



CAPÍTULO 2.2.1.2: MARRAJO DIENTUSO	AUTORES: DOMINGO A., FORSELLEDO R., MAS F. y MILLER P.	ÚLTIMA ACTUALIZACIÓN: agosto de 2022¹ Original: español
---	---	---

2.2.1.2 Descripción del marrajo dientuso (SMA)

1. Nombres

1.a. Clasificación y taxonomía

Nombre de la especie: *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810)

Etimología: griego isos-ourá 'igual-cola', cola casi homocerca; griego oxys-rhynchos 'agudo-hocico'

Sinónimos: *Isurus glaucus* (Müller y Henle, 1839)

Código de especie ICCAT: SMA

Nombres ICCAT: shortfin mako (inglés) taupe bleue (francés), marrajo dientuso (español).

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

- Reino: Animalia
- Phylum: Chordata
- Subphylum: Vertebrata
- Superclase: Gnathostomata
- Clase: Chondrichthyes
- Subclase: Elasmobranchii
- Superorden: Euselachii
- Orden: Lamniformes
- Familia: Lamnidae
- Género: *Isurus*

1.b. Nombres comunes

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

Albania: Peshkagen tonil.

Alemania: Blauhaj, Mako, Makohai, Makrelenhai.

Antillas Holandesas: Mako, Spitsnuitmakreelhaai, Tribon blou, Tribon mula,

Argentina: Marrajo.

Australia: Blue pointer, Mackerel shark, Mako shark, Shortfin mako, Snapper shark.

Bahamas: Mako.

Brasil: Anequim, Cação-anequim, Mako, Tubarão-cavala.

Camboya: Chlarm.

Cabo Verde: Anequim, Marracho, Peixe-ruim, Tubarão, Tubarão-anequim, Tubarão-azul.

Chile: Marrajo, Mako.

China: 灰鯖鲨, 尖吻鯖鲨, Hui qing sha.

Chipre: Skyllopsaro.

Colombia: Mako.

Congo: Moussodji.

Cuba: Atlantic mako, Cane de mare, Dentuda, Dentuse, Dientuso azul, Mackerel porbeagle, Pesce tondo.

Dinamarca: Almindelig makohaj, Makrelhaj, Sildehaj.

Ecuador: Tinto.

¹ Esta ficha fue elaborada inicialmente por J. Valeiras y E. Abad en septiembre de 2006 y actualizada por A. Domingo y R. Forselledo en septiembre de 2009.

Egipto: Deebea.

España: Atunero, Cane de mare, Diamante, Dientuso, Maco, Marrajo, Marrajo dientuso, Solraig, Tiburón azujelo, Tiburón bonito, Tiburón carito, Tinto.

Estados Unidos: Blue pointer, Mackerel shark, Mako, Mako shark, Shortfin mako, Bonito shark.

Filipinas: Pating.

Finlandia: Makrillihai.

Francia: Lamie, Mako, Marache, Requin-taupe bleu, Taupe bleu, Taupe bleue.

Grecia: Πυγχοκαρχαρίας, Καρχαρίας, Carcharias, Rynchocarcharias, Rynchokarcharias, Σκυλόψαρο.

Guyana: Pointed nose shark, Sharp-nosed shark, Sharpnose mackerel shark.

India: Ganumu sora, Ganumu sorrah, Ganumu-sorrah, Shortfin mako, Shortfin shark.

Irán: Kooseh-e-vahshi.

Islas Azores: Mako, Marracho, Rinquim, Shortfin mako, Marrajo criollo.

Islas Canarias: Janequín, Marrajo.

Israel: Amlez.

Italia: Cagna, Cagnia, Cagnizzo, Canesca, Cani di mari, Cani di mari de Messina, Caniscu, Cranicia, Meanto, Muanto, Ossirina, Ossirina dello apallanzani, Pisci tunnu, Piscicani, Squalo mako, Tunnu palamitu.

Japón: Aozame, Morozame, Awozame.

Líbano: Qarsh.

Malta: Pixxiplamptu, Pixxitondu, Shortfin mako, Squalo mako.

Marruecos: Al karch.

Mauricio: Bleu pointu, Blue shark, Mako, Peau bleue, Requin bleu, Requin maquereau, Requin-tigre.

México: Mako, Tiburón marrajo.

Mozambique: Anequin barbatana curta.

Namibia: Kortvin-mako.

Nicaragua: Marrajo dientuso.

Niue: Mako paala, Mako shark.

Noruega: Makrellhai.

Nueva Zelanda: Mako, Mako shark, Ngutukao, Shortfin mako.

Países Bajos: Haringhaai, Kortvinmakreelhaai.

Papúa Nueva Guinea: Shortfin mako.

Perú: Mako, Tiburón bonito.

Polonia: Rekin ostronosy.

Portugal: Marracho-azul, Tubarao-anequim, Tubarão-anequim.

Puerto Rico: Mako, Tiburon carite.

Reino Unido: Atlantic mako, Bonito shark, Sharp-nose mackerel shark, Sharp-nosed mackerel shark, Shortfin mako, Shortfinned mako.

República de Corea: Ch'ong-sang-a-ri.

República Checa: Žralok mako krátkoploutvý.

Rumania: Rechin macrou.

Samoa: Aso-polota.

Senegal: Gisandoo, Guissando, Requin maquereau, Sidi, Walandol.

Somalia: Cawar.

Sta. Helena: Dog shark, Mackerel shark, Shortfin mako.

Sudáfrica: Kortvin-mako, Shortfin mako, Porpoise shark, Blue porpoise shark, Sharpnose mako, Mambone, Moro.

Suecia: Mako, Makrillhaj.

Surinam: Haai, Sartji.

Tahití: Ma'o a'ahí.

Taipei Chino: 灰鯖鯨.

Tanzania: Papa nyamarasi, Papa nyamzani, Papa sumbwi.

Trinidad Tobago: Sharp-nosed shark, Sharpnose mackerel shark.

Türkiye: Canavar balığı, Dikburun, Dikburuncanavar balığı, Sivriburuncanavar balığı.

Uruguay: Moro, Mako.

Venezuela: Tiburón carite.

Vietnam: Cá Nhám mõm nhọn.

2. Identificación



Figura 1. Marrajo dientuso (*Isurus oxyrinchus*). Imagen tomada de Domingo *et al.*, 2010. Foto: Programa Nacional de Observadores de la Flota Atunera Uruguaya (PNOFA) DINARA/Uruguay.

Características de *Isurus oxyrinchus* (ver Figura 1 y Figura 2)

La talla máxima estimada para el marrajo dientuso alcanza los 500 cm de largo total (TL) (Lopez-Mirones *et al.*, 2020). Si bien los registros de tallas superiores a 400 cm son muy escasos y muchos son estimaciones, Kabasakal y De Maddalena (2011) en base a fotografías estimaron la talla de un *I. oxyrinchus* capturado en el mar Egeo entre 577-619 cm TL, siendo esta la mayor longitud estimada registrada hasta el momento.

Una de las características de esta especie es el dimorfismo sexual tanto en el tamaño como en los parámetros del ciclo de vida sugiriendo en algunos casos la existencia de segregación sexual a partir de diferencias ontogenéticas (Mucientes *et al.*, 2009; Semba *et al.*, 2011).

Coloración:

- Coloración azul brillante o púrpura en dorso y flancos, los laterales son de un color metálico más suave.
- Superficie ventral del cuerpo, generalmente blanca.
- Cabeza blanca debajo del hocico en jóvenes y adultos. Color oscuro de la cabeza cubriendo parcialmente las hendiduras branquiales; parte inferior de la segunda y tercera hendidura branquiales de color blanco.

Características externas:

- Cuerpo robusto, de forma similar a un delfín.
- Hocico cónico, largo y agudo.
- Primera aleta dorsal grande, y la segunda dorsal y anales, pequeñas.
- Origen de la primera aleta dorsal sobre o justo detrás de la extremidad posterior libre de la aleta pectoral.
- Aletas pectorales rematadas en puntas finas, con márgenes anteriores de tamaño inferior a la longitud de la cabeza.
- Quilla robusta en el pedúnculo caudal, sin quillas secundarias.
- Grandes dientes en forma de hoja de cuchillo, sin cúspides, lisos.
- Dientes anteriores finos, muy prominentes y horizontales en las mandíbulas, incluso cuando la boca se encuentra cerrada.

Características internas:

- Vértebrae: 182 a 195, la mayoría inferior a 190.
- Cráneo con cartílagos rostrales no engrosados ni hipercalcificados.
- Total de válvulas intestinales, 47 a 54.

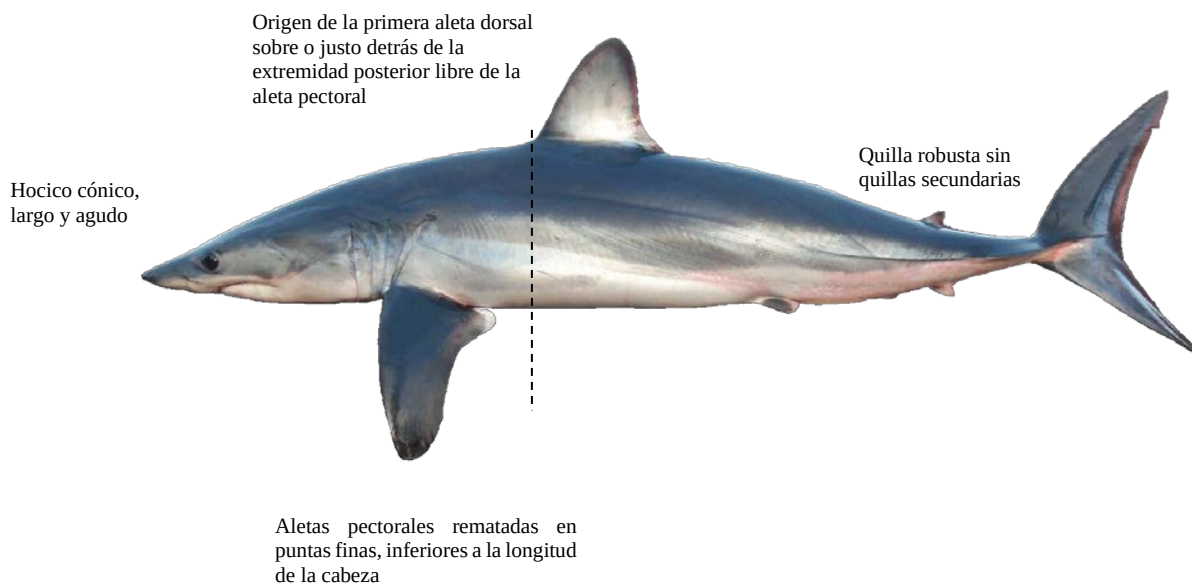


Figura 2. Síntesis de las características más destacadas del marrajo dientuso (*Isurus oxyrinchus*).

3. Distribución y ecología de población

3.a. Distribución geográfica

El marrajo dientuso es una especie oceánica y epipelágica, altamente migratoria, distribuida en todos los océanos, en aguas tropicales, subtropicales y templadas, entre los 60°N hasta los 50°S (**Figura 3**). En el Atlántico oeste su distribución abarca desde el golfo de Maine, Estados Unidos, hasta Argentina. En el Atlántico este, desde los 60°N hasta Sudáfrica, incluyendo el mar Mediterráneo (Compagno, 1984, 2001; Coelho *et al.*, 2017).

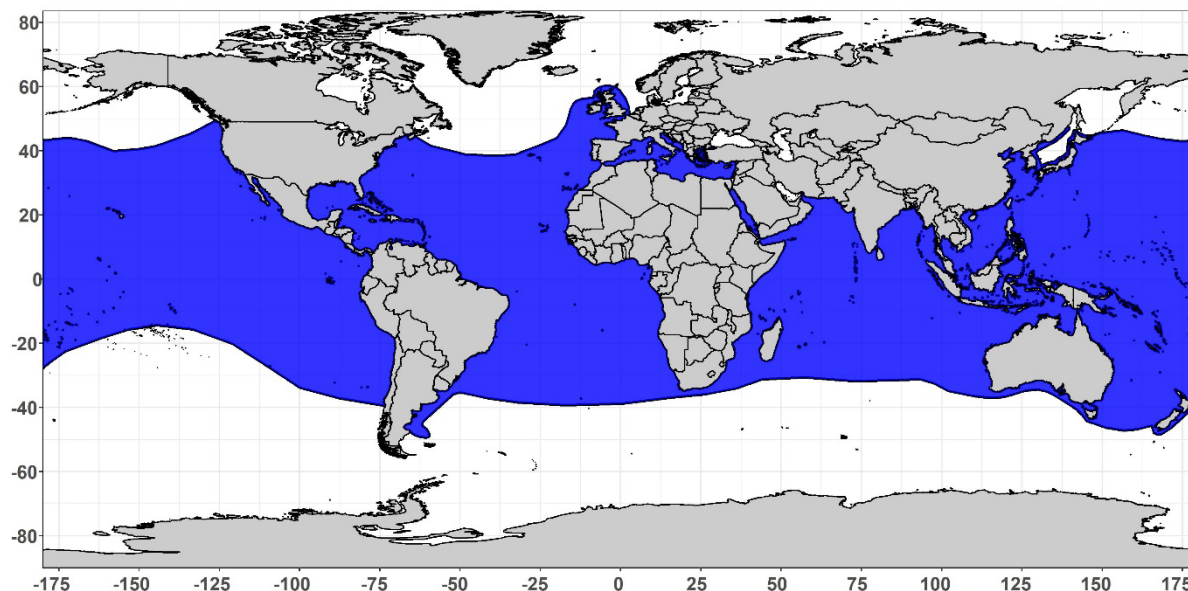


Figura 3. Mapa de distribución geográfica de *Isurus oxyrinchus*, tomado y modificado de UICN (IUCN SSC Shark Specialist Group 2018. *Isurus oxyrinchus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1).

3.b. Preferencias de hábitat

Es una especie epipelágica, que ocurre tanto en aguas tropicales como cálidas y templadas entre 5,2 y 31,7 °C con un rango de preferencia entre 17-27 °C, se encuentra desde aguas costeras poco profundas hasta océanos abiertos. Se distribuye desde la superficie hasta profundidades que alcanzan al menos los 1.064 m (Mucientes-Sandoval *et al.*, 2012; Mejuto *et al.*, 2013; Vaudo *et al.*, 2016; Santos *et al.*, 2018, 2021; Francis *et al.*, 2019; Gibson *et al.*, 2021).

Es un tiburón muy activo y altamente migratorio con registros de movimientos horizontales de varios miles de kilómetros, más de 9.000, durante períodos cortos (Mejuto *et al.*, 2013). Los estudios de marcado han demostrado que algunos tiburones realizan movimientos oceánicos de larga distancia, pero que tienden a permanecer dentro de regiones específicas de las cuencas oceánicas (Francis *et al.*, 2019). En muchos casos pasan una buena parte de su tiempo en las Zonas Económicas Exclusivas y en plataforma, presumiblemente debido a la alta productividad costera y el acceso a abundantes presas. Estos resultados desafían la visión convencional de que los marrajos dientusos son nómadas vagabundos y sugieren que para el manejo de esta especie se debe de considerar tanto la escala local como regional (Francis *et al.*, 2019; Santos *et al.*, 2021). Nadan desde la superficie hasta un rango de profundidad de alrededor de 900 m, con una profundidad media de 67 m, pasando la mayor parte del tiempo, tanto de día como de noche, en profundidades por encima de la termoclina 0-90 m (Casey y Kohler, 1992; Loefer *et al.*, 2005; Stevens *et al.*, 2010; Abascal *et al.*, 2011; Vaudo *et al.*, 2016; Santos *et al.*, 2018, 2021).

3.c. Migraciones

Es una especie altamente migratoria muy activa, con migraciones horizontales muy extensas. En base a los programas de marcado se observó que realiza grandes migraciones (Anón., 2021; Santos *et al.*, 2021). Se registró un tiburón que viajó ~25.550 km a través del océano Índico desde la Gran Bahía Australiana hasta un área al SE de Madagascar, durante un año y medio (Rogers *et al.*, 2015). Hasta donde sabemos, esta es la migración publicada más larga reportada para un marrajo dientuso. Las conclusiones sobre los movimientos horizontales parecen estar condicionadas en cierta medida por el esquema de marcado aplicado por cada programa o experimento de marcado (Gonzalez-Gonzalez *et al.*, 2017). Se han descrito migraciones y mezclas grandes y extensas de individuos, al menos en cada hemisferio del Atlántico, a partir de programas de marcado convencionales llevados a cabo durante varias décadas (Casey y Kolher, 1992; Kolher y Turner, 2019; Mejuto *et al.*, 2005).

Los datos de marcado convencional obtenidos en el Atlántico podrían indicar que la migración se limita a cada hemisferio o a sus proximidades, y en general no se aprecian migraciones transecuatoriales de gran escala, sólo se producen en áreas próximas a los límites ecuatoriales (Mejuto *et al.*, 2005). En relación al marcado electrónico, se han observado desplazamientos desde la zona ecuatorial hasta el Atlántico suroriental templado, a lo largo del continente africano, cruzando los dos hemisferios. Esto se observó en una hembra pequeña (185 cm FL) marcada en noviembre de 2017 y seguida durante un periodo de cuatro meses (Anón., 2018; Santos *et al.*, 2021). Si bien la mayoría de los datos de marcado no parece contradecir la asunción actual de la división de los stocks (stocks del Atlántico norte y sur, separados a los 5°N de latitud), existen algunos casos de individuos que traspasan estos límites y se debería generar más investigación al respecto (Santos *et al.*, 2021). Los datos de las marcas satelitales sugieren que el marrajo dientuso puede nadar rápido, aunque la tasa promedio estimada de movimientos horizontales es de alrededor de 27 km por día (Mejuto *et al.*, 2013).

En el golfo de México, utilizando marcas satelitales se observó a una hembra madura que demostró una alta fidelidad a esa región a lo largo de la plataforma continental durante la mayor parte del año, mientras que los machos maduros realizaron migraciones extensas a gran escala que atravesaron múltiples jurisdicciones de manejo, saliendo del golfo a fines del verano, principios de otoño y regresando a fines del otoño-principios del invierno cada año (Gibson *et al.*, 2021). Estos movimientos difirieron de los observados por Santos y colaboradores (2021) en el Atlántico noroeste, que no se acercaron a la región del golfo de México y siguieron movimientos generales orientados al norte hacia las aguas de la plataforma y el talud frente al este de los Estados Unidos a partir de fines del invierno. En otras áreas se ha observado una gran fidelidad al sitio como es el caso de la región sudoccidental del Atlántico frente a Uruguay y las costas sur de Brasil y norte de Argentina, probablemente debido a la gran cantidad de nutrientes producto de la confluencia de las masas de agua de la corriente cálida de Brasil y la corriente fría Malvinas / Falkland (Convergencia Subtropical) (Santos *et al.*, 2021).

4. Biología

4.a. Crecimiento

Son pocos los trabajos sobre edad y crecimiento del marrajo dientuso en aguas del Atlántico y aún hay vacíos en el conocimiento de estos parámetros. Los marrajos dientusos nacen con una talla aproximada de 60-70 cm TL, (Castro, 1983; Mollet *et al.*, 2000; Compagno, 2001) y crecen hasta alrededor de los 400 cm TL (Bigelow y Schroeder, 1948; Compagno *et al.*, 2005). Las estimaciones de edad para el Atlántico noroeste fueron obtenidas por Pratt y Casey (1983), aunque estas aún no han sido validadas. Para estas estimaciones se emplearon cuatro métodos; análisis temporales talla-mes, datos de marcado-recaptura, datos de frecuencias de talla, y recuento de bandas vertebrales. Basándose en la coherencia entre métodos, se asumió que cada año se formaban dos anillos de crecimiento en la zona central de las vértebras del marrajo dientuso, aunque Cailliet *et al.* (1983) sugerían que se formaba un anillo por año. Algunos estudios utilizan la hipótesis de una marca por año, mientras que otros suponen una deposición de dos bandas por año (por ejemplo, Bishop *et al.*, 2006; Semba *et al.*, 2009; Doño *et al.*, 2014). La teoría de la periodicidad bienal de bandas en lamniformes ha sido objeto de continuo debate, y está siendo nuevamente revisada empleando técnicas actualizadas y muestras de mayor tamaño, con énfasis en la obtención de la validación (Natanson, 2002). Estudios con marcas de radiocarbono en la banda de crecimiento vertebral de una muestra de *Isurus oxyrinchus* apoyaban la hipótesis de que se producen dos bandas por año (Campana *et al.*, 2002). Otros investigadores que también trabajaron con marcas de radiocarbono en individuos del Atlántico norte respaldan esta interpretación para los primeros años de crecimiento, pero entienden que la extrapolación del patrón de crecimiento temprano a edades más avanzadas no está respaldada por sus hallazgos (Ardizzone *et al.*, 2006).

Resultados sobre determinación de la edad, de Campana *et al.* (2005), indican que la especie crece con mayor lentitud de lo que previamente se había informado.

Los resultados del trabajo colaborativo del Grupo de especies de tiburones de ICCAT con respecto a la edad y crecimiento para el SMA en el Atlántico sur nos indican que la talla en el nacimiento estaría alrededor de los 63 cm (FL), con parámetros de crecimiento resultantes de $L_{inf} = 218,5$ cm FL, para los machos y $L_{inf} = 263,1$ cm FL, para las hembras. Estos resultados primarios parecen subestimar la talla asíntótica por lo cual, tanto los autores como el Grupo de especies de tiburones de ICCAT, no recomienda la utilización de estas curvas de crecimiento para el Atlántico sur (Anón., 2018; Rosa *et al.*, 2018).

Estudios sobre edad y crecimiento del marrajo dientuso en el océano Pacífico norte, capturado por buques palangreros de Japón (Semba, 2009), apoyan la hipótesis de un par de bandas por año, pero la curva de crecimiento resultante estaba a medio camino de la hipótesis existente (Takeuchi *et al.*, 2005). Wells *et al.* (2013), en el sur de California, con base a estudios de validación con oxitetraciclina, utilizando métodos directos e indirectos en su trabajo, indican un rápido crecimiento de los juveniles de marrajo dientuso con dos deposiciones anuales durante los primeros cinco años de vida. Posteriormente Kinney *et al.* (2016) infirieron que los machos de *I. oxyrinchus*, en el Pacífico nororiental (California), experimentan un crecimiento rápido y una deposición bianual de pares de bandas como juveniles, seguidos de un crecimiento más lento y deposición anual de pares de bandas como adultos. El punto exacto en el que puede ocurrir esta transición aún es incierto, pero probablemente sea después de los primeros cinco años y cerca de la edad de madurez sexual.

Cailliet y colaboradores (1983) estimaron la longevidad del marrajo dientuso en 45 años, aunque el individuo más viejo muestreado por Pratt y Casey (1983) tenía 17 años.

Tabla 1. Parámetros de crecimiento para el marrajo según el modelo de crecimiento de Von-Bertalanffy. L_{∞} : longitud máxima asíntótica (cm), k: coeficiente de crecimiento (años⁻¹), t_0 : edad teórica a talla 0 (años), L_0 : talla de nacimiento.

Parámetros de crecimiento			Área	Referencia	Sexo	Método
L_{∞}	k	t_0 / L_0				
302 (FL)	0,266	-1	Atlántico noroccidental	Pratt y Casey (1983)	Machos	Vertebras ²
345 (FL)	0,203	-1	Atlántico noroccidental	Pratt y Casey (1983)	Hembras	Vertebras ²
253,3(FL)	0,125	71,6 (FL)	Atlántico noroccidental	Natanson <i>et al.</i> (2006)	Machos	Vertebras ¹ / OTC
432,2(FL)	0,043	81,2 (FL)	Atlántico noroccidental	Natanson <i>et al.</i> (2006)	Hembras	Vertebras ¹ / OTC
416 (FL)	0,03	-6,18	Atlántico sudoccidental	Doño <i>et al.</i> (2014)	Machos	Vertebras ¹
580 (FL)	0,02	-7,52	Atlántico sudoccidental	Doño <i>et al.</i> (2014)	Hembras	Vertebras ¹
328,7 (FL)	0,08	-4,47	Atlántico sudoccidental y central	Barreto <i>et al.</i> (2016)	Machos	Vertebras ¹
407,6 (FL)	0,04	-7,08	Atlántico sudoccidental y central	Barreto <i>et al.</i> (2016)	Hembras	Vertebras ¹
340,2 (FL)	0,14	-2,75	Atlántico sudoccidental y central	Barreto <i>et al.</i> (2016)	Machos	Vertebras ²
441,6 (FL)	0,07	-3,98	Atlántico sudoccidental y central	Barreto <i>et al.</i> (2016)	Hembras	Vertebras ²
291,5 (FL)	0,2	-2,38	Atlántico sudoccidental y central	Barreto <i>et al.</i> (2016)	Machos	Vertebras ³
309,8 (FL)	0,13	-3,27	Atlántico sudoccidental y central	Barreto <i>et al.</i> (2016)	Hembras	Vertebras ³
350,6 (FL)	0,064	-3,1	Atlántico	Courtney <i>et al.</i> (2017)	Hembras	Promedio estimado
241,8 (FL)	0,136	-2,2	Atlántico	Courtney <i>et al.</i> (2017)	Machos	Promedio estimado
298 (FL)	0,07	-3,75	Pacífico noreste	Cailliet y Bedford (1983)	Ambos	Vertebras ¹
267 (FL)	0,31	-0,95	Pacífico suroccidental	Chan (2001)	Machos	Vertebras ²
349 (FL)	0,15	-1,97	Pacífico suroccidental	Chan (2001)	Hembras	Vertebras ²
321,8 (FL)	0,04	-6,07	Pacífico noroccidental	Hsu (2003)	Machos	Vertebras ¹
403,6 (FL)	0,04	-5,27	Pacífico noroccidental	Hsu (2003)	Hembras	Vertebras ¹
411 (TL)	0,05	-4,7	Pacífico nororiental	Ribot-Carballal <i>et al.</i> (2005)	Ambos	Vertebras ¹
302,2 (FL)	0,05	-9,04	Pacífico suroccidental	Bishop <i>et al.</i> (2006)	Machos	Vertebras ¹
820,1 (FL)	0,01	-11,3	Pacífico suroccidental	Bishop <i>et al.</i> (2006)	Hembras	Vertebras ¹
325,3 (TL)	0,076	-3,18	Pacífico sur	Cerna y Licandeo (2009)	Hembras	Vertebras ¹
296,6 (TL)	0,087	-3,58	Pacífico sur	Cerna y Licandeo (2009)	Machos	Vertebras ¹
231 (PCL)	0,16	59,7 (PCL)*	Pacífico noroccidental y central	Semba <i>et al.</i> (2009)	Machos	Vertebras ¹
308 (PCL)	0,09	59,7 (PCL)*	Pacífico noroccidental y central	Semba <i>et al.</i> (2009)	Hembras	Vertebras ¹
285 (FL)	0,113	90,4 (FL)	Indico suroccidental	Groeneveld <i>et al.</i> (2014)	Ambos	Vertebras ¹
267,6 (CFL)	0,123	-2,487	Indico sur	Liu <i>et al.</i> (2018)	Ambos	Vertebras ¹

FL: longitud a la horquilla; TL: longitud total; CFL: longitud a la horquilla en curva; PCL: longitud precaudal; *: Se utilizó una versión modificada de Von-Bertalanffy con la talla de nacimiento fijada en 59,7 cm PCL. ¹Un par de bandas de crecimiento por año; ²Dos pares de bandas de crecimiento por año; ³Dos pares de bandas de crecimiento por año en los primeros 5 años, un par de bandas durante los siguientes años.

4.b. Relación talla-peso

En la **Tabla 2** se muestran las relaciones peso-talla, peso-peso y talla-talla publicadas para distintas áreas de los océanos del mundo.

Tabla 2. Relaciones peso-talla, peso-peso y talla-talla publicadas para *Isurus oxyrinchus*.

Ecuación	N	Rango (cm)	Área	Referencia
$RW = 5,243 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,1407}$	2081	65-338 (FL)	Atlántico noroeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
$W = 7,2999 \times (TL)^{3,224}$	63		Atlántico noroeste	Mollet <i>et al.</i> (2000)
$W = 6,824 \times (TL)^{3,137}$	64		Atlántico sur	Mollet <i>et al.</i> (2000)
$DW = 2,808 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,202}$	17	70-175 (FL)	Atlántico noreste	García-Cortes y Mejuto (2002)
$DW = 1,222 \times 10^{-5} \times (FL)^{3,895}$	166	95-250 (FL)	Atlántico Tropical este	García-Cortes y Mejuto (2002)
$DW = 2,52 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,76}$	22	120-185 (FL)	Atlántico Tropical central	García-Cortes y Mejuto (2002)
$DW = 3,114 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,724}$	97	95-240 (FL)	Atlántico sudoccidental	García-Cortes y Mejuto (2002)
$W = 5,2432 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,1407}$			Atlántico	Courtney <i>et al.</i> (2017)
$GW = 1 \times 10^{-5} \times (TCL)^{2,517}$	170	84-273 (CFL)	Indico	Liu <i>et al.</i> (2018)
$RW = 1,1527 \times (GW)$	34		Atlántico sur	Mejuto <i>et al.</i> (2008)
$RW = 1,4369 \times (DW)$	34		Atlántico sur	Mejuto <i>et al.</i> (2008)
$GW = 0,8674 \times (RW)$	34		Atlántico sur	Mejuto <i>et al.</i> (2008)
$DW = -0,760 + 0,7093 \times (RW)$	34		Atlántico sur	Mejuto <i>et al.</i> (2008)
$DW = -0,7573 + 0,8176 \times (GW)$	34		Atlántico sur	Mejuto <i>et al.</i> (2008)
$FL = 0,9286 \times (TL) - 1,7101$	199		Atlántico noroccidental	Kohler <i>et al.</i> (1995)
$TL = 1,127 \times (FL)$	1020	88-264 (TL)	Atlántico sur	Mas <i>et al.</i> (2014)
$TL = 1,239 \times (PCL) + 2,651$	1021	87-264 (TL)	Atlántico sur	Mas <i>et al.</i> (2014)
$FL = 1,069 \times (PCL) + 5,292$	1369	70-270 (TL)	Atlántico sur	Mas <i>et al.</i> (2014)
$PCL = 2,04 \times (DL) + 12,1$ (machos)	55		Pacífico	Semba <i>et al.</i> (2009)
$PCL = 2,18 \times (DL) + 7,79$ (hembras)	76		Pacífico	Semba <i>et al.</i> (2009)
$PCL = 0,84 \times (TL) - 2,13$	131		Pacífico	Semba <i>et al.</i> (2009)
$PCL = 0,91 \times (FL) - 0,95$	130		Pacífico	Semba <i>et al.</i> (2009)
$FL = 0,913 \times (TL) - 0,397$			Pacífico norte	NOAA-SWFSC
$PCL = 0,816 \times (TL) + 0,784$	1240		Pacífico noroccidental	Joung y Hsu (2005)
$FL = 0,89 \times (TL) + 0,952$	1236		Pacífico noroccidental	Joung y Hsu (2005)

RW: peso sin cabeza, vísceras y agallas; TW: peso total; DW: peso sin vísceras; GW: peso sin vísceras ni agallas; FL: largo horquilla; DL: distancia entre el origen de la primera aleta dorsal y el de la segunda aleta dorsal; TL: longitud total; TCL: longitud total en curva; PCL: longitud pedúnculo caudal

4.c. Reproducción

En relación a la reproducción se conocen algunos aspectos como el tamaño de madurez, tamaño al nacer y tamaño de la camada en varias áreas. Los resultados sugieren que existe un dimorfismo sexual en relación al tamaño, siendo las hembras más grandes que los machos. En el océano Atlántico las hembras dan a luz desde el invierno hasta la primavera en camadas de 4 a 26 embriones con longitudes totales de 65 a 75 cm (TL) (Pratt y Casey, 1983) y entre 70 a 80 cm (TL) en el océano Pacífico (Stevens, 1983; Duffy y Francis, 2001; Joung y Hsu, 2005; Semba *et al.*, 2011), aunque Duffy y Francis (2001) observaron individuos realizando el parto en verano. Por el contrario, hay relativamente poca información sobre el período de apareamiento (Joung y Hsu, 2005; Semba *et al.*, 2011) y una variación muy grande en los períodos de gestación estimados, desde 9 meses (Semba *et al.*, 2011) a 25 meses (Joung y Hsu, 2005). Como no se han aclarado los detalles del período de reposo, se sigue sin llegar a un consenso sobre el ciclo reproductivo, si el mismo se realiza en dos años (Semba *et al.*, 2011) o tres (Mollet *et al.*, 2000; Joung y Hsu, 2005). La dificultad en el estudio de los rasgos reproductivos, especialmente para el período de gestación, reposo y apareamiento, se deriva del escaso registro de hembras adultas a nivel mundial. Sin embargo, tanto en el mar Caribe como en el Atlántico norte se han capturado individuos con tallas entre 52 (FL) y 57 cm (TL), lo cual podría indicar una talla de nacimiento menor a la reportada (Rosa *et al.*, 2018; Tagliafico *et al.*, 2021).

En el caso del Atlántico norte los individuos fueron capturados a lo largo de varios meses, entre marzo y septiembre.

Parición y cría

Es un tiburón vivíparo aplacentario con oofagia (forma de canibalismo intrauterino donde los embriones en el útero se alimentan de otros huevos producidos por la madre) (Snelson *et al.*, 2008). Un análisis temporal del índice de ensanchamiento del útero, y del índice gonadosomático de hembras preñadas y posparto, indican un período de gestación de 15 a 18 meses (Mollet *et al.*, 2000, 2002). Las pariciones generalmente ocurren desde fines de invierno a primavera en ambos hemisferios, pudiendo extenderse hasta el verano. El ciclo reproductivo podría en tal caso ser de tres años (Duffy y Francis, 2001).

Madurez

Se han sugerido diferencias geográficas en el tamaño de madurez para ambos sexos (Semba y Yokawa, 2014). La talla media de madurez (50 %) estimada para el Atlántico norte en machos es de 182 cm (173-187, FL) y de 280 cm (263-291, FL) para las hembras (Maia *et al.*, 2006, Natanson *et al.*, 2020). Esta talla es superior a la estimada en las hembras en el hemisferio sur (252 cm FL) (Mollet *et al.*, 2000). Mas *et al.* (2017) estimaron tallas menores de madurez (50 %) para los machos del Atlántico sur (166 cm TL). Francis y Duffy (2005) reportaron para el Pacífico, Nueva Zelanda una talla de madurez (TL) para machos de 197-202 cm y para hembras de 301-312 cm. Stillwell (1990) sugería que los marrajos dientusos machos alcanzaban el tamaño adulto a los 4,5 años, y las hembras a los 7 años. Datos más recientes observados en Nueva Zelanda, así como en el Atlántico sur y norte, sugieren que los machos son maduros a la edad de 7-8 años y las hembras a la edad de 12-19 años (Campana *et al.*, 2005; Bishop *et al.*, 2006; Natanson *et al.*, 2006; Doño *et al.*, 2014; Barreto *et al.*, 2016).

Fecundidad

Los tamaños de la camada varían generalmente entre 4 y 25 crías, con un máximo de 30, estando esto relacionado con el tamaño de la hembra (Mollet *et al.*, 2000, 2002; Compagno *et al.*, 2005; Mejuto *et al.*, 2013).

Proporción de sexos

Con datos obtenidos a partir de estudios de marcado en el Atlántico noroeste, se encontró una proporción de sexos 1:1. Sin embargo, esta proporción cambia con la talla a partir de los 240 cm (FL), donde se observa un predominio de las hembras (Casey y Kohler, 1992). En cambio, según reportaron Mejuto y Garcés (1984) para el Atlántico noreste, en el área comprendida entre España y las islas Azores, la proporción de sexos para el marrajo dientuso muestra un porcentaje mayor de machos con tallas superiores a 200 cm FL (proporción 1:0,4). En el Mediterráneo occidental, la proporción de sexos se aproxima a 1:0,9, con un ligero predominio de las hembras (De la Serna *et al.*, 2002). La información sobre adultos superiores a los 240 cm FL es escasa, pero desde el Atlántico oeste (Casey y Kohler, 1992), y el Atlántico este (Mejuto, 1984), han informado de algunos ejemplares que superaban esta talla.

Esta especie se segrega por tallas y sexos varias veces a lo largo de su historia de vida (juveniles, hembras y machos adultos) (Kohler *et al.*, 2002).

4.d. Dieta

El marrajo dientuso es un predador oportunista y generalista con hábitos similares al tiburón blanco (Maia *et al.*, 2006).

En el Atlántico noroeste y Australia se alimenta principalmente de peces óseos y cefalópodos (Stillwell y Kohler, 1982; Stevens, 1984), mientras que, en Natal, Sudáfrica, la principal presa fueron otros elasmobranquios (Cliff *et al.*, 1990). Los cefalópodos constituyen una presa importante, e incluyen una variedad de calamares, tanto el *Loligo*, en algunas áreas como el Pacífico nororiental, como el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) constituyen un ítem importante de la dieta del marrajo dientuso (Vetter *et al.*, 2008). Otros alimentos los constituyen las tortugas marinas, mamíferos marinos, e invertebrados (Storai *et al.*, 2001; Lyons *et al.*, 2015; Porsmoguer *et al.*, 2015). Maia y colaboradores (2006) en un estudio en base a individuos entre 64-290 cm (FL), en el Atlántico norte encontraron que los teleósteos eran el componente principal de la dieta, que se encuentran en el 87 % de los estómagos y representan más del 90 % del contenido en peso. Los crustáceos y cefalópodos también fueron relativamente importantes en la dieta de esta especie, mientras que otros elasmobranquios solo estuvieron presentes en porcentajes más bajos. En el Atlántico noroeste, la anchoa de banco (*Pomatomus saltatrix*) constituye el alimento más importante, y supone alrededor del 78 % de la dieta (Stillwell y Kohler, 1982). Análisis de isótopos estables en los tejidos han evidenciado un desplazamiento de la dieta del marrajo dientuso, desde los cefalópodos a la anchoa de banco en primavera (MacNeil, 2005). En otros estudios se observó que la anchoa de banco sigue siendo el principal ítem alimenticio del marrajo dientuso, consumiendo diariamente un 4,6 % de su peso corporal para poder cumplir con la demanda energética. En base a esto, se calculó que en promedio un marrajo dientuso consume anualmente 500 kg de esta especie (Wood *et al.*, 2009). Esto fue corroborado por otros trabajos donde

los teleósteos representaban el 82,4 % de las presas consumidas por el marrajo dientuso en el Atlántico noreste (Porsmoguer *et al.*, 2014). Todas estas presas son mucho menores, sin embargo, Stillwell (1990) sugería que los grandes marrajos prefieren presas grandes, casi de su mismo tamaño, siendo el pez espada (*Xiphias gladius*) una presa común para los grandes marrajos en el Atlántico noroeste.

En el Atlántico suroccidental, al sur de Brasil, análisis de contenidos estomacales de marrajo dientuso mostraron que en la dieta predominaban peces óseos como *Brama brama* y *Lepidocybium flavobrunneum* (Vaske-Junior y Rincon-Filho, 1998). Otros trabajos en la misma zona, sudeste sur de Brasil, identificaron 144 ítems alimentarios, que pertenecían a 11 taxones. Tras realizar los cálculos, se halló que la categoría alimentaria más importante eran los peces teleósteos, seguidos por los moluscos cefalópodos. Los crustáceos y otros grupos fueron de escasa importancia en la dieta (Gorni *et al.*, 2012).

4.e. Fisiología

Esta especie es endotérmica, y mantiene temperaturas más altas que las de las aguas que la rodean, en la musculatura, cerebro, ojos y vísceras con un sistema vascular de intercambiadores de calor contracorriente, red de mirabilis (Carey y Teal, 1969; Carey *et al.*, 1981, 1985; Carey, 1982; Block y Carey, 1985). Los músculos del cuerpo podrían tener entre 1 °C y 10 °C por encima de la temperatura ambiente, dependiendo del agua, lo que lo convierte en uno de los peces más activos y poderosos y probablemente el tiburón más rápido, en tanto que el estómago podría estar entre 6 °C y 8 °C por encima del ambiente (Carey *et al.*, 1981). Existe una fuerte similitud en los mecanismos utilizados para regular la transferencia de calor entre los atunes y el marrajo dientuso (Bernal *et al.*, 2001). Por otra parte, el marrajo dientuso tiene una mayor actividad de las enzimas digestivas que otros tiburones lo que debería dar como resultado tasas más altas de procesamiento de alimentos y pueden representar una ventaja selectiva para la especie junto con la endotermia visceral (Newton *et al.*, 2015).

En el marrajo dientuso el mesencéfalo se encuentra agrandado, representa aproximadamente el 23 % de su cerebro. Esta hipertrofia del mesencéfalo se ha atribuido a la importancia de la visión y su efecto en la búsqueda de alimento (Yopak *et al.*, 2007).

4.f. Mortalidad

La mortalidad natural (M) es un parámetro cuya estimación directa es extremadamente rara para los tiburones. Se puede inferir a partir de la información del ciclo de vida, utilizando relaciones derivadas de la longevidad, crecimiento o tamaño. Los métodos comunes se basan en la determinación de la edad y se calculan a partir de la longevidad teórica, las relaciones de talla por edad y peso por edad, y / o parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy. Estas estimaciones son sensibles al nivel de incertidumbre en la determinación de la edad para los elasmobranquios, donde la longevidad específicamente puede subestimarse sistemáticamente. La subestimación de la edad máxima da como resultado una sobreestimación de M a partir de los métodos basados en el historial de vida. Las estimaciones de M basadas en el ciclo de vida de los tiburones pelágicos son muy bajas en comparación con otras especies de peces lo que sugiere que los eventos de mortalidad natural son raros (Bowlby *et al.*, 2021). A partir del modelo de mezcla de supervivencia y un posible único evento de mortalidad natural Bowlby *et al.* (2021) estimaron con información de transmisores satelitales la probabilidad de M en el marrajo dientuso del Atlántico norte. Para la tasa estimada ($M = 0,101$) se espera que aproximadamente el 1,5 % de la población viva hasta la edad máxima (41 años) de longevidad del marrajo dientuso, esta estimación se encuentra dentro del rango esperado de longevidad de 20 a 52 años observada en otros estudios (Bowlby *et al.*, 2021). Por otra parte, el valor de M obtenido por Bowlby *et al.* (2021) se encuentra dentro del rango de valores estimado por los métodos basados en longevidad y crecimiento (0,068-0,318) para machos y hembras combinados, lo que da crédito a los valores de mortalidad natural que se utilizan actualmente en la evaluación de poblaciones por parte de ICCAT.

Se tienen algunos registros de mortalidad natural asociada a la depredación por orcas en Nueva Zelanda (Visser *et al.*, 2000) y al tiburón blanco (Fergusson *et al.*, 2000).

5. Biología de pesquerías

5.a. Poblaciones/estructura de stock

Casey y Kohler (1992) sugirieron que la distribución central de los marrajos dientusos en el Atlántico noroeste está entre 20-40°N y limita con la corriente del Golfo en el oeste y la cordillera del Atlántico medio en el este, con una hipótesis de que los marrajos del Atlántico noroeste forman una población o stock aparte de los del Atlántico noreste. En el Atlántico nororiental se presume que el estrecho de Gibraltar podría ser una zona de cría (Buencuerpo *et al.*, 1998; Tudela *et al.*, 2005). El área entre 17° y 35°S frente a la costa de Brasil parece ser un área de nacimiento, crecimiento y apareamiento en el Atlántico suroeste (Amorim *et al.*, 1998). Coelho y

colaboradores (2018) amplía las observaciones previas, ya que toda el área templada del Atlántico norte y central parece ser un área de juveniles de la especie, especialmente las áreas más cercanas a las aguas de la plataforma continental e insular. En el Atlántico sur, las áreas sureste y suroeste también parecen ser áreas de cría de la especie debido a la gran proporción de juveniles.

Heist *et al.* (1996) y Heist (2008), realizaron estudios de genética de poblaciones en base a muestras de ADN mitocondrial de individuos del Atlántico norte, sur y Pacífico. Sus resultados no apoyan la presencia de diferentes stocks genéticos, aunque la población del Atlántico norte parece estar separada de la del Atlántico sur.

Los trabajos de Schrey y Heist (2003) con microsatélites no proporcionan una sólida evidencia de la estructura de la población o la existencia de unidades de ordenación independientes para el marrajo dientuso. Por lo tanto, los datos de microsatélites no respaldan la necesidad de una ordenación independiente de las poblaciones de esta especie. Trabajos más recientes llevados a delante en el marco de las actividades colaborativas entre científicos de ICCAT del grupo de tiburones, concuerdan con los hallazgos de Heist (2008) y no observan diferencias en la estructura genética de los ejemplares obtenidos en el Atlántico, salvo algunas encontradas en los individuos obtenidos frente a las costas de Uruguay en el Atlántico sudoccidental. A efectos de valorar de mejor forma estas diferencias se está trabajando con técnicas de secuenciación de segunda generación para analizar el ADN mitocondrial y mejorar la información que permita una definición más estricta de los stocks de esta especie en el océano Atlántico. La principal incertidumbre está relacionada con las diferencias entre el Atlántico sureste y suroeste, especialmente en lo que concierne a las diferencias en las muestras uruguayas, para lo cual se ha manejado la posibilidad de integrar muestras del Pacífico suroriental (por ejemplo, Chile) para ver si hay algún tipo de relación con el Atlántico suroeste (Anón., 2018).

Schrey y Heist (2003) concluyeron que las hembras son probablemente más filopátricas en función de las diferencias halladas en el ADNmt heredado por la madre y que los machos se dispersan más ampliamente sobre la base de una diferenciación débil en los marcadores de ADN nuclear. Aunque la evidencia no es completamente concluyente para el marrajo dientuso, se ha reportado este tipo de dispersión sesgada por sexo para otras especies de tiburones (Campana *et al.*, 2006) y se ha visto como los machos muchas veces se desplazan más que las hembras (ver 3.c. Migraciones).

En la estructura por tallas del Atlántico norte se observa una tendencia a tamaños más pequeños en las áreas del norte (por ejemplo, ICES y NAFO), tamaños ligeramente más grandes en las áreas más tropicales del Atlántico centro-occidental, y especímenes más grandes en la región del Atlántico suroeste (Santos *et al.*, 2013).

5.b. Descripción de las pesquerías: captura y esfuerzo

El marrajo dientuso constituye una parte importante de la captura fortuita de las pesquerías de palangre, que persiguen túnidos, marlines y pez espada. Se captura con distintos artes en el océano Atlántico, golfo de México y el Caribe y mar Mediterráneo, incluyendo cerco, redes de enmalle, líneas de mano, caña y carrete, redes de arrastre, curricán y arpones, pero principalmente se captura en las pesquerías de palangre pelágicas de deriva.

También es capturado en pesquerías recreativas en algunos países como Canadá, Reino Unido, Irlanda, México, Francia y Estados Unidos, en este último la captura de tiburones se ha incrementado en los últimos años, incluyendo al marrajo sardinero (Anón., 2005; Babcock, 2013). Es la segunda especie más importante de tiburones, en volumen, capturada de forma fortuita en las pesquerías de atunes en el área de ICCAT (Rosa *et al.* 2018).

Las actualizaciones recientes aportadas a la Tarea 1 de ICCAT (reconstrucción y recuperación de varias series de captura) de las tres especies principales de tiburones (SMA, BSH y POR), en particular para las tres últimas décadas, han mejorado los conocimientos del Grupo de tiburones de ICCAT en cuanto a la magnitud del impacto de la actividad pesquera en la zona del Convenio sobre los stocks de estas tres especies. Queda mucho para completar este proceso de reconstrucción de la captura histórica, particularmente del periodo (1950 a 1990). Por otra parte, es escaso el conocimiento del nivel de descartes del marrajo dientuso y las estimaciones sobre la condición de los individuos en su liberación (vivos o muertos). Los desembarques anuales nominales reportados por ICCAT alcanzaron 4.171 t en 2019. El promedio de desembarques estimados desde 1990 a 2019 se cifra en 5.975 t (**Figura 4**).

Durante el año 2019, seis partes contratantes de ICCAT desembarcaron el 97 % de los marrajos dientusos del Atlántico norte (UE-España, UE-Portugal, Marruecos, Canadá, Estados Unidos y Senegal) y cinco partes contratantes desembarcaron el 97 % del Atlántico sur (UE-España, Brasil, UE-Portugal, Japón y Sudáfrica) (Anón., 2021).

En los últimos años, principalmente como consecuencia de cambios en el mercado ha aumentado la demanda y el valor de los productos de tiburón y consecuentemente se han registrado mayores capturas de tiburones pelágicos en la zona del Convenio de ICCAT.

Los datos de capturan indican que los especímenes más pequeños se encuentran principalmente en aguas más templadas del Atlántico norte y sur, mientras que los especímenes más grandes se capturan más en las regiones tropicales y ecuatoriales. Esto es similar a los patrones encontrados para otros tiburones pelágicos, como por ejemplo el tiburón azul (Coelho *et al.*, 2018).

La mayoría de las capturas de marrajo dientuso del Atlántico norte son desembarcadas por la flota de la Unión Europea (UE), siendo los barcos españoles los que registran la mayor cantidad de desembarques, seguidos por los barcos de Portugal. Alrededor del 9 % de las capturas del Atlántico norte se atribuyen a buques con pabellón de los Estados Unidos (EE. UU.) (Rosello *et al.*, 2021). Algunas flotas como la portuguesa suelen desplegar un palangre de deriva pelágico para pescar principalmente el pez espada (*Xiphias gladius*). Aun así, esta es una pesquería de especies múltiples, donde se capturan con frecuencia algunos otros peces óseos, así como tiburones pelágicos (principalmente el tiburón azul *Prionace glauca* y el marrajo dientuso) (Santos *et al.*, 2013). En el área del Atlántico norte, esta pesquería comenzó a desarrollarse principalmente después de 1986, mientras que en el Atlántico sur ganó importancia a partir de 1989 (Santos *et al.* 2002).

En los últimos años, la disminución de las capturas de pez espada se ha visto compensada por la adopción por parte de algunas flotas de adaptaciones operativas para capturar de forma oportunista a los tiburones pelágicos, para los que ha habido condiciones de mercado favorables (Rosello *et al.*, 2021).

Las capturas en el área Atlántica, al sur de Marruecos, como en todas las pesquerías, se realizan generalmente de forma incidental, aunque parecería que existen momentos en los cuales la pesquería se orienta a su captura. Esta pesquería se efectúa sobre una parte de la población constituida mayoritariamente por juveniles dominada por tallas entre 135-200 cm, que representan el 90 % de las capturas (Baibbat *et al.*, 2017).

En el mar Mediterráneo el marrajo dientuso es capturado en las pesquerías de pez espada de forma incidental y se cuenta entre los más abundantes después del tiburón azul (Megalofonou *et al.*, 2005).

Desde su inclusión en 2019 en el Apéndice II de la CITES, se estima que los descartes pueden haberse incrementado (Santos *et al.*, 2021).

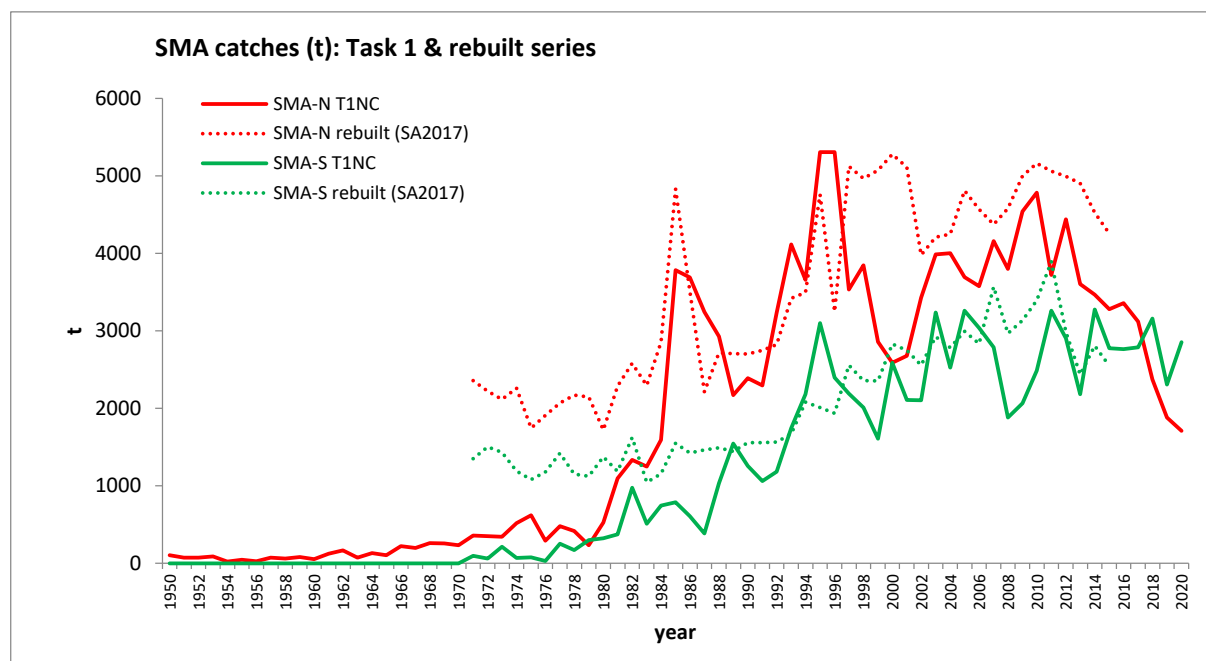


Figura 4. Capturas totales (t, desembarcos y descartes muertos) por stock y año. Capturas nominales de Tarea 1 de ICCAT (T1NC, líneas continuas) y reconstrucción histórica utilizada en la evaluación de 2017 (SA2017, líneas punteadas).

5.c. Estado de los stocks

Desde la evaluación en el año 2012, se han hecho progresos considerables en la integración de nuevas fuentes de datos (datos de talla por sexo) y en los enfoques de modelación (estructura del modelo). Se ha explorado la incertidumbre en las entradas de datos y en la configuración del modelo mediante análisis de sensibilidad.

En la evaluación de 2019, para el stock del Atlántico norte, los escenarios estimaban que el mismo estaba sobrepescado ($B_{2015}/B_{RMS} = 0,57$ a $0,85$) y que se estaba produciendo sobrepesca ($H_{2015}/H_{RMS} = 1,93$ a $4,37$). La probabilidad de que el stock esté sobrepescado y experimentando sobrepesca es del 82,1 al 99,9 % de acuerdo a los diferentes modelos. Las estimaciones obtenidas con el ensayo final del modelo de Stock Síntesis (SS3) indicaban que el stock estaba probablemente sobrepescado ($SSF_{2015}/SSF_{RMS} = 0,95$, donde SSF es la fecundidad del stock reproductor) y que se estaba produciendo sobrepesca ($F_{2015}/F_{RMS} = 4,38$, $CV = 0,11$) con una probabilidad del 56,1 % de estar sobrepescado y experimentando sobrepesca. La probabilidad combinada de todos los modelos de estar sobrepescado mientras sigue experimentando sobrepesca era del 90 %. Los resultados obtenidos en esta evaluación no son comparables con los obtenidos en la última evaluación de 2012, porque los datos de entrada y las estructuras de los modelos han cambiado. Las series temporales de captura son diferentes (comienzan en 1950) y se derivaron utilizando diferentes supuestos, cambiaron algunos de los datos biológicos usados en el modelo y ahora son específicos del sexo y se dispone de datos de composición por tallas adicionales. Además, en 2012 solo se utilizaron el modelo de producción y un modelo de producción estructurado por edad sin captura. La evaluación del 2019 representa una importante mejora en la comprensión del estado del stock del Atlántico norte.

Los modelos de producción en el sur tenían dificultades a la hora de ajustar las tendencias ascendentes en las series de CPUE combinadas con capturas crecientes. Los resultados obtenidos a partir de estos modelos para esta región eran improbables, ya que existe un conflicto entre los datos y los supuestos del modelo.

Para el stock del Atlántico sur, los resultados de los modelos combinados indicaron un 19 % de probabilidades de que el stock esté tanto sobrepescado como experimentando sobrepesca. Los resultados sobre el estado del stock del Atlántico sur fueron muy inciertos, hubo muchas diferencias entre modelos y en los diferentes escenarios de cada modelo. A pesar de esta incertidumbre, no hay que descartar que, en años recientes, el stock podría haber estado en B_{RMS} , o incluso por debajo, y que la mortalidad por pesca estaba haya superado el F_{RMS} (Anónimo 2020).

Para el océano Atlántico, Cortés y colaboradores (2015) realizaron una evaluación de riesgo ecológico que consideró al marrajo dientuso como una de las especies más susceptibles a las pesquerías de palangre pelágico. También estuvo entre las cinco especies más vulnerables debido a su alta susceptibilidad y baja productividad (Cortés *et al.*, 2015).

Desde su inclusión en 2019 en el Apéndice II de la CITES, esta especie ha tenido mayor atención por parte de las OROP, así como de la comunidad internacional, sobre la condición de sus poblaciones y los diferentes aspectos que hacen a su conservación.

5.d. Relación con el ambiente

El marrajo dientuso, como predador tope y gran migrador oceánico puede ser utilizado como centinela ambiental, ya que es posible detectar diferentes contaminantes químicos de las familias de contaminantes orgánicos persistentes (COP), desde compuestos policlorados, compuestos perfluorados y diferentes trazas y metales pesados. Uno de los más estudiados y regulados ha sido el mercurio que se deposita en el mar, proveniente mayoritariamente de las emanaciones de las industrias de energía de carbón de incineración de residuos, así como de la minería. Su capacidad de transporte hace que puedan encontrarse en áreas muy lejanas a su producción. Una vez depositado en el agua, las bacterias pueden convertir al mercurio (Hg) en metilmercurio (CH_3Hg), amplificando su riesgo ya que en este estado es factible de ser absorbido a través de las membranas y acumularse en los tejidos. De esta manera se produce una biomagnificación del Hg en la cadena trófica generando importantes niveles de este en el músculo de algunos predadores topes como el marrajo dientuso, aumentando con el tamaño y peso de los individuos (Alves *et al.*, 2016; Biton-Porsmoguer *et al.*, 2018).

6. Bibliografía

- Abascal F. J., Quintans M., Ramos-Cartelle A., Mejuto J. 2011. Movements and environmental preferences of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the southeastern Pacific Ocean. *Marine Biology*, 158(5), 1175–1184. doi:10.1007/s00227-011-1639-1
- Alves L. M. F., Nunes M., Marchand P., Le Bizec B., Mendes S., Correia J. P. S., Novais, S. C. (2016). Blue sharks (*Prionace glauca*) as bioindicators of pollution and health in the Atlantic Ocean: Contamination levels and biochemical stress responses. *Science of The Total Environment*, 563-564, 282–292. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.04.
- Amorim A. F., Arfelli C. A., Fagundes L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off southern Brazil during 1974–97: an overview. *Marine and Freshwater Research*, 49(7), 621. doi:10.1071/mf97111
- Anon. 2005. Report of the 2004 Intersessional Meeting of the ICCAT Subcommittee on By-catches: shark stock assessment. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 58(3): 799-890.
- Anon. 2018. ICCAT Report of the 2018 Intersessional meeting of the Sharks Species Group. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 75(3): 357-434 (Madrid, Spain, 2-6 July 2018)
- Anon., 2020. Report of the 2019 shortfin mako shark stock assessment update meeting (Madrid, Spain 20-24 May 2019) *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 76(10): 1-77 (2020)
- Anon., 2021. Informe del Periodo Bienal, 2020-21, Iª Parte, Vol. 2, 382 pp
- Ardizzone D., Cailliet G.M., Natanson L.J., Andrews A.H., Kerr L.A., Brown T.A. 2006. Application of bomb radiocarbon chronologies to shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) age validation *Environ Biol Fish* (2006) 77:355–366
- Babcock E. 2013 Updated index of abundance for shortfin mako sharks from the U.S. marine recreational fisheries statistics survey. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 69(4): 1639-1646
- Baibbat S.A., Abid N., Malouli M.I. 2017. Catch rate and size frequency of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) caught as by-catch by the swordfish longline fishery south of the Moroccan Atlantic coast. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 74(4): 1867-1872
- Barreto R.R., De Farias W.K.T., Andrade H., Santana F.M., Lessa R. 2016. Age, Growth and Spatial Distribution of the Life Stages of the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) Caught in the Western and Central Atlantic. *PLoS ONE* 11(4): e0153062. doi:10.1371/journal.pone.0153062
- Bernal D., Sepulveda C., Graham J.B. 2001. Water-tunnel studies of heat balance in swimming mako sharks. *The Journal of Experimental Biology* 204, 4043–4054
- Bigelow, H. B and Schroeder, W.C. 1948. Sharks. In: *Fishes of the western North Atlantic*. Mem. Sears Found. Mar. Res., Yale Univ., No. 1 (Pt. 1): 59-546.
- Bishop, S. D. H., Francis, M. P., Duffy, C. and Montgomery, J. C., 2006. Age, growth, maturity, longevity and natural mortality of the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand waters. *Marine and Freshwater Research* 57, 143–154.
- Biton-Porsmoguer S., Bănarú D., Boudouresque C. F., Dekeyser I., Bouchoucha M., Marco Miralles F., Lebreton B., Goillou G. Harmelin-Vivien M. 2018. Mercury in blue shark (*Prionace glauca*) and shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) from north-eastern Atlantic: Implication for fishery management. *Marine Pollution Bulletin*, 127, pp.131-138.
- Block, B. A. & Carey, F.G. 1985. Warm brain and eye temperatures in sharks. *J. Comp. Physiol. B*, 156: 229-236, figs 1-5.
- Bowlby H.D., Benoît H.P., Joyce W., Sulikowski J., Coelho R., Domingo A., Cortés E., Hazin F., Macias D., Biais G., Santos C., Anderson B. 2021. Beyond Post-release Mortality: Inferences on Recovery Periods and Natural Mortality from Electronic Tagging Data for Discarded Lamnid Sharks. *Front. Mar. Sci.* 8:619190. doi: 10.3389/fmars.2021.619190
- Buencuerpo V., Ríos 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.
- Cailliet G.M., Bedford D.E. 1983. The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: a review. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports XXIV*, 57–69.

- Cailliet, G. M., Martin, L. K., Harvey, J. T., Kusher, D. and Welden, B. A., 1983. Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. In: Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks (eds. E. D. Prince and L. M. Pulos). NOAA Technical Report NMFS 8. NOAA/NMFS, Silver Spring, MD, pp. 179–199.
- Campana S. E., Natanson L. J., Myklevoll S. 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59(3): 450-455.
- Campana, S. E. Marks, L. and Joyce, W., 2005. The biology and fishery of shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) in Atlantic Canadian waters. *Fish. Res.*, 73(3): 341-352.
- Campana S. E., Brazner J., Marks L. 2006. Assessment of the recovery potential of shortfin mako sharks in Atlantic. CSAS Research Document 2006/091.
- Carey, F. G. 1982. Warm fish. In: C. R. Taylor, K. Johansen & L. Bolis, eds., *A companion to animal physiology*. Cambridge University Press, Chapt. 16: 216-233, figs 16.1-16.5.
- Carey, F. G. and Teal, J.M. 1969. Mako and Porbeagle: warm bodied sharks. *Comp. Biochem. Physiol.*, 28: 199-204.
- Carey F. G., Teal J. M., Kanwisher J. W. 1981. The Visceral Temperatures of Mackerel Sharks (Lamnidae). *Physiological Zoology*, 54(3), 334–344.
- Carey, F. G., J. G. Casey, H. L. Pratt, Jr., D. Urquhart and J. E. McCosker. 1985. Temperature, heat production and heat exchange in lamnid sharks. *Mem. S. California Acad. Sci.*, 9: 92-108.
- Casey, J. G. and Kohler, N. E. 1992. Tagging studies on the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* in the Western North Atlantic. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 43:45-60.
- Castro, J. I. 1983. The sharks of North American waters. Texas A&M Univ. Press, College Station, TX, 180 pp.
- Cerna F., Licandeo R. 2009. Age and growth of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the south-eastern Pacific off Chile. *Marine and Freshwater Research*, 60(5), 394. doi:10.1071/mf08125
- Cliff, G., Dudley, S. F. J. and Davis, B., 1990. Sharks caught in the protective gill nets of Natal, South Africa. 3. The shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque). *South African Journal of Marine Science* 9, 115–126.
- Coelho R., Domingo A., Courtney D., Cortés E., Arocha F., Liu K-M., Yokawa K., Yasuko S., Hazin F., Rosa D., Lino P.G. 2017. A revision of the shortfin mako shark catch-at-size in the Atlantic using observer data Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 74(4): 1562-1578 (2017)
- Coelho R., Mejuto J., Domingo A., Yokawa K., Liu, K-M. Cortés E., Romanov E., da Silva C., Hazin F., Arocha F., Mwilima A.M., Bach P., Ortiz de Zarate V., Roche W., Lino P.G., García-Cortés B., Ramos-Cardelle A.M., Forselledo R., Mas F., Ohshimo S., Courtney D., Sabarros P.S., Perez B., Wogerbauer C., Tsai W-P., Carvalho F., Santos M.N. 2018. Distribution patterns and population structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the Atlantic and Indian Oceans. *Fish and Fisheries*, 19: 90-106.
- 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 2. Carcharhiniformes. FAO Fish. Synop. (125, Vol. 4, Part 2), 655 p.
- 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. 269p.
- Compagno L.J.V., Dando M, Fowler S. 2005. *A Field Guide to the Sharks of the World*. London: Harper and Collins Publishers Ltd.
- Cortés E., Domingo A., Miller P., Forselledo R., Mas F., Arocha F., Campana S., Coelho R., Da Silva C. 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. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 71: 2637-2688
- Courtney D. Cortés E., Zhang X. 2017 Stock synthesis (ss3) model runs conducted for north Atlantic shortfin mako shark. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 74(4): 1759-1821
- Chan R.W. K. 2001. Biological studies on sharks caught off New South Wales. Ph.D. diss., 314 p. School of Biological Science, Univ. New South Wales, Sydney, Australia

- De La Serna, J. M., Valeiras, J., Ortiz J. M., and Macías, D., 2002. Large pelagic Sharks as by-catch in the Mediterranean swordfish longline fishery: some biological aspects. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, Serial No. N4759: SCR Doc. 02/137: 8pp.
- Domingo A., E. Cortés, Forselledo R., Driggers W. 2010. Guía para la identificación de tiburones del océano Atlántico. Publicación de la Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico.
- Doño, F., Montealegre-Quijano, S., Domingo, A., & Kinan, P. G. 2014. Bayesian age and growth analysis of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* in the Western South Atlantic Ocean using a flexible model. Environmental Biology of Fishes, 98(2), 517–533. doi:10.1007/s10641-014-0284-1
- Duffy, C. and Francis, M. P., 2001. Evidence of summer parturition in shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) sharks from New Zealand waters. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 35, 319–324.
- Fergusson I. K., Compagno L.J., Marks M. A. 2000. Predation by White Sharks *Carcharodon carcharias* (Chondrichthyes: Lamnidae) Upon Chelonians, with New Records from the Mediterranean Sea and a First Record of the Ocean Sunfish *Mola mola* (Osteichthyes: Molidae) as Stomach Contents. Environmental Biology of Fishes 58, 447–453 (2000). <https://doi.org/10.1023/A:1007639324360>
- Francis, M. P. and Duffy, C., 2005. Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus* and *Prionace glauca*) from New Zealand. Fishery Bulletin 103, 489–500.
- Francis M. P., Shivji M. S., Duffy C. A. J., Rogers P. J., Byrne M. E., Wetherbee B. M., Tindale S., Lyon W., Meyers, M. M. 2019. Oceanic nomad or coastal resident? Behavioural switching in the shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*). Marine Biology, 166:5. doi:10.1007/s00227-018-3453-5
- García-Cortés, B. and Mejuto, J., 2002. Size-weight relationships of the swordfish (*Xiphias gladius*) and several pelagic shark species caught in the Spanish surface longline fishery in the Atlantic, Indian and pacific oceans. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 54(4): 1132-1149.
- Gibson K.J., Streich M.K., Topping T.S., Stunz G.W. 2021. New Insights Into the Seasonal Movement Patterns of Shortfin Mako Sharks in the Gulf of Mexico. Front. Mar. Sci. 8:623104. doi: 10.3389/fmars.2021.623104
- González-González I. Fernández-Costa J., Ramos-Cartelle A., Mejuto J., 2017. Updated and retrospective estimates of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) landings by the Spanish surface longline fishery targeting swordfish in areas of the Atlantic Ocean during the 1950-2015 period 1. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 74(4): 1692-1701.
- Gorni G.R., Loibel S., Goitein R., Amorim A.F. 2012. Stomach contents analysis of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) caught off southern Brazil: a bayesian analysis. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 68(5): 1933-1937.
- Groeneveld, J.C., Cliff, G., Dudley, S.F.J., Foulis, A.J., Santos, J., Wintner, S.P. 2014. Population structure and biology of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the south-west Indian Ocean. Marine and Freshwater Research, 65(12): 1045-1058.
- Heist, E. J., Musick, J. A. and Graves, J. E., 1996. Genetic population structure of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DNA. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 583–588.
- Heist, E. J. 2008. Molecular markers and genetic population structure of pelagic sharks. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation (eds. M. D. Camhi, E. K. Pikitch and E. A. Babcock). Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Joung, S. J. and Hsu, H. H. (2005). Reproduction and embryonic development of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, in the northwestern Pacific. Zoological Studies-Taipei., 44(4): 487
- Kabasakal H., De Maddalena A. 2011. A huge Shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Chondrichthyes:Lamnidae) from the waters of Marmaris; Turkey. Annales. Ser. Hist. Nat. 21. Pp. 21-23
- Kinney M. J., Wells R. J. D. Kohin S. 2016. Oxytetracycline age validation of an adult shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* after 6 years at liberty. Journal of Fish Biology, 89(3), 1828–1833. doi:10.1111/jfb.13044
- Kohler, N. E., Casey, J. G. and Turner, P. A., 1995 Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North Atlantic. Fish. Bull. 93:412-418.
- Kohler, N. E. y P. A. Turner. 2019. Distributions and movements of Atlantic shark species: a 52- year retrospective atlas of mark and recapture data. Marine Fisheries Review 81: 1–93.

- Kohler N. E., Turner P. A., Hoey J. J., Natanson L. J., Briggs R. 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species: blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 54(4): 1231-1260.
- Liu K-M., Sibagariang R. D.R, Joung S.J, Wang S.B. 2018. Age and Growth of the Shortfin Mako Shark in the Southern Indian Ocean. Marine and Coastal Fisheries, 10(6), 577–589. doi:10.1002/mcf2.10054
- Loefer J. K., Sedberry G.R., McGovern J.C. 2005. Vertical Movements of a Shortfin Mako in the Western North Atlantic as Determined by Pop-up Satellite Tagging. Southeastern Naturalist 4(2): 237-246.
- Lopez-Mirones F., De Maddalena A., Sagarminaga Van Buiten R. 2020. On a huge shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Chondrichthyes: Lamnidae) observed at Cabrera Grande, Balearic Islands, Spain. ANNALES · Ser. hist. nat. 30 2020 1
- Lyons K., Preti A., Madigan D. J., Wells R. J. D., Blasius M. E., Snodgrass O. E., Kacev D., Harris J.D., Dewars H., Kohin S., MacKenzie K., Lowe C. G. 2015. Insights into the life history and ecology of a large shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* captured in southern California. Journal of Fish Biology, 87(1), 200–211. doi:10.1111/jfb.12709
- Mas, F., R. Forselleo y A. Domingo. 2014. Length-length relationships for six pelagic shark species commonly caught in the southwestern Atlantic Ocean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 70(5): 2441-2445.
- Mas F., Forselleo R., Domingo A. 2017. CPUE, size and maturity of the Shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, caught by longliners in the Southwestern Atlantic Ocean. SCRS/2017/058. 2017 ICCAT shortfin mako data preparatory meeting. Madrid, Spain. 28-31 March 2017.
- Macneil, M. A., Skomal, G. B. and Fisk, A. T., 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. Mar. Ecol. Prog. Ser., 302:199-206.
- Maia A., Queiroz E.N., Correia J.P., Cabral H. 2006. Food habits of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, off the southwest coast of Portugal. Environ Biol Fish (2006) 77:157–167 DOI 10.1007/s10641-006-9067-7
- Megalofonou, P., Yannopoulos, C., Damalas, D., De Metrio, G., Deflorio, M., de la Serna, J. M. and Macias, D., 2005. Incidental catch and estimated discards of pelagic sharks from the swordfish and tuna fisheries in the Mediterranean Sea. Fish. Bull., 103(4): 620-634.
- Mejuto, J. and Garces A.G., 1984. Shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, and porbeagle, *Lamna nasus*, associated with longline swordfish fishery in NW and N Spain. ICES, C.M. 1984/G: 72.
- Mejuto, J., García-Cortés, B. and Ramos-Cartelle, A., 2005. Tagging-recapture activities of large pelagic sharks carried out by Spain or in collaboration with the tagging programs of other countries. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 58(3): 974-1000
- Mejuto J., Ramos-Cartelle A.M., Quintans M., González F., Carroceda A. 2008. Length-weight relationships and morphometric conversion factors between weights for the blue shark (*Prionace glauca*) and shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) caught by the Spanish surface longline fleet in the Atlantic Ocean. ICCAT Col. Vol. Sci. Papers, 62 (5): 1494-1507.
- Mjuto J., García-Cortés B., Ramos-Cartelle A., De la Serna J.M., Gonzalez-Gonzalez I., Fernandez-Costa J. 2013. Standardized catch rates of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) caught by the Spanish surface longline fishery targeting swordfish in the Atlantic Ocean during the period 1990-2010 COLLECT. VOL. SCI. PAP. ICCAT, 69(4): 1657-1669
- Mollet, H. F., G. Cliff, H. L. Pratt, Jr., and J. D. Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. Fish. Bull. 98; pp. 299-318.
- Mollet, H. F., Testi, A. D., Compagno, L. J. V. and Francis, M. P., 2002. Re-identification of a lamnid shark embryo. Fishery Bulletin 100, 865–875.
- Mucientes G. R., Queiroz N., Sousa L. L., Tarroso P., Sims D. W. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. Biol. Lett. 5: 156–159. doi: 10.1098/rsbl.2008.0761
- Mucientes-Sandoval, G., Queiroz, N., Humphries, N. E., Saborido, F., and Sims, D. W. (2012). Movements, Behaviour And Habitat Preferences of Pop-Up Satellite Tracked Shortfin Mako Sharks (*Isurus oxyrinchus*) in the North Atlantic. Vancouver, CA: World Congress of Herpetology, 497–498.

- Natanson, L. J., 2002. Preliminary investigations into the age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, white shark, *Carcharodon carcharias*, and thresher shark, *Alopias vulpinus*, in the western north Atlantic Ocean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 54(4):1280-1293.
- Natanson L. J., Kohler N. E., Ardizzzone D., Cailliet G. M., Wintner S. P., Mollet H. F. 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. Environmental Biology of Fishes, 77(3-4), 367–383.
- Natanson, L. J., Winton, M., Bowlby, H., Joyce, W., Deacy, B., Coelho, R., & Rosa, D. (2020). Updated reproductive parameters for the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the North Atlantic Ocean with inferences of distribution by sex and reproductive stage. Fishery Bulletin, 118(1), 21-36.
- Newton K. C., Wraith J., Dickson, K. A. 2015. Digestive enzyme activities are higher in the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, than in ectothermic sharks as a result of visceral endothermy. Fish Physiology and Biochemistry, 41(4), 887–898. doi:10.1007/s10695-015-0055-8
- Porsmoguer B.S., Bănaru D., Bearez P., Dekeyser I, Mercha'n Fornelino M., et al. 2014. Unexpected Headless and Tailless Fish in the Stomach Content of Shortfin Mako *Isurus oxyrinchus*. PLoS ONE 9(2): e88488. doi:10.1371/journal.pone.0088488
- Porsmoguer S.B., Bănaru D., Boudouresque C.F., Dekeyser I., Viricel A., Merchán M. 2015. DNA evidence of the consumption of short beaked common dolphin *Delphinus delphis* by the shortfn mako shark *Isurus oxyrinchus*. Mar Ecol Prog Ser 532:177–183
- Pratt, H. L., Jr. and J. G. Casey. 1983. Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40(11): 1944-1957.
- Ribot-Carballal M. C., Galván-Magaña F., Quiñónez-Velázquez C. 2005. Age and growth of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, from the western coast of Baja California Sur, Mexico. Fisheries Research, 76(1), 14–21.
- Rigby C.L., Barreto R., Carlson J., Fernando D., Fordham S., Francis M.P., Jabado R.W., Liu K.M. Marshall A., Pacoureau N., Romanov E., Sherley R.B., Winker H. 2019. *Isurus oxyrinchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39341A2903170. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T39341A2903170.en>. Downloaded on 16 August 2021.
- Rogers P. J., Huveneers C., Page B., Goldsworthy S. D., Coyne M., Lowther A. D. Seuront, L. 2015. Living on the continental shelf edge: habitat use of juvenile shortfin makos *Isurus oxyrinchus* in the Great Australian Bight, southern Australia. Fisheries Oceanography, 24(3), 205–218. doi:10.1111/fog.12103
- Rosa D. Mas F., Mathers A., Natanson L.J., Domingo A., Carlson J., Coelho R. 2018. Age and growth of shortfin mako in the south Atlantic Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 75(3): 457-475 (2018) 457
- Rosello M., Vilata J., Belhabib D. 2021. Atlantic Shortfin Mako: Chronicle of a Death Foretold? Laws 10: 52. <https://doi.org/10.3390/laws10030052>
- Santos M.N., Garcia A., Pereira J.G. 2002. A historical review of the by-catch from the Portuguese Surface long-line fishery: observations on blue shark (*Prionace glauca*) and short-fin mako (*Isurus oxyrinchus*). Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 54: 1333-1340.
- Santos M.N., Coelho R., Lino P.G. 2013. Observations on the catch-at-size of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) caught by the Portuguese pelagic longline fishery. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 69(4): 1605-1614
- Santos C.C., Domingo A., Carlson J., Natanson L.J., Cortes E., Miller P., Hazin F., Travassos P., Mas F., Coelho R. 2018. Habitat use and migrations of shortfin mako in the Atlantic using satellite telemetry. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 75(3): 445-456.
- Santos CC, Domingo A., Carlson J., Natanson L.J., Travassos P., Macías D., Cortés E., Miller P., Hazin F., Mas F., Ortiz de Urbina J., Lino P.G., Coelho R. 2021. Movements, Habitat Use, and Diving Behavior of Shortfin Mako in the Atlantic Ocean. Front. Mar. Sci. 8:686343. doi: 10.3389/fmars.2021.686343
- Schrey A. W., Heist E. J. 2003. Microsatellite analysis of population structure in the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60(6), 670–675. doi:10.1139/f03-064
- Semba Y., Nakano H., Aoki I. 2009. Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific Ocean. Environmental Biology of Fishes, 84(4), 377–391.

- Semba Y., Aoki I., Yokawa K. 2011. Size at maturity and reproductive traits of shortfin mako, 578 *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific. Mar. Freshwater Res. 62 (1): 20–29. 579 doi:10.1071/MF10123. 2011
- Semba Y., Yokawa K. 2014. Information on the existing knowledge on the life history traits of Shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 70(5): 2433-2440
- Snelson Jr., F. F., Roman, B. L. and Burgess, G. H., 2008. The reproductive biology of pelagic elasmobranchs. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation (eds. M. D. Camhi, E. K. Pikitch and E. A. Babcock). Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Stevens, J. D. 1983. Observations on reproduction in the shortfin mako *Isurus oxyrinchus*. Copeia, 1:126-130.
- Stevens, J. D., 1984. Biological observations on sharks caught by sport fishermen off New South Wales. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 35, 573–590.
- 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(3), 575–591. doi:10.1007/s00227-009-1343-6
- Stillwell, C. E. & Kohler, N.E. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northwest Atlantic. Canadian J. Fish. Aquat. Sci., 39: 407-414, figs 1-4.
- Stillwell, C. E. 1990. The ravenous mako. In: S. H. Gruber, ed. Discovering sharks. A volume honoring the work of Stewart Springer. Underw. Nat., Bull. American Littor. Soc., 19-20(4/1): 77-78, figs.
- Storai T., Zuffa M., Gioia R. 2001. Evidenze di predazione su odontoceti da parte di *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) nel tirreno meridionale e mar Ionio (Mediterraneo). Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mem., Serie B. 108. pag. 71-75.
- Tagliafico A., Rangel M.S., Ehemann N.R., Rago N.E., Broadhurst M.K. 2021 Reproductive aspects of seven threatened shark species captured by artisanal fisheries in the southern Caribbean Sea, Regional Studies in Marine Science, Volume 42,
- Takeuchi, Y., Senba and H. Nakano, 2005. Demographic analysis on Atlantic blue and shortfin mako sharks. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 58(3): 1157-1165.
- Tudela S., Kai Kai 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(1), 65–78. doi:10.1016/j.biocon.2004.04.010
- Vaske-JUNIOR, T. and Rincon-Filho, G., 1998. Stomach content of blue sharks (*Prionace glauca*) and anequim (*Isurus oxyrinchus*) from oceanic waters of Southern Brazil. Rev. Bras. Biol., 58(3):445-452.
- Vaudo J. J., Wetherbee B. M., Wood A. D., Weng K., Howey-Jordan L. A., Harvey G. M., et al. 2016. Vertical movements of shortfin mako sharks *Isurus oxyrinchus* in the western North Atlantic Ocean are strongly influenced by temperature. Mar. Ecol. Prog. Ser. 547, 163–175. doi: 10.3354/meps11646
- 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 CalCOFI Rep., Vol. 49
- Visser I. N., Berghan J., Van Meurs R., Fertl D. 2000. Killer whale (*Orcinus orca*) predation on a shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zeland waters. Aquatic Mammals, 26: 229–231.
- Wells R. J. D., Smith S. E., Kohin S., Freund E., Spear N., Ramon, D. A. 2013. Age validation of juvenile Shortfin Mako (*Isurus oxyrinchus*) tagged and marked with oxytetracycline off southern California. Fishery Bulletin, 111(2), 147–160. doi:10.7755/fb.111.2.3
- Wood A.D., Wetherbee B.M., Juanes F., Kohler N.E., Wilga C. 2009. Recalculated diet and daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), with a focus on quantifying predation on bluefish (*Pomatomus saltatrix*) in the northwest Atlantic Ocean. Fish. Bull. 107:76 – 88.
- Yopak K. E., Lisney T. J. Collin S. P., Montgomery J. C. 2007. Variation in Brain Organization and Cerebellar Foliation in Chondrichthyans: Sharks and Holocephalans. Brain, Behavior and Evolution, 69(4), 280–300. doi:10.1159/000100037