro de sangre al cerebro (Block y Carey, 1985). La arteria carótida interna no pasa por la red o plexus, enviando por tanto sangre fría al cerebro (Block y Carey, 1985). Según el trabajo de Block y Carey (1985) ninguna de las especies de azotadores posee la arteria carótida interna reducida. Por lo tanto, en ausencia de mediciones *in vivo* de la temperatura craneal, no es posible aún confirmar la endotermia craneal en esta familia (Weng y Block, 2004).

Wootton *et al.* (2015) analizaron en detalle las branquias de las tres especies del Género *Alopias* y concluyeron que, a diferencia de *A. superciliosus*, ni *A. vulpinus* ni *A. pelagicus* cuentan con las adaptaciones fisiológicas necesarias como para explotar eficientemente el nicho mesopelágico y tolerar condiciones de hipoxia por tiempos prolongados. Esto explica los hábitos más epipelágicos de *A. vulpinus* y *A. pelagicus* en comparación con los de *A. superciliosus*.

4.g. Mortalidad

Bedford (1985) reportó la presencia de dos neonatos de *A. vulpinus* en el estómago de un tiburón marrajo dientoso (*I. oxyrinchus*) de aproximadamente 210 cm. No obstante, debido a la gran talla de nacimiento (120-160 cm), es esperable que los neonatos de esta especie presenten en general una elevada tasa de supervivencia (Bedford 1985), como también ha sido sugerido para *A. superciliosus* (Gilmore, 1993; Chen *et al.*, 1997). Del mismo modo, dado el gran porte de esta especie es probable que esta cuente con escasos depredadores naturales a lo largo de su vida. En aguas de Nueva Zelanda, Visser (2005) comunicó eventos ocasionales en donde orcas (*Orcinus orca*) atacaron y consumieron ejemplares de *A. vulpinus* de entre 150 y 300 cm.

El conocimiento acerca de la mortalidad al momento de la captura y de la mortalidad poscaptura son limitados para esta especie. Sepulveda *et al.* (2015) colocaron transmisores de archivo para evaluar la mortalidad poscaptura de ejemplares capturados por la pesca recreativa en California, Estados Unidos. Aunque el número de muestras fue limitado, los autores observaron una aparente diferencia en las mortalidades poscaptura dependiendo de si los individuos eran enganchados por la boca o utilizando una técnica especial que busca engancharlos por su aleta

caudal. Los siete ejemplares marcados que fueron enganchado por la boca sobrevivieron al menos 10 días luego de su captura y liberación, mientras que solo tres de los nueve ejemplares marcados que fueron enganchados por la aleta caudal sobrevivieron. Por otro lado, de tres ejemplares capturados por la flota palangrera portuguesa en el Atlántico, dos se encontraban muertos al momento de la virada (Coelho *et al.*, 2012).

5. Biología de pesquerías

5.a. Poblaciones/estructura de stock

Basándose en estudios de ADN mitocondrial (región control), Trejo (2005) halló una mayor variación genética interpoblacional que intrapoblacional incluso dentro de una misma región (Indo-Pacífico, Atlántico), sugiriendo una menor capacidad dispersiva de *A. vulpinus* en comparación a sus parientes más cercanos (*A. superciliosus* y *A. pelagicus*). Sobre la base de los resultados de comparaciones pareadas, Trejo (2005) planteó la existencia de al menos seis poblaciones, o unidades de ordenación, genéticamente diferenciadas (Oregon-Washington-California; Taipei Chino; Nueva Zelanda; Sudáfrica; Atlántico noroeste; y Francia). La presencia de haplotipos compartidos entre poblaciones del Indo-Pacífico (Nueva Zelanda y Sudáfrica) y del Atlántico (golfo de México, Atlántico noroeste y Francia) sugieren que, o bien son caracteres ancestrales compartidos, o existe un cierto flujo génico entre ambas cuencas oceánicas (Trejo 2005). Sin embargo, sobre la base de la presencia de *A. vulpinus* en aguas sudafricanas, el autor sugiere que podría existir cierto intercambio genético entre las cuencas. Por otro lado, dado que Trejo (2005) no analizó muestras provenientes del Atlántico sur, no existen aún pruebas fehacientes del intercambio genético entre el Indo-Pacífico y el Atlántico. Del mismo modo, dado que dentro del océano Atlántico el número de muestras fue bajo y restringido únicamente al Atlántico norte, no es posible aún asegurar la existencia de stocks distintivos entre hemisferios. No obstante, dada la aparentemente limitada capacidad dispersiva de la especie y la existencia de poblaciones genéticamente heterogéneas en diversas regiones, la existencia de stocks distintivos entre el Atlántico norte y sur es al menos probable.

5.b. Descripción de las pesquerías

A. vulpinus es capturada mediante diversas modalidades de pesca tales como redes de arrastre y de deriva, redes de enmalle, cerco, caña y carrete, palangre de fondo y palangre pelágico de superficie (Maguire *et al.*, 2006; Rigby *et al.*, 2019; Kneebone *et al.*, 2020; Seidu *et al.*, 2022). A nivel global, los tiburones zorro (*A. pelagicus*, *A. superciliosus* y *A. vulpinus*) son comercializados internacionalmente por su carne, piel y aletas (Camhi *et al.*, 2008; Rigby *et al.*, 2019; Dent y Clarke, 2015). Si bien es comúnmente considerada como una especie de captura fortuita en las pesquerías de peces pelágicos, *A. vulpinus* es normalmente retenida, siendo en algunos casos considerada como una especie objetivo secundaria (CalCOFI, 2009, 2010; Rigby *et al.*, 2019).

Esta especie es capturada prácticamente dentro de todo su rango de distribución dentro del Atlántico, incluyendo Canadá (Hurley, 1998), Estados Unidos (Berkeley y Campos, 1988; Beerkircher *et al.*, 2002; Passerotti *et al.*, 2010; Lynch *et al.*, 2018), golfo de México y mar Caribe (Arocha *et al.*, 2002; Tavares y Arocha, 2008), Brasil (Amorim *et al.*, 1998; Mancini y Amorim, 2006; Hazin *et al.*, 2008), Uruguay (Berrondo *et al.*, 2007; Forselledo y Domingo, 2015), Sudáfrica (Basson *et al.*, 2007; Petersen *et al.*, 2008), norte de África (Moreno *et al.*, 1989), Península Ibérica (Moreno *et al.*, 1989; Buencuerpo *et al.*, 1998), mar Mediterráneo (Moreno *et al.*, 1989; Hattour y Nakamura, 2004; Megalofonou *et al.*, 2005a,b; Cavanagh y Gibson, 2007; Kabasakal, 2007; Finotto *et al.*, 2016), mar Negro (Kabasakal, 1998), islas británicas, lo que incluye el mar del Norte (Ellis, 2004; Heesen y Ellis, 2006; Quigley *et al.*, 2008; Howes, 2017).

En la pesca de palangre, las capturas de *A. vulpinus* son variables entre regiones, pero en ningún caso parecerían constituir una porción sustancial de la captura total de tiburones. En Venezuela esta especie representó el 1,6 % de la captura total de tiburones de la flota venezolana de palangre entre 1994 y 2000 (Arocha *et al.*, 2002). En el sureste de Brasil, *A. vulpinus* constituyó menos del 5 % de la captura total de tiburones de la flota de palangre de Santos entre 1974 y 1997 (Amorim *et al.*, 1998). Dentro de la zona económica exclusiva uruguaya, y en base a la información obtenida por el Programa de Observadores, esta especie representó alrededor del 0,5 % de la captura total de tiburones de la flota de palangre pelágico entre 1998 y 2009 (Mas, 2012). Entre 1998 y 2005, el 2,2 % de la captura total de tiburones de la flota palangrera sudafricana estuvo compuesta por *A. vulpinus* (Petersen *et al.*, 2008). En Estados Unidos esta especie fue capturada en muy baja frecuencia, representando en conjunto con otras 9 especies de tiburones el 4,2 % de la captura total de la flota de palangre entre 1992 y 2000 (Beerkircher *et al.*, 2002). De acuerdo con Kneebone *et al.* (2020) la especie es capturada por diversas pesquerías en el golfo de México, costa oriental de Estados Unidos y Canadá. Los diferentes componentes poblacionales son capturados de forma diferencial entre pesquerías, siendo los neonatos y pequeños juveniles más representados en las capturas con redes de enmalle y arrastre, mientras que los adultos son más comunes en las pesquerías de palangres pelágico y pesca recreativa con caña y carrete.

En el mar Mediterráneo, diversas especies de tiburones pelágicos son capturados incidentalmente y en forma dirigida por pesquerías de redes de deriva, palangres de superficie y fondo, redes de arrastre y cerco, siendo *Prionace glauca*, *I. oxyrinchus* y *A. vulpinus* las especies predominantes en captura (Tudela, 2004; Tudela *et al.*, 2005; Megalofonou *et al.*, 2005a; Panayiotou *et al.*, 2020). Tudela *et al.* (2005) reportaron que, en ocasiones, cuando escasean las especies objetivo, la flota de Marruecos dirigida al pez espada cala sus redes de deriva a 1-2 millas de la costa, donde las probabilidades de capturar tiburones pelágicos, y especialmente *A. vulpinus*, son mayores. Según Megalofonou *et al.* (2005a) la magnitud de descarte de tiburones en general dentro del mar Mediterráneo es baja debido a la demanda del mercado dentro de Europa (considerando pesquerías palangreras y de red de deriva).

5.c. Estado de los stocks

En general, los tiburones pelágicos, entre ellos *A. vulpinus*, tienden a utilizar su energía inicialmente en el crecimiento somático, retrasando la madurez sexual y viviendo por más tiempo que los pequeños tiburones costeros. Por otro lado, crecen a una mayor tasa, alcanzan la madurez más temprano y viven menos que las grandes especies costeras (Cortés, 2000, 2002; Smith *et al.*, 2008). En particular, *A. vulpinus* es considerada como una de las especies de tiburones pelágicos más productivas (Cortés, 2008; Smith *et al.*, 2008). En base a los resultados del análisis de riesgo ecológico frente a las pesquerías de palangre en el Atlántico llevado a cabo recientemente por Cortés *et al.* (2015), *A. vulpinus* fue identificada como una especie de relativamente baja vulnerabilidad, situándose en el puesto 11 entre 20 stocks y 16 especies de elasmobranchios pelágicos. Sin embargo, debido a que la especie es capturada básicamente dentro de todo el espectro de clases de edades y tallas por diversas modalidades de pesca (Kneebone *et al.*, 2020), y a que se desconoce con certeza hasta la fecha la magnitud de las capturas no reportadas, resulta prudente considerar que esta especie se encuentra plenamente explotada o incluso sobreexplotada a nivel global (Maguire *et al.*, 2006). Adicionalmente, la posibilidad de que la especie presente un ciclo reproductivo con una frecuencia bienal afectaría negativamente a los resultados obtenidos por Cortés *et al.* (2015), en los cuales se consideró una frecuencia reproductiva anual.

Para el Atlántico noroeste, Baum *et al.* (2003) reportaron una gran reducción en la abundancia de un gran número de especies de tiburones con respecto a los niveles previos a la expansión de la pesca industrial, indicando en particular para los tiburones zorro (*A. superciliosus* y *A. vulpinus* combinados) una disminución de alrededor del 80 %. Si bien estos resultados han sido motivo de gran controversia (p. ej., Burgess *et al.* 2005a, b; Maunder *et al.*, 2006), existe un consenso en que la abundancia de muchas especie de tiburones ha disminuido, en mayor o menor grado, con respecto al pasado (p. ej., Cortés *et al.*, 2007, Dulvy *et al.*, 2008). En el Atlántico noroeste, Cortés *et al.* (2007) reportaron una aparente estabilización en la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de *Alopias* sp. (*A. superciliosus* y *A. vulpinus* combinados) e incluso un ligero aumento entre fines de los 90 y 2005 dependiendo de la fuente de datos utilizada. No obstante, debido a la baja frecuencia de *A. vulpinus* en las capturas de la flota palangrera estadounidense, estos resultados probablemente sean más representativos de la tendencia de *A. superciliosus* (Cortés *et al.* 2007). Un estudio más reciente llevado a cabo en la misma región reporta una drástica disminución de las capturas de la flota de palangre estadounidense a partir de fines de los 80 seguida de una aparente estabilidad en las tasas de captura (aunque cuatro veces menores en comparación a la década del 80) hasta el fin del período analizado en 2013 (Lynch *et al.*, 2018). Más recientemente, Pacoureaux *et al.* (2021) analizaron las tendencias en abundancia de 18 especies pelágicas de condriktios. Según estos autores, entre la década del 70 y el 2018 la abundancia global de estas especies pelágicas habría disminuido en un 46,1 % en el océano Atlántico, en un 67,0 % en el Pacífico, y en un 84,7 % en el Índico. A nivel global, las estimaciones de Pacoureaux *et al.* (2021) indicarían una disminución en la abundancia relativa de *A. vulpinus* del 60 %.

En el mar Mediterráneo, Ferretti *et al.* (2008) estimó que, debido a la intensa actividad pesquera en las últimas décadas, *A. vulpinus* habría experimentado disminuciones >80 % en biomasa y abundancia en ciertas regiones del Mediterráneo, lo que incluye el mar Adriático y el mar Jónico. En el pacífico noreste *A. vulpinus* ha sido especie objetivo, junto con el pez espada (*Xiphias gladius*), en las pesquerías de redes de enmalle de deriva (Cailliet y Bedford, 1983; Bedford, 1985; Holts, 1988; Hanan, 1993; Smith y Asetline-Neilson, 2001; CalCOFI, 2009; Teo *et al.*, 2018). Tras su colapso a fines de los 80, *A. vulpinus* fue introducida dentro de un plan de ordenación en la costa oeste de los Estados Unidos, el cual incluyó límites de capturas, restricciones en el uso de redes de enmalle y vedas temporales (Maguire *et al.*, 2006; CalCOFI, 2009; Rigby *et al.*, 2009). Actualmente, esta especie es aún capturada incidentalmente y como especie objetivo secundaria en las pesquerías de redes de enmalle de deriva dirigidas al pez espada (Maguire *et al.*, 2006; Rigby *et al.*, 2009), siendo la especie de tiburón más comúnmente desembarcada (CalCOFI, 2009, 2010). De acuerdo con Teo *et al.* (2018) la población ha mostrado indicios de recuperación desde 2006, siendo poco probable que el stock se encuentre sobreexplotado ni experimentando niveles de sobrepesca. En esta región en particular, la especie es también preciada por la pesca deportiva (Anón., 2008; CalCOFI, 2009; Heberer *et al.*, 2010; Sepulveda *et al.*, 2015).

Globalmente *A. vulpinus* es catalogado como “vulnerable” dentro de las listas rojas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN; Rigby *et al.*, 2019). Evaluaciones de carácter más local clasifican a la

especie como “en peligro” para el mar Mediterráneo y Atlántico nordeste (Ellis *et al.*, 2015, 2016). Dentro de aguas estadounidenses del Atlántico, *A. vulpinus* forma parte de una unidad de ordenación denominada “tiburones pelágicos” junto con el tiburón oceánico (*Carcharhinus longimanus*), el marrajo dientuso (*I. oxyrinchus*), el tiburón azul (*P. glauca*) y el marrajo sardinero (*L. nasus*), pero hasta la fecha no ha sido evaluado en forma individual (NMFS, 2010). De acuerdo con Kneebone *et al.* (2020), no existe una talla mínima de comercialización en aguas del Atlántico de Estados Unidos para esta especie, mientras que los datos de programas de observadores indican que al menos parte de los pequeños juveniles son retenidos para su comercialización.

6. Bibliografía

- Aalbers, S.A., Bernal, D., Sepulveda, C.A. 2010. The functional role of the caudal fin in the feeding ecology of the common thresher shark *Alopias vulpinus*. *Journal of Fish Biology* 76: 1863–1868.
- Amorim, A.F., Arfelli, C.A., Fagundes, L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off Southern Brazil during 1974-97: an overview. *Marine Freshwater Research* 49: 621–632.
- Anonymous. 2008. Thresher Shark, *Alopias vulpinus*. In: Larinto T. (Ed.). Status of the Fisheries Report an Update Through 2008. 232 pp.
- Arocha, F., Arocha, O., Marcano, L. 2002. Observed shark bycatch from the Venezuelan tuna and swordfish fishery from 1994 through 2000. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 54: 1123–1131.
- Barcellos, B.N. 1957. Ictiofauna de Rio Grande do Sul. II. Sobre “*Alopias vulpinus*” (Bonnaterre, 1788). *Revista Brasileira de Biología* 17: 531–536.
- Barrull, J., Mate, I., Bueno, M. 1999. Observaciones de tiburones (*Chondrichthyes Euselachii*) en aguas de Cataluña (Mediterráneo NO) con algunos aspectos generales de su ecología. *Scientia gerundensis* 24: 127–151.
- Bass, A.J., D'Aubrey, J.D., Kistnasamy, N. 1975. Sharks of the East coast of southern Africa. 4. The families Odontaspidae, Scaphanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. Oceanographic Research Institute (Durban) Investigational Report No. 39. 102 pp.
- Basson, J., Petersen, S.L., Duarte, A., Nel, D. C. 2007. The impact of longline fisheries on pelagic and demersal sharks in the Benguela Large Marine Ecosystem. In: Petersen, S., Nel, D., Omardien, A. (Eds.). Towards an ecosystem approach to longline fisheries in the Benguela: an assessment of impacts on seabirds, sea turtles and sharks. WWF South Africa Report Series, pp. 49–67.
- Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J., Doherty, P.A. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299: 389–392.
- Bedford, D.W. 1985. Pelagic shark/swordfish drift gill net fishery. Calif. Dept. Fish and Game, Management Information Document. 74 pp.
- Beerkircher, L.R., Cortés, E., Shivji, M. 2002. Characteristics of Shark Bycatch Observed on Pelagic Longlines off the Southeastern United States, 1992–2000. *Marine Fisheries Review* 64: 40–49.
- Berkeley, S.A., Campos, W.L. 1988. Relative Abundance and Fishery Potential of Pelagic Sharks Along Florida's East Coast. *Marine Fisheries Review* 50: 9–16.
- Bernal, D., Dickson, K.A., Shadwick, R.E., Graham, J.B. 2001. Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 129: 695–726.
- Bernal, D., Sepulveda, C.A. 2005. Evidence for temperature elevation in the aerobic swimming musculature of the common thresher shark, *Alopias vulpinus*. *Copeia* 2005: 146–151.
- Bernal, D., Donley, J.M., Shadwick, R.E., Syme, D.A. 2005. Mammal-like muscles power swimming in a cold-water shark. *Nature* 437: 1349–1352.

- Berrondo, L., Pons, M., Forselledo, R., Miller, P., Domingo, A. 2007. Distribución espacio-temporal y composición de tallas de *Alopias superciliosus* y *A. vulpinus* observados en la flota palangrera uruguaya en el Océano Atlántico (2001-2005). Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 60: 566–576.
- Bigelow, H.B., Schroeder, W.C. 1948. Fishes of the western North Atlantic. 1. Lancelets, cyclostomes and sharks. Memoirs Sears Foundation Marine Research. 576 pp.
- Block, B.A., Carey, F.G. 1985. Warm brain and eye temperatures in sharks. Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology 156: 229–236.
- Block, B.A., Finnerty, J.R. 1994. Endothermy in fishes: A phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. Environmental Biology of Fishes 40: 283–302.
- Bowman, R.E., Stillwell, C.E., Michaels, W.L., Grosslein, M.D. 2000. Food of Northwest Atlantic fishes and two common species of squid. NOAA Technical Memorandum, NMFS-NE-155, 138 p.
- Buencuerpo, V., Rios, S., Morón, J. 1998. Pelagic sharks associated with the swordfish, *Xiphias gladius*, fishery in the Eastern North Atlantic Ocean and the Strait of Gibraltar. Fishery Bulletin 96: 667–685.
- Burgess, G.H., Beerkircher, L.R., Cailliet, G.M., Carlson, J.K., Cortés, E., Goldman, K.J., Grubbs, R.D., Musick, J.A., Musyl, M.K., Simpfendorfer, C.A. 2005a. Is the collapse of shark populations in the Northwest Atlantic and Gulf of Mexico real? Fisheries 30: 19–26.
- Burgess, G.H., Beerkircher, L.R., Cailliet, G.M., Carlson, J.K., Cortés, E., Goldman, K.J., Grubbs, R.D., Musick, J.A., Musyl, M.K., Simpfendorfer, C.A. 2005b. Reply to “Robust estimates of decline for pelagic shark populations in the Northwest Atlantic and Gulf of Mexico”. Fisheries 30: 30–31.
- Cadenat, J., Blache, J. 1981. Requins de Méditerranée et d’Atlantique (plus particulièrement de la Côte Occidentale d’Afrique). Faune Tropicale, ORSTOM, Paris, 21: 1–330. CAILLIET, G. M. & D. W. Bedford. 1983. The biology of three pelagic sharks from California waters and their emerging fisheries: a review. CalCOFI Rep. Vol. XXIV.
- Cailliet, G.M., Martin, L.K., Martin, J.T., Harvey, J.T., Kusher, D., Welden, B.A. 1983. Preliminary studies on the age and growth of the blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. In: Prince E.D., Pulos L.M. (Eds.). Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks. NOAA Technical Report NMFS 8. NOAA/NMFS, Silver Spring, MD, pp. 179–188.
- CalCOFI 2009. Review of selected California fisheries for 2008: coastal pelagic finfish, market squid, ocean salmon, groundfish, California spiny lobster, spot prawn, white seabass, kelp bass, thresher shark, skates and rays, kelleys’ whelk, and sea cucumber. California Department of Fish and Game. Fisheries Review. CalCOFI rep. 50: 14–42.
- CalCOFI 2010. Review of selected California fisheries for 2008: coastal pelagic finfish, market squid, red abalone, Dungeness crab, pacific herring, groundfish/nearshore live-fish, highly migratory species, kelp, California halibut, and basses. California Department of Fish and Game. Fisheries Review. CalCOFI rep. 51: 14–38.
- Camhi, M.D., Lauck, E., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. 2008. A Global Overview of Commercial Fisheries for Open Ocean Sharks. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.). Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 166–192.
- Cao, D.M., Song, L.M., Zhang, Y., Lu, K.K., Hu, Z.X. 2011. Environmental preferences of *Alopias superciliosus* and *Alopias vulpinus* in waters near Marshall Islands. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 45: 103–119.
- Carey, F.G., Teal, J.M. 1969. Mako and porbeagle: warm-bodied sharks. Comparative Physiology and Biochemistry 28: 199–204.

- Cartamil, D. 2009. Movement patterns, habitat preferences, and fisheries biology of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) in the Southern California Bight. PhD dissertation. University of California, San Diego, CA. 146 pp.
- Cartamil, D., Wegner, N.C., Kacev, D., Ben-aderet, N., Kohin, S., Graham, J.B. 2010a. Movement patterns and nursery habitat of juvenile thresher sharks *Alopias vulpinus* in the Southern California Bight. *Marine Ecology Progress Series* 404: 249–258.
- Cartamil, D., Wegner, N.C., Aalbers, S.A., Sepulveda, C.A., Baquero, A., Graham, J.B. 2010b. Diel movement patterns and habitat preferences of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) in the Southern California Bight. *Marine and Freshwater Research* 61: 596–604.
- Cartamil, D.P., Sepulveda, C.A., Wegner, N.C., Aalbers, S.A., Baquero, A., Graham, J.B. 2011. Archival tagging of subadult and adult common thresher sharks (*Alopias vulpinus*) off the coast of southern California. *Marine Biology* 158: 935–944.
- Cartamil, D., Wraith, J., Wegner, N.C., Kacev, D., Lam, C.H., Santana-Morales, O., Sosa-Nishizaki, O., Escobedo-Olvera, M., Kohin, S., Graham, J.B., Hastings, P. 2016. Movements and distribution of juvenile common thresher sharks *Alopias vulpinus* in Pacific coast waters of the USA and Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 548: 153–163.
- Castro, J.I. 2011. *The sharks of North America*. New York: Oxford University Press. 613 pp.
- Cavanagh, R.D., Gibson, C. 2007. Overview of the conservation status of cartilaginous fishes (Chondrichthyans) in the Mediterranean Sea. World Conservation Union, Gland, Switzerland, and Malaga, Spain. 42 pp.
- Chen, C., Liu, K., Chang, Y. 1997. Reproductive biology of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) (Chondrichthyes: Alopiidae), in the northwestern Pacific. *Ichthyological Research* 44: 227–235.
- 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.
- Colombelli, A., Bonanomi, S. 2022. Length–weight relationships for six elasmobranch species from the Adriatic Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 38: 328–332.
- Compagno, L.J.V. 1984. *FAO Species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*. FAO Fisheries Synopsis No. 125. FAO, Rome, Italy.
- Compagno, L.J.V. 2001. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 1, Vol. 2. Rome, FAO. 2001. 269 pp.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*. 56: 707–717.
- Cortés, E. 2000. Life-history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science* 8: 299–344.
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16: 1048–1062.
- Cortés, E., Brown, C.A., Beerkricher, L.R. 2007. Relative abundance of pelagic sharks in the Western North Atlantic Ocean, including the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Gulf and Caribbean Research* 19: 37–52.
- Cortés, E., Domingo, A., Miller, P., Forselledo, R., Mas, F., Arocha, F., Campana, S., Coelho, R., Da Silva, C., Hazin, F.H.V., Holtzhausen, H., Keene, K., Lucena, F., Ramirez, K., Santos, M.N., Semba-Murakami, Y., Yokawa, K. 2015. Expanded ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 71: 2637–2688.

- Cuevas, J.M., García, M. 2016. First record of bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus* Lowe, 1841) and new record of thresher shark [*Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788)](Chondrichthyes, Alopiidae) from Argentina. *Journal of Applied Ichthyology* 32: 123–125.
- de Jong, A.F., Verhulst, R.G. 1995. Some rare fishes from the Dutch North Sea. *Deinsea* 2: 83–87.
- de Maddalena, A., Bänsch, H., Heim, W. 2016. *Sharks of the Mediterranean: An illustrated study of all species.* McFarland. 235 pp.
- Dent, F., Clarke, S. 2015. State of the global market for shark products. FAO Fisheries and Aquaculture technical paper N590. 196 pp.
- Ebert, D.A., Wintner, S.P., Kyne, P.M. 2021. An annotated checklist of the chondrichthyans of South Africa. *Zootaxa*, 4947: 1–127.
- Ellis, J.R. 2004. The occurrence of thresher shark off the Suffolk coast. *Transactions of the Suffolk Naturalists' Society*. 40: 73–80.
- Ellis, J.R., Ferretti, F., Soldo, A., Walls, R.H.L. 2015. *Alopias vulpinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T39339A48936583. Downloaded on 28 May 2021.
- Ellis, J.R., Ferretti, F., Soldo, A., Walls, R.H.L. 2016. *Alopias vulpinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T39339A16571672. Downloaded on 28 May 2021.
- Ferretti, F., Myers, R.A., Serena, F., Lotze, H.K. 2008. Loss of Large Predatory Sharks from the Mediterranean Sea. *Conservation Biology* 22: 952–964.
- Finotto, L., Barausse, A., Mazzoldi, C. 2016. In search of prey: the occurrence of *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) in the northern Adriatic Sea and its interactions with fishery. *Acta Adriatica* 57: 295–304.
- Forselledo, R., Domingo, A. 2015. Plan de Acción Nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. In: Domingo, A., Forselledo, R., Jiménez, S. (Eds.), *Revisión de Planes de Acción Nacional para la Conservación de Aves Marinas y Condrictios en las Pesquerías Uruguayas.* Montevideo, Uruguay: MGAP-DINARA. pp. 155–173.e
- Fries, B.F., Ekström, C.U., Sundevall, C.J., Smitt, F. A. 1892. *A history of Scandinavian fishes.* PA Norstedt & Soñer.
- Gadig, O.B.F. 2001. *Tubarões da costa brasileira* (Doctoral dissertation, Instituto de Biociências de Rio Claro da Universidade Estadual Paulista). 360 pp.
- Gadig, O.B.F., Namora, R.C., Motta, F.S. 2001. Dados sobre jovens tubarão-raposa, *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) (Chondrichthyes: Alopiidae), com comentários sobre a distribuição da família Alopiidae no Brasil. *Arquivos de Ciência do Mar, Fortaleza* 34: 77–82.
- Gadig, O.B.F., Motta, F.S., Namora, R.C. 2002. Projeto Cação: a study on small coastal sharks in São Paulo, southeast Brazil. *Sustainable Management of Coastal Ecosystems Portugal* 239-246.
- Gervelis, B.J., Natanson, L.J. 2013. Age and growth of the common thresher shark in the western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society* 142: 1535–1545.
- GILMORE, R. G. 1993. Reproductive biology of lamnoid sharks. *Environmental Biology of Fishes* 38: 95–114.
- Gilmore, R.G., Putz, Jr. O., Dodrill, J.W. 2005. Oophagy, Intrauterine Cannibalism and Reproductive Strategy in Lamnoid Sharks. En: Hamlett W. C. (Ed.). *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras.* Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, United States of America. pp 435–462.

- Gruber, S.H., Compagno, L.J.V. 1981. Taxonomic status and biology of the bigeye thresher *Alopias superciliosus*. Fishery Bulletin 79: 617–40.
- Gubanov, Y.P. 1972. On the biology of the thresher shark *Alopias vulpinus* (Bonnaterre) in the Northwest Indian Ocean. Journal of Ichthyology 12: 591–600.
- Gubanov, Y.P. 1976. The first catch of a tagged thresher shark (*Alopias vulpinus*). Journal of Ichthyology 16: 497–498.
- Hanan, D.A., Holts, D.B., Coan, Jr. A.L. 1993. The California drift gill net fishery for sharks and swordfish, 1981–82 through 1990–91. California Department of Fish and Game Fish Bulletin 175. 95 pp.
- Hattour, A., Nakamura, I. 2004. Young thresher shark, *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) Chondrichthys, Elasmobranchs (Sharks) Alopiidae, from the Tunisian coast (Central Mediterranean). Bull. Inst. Natn. Scien. Tech. Mer de Salammbô 31: 111–114.
- Hazin, F.H.V., Broadhurst, M.K., Amorim, A.F., Arfelli, C.A., Domingo, A. 2008. Catches of Pelagic Sharks by Subsurface Longline Fisheries in the South Atlantic Ocean during the Last Century: A Review of Available Data with Emphasis on Uruguay and Brazil. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.). Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 213–229.
- Heard, M., Rogers, P.J., Bruce, B.D., Humphries, N., Huveneers, C. 2018. Plasticity in the diel vertical movement of two pelagic predators (*Prionace glauca* and *Alopias vulpinus*) in the southeastern Indian Ocean. Fisheries Oceanography 27: 199–211.
- Heberer, C., Aalbers, S.A., Bernal, D., Kohin, S., DiFiore, B., Sepulveda, C. A. 2010. Insights into catch-and-release survivorship and stress-induced blood biochemistry of common thresher sharks (*Alopias vulpinus*) captured in the southern California recreational fishery. Fisheries Research 106: 495–500.
- Heessen, H.J.L., Ellis, J.R. 2006. New species in the North Sea. Wageningen UR. ICES CM 2006/C:30.
- Holts, D.B. 1988. Review of US West Coast commercial shark fisheries. Marine Fisheries Review 50: 1–8.
- Howes, C.A. 2017. A review of the thresher shark, fox shark or sea fox in Yorkshire waters. The Naturalist 143: 96–103.
- Hurley, P.C.F. 1998. A review of the fishery for pelagic sharks in Atlantic Canada. Fisheries Research 39: 107–113.
- Kabasakal, H. 1998. A note on the occurrence of the thresher shark, *Alopias vulpinus* from the South-western Black Sea. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 78: 685–686.
- Kabasakal, H. 2007. Incidental captures of thresher sharks (Lamniformes: Alopiidae) from Turkish coastal waters. Annales Series Historia Naturalis 17: 23–28.
- Kinney, M.J., Kacev, D., Sippel, T., Dewar, H., Eguchi, T. 2020. Common thresher shark *Alopias vulpinus* movement: Bayesian inference on a data-limited species. Marine Ecology Progress Series 639: 155–167.
- Kneebone, J., Bowlby, H., Mello, J.J., McCandless, C.T., Natanson, L.J., Gervelis, B., Skomal, G., Kohler, N., Bernal, D. 2020. Seasonal distribution and habitat use of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) in the western North Atlantic Ocean inferred from fishery-dependent data. Fishery Bulletin 118: 399–412.
- Kohler, N.E., Casey, J.G., Turner, P.A. 2019. Distributions and movements of Atlantic shark species: a 52-year retrospective atlas of mark and recapture data. Marine Fisheries Review 81: 1–93.
- Last, P.R., Stevens, J.D. 1994. Sharks and Rays of Australia. CSIRO, Australia. 513 pp.
- Lynch, P.D., Shertzer, K.W., Cortés, E., Latour, R. J. 2018. Abundance trends of highly migratory species in the Atlantic Ocean: accounting for water temperature profiles. ICES Journal of Marine Science 75: 1427–1438.

- MacNeil, M.A., Skomal, G. B., Fisk, A.T. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine ecology Progress Series* 302: 199–206.
- Maguire, J.J., Sissenwine, M.P., Csirke, J., Grainger, R.J.R., Garcia, S.M. 2006. The state of world highly migratory, straddling and other high seas fisheries resources and associated species. Fisheries Technical Report. FAO, Rome. 67 pp.
- Mancini, P.L., Amorim, A.F. 2006. Embryos of common thresher shark *Alopias vulpinus* in southern Brazil, South Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* 69: 318–321.
- Mas, F. 2012. Biodiversidad, abundancia relativa y estructura poblacional de los tiburones capturados por la flota de palangre pelágico en aguas uruguayas durante 1998-2009. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UDELAR, Montevideo, Uruguay. 95pp.
- Maunder, M.N., Sibert, J.R., Fonteneau, A., Hampton, J., Kleiber, P., Harley, S.J. 2006. Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1373–1385.
- Megalofonou, P., Yannopoulos, C., Damalas, D., De Metrio, G., Deflorio, M. 2005a. Incidental catch and estimated discards of pelagic sharks from the swordfish and tuna fisheries in the Mediterranean Sea. *Fishery Bulletin* 103: 620–634.
- Megalofonou, P., Damalas, D., Yannopoulos, C. 2005b. Composition and abundance of pelagic shark by-catch in the Eastern Mediterranean Sea. *Cybiurn* 29: 135–140.
- Moreno, J.A., Parajúa, J.I., Morón, J. 1989. Biología reproductiva y fenología de *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) (Squaliformes: Alopiidae) en el Atlántico nororiental y Mediterráneo occidental. *Scientia Marina* 53: 37–46.
- Muñoz-Chápuli, R. 1985. Análisis de las capturas de escualos pelágicos en el Atlántico nororiental (15°-40°). *Investigación Pesquera* 49: 67–79.
- Nasby-Lucas, N., Dewar, H., Lam, C.H., Goldman, K.J., Domeier, M.L. 2009. White Shark Offshore Habitat: A Behavioral and Environmental Characterization of the Eastern Pacific Shared Offshore Foraging Area. *PLoS ONE* 4(12): e8163. doi:10.1371/journal.pone.0008163.
- Natanson, L.J. 2002. Preliminary investigations into the age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, white shark, *Carcharodon carcharias*, and the thresher shark, *Alopias vulpinus*, in the western North Atlantic Ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 54: 1280–1293.
- Natanson, L.J., Hamady, L.L., Gervelis, B.J. 2016. Analysis of bomb radiocarbon data for common thresher sharks, *Alopias vulpinus*, in the northwestern Atlantic Ocean with revised growth curves. *Environmental biology of fishes* 99: 39–47.
- NMFS (National Marine Fisheries Service). 2010. Final Amendment 3 to the Consolidated Atlantic Highly Migratory Species Fishery Management Plan. National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Office of Sustainable Fisheries, Highly Migratory Species Management Division, Silver Spring, MD. Public Document. 632 pp.
- Pacoureau, N., Rigby, C.L., Kyne, P.M., Sherley, R.B., Winker, H., Carlson, J.K., Fordham, S.V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M.P., Jabado, R.W., Herman, K.B., Liu, K.M., Marshall, A.D., Pollom, R.A., Romanov, E.V., Simpfendorfer, C.A., Yin, J.S., Kindsvater, H.K., Dulvy, N.K. 2021. Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature* 589: 567–571.
- Panayiotou, N., Beersmoger, S., Moutopoulos, D.K., Lloret, J. 2020. Offshore recreational fisheries of large vulnerable sharks and teleost fish in the Mediterranean Sea: first information on the species caught. *Mediterranean Marine Science* 21: 222–227.
- Pascoe, P.L. 1986. Fish otoliths from the stomach of a thresher shark, *Alopias vulpinus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66: 315–317.
- Passerotti, M.S., Carlson, J.K., Gulak, S.J.B. 2010. Catch and bycatch in U.S. Southeast gillnet fisheries, 2009. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-600. 20 pp.

- Patterson, C.J., Sepulveda, C.A. Bernal, D. 2011. The Vascular Morphology and In Vivo Muscle Temperatures of Thresher Sharks (Alopiidae). *Journal of Morphology* 272: 1353–1364.
- Petersen, S.L., Honig, M.B., Ryan, P.G., Underhill, L.G., Compagno, L.J.V. 2008. Pelagic shark bycatch in the pelagic longline fishery off southern Africa. In: Petersen, S.L., Nel, D.C., Ryan, P.G., Underhill, L.G. (Eds.). *Understanding and Mitigating Vulnerable Bycatch in Southern African Trawl and Longline Fisheries*. WWF South Africa Report Series - 2008/Marine/002.
- Piva Silva, N., Piva Silva, B., Oddone, M.C., González M.M., Amorim, A.F. 2008. Reproductive strategy of *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) in southern Brazil. En Resumos da VI Reunião da Sociedade Brasileira para o Estudo dos Elasmobrânquios. SBEEL, 2008. pp 46–47.
- Preti, A., Smith, S.E., Ramon, D.A. 2001. Feeding habits of the common thresher (*Alopias vulpinus*) sampled from the California-based drift gill net fishery, 1998–99. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 42: 145–152.
- Preti, A., Smith, S.E., Ramon, D.A. 2004. Diet differences in the thresher shark (*Alopias vulpinus*) during transition from a warm-water regime to a cool-water regime off California-Oregon, 1998–2000. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 45: 118–125.
- Preti, A., Soykan, C.U., Dewar, H., Wells, R.J.D., Spear, N., Kohin, S. 2012. Comparative feeding ecology of shortfin mako, blue and thresher sharks in the California Current. *Environmental Biology of Fishes* DOI 10.1007/s10641-012-9980-x.
- Quigley, D.T.G., Hannon, G., Flannery, G. 2008. Thresher Shark *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) in Irish waters: further records and a review of Irish records. *Irish Naturalists' Journal* 29: 7–12.
- Rigby, C.L., Barreto, R., Fernando, D., Carlson, J., Fordham, S., Francis, M.P., Herman, K., Jabado, R.W., Liu, K.M, Marshall, A., Pacoureau, N., Romanov, E., Sherley R.B., Winker, H. 2019. *Alopias vulpinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39339A2900765. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T39339A2900765.en>. Downloaded on 25 May 2021.
- Rogers, P.J., Huveneers, C., Page, B., Hamer, D.J., Goldsworthy, S.D., Mitchell, J.G., Seuront, L. 2012. A quantitative comparison of the diets of sympatric pelagic sharks in gulf and shelf ecosystems off southern Australia. *ICES Journal of Marine Science* 69: 1382–1393.
- Sadowsky, V. 1967. Selachier aus dem Litoral von Sao Paulo, Brasilien. *Beiträge zur Neotropischen Fauna*, 5: 71–88.
- Santos, R., Novoa-Pabon, A., Silva H., Pinho, M. 2020. Elasmobranch species richness, fisheries, abundance and size composition in the Azores archipelago (NE Atlantic). *Marine Biology Research* 16: 103–116.
- Seidu, I., van Beuningen, D., Brobbey, L.K., Danquah, E., Opong, S.K., Séret, B. 2022. Species composition, seasonality and biological characteristics of Western Ghana's elasmobranch fishery. *Regional Studies in Marine Science* 52: 102338.
- Sekey, W., Obirikorang, K.A., Alimo, T.A., Soku, M., Acquah, B., Gyampoh, B.A., Adjei-Boateng, D., Asare-Ansah, O., Ashiagbor, G., Kassah, J.E. 2022. Evaluation of the shark fisheries along the Coastline of Ghana, West Africa. *Regional Studies in Marine Science* 53: 102434.
- Sepulveda, C.A., Wegner, N.C., Bernal, D., Graham, J.B. 2005. The red muscle morphology of the thresher sharks (family Alopiidae). *Journal of Experimental Biology* 208: 4255–4261.
- Sepulveda, C.A., Heberer, C., Aalbers, S.A., Spear, N., Kinney, M., Bernal, D., Kohin, S. 2015. Post-release survivorship studies on common thresher sharks (*Alopias vulpinus*) captured in the southern California recreational fishery. *Fisheries Research* 161: 102–108.
- Serena, F., Abella, A.J., Bargnesi, F., Barone, M., Colloca, F., Ferretti, F., Fiorentino, F., Jenrette, J., Moro, S. 2020. Species diversity, taxonomy and distribution of Chondrichthyes in the Mediterranean and Black Sea. *The European Zoological Journal* 87: 497–536.

- Shimada, K. 2002. Teeth of embryos in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Environmental Biology of Fishes* 63: 309–319.
- Silveira, S., Laporta, M., Pereyra, I., Mas, F., Doño, F., Santana, O., Fabiano, G. 2018. Análisis de la captura de condriictios en la pesca artesanal oceánica de Uruguay, Atlántico Sudoccidental. *Frente Marítimo* 25: 301–324.
- Smith, S.E.R., Aseltine-Neilson, D. 2001. Thresher shark. In: *California's Living Marine Resources: A Status Report* (eds. W. S. Leet *et al.*). Sea Grant Publication SG01-11. California Department of Fish and Game/University of California Agriculture and Natural Resources, Sacramento, CA, pp. 339–341.
- Smith, S.E., Rasmussen, R.C., Ramon, D.A., Cailliet, G.M. 2008. The Biology and Ecology of thresher sharks (Alopiidae). In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.). *Sharks of the Open: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing. Oxford, UK, pp. 288–297.
- Spear, N. 2017. Age validation of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) in the northeastern Pacific Ocean. Texas A & M University. MSc. Thesis. 58 pp.
- Stevens, J.D., Bradford, R.W., West, G.J. 2010. Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off eastern Australia: depth behaviour, temperature experience and movements. *Marine Biology* 157: 575–591.
- Stillwell, C.D., Casey, G. 1976. Observations on the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, in the western North Atlantic. *Fishery Bulletin* 74: 221–225.
- Strasburg, D.W. 1958. Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* 58: 335–361.
- Tavares, R., Arocha, F. 2008. Species diversity, relative abundance and length structure of oceanic sharks caught by the Venezuelan longline fishery in the Caribbean Sea and Western-central Atlantic. *Zootecnia Tropical* 26: 489–503.
- Teo, S., García Rodríguez, E., Sosa-Nishizaki, O. 2018. Status of common thresher sharks, *Alopias vulpinus*, along the west coast of North America: updated stock assessment based on alternative life history. U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC-595.
- Trejo, T. 2005. Global population structure of thresher sharks (*Alopias* spp.) based upon mitochondrial DNA control region sequences. M.Sc. dissertation. Moss Landing Marine Laboratories, California State University, Monterey Bay, CA.
- Tudela, S. 2004. Ecosystem effects of fishing in the Mediterranean: An analysis of the major threats of fishing gear and practices to biodiversity and marine habitats. Studies and reviews no. 74. General Fisheries Commission for the Mediterranean, Food and Agriculture Organization, Rome.
- Tudela, S., Kai Kaib, A., Maynou, F., El Andalossi, M., Guglielmi, P. 2005. Driftnet fishing and biodiversity conservation: the case study of the large-scale Moroccan driftnet fleet operating in the Alboran Sea (SW Mediterranean). *Biological Conservation* 121: 65–78.
- Vetter, R., Kohin, S., Preti, A., McClatchie, S., Dewar, H. 2008. Predatory interactions and niche overlap between mako shark, *Isurus oxyrinchus*, and jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 49: 142–156.
- Weng, K.C., Block, B.A. 2004. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. *Fishery Bulletin* 102: 221–229.
- Wootton, T.P., Sepulveda, C.A., Wegner, N.C. 2015. Gill morphometrics of the thresher sharks (Genus *Alopias*): correlation of gill dimensions with aerobic demand and environmental oxygen. *Journal of morphology* 276: 589–600.