



CAPÍTULO 2.2.1.3: MARRAJO SARDINERO	AUTORES: R. FORSELLEDO, A. DOMINGO, F. MAS y P. MILLER	ÚLTIMA ACTUALIZACIÓN: agosto de 2022¹ Original: español
--	---	---

2.2.1.3 Descripción del marrajo sardinero (POR)

1. Nombre

1.a. Clasificación y taxonomía

Nombre de la especie: *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1788)

Etimología: El nombre del Género *Lamna* proviene del griego “*lamna-es*” que refiere a un pez voraz, mientras que el nombre de la especie “*nasus*” es de origen latín que significa “nariz”.

El nombre común de la especie en inglés “porbeagle” se deriva del cornuallés (lengua celta britónica) “porgh-bugel” y probablemente proviene de una combinación de “porpoise” (marsopa), en referencia a la forma de su cuerpo similar a la de un delfín o marsopa, y “beagle” (raza de perro), en referencia a su destreza de caza (Compagno 2001; Roman s.f.).

Sinónimos: *Isurus nasus* (synonym), *Lamna cornubica* (Gmelin, 1789), *Lamna pennanti* (Walbaum, 1792), *Lamna philippii* (Pérez Canto, 1886), *Lamna punctata* (Storer, 1839), *Lamna whitleyi* (Phillipps, 1935), *Oxyrhina daekayi* (Gill, 1861), *Selanonius walkeri* (Fleming, 1828), *Squalus cornubicus* (Gmelin, 1789), *Squalus cornubiensis* (Pennant, 1812), *Squalus monensis* (Shaw, 1804), *Squalus nasus* (Bonnaterre, 1788), *Squalus pennanti* (Walbaum, 1792), *Squalus selanonus* (Leach, 1818).

Código de especies ICCAT: POR

Nombres ICCAT: marrajo sardinero (español), requin-taupe commun (francés), porbeagle (inglés)

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

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

1.b. Nombres comunes

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

Albania: tonil.

Alemania: Heringshai.

Australia: mackerel shark, porbeagle.

Azores: marracho, porbeagle.

Brasil: t.-golfinho, cavalha, cação, marracho.

¹ Versión original elaborada en septiembre 2006 por J. Valeiras y E. Abad (Instituto Español de Oceanografía, España).

Cabo Verde: anequim, arrequim, marracho, peixe-cão, sardo, tubarão.

Canadá: maraíche, porbeagle.

China (chino mandarín): 鼠鯊, 鼠鯊.

Croacia: Kučina, Morski pas.

Dinamarca: Almindelig sildehaj, Sildehaj

España: Calderon, El marrago, Ludia, Marraco, Marraquet, Taulo, Cailón, Cailón marrajo, Marraix, Marrajo, Marrajo sardinero.

Estados Unidos: Blue dog, Porbeagle.

Estonia: Harilik heeringahai.

Finlandia: Sillihai.

Francia: Requin taupe, Requin-taupe commun, Lamie, Lamnie, Taupe, Touille, Le squalen nez, Le lamie long nez, Lamie, Nez, Touille, Touillele boeuf taupe, Requin long nez, Loutre de mer, Nas llarg, Melantoun Sbrigliulu (corso).

Gales: Morgi mawr.

Grecia: Carcharias, Karharías, Lamia, Skylopsaro, Καρχαρίας, Λάμια, Σκυλόψαρο.

Irlanda: An craosaire, Porbeagle shark.

Isla de Man: Porbeagle.

Islas Crozet: Requin taupe, Taupe.

Islas Feroe: Hemari.

Islas Kerguelen: Requin taupe.

Islas Kermadec: Porbeagle shark.

Islandia: Hámeri.

Italia: Lamna smeriglio, Isuro muso acuto, Cagnia, Sorglio pisci tunnu, Pesci cani, Cani di mer, Cagnizza, Smeriglio.

Japón: Mōka-zame.

Madeira: Requirim, Nequirim, Marracho.

Malta: Pixxiplamtu, Pixxiplamtu, Porbeagle shark, Smeriglio.

Marruecos: Kalb.

Montenegro: Kučina.

Noruega: Haabrand, Håbrand, Håbrann.

Nueva Zelanda: Porbeagle.

Países Bajos: Haringhaai, Neushaai.

Polonia: Lamna, Żarłacz śledziowy.

Portugal: Anequim, Arrequim, Marracho, Tubarão-sardo, Sardo.

Reino Unido: Beaumaris shark, Porbeagle.

República Checa: Žralok makrelový.

Rumania: Rechinul scrumbiilor.

Rusia: Aatlanticheskaya seldevaya akula, Акула сельдевая, акула атлантическая.

Senegal: Ndiagadar.

Serbia: Kučina, Psina atlantska.

Sudáfrica: Haringhaai, Porbeagle, Porbeagle shark.

Suecia: Håbrand, Håbrandshaj, Haabranden, Haamar, Sillhaj.

Türkiye: dikburun, dikburun karkarias, dikburunkarkarias baligi.

Uruguay: moka, pinocho, porbeagle.

2. Identificación (Basado principalmente en Compagno, 2001).

Características de *Lamna nasus* (Figura 1).



Figura 1. Marrajo sardinero (*Lamna nasus*) (Bonnaterre, 1788). Imagen tomada de Domingo *et al.*, 2010. Crédito de la foto: CSIRO Marine and Atmospheric Research, Australia.

Tallas

A lo largo de este documento, siempre que se haga referencia a tallas, se hará en función del largo total (TL) en centímetros, salvo en los casos en que se especifique lo contrario (por ejemplo, largo horquilla: FL, y largo precaudal: PCL).

La talla máxima reportada de marrajo sardinero es de 302 cm FL (Francis *et al.*, 2008). En el Atlántico noroeste, las tallas máximas registradas para machos y hembras son de 262 y 317 cm FL, respectivamente. En el Atlántico nordeste las hembras alcanzan una talla máxima de 278 cm FL y los machos de 253 cm FL. En el Atlántico sudoeste, los registros alcanzados fueron de 221 cm FL para hembras y 226 cm FL para machos (Forselledo, 2012). En el Pacífico suroeste, las tallas máximas reportadas son de 228 cm FL para machos y 208 cm FL para hembras (Francis y Stevens, 2000), por lo que ambos sexos de la especie parecen alcanzar tallas menores en el hemisferio sur que en el norte (Francis *et al.*, 2008).

Coloración

Dorso azul grisáceo, gris o gris oscuro, superficie ventral del cuerpo blanca que no se extiende sobre las bases pectorales. Superficie ventral de la cabeza y abdomen blanca. En el hemisferio sur, los adultos pueden presentar color oscuro en la zona inferior de la cabeza y abdomen con manchas negruzcas. La primera aleta dorsal, en su extremo posterior libre, presenta una mancha blanca característica de la especie. Los extremos de las aletas pectorales, en sus superficies ventrales, presentan márgenes oscuros.

Características externas

El marrajo sardinero presenta un cuerpo robusto, de forma fusiforme, con hocico en forma cónica, moderadamente largo. Ojos grandes y oscuros sin membrana nictitante. Hendiduras branquiales muy grandes. Las aletas son bastante rígidas. Primera aleta dorsal grande, de forma redondeada, con margen posterior casi recto, y en el extremo posterior libre una mancha blanca. El origen de la primera dorsal sobre o justo detrás de las inserciones de las aletas pectorales. Segunda aleta dorsal y aleta anal muy pequeñas y pivotantes. El origen de la aleta anal se encuentra por debajo del origen de la segunda aleta dorsal. Presenta fuertes quillas en el pedúnculo caudal, y quillas secundarias más cortas, por debajo de las anteriores, en la base de la caudal. Aleta caudal grande en forma de medialuna, el lóbulo superior y el inferior similares en tamaño (Compagno, 2001; McMillan *et al.*, 2019; Roman s.f.).

Características internas

En ambas mandíbulas, dientes grandes, de cúspides casi rectas, y pequeñas cúspides laterales a ambos lados de los dientes. En las especies del Orden Lamniformes, los dientes varían considerablemente en forma y tamaño, dependiendo de su ubicación en la mandíbula, y presenta lo que se conoce como el “patrón dental Lamnoideo”, dientes anteriores grandes, dientes intermedios muy pequeños, dientes laterales medianos a grandes, y dientes posteriores pequeños. Esta especie, carece de dientes sinfisarios. La fórmula dentaria es variable, con 12 a 16 dientes a cada lado de la mandíbula superior, y 11 a 16 a cada lado de la mandíbula inferior (Shimada, 2002; Purdy y Francis, 2007). Rostrum craneal con cartílagos rostrales hipercalcificados agrandados pero discretos, que no forman una protuberancia masiva. Columna vertebral compuesta por entre 150 a 162 vértebras, de las cuales 85 a 91 se ubican en la región precaudal (Compagno, 2001).

3. Distribución y ecología de la población

3.a. Distribución geográfica

Distribución antitropical, se encuentra en el Atlántico norte, mar Mediterráneo y en el hemisferio sur en una banda circumglobal en aguas del Atlántico, Índico y Pacífico aproximadamente entre los 30° y 60°S (**Figura 2**) (Last y Stevens, 1994; Compagno, 2001; Ebert *et al.*, 2013). Semba *et al.* (2013) demostraron que el marrajo sardinero tiene una distribución continua entre el Pacífico sur y el Índico sudeste, y entre el Índico sudoeste y el Atlántico sudeste. Bowlby *et al.* (2020a), sobre la base de la información de registros de pesca, datos de observadores científicos y transmisores satelitales, actualizaron el rango de distribución de la especie en el Atlántico noroeste. Esta especie se encuentra desde Groenlandia y Canadá, incluyendo el mar de Labrador, por la costa de Estados Unidos, hasta Puerto Rico, incluyendo el golfo de México. En el Atlántico nordeste, se encuentra desde Islandia, hasta el oeste del mar de Barents, incluyendo el mar del Norte y el mar Báltico, hasta Marruecos, incluyendo Azores, Madeira, Cabo Verde e islas Canarias (Compagno, 2001; Ebert y Stehmann, 2013; ICES, 2017; Bischoff *et al.*, 2018) y, posiblemente, golfo de Guinea (Compagno, 2001; ICES, 2017). Presente en todo el mar Mediterráneo, pero ausente en el mar Negro (Bauchot, 1987; Compagno, 2001; Serena, 2005). En el Atlántico sudoeste, su distribución abarca desde los 26°45'S, en el sur de Brasil, incluyendo Uruguay, sur de Argentina, hasta los 60°S, incluyendo las islas Georgias del Sur (Sadowsky *et al.*, 1985; Compagno, 2001; Domingo *et al.*, 2002; Cortés y Waessle, 2017; Rigby *et al.*, 2019). En el Atlántico sudeste, se encuentra en aguas de Namibia y Sudáfrica, hasta aproximadamente los 50°S (Compagno, 2001; Basson *et al.*, 2007; Rigby *et al.*, 2019). Recientemente, Mejuto *et al.* (2020) reportaron capturas de esta especie en áreas intertropicales del Atlántico este, entre los 20°N y los 20°S, algunas de estas próximas al golfo de Guinea. Los autores señalan que estas capturas están posiblemente asociadas a bajas temperaturas del mar debido a la presencia de surgencias y corrientes superficiales frías que recorren la costa del continente africano y, por lo tanto, algunos individuos de esta especie podrían alcanzar de forma esporádica estas áreas. Los autores mencionan también que estas ocurrencias “raras” también han sido comunicadas por Compagno (2001). De conformidad con esta nueva información, el Grupo de especies de tiburones de ICCAT, recomendó en el informe de evaluación de stock de la especie de 2020, que son necesarios más datos de las pesquerías de la zona ecuatorial (entre 20° latitud sur y 20° latitud norte) para corroborar la presencia de la especie en esta zona (Anón., 2020). Nuevos registros de la especie en esta área han sido indicados por Seidu *et al.* (2022) en las pesquerías artesanales de Ghana, con tres individuos capturados. El mapa que se presenta en la **Figura 2** fue modificado con el fin de representar la distribución de la especie detallada en esta sección, incluyendo los trabajos de Bowlby *et al.* (2020a) y Mejuto *et al.* (2020).

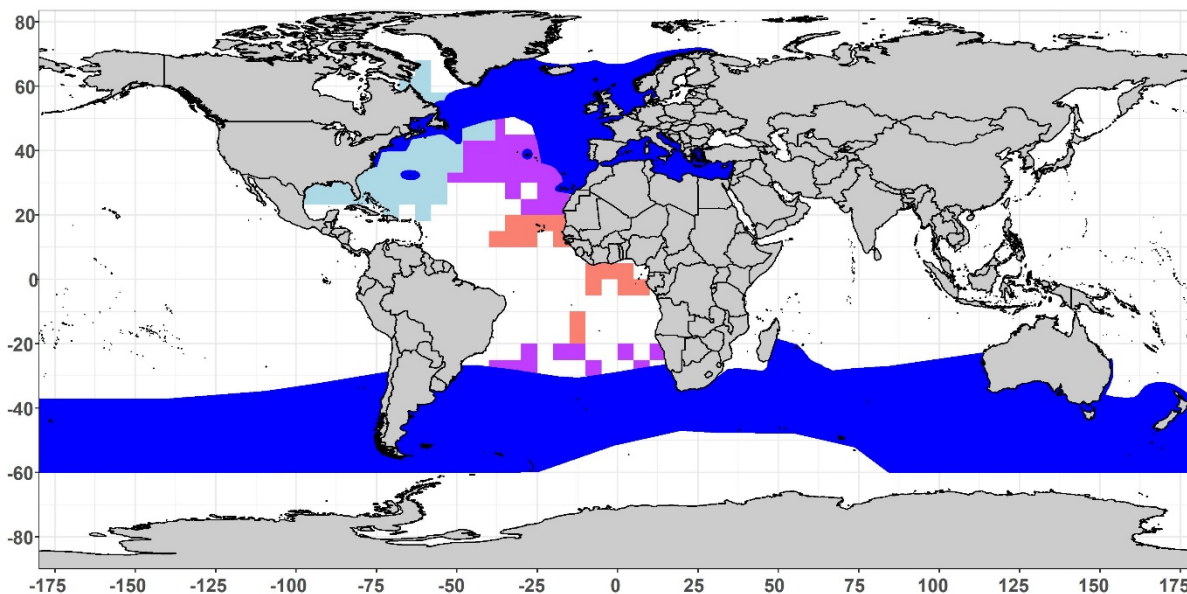


Figura 2. Mapa de distribución del marrajo sardinero (*Lamna nasus*). Tomado y modificado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (IUCN SSC Shark Specialist Group 2018. *Lamna nasus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1). En celeste los datos tomados de Bowlby *et al.* (2020a), en violeta y anaranjado los datos tomados de Mejuto *et al.* (2020). Se diferencian en anaranjado los datos en áreas intertropicales del Atlántico este, entre los 20°N y los 20°S.

3.b. Preferencias de hábitat

Especie epipelágica, habita principalmente sobre las plataformas continentales y en océano abierto, con presencia ocasional en áreas cercanas a la costa (Compagno, 2001; Francis *et al.*, 2008). Sobre la base de los datos de captura, ha sido demostrado que la especie presenta una amplia distribución longitudinal en aguas pelágicas del hemisferio sur (Semba *et al.*, 2013). La distribución antitropical de esta especie surgió probablemente durante los periodos de glaciación, cuando las zonas tropicales eran más acotadas, permitiendo a estas especies cruzar los trópicos de un hemisferio a otro (Stevens 2010).

En general, el marrajo sardinero se distribuye desde la superficie hasta profundidades de 200 m, aunque existen reportes en la costa a menos de 1 m de profundidad y reportes de entre 350 y 700 m, hasta profundidades de 1.360 m (Last y Stevens, 1994; Lucifora y Menni, 1998; Francis y Stevens, 2000; Compagno, 2001; Campana *et al.*, 2010). Está presente en un amplio rango de temperaturas, en el hemisferio sur, se encuentra desde los 2 °C a 23 °C, con preferencia en un rango de entre 8 °C y 20 °C y su abundancia decrece por encima de los 19 °C (Francis y Stevens, 2000). En el Atlántico sudoccidental, en base a datos de observadores científicos de la flota de palangre de Uruguay, se registraron capturas de la especie en temperaturas de superficie de entre 10,6 °C y 22,7 °C, observándose los mayores valores de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en temperaturas de entre 11 °C y 12 °C, y una correlación negativa entre la CPUE y la temperatura superficial del mar (SST) (Forselledo, 2012). Campana y Joyce (2004), en el Atlántico noroeste, observaron capturas de la especie en temperaturas de entre -1 °C y 15 °C, con preferencias por un rango de entre 5 °C y 10 °C. Esta diferencia en las temperaturas observadas entre estudios se debe principalmente a que Campana y Joyce (2004) utilizan datos de temperatura tomados a la profundidad de captura. Estudios de telemetría satelital en el Atlántico noreste han indicado que la especie habita en aguas con temperaturas de entre 9 °C a 19 °C y ocurre desde la superficie hasta los 700 m de profundidad. Los autores observaron variabilidad entre individuos en los movimientos verticales, incluso en las mismas condiciones oceanográficas (Pade *et al.*, 2009; Saunders *et al.*, 2011).

3.c. Migraciones

El marrajo sardinero es una especie altamente migratoria. Se le encuentra en la superficie, en el fondo, solo y en cardúmenes. La información de captura proveniente de diversas flotas pesqueras del Atlántico y Pacífico indican una segregación por talla (edad) y sexo (Campana, 1999; Francis y Stevens, 2000; Francis *et al.*, 2008; Forselledo, 2012).

En el Atlántico norte, se observan variaciones espaciotemporales en las abundancias de la especie. Los desplazamientos de esta especie en el Atlántico norte se conocen a partir de los datos obtenidos de programas de marcado convencional y satelital (Stevens, 1990; Campana, 1999; Kohler *et al.*, 2002; Campana *et al.*, 2010; Pade *et al.*, 2009; Saunders *et al.*, 2011; Biais *et al.*, 2017; Kohler *et al.*, 2019). Campana *et al.* (1999) resumen los desplazamientos anuales de marrajo sardinero en el Atlántico canadiense, e informan que esta especie aparece durante enero-febrero en el golfo de Maine, Georges Bank y sur de la plataforma escocesa, y se desplaza hacia el nordeste, siguiendo la plataforma escocesa, durante la primavera, apareciendo después frente a la costa sur de Terranova y en el golfo de San Lorenzo en el verano y otoño. Las capturas a finales de otoño sugieren un movimiento de retorno hacia el sudoeste. Los datos de marcado apoyan esta migración anual, cuando las marcas colocadas en la primera mitad del año tendían a ser recapturadas en lugares situados más al este y al norte, mientras ocurría lo contrario respecto a las marcas colocadas en verano y otoño (Campana *et al.*, 1999). Estos programas de marcado mostraron que en el Atlántico norte, la mayoría de los tiburones marcados se mueven en distancias cortas a moderadas (hasta 1.500 km) sobre las plataformas continentales (Kohler *et al.*, 1998; Pawson y Vince, 1998; O'Boyle *et al.*, 1998; Campana *et al.*, 1999; Cavanagh, 2005). De los individuos marcados, solo uno cruzó el Atlántico; viajó 4.260 km desde Irlanda a Canadá, donde fue capturado tras algo más de 10 años en libertad (Cameron *et al.*, 2018). En el Atlántico norte se observó que los individuos se mueven hacia el norte a lo largo de la costa durante primavera e inicios del verano, y permanecen allí hasta fines de otoño, momento en el que se produce el retorno (Mejuto, 1985; Campana y Joyce, 2004). Estos patrones migratorios han sido confirmados en estudios recientes basados en telemetría satelital, en donde se observaron grandes ciclos migratorios anuales, con una demostrada fidelidad de sitio de la especie (Pade *et al.*, 2009; Saunders *et al.*, 2011; Biais *et al.*, 2017).

En el hemisferio sur, las interacciones con pesquerías sugieren una mayor incidencia de juveniles en las áreas al norte de la distribución sur (Semba *et al.*, 2013), y la mayoría de los movimientos de la especie parecen darse en dirección latitudinal norte-sur (Francis *et al.*, 2015). Tanto en el Atlántico suroeste como en el Pacífico suroeste fue observado que se produce una migración hacia el norte durante el invierno y hacia el sur en verano (Francis y Stevens, 2000; Francis *et al.*, 2007; Forselledo, 2012).

4. Biología

4.a. Crecimiento

Los datos biológicos relativos a edad y crecimiento del marrajo sardinero en aguas del Atlántico están incompletos, y siguen sin conocerse varias de sus características.

Se calcularon las estimaciones de los parámetros de crecimiento para el marrajo sardinero en el Atlántico norte occidental haciendo recuento de bandas en anillos vertebrales, análisis de talla-frecuencia, y datos de recuperación de marcas (Natanson *et al.*, 2002). Se validó la periodicidad de dos bandas anuales hasta los 11 años con oxitetraciclina inyectada y tiburones de edad conocida. La estimación de edad ha sido validada hasta los 26 años (Campana *et al.*, 2002a; Natanson *et al.*, 2002).

Tabla 1. Parámetros de crecimiento para el marrajo sardinero (L_{∞} en cm, K en y^{-1} , t_0 en y).

Parámetro de Crecimiento			Área	Referencia	Sexo	Método
L_{∞}	k	t_0				
289,4 (FL)	0,070	-6,06	Atlántico noroeste	Natanson <i>et al.</i> (2002)	Ambos	Vértebras
309,8 (FL)	0,060	-5,90	Atlántico noroeste	Natanson <i>et al.</i> (2002)	Hembras	Vértebras
257,0 (FL)	0,080	-5,78	Atlántico noroeste	Natanson <i>et al.</i> (2002)	Machos	Vértebras
276,6 (FL)	0,045	8,0	Atlántico nordeste	Jung <i>et al.</i> (2009)	Ambos	Vértebras
182,2 (FL)	0,112	-4,75	Nueva Zelanda	Francis <i>et al.</i> (2007)	Machos	Vértebras
233,0 (FL)	0,060	-6,86	Nueva Zelanda	Francis <i>et al.</i> (2007)	Hembras	Vértebras

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 el marrajo sardinero (*Lamna nasus*). N, número de individuos. En esta misma columna se detalla si la relación está hecha para sexos combinados (C), machos (M) o hembras (F). TW: peso total (kg); TL: longitud total (cm); PCL: longitud precaudal (cm); FL: longitud a la horquilla (cm); CFL: longitud a la horquilla en curva (cm).

Ecuación	N	Rango de talla	R ²	Área	Referencia
$TW = 1,48 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,9641}$	15 (C)	106 – 227 (FL)	0,944	Atlántico noroeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
$TW = 5 \times 10^{-4} \times (FL)^{2,713}$	286	N/A	0,980	Atlántico noroeste	Campana <i>et al.</i> (1999)
$TW = 1,292 \times 10^{-4} \times (TL)^{2,4644}$	71 (C)	104 – 187 (TL)	N/A	Atlántico nordeste	Ellis y Shackley (1995)
$TW = 2,77 \times 10^{-4} \times (FL)^{2,3958}$	39 (M)	136 – 248 (FL)	0,941	Atlántico nordeste	Mejuto y Garcés (1984)
$TW = 3,90 \times 10^{-6} \times (FL)^{3,2070}$	26 (F)	116 – 210 (FL)	0,983	Atlántico nordeste	Mejuto y Garcés (1984)
$TW = 1,07 \times 10^{-5} \times (TL)^{2,99}$	17 (C)	84 – 163 (TL)	0,990	Atlántico nordeste	Stevens (1990)
$TW = 3 \times 10^{-5} \times (CFL)^{2,8164}$	245 (M)	100 – 230	N/A	Atlántico nordeste	Jung (2009)
$TW = 5 \times 10^{-5} \times (CFL)^{2,7290}$	283 (F)	100 – 236	N/A	Atlántico nordeste	Jung (2009)
$TW = 4 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,7316}$	564 (M)	88 – 230	N/A	Atlántico nordeste	Hennache y Jung (2010)
$TW = 3 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,8226}$	456 (F)	93 – 249	N/A	Atlántico nordeste	Hennache y Jung (2010)
$TW = 4 \times 10^{-5} \times (FL)^{2,7767}$	1020 (C)	88 – 249	N/A	Atlántico nordeste	Hennache y Jung (2010)

4.c Factores de conversión

Se presentan en la **Tabla 3**, las relaciones talla-talla publicadas para distintas áreas de la distribución de la especie, con énfasis en las publicadas para el océano Atlántico.

Tabla 3. Relaciones talla-talla publicadas para el marrajo sardinero (*Lamna nasus*). N, número de individuos. En esta misma columna se detalla si la relación está hecha para sexos combinados (C), machos (M) o hembras (F). TL: longitud total (cm); PCL: longitud precaudal (cm); FL: longitud a la horquilla (cm); CFL: longitud a la horquilla curva (cm), IDL: longitud interdorsal (cm).

Ecuación	N	Rango de talla	R ²	Área	Referencia
FL = 0,885 x (TL) + 0,99	361	N/A	0,990	Atlántico noroeste	Campana <i>et al.</i> (1999)
FL = 1,120 x (PCL) + 1,7	360	N/A	0,990	Atlántico nordeste	Campana <i>et al.</i> (1999)
FL = 2,755 x (IDL) + 26,3	N/A	N/A	0,980	Atlántico nordeste	Campana <i>et al.</i> (1999)
FL = 0,897 x (TL) + 1,794	13(C)	106 – 227 (FL)	0,987	Atlántico nordeste	Kohler <i>et al.</i> (1995)
PCL = 0,907 x (FL) – 1,366	866	61 – 223 (FL)	0,995	Nueva Zelanda	Francis y Stevens (2000)
TL = 1,098 x (FL) + 4,165	173	63 – 180 (FL)	0,967	Nueva Zelanda	Francis y Stevens (2000)
FL = 0,95 x (CFL) + 0,90	172	N/A	0,997	Nueva Zelanda	Francis <i>et al.</i> (2007)
FL = 1,103 x (PCL) + 2,250	983 (C)	66 – 226 (FL)	0,995	Atlántico sudoccidental	Mas <i>et al.</i> (2014)
FL = 1,102 x (PCL) + 2,619	638 (M)	66 – 226 (FL)	0,995	Atlántico sudoccidental	Mas <i>et al.</i> (2014)
FL = 1,102 x (PCL) + 2,082	329 (F)	67 – 214 (FL)	0,995	Atlántico sudoccidental	Mas <i>et al.</i> (2014)
TL = 1,147 x (FL) + 0,742	700 (C)	67 – 214 (FL)	0,997	Atlántico sudoccidental	Mas <i>et al.</i> (2014)

4.d Reproducción

Los datos biológicos sobre reproducción del marrajo sardinero en aguas del Atlántico son incompletos y varios aspectos siguen siendo desconocidos.

Gestación y parición

El marrajo sardinero es vivíparo aplacentario con oofagia (forma de canibalismo intrauterino donde los embriones en el útero se alimentan de otros huevos producidos por la madre) (Francis y Stevens, 2000; Jensen *et al.*, 2002). Las áreas de cría se encuentran a ambos lados del Atlántico norte, frente a la costa de Europa y las islas británicas, y también frente a Norteamérica, desde Maine a Canadá. Se ha registrado la presencia de embriones desde Maine a Massachussets y el Canadá atlántico (Bigelow y Schroeder, 1948; Jensen *et al.*, 2002). Los juveniles se crían, en todos sus rangos, en el Atlántico este (Bigelow y Schroeder, 1948). O'Boyle *et al.*, (1998) sugieren que, tomando como base los datos publicados sobre el Atlántico noroeste, el emparejamiento se produce en otoño, y el parto en primavera, cuando el marrajo sardinero asciende desde las aguas más profundas a la superficie para alimentarse de forma intensiva. La segregación por talla y sexo es común en las hembras preñadas que, según se ha comunicado, se desplazan a zonas apartadas durante la gestación y el parto, y permanecen separadas de los machos y juveniles en discretas zonas de crianza (O'Boyle *et al.*, 1998; Jensen *et al.*, 2002).

En el Atlántico noroeste, Jensen *et al.* (2002) observaron que todas las hembras muestreadas en invierno se encontraban preñadas sugiriendo que no hay un extenso período de reposo entre una cría y la siguiente, y que el ciclo reproductivo de las hembras dura un año. Estudios recientes observaron la presencia de hembras maduras en estado de reposo, por lo que se sugiere que el ciclo reproductivo de la especie sería bienal, al igual que en otras especies de la familia Lamnidae (Natanson *et al.*, 2019). Tras un extenso período de apareamiento en otoño (septiembre-noviembre), las hembras dan a luz en primavera, a partir de abril con un promedio de cuatro crías (Jensen *et al.* 2002). La gestación se estima entre 8-9 meses (Aasen, 1963; Jensen *et al.*, 2002), en tanto que en el Atlántico noreste se estima que su duración es de un año (Gauld, 1989).

Madurez

En el Atlántico noroeste, los machos maduran entre 162 y 185 cm FL, y el 50 % está maduro a los 174 cm FL. Las hembras maduran entre 210 y 230 cm FL, y el 50 % madura a los 218 cm FL (Jensen *et al.*, 2002). Otras estimaciones de madurez incluyen la de Aasen (1961), en el Atlántico noroeste, de machos entre 136-181 cm FL y hembras entre 181-226 cm FL. Los machos maduran a una edad de entre 6 y 10 años, con el 50 % maduros a la edad de 8 años, y las hembras maduran a una edad de entre 12 y 16 años, con el 50 % maduras a la edad de

13 años (Jensen *et al.*, 2002; Natanson *et al.*, 2002). En el Atlántico nordeste, el macho maduro de menor talla midió 140 cm FL, y el L50 para machos se estimó en 169,5 cm FL. La talla L50 de hembras fue estimada en 199,5 cm FL, pero los autores mencionan que este valor fue estimado basándose en un bajo número de hembras maduras, por lo que este resultado no debería ser extendido para toda la población (Jung *et al.*, 2009).

En el Atlántico sudoeste, Uruguay, se observó que la relación entre FL y el largo del clasper (CLI) presenta una curva de tipo sigmoide con un rápido crecimiento de los claspers entre los 120 y 150 cm. De acuerdo a esto, los machos alcanzarían la madurez aproximadamente entre 150 y 160 cm. Siendo esta talla más aproximada a la observada en el Pacífico sudoeste (140 – 150 cm FL) por Francis y Duffy (2005) que a la observada en el Atlántico noroeste (174 cm FL) por Jensen *et al.* (2002) y Forselledo (2012).

Proporción de sexos

Kohler *et al.* (2002) hallaron una proporción de sexos para machos y hembras, de 1:1 en el Atlántico noroeste, y de 1:0,25 en el Atlántico nordeste. Aasen (1963) encontró una proporción de sexos de 1:1 en el Atlántico noroeste, observándose un incremento en la talla del marrajo sardinero desde el oeste hacia al este. En el Atlántico nordeste, en Azores, se observó en una frecuencia de sexos de aproximadamente 1:0,5, siendo esta la mayor diferencia observada en la proporción de sexos (Mejuto, 1985; Mejuto y Garcés, 1984). Gauld (1989) observó una proporción de machos a hembras de 1:1,3 frente a las islas Shetland en aguas de Escocia. También en el Atlántico nordeste, Jung *et al.* (2009) observaron una proporción general de 1:0,89, esta proporción variaba dependiendo de las áreas de estudio, encontrando en algunas áreas proporciones favorables a las hembras 1:1,08.

En el Atlántico sudoeste, se encontró que la proporción de sexos (machos:hembras) fue 2:1, presentando diferentes proporciones por estación, disminuyendo desde el otoño hacia el verano (otoño: 3,7:1; invierno: 2,0:1; primavera: 0,9:1; verano 1:1). Estas diferencias en las proporciones de sexos en parte se explican por una mayor presencia de individuos pequeños durante los meses de primavera y verano, ya que diferentes proporciones de sexos fueron observadas también por tallas (Forselledo, 2012; Forselledo *et al.*, 2020). En ejemplares de más de 145 cm, se observa que los machos superan a las hembras con una proporción de 2,8:1 (Forselledo, 2012).

Fecundidad

Habitualmente, el tamaño de las camadas es de cuatro embriones, pero oscila entre 1 y 5 (Bigelow y Schroeder, 1948; Gauld, 1989; Francis y Stevens, 2000; Jensen *et al.*, 2002; Forselledo, 2012). La media de crías en el Pacífico sudoeste, Atlántico noreste y noroeste fueron 3,75, 3,70 y 4 respectivamente (Gauld, 1989; Francis y Stevens, 2000; Jensen *et al.*, 2002; Francis *et al.*, 2008). La frecuencia de sexos en los embriones no es significativamente diferente de 1 (Francis y Stevens, 2000; Jensen *et al.*, 2002). En general, se calcula una talla al nacer de entre 60 y 75 cm TL en el Atlántico norte (Aasen, 1963; Compagno, 1984). En el Pacífico sudoeste la talla al nacer es de 58-67 cm FL (Francis y Stevens, 2000). En el Atlántico sudoeste, basados en las tallas observadas en embriones y en los ejemplares capturados más pequeños, se estimó que la talla de parición de la especie sería 66-67 cm (Forselledo, 2012).

4.e Dieta

No existen muchos estudios sobre la dieta de esta especie, y actualmente los registros son mayoritariamente anecdóticos. Es un predador oportunista, y su dieta puede incluir un amplio espectro de presas, incluyendo especies pelágicas de tamaño pequeño a moderado tales como caballas, sardinas, arenques, calamares y jibias. Pero también se nutre de peces demersales, incluyendo bacalao, abadejo eglefino, pescadilla, merluza, peces de hielo y peces de San Pedro. Entre las presas de la especie, también se han registrado algunas especies de condriictios tales como *Squalus acanthias* y *Galeorhinus galeus*. A diferencia de otras especies de la familia Lamnidae, no se ha registrado la presencia de restos de mamíferos marinos ni peces de gran tamaño en los contenidos estomacales (Stevens, 1973; Gauld, 1989; Compagno, 2001; Joyce *et al.*, 2002). En la costa oeste de Irlanda, se analizó el contenido estomacal de un individuo de 100 cm y se observó únicamente la presencia de restos de muchos eufausiáceos y algunos poliquetos (Henderson *et al.*, 2003).

Joyce *et al.* (2002) realizaron un detallado estudio sobre la dieta de la especie en el Atlántico noroeste, proporcionando una descripción cuantitativa de esta basada en el análisis de los contenidos estomacales de 1.022 ejemplares de entre 85 y 264 cm. Se observó que la dieta de la especie se compone principalmente de peces óseos y cefalópodos. En términos de frecuencia de presencia, los picos de calamar y los restos de peces óseos no identificables ocupan los primeros lugares. Teniendo en cuenta el porcentaje del peso total de los contenidos estomacales, los peces demersales son los de mayor importancia. La composición de la dieta cambia

estacionalmente, siguiendo una migración desde aguas profundas a superficiales, observándose una mayor presencia de peces demersales durante el otoño, mientras que los peces pelágicos y cefalópodos responden de la mayor parte de la dieta en primavera.

En el Atlántico nordeste, se observó en base al análisis de 93 estómagos que la dieta del marrajo sardinero se compone principalmente de dos taxones: teleósteos y cefalópodos que están presentes en el 61,3 % y el 17,2 % de los estómagos. Los demás taxones, equinodermos, anélidos, gasterópodos y crustáceos están presentes solo en proporciones muy pequeñas. Entre los peces óseos, las principales especies fueron *Scomber scombrus*, *Merlangius merlangus*, *Micromesistius poutassou* y *Trachurus trachurus*. Los autores observaron que las presas variaron dependiendo del área de captura de los ejemplares analizados, y que cada presa principal corresponde a una especie presente en gran abundancia en la zona de pesca. Estos resultados confirman la naturaleza ubicua del marrajo sardinero, que se alimenta tanto en aguas abiertas como cerca del fondo al nivel de la plataforma continental (Jung *et al.*, 2009).

En el Atlántico sudoccidental, se analizó la dieta de la especie, en base a 413 ejemplares capturados de forma fortuita en una pesquería de arrastre que captura principalmente *Macruronus magellanicus* y opera en aguas de Argentina, entre los 52° y 56° S. En los contenidos estomacales se observó que el marrajo sardinero se alimenta principalmente de peces (88,3 %), siendo *M. magellanicus*, *M. australis* y *Sprattus fuegensis* las principales especies encontradas. Los cefalópodos resultaron en segundo lugar de importancia (5,8 %) y terceros los crustáceos (4,3 %). Un 24,9 % de los estómagos estaban vacíos. Sobre la base de estos resultados, el nivel trófico estimado para la especie en esta región fue de 4,35 (Belleggia *et al.*, 2021). Estos autores también observaron que individuos más pequeños se alimentan de peces óseos grandes y pequeños, mientras que los individuos de mayor tamaño se alimentan exclusivamente de peces óseos grandes (Belleggia *et al.*, 2021).

Un estudio sobre los contenidos estomacales de individuos capturados en aguas de las islas Kerguelen registró la presencia de 15 especies de calamares (principalmente en base a la identificación de los picos) y varias especies de peces óseos de plataforma, mesopelágicos y pelágicos. Del total de especies de calamares identificados, se observó que dos especies son importantes en la dieta del marrajo sardinero, *Histioteuthis atlantica* representando el 46 % del número total de picos encontrados, y *Todarodes angolensis* representando el 32,5 %. Esta última especie, representó, basándose en la masa reconstruida de los cefalópodos, el 56,5 % del total de la masa de cefalópodos. De acuerdo con este estudio, la especie en aguas de las islas Kerguelen, es un predador principalmente pelágico, ya que las especies demersales no son de gran importancia (Cherel y Duhamel, 2004).

4.f Fisiología

Al igual que otras especies de la familia Lamnidae, el marrajo sardinero posee la capacidad 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). En particular, para esta especie se han registrado temperaturas corporales entre 7 °C y 11 °C superiores a las del medio ambiente, y se ha informado que es tan eficiente como el marrajo dientuso (*Isurus oxyrinchus*) en cuanto a mantener la temperatura de los órganos viscerales (Carey y Teal, 1969; Carey *et al.*, 1981, 1985). El marrajo sardinero se encuentra entre las especies de tiburones pelágicos más tolerantes al frío, lo que puede sugerir que han evolucionado para aprovechar su capacidad de termorregulación, permitiéndoles de esa forma buscar y alimentarse de abundantes presas en aguas frías (Campana y Joyce, 2004).

4.g Mortalidad

La mortalidad natural (M) es uno de los parámetros más importantes para una evaluación de stock, pero es también uno de los parámetros más difíciles de estimar, y la estimación directa es extremadamente rara para los tiburones. Por lo tanto, M a menudo se estima indirectamente a partir de los rasgos de la historia de vida, utilizando relaciones derivadas de la longevidad, las tallas y los parámetros de crecimiento, asumiendo en general que no varía con la talla, la edad y el tiempo. Chen y Yuan (2006), a partir de la información sobre parámetros de crecimiento publicada, estimaron para el Atlántico noroeste la tasa de mortalidad natural para la especie en 0,113 años⁻¹. Durante la última evaluación de stock realizada por ICCAT, Cortés y Semba (2020) presentaron una estimación de parámetros poblacionales para la especie, donde estimaron el valor de M, para el Atlántico noroeste y para el Atlántico sur, en base a diferentes modelos que utilizan parámetros del ciclo de vida. Para el Atlántico noroeste estimaron un valor M constante para todas las edades de entre 0,05 y 0,13 año⁻¹, mientras que el valor de M por edad varió entre 0,18 a 0,21 año⁻¹ para tiburones de edad 0, y de 0,09 a 0,10 año⁻¹ para tiburones de 25 años. Para el Atlántico sur estimaron un valor M constante para todas las edades de entre 0,06 y 0,19 año⁻¹, mientras que el

valor de M por edad varió entre 0,18 a 0,22 año⁻¹ para tiburones de edad 0, y de 0,10 a 0,12 año⁻¹ para tiburones de 25 años.

Con relación a la mortalidad por captura, Coelho *et al.* (2012) reportaron, para la pesquería de palangre pelágico, una mortalidad de 30 %, pero en base a un número muy bajo de individuos capturados (n = 10). En el Atlántico noroeste, estudios realizados en la flota canadiense de palangre, se reportaron mortalidades de 27 % (10% para los individuos que se encontraban sanos al subir a bordo, y 75 % para los heridos) (Campana *et al.*, 2016). Más recientemente, estos datos se han actualizado, resultando en mortalidades post captura de 14 % (6 % para los ejemplares sanos y 40 % para los heridos). Los autores sugieren que esta diferencia en las proporciones de ejemplares que mueren esté relacionada con las características de manipulación durante el marcado, que pasaron de llevar animales a bordo a marcar a los individuos en el agua (Bowlby *et al.*, 2020b). En la misma zona, un estudio sobre mortalidad post captura de marrajo sardinero capturado en pesquerías de caña observaron que el 100 % de los individuos sobrevivieron tras la liberación (Anderson *et al.*, 2021).

Mas *et al.* (2020) analizaron información sobre mortalidad por captura en palangre en el Atlántico sudoccidental mediante el ajuste de un modelo mixto aditivo generalizado (GAMM) teniendo en cuenta covariables biológicas, medioambientales y operativas. Los resultados mostraron que los palangres profundos (dirigidos a túnidos) tienen una menor mortalidad por enganche en el anzuelo en comparación con los palangres superficiales (dirigidos al pez espada o tiburones). La talla, la temperatura de la superficie del mar y el sexo también fueron covariables importantes, y la mortalidad por enganche en el anzuelo aumentó con la talla y la temperatura, siendo menor en las hembras que en los machos. Los autores sugieren que las diferencias observadas en la mortalidad por enganche en el anzuelo entre los palangres profundos y los superficiales podrían estar relacionadas con la longitud de las brazoladas. Los palangres profundos utilizan brazoladas más largas que podrían proporcionar un movimiento menos restringido a los ejemplares capturados. Por otra parte, las brazoladas más cortas de los palangres de superficie podrían restringir el movimiento hasta el punto de limitar la capacidad de los ejemplares para ventilar adecuadamente, disminuyendo en última instancia sus posibilidades de supervivencia. Los autores reconocen también que el tiempo de reposo del arte de pesca constituye una variable importante que debería incluirse en futuros análisis.

5. Biología de pesquerías

5.a. Poblaciones/estructura de stock

En el ámbito de ICCAT, la estructura de los stocks del marrajo sardinero ha sido abordada y discutida en las últimas evaluaciones realizadas (Anón., 2010; Anón., 2020). De acuerdo con la información disponible, se consideran para esta especie cuatro stocks de ordenación, Atlántico noroeste, Atlántico nordeste, Atlántico suroeste y Atlántico sudeste. Para la delimitación de estos stocks se utilizan los límites definidos en el manual de ICCAT (ver: ICCAT geographical definitions, Version: 2016.02, ICCAT 2006-2016).

Una clara diferenciación genética entre los ejemplares del hemisferio norte y los del hemisferio sur ha sido comunicada por varios autores (Kitamura y Matsunaga, 2010; Testerman, 2014; González *et al.*, 2021). Testerman (2014) propuso que el hemisferio norte y el hemisferio sur se gestionaran como dos stocks separados y genéticamente distintos.

En el Atlántico norte, los datos de marcado y recaptura realizados con marcas convencionales (Stevens, 1990; Campana *et al.*, 1999; Kohler y Turner, 2001; Kohler *et al.*, 2002; Kohler y Turner, 2019), así como con marcas satelitales (Campana *et al.*, 2010; Pade *et al.*, 2009; Saunders *et al.*, 2010; Biais *et al.*, 2017), respaldan la visión de movimientos restringidos entre los ejemplares del Atlántico noroeste y los del Atlántico nordeste, ofreciendo una clara prueba de que estos dos stocks se encuentran separados (Anón., 2020). Si bien Testerman (2014) no encontró pruebas genéticas para diferenciar los stocks de marrajo sardinero del Atlántico nororiental y noroccidental, se observó que genéticamente sólo hay aproximadamente 30 a 150 migrantes por generación o unos 2 a 12 migrantes por año entre los stocks. Aunque no se encontró ninguna diferenciación genética entre los stocks del nordeste y el noroeste, el reclutamiento genético entre estas zonas es bajo y deberían considerarse dos stocks (Testerman, 2014).

En cuanto al Atlántico sur, es muy poca o inexistente la información disponible sobre estudios de marcado convencional o satelital que ayuden a la discusión sobre la definición de los stocks. Sumado a esto, los resultados basados en análisis genéticos no han sido concluyentes al momento de definir la existencia de una o más subpoblaciones (Kitamura y Matsunaga, 2010; Testerman, 2014). Información derivada de los datos de

observadores de la pesquería de palangre de Japón, así como información proveniente de campañas de investigación en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, indican que existe una distribución continua de la especie en los tres océanos y que la misma se extiende entre los 20° y 60° de latitud sur (Semba *et al.*, 2013). A pesar de esta distribución continua, se ha observado que las tendencias en los índices poblacionales varían espacialmente (Hoyle *et al.*, 2017a), y que la escala espacial del hemisferio sur es muy grande en relación con las tasas de movimiento observadas (Francis *et al.*, 2015). A fines de ordenación pesquera, ya fue sugerido que, dados estos factores, es poco probable que la población comprenda una única población bien mezclada, y que sería preferible modelar la población general como unidades de evaluación separadas definidas por longitud (Hoyle *et al.*, 2017b). El resultado de ese estudio subdivide el hemisferio sur en cinco subpoblaciones, Atlántico oeste, Atlántico este e Índico oeste, Índico este, Pacífico oeste, Pacífico este (Hoyle *et al.*, 2017b).

Durante la reunión de evaluación de 2020 de ICCAT, se evaluó y discutió la información disponible sobre la especie en el Atlántico sur, la cual sugiere la existencia de un único stock. De hecho, se sugiere que podría existir un único stock meridional que se extienda entre las cuencas de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. A pesar de esto, el Grupo de especies de tiburones de ICCAT recomendó mantener las unidades de ordenación tal y como estaban definidas en dos unidades de stock sudoeste y sudeste. Asimismo, se sugirió que deben realizarse más investigaciones sobre la estructura del stock para determinar una unidad de stock adecuada (Anón., 2020).

5.b Descripción de las pesquerías

El marrajo sardinero (*Lamna nasus*) se captura con una gran diversidad de artes de pesca en todo su rango de distribución. En el océano Atlántico, es capturada en palangres de superficie, profundos y de fondo, arrastres pelágicos y de fondo, redes de enmalle, líneas de mano, pesquerías deportivas, y es principalmente capturada incidentalmente en las pesquerías de palangre pelágico dirigidas a la captura de túnidos y pez espada (Bonfil, 1994; Anón., 2005). Históricamente, esta fue una de las especies de tiburones de mayor valor comercial en Europa (Gauld, 1989). Por lo que ha sido explotada comercialmente desde comienzos del 1800, principalmente por pescadores escandinavos en aguas del Atlántico norte (Gauld, 1989; Compagno, 2001; Cavanagh, 2005).

En el Atlántico nororiental, las pesquerías dirigidas de *L. nasus* en el mar del Norte y frente a las costas escocesas han sido realizadas principalmente por buques noruegos y, en menor medida, daneses, y, en el sur y oeste de Inglaterra, por buques franceses (Cavanagh, 2005). La pesquería noruega que estuvo activa en las décadas de 1930 y 1940 y fue la principal pesquería de *L. nasus* en el Atlántico nororiental después de la Segunda Guerra Mundial (Gauld, 1989), pero desde la década de 1960 ha decrecido fuertemente (ICES, 1995; Cavanagh, 2005). En el golfo de Vizcaya y el mar Céltico también se realizaban pesquerías dirigidas a la especie (Pawson y Vince, 1999). Los desembarques en el área de ICES han disminuido desde finales de la década de 1940 y se mantuvieron relativamente estables desde mediados de la década de 1960 hasta 2010. En 2010, el total admisible de capturas (TAC) se redujo a cero y se prohibió a los buques de la UE desembarcar marrajo sardinero proveniente de aguas internacionales (ICES, 2019). Desde el año 2015 está prohibido que los buques de la UE desembarquen marrajo sardinero proveniente de todas las áreas (EU, 2019).

En el Atlántico noroeste, la población de marrajo sardinero soportó capturas anuales de hasta 9.000 t a principios de los años 60, antes de que la pesquería colapsara en 1967. Unas capturas bajas, y aparentemente sostenibles, de unas 350 t en los años 70 y 80, permitieron al stock reconstituirse parcialmente, antes de que una nueva pesquería surgiera a comienzos de los 90. Pescadores canadienses y estadounidenses comenzaron a perseguir esta especie a comienzos de los 90 (O'Boyle *et al.*, 1998). La respuesta del stock a una renovada presión pesquera no era del todo evidente, pero un análisis de dinámica de población sugería que la abundancia de la población había descendido una vez más (Campana *et al.*, 2002b), y volvió a colapsar por segunda vez (Campana *et al.*, 2008).

En el Atlántico sur, la especie ha sido capturada por diversas flotas que allí operan, principalmente de manera fortuita en las pesquerías de palangre pelágico, pero siendo en gran parte de los casos retenida a bordo para su comercialización (Amorim *et al.*, 1998; Domingo *et al.*, 2002; Basson *et al.*, 2007; Semba *et al.*, 2013; Forselledo *et al.*, 2017; Anón., 2020; Mejuto *et al.*, 2020). La especie también es capturada de manera fortuita en pesquerías de palangre de fondo, y arrastre de fondo y de media agua (Forselledo y Domingo, 2015; Cortés y Waessle, 2017).

En la **Figura 3** se presenta la captura nominal (en t) de marrajo sardinero en el océano Atlántico, comunicadas a ICCAT en la Tarea 1 para el período 1950-2020 (resumen ejecutivo SHK). Es muy probable que estos valores estén subestimados, ya que continúa habiendo desembarques de la especie que no son declarados, y las notificaciones de ejemplares descartados muertos siguen siendo muy limitados (Anón., 2020). Las capturas de esta especie han disminuido en todo el océano Atlántico debido principalmente a las medidas de ordenación impuestas

para esta especie. En 2019, las capturas alcanzaron algo más de 16,2 t para todas las áreas del Convenio de ICCAT, correspondiendo 15,6 t de estas al stock del Atlántico noroeste.

5.c Estado de los stocks

Muchas pesquerías de tiburones se han asociado con ciclos de “auge y caída” (*boom and bust*) (Stevens *et al.*, 2005). Uno de los ejemplos más conocidos es el de la pesquería de marrajo sardinero del Atlántico norte, donde las capturas cayeron por debajo de 2.000 t aproximadamente una década después de alcanzar un máximo de 11.000 t en 1964, y tras una recuperación parcial, volvieron a colapsar por segunda vez (Compagno, 1990; O’Boyle *et al.*, 1998; Campana *et al.*, 2002b; Campana *et al.*, 2008).

En el año 2009, el Grupo de especies de tiburones de ICCAT, conjuntamente con ICES, realizó una evaluación de stock del marrajo sardinero, en la cual se concluyó que, de acuerdo con la información disponible, las poblaciones de esta especie en el océano Atlántico norte han caído por debajo de los valores de rendimiento máximo sostenible (RMS). Asimismo, a pesar de que países como Canadá hayan establecido un régimen de capturas conservador, se estima que debido a la baja productividad de la especie deberán transcurrir décadas para la recuperación del stock (Anón., 2010). En la evaluación, se concluyó que los datos existentes en el Atlántico sur son muy limitados para proporcionar una información robusta del estado de los stocks. Los datos indican un potencial descenso en la abundancia por debajo de RMS, por lo que debería considerarse la adopción de medidas precautorias (Anón., 2010).

En el año 2020, ICCAT llevó a cabo una nueva evaluación de stock del marrajo sardinero del Atlántico (Anón., 2020). A continuación, se presentan los resultados obtenidos en la evaluación de stock. En esta se utilizaron dos enfoques de modelación para evaluar el estado de los stocks. El primero, el enfoque de evaluación de la sostenibilidad de los efectos de la pesca (SAFE, por sus siglas en inglés), se utilizó para evaluar si los stocks del Atlántico norte y sur estaban experimentando sobrepesca. El segundo, el modelo de captura incidental (ICM), se utilizó para evaluar si el stock del Atlántico noroccidental estaba actualmente sobrepescado y para determinar la capacidad del stock frente a extracciones futuras.

Los resultados del enfoque SAFE indicaron que el marrajo sardinero no está siendo objeto de sobrepesca en el Atlántico norte ni en el Atlántico sur. Se observó que, si bien se trata de un enfoque con pocos datos, los resultados del estado de sobrepesca eran sólidos con respecto a la curva de selectividad asumida y al valor de la mortalidad posterior a la liberación utilizado en el cálculo de la mortalidad posterior a la captura. El Grupo observó que, en el caso del Atlántico sur, los resultados coinciden con los de la evaluación del hemisferio sur, y que los valores de F/F_{RMS} de ambos estudios son de magnitud relativamente similar (0,063, rango: 0,046 a 0,083 para 2006-2014 en la evaluación del hemisferio sur frente a 0,107-0,119 para 2010-2018 en el análisis SAFE).

Para el stock noroccidental, todas las formulaciones del modelo ICM indican una tendencia de recuperación desde 2001, aunque la biomasa en 2018 solo era solo el 57 % de la biomasa en el punto de referencia de SPRmer y está predicho que el stock está sobrepescado con un 98 % de probabilidades. Existen señales contradictorias respecto al estado de sobrepesca (el enfoque de SAFE indica que no existe sobrepesca y el método exploratorio basado en la talla sugiriendo sobrepesca), pero con la gran reducción de las extracciones recientes, el Grupo no considera probable que el stock esté experimentando sobrepesca si las extracciones totales (desembarques, descartes de ejemplares muertos y mortalidades tras la liberación no comunicados) no superan enormemente lo que el Grupo ha estimado como extracciones. Sin embargo, dado que la magnitud de los descartes de ejemplares muertos sigue siendo incierta y que las mortalidades tras la liberación no están incorporadas en la liberación, continúa existiendo una incertidumbre considerable respecto al estado de sobrepesca.

Considerando la infradeclaración de las extracciones y el actualmente bajo estado del stock del Atlántico noroccidental, el Grupo recomienda que las capturas no superen los niveles actuales para permitir la recuperación del stock. Aunque la matriz de Kobe podría sugerir que algunos aumentos en las capturas podrían permitir la posible recuperación a largo plazo, la evaluación sugiere que el stock es lo suficientemente productivo para recuperarse en un plazo mucho más corto si las capturas se mantienen en un nivel menor. Esto es coherente con la Rec. 11-13 en que los stocks sobrepescados deben recuperarse en un periodo lo más corto posible. Sin embargo, los delegados de la Comisión deben ser conscientes de que las extracciones reales (particularmente descartes de ejemplares muertos y mortalidades posteriores a la liberación de ejemplares vivos) son superiores a lo que se ha estado comunicando y la matriz de Kobe es muy optimista, en la medida en que las extracciones están subdeclaradas. En relación a los stocks del Atlántico sur, el Grupo no pudo llegar a ninguna conclusión sobre el estado de sobrepescado de los mismos.

En referencia al marrajo sardinero del hemisferio sur, los resultados de la evaluación del estado de la población presentados en 2017 en la Comisión de Pesca para el Pacífico occidental y central and (WCPFC), indican bajas tasas de mortalidad por pesca en las tres regiones que comprenden el área de evaluación y bajo riesgo de las pesquerías de palangre pelágico comercial para el marrajo sardinero en el dominio espacial de la evaluación. Estos resultados son consistentes con las tendencias observadas en los indicadores de tasa de captura en todo el rango del hemisferio sur de la población de marrajo sardinero, que en la mayoría de los casos muestra tasas de captura estables o en aumento (Hoyle *et al.*, 2017b).

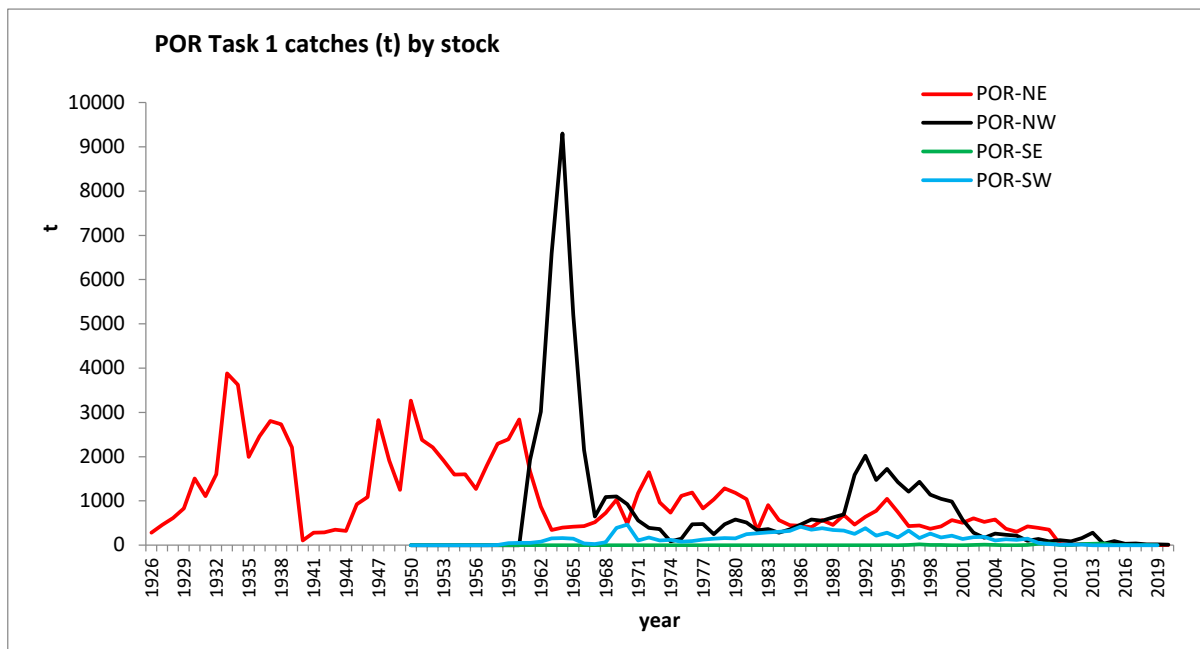


Figura 3. Captura nominal (t) de marrajo sardinero en cada uno de los cuatro stocks considerados en el océano Atlántico, comunicada a ICCAT en la Tarea 1 para el período 1950-2020 (Anón., 2022).

6. Bibliografia

- Aasen, O. 1961. Some observations on the biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus* L.). ICES, C.M. 1961/Near North Seas Committee N° 109: 1-7.
- Aasen, O. 1963. Length and growth of the porbeagle (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the Northwest Atlantic. Fiskeridirektoratets skrifter, Serie Havundersøkelser 13(6): 20-37.
- Amorim, A.F., Arfelli, C.A., Fagundes, L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off Southern Brazil during 1974-97: an overview. Marine and Freshwater Research 49: 621–632.
- Anderson, B.N., Bowlby, H.D., Natanson, L.J., Coelho, R., Cortés, E., Domingo, A., Sulikowski, J.A. 2021. Preliminary estimate of post-release survival of immature porbeagles caught with rod-and-reel in the Northwest Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series 660: 153-159.
- Anonymous. 2005. Report of the 2004 Intersessional Meeting of the ICCAT Subcommittee on Bycatch: shark stock assessment. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 58(3): 799-890.
- Anonymous. 2010. Report of the 2009 Porbeagle Stock Assessment Meeting. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 65(6): 1909-2005.
- Anonymous. 2020. Report of the ICCAT 2020 Porbeagle stock assessment meeting. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 77(6): 1-88.
- Basson, J., Petersen, S.L., Duarte, A., Nel, D. C. 2007. The impact of longline fisheries on pelagic and demersal sharks in the Benguela Current Large Marine Ecosystem. In Petersen, S., Nel, D., Ouardien, 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 - 2007/Marine/001.
- Bauchot, M.L. 1987. Requins. In: Fischer, W., Bauchot, M.L., Schneider, M. (rédacteurs 1987). Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Volume II. Vertébrés. Publication préparée par la FAO, résultat d'un accord entre la FAO et la Commission des Communautés Européennes (Projet GCP/INT/422/EEC) financée conjointement par ces deux organisations. Rome, FAO, Vol.2: pp 767-843.
- Bernal, D., Dickson, K.A., Shadwick, R.E., Graham, J.B. 2001. Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 129: 695–726.
- Bernal, D., Donley, J.M., Shadwick, R.E., Syme, D.A. 2005. Mammal-like muscles power swimming in a cold-water shark. Nature 437: 1349–1352.
- Biais, G., Coupeau, Y., Séret, B., Calmettes, B., Lopez, R., Hetherington, S., Righton, D. 2017. Return migration patterns of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northeast Atlantic: implications for stock range and structure. ICES Journal of Marine Science 74 (5): 1268 – 1276.
- Bigelow, H.B., Schroeder, W.C. 1948. Sharks. In: Bigelow, H. B., Pérez Farfante, I., Schroeder, W.C. Fishes of the western North Atlantic, Part I: Lancelets, Cyclostomes, Sharks. Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research 1 (1): 59–576.
- Biscoito, M., Ribeiro, C., Freitas, M. 2018. Annotated checklist of the fishes of the archipelago of Madeira (NE Atlantic): I-Chondrichthyes. Zootaxa 4429(3): 459–494.
- 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.
- Bowlby, H.D., Taylor, N., Carlson, J. 2020a. Quantifying horizontal overlap between longline fleets and porbeagle distribution for ecological risk assessment. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 77(6): 169-179.

- Bowlby, H.D., Joyce, W., Benoit, H., Sulikowski, J. 2020b. Evaluation of post-release mortality for porbeagle and shortfin mako sharks from the Canadian pelagic longline fishery. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 76(10): 365-373.
- Cameron, L.W., Roche, W., Green, P., Houghton, J.D., Mensink, P.J. 2018. Transatlantic movement in porbeagle sharks, *Lamna nasus*. *Fisheries Research* 207: 25–27.
- Campana, S.E., Joyce, W.N. 2004. Temperature and depth associations of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northwest Atlantic. *Fisheries Oceanography* 13(1): 52-64.
- Campana, S., Marks, L., Joyce, W., Hurley, P., Showell, M., Kulda, D. 1999. An analytical assessment of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, population in the Northwest Atlantic. *CSAC Res. Doc.* 99/158.
- Campana, S.E., Natanson, L.J., Myklevoll, S. 2002a Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 450–455.
- Campana, S.E., Joyce, W., Marks, L., Natanson, L.J., Kohler, N.E., Jensen, C. F. 2002b. Population Dynamics of the Porbeagle in the Northwest Atlantic Ocean. *North American Journal of Fisheries Management* 22(1): 106-121.
- Campana, S.E., Joyce, W., Marks, L., Hurley, P., Natanson, L.J., Kohler, N.E., Jensen, C.F., Mello, J.J., Pratt, H.L., Myklevoll, S., Harley, S. 2008. The Rise and Fall (Again) of the Porbeagle Shark Population in the Northwest Atlantic. In: Camhi, M., Pikitch, E.K., Babcock, E. (Eds.). *Sharks of the open Ocean*. Blackwell Scientific UK., 536 pp.
- Campana, S.E., Joyce, W., Fowler, M. 2010. Subtropical pupping ground for a cold-water shark. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 769-773.
- Campana, S.E., Joyce, W., Fowler, M., Showell, M. 2016. Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *ICES J. Mar. Sci.* 73:520528.
- Carey, F.G., Teal, J.M. 1969. Mako and Porbeagle: warm bodied sharks. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28(1): 199-204.
- Carey, F.G., Casey, J.G., Pratt, H.L. Jr., Urquhart, D., McCosker, J.E. 1985. Temperature, heat production and heat exchange in lamnid sharks. *Memoirs of the Southern California Academy of Sciences* 9: 92-108.
- Carey, F.G., Casey, J.G., Pratt, H.L., Urquhart, D., McCosker, J.E. 1985. Temperature, heat production and heat exchange in lamnid sharks. *Memoirs of the Southern California Academy of Sciences* 9: 92–108.
- Castro, J.I. 1983. *The sharks of North American waters*. Texas A&M Univ. Press, College Station, TX, 180 pp.
- Cavanagh, R.D. 2005. Regional Overviews. In: Fowler, S.L., Cavanagh, R.D., Camhi, M., Burgess, G.H., Cailliet, G.M., Fordham, S.V., Simpfendorfer, C.A., Musick, J. A. (comp. and ed.). 2005. *Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes*. Status Survey. IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, Uk. x + 461 pp.
- Chen, P., Yuan, W. 2006. Demographic analyses based on growth parameters of sharks. *Fisheries Research* 78: 374-379.
- Cherel, Y., Duhamel, G. 2004. Antarctic jaws: cephalopod prey of sharks in Kerguelen waters. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 51(1): 17-31.
- 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.
- 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. 2001. 269p.
- Cortés, F., Waessle, J.A. 2017. Hotspots for porbeagle shark (*Lamna nasus*) bycatch in the southwestern Atlantic (51°S–57°S). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74(7): 1100-1110.
- Cortés, E., Semba, Y. 2020. Estimates of vital rates and population dynamics parameters of interest for porbeagle shark in the Western North Atlantic and South Atlantic Ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 77 (6): 118-131.
- Domingo, A., Mora, O., Cornes, M. 2002. Evolución de las capturas de elasmobranquios pelágicos en la pesquería de atunes de Uruguay, con énfasis en los tiburones azul (*Prionace glauca*), moro (*Isurus oxyrinchus*) y porbeagle (*Lamna nasus*). *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 54 (4): 1406-1420.
- Domingo, A., Cortés, E., 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. https://www.iccat.int/Documents/SCRS/Guide_ID_Sharks_SPA-1.pdf
- Ebert, D.A., Stehmann, M.F.W. 2013. Sharks, batoids, and chimaeras of the North Atlantic FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 7. Rome, FAO. 523 pp.
- Ebert, D.A., Fowler, S., Compagno, L.J.V. 2013. Sharks of the world: A fully illustrated guide. Devon, England: Wild Nature Press.
- EU. 2019. Council Regulation (EU) 2019/124 of 30 January 2019 fixing for 2019 the fishing opportunities for certain fish stocks and groups of fish stocks, applicable in Union waters and, for Union fishing vessels, in certain non-Union waters. *Official Journal of the European Union*, L 29: 1–166. <http://data.europa.eu/eli/reg/2019/124/oj>.
- Forselledo, R. 2012. Distribución, estructura poblacional y aspectos reproductivos del tiburón pinocho *Lamna nasus* (Bonaterre, 1788) en el Atlántico Sudoccidental. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UDELAR, Montevideo, Uruguay. 42pp.
- Forselledo, R., Domingo, A. 2015. Plan de Acción Nacional para la Conservación de Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. In: A. Domingo, Forselledo, R., Jiménez, S. (Eds.), Revisión de Planes de Acción Nacional para la Conservación de Aves Marinas y Condrictios en las Pesquerías Uruguayas. Montevideo, Uruguay: MGAP-DINARA. pp. 155–173.
- Forselledo, R., Mas, F., Domingo, A., Hoyle, S.D. 2017. Standardized CPUE of porbeagle shark (*Lamna nasus*) caught by the Uruguayan pelagic longline fleet in the Southwestern Atlantic Ocean (1982-2012). WCPFC-SC13-2017/SA-IP-18.
- Francis, M.P., Stevens, J.D. 2000. Reproduction, embryonic development and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the South-west Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* 98(1):41– 63.
- Francis, M.P., Campana, S.E., Jones, C.M. 2007. Age under-estimation in New Zealand porbeagle sharks (*Lamna nasus*): is there an upper limit to ages that can be determined from shark vertebrae? *Marine and Freshwater Research*, 58, 10-23.
- Francis, M.P., Natanson, L.J., Campana, S.E. 2008, The biology and ecology of the porbeagle shark, *Lamna nasus*. In: Camhi, M., Pikitch, E.K., Babcock, E. (Eds.). *Sharks of the open Ocean*. Blackwell Scientific UK., 536 pp.
- Francis, M.P., Holdsworth, J.C., Block, B.A. 2015. Life in the open ocean: seasonal migration and diel diving behaviour of Southern Hemisphere porbeagle sharks (*Lamna nasus*). *Marine Biology*, 162(11): 2305-2323.
- Gauld, J.A. 1989. Records of porbeagles landed in Scotland, with observations on the biology, distribution and exploitation of the species. DAFS Scottish Fisheries Research Report 4:1-15.

- González, M.T., Sepúlveda, F.A., Zárate, P.M., Baeza, J.A. 2021. Regional population genetics and global phylogeography of the endangered highly migratory shark *Lamna nasus*: Implications for fishery management and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31: 620– 634.
- Henderson, A., Flannery, K., Dunne, J. 2003. Biological Observations on Shark Species Taken in Commercial Fisheries to the West of Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 103B(1): 1-7.
- Hennache, C., Jung, A. 2010. Étude de la pêche palangrière de requin taupe d' l'île d'Yeu. Rapport Final. Association pour l'étude et la conservation des sélaciens (APECS). http://www.asso-apecs.org/IMG/pdf/APECS_EPPARTIY_Rapport_final_BD.pdf. 64pp.
- Hoyle, S.D., Semba, Y., Kai, M., Okamoto, H. 2017a. Development of porbeagle shark stock abundance indicators using Japanese data. *New Zealand Fisheries Assessment Report* 2017/07.
- Hoyle, S.D., Edwards, C.T.T., Roux, M.-J., Clarke, S.C., Francis, M.P. 2017b. Southern Hemisphere porbeagle sharks stock status assessment. *WCPFC-SC13-2017/SA-WP-12* (rev. 1).
- ICCAT. 2006-2016. Manual de ICCAT. Comisión internacional para la conservación del atún Atlántico. En: Publicaciones ICCAT [on line]. Actualizado 2016. [Citado 27/01/2009]. ISBN (Edición electrónica): 978-92-990055-0-7.
- ICES. 1995. Report of the Study Group Elasmobranch Fishes, 15–18 August 1995. *ICES CM* 1995/G:3.
- ICES. 2017. Report of the Working Group on Elasmobranchs (2017), 31 May 7 June 2017, Lisbon, Portugal. *ICESCM2017/ACOM:16.1018p*.
- ICES. 2019. Porbeagle (*Lamna nasus*) in subareas 1–10, 12, and 14 (the Northeast Atlantic and adjacent waters). In Report of the ICES Advisory Committee, 2019. *ICES Advice* 2019, por.27.nea, <https://doi.org/10.17895/ices.advice.4831>.
- Jensen, C.F., Natanson, L.J., Pratt, H.L., Kohler, N.E., Campana, S.E. 2002. The reproductive biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100(4): 727-738.
- Joyce, W.N., Campana, S.E., Natanson, L.J., Kohler, N.E., Pratt, H.L. 2002. Analysis of stomach contents of the porbeagle shark (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 59(6): 1263-1269.
- Jung, A. 2009. Preliminary results on the French fishery that targeted porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the Northeast Atlantic Ocean: Biology and catch statistics. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 64(5): 1693-1702.
- Jung, A., Lorrain, A., Cherel, Y., Priac, A., Baillon, S., Campana, S. 2009. Data On French Targeted Porbeagle (*Lamna nasus*) Fishery in The Northeast Atlantic Ocean: Captures and Biological Parameters. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 64(5): 1693-1702. Sesión conjunta ICES-ICCAT de evaluación del stock de marrajo sardinero. Copenhague, Dinamarca, 22 al 27 de junio de 2009.
- Kitamura, T., Matsunaga, H. 2010. Population structure of porbeagle (*Lamna nasus*) in the Atlantic Ocean as inferred from mitochondrial DNA control region sequences. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 65(6): 2082-2087.
- Kohler, N.E., Casey J.G., 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., Casey, J.G., Turner, P.A. 1998. NMFS Cooperative Shark Tagging Program, 1962–93: An atlas of shark tag and recapture data. *Marine Fisheries Review* 60(2): 1–87.
- Kohler, N.E., Turner, P.A. 2001. Shark tagging: A review of conventional methods and studies. *Environmental Biology of Fishes* 60: 191–223.
- 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.

- 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(2): 1-93.
- Last, P.R., Stevens, J.D. 1994. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO Australia, pp. i-ix, 1-513.
- Lucifora, L.O., Menni, R.C. 1998. First record of a porbeagle shark, *Lamna nasus*, in brackish waters of Mar Chiquita Lagoon, Argentina. *Cybium* 22: 87-88.
- Mas, F., Forselledo, R., Domingo, A. 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., Forselledo, R., Jiménez, S., Domingo, A. 2020. Hooking mortality of porbeagle shark (*Lamna nasus*) in pelagic longline fisheries in the southwestern Atlantic Ocean. SCRS/P/2020/034. Report of the ICCAT 2020 Porbeagle stock assessment meeting. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 77(6): 1-88.
- McMillan, P.J., Francis, M.P., James, G.D., Paul, L.J., Marriott, P., Mackay, E., Wood, B.A., Stevens, D.W., Griggs, L.H., Baird, S.J., Roberts, C.D., Stewart, A.L., Struthers, C.D., Robbins, J.E. 2019. *New Zealand fishes. A field guide to common species caught by bottom, midwater, and surface fishing*. New Zealand Aquatic Environment and Biodiversity Report No. 208.
- Mejuto, J. 1985. Associated catches of sharks, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, and *Lamna nasus* with NW and N Spanish swordfish fishery, in 1984. ICES, C.M. 1985/H:42 Pelagic Fish Committee: 1-16.
- Mejuto, J., Garcés, 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 Demersal Fish Committee, Ref. Pelagic Fish Cttee: 1-10.
- Mejuto, J., Ramos-Cartelle, A., García-Cortés, B., Fernández-Costa, J. 2020. Size and area distribution of porbeagle (*Lamna nasus*) inferred from a data mining in the Spanish longline fishery targeting swordfish (*Xiphias gladius*) in the Atlantic for the 1987-2017 period. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 77(6): 89-117.
- Nakaya, K. 1971. Descriptive notes on a porbeagle, *Lamna nasus*, from Argentine waters, compared with the North Pacific salmon shark, *Lamna ditropis*. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University* 21: 269-279.
- Natanson, L.J., Mello, J.J., Campana, S.E. 2002. Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 100(2): 266-278.
- O'Boyle, R.N., Fowler, G.M., Hurley, P.C.F., Joyce, W., Sjewell, M.A. 1998. Update on the status of NAFO SA 3-6 porbeagle shark, *Lamna nasus*. CSAS Res. Doc. 98/41.
- 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.
- Pawson, M.G., Vince, M.R. 1999. Management of shark fisheries in the Northeast Atlantic. Pp. 1-46. In: Shotton, R. ed. *Case studies of the management of elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper No. 378, Part 1. FAO, Rome, Italy.
- Purdy, R., Francis, M. 2007. Ontogenetic development of teeth in *Lamna nasus* (Bonnaterre, 1758) (Chondrichthyes: Lamnidae) and its implications for the study of fossil shark teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4): 798-810.
- Reed, J.E., Kerwath, S.E., Attwood, C.G. 2017. Analysis of bycatch in the South African midwater trawl fishery for horse mackerel *Trachurus capensis* based on observer data. *African Journal of Marine Science* 39 (3): 279-291.
- Rigby, C.L., Barreto, R., Carlson, J, Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Herman, K., Jabado, R.W., Liu, K.M., Marshall, A., Pacoureaux, N., Romanov, E., Sherley, R.B., Winker, H. 2019. *Lamna nasus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T11200A500969. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T11200A500969.en>. Downloaded on 14 June 2021.

- Roman, B.s.f., Biological Profiles: Porbeagle. Florida Museum of Natural History. Ichthyology Department. Available at: <https://www.floridamuseum.ufl.edu/discover-fish/species-profiles/lamna-nasus/>
- Sadowsky, V., Arfelli, C.A., Amorim, A.F. 1985. First record of porbeagle, *Lamna nasus* (Bonaterre, 1788), in the Brazilian Atlantic. *Boletim Instituto Pesca, São Paulo* 12(2): 49-53.
- Saunders, R.A., Royer, F., Clarke, M.W. 2011. Winter migration and diving behaviour of porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 166–174.
- 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.
- Semba, Y., Yokawa, K., Matsunaga, H., Shono, H. 2013. Distribution and trend in abundance of the porbeagle (*Lamna nasus*) in the southern hemisphere. *Marine and Freshwater Research* 64(6): 518-529.
- Serena, F. 2005. Field identification guide to the sharks and rays of the Mediterranean and Black Sea. *FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes*. Rome, FAO. 2005. 97p.
- Shimada, K. 2002. Dental homologies in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Journal of Morphology* 251: 38-72.
- Stevens, J.D. 1973. Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) of southwest England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 53(2): 357-361.
- Stevens, J.D. 1990. Further results from a tagging study of pelagic sharks in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70(4): 707-720.
- Stevens, J.D., Walker, T.I., Cook, S.F., Fordham, S.V. 2005. Threats Faced by Chondrichthyan Fish. In: Fowler, S.L., Cavanagh, R.D., Camhi, M., Burgess, G.H., Cailliet, G.M., Fordham, S.V., Simpfendorfer, C.A., Musick, J.A. (comp. and ed.). 2005. *Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes. Status Survey*. IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. x + 461 pp.
- Stevens, J.D. 2010. Epipelagic Oceanic Elasmobranchs. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (Eds.). *Sharks and their relatives II. Biodiversity, Adaptative Physiology, and Conservation*. CRC Press, Taylor and Francis Group.
- Testerman, C.B. 2014. *Molecular ecology of globally distributed sharks*.