



## Estimativas de mortalidade e tabelas de vida do tubarão-azul, *Prionace glauca* (Carcharhinidae), no sul do Brasil e águas internacionais adjacentes

SANTIAGO MONTEALEGRE-QUIJANO<sup>1</sup> & CAROLUS M. VOOREN

Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Instituto de Oceanografia, Laboratório de Elasmobrânquios e Aves Marinhas, CP 474, Rio Grande – RS, CEP 96201-900, Brasil. <sup>1</sup>Email: smquijano@gmail.com

**Resumo.** Tabelas de vida do tubarão-azul *Prionace glauca* incorporando os dados mais recentes sobre idade e crescimento, idade de maturação sexual, ciclo reprodutivo e fecundidade idade-específica no sul do Brasil foram desenvolvidas. A taxa instantânea de mortalidade total teve valores de 0,589 para os machos e 0,601 para as fêmeas, o que reflete sobrevivência entorno de 55% para ambos os sexos após a idade de recrutamento pesqueiro, estimada em 4 anos para os machos e 6 anos para as fêmeas. No caso hipotético de ausência da pesca, e considerando 65,9% de sobrevivência ao 1º ano de vida, a população crescerá aproximadamente 24,2% ao ano. Na situação real, considerando a mortalidade por pesca atual, observou-se que com sobrevivência inicial inferior a 27,4% a população se encontraria diminuindo. No cenário mais otimista e plausível, considerando sobrevivência inicial entorno de 40% e taxa de mortalidade por pesca atual, a população apresentaria crescimento populacional positivo de 5,4% ao ano. O valor positivo de crescimento populacional é evidência de que *P. glauca* se encontra tentando recuperar seu estado de equilíbrio num ambiente cujos recursos são cada vez mais limitados. A taxa positiva de crescimento não é necessariamente sinal de saúde populacional, podendo constituir um flagrante de alerta à tomada de medidas preventivas. *P. glauca* é uma espécie produtiva e resiliente, mas à luz das substanciais incertezas associadas às estimativas das taxas de mortalidade e aos modelos associados, recomenda-se cautela no nível de exploração da espécie.

**Palavras-chave:** história de vida, dinâmica populacional, taxas de exploração, avaliação de estoques.

**Abstract.** Mortality estimates and life tables of the blue shark, *Prionace glauca* (Carcharhinidae), off southern Brazil and adjacent international waters. Life tables of the blue shark *Prionace glauca* incorporating the most recent data on age and growth, age at maturity, reproductive cycle and age-specific fecundity were performed. The instantaneous rate of total mortality had values of 0.589 for males and 0.601 for females, reflecting around 55% of survival for both sexes after the age at fisheries recruitment, estimated at 4 years for males and 6 years for females. In the hypothetical case of absence of fishing, and with 65.9% surviving the 1st year of life, the population could increase at approximately 24.2% per year. In the real situation, considering the current fishing mortality and initial survival lower than 27.4%, the population will be decreasing. In the most optimistic and plausible scenario, considering initial survival around 40% and the actual fishing mortality, the population will show positive population growth of 5.4% per year. This positive value of population growth is evidence that *P. glauca* is trying to recover its state of equilibrium in an environment where resources are increasingly limited. The positive rate of growth is no sign of population health, by contrast, is a stark warning to take preventive measures. *P. glauca* is a resilient and productive species, but given the substantial uncertainties associated with estimates of mortality rates and the associated models, caution is recommended in the level of exploitation of the species.

**Keywords:** life history, population dynamics, exploitation rates, stock assessment.

## Introdução

O tubarão-azul, *Prionace glauca* (Linnaeus 1758), é a espécie mais capturada nas pescarias oceânicas em nível mundial (Camhi *et al.* 1998). O efeito desta exploração contínua nos processos populacionais de *P. glauca* é matéria de debate. No Atlântico Norte, alguns autores observaram declínio nas taxas de captura de *P. glauca* (Simpfendorfer *et al.* 2002, Baum *et al.* 2003, Campana *et al.* 2006, Cortés 2008, Aires-da-Silva *et al.* 2008), enquanto que a frota de espinhel japonesa não têm sido observadas mudanças, com taxas de captura aproximadamente constantes no período de 1971 a 2003 (Nakano & Clarke 2005).

No Atlântico Sudoeste *P. glauca* vem sendo capturada desde meados do século XX, quando se iniciou a pesca com espinhel pelágico no Brasil e no Uruguai (Hazin *et al.* 1990, Amorim *et al.* 1998, Domingo *et al.* 2002). Na frota brasileira as taxas de captura padronizadas anuais se mantiveram estáveis de 1978 a 2006 (Mourato *et al.* 2007, Hazin *et al.* 2008). Já na frota uruguaia as taxas de captura padronizadas anuais nos anos de 1999 a 2006 foram 44% da média dos anos de 1992 a 1998 (Pons & Domingo 2008).

Apesar dos indícios de declínio das taxas de captura de *P. glauca* no Oceano Atlântico acima mencionados, a Comissão Internacional para a Conservação dos Tunídeos do Atlântico - ICCAT, avaliou em 2008 que os estoques de tubarão-azul em todo o oceano Atlântico encontravam-se próximos do nível da biomassa virgem e que as taxas de mortalidade por pesca eram inferiores àquelas necessárias para alcançar o rendimento máximo sustentável (Anônimo 2008). As divergências entre as avaliações publicadas sobre o estado dos estoques de *P. glauca* no oceano Atlântico justificam a necessidade de estudos adicionais sobre a mortalidade e demografia desses estoques.

Dada a relação direta entre a fecundidade e o número inicial da coorte nos peixes elasmobrânquios, a análise demográfica através da elaboração de tabelas de vida é uma metodologia apropriada para avaliar o estado populacional dessas espécies (Cortés 2004). Com o uso dessa metodologia, o objetivo do presente estudo foi avaliar a capacidade de crescimento populacional de *P. glauca* no sul do Brasil sob condições variadas de mortalidade natural e por pesca.

## Materiais e Métodos

A demografia de *P. glauca* no Atlântico Sudoeste foi estudada através da confecção de tabelas de vida onde foram combinadas estimativas de reprodução e mortalidade (Tabela I) sob

diferentes cenários, para estimar a taxa intrínseca de crescimento populacional segundo o modelo de Lotka (1907 *apud* Krebs 1989). Nesse modelo a taxa de crescimento populacional é uma função dos parâmetros  $l_x$  (proporção de fêmeas sobreviventes da coorte na idade  $x$ ), e  $m_x$  (fertilidade em número de fêmeas *per capita*, na idade  $x$ ), segundo as expressões:

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

$$G = \frac{\left( \sum l_x m_x x \right)}{R_0}$$

$$r = \frac{(\ln R_0)}{G}$$

onde,  $R_0$  é a taxa líquida reprodutiva,  $G$  é o tempo de geração e  $r$  é a taxa instantânea de crescimento populacional. A taxa anual de crescimento populacional é dada por  $e^r$ . Os valores de  $R_0$  e  $r$  indicam se a população está aumentando ou diminuindo. Quando  $R_0 = 1$  e  $r = 0$ , a população substitui a si mesma geração a geração; quando são maiores do que estes valores, a população está crescendo, e quando menores, a população está decrescendo (Odum 1986, Krebs 1989).

**Mortalidade e Sobrevivência.** No estudo da mortalidade e sobrevivência foi usado o modelo tradicional da biologia pesqueira apresentado por Ricker (1975), onde  $M$ ,  $F$  e  $Z$  são os coeficientes instantâneos de mortalidade natural, por pesca e total, respectivamente e  $S$  é a taxa anual de sobrevivência.

Dado que a mortalidade varia muito com a idade, nas tabelas de vida foram incorporadas mortalidades no primeiro ano de vida ( $M_0$ ), na fase juvenil ou não completamente recrutada à pesca ( $Z_{juv}$ ) e na fase plenamente recrutada ( $Z_{rp}$ ).

O coeficiente instantâneo de mortalidade natural ( $M$ ) não tem sido estimado de forma direta para *P. glauca*. Estimativas de  $M$  em tubarões são obtidas através de métodos indiretos, utilizando modelos que relacionam parâmetros populacionais, fatores ambientais e mortalidade em peixes (Cortés 1995, 1998, Simpfendorfer 1999). Entretanto, no primeiro ano de vida a mortalidade natural é maior (Odum 1986). Heupel & Simpfendorfer (2002) e Manire & Gruber (1993 *apud* Cortés 1995) estimaram taxas de mortalidade anual de 40 – 60% no 1º ano em *Carcharhinus limbatus* e *Negaprion brevirostris*, respectivamente. Essas são as únicas estimativas diretas disponíveis da taxa de mortalidade no 1º ano de vida em tubarões. Heupel & Simpfendorfer (2002) constataram ainda que as referidas taxas de mortalidade no primeiro ano de vida foram maiores que aquelas obtidas com o

método usado por diversos autores (Cailliet 1992, Cortés & Parsons 1996, Sminkey & Musick 1996, Simpfendorfer 1999) de multiplicar por dois ou três a estimativa indireta de  $M$  para o 1º na de vida. Por esse motivo, taxas anuais de sobrevivência natural de 40 – 60% durante o 1º ano de vida, foram usadas na presente análise demográfica de *P. glauca*. Ainda, com a finalidade de avaliar o efeito da mortalidade dos neonatos sobre o crescimento populacional, foram também usados valores de sobrevivência de 10 – 40%.

Para as taxas de mortalidade natural nas idades superiores ao primeiro ano de vida foram usadas as estimativas indiretas de  $M$ , através do ajuste de oito modelos que assumem mortalidade constante ao longo da vida (Rikhter & Efanov 1976 *apud* Sparre & Venema 1995, Pauly 1980, Hoenig 1983, Jensen 1996) (Tabela I). Também foi utilizado o método idade-específica de Peterson e Wroblewski (1984) (Tabela I). Esse método requer estimativas do peso total seco em gramas na idade  $x$  ( $W_x$ ), que foram obtidas através das relações peso-comprimento e idade-comprimento, estimadas para a região (Montealegre-Quijano & Vooren, 2010). Cortés (2002 *apud* Simpfendorfer 2004) sugere que em tubarões pode ser usado um fator de conversão de um quinto para obter o peso seco, critério que foi incorporado na presente análise. Considerando que durante um ano de vida os indivíduos crescem em peso desde  $W_x$  até  $W_{x+1}$ , o coeficiente instantâneo de mortalidade natural durante o  $x$ -ésimo ano de vida ( $M_t$ ) foi estimado como  $M_t = (M_x + M_{x+1})/2$ .

O coeficiente instantâneo de mortalidade total ( $Z$ ), após a idade de pleno recrutamento pesqueiro, foi calculado mediante ajuste da curva de captura *sensu* Ricker (1975) à composição etária da população, estimada através da chave idade-comprimento, a partir de amostras coletadas em sete cruzeiros de pesca comercial com espinhel, no Atlântico sudoeste, no período de 2004 a 2006 (Montealegre-Quijano 2007, Montealegre-Quijano & Vooren 2010).

**Parâmetros Reprodutivos.** A função logística que descreve a proporção de fêmeas grávidas por classes de comprimento furcal (CF) e a curva de crescimento de von Bertalanffy ajustada para as fêmeas (Montealegre-Quijano 2007), foram utilizadas para estimar a proporção de fêmeas grávidas por classe etária ( $g_x$ ). Para cada classe etária  $x$  se estimou o CF, que foi inserido no modelo logístico. As equações utilizadas foram:

$$CF_x = 245,6 \left[ 1 - e^{-0,16(x+1,549)} \right]$$

$$g_x = \frac{1}{1 + e^{15,588 - (0,081CF_x)}}$$

*P. glauca* tem ciclo reprodutivo anual e gera ninhadas com proporção sexual 1:1. O número de filhotes do sexo feminino na ninhada ( $f_x$ ) aumenta com o CF da fêmea grávida (Montealegre-Quijano 2007), segundo a expressão:

$$f_x = \frac{0,0000249CF^{2,643}}{2}$$

A fertilidade em número de fêmeas *per capita* ( $m_x$ ) na idade  $x$  foi obtida do produto entre  $g_x$  e  $f_x$ .

**Tabelas de vida.** A seqüência de cenários nas tabelas de vida seguiu dois objetivos principais:

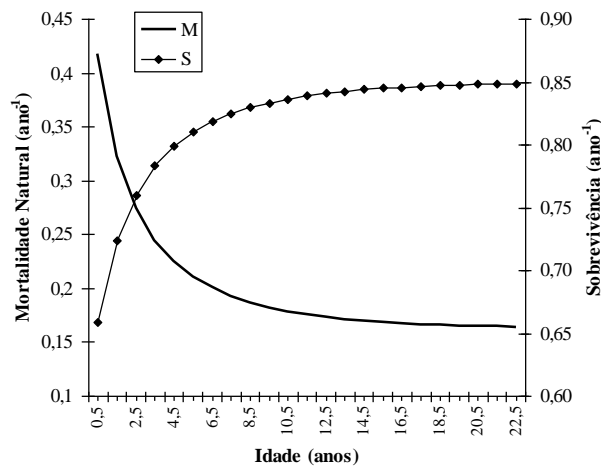
1. Diagnosticar se a população sob o nível atual de pesca está ou não em equilíbrio. Para tanto, determinou-se o valor da taxa de crescimento sob os valores de  $m_x$  e  $l_x$  em vigor em 2004-2006, com os valores de  $Z_{rp}$  constatados, e com as melhores estimativas disponíveis de  $M_0$  e  $Z_{juv}$ .

2. Avaliar a eficácia de um aumento na idade de recrutamento pesqueiro ( $t_{rp}$ ) como instrumento de manejo sustentável da pesca intensiva. Determinou-se o efeito (sobre  $r$ ) de mudanças da  $t_{rp}$  sob diferentes valores de mortalidade por pesca ( $F$ ).

## Resultados

**Mortalidade e Sobrevivência.** Os coeficientes instantâneos de mortalidade natural  $M$ , estimados pelos métodos indiretos baseados nas características da história de vida e que assumem mortalidade constante, foram semelhantes entre os modelos e entre os sexos, com taxas de sobrevivência de 70 a 80% (Tabela I). O valor médio dessas estimativas anuais de mortalidade natural foi de 0,256 para as fêmeas e 0,243 para os machos, que correspondem a taxas anuais de sobrevivência de 77,5 e 78,5%, respectivamente (Tabela I).

A taxa instantânea de mortalidade natural idade-específica das fêmeas, estimada pelo método de Peterson & Wroblewski (1984), diminuiu com o aumento da idade, de 0,417 no primeiro ano de vida para a 0,173 no 12º ano de vida (idade máxima observada), e 0,164 no 22º ano (idade da longevidade) (Fig. 1). Essas estimativas indicam que durante o 1º ano de vida 65,9% das fêmeas de *P. glauca* sobrevivem às causas naturais de mortalidade, taxa que aumenta de forma acelerada e contínua até o 6º ano de vida, a partir do qual a sobrevivência tende a se estabilizar em torno de 83 a 85% ao ano (Fig. 1).



**Figura 1.** Curvas de mortalidade natural e sobrevivência de *P. glauca* no Atlântico Sudoeste, estimadas a partir do método de Peterson & Wroblewski (1984) e as informações reprodutivas de maturidade sexual e fecundidade no Atlântico Sudoeste.

A média dos métodos indiretos de mortalidade constante (0,256) foi semelhante à média da mortalidade entre o 1º e 6º ano de vida (0,246), mas subestima a capacidade de sobrevivência na fase adulta. Nessa fase da vida o método idade-específica de Peterson & Wroblewski (1984) rendeu uma média de mortalidade natural de 0,182, mais próxima das estimativas obtidas pelos métodos de Hoenig (1983), considerando a idade de

longevidade (Tabela I).

A composição por idades nos cruzeiros individuais refletiu idades de pleno recrutamento pesqueiro variando de 4 a 6 anos para os machos, enquanto que para as fêmeas foi constante em 6 anos (Tabela II; Fig. 2). Com os cruzeiros agrupados, constatou-se que os machos estão completamente recrutados à pesca aos 5 anos e as fêmeas aos 6 anos de vida (Tabela II; Fig. 3).

**Tabela I.** Coeficientes instantâneos de mortalidade natural (M) estimados por métodos indiretos e características de história de vida de *P. glauca* no Atlântico Sudoeste. S = taxa de sobrevivência; Z = taxa de mortalidade total.

Autor	Modelo	M ♀	S ♀	M ♂	S ♂	
Rikhter e Efanov (1976)	$M = 1,521 / (t_{mat}^{0,720}) - 0,155$	0,220	0,803	0,264	0,768	
Pauly (1980)	$\log M = -0,0066 - 0,279 \log(L_{\infty}) + 0,6543 \log(k) + 0,4634 \log(T^{\circ})$	0,256	0,774	0,242	0,785	
Hoenig (1983) - (Peixes)	$\ln Z = 1,46 - 1,01 \ln t_{max}$	0,350	0,705	0,323	0,724	
	$\ln Z = 1,46 - 1,01 \ln t_{\infty}$	0,199	0,820	0,181	0,834	
Hoenig (1983) - (Cetáceos)	$\ln Z = 0,941 - 0,873 \ln t_{max}$	0,293	0,746	0,273	0,761	
	$\ln Z = 0,941 - 0,873 \ln t_{\infty}$	0,180	0,836	0,166	0,847	
Jensen (1996)	$M = 1,65 / t_{mat}$	0,236	0,790	0,275	0,760	
Jensen (1996)	$M = 1,6 k$	0,293	0,746	0,238	0,788	
Jensen (1996)	$M = 1,5 k$	0,275	0,760	0,224	0,800	
Peterson e Wroblewski (1984)	$M_t = 1,92 W_t^{-25}$					
		Média:	0,256	0,775	0,243	0,785
<b>Parâmetros:</b>			♀		♂	
Idade de Maturação (anos)	$t_{Mat} =$		7		6	
Idade Máxima Observada (anos)	$t_{max} =$		12		13	
Longevidade Fabens (1964) (anos)	$t_{\infty} =$		21		23	
Comprimento máximo teórico (cm)	$L_{\infty} =$		242,4		256,8	
Constante de crescimento (ano <sup>-1</sup> )	$k =$		0,183		0,149	
Peso total na idade <i>t</i> (kg)	$W_t = 1 \times 10^{-6} CF^{3,3504}$				$W_t = 2 \times 10^{-6} CF^{3,1931}$	
Temperatura média do ambiente (°C)	$T^{\circ} =$		20		20	

A taxa instantânea de mortalidade total (Z), composição etária de cada cruzeiro (Fig.2; Tabela II), teve variação semelhante entre os sexos, com

0,432 a 0,669 para os machos e 0,461 a 0,693 para as fêmeas. Devido às diferenças na composição etária de cada cruzeiro essas taxas mínimas e máximas não foram obtidas nos mesmos cruzeiros. Os valores de  $Z$  estimados com base na curva de captura ajustada aos dados da composição etária dos cruzeiros agrupados foram de 0,589 para os machos e 0,601 para as fêmeas (Fig. 3; Tabela II). Segundo os valores de  $Z$  para os cruzeiros agrupados, a

sobrevivência para ambos os sexos foi em torno de 55%.

Considerando a média das estimativas de  $M$  obtidas pelos métodos indiretos por sexo, como sendo a taxa de mortalidade natural a partir da idade de recrutamento pesqueiro, e as taxas de mortalidade total obtidas para os cruzeiros agrupados, constatou-se que a taxa de exploração ( $E$ ) é entorno de 58% para ambos os sexos (Tabela II).

**Tabela II.** Estimativas dos coeficientes instantâneos de mortalidade total ( $Z$ ) e por pesca ( $F$ ), e das taxas de sobrevivência ( $S$ ) e de exploração ( $E$ ), a partir das curvas de captura estabelecidas por sexo para cada cruzeiro, considerando as classes etárias superiores à idade de pleno recrutamento à arte de pesca ( $t_{rp}$ ), e o valor médio dos coeficientes instantâneos de mortalidade natural obtidos pelos métodos indiretos. s.d.= sem dados suficientes

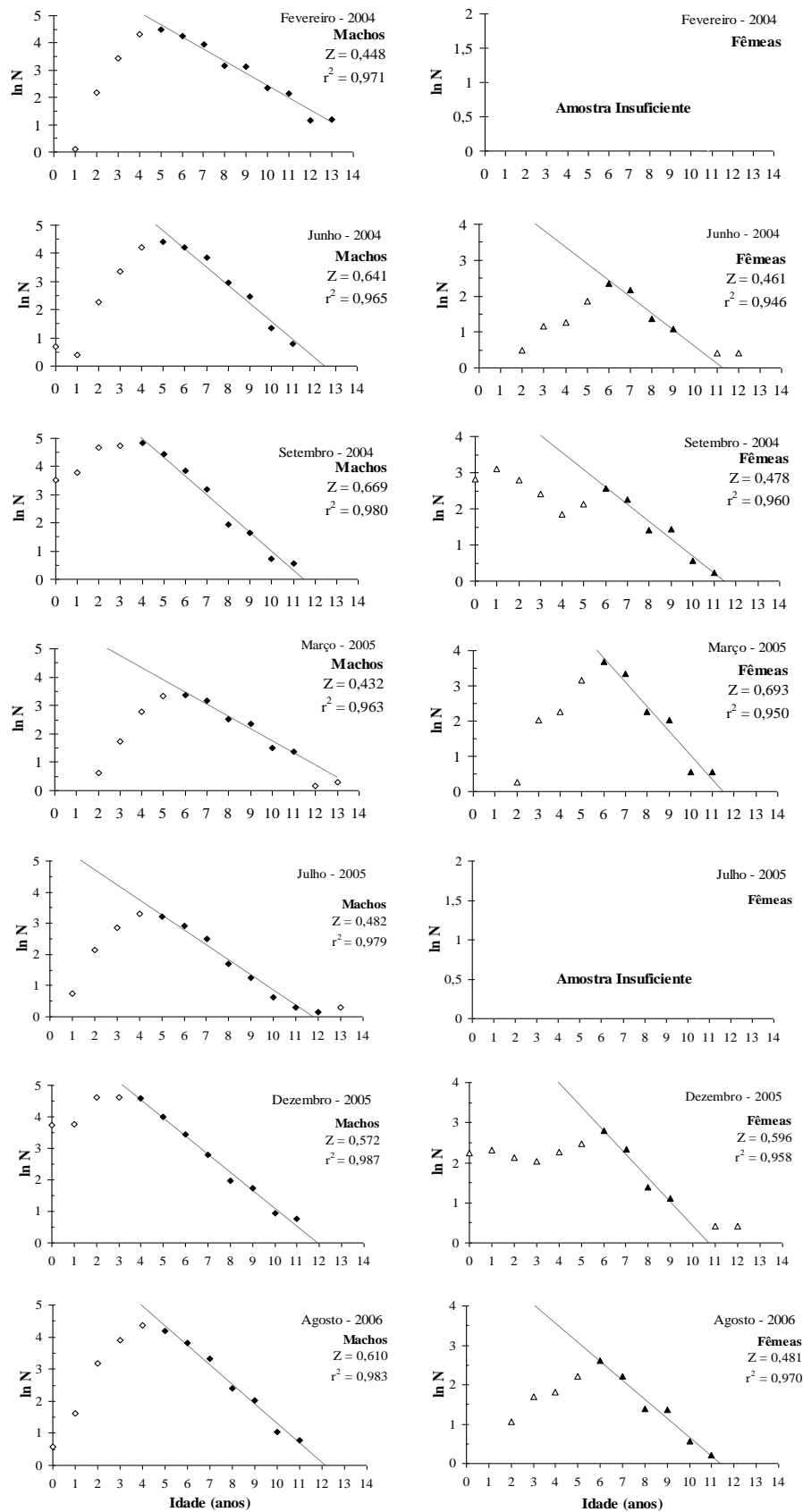
		FÊMEAS					MACHOS				
		$t_{rp}$	$Z$	$F$	$S$	$E$	$t_{rp}$	$Z$	$F$	$S$	$E$
Fevereiro	2004	6	s.d.	s.d.	s.d.	s.d.	5	0,448	0,205	0,639	0,458
Junho	2004	6	0,461	0,205	0,631	0,445	5	0,641	0,398	0,527	0,621
Setembro	2004	6	0,478	0,222	0,620	0,464	4	0,669	0,426	0,512	0,637
Março	2005	6	0,693	0,437	0,500	0,631	6	0,432	0,189	0,649	0,438
Julho	2005	6	s.d.	s.d.	s.d.	s.d.	5	0,482	0,239	0,618	0,496
Dezembro	2005	6	0,596	0,34	0,551	0,570	4	0,572	0,329	0,564	0,575
Agosto	2006	6	0,481	0,225	0,618	0,468	5	0,610	0,367	0,543	0,602
<b>Amostras Agrupadas</b>		6	0,601	0,345	0,548	0,574	5	0,589	0,346	0,555	0,587

*Tabelas de vida.* As tabelas de vida construídas para a população de *P. glauca* amostrada na região sudoeste do Oceano Atlântico, no caso hipotético de ausência da pesca, mostraram a capacidade de crescimento populacional da espécie. Num primeiro cenário, com as estimativas de mortalidade natural idade-específica, obtidas pelo método de Peterson & Wroblewski (1984), a população crescerá aproximadamente 24,2% ao ano, com uma taxa líquida reprodutiva ( $R_0$ ) de 6,9 e um tempo médio de geração de ( $G$ ) 8,9 anos (Tabela III).

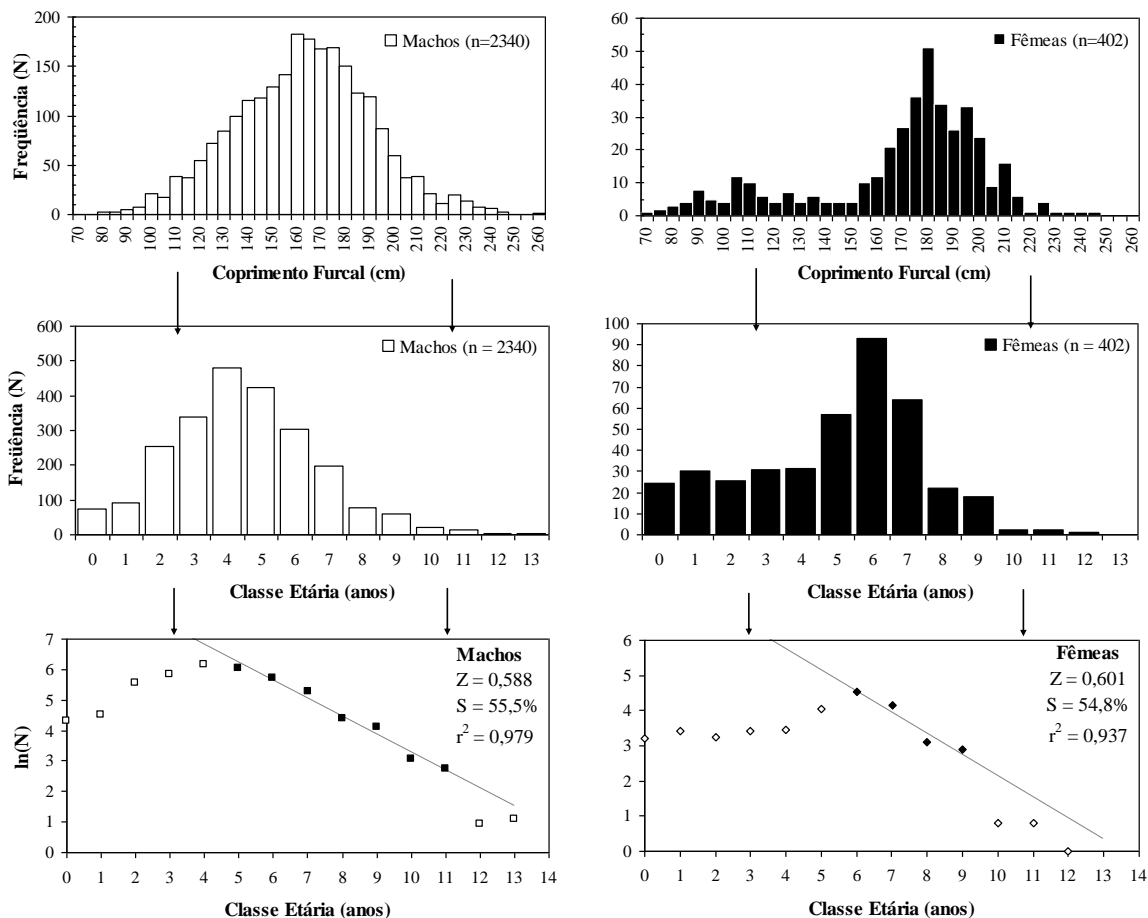
Dada a incerteza do nível de sobrevivência durante o 1º ano de vida, os cenários em que se avaliaram taxas de sobrevivência inicial variando de 5 a 60%, permitiram constatar que sob condições naturais, sem pesca, a população de *P. glauca* suportaria uma perda de até 90% dos neonatos, condição na qual estaria próxima do equilíbrio (Tabela IV). O equilíbrio perfeito sob condições de mortalidade natural foi obtido com taxas de sobrevivência de 9,54% durante o 1º ano de vida e a partir do 2º ano de acordo com as estimativas obtidas pelo método de Peterson & Wroblewski (1984) (Tabela IV, Cenário H).

Na situação real, considerando a mortalidade por pesca atual, o coeficiente instantâneo de mortalidade total ( $Z$ ) considerado foi de 0,693. Isso

se justificou por ser o valor estimado pela curva de captura das fêmeas no cruzeiro de março de 2005, quando se observou a maior abundância de todas as classes etárias a partir de 6 anos, que foi a idade do recrutamento pesqueiro. Incluindo essa taxa de mortalidade a partir da idade de recrutamento pesqueiro, junto com taxas de sobrevivência inicial variando de 10 a 60%, e desconsiderando as mortes por pesca na fase não completamente recrutada, observou-se que, caso a sobrevivência inicial seja inferior a 27,4%, a população se encontraria diminuindo (Tabela V, Cenários J – M). Se a sobrevivência no 1º ano de vida for de 10% como observado na condição de equilíbrio nos cenários naturais, a população de *P. glauca* estaria diminuindo em torno de 13% ao ano (Tabela V, Cenário N). Considerando idades de recrutamento de 5 e 7 anos, as taxas de mortalidade inicial na qual a população encontra o equilíbrio foram estimadas em 40,3 e 20,0%, respectivamente (Tabela V, Cenário O – V). No cenário mais otimista e plausível, considerando sobrevivência inicial entorno de 40% e taxa de mortalidade por pesca atual, a população não está em equilíbrio, com crescimento populacional positivo de 5,4% (Tabela V, Cenário K). Sob estas condições, o equilíbrio seria obtido caso a sobrevivência inicial fosse de apenas 27,4% (Tabela V, Cenário M).



**Figura 2.** Estimativas de mortalidade total (Z) por sexo a partir da curva de captura ajustada às composições etárias de cada um dos sete cruzeiros de pesca comercial no Atlântico Sudoeste (Montealegre-Quijano & Vooren 2010). N = número de indivíduos.



**Figura 3.** Estimativa da taxa instantânea de mortalidade total (Z) por sexo, usando curvas de captura geradas a partir da estrutura etária da população no Atlântico Sudoeste, obtida com base no total de tubarões medidos em sete cruzeiros de pesca comercial e a chave idade-comprimento (Montealegre-Quijano 2007; Montealegre-Quijano & Vooren 2010).

**Tabela III.** Tabela de vida de *Prionace glauca* no Atlântico Sudoeste na situação hipotética de ausência da pesca, com taxas de mortalidade natural idade-específica estimadas pelo método de Peterson & Wroblewski (1984).  $x$  = idade;  $g_x$  = proporção de fêmeas grávidas;  $f_x$  = número de filhotes de sexo feminino por fêmea grávida;  $m_x$  = fertilidade em número de fêmeas per capita;  $M$  = taxa de mortalidade natural durante o ano;  $l_x$  = taxa de sobrevivência;  $R_0$  = taxa líquida reprodutiva;  $G$  = tempo de geração;  $r$  = taxa de crescimento populacional;  $e^r$  = taxa finita de crescimento populacional.

$x$	$g_x$	$f_x$	$m_x$	$M$	$l_x$	$l_x m_x$	$l_x m_x x$	$R_0$	$G$	$r$	$e^r$
0	0	0	0	0,417	1,000	0	0	6,903	8,93	0,216	1,242
1	0	0	0	0,323	0,659	0	0				
2	0	0	0	0,274	0,477	0	0				
3	0	0	0	0,245	0,363	0	0				
4	0,1	6,447	0,365	0,225	0,284	0,104	0,415				
5	0,2	8,092	1,287	0,211	0,227	0,292	1,459				
6	0,3	9,643	3,177	0,201	0,184	0,584	3,502				
7	0,5	11,066	5,768	0,193	0,150	0,867	6,069				
8	0,7	12,346	8,378	0,187	0,124	1,038	8,307				
9	0,8	13,478	10,590	0,182	0,103	1,089	9,798				
10	0,9	14,469	12,343	0,179	0,086	1,057	10,575				
11	1	15,328	13,716	0,176	0,072	0,983	10,812				
12	1	16,067	14,802	0,173	0,060	0,890	10,678				

**Tabela IV.** Resultados das tabelas de vida avaliando a capacidade de crescimento populacional do tubarão-azul *Prionace glauca* no Atlântico Sudoeste sob condições de ausência da pesca e com diferentes taxas de sobrevivência durante o 1º ano de vida ( $S_0$ ).  $Z_0$ = mortalidade inicial;  $Z_{juv}$ = mortalidade durante as idades não recrutadas;  $Z_{rp}$ = mortalidade a partir do recrutamento pesqueiro;  $R_0$  = taxa líquida reprodutiva;  $G$  = tempo de geração;  $r$  = taxa de crescimento populacional;  $e^r$  = taxa finita de incremento populacional. P&W = taxas de mortalidade natural idade-específica, estimadas pelo método de Peterson & Wroblewski (1984).

Cenário	$S_0$ (%)	$Z_0$	$Z_{juv}$	$Z_{rp}$	$R_0$	$G$	$r$	$e^r$
A	66,0	P&W	P&W	P&W	6,903	8,925	0,216	1,242
B	60,0	0,511	P&W	P&W	6,287	8,925	0,206	1,229
C	50,0	0,693	P&W	P&W	5,240	8,925	0,186	1,204
D	40,0	0,916	P&W	P&W	4,192	8,925	0,161	1,174
E	30,0	1,204	P&W	P&W	3,144	8,925	0,128	1,137
F	25,0	1,386	P&W	P&W	2,620	8,925	0,108	1,114
G	10,0	2,303	P&W	P&W	1,048	8,925	0,005	1,005
H	<b>9,5</b>	<b>2,350</b>	P&W	P&W	<b>1,000</b>	8,925	<b>0,000</b>	1,000
I	5,0	2,996	P&W	P&W	0,524	8,925	-0,072	0,930

**Tabela V.** Tabelas de vida para a população do tubarão-azul *Prionace glauca* no Atlântico Sudoeste sob diferentes cenários de mortalidade, sobrevivência, e idades de recrutamento pesqueiro ( $t_{rp}$ ).  $S_0$ =sobrevivência no primeiro ano de vida;  $Z_0$ = mortalidade inicial;  $Z_{juv}$ = mortalidade dos jovens;  $Z_{rp}$ = mortalidade a partir do recrutamento pesqueiro;  $R_0$  = taxa líquida reprodutiva;  $G$  = tempo de geração;  $r$  = taxa de crescimento populacional;  $e^r$  = taxa finita de incremento populacional.

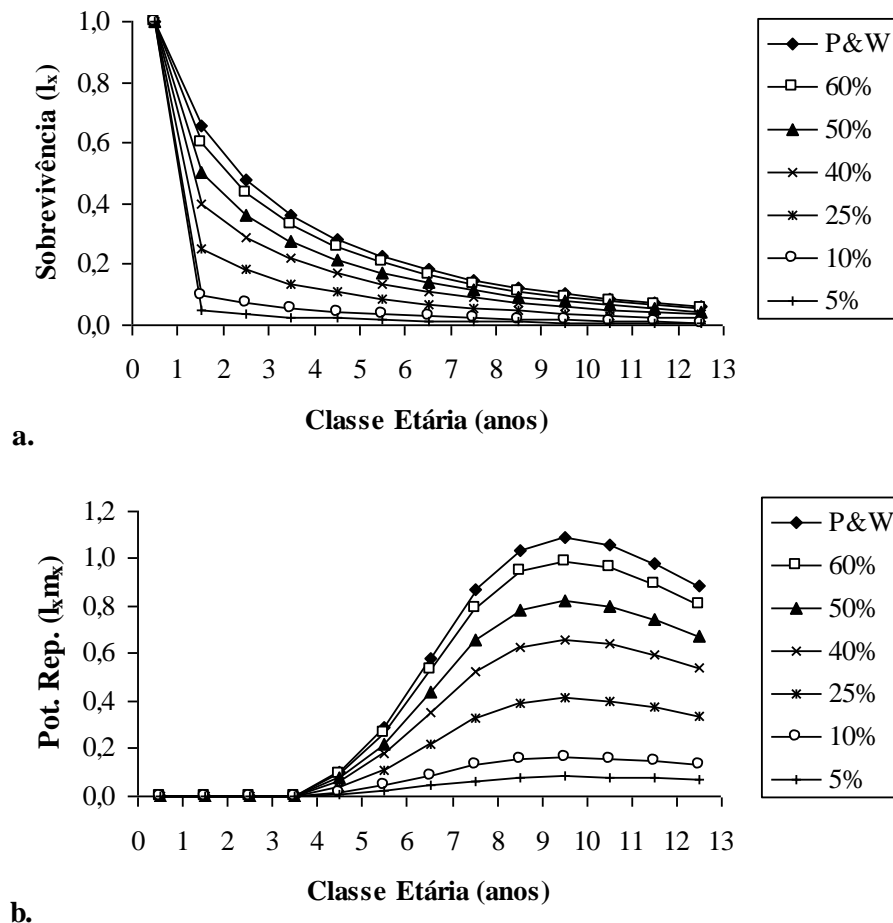
Cenário	$t_{rp}$	$S_0$ (%)	$Z_0$	$Z_{juv}$	$Z_{rp}$	$R_0$	$G$	$r$	$e^r$
J	6	66,0	P&W	P&W	0,693	2,400	7,144	0,123	1,130
K	6	40,0	0,916	P&W	0,693	1,457	7,144	0,053	1,054
L	6	30,0	1,204	P&W	0,693	1,093	7,144	0,012	1,013
M	6	<b>27,4</b>	<b>1,293</b>	P&W	0,693	<b>1,000</b>	7,144	<b>0,000</b>	1,000
N	6	10,0	2,303	P&W	0,693	0,365	7,144	-0,141	0,868
O	5	66,0	P&W	P&W	0,693	1,633	6,921	0,071	1,073
P	5	<b>40,3</b>	<b>0,908</b>	P&W	0,693	<b>1,000</b>	6,921	<b>0,000</b>	1,000
Q	5	30,0	1,204	P&W	0,693	0,744	6,921	-0,043	0,958
R	5	10,0	2,303	P&W	0,693	0,248	6,921	-0,202	0,817
S	7	66,0	P&W	P&W	0,693	3,304	7,456	0,160	1,174
T	7	40,0	0,916	P&W	0,693	2,006	7,456	0,093	1,098
U	7	<b>20,0</b>	<b>1,609</b>	P&W	0,693	<b>1,004</b>	7,456	<b>0,000</b>	1,000
V	7	10,0	2,303	P&W	0,693	0,502	7,456	-0,093	0,912

O efeito de variações na idade de recrutamento pesqueiro ocasiona uma acentuada queda na sobrevivência e no potencial reprodutivo a partir da respectiva idade de recrutamento. A proporção de indivíduos maduros por classe de idade aumenta de 20% na idade 4 a 100% na idade 11 (Montealegre-Quijano 2007). No cenário com

sobrevivência inicial de 40% e ausência de mortalidade por pesca, o potencial reprodutivo conseguiria compensar a mortalidade natural, continuando a aumentar entre as idades de 5 e 8 anos, mas a partir dos 9 anos, o potencial reprodutivo não consegue alcançar ao nível anterior, devido ao menor número de sobreviventes, e começa

a diminuir lentamente (Fig. 4; Tabela IV, Cenário D). Na idade de 11 anos, com 100% dos indivíduos maduros, não há possibilidade de aumento do potencial reprodutivo e este diminui aceleradamente em função das perdas por mortalidade natural (Fig. 4). Na situação real, com mortalidade por pesca e variação da idade de recrutamento pesqueiro ( $t_{rp}$ ) entre 5 e 7 anos, o nível máximo do potencial reprodutivo é alcançado na idade de 6 anos, quando ainda menos da metade dos indivíduos da classe estão maduros. O aumento na proporção de indivíduos maduros nas idades seguintes não permite aumento do potencial reprodutivo. Nesse

cenário real a população não se encontra em equilíbrio, com taxa positiva de crescimento de 5,4% ao ano (Fig. 5, Tabela V, Cenário K). Sob essas condições, se diminuída a idade de recrutamento pesqueiro para 5 anos, o potencial reprodutivo alcança o máximo também na idade de seis anos, mas a capacidade de crescimento da população seria prejudicada ainda mais. Se por outro lado, a idade de recrutamento pesqueiro é aumentada para 7 anos, o máximo potencial reprodutivo é alcançado aos sete anos e a população estaria com capacidade de crescimento populacional de 10% (Fig. 5, Tabela V, Cenários T e P).



**Figura 4.** Curvas de sobrevivência (a.) e de potencial reprodutivo (b.) de *P. glauca* no Atlântico sudoeste, sob condições de ausência da pesca, para diferentes taxas de mortalidade durante o 1º ano de vida. P&W= Mortalidade natural obtida pelo método de Peterson & Wroblewski (1984). (Cenários A – D, F, G & I).

## Discussão

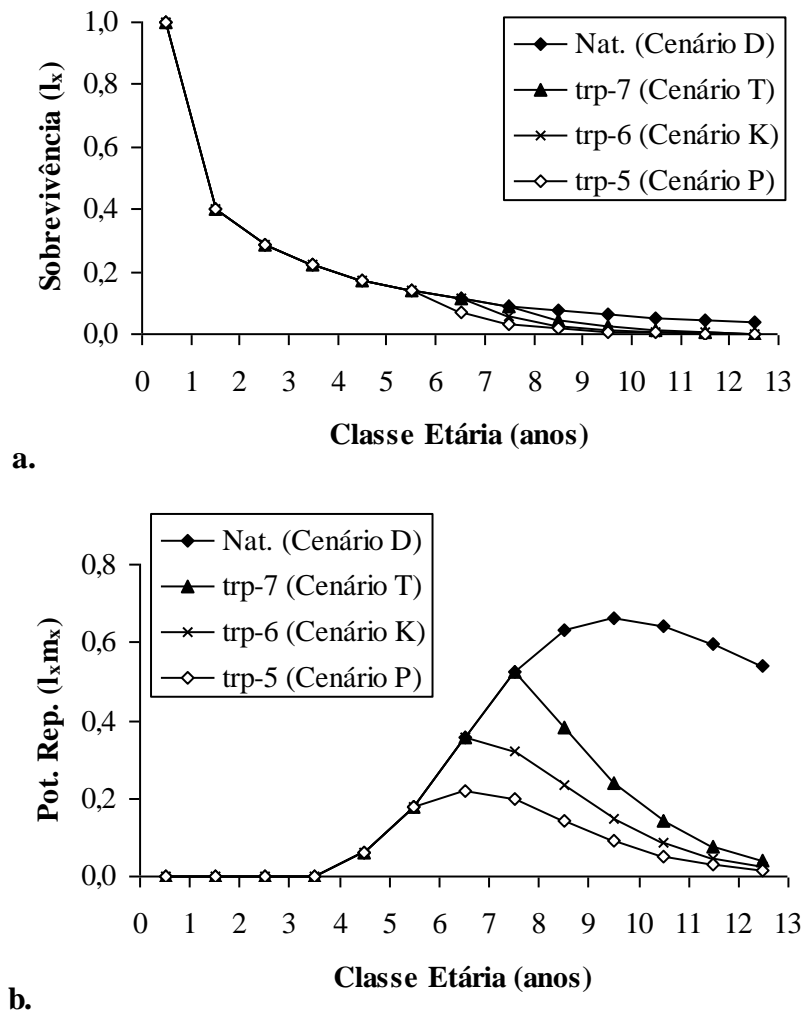
Segundo o modelo de Lotka (1922 *apud* Krebs 1989), populações com taxas constantes de natalidade e mortalidade, gradualmente se aproximam de uma estrutura etária estável fixa, qualquer que tenha sido a estrutura etária inicial. No Atlântico Sul as fêmeas imaturas não sofrem mortalidade por pesca, as fêmeas adultas

permanecem na área de atuação das pescarias e as taxas de captura de *P. glauca* entre 1978 e 2006 permaneceram constantes (Hazin *et al.* 1990, 1994, Castro & Mejuto 1995, Lessa *et al.* 2004, Hazin & Lessa 2005, Mejuto & García-Cortés 2005, Mourato *et al.* 2007, Anônimo 2008, Hazin *et al.* 2008, Pons & Domingo 2008, Montealegre-Quijano & Vooren 2010). Portanto, pode-se assumir que a estrutura

etária das fêmeas adultas, a partir da qual foram estimados os parâmetros demográficos, representa uma visão estática real dessa parcela da população. Portanto, as taxas de mortalidade e natalidade podem ser consideradas estáveis ao menos durante a última década.

Taxas de mortalidade natural no primeiro ano de vida de 40 a 60%, como as observadas por Heupel & Simpfendorfer (2002) para *Carcharhinus limbatus*, parecem boas estimativas preliminares para *P. glauca* devido à similaridade de algumas das características de história de vida entre as espécies. Ambas as espécies são tubarões pelágicos vivíparos

de grande porte da família Carcharhinidae, que atingem mais de 250 cm de comprimento furcal, com crescimento relativamente rápido e maturação sexual relativamente precoce quando comparadas a outras espécies da família Carcharhinidae (Branstetter 1990, Cortés 2000). Manire & Gruber (1993 *apud* Cortés 1995) também observaram taxas de mortalidade inicial similares para *Negaprion brevirostris*, outra espécie de grande porte da mesma família. Portanto, taxas de sobrevivência durante o primeiro ano de vida de 40 a 60% podem ser boas aproximações para grandes tubarões pelágicos dessa família.



**Figura 5.** Curvas de sobrevivência e potencial reprodutivo, sob diferentes idades de recrutamento pesqueiro ( $t_p$ ), de *P. glauca* no Atlântico sudoeste, com taxa de sobrevivência durante o 1º ano de vida de 40%, mortalidade natural segundo método de Peterson & Wroblewski (1984), e mortalidade total atual de 0,693.

Contudo, em alguns aspectos das características de história de vida, *P. glauca* difere notoriamente das outras espécies de tubarões pelágicos. Especificamente em relação às duas espécies mencionadas, *C. limbatus* e *N. brevirostris* geram neonatos com comprimento superior a 20%

do tamanho máximo da espécie (Branstetter 1990), que são paridos em locais costeiros protegidos que servem como áreas de berçário, onde os filhotes permanecem durante o 1º ano de vida (Gruber *et al.* 1988 *apud* Simpfendorfer & Heupel, 2004, Heupel & Simpfendorfer 2002); enquanto que *P. glauca*

gera descendência com comprimento de nascimento inferior a 20% do tamanho máximo da espécie (Branstetter 1990), e procura áreas de convergência oceânicas (Nakano 1994, Montealegre-Quijano 2007) onde a disponibilidade de alimento é alta e, portanto também os predadores (Lalli & Parsons 1993). Embora não existam registros de *P. glauca* no conteúdo estomacal de outras espécies, a alta fecundidade, o relativo pequeno tamanho de nascimento, e a taxa de crescimento relativamente rápida, são indícios de uma elevada mortalidade natural durante o 1º ano de vida (Branstetter 1990, Cortés 2000). Por esse motivo, a estimativa obtida pelo método de Peterson & Wroblewski (1984), de 66% de sobrevivência no 1º ano de vida, parece sobreestimada, enquanto que as mortalidades obtidas para os anos seguintes, são mais razoáveis (Fig. 1; Tabela III). Essas taxas de sobrevivência foram similares às obtidas pelos métodos indiretos de mortalidade constante, e dado que incorporam a variabilidade idade-específica, justificou-se sua escolha como mortalidade natural após o 1º ano de vida.

A mortalidade natural, especialmente durante o 1º ano de vida, é determinante para as estimativas obtidas pelo modelo de análise demográfica. Existe um contínuo debate em relação ao melhor método para estimar a taxa de mortalidade natural, e a forma como esse coeficiente se relaciona com a idade. Dada a escassez de estimativas diretas, a prática comum é o uso dos métodos indiretos baseados nas características de história de vida (Cortés 2007), que no presente estudo renderam resultados similares aos obtidos para *P. glauca* em outras regiões (Campana *et al.* 2005, Chen & Yuan 2006).

Sob condições de ausência da pesca, variações nas taxas de sobrevivência inicial demonstraram a plasticidade ecológica de *P. glauca*. Com taxas de sobrevivência inicial diminuindo de 66 a 25%, a taxa de crescimento populacional é positiva com valores de 24,2 e 11,4% ao ano, respectivamente. A mortalidade de 90% dos neonatos rendeu a situação de equilíbrio, sendo a população substituída geração a geração.

De acordo com a teoria do modelo logístico de crescimento populacional (Odum 1986), aproximadamente 60 anos atrás a população de *P. glauca* no Atlântico Sul, livre de mortalidades por pesca, teria alcançado um estado de equilíbrio, de tal forma que o número de nascimentos compensaria exatamente o número de mortes, e o número de indivíduos permaneceria constante. Mas, o desenvolvimento da pesca oceânica constituiu um evento catastrófico para a população que teve

reduzida a sua população de forma repentina. Segundo a teoria, esperar-se-ia que a espécie possuísse algum mecanismo para que a população se recuperasse, caso contrário, sucessivos eventos catastróficos levariam a espécie à extinção. Com a população diminuída, em teoria há uma maior disponibilidade de recursos para cada indivíduo. Com mais energia disponível, os organismos deveriam ser capazes de alocar maior esforço para o crescimento e a reprodução, e com isso a população voltaria a atingir seu estado de equilíbrio (Odum 1986).

Com base no anterior, significa então que esses valores positivos de 11 a 24% de crescimento populacional, são possivelmente evidências de que *P. glauca* se encontra tentando recuperar seu estado de equilíbrio, mas na situação real, a disponibilidade de recursos não é ilimitada, muito pelo contrário, os recursos vivos no ambiente oceânico são cada vez menores (Helfman *et al.* 1997). Na atualidade a população de *P. glauca* não se encontra em equilíbrio, e contrário ao diagnóstico comumente utilizado quando constatadas taxas de crescimento positivas como sendo um sinal de saúde populacional, na verdade, essas taxas constituem flagrantes de alerta à tomada de medidas preventivas.

Os resultados do presente estudo são consistentes com as observações de alguns autores que apontam *P. glauca* como sendo uma espécie produtiva e resiliente quando comparada a outras espécies de tubarões (Smith *et al.* 1998, Frisk *et al.* 2000, Cortés 2000, Campana *et al.* 2005, Chen & Yuan, 2006). Isto pode explicar porque a espécie tem sido lenta na sua diminuição perante o que aparenta ser uma elevada exploração pesqueira.

No Atlântico Norte, estudos de marcação e recaptura demonstraram a ampla capacidade migratória de *P. glauca*, com circuito transoceânico, que evidenciou a existência de uma única população (Stevens 1990, Kohler *et al.* 1998). No Atlântico Sul ainda não foi realizado um programa de marcação e recaptura de peixes oceânicos, mas dado que vários dos parâmetros populacionais de reprodução, crescimento e mortalidade estimados para *P. glauca* não diferem entre as bacias oceânicas (Nakano & Seki 2003), e dada a sincronia de eventos e processos do ciclo reprodutivo entre as regiões equatorial e subtropical (Hazin & Lessa 2005, Montealegre-Quijano & Vooren, 2010), é provável que também no Atlântico Sul a espécie constitua uma única população e, portanto, uma única unidade de manejo. Com isso, a taxa instantânea de mortalidade total ( $Z$ ) e a taxa de crescimento populacional ( $r$ ), estimadas no presente estudo,

podem ser consideradas parâmetros da população. São necessários ainda dados de taxas de captura por estágio de vida e sexo, classificadas por áreas geográficas, no intuito de contribuir para um melhor conhecimento da biologia populacional de *P. glauca* em todo o Atlântico Sul.

O nível atual de mortalidade por pesca tem causado uma diminuição nos tamanhos e idades máximos de *P. glauca*, o que constitui um indício de declínio populacional. No cenário mais real (Tabela V, Cenário K), a população estaria ainda crescendo em uma taxa de 5,4% ao ano. Contudo, à luz das substanciais incertezas associadas às estimativas dos parâmetros de mortalidade e crescimento e aos modelos associados, recomenda-se cautela no nível de exploração da espécie. Medidas de manejo e conservação tais como a estabelecimento de áreas e/ou épocas de exclusão da pesca, e a proibição de captura de fêmeas grávidas e de pequenos juvenis, podem ser medidas mitigatórias válidas, para garantir uma exploração sustentável. Análises que avaliem a probabilidade das incertezas e o uso de outros modelos de diagnóstico do estado populacional são necessárias, no intuito de reforçar ou contestar os resultados da presente análise demográfica.

### Agradecimentos

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior do Brasil (CAPES) proveu bolsa de estudos ao primeiro autor (PG-OCBIO-FURG-93090). Agradecemos a Jules M. R. Soto curador do Museu Oceanográfico UNIVALI e a Michael Maia Mincarone, pelo apoio logístico para o trabalho de campo. A empresa de pesca Kowalsky Ind. e Com. Ltda. permitiu embarcar na sua frota espinheira. Dois revisores anônimos fizeram valiosos comentários.

### Referências

- Aires-da-Silva, A. M., Hoey, J. J. & Gallucci, V. F. 2008. A historical index of abundance for the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Atlantic. **Fisheries Research**, 92: 41-52.
- Amorim, A. F., Arfelli, C. A. & Fagundes, L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off southern Brazil during 1974-97: an overview. **Marine and Freshwater Research**, 49(7): 621-632.
- Anônimo. 2008. Report of the 2008 shark stock assessments meeting. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 64(5): 1343-1491.
- 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.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected Carcharhinoid and Lamnoid sharks of the Northwest Atlantic. *Em*: Pratt, H. L., Gruber, S. H. & Taniuchi, T. (Eds.). **Elasmobranchs as living resources**. NOAA Tech. Rep. NMFS 90: 17-28.
- Cailliet, G. M. 1992. Demography of the central California population of the leopard shark (*Triakis semifasciata*). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, 43: 183-193.
- Camhi, M., Fowler, S., Musick, J., Bräutigam, A. & Fordham, S. 1998. **Sharks and their relatives - Ecology and conservation**. IUCN/SSG Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. iv + 39 pp.
- Campana, S. E., Marks, L., Joyce, W. & Kohler, N. E. 2005. Catch, by-catch and indices of population status of blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian Atlantic. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 58(3): 891-934.
- Campana, S. E., Marks, L., Joyce, W. & Kohler, N. E. 2006. Effects of recreational and commercial fishing on the blue sharks (*Prionace glauca*) in Atlantic Canada, with inferences on the North Atlantic population. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 63: 670-682.
- 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.
- Chen, P. & Yuan, W. 2006. Demographic analysis based on the growth parameters of sharks. **Fisheries Research**, 78: 374-379.
- Cortés, E. 1995. Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. **Fishery Bulletin**, 93: 57-66.
- Cortés, E. & Parsons, G. R. 1996. Comparative demography of two populations of the bonnethead shark (*Sphyrna tiburo*). **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 53: 709-718.
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. **Fisheries Research**, 39: 199-208.
- Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. **Reviews in Fisheries Science**, 8(4): 299-344.

- Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics. Pp. 449-469. Em: Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R. (Eds.). **Biology of sharks and their relatives**. CRC Marine Biology Series.
- Cortés, E. 2007. Chondrichthyan demographic modelling: and essay on its use, abuse and future. **Marine and Freshwater Research**, 58: 4-6.
- Cortés, E. 2008. Standardized catch rates for blue and mako sharks from the U. S. pelagic longline logbook and observer programs. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 62(5): 1447-1466.
- Domingo, A., Mora, O. & Gomes, M. 2002. Evolución de las capturas de elasmobranchios en la pesquería de atunes de Uruguay, con énfasis en los tiburones azul (*Prionace glauca*), moro (*Isurus oxyrinchus*) y porbeagle (*Lamna nasus*). **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 54(4): 1406-1420.
- Frisk, M. G., Miller, T. J. & Fogarty, M. J. 2001. Estimation and analysis on biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 58: 969-981.
- Hazin, F. H. V., Couto, A. A., Kihara, K., Otsuka, K. & Ishino, M. 1990. Distribution and abundance of pelagic sharks in the southwestern equatorial Atlantic. **Journal of the Tokyo University of Fisheries**, 77(1): 51-64.
- Hazin, F.H.V., Boeckman, C.E., Leal, E.C., Lessa, R., Kihara, K. & Otsuka, K. 1994. Distribution and relative abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the southwestern equatorial Atlantic Ocean. **Fishery Bulletin**, 92, 474-480.
- Hazin, F. H. V. & Lessa, R. 2005. Synopsis of biological information available on blue shark, *Prionace glauca*, from the southwestern Atlantic Ocean. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 58(3): 1179-1187.
- Hazin, F., Hazin, H., Carvalho, F., Wor, C. & Travassos, P. 2008. Standardization of CPUE series of *Prionace glauca* and *Isurus oxyrinchus* caught by Brazilian longliners in the Western South Atlantic Ocean, from 1978 to 2006. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 62(5): 1560-1572.
- Heupel, M. R. & Simpfendorfer, C. A. 2002. Estimation of mortality of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, within a nursery area using telemetry data. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 59: 624-632.
- Hoenig, J. M. 1983. Empirical use on longevity data to estimate mortality rates. **Fishery Bulletin NOAA/NMFS** 81(4): 898-903.
- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 53: 820-822.
- Kohler, N. E., Casey, J. G. & Turner, P. A. 1998. NMFS Cooperative shark tagging program, 1962-93: an Atlas of shark tagging and recapture data. **Marine Fisheries Review**, 60(2): 1-86.
- Krebs, C. J. 1989. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. Harper and Row, New York, 800p.
- Lalli, C. M. & Parsons, T. R. 1993. **Biological oceanography: an introduction**. Butterworth Heinemann, Oxford, 301 p.
- Lessa, R., Santana, F.M. & Hazin, F.H. 2004. Age and growth of the blue shark of the northeastern Brazil. **Fisheries Research**, 66: 19-30.
- Mejuto, J. & García-Cortés, B. 2005. Reproductive and distribution parameters of the blue shark *Prionace glauca*, on the basis of on-board observations at sea in the in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 58(5): 951-973.
- Montealegre-Quijano, S. 2007. Biologia populacional do tubarão-azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), na região sudoeste do Oceano Atlântico. **PhD. Thesis**. Federal University of Rio Grande, Rio Grande, Brazil, 214 p.
- Montealegre-Quijano, S. & Vooren, C.M. 2010. Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. **Fisheries Research**, 101: 168-179.
- Mourato, B. L., Amorim, A. F. & Arfelli, C. A. 2007. Standardized CPUE of blue shark (*Prionace glauca*) caught by Santos longliners in Southern Brazil (1984-2005). **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 60(2): 577-587.
- Nakano, H. 1994. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. **Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries**, 31: 141-255
- Nakano, H. & Seki, M. P. 2003. Synopsis of

- biological data on the blue shark, *Prionace glauca*. **Bulletin Fishery Research Agency**, 6: 18-55.
- Nakano, H. & Clarke, S. 2005. Standardized CPUE for blue sharks caught by the Japanese longline fishery in the Atlantic Ocean, 1971-2003. **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 58(5): 1127-1134.
- Odum, E. P. 1986. **Fundamentos de ecología**. Interamericana. México D. F., 422p.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. **Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer**, 39(2): 175-192.
- Peterson, I. & Wroblewski, S. J. 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 41: 1117-1120
- Pons, M. & Domingo, A. 2008. Estandarización de la CPUE del tiburón azul (*Prionace glauca*) capturado por la flota palangrera pelágico de Uruguay (1992 – 2006). **Collective Volume of Scientific Papers ICCAT**, 62(5): 1515-1525.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. **Bulletin Fisheries Research Board of Canada**, 191: 1-382.
- Simpfendorfer, C. A. 1999. Mortality estimates and demographic analysis for the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori*, from northern Australia. **Fishery Bulletin**, 97: 978-986.
- Simpfendorfer, C. A., Hueter, R. E., Bergman, U. & Connett, S. M. H. 2002. Results of a fishery-independent survey for pelagic sharks in the western North Atlantic, 1977 – 1994. **Fisheries Research**, 55: 175-192
- Simpfendorfer, C. A. 2004. Demographic models: life tables, matrix models and rebound potential. Pp. 187-204. Em: Musick, J. A. & Bonfil, R. (Eds.). **Elasmobranch fisheries management techniques**. APEC Secretariat.
- Simpfendorfer, C. A. & Heupel, M. R. 2004. Assessing habitat use and movement. Pp. 554-572. Em: Carrier, J. C., Musick, J. A. & Heithaus, M. R. (Eds.). **Biology of sharks and their relatives**. CRC Marine Biology Series.
- Sminkey, T. & Musick, J. A. 1996. Demographic analysis of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in the western North Atlantic. **Fishery Bulletin**, 94: 341-347.
- Smith, S. E., Au, D. W. & Show, C. 1998. Intrinsic rebound of 26 species of Pacific sharks. **Marine and Freshwater Research**, 49(7): 663-678
- Sparre, P. E. & Venema, S. C. 1995. **Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales** Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca 306/1. Valparaiso, Chile 420 p.
- 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: 707-720

Received July 2009

Accepted October 2009

Published online February 2010