



CAPÍTULO 2.2.1.5: TIBURÓN ZORRO OJÓN	AUTORES: MAS F., DOMINGO A., FORSELLEDO R. y MILLER P.	ÚLTIMA ACTUALIZACIÓN: agosto de 2022 Original: español
---	---	---

2.2.1.5 Descripción del tiburón zorro ojón (BTH)

1. Nombres

1.a. Clasificación y taxonomía

Nombre de la especie: *Alopias superciliosus* (Lowe, 1841)

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, *superciliosus* proviene del latín, altivo o que tiene una ceja levantada, derivado de *supercilius*, cuyo significado es ceja, en alusión al surco marcado sobre los ojos, en el dorso de la cabeza.

Sinónimos: *Alopias profundus* (Nakamura, 1935)

Código de especie ICCAT: BTH

Nombres ICCAT: bigeye thresher (inglés), requin renard à gros yeux (francés), tiburón zorro ojón (español).

Según la ITIS (Integrated Taxonomy Information System), el zorro ojón 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 no haberse incluido algunas denominaciones locales.

Alemania: Großäugiger Drescherhai, Großäugiger Fuchshai

Angola: peixe-rato

Australia: bigeye thresher

Azores: tubarão raposo, bigeye thresher

Brasil: cação-raposa-olho-grande, tubarão-raposa de olho grande

China: 三娘鲨, 长尾沙, 深海狐鲛, 大眼长尾鲨, 大眼长尾鲨, 深海长尾鲨, 深海长尾鲨

Cuba: zorro ojón, big-eyed thresher, zorro

Dinamarca: storøjet rævehaj

España: tiburón zorro, zorro ojón, guilla d'ulls grossos

Estados Unidos: bigeye thresher

Finlandia: karibiankettuhai

Francia: renard à gros yeux

Grecia: Αλωπίας μεγαλόματος, ALOPIAS MEGALOMATOS

Hawái: Mano hi'uka, Mano laukahi'u

Indonesia: hiu lancur, hiu monyet, hiu tikus, paitan

Italia: pesce volpe occhio grosso

Japón: deepsea bigeye thresher, bigeye, bigeyed thresher shark, big-eyed thresher, hachiware

Madagascar: tomanimanente

Malasia: bigeye thresher, terng boi suar, thresher shark, yu ekor panjang, yu mata besar

Malta: big eye thresher shark

México: coludo cebucano, zorro ojón

Mozambique: zorro olho grande

Nueva Zelanda: bigeye thresher

Omán: JARJUR, QATWA ALBAHAR

Países Bajos: Grootoogvoshai

Perú: Tiburón zorro de ojo grande

Portugal: Raposo-de-olhos-grandes, Tubarão-raposo-olhudo, Zorro-de-olhos-grandes

Reino Unido: Thresher shark, Big-eyed thresher, Bigeye thresher, Long-tailed shark

República Checa: Žralok mlatec velkooký

Sudáfrica: Bigeye thresher, Grootoog-sambokhaai

Suecia: Storögd Rävhaj

Taipei Chino: 深海狐鮫

Uruguay: Zorro de ojo grande, Azotador

Vietnam: Cá Nhàm đuôi dài mắt to

2. Identificación (Basado principalmente en Gruber y Compagno, 1981 y Compagno, 2001).

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

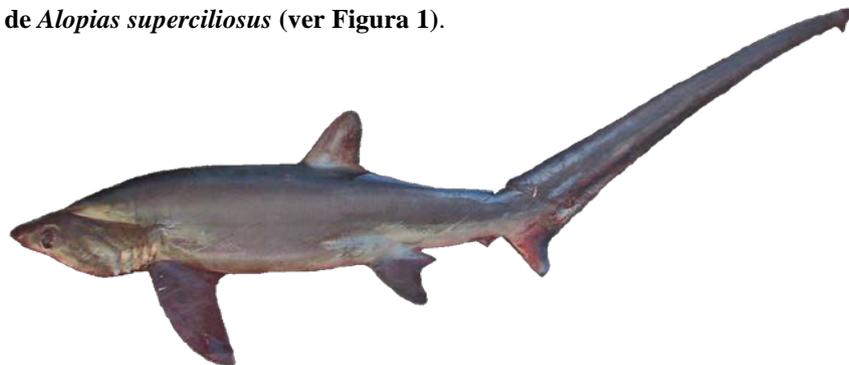


Figura 1. Tiburón zorro ojón (*Alopias superciliosus*) (Lowe, 1841). Foto: Programa nacional de observadores a bordo de la flota atunera uruguaya (PNOFA-DINARA-Uruguay).

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 (p. ej., 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 Fernández-Carvalho *et al.* (2011) (**Tabla 2**).

La talla máxima registrada para esta especie proviene de una hembra de 484 cm capturada incidentalmente cerca de las islas británicas (51°N -13°W) en una red de deriva (Thorpe, 1997). En el Atlántico noreste, Moreno y Morón (1992) reportaron una talla máxima 410 y 444 cm para machos y hembras, respectivamente. En el mar Mediterráneo, Kabasakal *et al.* (2011) reportaron una talla máxima de 450 cm para una hembra capturada en aguas turcas. Stillwell y Casey (1967) observaron tallas máximas de 352 y 399 cm para machos y hembras, respectivamente en Atlántico noroeste. En el sudeste de Brasil, Mancini (2005) comunicó la captura de un ejemplar de 259 kg de peso eviscerado (sin cabeza, vísceras ni aletas) y estimó su talla en 492 cm en base a una relación talla-peso. Sin embargo, dado que dicha relación (ver **Tabla 2**) fue construida basándose en un rango de pesos eviscerados de entre 34 y 126 kg, la estimación de la talla debería ser considerada con cautela. Berrondo *et al.* (2007) reportaron una talla máxima de 458 cm en el Atlántico sur en base al programa de observadores de la flota de palangre pelágico uruguaya (PNOFA). En el Atlántico, Fernández-Carvalho *et al.* (2015a) comunicaron tallas máximas de 300 y 305 cm FL para hembras y machos, respectivamente. Convertidas a TL estas tallas corresponderían a ~ 509 y 518 cm, superando la talla máxima comunicada de 484 cm por Thorpe (1997).

Coloración

Violeta-grisáceo a gris-marrón en el dorso y flancos, blanco o gris en el vientre.

Características externas

A. superciliosus es fácilmente distinguible de las otras especies en su género por la particular forma de su cabeza (**Figura 1**). Esta presenta dos pronunciados surcos laterales ubicados en el dorso, a la altura de la región branquial, que se unen por detrás de los ojos, dando la apariencia de una gran cresta dorsal. Posee ojos grandes (de forma oval) que se extienden hasta la parte dorsal de la cabeza. El espacio interorbital es casi plano. La trompa es más redonda, relativamente más alargada y menos puntiaguda que la de otras especies tiburones zorro. No presenta surcos labiales. En comparación con otros azotadores, la primera aleta dorsal se ubica más atrás en el tronco, estando el punto medio de la misma más próximo al origen de las aletas pélvicas que de las pectorales. El extremo posterior libre de la primera aleta dorsal se halla apenas por delante o sobre el origen de las aletas pélvicas. Aletas pectorales curvas y de puntas relativamente anchas. Aleta caudal tan larga como el resto del cuerpo. Pterigopodios relativamente delgados. Según Cadenat (1956) la forma, tamaño y disposición de los dentículos dérmicos varía con la talla y edad de los individuos. En su estudio, el autor reporta que en embriones (63 y 68 cm) los dentículos son de pequeño tamaño y se encuentra bien espaciados, mientras que en una hembra adulta (400 cm) los mismos eran de mayor tamaño y se encontraban muy próximos, incluso superponiéndose.

Características internas

A. superciliosus posee el menor número de dientes y los de mayor tamaño dentro de su género, de 22 a 27 hileras en la mandíbula superior y de 20 a 24 en la inferior. Sin dientes sinfisarios. Columna vertebral compuesta por un número variable de vértebras (219 a 319). Aparentemente los especímenes del Pacífico este y océano Índico contendrían un mayor número de vértebras en comparación con los del Atlántico noroeste. Válvula espiral con 43 a 45 giros. A diferencia de *Alopias vulpinus*, el músculo rojo aeróbico se encuentra en posición subcutánea al igual que en *A. pelagicus* (Patterson *et al.*, 2011).

3. Distribución y ecología de población

3.a. Distribución geográfica

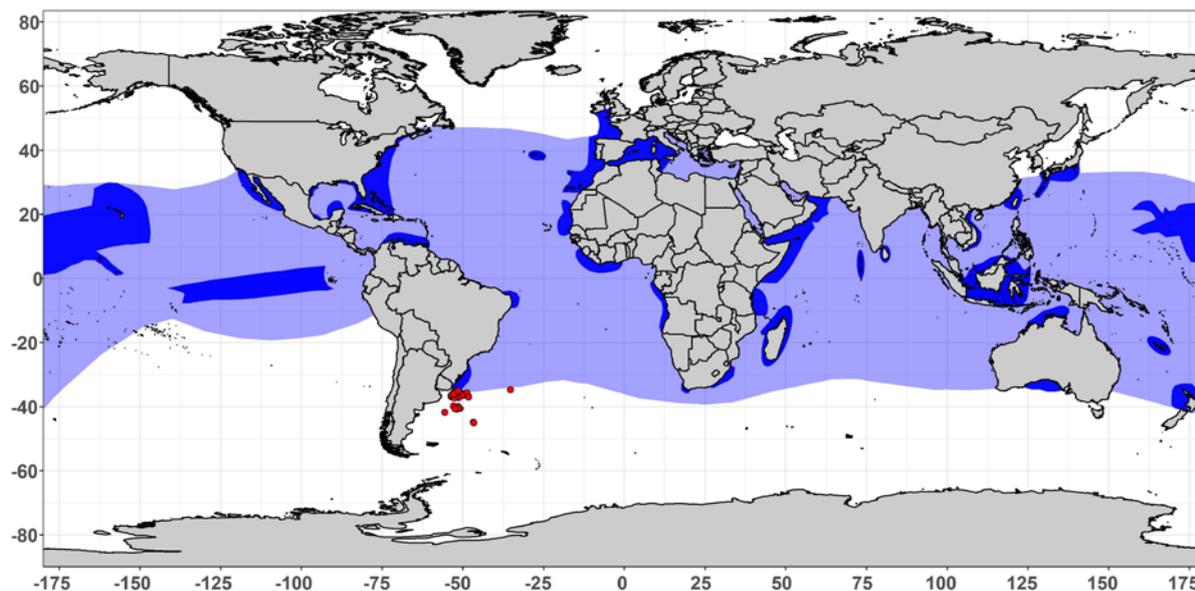


Figura 2. Distribución geográfica de *Alopias superciliosus*. Tomado y modificado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (IUCN SSC Shark Specialist Group 2018. *Alopias superciliosus*. The IUCN Red List of Threatened Species). Los puntos en rojo (DINARA, datos no publicados) hacen referencias a registros confirmados de la especie en aguas por fuera del rango de distribución propuesto por la IUCN. La revisión de nuevos registros por fuera de la distribución de la IUCN fue efectuada solo para el océano Atlántico y mares adyacentes.

A. superciliosus presenta una distribución circunglobal en aguas tropicales y templadas de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico (**Figura 2**). Según Compagno (2001), en el Atlántico occidental se encuentra en Estados Unidos (desde Nueva York a Florida), golfo de México, México (de Veracruz a Yucatán), Bahamas, Cuba, Venezuela y

Brasil. Sin embargo, Berrondo *et al.* (2007) reportaron numerosos registros de esta especie incluso más al sur, sobre aguas uruguayas e internacionales adyacentes, en base a observaciones en la flota de palangre pelágico de Uruguay. Del mismo modo, para aguas del norte de Argentina, Cuevas y García (2015) reportaron el primer registro de la especie. En el Atlántico oriental se encuentra en Portugal, España, Madeira, Azores, Marruecos, islas Canarias, Senegal, de Guinea a Sierra Leona, Ghana, Angola y Sudáfrica (Cadenat y Blanche, 1981; Muñoz-Chápuli, 1984; Rey y Muñoz-Chápuli, 1992; Compagno, 2001; Ebert *et al.*, 2013, 2021; Seidu *et al.*, 2022). Thorpe (1997) reportó la captura de un ejemplar más al norte de lo especificado por Compagno (2001), cerca de las islas británicas (51°N-13°W). En el mar Mediterráneo es considerada como una especie poco frecuente (Megalofonou *et al.*, 2005a; Cavanagh y Gibson, 2007; de Maddalena *et al.*, 2016; Serena *et al.*, 2020), pero su presencia ha sido constatada en la región occidental, oriental y central (Moreno y Morón, 1992; Schembri *et al.*, 2003; Megalofonou *et al.*, 2005a; Cavanagh y Gibson, 2007; Clo *et al.*, 2009; Corsini-Foka y Sioulas, 2009; de Maddalena *et al.*, 2016; Farrag, 2017; Gökoğlu *et al.*, 2017; Akylol *et al.*, 2020; Ayas *et al.*, 2020; Kousteni *et al.*, 2022).

3.b. Preferencias de hábitat

Alopias superciliosus es una especie mesopelágica que habita tanto la zona nerítica como la oceánica en aguas tropicales y templadas (Compagno, 2001; Smith *et al.*, 2008; Fernández-Carvalho *et al.*, 2015a). El extenso uso de la columna de agua por parte *A. superciliosus* ha sido constatado por numerosos trabajos en diversas regiones. Weng y Block (2004) y Stevens *et al.* (2010) reportaron profundidades máximas alcanzadas de aproximadamente 600 m, Nakano *et al.* (2003) reportaron un máximo de 723 m, mientras que Aalbers *et al.* (2021) han registrado recientemente la inmersión más profunda registrada a la fecha (1.013 m).

Stillwell y Casey (1976) reportaron capturas en el Atlántico noroeste a temperaturas superficiales de entre 16 y 25 °C. Sin embargo, debido al extenso uso vertical de la columna de agua, *A. superciliosus* presenta una amplia tolerancia térmica. Información obtenida a través de telemetría satelital proporciona mayor evidencia del carácter euritérico de la especie. Para el golfo de México, Weng y Block (2004) reportaron rangos de temperatura de entre 5 y 26 °C, Nakano *et al.* (2003) obtuvieron resultados similares en el Pacífico oriental (4-26 °C), mientras que, al este de Australia, Stevens *et al.* (2010) reportaron para un único individuo (hembra de 170 cm FL, ~285 cm TL) un rango de entre 11,1 y 21,6 °C, pasando la mayor parte del tiempo entre 12,5-15,0 °C y 20,0-21,5 °C.

Estudios de telemetría satelital también evidencian un uso diferencial de la columna de agua en el tiempo, generalmente ocupando estratos más superficiales por la noche y más profundos durante el día (Nakano *et al.*, 2003; Weng y Block, 2004; Kohin *et al.*, 2006; Musyl *et al.*, 2011, Coelho *et al.*, 2015, Aalbers *et al.*, 2021). Este patrón de comportamiento vertical ha sido reportado para otras especies de tiburones (por ejemplo, *Alopias vulpinus*, Cartamil *et al.*, 2011; *Cetorhinus maximus*, Sims *et al.*, 2005; *Isurus oxyrinchus*, Vetter *et al.*, 2008; *Lamna nasus*, Pade *et al.*, 2009) y se cree que estaría relacionado con la migración vertical de sus presas (por ejemplo, Musyl *et al.*, 2004; Bernal *et al.*, 2009). En el Atlántico, Coelho *et al.* (2015) observaron un uso diferencial de la columna de agua en el tiempo en base a 12 ejemplares equipados con marcas satelitales de archivo. De acuerdo con estos autores, las profundidades y temperaturas promedio experimentadas durante el día fueron de 353 m y 10,7 °C, respectivamente, mientras que durante la noche las mismas fueron de 72 m y 21,9 °C. Dichos autores también advirtieron un uso diferencial entre juveniles y adultos. Los individuos juveniles ocuparon en promedio estratos más superficiales que los adultos durante la noche, y estratos más profundos durante el día. Kohin *et al.* (2006) reportaron un uso térmico diferencial en el tiempo por parte de *A. superciliosus* en el Pacífico, pasando más del 70 % del tiempo a temperaturas entre 11 y 18 °C durante el día, y más del 55 % del tiempo entre 24 y 30 °C durante la noche. Musyl *et al.* (2011) marcaron tres individuos con marcas satelitales en el Pacífico y reportaron una profundidad y temperatura medias de 331 m (22-543 m) y 11 °C (5-25 °C) durante el día, y de 118 m (5-500 m) y 20 °C (6-27 °C) durante la noche. Sepulveda *et al.* (2019) reportaron una profundidad media de entre 250 y 439 m durante el día, pasando el 99 % del tiempo entre los 200 y 500 m de profundidad; y de 20 a 106 m durante la noche, pasando el 80 % del tiempo a menos de 100 m de profundidad. Las temperaturas medias experimentadas durante el día y noche variaron entre 7,5 y 8,7 °C y entre 17,4 y 18,2 °C, respectivamente. Sobre la base de todos los ejemplares marcados, los rangos térmicos y batimétricos observados fueron de 6-25 °C y 0-548 m (Sepulveda *et al.*, 2019). Un estudio más reciente llevado a cabo en la misma región reporta resultados concordantes basados en 13 ejemplares marcados con marcas de archivo. Aalbers *et al.* (2021) reportaron que los ejemplares se mantenían a grandes profundidades por debajo de la capa de mezcla durante el día (profundidad promedio: 386 m), mientras que durante la noche explotaban estratos más superficiales de la columna de agua, por encima de la capa de mezcla (profundidad promedio: 65 m). Las temperaturas experimentadas por los ejemplares variaron en gran medida como consecuencia de sus extensas migraciones verticales. Las temperaturas promedio fueron de 7,9 y 19,3 °C durante el día y la noche, respectivamente, con el mínimo de temperatura registrado en 4,6 °C durante un buceo a 1.013 m de profundidad (Aalbers *et al.*, 2021).

Cao *et al.* (2011) estudiaron las preferencias ambientales de *A. superciliosus* 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 para la especie rangos óptimos de profundidad (240-360 m), temperatura (10-16 °C), salinidad (34,5-34,7) y oxígeno disuelto (3,0-4,0 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. También en el Pacífico, Matsunaga y Yokawa (2013) reportan los mayores valores de CPUE para esta especie por parte de la flota palangrera japonesa a temperaturas superficiales de entre 23 y 29 °C, no obstante, considerando los hábitos mesopelágicos de *A. superciliosus* es probable que la temperatura superficial del mar no tenga un papel determinante en la distribución de la especie.

3.c. Migraciones

A. superciliosus es considerada como una especie altamente migratoria, pero la información acerca de sus movimientos es escasa. En base a los datos del National Marine Fisheries Service (NMFS) Cooperative Shark Tagging Program, Kohler y Turner (2019) reportaron un porcentaje de recaptura de un 3 % del total de ejemplares marcados (n = 400). La distancia máxima recorrida por esta especie fue de 2.067 km y el tiempo máximo en libertad de 10,5 años. Entre las recapturas reportadas en dicho estudio algunas evidencian movimientos entre el golfo de México y el Atlántico noroeste, movimientos desde aguas neríticas a aguas oceánicas remotas y viceversa, y movimientos locales en el mar Caribe y golfo de México (Kolher y Turner, 2019). Doce ejemplares marcados en Atlántico central por Coelho *et al.* (2015) con marcas de archivo realizaron desplazamientos mínimos de entre 95 y 1.440 km luego de tiempos en libertad de entre 30 y 182 días. Un ejemplar rastreado satelitalmente por Carlson y Gulak (2012) en el Atlántico norte realizó un extenso desplazamiento hacia aguas oceánicas para luego volver a aguas de plataforma cercanas al lugar de marcado en el golfo de México. Weng y Block (2004) también evidenciaron la incursión de un ejemplar desde aguas próximas al talud hacia aguas oceánicas. En el Pacífico central, estos mismos autores reportaron un desplazamiento de 1.125 km desde la costa de Kona, Hawái, hasta el norte de French Frigate Shoals. Sepulveda *et al.* (2019) reportaron los movimientos de 11 ejemplares marcados en el Pacífico noreste con marcas de archivo y observaron una tendencia general de movimientos hacia el suroeste desde el sitio de marcado. Diez de los 11 ejemplares marcados se encontraban a más de 800 km del sitio de liberación y ocho de ellos a más de 1.000 km luego de 30 días (distancia máxima de 1.362 km). En la misma región, y más recientemente, Aalbers *et al.* (2021) marcaron 14 ejemplares con marcas de archivo, observando resultados muy similares a los reportados por Sepulveda *et al.* (2019).

Datos pesqueros en diversas localidades parecen evidenciar cierta estacionalidad en las capturas, sugiriendo que la especie estaría realizando algún tipo de desplazamiento desde y hacia zonas de pesca. En el norte de Cuba, Guitart Manday (1975) reportó que si bien la especie es capturada a lo largo de todo el año, las capturas presentaban un pico durante agosto y octubre. Similarmente, en el Atlántico noroeste, Stillwell y Casey (1967) reportaron capturas a lo largo de todo el año, pero advirtiendo agregaciones de la especie entre abril y junio en cabo Hatteras. Fernández-Carvalho (2015a) analizaron las capturas de esta especie en gran parte del océano Atlántico, observando una segregación aparente por tamaños en donde los ejemplares más grandes se concentraban a más altas latitudes, y principalmente en el Atlántico sudoccidental y noroccidental. Por su parte, los ejemplares de menor talla fueron particularmente capturados en el Atlántico tropical y nororiental.

Los estudios genéticos realizados evidencian los niveles más bajos de diversidad genética reportados para elasmobranchios a la fecha y una ausencia de estructuración genética entre diversas regiones del Atlántico y el Índico occidental (Trejo, 2005; Morales *et al.*, 2018). Estos resultados sugieren una gran capacidad dispersiva y migratoria de la especie, incluso entre diferentes cuencas oceánicas.

4. Biología

4.a. Crecimiento

Hasta la fecha, el conocimiento acerca de la edad y crecimiento de *A. superciliosus* es escaso, pero los pocos trabajos existentes coinciden en que es una especie de gran tamaño y crecimiento lento (**Tabla 1**).

La periodicidad anual en la formación de anillos de crecimiento fue validada por Liu *et al.* (1998) para el nordeste de Taipei Chino mediante un análisis de incremento marginal. Sin embargo, en el Atlántico no existe hasta la fecha ningún tipo de validación en la periodicidad de formación de anillos. Mancini y Amorim (2004), Mancini (2005) y Fernández-Carvalho *et al.* (2011) mencionaron la dificultad de realizar un estudio de análisis de incremento marginal debido al reducido tamaño de los anillos más externos y a la dificultad de identificarlos separadamente con claridad. Asumiendo una periodicidad anual en la formación de anillos de crecimiento, Fernández-Carvalho *et al.* (2011) observaron edades máximas de 17 y 22 años para machos y hembras, respectivamente, en el Atlántico nordeste tropical. Del mismo modo, para el sur de Brasil, Mancini (2005) reportó edades de hasta 19 y 18 años

para hembras y machos, respectivamente, y estimó una longevidad de 35 años para las hembras y de 30 años para los machos. Más recientemente, Fernandez-Carvalho *et al.* (2015b) actualizaron su estudio de crecimiento anterior basándose en un mayor número de muestras y una mayor cobertura geográfica del Atlántico. Sus resultados indicaron un menor coeficiente de crecimiento, y una mayor talla de nacimiento y asíntota para machos en comparación a su estudio previo, mientras que para las hembras los resultados fueron similares para todos los parámetros de crecimiento. Las edades máximas observadas para ambos sexos fueron de 25 años. Finalmente, si bien los resultados sugieren una aparente diferencia en los patrones de crecimiento entre ejemplares del hemisferio norte y sur, los autores concluyeron que el limitado número de muestras para el sur impide de momento sacar conclusiones robustas.

Para el Pacífico, Liu *et al.* (1998) observaron que los machos alcanzarían la madurez sexual en torno a los 9-10 años, mientras que las hembras lo harían en torno a los 12,3-13,4 años. Estas edades de madurez sexual son mayores en comparación a la de las otras especies de su género: 7-8 y 8-9,2 años para machos y hembras de *A. pelagicus*, respectivamente (Liu *et al.*, 1999); 4-5 y 5,3 años para machos y hembras de *A. vulpinus*, respectivamente (Smith *et al.*, 2008).

Tabla 1. Parámetros de crecimiento para *Alopias superciliosus* según el modelo de crecimiento de Von-Bertalanffy. L_{∞} : longitud máxima asíntota (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				
385 (TL)	0,088	-4,24	Nordeste de Taipei Chino	Liu <i>et al.</i> (1998)	Machos	Vértebras
422 (TL)	0,092	-4,21	Nordeste de Taipei Chino	Liu <i>et al.</i> (1998)	Hembras	Vértebras
467 (TL)	0,070	-3,86	Sudeste de Brasil	Mancini y Amorim (2004)	Machos	Vértebras
482 (TL)	0,070	-4,93	Sudeste de Brasil	Mancini y Amorim (2004)	Hembras	Vértebras
485 (TL)	0,064	-5,20	Sudeste de Brasil	Mancini (2005)	Machos	Vértebras ¹
483 (TL)	0,067	-4,87	Sudeste de Brasil	Mancini (2005)	Hembras	Vértebras ¹
487 (TL)	0,065	-5,04	Sudeste de Brasil	Mancini (2005)	Ambos	Vértebras ¹
451 (TL)	0,073	-4,65	Sudeste de Brasil	Mancini (2005)	Machos	Vértebras
489 (TL)	0,065	-5,04	Sudeste de Brasil	Mancini (2005)	Hembras	Vértebras
465 (TL)	0,071	-4,27	Sudeste de Brasil	Mancini (2005)	Ambos	Vértebras
347 (TL)	0,180	152 (TL)*	Atlántico nordeste	Fernandez-Carvalho <i>et al.</i> (2011)	Machos	Vértebras
497 (TL)	0,060	183 (TL)*	Atlántico nordeste	Fernandez-Carvalho <i>et al.</i> (2011)	Hembras	Vértebras
416 (TL)	0,090	178 (TL)*	Atlántico nordeste	Fernandez-Carvalho <i>et al.</i> (2015b)	Machos	Vértebras
418 (TL)	0,060	180 (TL)*	Atlántico nordeste	Fernandez-Carvalho <i>et al.</i> (2015b)	Hembras	Vértebras

TL: longitud total (cm). *Se utilizó una versión modificada de Von-Bertalanffy reparametrizada para estimar la talla de nacimiento. ¹ Estimaciones de parámetros a partir de vértebras enteras. Las tallas presentadas para los estudios de Fernandez-Carvalho *et al.* (2011, 2015b) fueron convertidas a TL utilizando la ecuación de conversión de Fernandez-Carvalho *et al.* (2011).

4.b. Relación talla-peso

Las relaciones talla-peso publicadas para distintas áreas del Atlántico se muestran en la **Tabla 2**.

Tabla 2. Relaciones talla-peso publicadas para *Alopias superciliosus*. W: peso (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	R ²	Área	Referencia
$W = 1,825 \times 10^{-5} \times (PCL)^{3,448534}$	15	90-210*	-	Noroeste de Cuba	Guitart Manday (1975)
$\text{Log}(P) = 11,1204 + 2,99269 \times \text{Log}(FL)$	16	100-200*	-	Atlántico noroeste	Stilwell y Casey (1976)
$W = 9,1069 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,0802}$	56	100-228	0,91	Atlántico noroeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
$GW = 8,61821 \times 10^{-6} \times (FL)^{2,99765}$	29	110-225	0,78	Atlántico suroeste	García-Cortés y Mejuto (2002)
$TL = 87,9361 \times (GW)^{0,3095}$	35	34-126	0,91	Atlántico suroeste	Mancini (2005)

* Tallas aproximadas basada en las figuras de los trabajos.

4.c. Relaciones talla-talla

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

Tabla 3. Relaciones talla-talla publicadas para *A. superciliosus*. 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 = 0,5598 x (TL) + 17,666	56	155 - 371 (TL)	0,89	Atlántico noroeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
TL = 1,773 x (FL) - 14,456	147	-	0,95	Atlántico noroeste	Buencuerpo <i>et al.</i> (1998)
FL = 1,073 x (PCL) + 4,15	166	-	0,99	Atlántico noroeste	Buencuerpo <i>et al.</i> (1998)
FL = 0,58 x (TL) + 4,83	390	-	0,92	Atlántico noroeste	Fernandez-Carvalho <i>et al.</i> (2011)

4.d. Reproducción

La información acerca de la biología reproductiva de *A. superciliosus* es escasa tanto dentro del océano Atlántico como en el resto del globo.

Gestación y parición

La oofagia como mecanismo alimenticio durante el desarrollo de los embriones es un rasgo común entre Lamniformes (Gilmore, 1993; Gilmore *et al.*, 2005) y ya ha sido constatada en *A. superciliosus* (Gilmore, 1983; Moreno y Morón, 1992; Chen *et al.*, 1997; White, 2007; Castro, 2009). En base a la morfología embrionaria y a la fuente de alimentación, Chen *et al.* (1997) establecieron 6 etapas distintivas en el desarrollo de los embriones. En las primeras 3 etapas el embrión se encuentra dentro de una cápsula de paredes membranosas y semitransparentes, y su alimentación depende de las reservas del saco vitelino. En las últimas 3 etapas el embrión se encuentra fuera de la capsula, libre dentro del útero, y se alimenta de huevos nutritivos (oofagia) y posiblemente de fluido uterino (véase Chen *et al.*, 1997 para más información). Moreno y Morón (1992) distinguen tres tipos de huevos o cápsulas: vacías (desprovistas de óvulos o contenido vitelino), con blastodisco (conteniendo un único óvulo en el cual se observa el blastodisco), y nutritivas (conteniendo gran cantidad de óvulos sin fertilizar; ver Moreno y Morón 1992 para más información). Si bien se ha sugerido que esta especie podría presentar canibalismo uterino dado que normalmente las hembras grávidas portan un único embrión por útero (Gruber y Compagno, 1981; Compagno, 1984; 2001), hasta la fecha no hay evidencia empírica de que este comportamiento se produzca realmente (Gilmore, 1983; Moreno y Morón, 1992; Chen *et al.*, 1997). Gilmore (1983) menciona la presencia de un fino y liso epitelio revistiendo el cuerpo de los embriones, el cual podría evitar posibles daños en las paredes del útero producto de los puntiagudos dentículos y/o facilitar la salida durante el parto.

Los embriones de *A. superciliosus* alcanzan un gran tamaño final antes del parto y exhiben muchas de las características anatómicas diagnósticas de la especie (Gilmore, 1983). Según Moreno y Morón (1992), la talla de nacimiento dentro del Atlántico es de al menos 100 cm, muy similar a la talla reportada por Gilmore (1983), de al menos 105 cm. En el sudeste de Brasil, Amorim *et al.* (1998) comunicaron tallas máximas de embriones de hasta 103 cm. En el Indo-Pacífico la talla de nacimiento es aparentemente mayor (135-160 cm). Chen *et al.* (1997) reportaron una talla de nacimiento de 135 a 140 cm para el Pacífico noroccidental, mientras que Fogacho (2015) observó embriones de hasta 126 cm en el Pacífico nororiental. En aguas de India, Benjamin *et al.* (2015) reportaron la captura de dos hembras grávidas de 340 y 346 cm portando cada una de ellas dos embriones de 126 y 130 cm y de 155 y 158 cm, respectivamente. En el mar de Burma (Andaman Sea), Das *et al.* (2016) reportaron la captura de una hembra grávida de 353 cm portando un embrión macho de 140 cm y otro embrión hembra de 143 cm. Según Castro (2011), las diferencias entre tallas de nacimiento comunicadas para el Atlántico e Indo-Pacífico podrían no ser reales. Este autor señala que los embriones de *A. superciliosus* no presentan estómagos distendidos, como otros tiburones Lamniformes, y se encuentran completamente formados y prácticamente pigmentados a partir de tallas relativamente pequeñas (60 cm), lo cual podría haber llevado a investigadores a subestimar la verdadera talla de nacimiento. En concordancia con sus observaciones, dicho autor comunicó la talla de dos embriones de 124 y 129 cm en el interior de una hembra de 395 cm capturada en Florida, Estados Unidos, mientras que Fernandez-Carvalho *et al.* (2015a) observaron una talla máxima de embriones de 90 cm FL (~147 cm TL) en el Atlántico, siendo los registros de mayor talla registrados en dicho océano y estando dentro del rango reportado para el Indo-Pacífico.

El período de gestación del zorro ojón es, probablemente, de 12 meses (Holden, 1974; Compagno, 2001), pero se desconoce con certeza debido a la aparente falta de estacionalidad en la reproducción. En el nordeste de Taipei Chino, no fue posible estimar el período de gestación debido a la gran variabilidad encontrada en las tallas de embriones dentro de un mismo mes (entre 20 y >130 cm en enero y febrero; Chen *et al.*, 1997). Varios trabajos mencionan que la mayoría de las hembras adultas se encuentran preñadas a lo largo del año, sugiriendo que tanto la cópula como la parición ocurren permanentemente, sin existir períodos específicos para ambos eventos reproductivos (Guitart Manday, 1975; Gruber y Compagno, 1981; Chen *et al.*, 1997). Sin embargo, Moreno y

Morón (1992) mencionaron la captura de un gran número de hembras con embriones en etapas tardías de desarrollo entre fines de setiembre y principios de octubre cerca del estrecho de Gibraltar. Estos autores sugirieron además que el período de parición podría ocurrir en dicha región entre otoño e invierno. Hembras gestantes en el Atlántico noreste también han sido reportadas en Senegal (Cadenat, 1956) y golfo de Cádiz (Muñoz-Chápuli, 1984). En el Atlántico noroeste, Pratt (1993) reportó la captura de 3 hembras grávidas en el mes de mayo, dos de ellas (220 y 227 cm FL; ~371 y 383 cm TL) en fases tempranas de gestación y una (200 cm FL; ~337 cm TL) portando embriones a término (el autor no especifica la talla de los embriones). En el sur de Brasil, considerando la talla de nacimiento de 100 cm propuesta por Bass (1975) y el hallazgo de embriones con tallas de 79,2 cm en octubre, 75,4 cm en noviembre, 97,1 cm en diciembre, y 103 cm en marzo, Amorim *et al.* (1998) sugirieron que el período de parición de *A. superciliosus* en esta región podría ocurrir de marzo en adelante. Por otro lado, en la misma región estudiada por Amorim *et al.* (1998), Mancini (2005) reportó la presencia de embriones durante julio del 2003 con tallas de 20, 108 y 111 cm. En el mismo trabajo se reportan a su vez la talla de 12 embriones colectados por el Núcleo de Pesquisa e Estudo em Chondrichthyes (NUPEC) dentro de la misma región. Dichas tallas fueron de 66,3 cm en abril, 41,8 cm en mayo, 63,4 cm en junio, 50 cm en octubre y 66 cm en noviembre. En aguas uruguayas fueron capturadas durante marzo dos hembras portando embriones en estados contrastantes de desarrollo. Una de ellas medía 200 cm PCL y portaba al menos un embrión en etapas tempranas del desarrollo, encontrándose aún dentro de la cápsula. El embrión medía alrededor de 6 cm y la cápsula cerca de 11 cm en su eje longitudinal. La otra hembra medía 405 cm y portaba dos embriones (un macho y una hembra) midiendo ambos alrededor de 68,5 cm (Fernandez-Carvalho *et al.*, 2015a; PNOFA, datos no publicados). Estos datos apoyan la visión de varios autores de que *A. superciliosus* presenta un período reproductivo poco definido en el tiempo (Guitart Manday, 1975; Gruber y Compagno, 1981; Chen *et al.*, 1997). Resta por determinar si el período reproductivo aparentemente definido hallado por Moreno y Morón (1992) en el estrecho de Gibraltar corresponde a un caso excepcional, a una verdadera diferencia en la historia de vida de distintas poblaciones de *A. superciliosus*, o a el hecho de que hasta la fecha no se han detectado áreas concretas de parición en otras regiones. Stillwell y Casey (1976) mencionaron una agregación de la especie cerca del cabo Hatteras, Carolina del Norte, Estados Unidos, entre abril y junio, pero se desconoce si dicha agregación está relacionada con la reproducción. En el norte de Cuba, Guitart Manday (1975) mencionó como común la captura de hembras grávidas portando embriones con tallas cercanas al tamaño de nacimiento, pero no especificó la época del año en que estas hembras eran capturadas. Por otro lado, el autor sugirió, sobre la base de la baja captura de pequeños juveniles, que el sitio de parición estaría por fuera de su área de estudio o bien que el arte de pesca analizado no era selectivo para estas clases de talla. Más recientemente, Fernández-Carvalho *et al.* (2015a) analizaron las capturas de *A. superciliosus* en gran parte del Atlántico en un estudio colaborativo entre varios países y flotas pesqueras. Los resultados de este estudio arrojan nueva evidencia sobre potenciales áreas de parición y/ cría de la especie, corroborando las áreas propuestas por Moreno y Morón (1992) en el estrecho de Gibraltar, pero extendiéndolas hacia el sur en aguas tropicales del noreste africano. Adicionalmente, los autores sugieren que aguas de Florida y mar Caribe en el Atlántico noroeste, así como la región del sur de Brasil y Uruguay en el Atlántico sudoccidental también podrían ser áreas de parición y cría. Por último, Fernández-Carvalho *et al.* (2015a) plantean la hipótesis de que el parto podría tener lugar en aguas más costeras, en base a la baja ocurrencia de pequeños juveniles en las capturas de las flotas palangreras analizadas. Moreno y Morón (1992) sugirieron algo similar, incluso advirtiendo que en áreas próximas a la costa en el Estrecho de Gibraltar las redes de enmalle capturan una gran cantidad de juveniles y hembras grávidas, mientras que palangreros que operan en las inmediaciones no registran capturas. Diferencias en las capturas entre redes de enmalle y palangres también fueron observadas por Buencuerpo *et al.* (1998) en la misma área. En la costa oceánica de Uruguay varamientos ocasionales de ejemplares pequeños (136-144 cm) de *A. superciliosus* han sido registrados entre febrero y junio (DINARA, datos no publicados).

En el océano Pacífico, Matsunaga y Yokawa (2013) reportaron la presencia de 267 hembras grávidas entre el ecuador y los 36°N. Los autores reportaron la presencia de hembras grávidas entre los 10 y 20°N durante invierno-primavera y entre los 20 y 30°N durante el verano y el otoño. En total, 36 hembras portando embriones a término (60 cm PCL) fueron capturadas entre los 10 y 35°N, mientras que neonatos (< 80 cm PCL) ocurrieron principalmente durante el invierno y primavera entre los 10 y 15°N y los 150 y 180°W. En base a la ausencia de una distribución diferencial entre las capturas de neonatos y juveniles, Matsunaga y Yokawa (2013) sugirieron que dicha área podría actuar como zona de parición y cría simultáneamente, en donde los neonatos pasarían los primeros años de vida sin efectuar migraciones hacia otras regiones. Este hallazgo contrasta con la hipótesis sugerida para el Atlántico en donde la especie utilizaría áreas más costeras para dar a luz.

Madurez

La talla de madurez de *A. superciliosus* varía entre sexos siendo mayor en hembras que en machos. Dentro del Atlántico noroeste, Stillwell y Casey (1976) comunicaron una talla de madurez de entre 290 y 300 cm para machos y 350 cm para las hembras. Estas estimaciones son similares a las comunicadas por Moreno y Morón (1992) en el Atlántico nordeste, > 276 cm y 340 cm para machos y hembras, respectivamente. Un estudio más reciente llevado a cabo en el Atlántico indica tallas de mediana madurez (L_{50}), correspondientes a 159,2 cm FL (~ 266 cm TL) para

machos y 208,6 cm FL (~ 351 cm TL) para hembras (Fernandez-Carvalho *et al.*, 2015a). De acuerdo con el modelo de crecimiento propuesto para el Atlántico por Fernández-Carvalho *et al.* (2015b) las edades a las que machos y hembras alcanzarían la L_{50} serían de 6-7 y 13-14 años, respectivamente. En aguas del noroeste de Cuba, Ruiz-Abierno *et al.* (2021) observaron hembras maduras de entre 169 y 285 cm PCL y solo una hembra inmadura de 137 cm PCL. Los autores también observaron un único macho maduro de 178 cm PCL y nueve ejemplares inmaduros con tallas entre 167 y 180 cm PCL.

Las tallas de madurez en otros océanos son similares a las reportadas para el Atlántico. Chen *et al.* (1997) reportaron para el nordeste de Taipei Chino una L_{50} de 270-288 cm para machos y 332-341 cm para hembras. Al este de Indonesia, White (2007) reportó una talla de madurez de entre 279 y 283 cm para machos. Para Ecuador, Fogacho (2015) reportó tallas de mediana madurez para machos y hembras de 252 y 273 cm, respectivamente, siendo la talla estimada para las hembras considerablemente inferior a la de otros estudios llevados a cabo en el Indo-Pacífico y Atlántico. En la misma región, Briones-Mendoza *et al.* (2021) estimaron una L_{50} de 138,7 cm PCL para machos.

Proporción de sexos

La proporción sexual entre embriones de una misma camada no es significativamente distinta de la relación 1:1 (Gruber y Compagno, 1981; Gilmore, 1993; Chen *et al.*, 1997; Moreno y Morón, 1992). Sin embargo, parece haber evidencia de diferencias importantes tanto en la distribución de tallas como en las proporciones de sexos de la especie entre el Atlántico norte y sur. Según Fernandez-Carvalho *et al.* (2015a), los machos predominaron particularmente en el Atlántico noroeste, nordeste y sudeste, mientras que las hembras predominaron ligeramente en aguas tropicales del Atlántico norte. En aguas del noroeste de Cuba, Ruiz-Abierno *et al.* (2021) comunicaron un predominio de hembras en las capturas con palangre de la pesca artesanal a lo largo de todo el año, y principalmente entre noviembre y febrero. Moreno y Morón (1992) informaron de una agregación de ejemplares compuesta mayoritariamente por hembras cerca del estrecho de Gibraltar entre fines de septiembre y principios de octubre.

Fecundidad

Como es el caso de muchos tiburones, sólo el ovario derecho es funcional en *A. superciliosus* (Gilmore 1993). En general, el tamaño de camada es de dos embriones (uno en cada útero), pero existen registros de uno, tres y hasta cuatro embriones dentro de una misma camada (Cadenat, 1956; Guitart Manday, 1975; Gruber y Compagno, 1981; Gilmore, 1983, 1993; Moreno y Morón, 1992; Chen *et al.*, 1997; Amorim *et al.*, 1998; Buencuerpo *et al.*, 1998; Benjamin *et al.*, 2015; Fernández-Carvalho *et al.*, 2015a; Fogacho, 2015; Moazzam y Osmany, 2022). Al nacimiento, los individuos presentan un gran tamaño y una buena reserva energética almacenada en el hígado, lo cual podría potenciar sus capacidades tanto para la búsqueda y captura de presas, como para escapar de depredadores, aumentando así su supervivencia (Gilmore, 1983; Chen *et al.*, 1997). La talla mínima comunicada para una hembra grávida en el Atlántico es de 341 cm (Moreno y Morón, 1992).

4.e. Dieta

Los tiburones zorro utilizan el largo lóbulo dorsal de su aleta caudal para desorientar y aturdir a sus presas (Compagno, 2001; Smith *et al.*, 2008; Aalbers *et al.*, 2010), y probablemente ésta sea la razón por la cual la observación de ejemplares enganchados de dicha aleta en las pesquerías de palangre es relativamente común (Strasburg, 1958; Gubanov, 1972; Stillwell y Casey, 1976; Gruber y Compagno, 1981; Smith *et al.*, 2008).

En general la dieta de *A. superciliosus* consiste principalmente en peces óseos y cefalópodos, aunque se han encontrado en ocasiones algunos crustáceos (Stillwell y Casey, 1976; Gruber y Compagno, 1981; Cortés, 1999; Bowman *et al.*, 2000; Polo-Silva *et al.*, 2007, 2009; Preti *et al.*, 2008; Rossi, 2010). Los estudios más detallados y exhaustivos de la dieta de *A. superciliosus* se han llevado a cabo en aguas del océano Pacífico. Preti *et al.* (2008) describen a *A. superciliosus* como una especie oportunista de amplio espectro que se alimenta de presas regional y temporalmente disponibles, incluyendo especies epipelágicas, mesopelágicas y epibénticas. Polo-Silva *et al.* (2007, 2009) estudiaron la composición de la dieta de *A. superciliosus* en aguas ecuatorianas durante la época seca y lluviosa. Estos autores encontraron una mayor diversidad de componentes alimenticios en hembras en comparación con machos tanto para la época seca (22 taxa, n = 57; 14 taxa, n = 50; hembras y machos, respectivamente) como lluviosa (22 taxa, n = 58; 13 taxa, n = 63; hembras y machos, respectivamente). Polo-Silva *et al.* (2009) también sugirieron, basándose en sus resultados de dieta, que hembras y machos migrarían entre aguas costeras y oceánicas en busca de alimento, siendo este fenómeno menos acentuado en machos debido a su mayor afinidad por especies costeras. Un estudio llevado a cabo en el Atlántico sudoccidental (Rossi, 2010), informó de una diversidad taxonómica considerablemente más baja (7 taxa) en comparación con los estudios anteriores. Según este trabajo, la dieta de *A. superciliosus* consistió principalmente en cefalópodos del orden Teuthida y peces óseos de las familias Trichiuridae y Scombridae. Cortés (1999) también informó de una dieta dominada principalmente por cefalópodos (65,2 %) y peces óseos (34,8 %) basándose en el análisis de 20

estómagos. Por su parte, Bowman *et al.* (2000) hallaron para ejemplares del Atlántico noroeste ($n = 18$) una dieta compuesta principalmente por peces óseos (83,5 %), siendo el resto cefalópodos (15,1 %) y otros ítems alimenticios (1,4 %). Bass *et al.* (1975) observaron restos de condriictios en el estómago de un macho adulto de 363 cm capturado en Sudáfrica, pero se desconoce la importancia relativa de los condriictios en la dieta de esta especie.

A continuación se presenta una lista de las especies mencionadas en la dieta de *A. superciliosus* basada en la literatura revisada (Stillwell y Casey, 1976; Gruber y Compagno, 1981; Bowman *et al.*, 2000; Polo-Silva *et al.*, 2007, 2009; Preti *et al.*, 2008; Rossi, 2010):

Teleósteos: *Ablennes hians*, *Alepisaurus* sp., *Auxis thazard*, *Bentosema panamense**, *Brotula clarkae*, Clupeidae spp., *Cololabis saira**, *Coryphaena hippurus*, *Engraulis mordax**, *Etrumeus teres*, *Exocoetus* sp.*, *Fistularia corneta*, *Fistularia* sp., *Fodiator acutus*, *Hemanthias signifier*, *Istiophorus* sp., *Lagocephalus lagocephalus*, *Larimus argenteus**, *Merluccius gayi**, *Merluccius productus**, *Ophichthus* sp., *Oxyporhamphus micropterus*, Paralepididae sp.*, *Paralichthys* sp., *Remora remora*, *Sardinops sagax*, Sciaenidae sp., Scombridae sp.*, *Scomber colias**, *Scomber scombrus*, Scorpaenidae spp.*, *Sebastes paucispinis*, *Trachipterus altivelis*, *Trachurus symmetricus*, Trichiuridae spp.*; **Cefalópodos:** *Abraliopsis affinis*, *Ancistrocheirus lesueurii*, *Cranchia scabra*, *Dosidicus gigas**, *Gonatopsis borealis*, *Gonatus* sp.*, *Histioteuthis dofleini*, *Histioteuthis* sp., *Illex* sp., *Illex illecebrosus**, *Loligo opalescens*, *Mastigoteuthis dentata*, *Octopodoteuthis sicula*, *Octopoteuthis* sp., Teuthida spp.*; **Crustáceos:** *Pleuroncodes planipes*, *Solenocera agassizi*.

* 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), sugirió históricamente 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 metabólicamente y mantenerlo, permitiendo así generar una endotermia regional (Bernal y Sepulveda, 2005; Sepulveda *et al.*, 2005; Patterson *et al.*, 2011). A diferencia de *Alopias vulpinus*, el músculo rojo aeróbico se encuentra en posición subcutánea en *A. superciliosus* y *A. pelagicus* (Patterson *et al.*, 2011), lo cual supone una baja capacidad de retener el calor generado debido al intercambio calórico entre la piel y el agua circundante.

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 esta 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).

Alopias superciliosus posee cámaras branquiales lateralmente expandidas y la mayor área de superficie branquial documentada a la fecha en elasmobranquios, lo cual implica una alta tolerancia a permanecer en aguas hipóxicas durante tiempos prolongados (Wootton *et al.*, 2015). La gran área de superficie branquial en combinación con la particularmente delgada barrera agua-sangre, finas lamellae, y gran largo total de filamentos permiten la absorción de oxígeno disuelto en forma eficiente incluso en condiciones de hipoxia. Estas adaptaciones no se observan a este nivel de desarrollo en ninguna de las dos especies restantes de la familia de tiburones zorro (*A. vulpinus* y *A. pelagicus*) y probablemente sea una de las razones por las cuales *A. superciliosus* es capaz de explotar un nicho vertical mucho mayor que el de sus especies más emparentadas.

4.g. Mortalidad

Debido a la gran talla de nacimiento de la especie y gran porte de los ejemplares subadultos y adultos, es probable que *A. superciliosus* cuente con escasos depredadores naturales a lo largo de su vida. No obstante, registros

ocasionales de depredación por parte de marrajos dientusos (*I. oxyrinchus*) y orcas (*Orcinus orca*) sobre ejemplares de *A. vulpinus* han sido registrados anteriormente (Bedford, 1985; Visser, 2005), por lo cual no es posible descartar que algo similar ocurra en *A. superciliosus*.

El conocimiento acerca de la mortalidad al momento de la captura y de la mortalidad post-captura son limitados para esta especie. Beerkircher *et al.* (2002) informaron de que el 53,7 % (n = 82) de los ejemplares capturados en la flota de palangre pelágico de Estados Unidos estaban muertos al momento de la virada del arte. Coelho *et al.* (2012) analizaron el estado (vivo o muerto) de una gran variedad de elasmobranquios durante la virada en buques palangreros operando en una extensa área del Atlántico. De acuerdo con estos autores *A. superciliosus* fue una de las especies que presentó un mayor porcentaje de mortalidad al momento de la virada (50,6 %, n = 1.061) junto con *Sphyrna zygaena* (71,0 %, n = 372) y *Carcharhinus falciformis* (55,8 %, n = 310). Por su parte, Pan *et al.* (2022) reportaron una mortalidad al momento de la virada del 31,1 % en la flota palangrera China dirigida al patudo (*Thunnus obesus*) en el Atlántico, y un 6,1 % adicional de ejemplares catalogados como “moribundos” al momento de la virada. Sepulveda *et al.* (2019) colocaron 14 transmisores de archivo para evaluar la mortalidad post-captura de ejemplares capturados por una pesca experimental en California, Estados Unidos, diseñada para la captura selectiva durante el día y a grandes profundidades de pez espada (*Xiphias gladius*). Los resultados de este trabajo muestran una mortalidad reducida, con sólo 1 ejemplar muriendo luego de la liberación. Un segundo ejemplar liberado mostró clara evidencia de haber sido depredado seis horas luego de ser liberado. Los restantes 12 ejemplares sobrevivieron a la captura y liberación durante al menos 30 días (fin del período de monitoreo). En forma similar, Aalbers *et al.* (2021) reportaron una alta supervivencia post-captura para otra modalidad específica de pesca para la captura de pez espada durante el día en la misma región. De los 14 ejemplares capturados y marcados, a excepción de uno, todos sobrevivieron durante 30 días luego de la captura, indicando una mortalidad de un 7 %. No obstante, el único ejemplar que no sobrevivió se encontraba seriamente enredado en el arte de pesca, lo cual potencialmente habría comprometido su supervivencia, sugiriendo en definitiva una mortalidad post-captura incluso más baja en condiciones normales de captura.

5. Biología de pesquerías

5.a. Poblaciones/estructura de stock

Basándose en estudios del ADN mitocondrial (región control), Trejo (2005) sugirió que existirían al menos dos stocks o unidades de ordenación diferenciados para *A. superciliosus*, uno correspondiente al océano Indo-Pacífico y otro al océano Atlántico. Sin embargo, la presencia de haplotipos compartidos entre poblaciones del Indo-Pacífico y del Atlántico, la gran capacidad migratoria de la especie, y su ocurrencia en aguas al sur de Sudáfrica sugieren la posibilidad de un cierto intercambio genético entre poblaciones de las distintas cuencas oceánicas (Trejo 2005). Dentro del Atlántico, Trejo (2005) no encontró diferencias significativas en la estructura poblacional de las distintas regiones muestreadas, lo que sugiere una gran capacidad dispersiva de la especie. No obstante, el número de muestras fue bajo y restringido únicamente al Atlántico norte, por lo que no es posible aún garantizar la existencia de un único stock dentro del océano Atlántico. A su vez, la ausencia de muestras provenientes del Atlántico sur impide confirmar la existencia de un intercambio genético entre poblaciones del Indo-Pacífico y Atlántico sur, pero dada la presencia de la especie en aguas sudafricanas, al menos cierto intercambio es esperable (Trejo, 2005). Más recientemente, Morales *et al.* (2018) analizaron el mismo marcador genético, pero incluyendo una cantidad de muestras más representativas de la cuenca Atlántica y del océano Índico occidental. Los resultados de este estudio concuerdan con los comunicados anteriormente por Trejo (2005), y evidencia una ausencia de estructura poblacional entre diversas regiones del Atlántico e incluso entre el Atlántico y el Índico occidental.

5.b. Descripción de las pesquerías

A. superciliosus es capturado prácticamente dentro de todo su rango de distribución dentro del Atlántico (Fernandez-Carvalho *et al.*, 2015a), incluyendo Estados Unidos (Stillwell y Casey, 1976; Beerkircher *et al.*, 2002; Lynch *et al.*, 2018), golfo de México y mar Caribe (Arocha *et al.*, 2002; Cortés *et al.*, 2007; Tavares y Arocha, 2008, Ruiz-Abierno *et al.*, 2021), Brasil (Amorim *et al.*, 1998, 2002; Mourato *et al.*, 2008), Uruguay (Berrondo *et al.*, 2007; Forselledo y Domingo, 2015), Sudáfrica (Compagno y Smale, 1986; Basson *et al.*, 2007; Petersen *et al.*, 2008), golfo de Guinea (Castro y Mejuto, 1995; Fernandez-Carvalho *et al.*, 2011), norte de África (Buencuerpo *et al.*, 1998; Fernandez-Carvalho *et al.*, 2011; Seidu *et al.*, 2022), península ibérica (Moreno y Morón, 1992; Buencuerpo *et al.*, 1998), mar Mediterráneo (Megalofonou *et al.*, 2005a,b; Clo *et al.*, 2009) e islas británicas (Thorpe, 1997). Esta especie es capturada mediante diversas modalidades de pesca tales como redes de arrastre y de deriva, redes de enmalle, caña y carrete, y palangre de fondo; pero principalmente es capturada de forma fortuita por las flotas de palangre pelágico (Compagno, 2001; Rigby *et al.*, 2009) dirigidas a la pesca de atunes (Scombridae) y peces de pico (Xiphidae e Istiophoridae). Los tiburones zorro (*A. pelagicus*, *A. superciliosus* y *A.*

vulpinus) son comercializados internacionalmente por su carne, piel y aletas (Camhi *et al.*, 2008; Dent y Clarke, 2015).

En la pesca de palangre, las capturas de *A. superciliosus* son variables de región a región, pero rara vez constituyen una porción sustancial de la captura total de tiburones. En Venezuela esta especie representó el 2,2 % de la captura total de tiburones de la flota venezolana de palangre entre 1994 y 2000 (Arocha *et al.*, 2002). En el sudeste de Brasil, *A. superciliosus* constituyó más 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 basándose en la información obtenida por el Programa de observadores, esta especie representó menos del 0,2 % de la captura total de tiburones de la flota de palangre pelágico entre 1998 y 2009 (Mas, 2012). Entre 1998 y 2005, el 0,3 % de la captura total de tiburones de la flota palangrera sudafricana estuvo compuesta por *A. superciliosus* (Petersen *et al.*, 2008), mientras que entre los 5°N y 15°S la especie representó el 3,6 % de la captura total de tiburones de la flota de Taipei Chino entre 1999 y 2003. En Estados Unidos esta especie representó el 1,6 % de la captura total de la flota de palangre pelágico entre 1981 y 1983 (Berkeley y Campos, 1988) y el 1,8 % entre 1992 y 2000 (Beerkircher *et al.*, 2002). En el nordeste de Cuba, *A. superciliosus* fue la sexta especie de tiburón más capturada en la pesca artesanal de palangre, constituyendo el 6 % de la captura total de tiburones entre 2011 y 2019 (Ruiz-Abierno *et al.*, 2021). En el océano Pacífico, Matsunaga y Yokawa (2013) analizaron las capturas de tiburones por parte de la flota atunera japonesa entre 1992 y 2006. *Alopias superciliosus* fue la segunda especie de tiburón mayormente capturada por la flota, precedida sólo por *Prionace glauca*, y representando el 10,9 % del total de tiburones capturados. Estos resultados contrastan con los mencionados anteriormente en diversas flotas palangreras de superficie, pero son coherentes con los hábitos de la especie y el calado de palangres profundos por parte de la flota japonesa. Basándose en la información recopilada mediante marcas satelitales de archivo, Coelho *et al.* (2015) concluyeron que juveniles y adultos de esta especie solapan su distribución vertical con la profundidad operativa de la flota palangrera portuguesa durante la noche, mientras que durante el día ocupan estratos más profundos por fuera del alcance de la flota. Los datos obtenidos indicaron que el solapamiento vertical con este arte de pesca fue de entre 56 y 60 % para juveniles y de 25 a 34 % para adultos. Este trabajo es una clara evidencia de que la susceptibilidad de la especie frente a las flotas palangreras depende no sólo de la talla de los ejemplares sino del momento del día.

5.c. Estado de los stocks

En general, los tiburones pelágicos, entre ellos *A. superciliosus*, tienden a utilizar su energía inicialmente en crecimiento somático, retrasando la madurez sexual y viviendo por más tiempo que los pequeños tiburones costeros, mientras que 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. superciliosus* es una de las especies pelágicas menos productivas, presentando características de historia de vida muy similares a las de los grandes tiburones costeros (Cortés, 2008; Smith *et al.*, 2008). No existen a la fecha evaluaciones de stock para esta especie en aguas del océano Atlántico. No obstante, En un análisis de riesgo ecológico llevado a cabo por Cortés *et al.* (2015), *A. superciliosus* fue identificada como una de las especies pelágicas menos productivas y la de mayor vulnerabilidad frente a la pesca de palangre en el Atlántico, seguida por *Isurus paucus*, *Isurus oxyrinchus* y *Lamna nasus*. Estos autores mencionaron la necesidad de mejorar el conocimiento biológico de *A. superciliosus* a fin de poder evaluar su productividad de forma más robusta. Teniendo en cuenta esta realidad, el hecho de que la especie es capturada básicamente dentro todo el espectro de clases de edades y tallas por diversas modalidades de pesca, y de 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).

Para el Atlántico noroeste, Baum *et al.* (2003) constataron una reducción masiva en la abundancia de un gran número de especies de tiburones con respecto a los niveles previos a la expansión de la pesca industrial, lo que indicaba, 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 (por ejemplo, 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 (por ejemplo, Cortés *et al.*, 2007). Mourato *et al.* (2008) estandarizaron la serie temporal de la CPUE de *A. superciliosus* para el período comprendido entre 1978 y 2006 en base a las pesquerías de palangre pelágico del sur de Brasil, y concluyeron que la pesca habría ocasionado solamente un ligero decremento en la CPUE entre el inicio y fin de dicha serie temporal. En el Atlántico noroeste, Cortés *et al.* (2007) comunicaron una aparente estabilización en la CPUE de *A. superciliosus* e incluso un ligero aumento entre fines de los 90 y 2005, dependiendo de la fuente de datos utilizada. Un estudio más reciente llevado a cabo en la misma región indicó una sostenida disminución de las capturas de la flota de palangre estadounidense a partir de principios de los 90, seguida de un aparente incremento entre 2000 y 2005, para luego mostrar una tendencia decreciente hacia el final 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 condriictios. 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 océano Pacífico, y en un 84,7 % en el océano Índico. A nivel global, las estimaciones de Pacoureau *et al.* (2021) indicarían una disminución en la abundancia relativa de *A. superciliosus* del 65 %.

Globalmente *A. superciliosus* es catalogado como “vulnerable” dentro de las listas rojas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN; Rigby *et al.*, 2009). Evaluaciones de carácter más local clasifican a la especie como “en peligro” para el mar Mediterráneo y Atlántico nordeste (Walls y Soldo, 2015, 2016). De acuerdo con la [Recomendación de ICCAT sobre la conservación de los tiburones zorro capturados en asociación con las pesquerías en la zona del Convenio ICCAT \(Rec. 09-07\)](#) se prohíbe la retención a bordo y posterior comercialización de cualquier parte de *A. superciliosus*, con la salvedad de algunas pesquerías mexicanas de pequeña escala con una captura inferior a los 110 individuos. Dentro de aguas estadounidenses del Atlántico, la retención y comercialización de *A. superciliosus* se encuentra prohibida desde el 2000 por parte del “Fishery Management Plan of the Atlantic tunas, swordfish and sharks” (NMFS, 2010).

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.
- Aalbers, S.A., Wang, M., Villafana, C., Sepulveda, C.A. 2021. Bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* movements and post-release survivorship following capture on linked buoy gear. *Fisheries Research* 236: 105857.
- Akyol, O., Ceyhan, T., Capapé, C. 2020. Capture of a bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* (Alopiidae) in Turkish waters (Eastern Mediterranean Sea). *Annales Series Historia Naturalis* Vol: 31–36.
- 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.
- Amorim, A.F., Arfelli, C.A., Bacilieri, S. 2002. Shark data from Santos longliners fishery off Southern Brazil (1971–2000). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1341–1348.
- Arocha, F., Arocha, O., Marcano, L. 2002. Observed shark bycatch from the Venezuelan tuna and swordfish fishery from 1994 through 2000. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1123–1131.
- Ayas, D., Akbora, H.D., Çiçek, B.A. 2020. Occurrence of the Young Thresher Shark *Alopias superciliosus* Lowe, 1841 (Lamniformes: Alopiidae) in the Northeastern Mediterranean Sea. *Cammagene Journal of Biology* 4: 28–31.
- Bass, A.J., D’aubrey, J.D., Kistnasamy, N. 1975. Sharks of the East coast of southern Africa. IV The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. *Oceanographic Research Institute (Durban) Investigational Report* 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.
- 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.
- Benjamin, D., Madhusoodana Kurup, B., Harikrishnan, M., Varghese, B.C. 2015. First report on recruits of bigeye thresher shark *alopias superciliosus* (Laminiformes: Alopidae) with Largest Birth Size from Indian Waters. *International Journal of Scientific Research in Science, Engineering and Technology* 1: 216–220.
- 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 y Integrative Physiology* 129: 695–726.

- Bernal, D., Sepulveda, R.E. 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.
- Bernal, D., Sepulveda, C., Musyl, M., Brill, R. 2009. The eco-physiology of swimming and movement patterns of tunas, billfishes, and large pelagic sharks. En: P. Domenici and D. Kapoor (Eds.). *Fish locomotion: an etho-ecological perspective*, Scientific Publishers, Enfield, NH. pp. 436–483.
- 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). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 60: 566–576.
- 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 pp.
- Briones-Mendoza, J., Carrasco-Puig, P., Toala-Franco, D. 2021. Reproductive biology aspects of *Alopias pelagicus* and *A. superciliosus* (Lamniformes: Alopiidae) in the Ecuadorian Pacific. *Neotropical Ichthyology* 19.
- 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. 1956. Note d'ichtyologie ouest-africaine. XV. Sur un requin-renard nouveau pour la faune d'Afrique occidentale française *Alopias superciliosus* (Lowe) 1840. *Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire* 18A: 1257–1266.
- 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.
- 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.
- Carlson, J.K., Gulak, S.J.B. 2012. Habitat use and movements patterns of oceanic whitetip, bigeye thresher and dusky sharks based on archival satellite tags. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 68: 1922–1932.
- 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.
- Castro, J.A., Mejuto, J. 1995. Reproductive Parameters of Blue Shark, *Prionace glauca*, and other Sharks in the Gulf of Guinea. *Marine and Freshwater Research* 46: 967–973.
- Castro, J.I. 2009. Observations on the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. *Aqua, International Journal of Ichthyology* 15: 205–222.
- 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 p.
- Chen, C., Liu, K., Chang, M. 1997. Reproductive biology of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) (Chondrichthyes: Alopiidae), in the northwestern Pacific. *Ichthyological Research* 44: 227–235.
- Clo, S., Bonfil, R., de Sabata, E. 2009. Additional records of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, from the central and eastern Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity Records* 2: e20.
- Coelho, R., Fernandez-Carvalho, J., Lino, P.G., Santos, M.N. 2012. An overview of the hooking mortality of elasmobranchs caught in a swordfish pelagic longline fishery in the Atlantic Ocean. *Aquatic Living Resources* 25: 311–319.
- Coelho, R., Fernandez-Carvalho, J., Santos, M.N. 2015. Habitat use and diel vertical migration of bigeye thresher shark: Overlap with pelagic longline fishing gear. *Marine environmental research* 112: 91–99.
- Compagno, L.J.V., Smale, M.J. 1986. Recent records of four warm-water elasmobranchs from the eastern Cape Province, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 4: 11–15.
- 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.
- Corsini-Foka, M., Sioulas, A. 2009. On two old specimens of *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) (Chondrichthyes: Alopiidae) from the Aegean waters. *Marine Biodiversity Records* 2: e72.
- 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. 2008. Comparative life history and demography of pelagic sharks. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.). *Sharks of the Open: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing. Oxford, UK, pp. 309–322.
- Cortés, E., Domingo, A., Miller, P., Forselleo, R., Mas, F., Arocha, F., Campana, S., Coelho, R., Da Silva, C., Hazin, F.H.V., Holtzhausen, H., Keene, K., Lucena, F., Ramírez, 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.
- 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.
- Das, P., Sinha, M.K., Bhargava, A.K., Singh, P., Sahu, K.C., Mali, K.S. 2016. A report on the recruitments of *Alopias pelagicus* and *Alopias superciliosus* in the Andaman Sea. *Journal of Aquaculture and Marine Biology* 4: 1–5.
- De Maddalena, A., Bänisch, H., Heim, W. 2016. *Sharks of the Mediterranean: An illustrated study of all species*. McFarland. 235 pp.
- Ebert, D.A., Fowler, S., Compagno, L.J.V. 2013. *Sharks of the world: A fully illustrated guide*. Devon, England: Wild Nature Press. 528 pp.
- Ebert, D.A., Wintner, S.P., Kyne, P.M. 2021. An annotated checklist of the chondrichthyans of South Africa. *Zootaxa*, 4947: 1–127.
- Farrag, M. 2017. New record of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* Lowe, 1841 (Family: Alopiidae) from the eastern Mediterranean Sea, Egypt. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies* 5: 316–318.
- Forselleo, R., Domingo, A. 2015. Plan de Acción Nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. In: Domingo, A., Forselleo, 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
- Fernandez-Carvalho, J., Coelho, R., Erzini, K., Neves Santos, M. 2011. Age and growth of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, from the pelagic longline fisheries in the tropical northeastern Atlantic Ocean, determined by vertebral band counts. *Aquatic Living Resources* 24: 359–368.
- Fernandez-Carvalho, J., Coelho, R., Mejuto, J., Cortés, E., Domingo, A., Yokawa, K., Liu, K.M., García-Cortés, B., Forselledo, R., Ohshimo, S., Ramos-Cartelle, A., Tsai, W.P., Santos, M.N. 2015a. Pan-Atlantic distribution patterns and reproductive biology of the bigeye thresher, *Alopias superciliosus*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25: 551–568.
- Fernandez-Carvalho, J., Coelho, R., Erzini, K., Santos, M.N. 2015b. Modeling age and growth of the bigeye thresher (*Alopias superciliosus*) in the Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 113: 468–481.
- Fogacho, M.P. 2015. Aspectos reproductivos del Tiburón Zorro de Anteojos (*Alopias superciliosus*) desembarcados en el Puerto de Santa Rosa, Cantón Salinas, Provincia de Santa Elena. Tesis de Grado. Universidad de Guayaquil, Facultad de Ciencias Naturales, Escuela de Biología, Ecuador. 97 pp.
- García-Cortés B., 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. *Col. Vol. Sci. Pap.* 54(4): 1132–1149.
- Gilmore, R.G. 1983. Observations on the Embryos of the Longfin Mako, *Isurus paucus*, and the Bigeye Thresher, *Alopias superciliosus*. *Copeia* 1983: 375–382.
- 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. In: 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.
- Gökoğlu, M., Teker, S., Julian, D. 2017. First report of thresher sharks (Alopiidae) in the Gulf of Antalya. *Iranian Journal of Fisheries Sciences* 16: 1108–1113.
- 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.
- Guitart Manday, D. 1975. Las pesquerías pelágico-oceánicas de corto radio de acción en la región Noroccidental de Cuba. *Academia de Ciencias de Cuba Serie Oceanológica* 31. 26p.
- Holden, M.J. 1974. Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. In: Hardin-Jones, F. (Ed.). *Sea Fisheries Research*. Logos Press, London, UK. pp. 187-215.
- Kabasakal, H., Dalyan, C., Yurtsever, A. 2011 (July). Additional records of the bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) (Chondrichthyes: Lamniformes: Alopiidae) from Turkish waters. *Annales Series Historia Naturalis* 21: 143–148).
- Kohin, S., Arauz, R., Holts, D., Vetter, R. 2006. Preliminary Results: Behavior and habitat preferences of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and a bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*) tagged in the Eastern Tropical Pacific. *Primer Seminario-Taller del Estado del Conocimiento de la Condrictiofauna de Costa Rica*. pp. 17–19.
- Kohler, N.E., Casey, J.G., Turner, P.A. 1995. Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North Atlantic. *Fishery Bulletin* 93: 412–418.
- Kohler, N.E., 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.
- Liu, K.M., Chiang, P.J., Chen, C.T. 1998. Age and growth estimates of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, in northeastern Taiwan waters. *Fishery Bulletin* 96: 482–491.
- Kousteni, V., Resaikos, V., Papatheodoulou, M., Papageorgiou, M. 2022. Review of catch records of the bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* Lowe, 1841 (Lamniformes: Alopiidae) in the Mediterranean Sea: historical and recent data with biological notes. *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.15160>

- Liu, K.M., Chen, C.T., Liao, T.H., Joung, S.J. 1999. Age, Growth, and Reproduction of the Pelagic Thresher Shark, *Alopias pelagicus* in the Northwestern Pacific. *Copeia* 1999: 68–74.
- 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.
- 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., Amorim, A. 2004. Estudo preliminar de idade e crescimento do tubarão-raposa (*Alopias superciliosus*) no Sudeste e Sul do Brasil. In: Resumos da IV Reunião da Sociedade Brasileira para o Estudo dos Elasmobrânquios. SBEEL, 2004. pp 116–117.
- Mancini, P. 2005. Estudo biológico-pesquero do tubarão-raposa, *Alopias superciliosus* (Lamniformes, Alopiidae) capturado no Sudeste-sul do Brasil. Dissertação do Mestre em Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São Paulo. 195 pp.
- 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.
- Matsunaga, H., Yokawa, K. 2013. Distribution and ecology of bigeye thresher *Alopias superciliosus* in the Pacific Ocean. *Fisheries science* 79: 737–748.
- 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.
- Moazzam, M., Osmany, H.B. 2022. Species composition, commercial landings, distribution and some aspects of biology of shark (Class Pisces) of Pakistan: pelagic sharks. *International Journal of Biology and Biotechnology* 19: 113–147.
- Morales, M.J.A., Mendonça, F.F., Magalhães, C.O., Oliveira, C., Coelho, R., Santos, M.N., Paes Cruz, V., Piercy, A., Burges, G., Hazin, F.V., Foresti, F. 2018. Population genetics of the bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* in the Atlantic and Indian Oceans: implications for conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 28: 941–951.
- Moreno, J.A., Morón, J. 1992. Reproductive biology of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 77–86.
- Mourato, B.L., Amorim, A.F., Arfelli, C.A. 2008. Standardized catch rate of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and bigeye thresher (*Alopias superciliosus*) caught by São Paulo longliners off Southern Brazil. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 62: 1542–1552.
- Muñoz-Chápoli, R. 1984. Reproductive behavior of some sharks from the northeastern Atlantic. *Cybiurn* 8: 1–14.
- Musyl, M.K., McNaughton, L.M., Swimmer, J.Y., Brill, R.W. 2004. Convergent Evolution of Vertical Movement Behavior in Swordfish, Bigeye Tuna, and Bigeye Thresher Sharks: Vertical Niche Partitioning in the Pelagic Environment as Shown by Electronic Tagging Studies. *Pelagic Fisheries Research Program* 9: 1–4.
- Musyl, M.K., Brill, R.W., Curran, D.S., Fragoso, N.M., McNaughton, L.M., Nielsen, A., Kikkawa, B.S., Moyes, C.D. 2011. Postrelease survival, vertical and horizontal movements, and thermal habitats of five species of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* 109: 341–368.
- Nakano, H., Matsunaga, H., Okamoto, H., Okazaki, M. 2003. Acoustic tracking of bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* in the eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 265: 255–261.
- 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.
- Pade, N.G., Queiroz, N., Humphries, N.E., Witt, M.J., Jones, C.S., Noble, L.R., Sims, D.W. 2009. First results from satellite-linked archival tagging of porbeagle shark, *Lamna nasus*: area fidelity, wider-scale movements and plasticity in diel depth changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 370: 64–74.
- Pan, B., Zhu, J., Lin, Q., Geng, Z., Wu, F., Zhang, Y. 2022. Study on the catch, bycatch and discard of Chinese pelagic longline fisheries in the Atlantic Ocean. *Aquaculture and Fisheries*. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2022.03.002>
- 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.
- Polo-Silva, C., Baigorri-Santacruz, A., Galvan-Magaña, F., Grijalba-Bendeck, A., Sanjuan-Muñoz, M. 2007. Hábitos alimentarios del tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en el Pacífico ecuatoriano. *Revista de Biología. Marina y Oceanografía* 42: 59–69.
- Polo-Silva, C., Rendón, L., Galvan-Magaña, F. 2009. Descripción de la dieta de los tiburones zorro (*Alopias pelagicus*) y (*Alopias superciliosus*) durante la época lluviosa en aguas ecuatorianas. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 4: 556–571.
- Preti, A., Kohin, S., Dewar, H., Ramon, D. 2008. Feeding habits of the bigeye thresher (*Alopias superciliosus*) sampled from the California-based drift gillnet fishery. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report* 49: 202–211.
- Rey, J.C., Muñoz-Chápuli, R. 1992. Intra and interspecific association of large pelagic fishes inferred from catch data of surface longline. *Environmental Biology of Fishes* 35: 95–103.
- Rigby, C.L., Barreto, R., Carlson, J., Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Herman, K., Jabado, R.W., Liu, K., Marshall, A., Pacoureau, N., Romanov, E., Sherley, R.B., Winker, H. 2019. *Alopias superciliosus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T161696A894216. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T161696A894216.en>. Downloaded on 25 May 2021.
- Rossi, G. 2010. Interações tróficas entre espécies pelágicas do Atlântico Sudoeste: utilizando isótopos estáveis e inferência bayesiana. Dissertação do Doutor em Ciências Biológicas, Universidade estadual paulista “Júlio de Mesquita filho” instituto de biociências – Rio Claro. 100 pp.
- Ruiz-Abierno, A., Márquez-Farías, J.F., Trápaga-Roig, M., Heuter, R.E. 2021. Seasonal Abundance and Size Structure of Sharks Taken in the Pelagic Longline Fishery off Northwestern Cuba. *Marine and Coastal Fisheries* 13: 289–305.
- Schembri, T., Fergusson, I.K., Schembri, P.J. 2003. Revision of the records of shark and ray species from the Maltese islands (Chordata: Chondrichthyes). *Central Mediterranean Naturalist* 4: 71–104.
- Seidu, I., van Beuningen, D., Brobbey, L.K., Danquah, E., Oppong, S.K., Séret, B. 2022. Species composition, seasonality and biological characteristics of Western Ghana’s elasmobranch fishery. *Regional Studies in Marine Science* 52: 102338.
- 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., Wang, M., Aalbers, S.A. 2019. Post-release survivorship and movements of bigeye thresher sharks, *Alopias superciliosus*, following capture on deep-set buoy gear. *Fisheries Research* 219: 105–312.
- 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.
- Sims, D.W., Southall, E.J., Tarling, G.A., Metcalfe, J.D. 2005. Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. *Journal of Animal Ecology* 74: 755–761.

- 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.
- 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, J.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.
- Thorpe, T. 1997. First occurrence and new length record for the bigeye thresher shark in the North-east Atlantic. *Journal of Fish Biology* 50: 222–224.
- 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.
- 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.
- Walls, R.H.L., Soldo, A. 2015. *Alopias superciliosus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T161696A48907814. Downloaded on 28 May 2021.
- Walls, R.H.L., Soldo, A. 2016. *Alopias superciliosus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T161696A16527729. Downloaded on 28 May 2021.
- 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.
- White, W.T. 2007. Biological observations on lamnoid sharks (Lamniformes) caught by fisheries in eastern Indonesia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 781–788.
- 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.