



**Universidade do Algarve**

Faculdade de Ciências e Tecnologias



**Instituto Português do Mar e da Atmosfera, I.P.** instituto português do mar e da atmosfera

Mestrado em Biologia Marinha

Dissertação

**Idade e crescimento do tubarão-crocodilo,  
*Pseudocarcharias kamoharai*, no Oceano  
Atlântico**

**Orientadores:**

Doutor Rui Coelho (CCMAR)

Doutor Miguel Neves dos Santos (IPMA, I.P.)

**Aluno:**

Marco Gago nº 37118

**Faro**

2014



**Universidade do Algarve**

Faculdade de Ciências e Tecnologias



**Instituto Português do Mar e da Atmosfera, I.P.** instituto português do mar e da atmosfera

Mestrado em Biologia Marinha

Dissertação

**Idade e crescimento do tubarão-crocodilo,  
*Pseudocarcharias kamoharai*, no Oceano  
Atlântico**

**Orientadores:**

Doutor Rui Coelho (CCMAR)

Doutor Miguel Neves dos Santos (IPMA, I.P.)

**Aluno:**

Marco Gago nº 37118

**Faro**

2014

**Idade e crescimento do tubarão-crocodilo, *Pseudocarcharias*  
*kamoharai*, no Oceano Atlântico**

**«Copyright»**

“A Universidade do Algarve tem o direito, perpétuo e sem limites geográficos, de arquivar e publicitar este trabalho através de exemplares impressos reproduzidos em papel ou de forma digital, ou por qualquer outro meio conhecido ou que venha a ser inventado, de o divulgar através de repositórios científicos e de admitir a sua cópia e distribuição com objetivos educacionais ou de investigação, não comerciais, desde que seja dado crédito ao autor e editor.”

**Declaração de autoria do trabalho**

Declaro que a presente tese é um trabalho original e inédito, de minha autoria, não tendo sido utilizada, na elaboração do mesmo, nenhuma fonte que não esteja devidamente citada, tanto no texto como na listagem de referências.

---

(Marco Filipe Santos Rita Gago)

# Índice

Agradecimentos .....	5
Resumo .....	6
Abstract.....	7
Introdução.....	8
Revisão bibliográfica sobre o organismo em estudo .....	8
Taxonomia .....	9
Reprodução .....	10
Vulnerabilidade.....	10
Pesca Acessória e Rejeições .....	11
Pescaria de Palangre Portuguesa .....	13
Idade e Crescimento em Elasmobrânquios .....	14
Objectivos.....	15
Materiais e Métodos .....	16
Processamento das Vértébras .....	17
1. Limpeza.....	17
2. Embebimento em resina.....	18
3. Corte.....	20
4. Preparação das vértebras para leitura.....	21
Leituras .....	21
Índices de precisão.....	22
Concordância percentual.....	22
Erro percentual médio (APE).....	22
Coeficiente de variação (CV).....	23
Modelação do crescimento da espécie.....	24
Resultados.....	25
Amostra total .....	25
Amostra utilizada para o cálculo dos modelos .....	26
Raio da vértebra vs Tamanho do tubarão .....	27
Índices de precisão.....	28
Curvas de crescimento .....	29
Parâmetros de crescimento .....	32
Comparação entre machos e fêmeas.....	34

Modelos finais recomendados .....	34
Discussão .....	35
Raio da vértebra vs Tamanho do tubarão .....	36
Índices de precisão .....	36
Validação .....	37
Parâmetros de crescimento .....	38
Comparação entre machos e fêmeas .....	39
Modelos finais recomendados .....	39
Considerações Finais .....	40
Referências Bibliográficas .....	41
Anexos .....	47

## Agradecimentos

A elaboração e conclusão desta tese não teriam sido possíveis sem o apoio de diversas pessoas que tornaram todo este processo bastante mais fácil.

Em primeiro lugar, quero agradecer aos meus orientadores Doutor Miguel Neves dos Santos e, principalmente, Doutor Rui Coelho por me terem dado a oportunidade de realizar esta tese e por todo o apoio e conselhos valiosos que me deram durante a elaboração da mesma.

À Joana Fernandez-Carvalho por toda a amizade, durante as muitas horas de laboratório, bem como por todo o conhecimento que me transmitiu e toda a ajuda, tanto na parte laboratorial como na discussão de ideias, e por demonstrar sempre confiança em mim, mesmo quando eu não confiava.

Rui e Joana, muito obrigado aos dois, sem a vossa ajuda não teria conseguido terminar esta tese.

Ao Instituto Português do Mar e da Atmosfera (IPMA, I.P.) por me ter recebido e permitido a utilização das suas instalações no âmbito do trabalho laboratorial inerente a realização desta tese.

A todos aqueles com os quais privei no laboratório de pescas, biodiversidade e conservação (1.16) da Universidade do Algarve, em especial ao Carlos Afonso, ao Frederico Oliveira e à Joana Boavida pelo bom ambiente no laboratório, por me fazerem sentir integrado e por tornarem todos os dias em que aquele laboratório foi tudo o que vi, em dias dos quais irei certamente sentir falta.

Aos meus grandes amigos Dário Nobre e Miguel Inácio com os quais iniciei a minha jornada universitária, em 2008, e cujo apoio e amizade foram de fundamental importância, apesar de não ter sido possível encontrarmo-nos tanto quanto gostaria.

Em último lugar mas que, para mim, estarão sempre em primeiro quero agradecer à minha família, principalmente, ao meu pai, José Gago, à minha mãe, Isa Rita Gago, à minha irmã, Tatiana Gago, e ao meu cunhado, Nuno Sousa, por terem aturado as minhas variações de humor, por me terem feito rir quando eu precisava, por terem perdido horas de sono apenas para me fazer companhia enquanto eu trabalhava, por nunca duvidarem das minhas capacidade e por sempre me terem dado a força que eu precisava para superar os momentos mais difíceis.

A todos vós muito obrigado e peço, desde já, desculpa se, injustamente, me esqueci de mencionar alguém.

## Resumo

O tubarão-crocodilo (*Pseudocarcharias kamoharai*) é um Lamniforme de pequenas dimensões do qual ainda há muito pouca informação e que é, frequentemente, capturado como pesca acessória da pescaria de palangre dirigida ao espadarte. Devido às suas características biológicas, esta é uma espécie vulnerável à sobre-exploração pelo que esta pesca da qual é alvo pode levar a uma redução drástica da sua população. Para o presente estudo, foram examinadas vértebras de 360 indivíduos (169 machos e 191 fêmeas), cujo comprimento furcal (CF) variou entre 44.2 cm e 101.5 cm, capturados entre 2009 e 2012, no Oceano Atlântico. Para o cálculo dos coeficientes e parâmetros de crescimento foram usados dois modelos, o modelo de von Bertalanffy tradicional e um modelo de von Bertalanffy com o tamanho de nascimento ( $L_0$ ) fixo ( $L_0 = 35$ ), tendo sido utilizado o AIC (Critério de Informação de Akaike) para comparar os dois modelos. O modelo de von Bertalanffy com  $L_0$  fixo foi aquele que apresentou melhores resultados, tendo-se obtido os seguintes parâmetros:  $L_{inf} = 152$  cm CF e  $k = 0.049$  ano<sup>-1</sup> para as fêmeas;  $L_{inf} = 123.6$  cm CF e  $k = 0.067$  ano<sup>-1</sup> para os machos. Verificou-se assim que, à semelhança do que acontece com os restantes elasmobrânquios, elevados valores de comprimento máximo assintótico ( $L_{inf}$ ) estão associados a baixos coeficientes de crescimento ( $k$ ). Os parâmetros estimados e apresentados neste trabalho podem agora ser usados e contribuir para futuras avaliações desta espécie.

**Palavras-Chave:** Idade, crescimento, Lamniformes, *Pseudocarcharias kamoharai*, vértebras, pesca acessória

## Abstract

The crocodile shark (*Pseudocarcharias kamoharai*) is a small Lamniforme shark that is commonly caught as bycatch in longline fisheries targeting swordfish. Little biological information is currently available about this species. Due to its biological features, this species is highly vulnerable to overexploitation. Thus, the bycatch affecting this species might lead to a fast decrease of its population. During the present study, vertebra from 360 specimens (169 males and 191 females), ranging from 44.2 cm and 101.5 cm fork length (FL), were examined. Those specimens were caught between 2009 and 2012 in the Atlantic Ocean. Two growth models were used in order to estimate the growth parameters, specifically the von Bertalanffy growth model and a modified von Bertalanffy growth model using a fixed size at birth ( $L_0$ ), with  $L_0 = 35$  cm FL. The Akaike information criterion (AIC) was used to compare these models. The modified von Bertalanffy growth model using a fixed  $L_0$  was the one that produced the best results, with the following parameters:  $L_{inf} = 152$  cm FL and  $k = 0.049 \text{ y}^{-1}$  for females;  $L_{inf} = 123.6$  cm FL and  $k = 0.067 \text{ y}^{-1}$  for males. Similarly to what is already known for other elasmobranch species, it was found that high values of maximum asymptotic growth ( $L_{inf}$ ) are related with low coefficients of growth ( $k$ ). The results now presented can be used and contribute for future evaluations of this species.

**Keywords:** Age, growth, Lamniformes, *Pseudocarcharias kamoharai*, vertebra, bycatch

## Introdução

### Revisão bibliográfica sobre o organismo em estudo, tubarão-crocodilo (*Pseudocarcharias kamoharai*)

O tubarão-crocodilo, *Pseudocarcharias kamoharai*, (Figura 1) é um tubarão pelágico de pequenas dimensões pertencente à ordem dos Lamniformes (Oliveira *et al.*, 2010). Com um comprimento furcal (CF) máximo descrito de aproximadamente 110 cm, esta é a espécie de Lamniformes vivos mais pequena sendo que, na altura do nascimento, os indivíduos apresentam comprimentos na ordem dos 41 cm de comprimento total (CT) (Oliveira *et al.*, 2010).



**Figura 1.** Exemplar de tubarão-crocodilo (*Pseudocarcharias kamoharai*) fotografado no laboratório.

É uma espécie com uma distribuição circum-tropical, sendo epipelágica e mesopelágica. Normalmente é encontrada em águas oceânicas e longe da costa mas, por vezes, ocorre também em zonas mais costeiras. Em termos de distribuição vertical, pode ser encontrada desde a superfície até profundidades de cerca de 590 metros (Compagno, 2001). Apesar de poder ser encontrado em águas tropicais e sub-tropicais dos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico, o tubarão-crocodilo apresenta uma distribuição aparentemente desigual uma vez que, em certas zonas parece ser bastante raro enquanto que noutras é relativamente abundante (Compagno, 2001).

Sabe-se muito pouco acerca da biologia desta espécie uma vez que, apesar de ser uma espécie com uma distribuição global, conhecem-se apenas três estudos publicados acerca da biologia da mesma. Um dos poucos trabalhos conhecidos até ao momento é

um estudo focado na biologia reprodutiva da espécie, usando exemplares capturados na zona sudoeste Atlântica, em áreas de operação da frota de palangre pelágico Brasileira (Oliveira *et al.*, 2010).

White (2007) reportou os resultados de um estudo de observações de tubarões Lamniformes capturados na Indonésia. Entre os tubarões amostrados contaram-se 77 tubarões-crocodilo utilizados para o estudo da composição de sexos e tamanhos, da biologia reprodutiva e do comprimento de maturação, sendo estimado que, para os machos, este se encontra entre 59.0-72.5 cm CT e, para as fêmeas, entre os 103.2-106.7 cm CT.

O mais recente estudo efectuado foi levado a cabo no Pacífico Este Tropical e teve como objectivo analisar e quantificar a informação biológica do tubarão-crocodilo naquela área, sendo atribuída maior relevância ao estudo das fêmeas grávidas e dos respectivos embriões (Dai *et al.*, 2012). Nesse estudo verificou-se que a grande maioria das fêmeas grávidas (36 das 41 examinadas) apresentavam 4 embriões (2 em cada útero), enquanto que das restantes cinco, uma tinha apenas dois embriões (ambos no útero esquerdo) e quatro tinham três embriões. No que aos embriões diz respeito, Dai *et al.* (2012) verificou que a proporção dos sexos dos embriões (de ambos os úteros combinados) não era significativamente diferente de 1:1, assim como não era significativamente diferente o comprimento furcal médio dos embriões machos e fêmeas.

### Taxonomia

Reino Animalia

Filo Cordata

Subfilo Vertebrata

Superclasse Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

Subclasse Elasmobranchii

Ordem Lamniformes

Família Pseudocarchariidae

Género *Pseudocarcharias* Cadenat, 1963

Espécie *Pseudocarcharias kamoharai* Matsubara, 1936

## Reprodução

Os elasmobrânquios no geral apresentam fecundidades muito reduzidas, comparativamente com os outros peixes mas, dentro dos elasmobrânquios, os Lamniformes são aqueles que apresentam as menores fecundidades, uma vez que a sua estratégia reprodutiva se baseia na viviparidade aplacentária com oofagia (Fujita, 1981; Gilmore, 1993). Esta estratégia implica que os embriões em desenvolvimento se alimentem dos ovos que se encontram no útero, de modo a completar o seu desenvolvimento uterino, o que apenas permite o desenvolvimento de, no máximo, 2 embriões por útero.

Assim sendo, e de um modo geral, nos Lamniformes, por cada ciclo reprodutivo nascem no máximo 4 novos indivíduos, correspondendo a 2 indivíduos por cada útero. No caso do tubarão-crocodilo e para a zona sudoeste Atlântica, Oliveira *et al.* (2010) estimou uma fecundidade média de 3.85 embriões por ciclo reprodutivo, não tendo sido possível nesse trabalho definir a duração certa de cada um desses ciclos. No Pacífico Tropical Este, e como já referido anteriormente, Dai *et al.* (2012) reportou que a maioria das fêmeas grávidas encontradas possuía 4 embriões, tendo no entanto encontrado algumas exceções com 2 e 3 embriões.

## Vulnerabilidade

O tubarão-crocodilo está classificado na lista vermelha do IUCN (*International Union for the Conservation of Nature*) como “Near Threatened” – “Quase Ameaçado” uma vez que é capturado globalmente de forma acessória na pesca de palangre dirigida ao espadarte (*Xiphias gladius*) e ao atum (família Scombridae) (Hazin *et al.*, 1990) e, apresenta características biológicas (p.e. baixa fecundidade) que pode levar a que, num futuro próximo, esta seja uma espécie ameaçada (Compagno & Musick, 2005).

Sendo um elasmobrânquio, e apesar da falta de conhecimento científico nesta espécie específica, espera-se que tal como a maioria dos elasmobrânquios apresente características biológicas próprias dos predadores de topo como, por exemplo, taxas de crescimento lentas, vida longa, maturação tardia, baixa fecundidade e mortalidade natural reduzida. Estas características fazem com que esta espécie seja, tal como os restantes elasmobrânquios, extremamente susceptível à sobre-exploração (Stevens *et al.*, 2000).

Dentro da subclasse dos elasmobrânquios, os indivíduos da ordem Lamniformes, como o tubarão-crocodilo, apresentam ainda maior susceptibilidade à sobreexploração

uma vez que, como já foi referido anteriormente, em cada ciclo reprodutivo, nascem no máximo quatro indivíduos novos por cada fêmea, enquanto que noutras ordens de elasmobrânquios o número pode ser consideravelmente superior. Deste modo, em cenários de mortalidade elevada de indivíduos e, conseqüentemente, declínio da população, a recuperação desta espécie em particular será muito lenta, podendo demorar várias gerações, o que corresponde a bastantes décadas.

Uma vez que não apresentam qualquer valor comercial, os indivíduos de tubarão-crocodilo que são capturados como pesca acessória da pesca do espadarte são normalmente devolvidos ao mar, independentemente de estarem vivos ou mortos. Deste modo, é difícil quantificar as suas capturas e a tendência das populações com base nas capturas da pesca comercial (Oliveira *et al.*, 2010).

Em 2010, foi pedido pela ICCAT (*International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas*, a organização intergovernamental com responsabilidade de gestão dos stocks de tubarões pelágicos) uma “Análise de Risco Ecológica” (*ERA - Ecological Risk Assessment*) para avaliar a vulnerabilidade de diferentes espécies de elasmobrânquios à pesca pelágica por palangre. Essa análise foi primeiramente realizada em 2010 por Cortés *et al.* (2010), e foi actualizada em 2012 (Cortés *et al.*, 2012), contudo, não foi possível analisar quantitativamente o tubarão-crocodilo, devido precisamente à escassez de dados biológicos que existe para esta espécie. Isto demonstra mais uma vez a grande urgência na recolha de dados e informação biológica para o tubarão-crocodilo, de modo a que possa ser incorporada em análises futuras.

### **Pesca Acessória e Rejeições**

A pesca acessória consiste na captura de espécies não alvo, ou seja, de organismos à qual a pesca não é dirigida, sendo um dos problemas que mais afecta a gestão das pescas mundialmente. O facto de muitas das espécies capturadas pela pesca acessória apresentarem vida longa e baixas taxas reprodutivas é ainda mais preocupante. Assim sendo, a mortalidade provocada pela pesca acessória nestas espécies vulneráveis, como os mamíferos marinhos, aves marinhas, tartarugas e tubarões, leva a que se verifiquem problemas em termos da conservação destas espécies (Hall *et al.*, 2000). Por outro lado, há ainda que considerar as rejeições, que são as componentes da pesca acessória que devido a vários motivos são rejeitadas (devolvidas ao mar) após a sua captura.

A pesca acessória pode afectar a biodiversidade de diferentes maneiras. Por um lado, pode ter um impacto significativo ao nível dos predadores de topo, por outro pode levar ao desaparecimento de presas, podendo ainda afectar a biodiversidade através da remoção de indivíduos de diversas espécies (Hall *et al.*, 2000).

Durante muito tempo a problemática da pesca acessória, e sobretudo das rejeições, foi ignorada pelos gestores por diversas razões. O facto de que, sendo muitos dos dados de pesca recolhidos nos portos, não era observado nem contabilizado, o que efectivamente acontecia nas operações pesqueiras (por exemplo as rejeições) bem como a reduzida importância dada aos ecossistemas (a prioridade era a gestão por espécies, a nível individual) e o reduzido impacto que a pesca acessória tinha antigamente, quando comparado com os dias de hoje, são algumas das razões que contribuíram para que estes problemas não fossem considerados pelos gestores. A evolução das pescas (aumento da escala à qual são efectuadas, do esforço de pesca e sua diversificação), que levou a uma redução dos mananciais pesqueiros e, conseqüentemente, a uma maior competição pelos recursos e a um impacto da pesca acessória bem mais significativo levou a que, cada vez mais, estes dois factores sejam fundamentais no que à gestão dos Oceanos diz respeito.

Actualmente, a pesca acessória é um motivo de grande preocupação para os cientistas e gestores, assim como o problema das rejeições, pois está intimamente ligado com a pesca acessória (Hall *et al.*, 2000).

São vários os motivos que levam os pescadores a rejeitar os organismos que pescam, como por exemplo os indivíduos capturados não possuem interesse e/ou valor comercial, estarem danificados, serem venenosos, tóxicos, perecíveis ou de espécies, tamanhos ou sexos não desejados, incompatibilidade de armazenamento (com o resto da captura) ou falta de espaço de armazenamento a bordo, as quotas terem sido atingidas e captura de espécies proibidas, em épocas ou locais proibidos ou com equipamento proibido.

A temática das rejeições é ainda mais preocupante quando são capturados organismos de espécies ameaçadas, pois mesmo em casos em que estes sejam devolvidos ao mar, muitas vezes estes não conseguem sobreviver pelo que, ainda assim, ocorre mortalidade por pesca. Assim sendo, as rejeições (e mortalidades associadas) apenas são normalmente contabilizadas quando existem observadores científicos a bordo dos barcos de pesca. Esta falta de conhecimento sobre a mortalidade de organismos de espécies protegidas leva a que seja ainda mais complicado fazer uma

avaliação das populações dessas espécies e, conseqüentemente, as medidas que são tomadas para proteger uma determinada espécie podem, por vezes, não ter os resultados esperados, uma vez que apesar de não ser quantificada, a mortalidade associada à pesca continua a ocorrer.

### **Pescaria de Palangre Portuguesa**

A pescaria portuguesa de palangre de superfície dirigida ao espadarte teve início na década de 70 e os seus métodos de pesca têm-se mantido praticamente inalterados até aos dias de hoje. Na última década têm-se verificado algumas modificações, nomeadamente a utilização de monofilamento, de lanternas e de anzóis do tipo “J” utilizando normalmente a lula como isco (Santos, 2013).

A frota portuguesa actua numa vasta área do Oceano Atlântico, abrangendo os dois hemisférios, sendo que as embarcações que operam perto de Portugal continental e do arquipélago dos Açores são, por norma, mais pequenas e a maioria não possui capacidade de congelação. Por outro lado, as embarcações que operam em regiões mais distantes apresentam maiores dimensões e possuem capacidade de congelação (Coelho *et al.* 2012).

Apesar destas diferenças, as embarcações também apresentam algumas semelhanças. A pesca ocorre a profundidades maioritariamente entre os 20 m e os 50 m, sendo que é uma pesca nocturna, com a arte de pesca colocada ao entardecer (por volta das 17h00) e começando a ser retirada ao amanhecer (por volta das 06h00 do dia seguinte). As espécies alvo são, maioritariamente, o espadarte e, numa menor extensão os atuns, sendo que a captura de algumas espécies de tubarões também é bastante significativa (Coelho *et al.* 2012).

Várias são as espécies de tubarão capturadas, como pesca acessória pela pescaria de palangre, sendo a tintureira (*Prionace glauca*) e o tubarão-anequim (*Isurus oxyrinchus*) as duas espécies mais abundantes e importantes, correspondendo por vezes a mais de 50% das capturas totais da pescaria portuguesa de palangre oceânico podendo, ainda, representar 95% das capturas de elasmobrânquios (Coelho *et al.* 2012). Relativamente às espécies rejeitadas por esta pescaria, a maioria corresponde a tubarões pelágicos sem valor comercial, como o tubarão-crocodilo (*Pseudocarcharias kamoharai*), ou que actualmente estão protegidos de acordo com os regulamentos da ICCAT e portanto a sua devolução ao mar é obrigatória, como o tubarão-raposo-olhudo

(*Alopias superciliosus*), tubarões martelo (*Sphyrna* spp.), o tubarão de pontas brancas (*Carcharhinus longimanus*), e o tubarão luzidio (*Carcharhinus falciformis*).

No caso específico do tubarão-crocodilo, Coelho *et al.* (2012) calculou um valor médio de capturas por unidade de esforço de 1.5 espécimes por 1000 anzóis, sendo a taxa de mortalidade dos indivíduos capturados durante a operação de alagem do aparelho de pesca de 13.3 %.

### **Idade e Crescimento em Elasmobrânquios**

Os estudos de idade e crescimento são muito importantes na biologia pesqueira porque através deles é possível estimar diversas variáveis biológicas, como sejam: as taxas de crescimento das espécies, a sua mortalidade natural e a sua longevidade. Isto faz com estes estudos sejam essenciais na gestão pesqueira (Campana, 2001; Goldman, 2004), uma vez que as taxas de crescimento e mortalidade são parâmetros essenciais para avaliar o estado de conservação dos mananciais pesqueiros (Coelho, 2000). Uma vez tendo conhecimento do estado dos mananciais pesqueiros é possível, se necessário, tomar medidas com vista à conservação de espécies ameaçadas.

Os estudos de idade e crescimento são feitos normalmente através da contagem das bandas de crescimento que são visíveis nas estruturas calcificadas dos peixes, tais como otólitos, vértebras, espinhos e escamas (Goldman, 2004). As bandas de crescimento apresentam um padrão que consiste na ocorrência intercalada de bandas opacas e bandas translúcidas, sendo que as bandas opacas são mais largas e a sua formação tende a acontecer no verão por oposição com as bandas translúcidas, cuja formação ocorre principalmente no inverno e apresentam normalmente uma espessura inferior (Goldman, 2004). Estas diferenças verificadas nas bandas de crescimento devem-se a que, em águas temperadas, os peixes apresentam taxas de crescimento mais elevadas (bandas mais largas) nos meses de verão, nos quais a temperatura da água é superior. Por outro lado, as baixas temperaturas da água, nos meses de inverno, provocam uma diminuição das taxas de crescimento e, conseqüentemente, a formação de bandas mais estreitas (Goldman, 2004).

Na maioria dos peixes, estas bandas são contadas nos otólitos, contudo, como os elasmobrânquios não apresentam estas estruturas têm que ser utilizadas estruturas alternativas, como por exemplo vertebras e espinhos dorsais (Campana, 2001; Goldman, 2004).

Nas secções das vértebras dos elasmobrânquios, um ciclo anual de crescimento é composto por duas bandas, uma opaca e outra translúcida (Goldman, 2004) sendo atribuído, a cada par de bandas, o nome de anel de crescimento anual.

Para realçar as bandas de crescimento nas vértebras dos elasmobrânquios, várias técnicas podem ser utilizadas, entre elas:

- Raios X das vértebras (p.e., Natanson & Cailliet, 1990; Cailliet *et al.*, 1983)
- Espectrofotometria com Raios X (Jones & Green, 1977)
- Nitrato de prata (p.e., Neer & Cailliet, 2001)
- Cristal violeta (Johnson, 1979)
- Microtopografia de grafite (Neer & Cailliet, 2001)
- Imersão em óleo de cedro (Neer & Cailliet, 2001)
- Alizarina vermelha (LaMarca, 1966)
- Utilização de sais à base de chumbo, ferro e cobre (Gelsleichter *et al.*, 1998)

Nos estudos de idade e crescimento em Lamniformes, há registos tanto da utilização de raios X para analisar vértebras inteiras (p.e., Cailliet & Bedford, 1983; Liu *et al.*, 1998), como de utilização de imagens digitais com o objectivo de contar as bandas de crescimento em secções das vértebras (p.e. Natanson *et al.*, 2002; Ardizzone *et al.*, 2006), entre outros.

## Objectivos

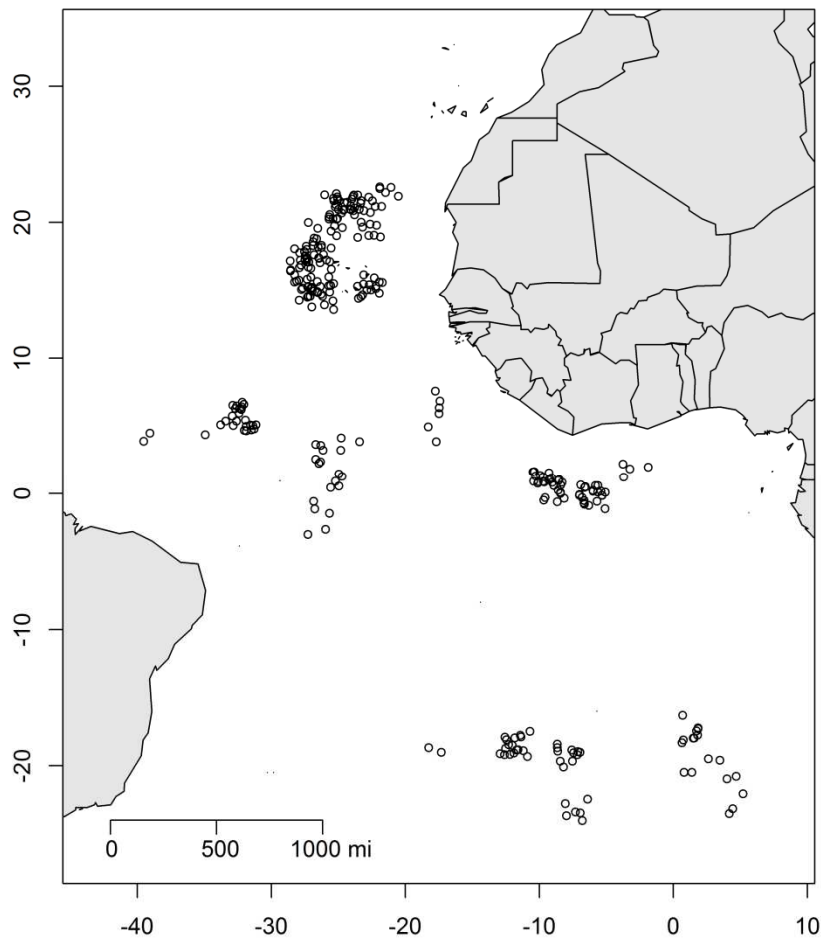
Tendo em conta as presentes lacunas relativas ao ciclo de vida e parâmetros biológicos do tubarão-crocodilo, e a necessidade urgente de estudar estes aspectos de forma a contribuir para uma melhor gestão e conservação desta espécie, os objectivos do presente trabalho são:

1) Estimar idades do tubarão-crocodilo no Oceano Atlântico através da análise de estruturas duras, especificamente vértebras;

2) Modelar o crescimento do tubarão-crocodilo no Oceano Atlântico através de modelos de crescimento adequados, e comparar os parâmetros estimados entre machos e fêmeas.

## Materiais e Métodos

Os organismos utilizados neste estudo foram capturados entre 2009 e 2012 em diferentes locais do Oceano Atlântico (Figura 2) e recolhidos por observadores de bordo do *Instituto Português do Mar e da Atmosfera* (IPMA I.P.) a bordo de embarcações comerciais.



**Figura 2.** Locais de captura dos organismos da espécie *Pseudocarcharias kamoharai* utilizados neste estudo.

Uma vez capturados, os exemplares foram congelados a bordo dos navios de pesca comercial e transportados para o laboratório para processamento, onde se procedeu à recolha dos seguintes parâmetros biológicos:

- Comprimentos total, furcal e pré-caudal
- Peso total e eviscerado
- Peso do fígado

- Sexo
- Estado de maturação
- Comprimento interno e externo dos pterigopódios (*claspers*)
- Largura, comprimento e peso dos testículos
- Largura das glândulas seminais, e verificação da presença de esperma
- Largura, comprimento e peso do ovário
- Largura das glândulas nidamentárias
- Largura dos úteros
- Conteúdos dos úteros, especificamente a presença de embriões

De cada indivíduo foram ainda retirados uma amostra de músculo para posterior análise genética, tendo sido esta amostra armazenada em álcool etílico a 96%, e uma secção da coluna vertebral, tendo sido esta retirada da mesma zona em todos os indivíduos (ligeiramente à frente da barbatana dorsal). Esta secção foi então armazenada e congelada para posterior processamento.

Nas fêmeas, em caso de gravidez, os embriões foram retirados e armazenados, juntamente com a secção da coluna dessa mesma fêmea.

### **Processamento das vértebras**

Com o objectivo final de estimar as idades dos indivíduos, o processamento das vértebras contemplou as seguintes fases:

1. Limpeza
2. Embebimento em resina
3. Corte
4. Preparação das vértebras para leitura.

#### 1. Limpeza

Numa primeira fase, as vértebras foram manualmente separadas e limpas com um bisturi (entre 3 a 5 vértebras de cada tubarão). A limpeza das vértebras teve que ser feita muito cuidadosamente, de modo a que fosse retirada a maior quantidade possível de matéria orgânica mas também de forma a evitar qualquer dano nas vértebras que pudesse, posteriormente, provocar erros nas leituras das idades dos indivíduos.

Depois da limpeza manual, continuou-se a fase da limpeza sendo, neste passo, utilizado hipoclorito de sódio (lixívia) como agente de limpeza. Este procedimento

consistiu na colocação, em lixívia, por períodos de tempo variáveis, das vértebras limpas anteriormente, de modo a retirar os restos de matéria orgânica que não tivesse sido possível retirar manualmente. O tempo que as vértebras ficaram na lixívia foi variável uma vez que, nem todas as vértebras eram do mesmo tamanho mas, de um modo geral, demorou entre 5 a 10 minutos.

Durante a limpeza por lixívia, as vértebras foram controladas periodicamente, de forma a evitar que estas ficassem demasiado tempo em contacto com este agente. Se isso se verificasse, começaria a ocorrer descalcificação das vértebras, facto que, mais uma vez, poderia dificultar e provocar erros nos valores das leituras das idades. Uma vez finalizado o processo de limpeza, as vértebras foram armazenadas em álcool a 70%.

## 2. Embebimento em resina

Após a fase inicial da limpeza, foi possível avançar para o passo seguinte do processamento, o embebimento em resina. Nem todas as vértebras de elasmobrânquios passam por esta fase. As vértebras do tubarão-crocodilo, devido ao seu tamanho reduzido e pouca calcificação, necessitaram de ser embebidas em resina para evitar que a máquina de corte danificasse/desfizesse as vértebras em vez de fazer um corte limpo, que permitisse a leitura das idades.

Previamente ao processo de colocação das vértebras em resina, as mesmas foram deixadas a secar ao ar por cerca de 24 horas (para garantir a total evaporação do álcool).

Uma vez secas, fez-se uma marca, bem visível, a lápis no centro de cada uma das faces das vértebras. Esta marca devia ser perfeitamente visível mesmo após a vértebra se encontrar no bloco de resina, uma vez que era através desta marca que se conseguia posicionar a vértebra para que o corte fosse efectuado pelo centro da mesma, de modo a garantir que todas as bandas de crescimento eram contabilizadas.

Para moldar a resina em blocos, nos quais se introduziram as vértebras, utilizaram-se cuvetes em cujos poços foi passada uma cera de modo a facilitar a futura remoção dos blocos de resina, depois de secos.

Após terminada a preparação das vértebras e das cuvetes, passou-se para a preparação da resina. A resina utilizada foi uma resina de poliéster utilizada no fabrico e manutenção de barcos. Para que a resina formasse um bloco compacto em redor da vértebra teve que ser adicionado endurecedor à resina, o suficiente para que esta solidificasse eficazmente, mas não demasiado, para que esta não solidificasse antes de as vértebras serem colocadas no seu interior.

Após a adição do endurecedor, homogeneizou-se a resina durante alguns momentos e, em seguida, esta foi dividida pelos poços das cuvetes, em quantidades suficientes para que a vértebra, quando adicionada, ficasse completamente coberta por resina. Assim que a resina foi colocada nos vários poços das cuvetes puderam ser introduzidas as vértebras no seu interior, com uma das faces marcadas virada para cima (Figura 3).



**Figura 3.** Vértebras colocadas em resina

Imediatamente após a colocação das vértebras foi necessário controlar o seu comportamento uma vez que, até que a resina solidificasse parcialmente, as vértebras tinham tendência a rodar. Se a resina solidificasse com as vértebras fora da posição ideal, a realização do corte seria mais difícil e podia incapacitar que o corte fosse feito no local pretendido.

Depois de se garantir que a resina se encontrava no estado sólido o suficiente para impedir a mudança de posição das vértebras, esperou-se até que a mesma ficasse bem sólida (cerca de 24h; Figura 4) uma vez que a colocação, na máquina de corte, de um bloco de resina que não estivesse completamente sólido podia provocar danos permanentes nas lâminas da máquina.



**Figura 4.** Vértex embebidas em resina e prontas para o corte

### 3. Corte

O corte das vértebras foi efectuado por uma máquina de corte de baixa velocidade (Buehler Isomet) à qual foram acopladas duas lâminas de ponta de diamante. Entre as duas lâminas foi colocado um separador de espessura variável que permitiu que o corte efectuado tivesse a espessura pretendida, neste caso cerca de 0.5mm.

Antes de se começar a cortar foi necessário garantir que as marcas efectuadas a lápis nas faces das vértebras se encontravam perfeitamente alinhadas com o espaço entre as duas lâminas uma vez que se assim fosse, o segmento de vértebras cortado corresponderia exactamente ao centro da mesma, o que posteriormente facilitaria as leituras e excluiria a possibilidade de não serem contabilizadas todas as bandas de crescimento (Figura 5).



**Figura 5.** Vértebra na fase de corte

#### 4. Preparação das vértebras para leitura

Após finalizado o corte, corou-se o segmento da vértebra obtido usando o corante cristal violeta. Esta coloração foi atribuída ao segmento cortado para facilitar a visualização das bandas de crescimento à lupa uma vez que aumenta o contraste entre as bandas opacas e translúcidas. Especificamente, o cristal violeta é um corante com afinidade para o cálcio, pelo que as bandas de crescimento mais calcificadas (opacas quando usada uma lupa com luz transmitida) apresentariam uma coloração violeta mais intensa, quando comparadas com as bandas translúcidas.

Para finalizar o processamento das vértebras, os segmentos obtidos através do corte foram, depois de corados, fixados em lâminas de microscópio utilizando um meio de montagem não aquoso para uso em microscopia, como o Cytoseal ou o DPX (Figura 6).

Após a fixação destes segmentos, iniciou-se o processo de leitura das vértebras.



**Figura 6.** Segmentos fixados, em lâminas de microscópio, com DPX

Em cada passo efectuado, as vértebras foram adequadamente etiquetadas uma vez que, se isto não se verificasse facilmente haveria trocas de vértebras de dois tubarões diferentes levando a que os resultados obtidos apresentassem erros.

#### **Leituras**

Após finalizado o processamento das vértebras, efectuou-se o processo de leitura, no qual foram efectuadas 5 leituras de cada vértebra, sendo que a primeira serviu apenas como treino do leitor e as restantes 4 leituras para análise.

No final das leituras, foram comparados os valores, e ao observar um melhoramento gradual das leituras por parte do leitor, optou-se apenas pela utilização das últimas 3 leituras para as análises uma vez que foram aquelas que apresentaram valores mais consistentes.

O processo de leitura, não devemos ter conhecimento nem do comprimento do tubarão correspondente à vértebra que se está a ler nem do número de bandas contadas para a mesma vértebra numa leitura anterior, uma vez que essa informação condiciona o processo de leitura e, conseqüentemente, os resultados finais.

Durante e após concluídas as leituras foram tiradas fotografias a todas as vértebras. As fotos obtidas foram, posteriormente, utilizadas para obter o raio de cada uma das vértebras, com o auxílio do software “ImageJ”. Com os resultados obtidos foi possível relacionar o raio das vértebras com o comprimento do tubarão respectivo, através de um modelo linear.

### **Índices de precisão**

De modo a quantificar a precisão das diferentes leituras efectuadas foram calculados diferentes índices de precisão: concordância percentual, erro percentual médio (APE) e coeficiente de variação. Foram realizados igualmente gráficos de *age-bias* de modo a verificar se os erros entre leituras eram sobretudo sistemáticos ou aleatórios (Goldman, 2004).

#### Concordância percentual

A concordância percentual é um índice que permite comparar a precisão das leituras efectuadas por um leitor assim como de leituras efectuadas por diferentes leitores (Coelho, 2000). Este índice compara a percentagem de concordância de leituras, tendo sido consideradas, para o cálculo deste índice, leituras inteiramente concordantes bem como leituras concordantes em +/- 1 ano.

#### Erro percentual médio (APE)

O erro percentual médio (APE), proposto por Beamish & Fournier (1981), é um índice que tem a vantagem, relativamente à concordância percentual, de ser dependente da idade. Esta dependência permite que, este índice, possa avaliar igualmente a precisão para todas as espécies, algo que não se verifica na concordância percentual (Coelho, 2000).

Os valores do APE variam entre 0 e 100 sendo que valores mais baixos indicam maiores precisões e, conseqüentemente, valores mais elevados correspondem a menores precisões. Este índice pode ser usado tanto para comparar leituras efectuadas por um único leitor como para comparar leituras de diferentes leitores (Coelho, 2000). É calculado por:

$$APE = \frac{100}{R} \left( \sum \frac{|X_i - X_j|}{X_j} \right)$$

Em que:

$R$  = número de leituras efectuadas para estimar a idade de cada peixe,

$X_i$  = idade estimada na leitura  $i$ ,

$X_j$  = idade média do peixe, calculada pela expressão:

$$X_j = \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R X_i$$

#### Coeficiente de variação (CV)

Índice proposto por Chang (1982). Tal como o erro percentual médio, este índice é dependente da idade apresentando assim as mesmas vantagens que o APE relativamente à concordância percentual. O facto de utilizar a variância em vez da diferença absoluta faz com que o CV seja um estimador consistente da precisão de leituras replicadas (Coelho, 2000).

À semelhança do APE, quanto mais elevados forem os valores do CV, menor a precisão e quanto mais reduzidos forem os valores do CV, maior a precisão (Coelho, 2000). É calculado por:

$$CV = \frac{100}{X_j} \left( \sqrt{\sum \frac{(X_i - X_j)^2}{R - 1}} \right)$$

Em que:

$R$  = número de leituras efectuadas para estimar a idade de cada peixe,

$X_i$  = idade estimada na leitura  $i$ ,

$X_j$  = idade média do peixe, calculada pela expressão supracitada.

## Modelação do crescimento da espécie

Depois de efectuadas as leituras das idades, modelou-se o crescimento da espécie utilizando a curva de crescimento de Von Bertalanffy (VBGF) que é descrita por:

$$L_t = L_{inf} [1 - e^{-k(t - t_0)}]$$

Em que:

$t$  = idade (ano),

$L_t$  = comprimento médio à idade  $t$  (cm),

$L_{inf}$  = comprimento máximo assintótico (cm),

$k$  = coeficiente de crescimento ( $\text{ano}^{-1}$ ),

$t_0$  = parâmetro de condição inicial (ano), que corresponde à idade teórica em que o comprimento ( $L$ ) = 0.

Em alternativa, e uma vez que o tamanho de nascimento ( $L_0$ ) desta espécie é conhecido (cerca de 41cm CT, de acordo com Oliveira *et al.*, 2001), pôde ser usado um modelo alternativo de 2 parâmetros, em que não é necessário estimar  $t_0$ , uma vez que  $L_0$  pode ser usado para estimar  $t_0$  (usado assim como um parâmetro fixo). Este modelo alternativo de Von Bertalanffy de 2 parâmetros (VBGF  $L_0$  fixo) pode ser descrito por:

$$L_t = L_{inf} (1 - be^{-kt})$$

Em que:

$b = (L_{inf} - L_0) / L_{inf}$

$L_0$  corresponde ao tamanho de nascimento conhecido.

Foram criados modelos de crescimento usando os dois tipos de modelos alternativos, quer para os sexos em conjunto quer para os machos e as fêmeas separadamente. Os modelos para os sexos em separado foram testados quanto à existência de diferenças significativas com testes de razão de verosimilhanças (Kimura, 1980).

As bases de dados biológicas finais deste trabalho foram criadas em folhas de cálculo Excel, e toda a análise de dados foi efetuada usando a linguagem de programação estatística R (R Core Team, 2013). A maioria das funções encontrava-se disponível no núcleo do programa R. Contudo, algumas análises necessitaram de

bibliotecas adicionais: “nlstools” (Baty & Delignette-Muller, 2012), “car” (Fox & Weisberg, 2011), “fishmethods” (Nelson, 2013), “gplot2” (Wickham, 2009) e “maps” (Becker *et al.*, 2013).

O cálculo dos modelos finais permitiu que fossem estimados parâmetros populacionais importantes, especificamente  $k$ , as taxas de crescimento, e  $L_{inf}$ , o tamanho máximo assintótico da espécie, que podem ser incorporados diretamente em modelos de gestão pesqueira (Coelho, 2000), incluindo as Análises de Risco Ecológicas que estão presentemente a ser atualizadas a pedido da ICCAT.

De modo a verificar o ajuste dos modelos aos dados, foram ainda calculados os resíduos de cada um dos modelos, tanto para os sexos combinados como para machos e fêmeas, individualmente (Anexos – Figuras 1, 2, 3, 4, 5 e 6).

## Resultados

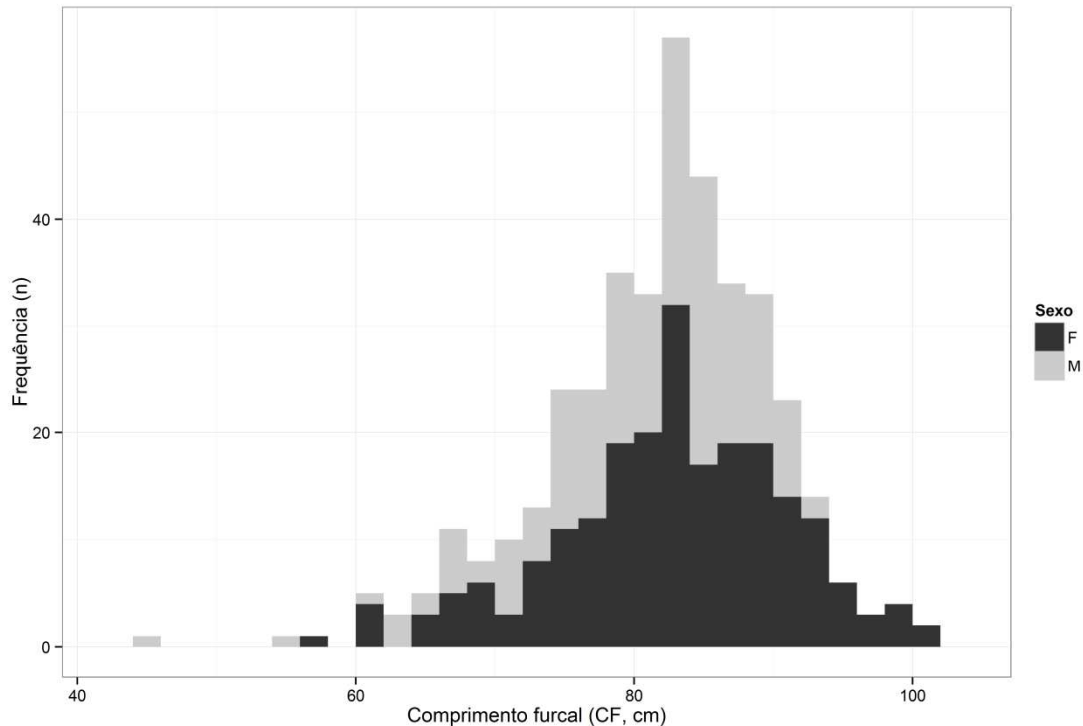
### Amostra total

Foram amostrados 360 *Pseudocarcharias kamoharai*, sendo que 169 (46.9%) correspondiam a espécimes do sexo masculino e 191 (53.1%) a espécimes do sexo feminino.

O comprimento furcal dos espécimes amostrados variou entre 44.2 cm e 101.5 cm. Os maiores espécimes de cada sexo apresentavam 101.5 cm CF (fêmeas) e 93 cm CF (machos) e os menores espécimes apresentavam 57 cm CF (fêmeas) e 44.2 cm CF (machos).

Agrupando a amostra por classes de tamanho de 2 cm CF, verificou-se que, na maioria das classes, estavam presentes indivíduos de ambos os sexos. As exceções verificaram-se nas classes maiores e nas mais pequenas, sendo que as classes de 46 e 56 cm CF englobam apenas indivíduos do sexo masculino enquanto as classes de 58 e > 94 cm CF apenas englobam indivíduos do sexo feminino.

A frequência de ocorrência é superior nas classes intermédias, sendo a classe modal (classe com maior frequência) a classe de 84 cm CF verificando-se uma diminuição progressiva das ocorrências tanto no sentido das maiores classes como das menores (Figura 7).



**Figura 7.** Distribuição de frequências do comprimento total de espécimes amostrados no decorrer deste estudo. Os espécimes foram agrupados em classes de comprimento furcal de 2 cm. M refere-se a machos e F a fêmeas, sendo os tamanhos das amostras de M=169 e F=191 exemplares.

### Amostra utilizada para o cálculo dos modelos

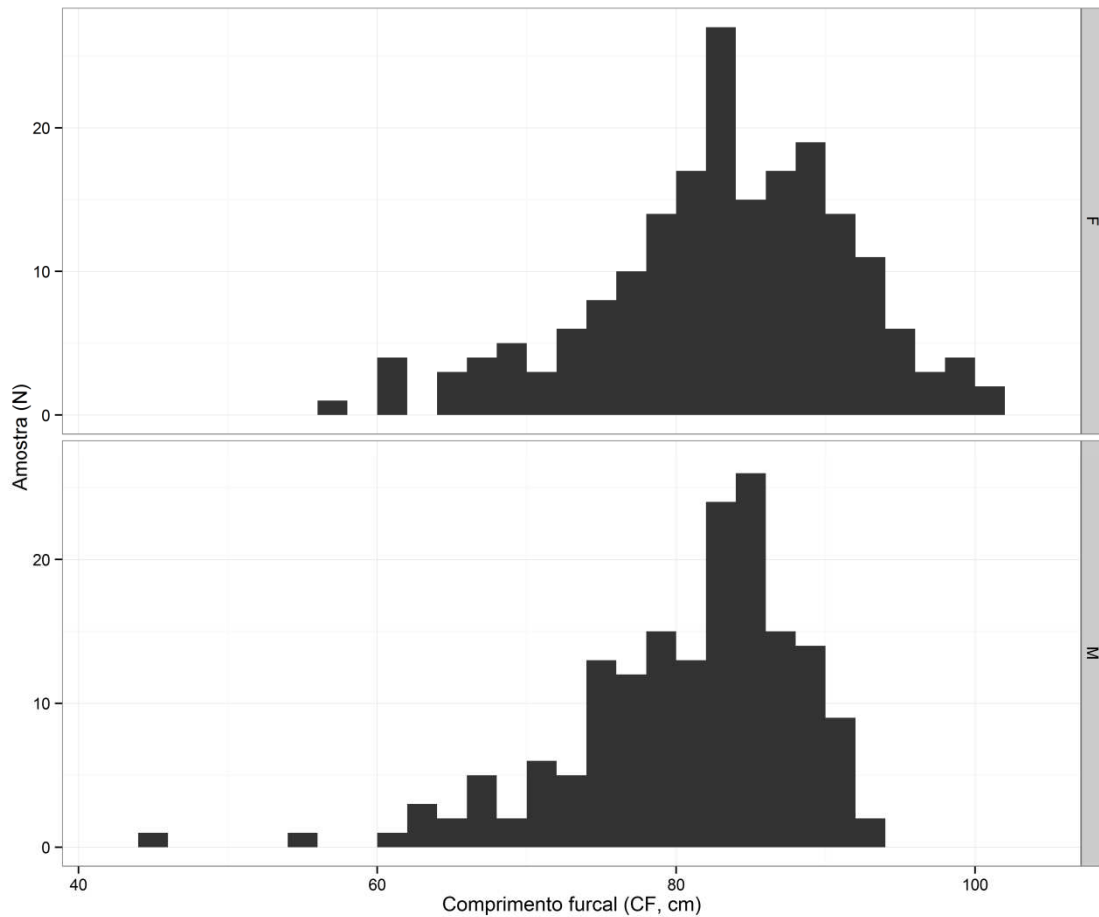
Da amostra inicial foram descartados 33 espécimes (aproximadamente 9.2 %) cujas vértebras, após a realização das 3 leituras, não permitiram a obtenção das idades visto que não houve concordância em nenhuma das leituras. Assim sendo, para calcular os modelos de crescimento, foram utilizados dados de 327 dos 360 indivíduos amostrados inicialmente (aproximadamente 90.8 %).

Dos 327 espécimes finais, 176 (53.8 %) correspondem a indivíduos do sexo feminino e 151 (46.2 %) correspondem a indivíduos do sexo masculino.

Relativamente aos tamanhos máximo e mínimo dos espécimes, não se verificaram grandes variações da amostra total para a amostra utilizada efectivamente no cálculo dos modelos, sendo que a única variação se verificou no comprimento furcal máximo dos machos sendo de 93 cm na amostra total e de 92,8 cm na utilizada nos modelos.

Em termos de frequência de ocorrência, verifica-se, mais uma vez que, as classes compreendidas entre 80 e 90 cm apresentam maior número de espécimes diminuindo essa frequência tanto para as classes mais pequenas como para as maiores.

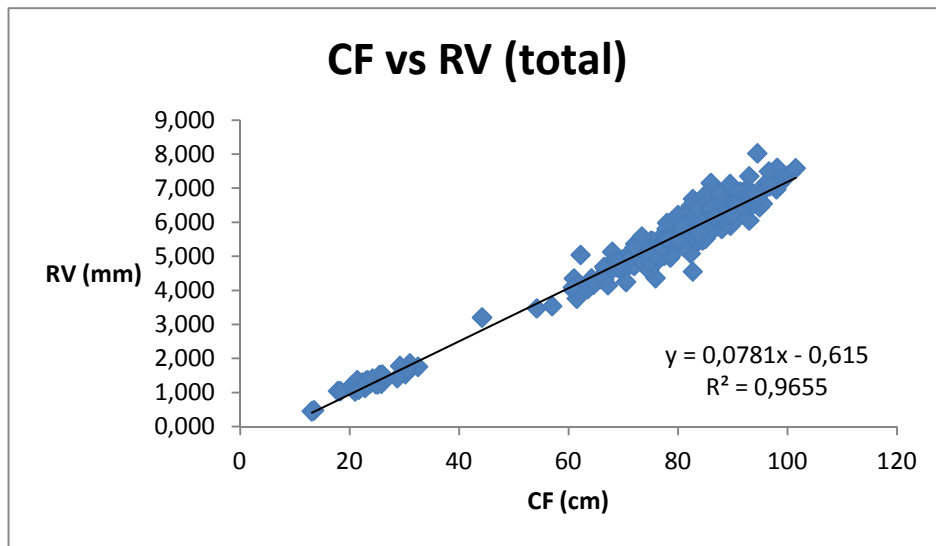
Por último, pode-se constatar que, nas classes mais baixas, são encontrados apenas indivíduos do sexo masculino enquanto que, nas classes mais altas, são encontrados apenas indivíduos do sexo feminino (Figura 8).



**Figura 8.** Distribuição comprimento-frequência dos espécimes efectivamente utilizados no cálculo dos modelos efectuados no decorrer deste estudo. Os espécimes foram agrupados em classes de tamanho furcal de 2 cm, sendo que M refere-se aos machos e F as fêmeas.

### **Raio da vértebra vs Tamanho do tubarão**

Na figura 9 pode-se verificar que o comprimento furcal e o raio das vértebras estão linearmente relacionados sendo que espécimes de menores dimensões apresentam vértebras também elas com menores raios enquanto que a espécimes de maiores dimensões correspondem vértebras com raios superiores.

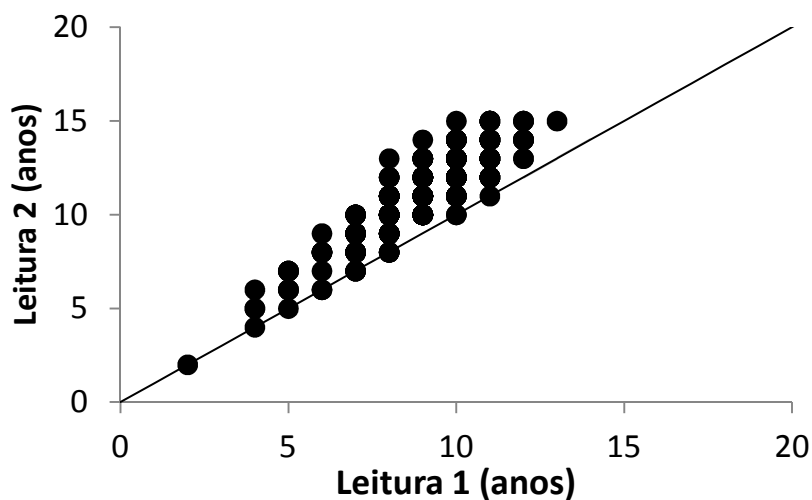


**Figura 9.** Relação entre comprimento furcal (cm) e raio da vértebra (mm) para o *P. kamoharai*

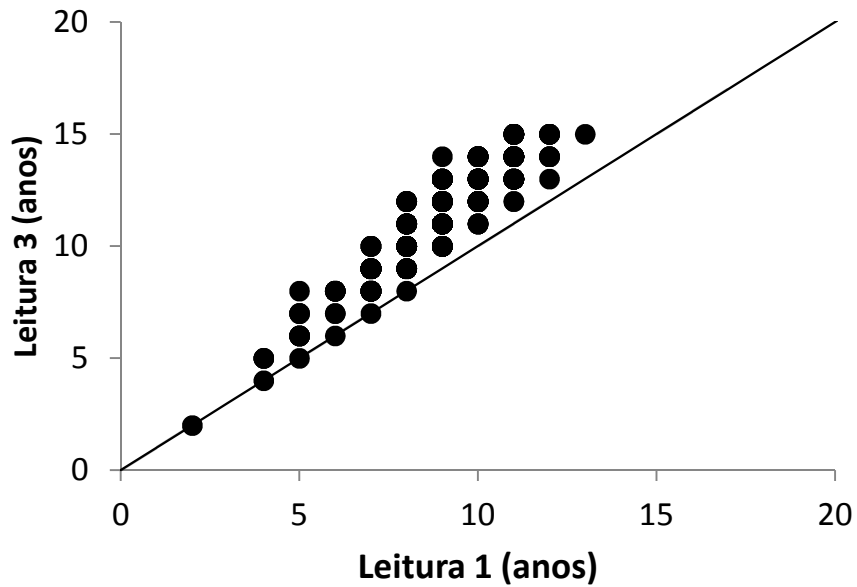
### Índices de precisão

No decorrer deste estudo foram calculados duas vezes os índices de precisão APE e CV, numa dessas vezes foram utilizadas as 3 leituras efectuadas enquanto que na outra foram, apenas, utilizadas as 2 últimas leituras sendo que, neste último caso, os índices apresentaram valores bastante mais baixos (CV = 3.0 % e APE = 2.5 %) do que quando utilizadas todas as leituras (CV = 13.1 % e APE = 9.8 %).

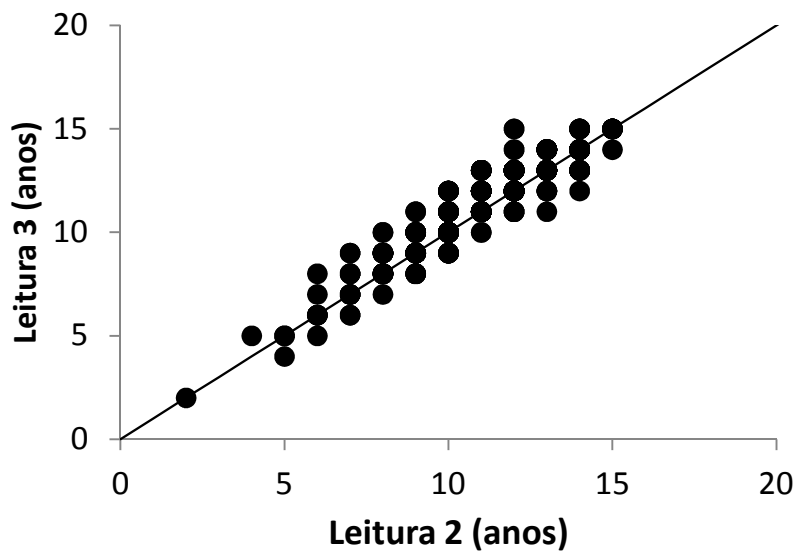
Os graficos de *age-bias* mostraram igualmente uma boa concordância entre as leituras apresentando, no entanto, evidencias de erros sistemáticos entre as leituras 1 e 2 (Figura 10) e as leituras 1 e 3 (Figura 11), enquanto que entre as leituras 2 e 3 os erros foram sobretudo aleatórios (figura 12).



**Figura 10.** Gráficos de *age-bias* de comparação entre as leituras 1 e 2 realizadas em vértebras de *P. kamoharai*



**Figura 11.** Gráficos de *age-bias* de comparação entre as leituras 1 e 3 realizadas em vértebras de *P. kamoharai*

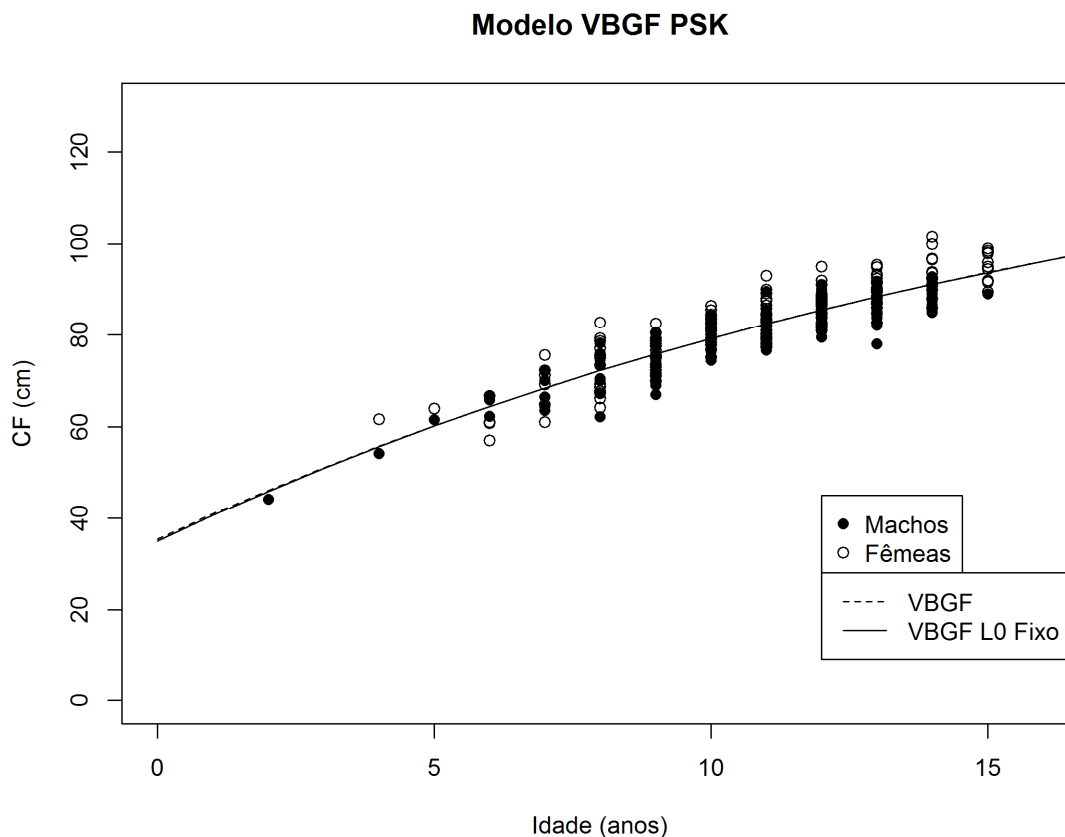


**Figura 12.** Gráficos de *age-bias* de comparação entre as leituras 2 e 3 realizadas em vértebras de *P. kamoharai*

### Curvas de crescimento

Para o modelo com os sexos combinados é possível verificar que, quando é usada a equação tradicional VBGF, o tamanho estimado de nascimento é ligeiramente superior àquele presente na literatura (cerca de 35 cm CF) e, consequentemente, utilizado no VBGF com L0 fixo.

No que diz respeito às curvas de crescimento, estas apresentam um comportamento semelhante quando utilizado a equação tradicional VBGF e o VBGF com L0 fixo (Figura 13).

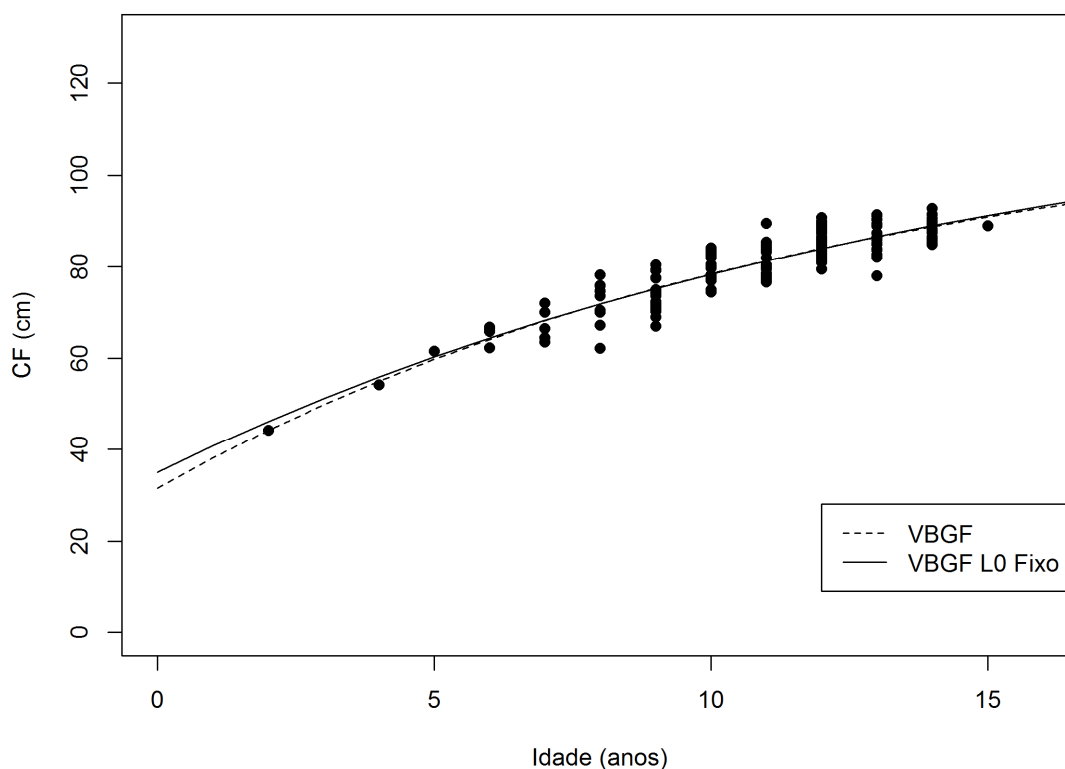


**Figura 13.** Modelos de idade e crescimento, para os sexos combinados, estimados para o *P. kamoharai* capturado no Oceano Atlântico.

No modelo respeitante, exclusivamente, aos machos pode-se verificar que, contrariamente ao que acontece no modelo para ambos os sexos, o tamanho esperado de nascimento é inferior para a equação normal VBGF quando comparado com o VBGF com L0 fixo.

Quanto ao comportamento das curvas de crescimento verifica-se que, tal como para o modelo englobando ambos os sexos, este é semelhante para a equação normal VBGF e para o VBGF com L0 fixo, sendo possível reparar que, nos primeiros anos de vida, o crescimento é mais rápido, principalmente no modelo VBGF tradicional (Figura 14).

### Modelo VBGF PSK

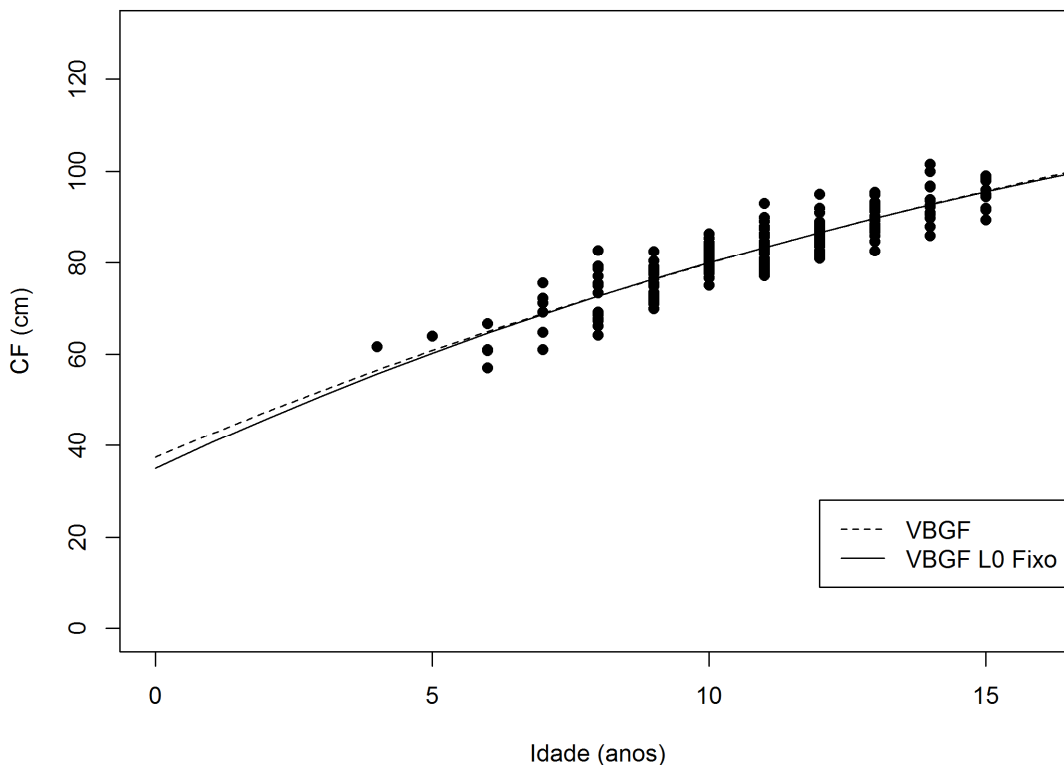


**Figura 14.** Modelos de idade e crescimento, para os machos, estimados para o *P. kamoharai* capturado no Oceano Atlântico.

De acordo com os dados referentes aos modelos para os sexos combinados mas, por oposição com aqueles relativos aos modelos exclusivamente para machos, nos modelos para as fêmeas, o tamanho de nascimento é ligeiramente superior quando usada a equação normal VBGF em vez do VBGF com L0 fixo.

No que diz respeito às curvas de crescimento para as fêmeas, os resultados são consistentes com aqueles verificados tanto nos modelos para ambos os sexos como nos modelos para os machos, individualmente, sendo que apresentam um comportamento semelhante quer seja usada a equação normal VBGF quer seja usado o VBGF com L0 fixo (Figura 15).

### Modelo VBGF PSK



**Figura 15.** Modelos de idade e crescimento, para as fêmeas, estimados para o *P. kamoharai* capturado no Oceano Atlântico.

### Parâmetros de crescimento

Para os sexos combinados e para as fêmeas, os valores de  $L_{inf}$  estimados, quando utilizado o VBGF com um  $L_0$  fixo de 35 cm CF, foram inferiores aos verificados quando se utiliza a equação tradicional VBGF. Por outro lado, o valor de  $L_{inf}$  estimado, para os machos, é superior no modelo que apresenta um  $L_0$  fixo.

Em todos os modelos verifica-se que o valor de  $L_{inf}$  é superior ao conhecido para a espécie e que pode ser observado na amostra utilizada (cerca de 100 cm CF).

Em relação aos coeficientes de crescimento, verifica-se que, os valores de  $k$  são sempre baixos ( $<0,09 \text{ ano}^{-1}$ ) sendo que, para os sexos combinados e para as fêmeas, o  $k$  é superior quando utilizado o modelo que apresenta um  $L_0$  fixo enquanto que, para os machos, os valores de  $k$  são superiores quando utilizado o modelo VBGF tradicional.

Ao comparar a qualidade do ajuste do modelo entre o VBGF e o VBGF com  $L_0$  fixo, verifica-se que tanto para sexos combinados como para machos e fêmeas,

individualmente, os valores de AIC são muito semelhantes entre os 2 modelos sendo ligeiramente inferiores no VBGF com L0 fixo. Uma vez que a diferença entre os valores de AIC é muito reduzida, qualquer um dos modelos pode ser utilizado para explicar o crescimento de machos e fêmeas. Contudo, foi escolhido o VBGF com L0 fixo visto que, ainda que ligeiramente, os menores valores de AIC sugerem um melhor ajuste aos dados do que o VBGF.

O  $L_{inf}$  foi consideravelmente superior nas fêmeas em relação aos machos, enquanto que o  $k$  estimado foi semelhante para ambos os sexos, sendo ligeiramente inferior nas fêmeas [VBGF L0 fixo:  $k = 0.049 \text{ ano}^{-1}$  (fêmeas) e  $k = 0.067 \text{ ano}^{-1}$  (machos); VBGF:  $k = 0.039 \text{ ano}^{-1}$  (fêmeas) e  $k = 0.081 \text{ ano}^{-1}$  (machos)], sugerindo um crescimento mais rápido dos machos comparativamente às fêmeas (Tabela 1).

**Tabela 1.** Parâmetros de crescimento estimados para o *P. kamoharai*, tanto para sexos combinados como para cada sexo individualmente, do Oceano Atlântico. Estes parâmetros foram obtidos com a função de crescimento de Von Bertalanffy (VBGF) e com VBGF com tamanho de nascimento fixo ( $L_0 = 35 \text{ cm CF}$ ). Para cada modelo, os parâmetros são dados com os respectivos erros padrão (EP) e intervalos de confiança de 95 % (IC). Os valores de AIC de cada um dos modelos são também apresentados.

Sexo	Modelo	Parâmetro	Valor Estimado	EP	95% CI	
					Inferior	Superior
Sexos combinados	VBGF (AIC=1798.4)	$L_{inf}$	141.5	18.9	118.8	238.1
		$k$	0.053	0.016	0.021	0.084
		$T_0$	-5.4	1.4	-9.4	-3.2
	VBGF L <sub>0</sub> Fixo (AIC=1796.4)	$L_{inf}$	139.6	7.6	127.0	157.8
		$k$	0.055	0.006	0.044	0.066
Machos	VBGF (AIC=795.0)	$L_{inf}$	115.9	9.7	103.1	153.4
		$k$	0.081	0.020	0.042	0.119
		$T_0$	-3.9	1.2	-7.2	-2.0
	VBGF L <sub>0</sub> Fixo (AIC=793.6)	$L_{inf}$	123.6	7.2	112.0	141.6
		$k$	0.067	0.008	0.052	0.084
Fêmeas	VBGF (AIC=972.8)	$L_{inf}$	168.5	53.9	-*	-*
		$k$	0.039	0.024	-*	-*
		$T_0$	-6.4	2.8	-*	-*
	VBGF L <sub>0</sub> Fixo (AIC=970.9)	$L_{inf}$	152.0	12.5	132.5	185.2
		$k$	0.049	0.007	0.035	0.063

- \* Os intervalos de confiança (IC) para este modelo não foram calculados por apresentarem valores irrealmente elevados, devido aos SE muito elevados dos parâmetros.

### **Comparações entre machos e fêmeas**

Os resultados dos teste de hipóteses de Kimura para comparar os modelos de crescimento de machos e fêmeas foram:

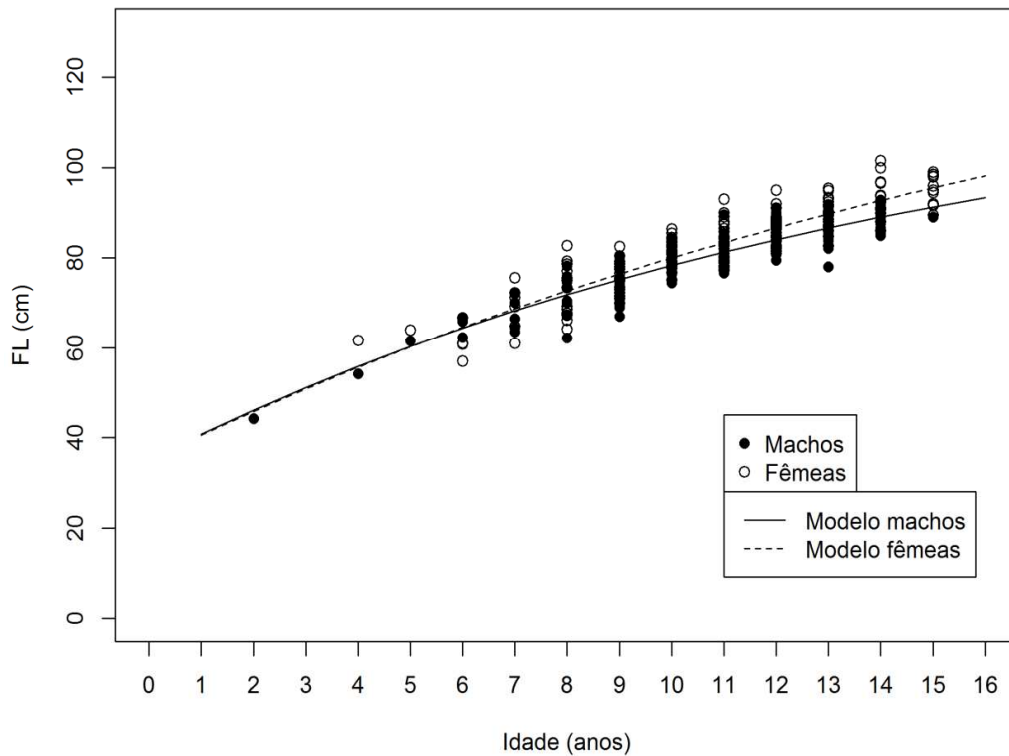
- 1) Teste  $Lin f1=Lin f2$ :  $Chi^2 = 2.76$ , g.l. = 1; p-value = 0.097
- 2) Teste  $k1=k2$ :  $Chi^2 = 1.89$ , g.l. = 1, p-value = 0.169
- 3) Teste  $t01=t02$ :  $Chi^2 = 0.93$ , g.l. = 1, p-value = 0.335
- 4) Teste  $Lin f1=Lin f2$ ,  $k1= k2$ ,  $t01=t02$ :  $Chi^2 = 35.69$ , g.l. = 3, p-value < 0.001

Com estes testes é possível verificar que, nos diferentes parâmetros de crescimento estimados, individualmente, não se observaram diferenças significativas, entre os sexos, tendo sido observadas diferenças significativas, apenas, para os parâmetros combinados. Assim sendo, as diferenças nos modelos de crescimento entre machos e fêmeas são significativas, devendo, por isso, ser utilizadas curvas de crescimento para cada um dos sexos em separado.

### **Modelos finais recomendados**

Observando a figura com os modelos VBGF de 2 parâmetros com  $L0$  fixo, para cada um dos sexos em separado [modelos recomendados para o tubarão-crocodilo (*P. kamoharai*)], é possível constatar que as curvas de crescimento, para machos e fêmeas, são bastante semelhantes até cerca da idade 7. A partir desta idade as curvas separam-se indicando uma diferenciação no crescimento, sendo este superior nas fêmeas e, conseqüentemente, inferior nos machos (Figura 16).

### Modelos crescimento PSK - VBGF 2 parâmetros



**Figura 16.** Modelos VBGF de 2 parâmetros com L0 fixo, para os machos e fêmeas separados, estimados para o *P. kamoharai* capturado no Oceano Atlântico.

## Discussão

As vértebras do tubarão crocodilo são, como nas restantes espécies de Lamniformes, pouco calcificadas e, logo, é mais difícil efectuar a leitura das bandas de crescimento do que seria para espécies com vértebras mais calcificadas, como os Carcharhiniformes.

Este é o primeiro estudo de idade e crescimento efectuado para o tubarão-crocodilo a nível mundial. Assim sendo, não é possível comparar a população em estudo com outra qualquer população da mesma espécie pelo que irão ser usados estudos anteriores feitos com outras espécies de Lamniformes para se verificar se o crescimento da população estudada apresenta semelhanças com as outras espécies pertencentes a esta Ordem.

## **Raio da vértebra vs Tamanho do tubarão**

O tamanho de cada espécime amostrado está fortemente relacionado com o raio da sua respectiva vértebra. O facto de, a cada indivíduo de grandes dimensões corresponder uma vértebra maior, bem como a cada vértebra mais pequena corresponder um indivíduo de dimensões mais reduzidas (algo que se verifica tanto para espécimes de *P. kamoharai* como para os embriões da espécie) sugere que o tamanho da vértebra é proporcional à idade do tubarão. Esta evidência reforça a ideia de que, as vértebras, são estruturas fiáveis para a realização de estudos de idade e crescimento para esta espécie.

## **Índices de precisão**

Nos estudos de idade e crescimento, a precisão é, fortemente, influenciada tanto pela espécie como pela natureza das estruturas que são lidas para estimar as idades, o que faz com que seja bastante difícil a existência de valores padrão, nos índices de precisão, que sejam indicadores de boa precisão em qualquer estudo de idade e crescimento realizado (Campana, 2001; Fernandez-Carvalho *et al.*, 2011).

No que ao nível de concordância diz respeito, para as 3 leituras foi possível obter concordância, em pelo menos 2 das 3 leituras, em cerca de 60.2 % das vértebras sendo que para cerca de 98.3 % das vértebras a diferença entre 2 das 3 leituras não excedeu o 1 ano de diferença. Em relação apenas às 2 últimas leituras, apenas em cerca de 56.4 % se verificou concordância nas 2 leituras. Por outro lado, se considerarmos vértebras em que a diferença entre as 2 últimas leituras não excedeu 1 ano, o valor sobe consideravelmente para cerca 91.7 %.

O baixo valor de concordância quando comparadas apenas as 2 últimas leituras é facilmente explicado pelo facto de que, não sendo considerada a primeira leitura, qualquer variação, por mais pequena que seja, entre as leituras vai impossibilitar que essas sejam consideradas como concordantes, factor este que, com a terceira leitura é, de certa forma, amenizado. Contudo, até seria de esperar que, quando considerada a primeira leitura, a percentagem de vértebras cuja diferença entre leituras não exceda 1 ano de idade subisse mais do que apenas dos 56.4 % para 60.2 %. Esta pequena variação pode ser explicada pelo facto de, como referido anteriormente, a primeira leitura apresenta uma variação considerável relativamente às restantes leituras.

Neste estudo foram calculados 2 CV e 2 APE, 1 utilizando as 3 leituras efectuadas e outro no qual foram utilizadas apenas as 2 últimas. Os índices de precisão calculados para as 3 leituras efectuadas (CV de cerca de 13.1 % e APE de cerca de 9.8 %) apresentaram valores bem superiores àqueles obtidos para apenas as 2 últimas leituras (CV de cerca de 3.0 % e APE de cerca de 2.5 %) indicando que a primeira leitura reduz consideravelmente a precisão e, conseqüentemente, apresenta uma variação considerável quando compara com as 2 últimas. Campana (2001) refere que, com base em literatura revista, vários são os estudos de idade e crescimento realizados com valores de CV abaixo de 7.6 %, o que corresponde a valores de APE de 5.5 %. Contudo, no mesmo artigo é possível ler que, no que diz respeito a estudos de idade e crescimento, em tubarões, utilizando vértebras para estimar as idades, a maioria apresenta valores de CV superiores a 10 %. Assim sendo, os valores de CV, APE e concordância percentual obtidos neste estudo juntamente com os gráficos de *age-bias* evidenciam que as estimativas de idade realizadas foram consistentes e adequadas para esta espécie.

### **Validação**

Têm sido efectuados inúmeros estudos de idade e crescimento em elasmobrânquios, contudo a validação da periodicidade dos pares de bandas mantém-se algo problemática. A validação das estimativas das idades é uma componente crucial neste tipo de estudos, principalmente naqueles que são usados na tomada de decisões relativamente à gestão dos mananciais (Goldman *et al.*, 2012).

No presente estudo tentou fazer-se uma verificação das idades, por incremento marginal mas, devido à baixa calcificação das vértebras, não foi possível. Tentou-se, ainda, efectuar a verificação por análise dos bordos das vértebras (se estes eram opacos ou hialinos) mas uma heterogénea distribuição mensal dos espécimes estudados (meses com muitos indivíduos e outros com muito poucos) impediu o sucesso desta análise (Anexos – Tabela 1 e Figura 7). No entanto, uma deposição anual foi documentada em várias espécies de Lamniformes como o *Alopias superciliosus* (Liu *et al.*, 1998), o *Alopias pelagicus* (Liu *et al.*, 1999), o *Lamna nasus* (Natanson *et al.*, 2002), o *Isurus oxyrinchus* (Natanson *et al.*, 2006), assim como em outras espécies de tubarões pelágicos como o *Galeocerdo cuvier* (Kneebone *et al.*, 2008) e *Sphyrna mokarran* (Passerotti *et al.*, 2010) demonstrando que a deposição anual é um pressuposto razoável.

Alguns estudos efectuados propuseram uma deposição bianual para algumas espécies e, para cada uma dessas espécies, foram efectuados estudos alternativos nos quais ou foi assumida a periodicidade anual ou foi refutada a periodicidade bianual (Natanson *et al.*, 2006), o que fortalece ainda mais a hipótese de periodicidade anual para a espécie em estudo.

### **Parâmetros de crescimento**

Depois de efectuados os modelos verifica-se que, de um modo geral (sexos combinados, exclusivamente machos e exclusivamente fêmeas), o AIC é inferior quando utilizado o VBGF com L0 fixo [apesar de ser bastante próximo do AIC obtido com a equação normal de VBGF (diferença de 2 unidades)] o que indica que este é mais parcimonioso sendo, conseqüentemente, aquele que melhor descreve o crescimento para esta espécie (*P. kamoharai*). Estes resultados são consistentes com aquilo que, em termos teóricos, seria expectável uma vez que acrescentando um valor conhecido à equação e, conseqüentemente, diminuindo o número de variáveis, este modelo deveria representar mais fielmente o crescimento da espécie em estudo. Contudo, nem sempre isto se verifica sendo que, em outros estudos de elasmobrânquios, o modelo VBGF tradicional apresenta AIC inferior do que o modelo VBGF com o modelo com L0 fixo, como por exemplo em Fernandez-Carvalho *et al.* (2011) em que apenas para os machos o AIC é inferior no VBGF com L0 fixo enquanto que para os restantes (sexos combinados e fêmeas) o AIC é inferior no VBGF tradicional.

Em todos os modelos verifica-se que o *Linf* foi sobre estimado uma vez que apresentam valores *Linf* superiores aos cerca de 100 cm CF que se sabe ser o correcto para a espécie. Esta sobre estimação dos valores de *Linf* é superior para as fêmeas (com valores de 152 cm no VBGF L0 fixo e de 168.5 cm no VBGF tradicional) e, conseqüentemente, inferior nos machos (123.6 cm no VBGF L0 fixo e de 115.9 cm no VBGF tradicional).

No que diz respeito aos valores de *k*, estes são superiores nos machos (0.067 ano<sup>-1</sup> no VBGF L0 fixo e de 0.081 ano<sup>-1</sup> no VBGF tradicional) comparativamente com as fêmeas (0.049 ano<sup>-1</sup> no VBGF L0 fixo e de 0.039 ano<sup>-1</sup> no VBGF tradicional).

Para as fêmeas, no modelo VBGF tradicional, não foram calculados os intervalos de confiança uma vez que, devido aos elevados erros associados às estimativas dos parâmetros, os intervalos de confiança produzidos seriam demasiado elevados e, biologicamente, não razoáveis.

Assim sendo, é possível verificar que apesar de as fêmeas atingirem tamanhos maiores do que os machos, os machos apresentam um crescimento mais rápido atingindo o seu tamanho máximo numa fase mais precoce da sua vida. Este comportamento é consistente com o de outros tubarões, nomeadamente outros Lamniformes, como o *Isurus oxyrinchus* (Semba *et al.*, 2009), o *Alopias superciliosus* (Fernandez-Carvalho *et al.*, 2011), o *Alopias vulpinus* (Gervelis & Natanson, 2013) mas também outros tubarões pelágicos como o *Sphyrna mokarran* (Piercy *et al.*, 2010).

### **Comparações entre crescimento de machos e fêmeas**

O teste de hipóteses de Kimura indica-nos que, quando comparados, individualmente, nenhum dos parâmetros apresenta diferenças significativas no entanto, quando considerados todos os parâmetros de crescimento, em simultâneo, os modelos apresentam diferenças significativas. Isto pode ser explicado pelo simples facto de que o crescimento de machos e fêmeas não é consistente uma vez que os espécimes que apresentam maiores taxas de crescimento (neste caso, os machos) não correspondem àqueles que atingirão maiores dimensões (fêmeas). Deste modo, apesar de os valores de  $k$  e  $L_{inf}$  não serem significativamente diferentes, entre machos e fêmeas, o facto de serem inversamente proporcionais torna o crescimento dentro da espécie algo incongruente obrigando a que sejam utilizados diferentes modelos para machos e fêmeas.

### **Modelos finais recomendados**

Através do teste de hipóteses de Kimura e dos AIC calculados para os diferentes modelos conclui-se que, para modelar o crescimento do tubarão-crocodilo é recomendado o uso do VBGF de 2 parâmetros com  $L_0$  fixo, para machos e fêmeas separados.

Durante os primeiros anos de vida, o crescimento de machos e fêmeas é semelhante, começando a diferenciar-se a partir dos 7 anos. Isto pode sugerir que, nos primeiros 7 anos de vida, machos e fêmeas têm as mesmas necessidades energéticas sendo possível que, a maior parte da sua energia seja utilizada para crescimento, uma vez que quanto maior e mais forte for um indivíduo menos sujeito está a predadores ou outros factores que possam comprometer a sua sobrevivência.

A partir dos 7 anos eventualmente atingem um tamanho que lhes permite estar menos expostos a mortalidade natural e, assim sendo, uma parte da energia que era

utilizada para crescimento pode ser usado para outras tarefas e tendo machos e fêmeas necessidades energéticas diferentes poderá levar a que as suas taxas de crescimento se diferenciem.

## Considerações Finais

O tubarão-crocodilo (*Pseudocarcharias kamoharai*) apresenta uma curva de crescimento semelhante à de outros tubarões, tanto Lamniformes como outros tubarões pelágicos.

Comparando os dois modelos utilizados, verifica-se que o modelo de von Bertalanffy com L0 fixo é aquele que produz os melhores resultados, tanto para os sexos combinados como para cada sexo, individualmente.

Quando comparados os modelos para machos e para fêmeas conclui-se que, para os parâmetros em conjunto, estes são significativamente diferentes. Assim sendo, para representar fielmente o crescimento da espécie devem ser apresentadas duas curvas, uma para machos e outras para fêmeas.

Os parâmetros de crescimento são inversamente proporcionais quando comparados entre machos e fêmeas. Os machos apresentam um coeficiente de crescimento maior do que o das fêmeas no entanto, as fêmeas apresentam um maior comprimento máximo assintótico. Estes valores indicam que, apesar de atingirem maiores comprimentos, as fêmeas demoram mais tempo para atingir o seu tamanho máximo, ao contrário dos machos que crescendo mais rapidamente nunca crescerão tanto como as fêmeas.

Apesar de ter sido tentado, não foi possível fazer uma verificação das idades para esta espécie. Assim sendo, seria interessante e aconselhável que, em posteriores estudos, fosse efectuada esta verificação para confirmar a deposição anual das bandas de crescimento para esta espécie.

## Referências Bibliográficas

- Ardizzone D., Cailliet G.M., Natanson L.J., Andrews A.H., Kerr L.A. & Brown T.A. (2006) “Application of bomb radiocarbon chronologies to shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) age validation”. *Environmental Biology of Fishes* 77: 355–366.
- Baty F. & Delignette-Muller M. L. (2012) “nlstools: tools for nonlinear regression diagnostics”.
- Beamish R. J., & Fournier D. A. (1981) “A method for comparing the precision of a set of age determinations”. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38 (8): 982-983.
- Becker R. A., Wilks A. R., Brownrigg R & Minka T. P (2013) “maps: Draw Geographical Maps”. R package version 2.3-6.
- Cailliet G. M., Bedford D. W. (1983) “The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: a review”. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Rep.* 24: 57–69.
- Cailliet G. M., Martin L. K., Kusher D., Wolf P., Welden B. A. (1983) “Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs”. In: Prince E.D., Pulos L.M. (Eds.). *Proc. International workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, sharks*. NOAA Tech. Rep. NMFS 8, pp. 157–165.
- Campana S. E. (2001) “Accuracy, precision, and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods”. *Journal of Fish Biology* 59: 197–242.
- Chang W. Y. (1982) “A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination”. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208-1210.

- Coelho R. (2000) “Idade e crescimento de *Raja undulata* Lacepède, 1802 na costa Sul de Portugal: técnicas, determinação e verificação”. Tese de Licenciatura. Departamento de Zoologia e Antropologia, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, 77pp.
- 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. (2001) “Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)”. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. No. 1, Vol. 2. Rome, FAO. 269p.
- Compagno L. J. V. & Musick J. A. (2005) “*Pseudocarcharias kamoharui*. In: IUCN 2012”. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on **14 January 2013**.
- Cortés E., Arocha F., Beerkircher L., Carvalho F., Domingo A., Heupel M., Holtzhausen H., Santos M. N., Ribera M. & Simpfendorfer C. (2010) “Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries”. *Aquatic Living Resources* 23: 25-34.
- Dai J., Zhu J. F., Chen X. J., Xu L. X. & Chen Y. (2012) “Biological observations on the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharui*”. *Journal of Fish Biology* 80: 1207–1212.
- Fernandez-Carvalho J., Coelho R., Erzini K. & Santos M. N. (2011) “Age and growth of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, from the pelagic longline fisheries in the tropical northeastern Atlantic Ocean, determined by vertebral band counts”. *Aquatic Living Resources* 24: 359–368.
- Fox J. & Weisberg S. (2011) “An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition”. Thousand Oaks CA: Sage.

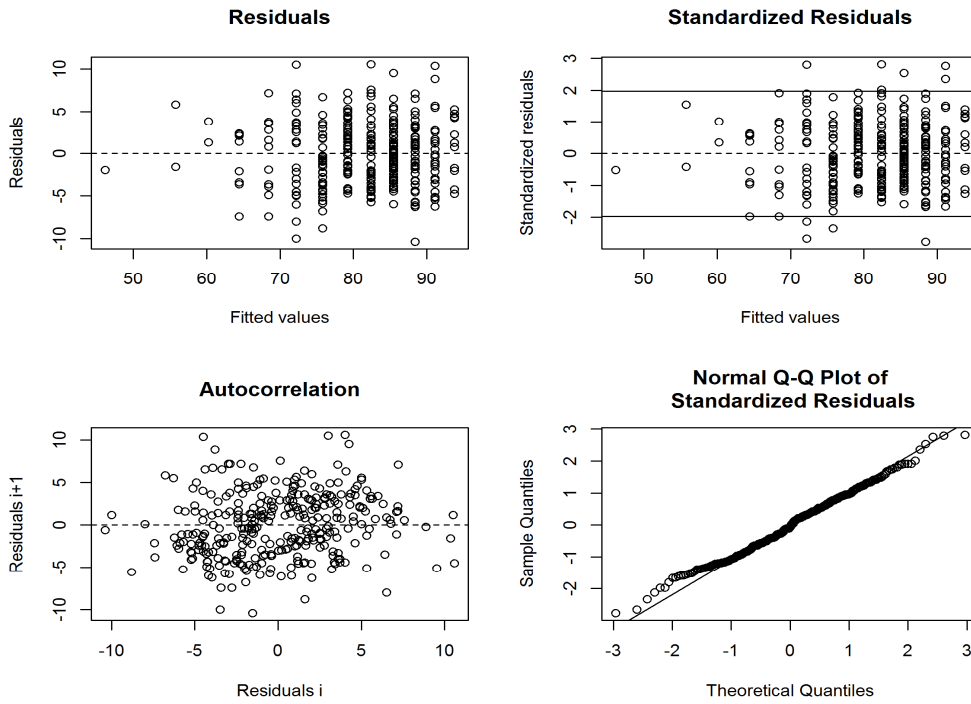
- Fujita, K. (1981) “Oviparous embryos of the pseudocarchariid shark, *Pseudocarcharias kamoharui*, from the central Pacific”. *Japanese Journal of Ichthyology* 28: 37–44.
- Gelsleichter J., Piercy A., Musick J.A. (1998) “Evaluation of copper, iron, and lead substitution techniques in elasmobranch age determination”. *Journal of Fish Biology* 53: 465–470.
- Gervelis B. J. & Natanson L. J. (2013) “Age and Growth of the Common Thresher Shark in the Western North Atlantic Ocean”. *Transactions of the American Fisheries Society*, 142:6, 1535-1545.
- Gilmore, R. G. (1993) “Reproductive biology of lamnoid sharks”. *Environmental Biology of Fishes* 38: 95–114.
- Goldman, K.J. (2004) “Age and growth of elasmobranch fishes. In: Musick J.A., Bonfil R. (Eds.)”. *Elasmobranch Fisheries Management Techniques*, Singapore, APEC Secretariat, pp. 97–132.
- Goldman K. J., Cailliet G. M., Andrews A. H. & Natanson L. J. (2012) “Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes”. Pages 423–451 in J. C. Carrier, J. A. Musick, and M. R. Heithaus, editors. *Biology of sharks and their relatives*, 2nd edition. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Hall M. A., Alverson D. L. & Metuzals, K. I. (2000) “By-Catch: Problems and Solutions”. *Marine Pollution Bulletin* Vol. 41, Nos. 1±6, pp. 204±219.
- Hazin F. H. V., Couto A. A., Kihara K., Otsuka K. & Ishino M. (1990) “Distribution and abundance of pelagic sharks in the south-western equatorial Atlantic”. *Journal of the Tokyo University of Fisheries* 77: 51–64.
- Johnson A.G. (1979) “A simple method for staining the centra of teleost vertebrae”. *Northeast Gulf Science* 3: 113–115.

- Jones B.C., Green G.H. (1977) “Age determination of an elasmobranch (*Squalus acanthias*) by x-ray spectrometry”. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 44–48.
- Kimura D.K. (1980) “Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve”. *Fisheries Bulletin* 77: 765–773.
- Kneebone J., Natanson L. J., Andrews A. H. & Howell W. H. (2008) "Using bomb radiocarbon analyses to validate age and growth estimates for the Tiger Shark, *Galeocerdo cuvier*, in the western North Atlantic". *Marine Biology* 154: 423–434.
- LaMarca M.S. (1966) “A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs”. *Copeia* 351–352.
- Liu K. M., Chiang P. J., Chen C. T. (1998) “Age and growth estimates of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, in northeastern Taiwan waters”. *Fisheries Bulletin* 96: 482–491.
- Liu K. M., Chen C. T., Liao T. H. & Joung S. J. (1999) "Age, growth, and reproduction of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus* in the Northwestern Pacific". *Copeia* 68-74.
- Natanson L.J. & Cailliet G.M. (1990) “Vertebral growth zone deposition in angel sharks”. *Copeia* 1133–1145.
- 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”. *Fisheries Bulletin* 100: 266–278.
- Natanson L. J., Kohler N. E., Ardizzone D., Cailliet G. M., Wintner S. P. & Mollet H. F. (2006) “Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean” *Environmental Biology of Fishes* 77: 367–383.

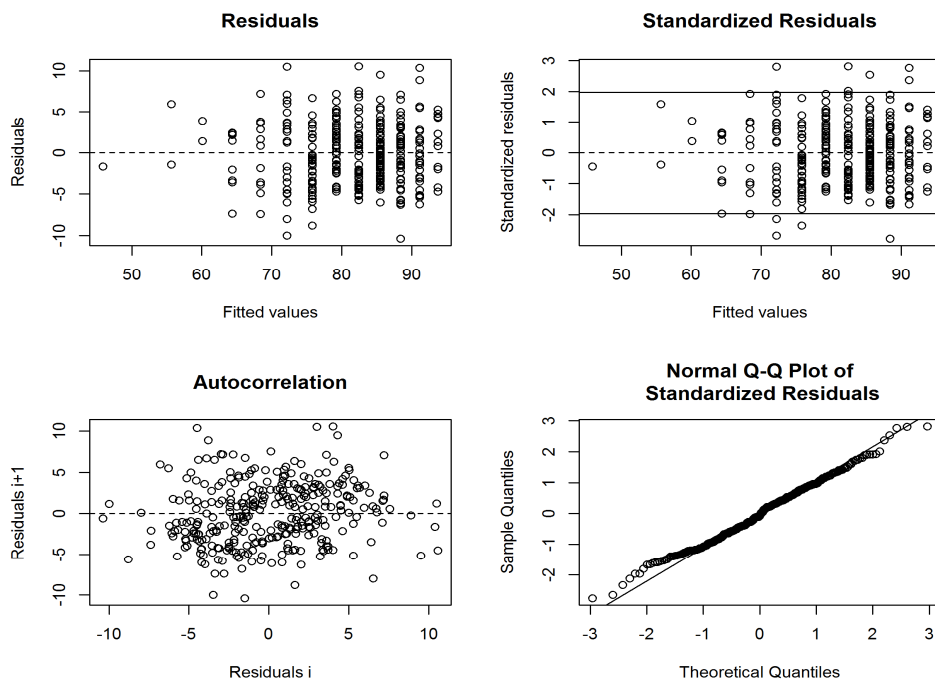
- Neer J.A. & Cailliet G.M. (2001) “Aspects of the life history of the Pacific electric ray, *Torpedo californica* (Ayers)”. *Copeia* 842–847.
- Nelson G. A. (2013) “fishmethods: Fishery Science Methods and Models in R”. R package version 1.5-0.
- Oliveira P., Hazin F. H. V., Carvalho F., Rego M., Coelho R., Piercy A. & Burgess G. (2010) “Reproductive biology of the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*”. *Journal of Fish Biology* 76: 1655–1670.
- Passerotti M. S., Carlson J. K., Piercy A. N. & Campana S. E. (2010) “Age validation of Great Hammerhead Shark (*Sphyrna mokarran*), determined by bomb radiocarbon analysis”. *U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin* 108: 346–351.
- Piercy A. N., Carlson J. K. & Passerotti M. S. (2010) “Age and growth of the great hammerhead shark, *Sphyrna mokarran*, in the north-western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico” *Marine and Freshwater Research* 61: 992–998.
- R Core Team (2013). “R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing”. Vienna, Austria.
- Santos M. N., Coelho R., Fernandez-Carvalho J. & Amorim S. (2013) “Effects of 17/0 circle hooks and bait on sea turtles bycatch in a Southern Atlantic swordfish longline fishery”. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.
- Semba Y., Nakano H. & Aoki I. (2009) “Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific Ocean” *Environ Biol Fish* 84: 377–391.
- Stevens J. D., Bonfil R., Dulvy N. K. & Walker P. A. (2000) “The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems”. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476–494.

- White W. T. (2007) “Biological observations on lamnoid sharks (Lamniformes) caught by fisheries in eastern Indonesia”. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 781-788.
- Wickham H. (2009) “*ggplot2: elegant graphics for data analysis*”. Springer New York.

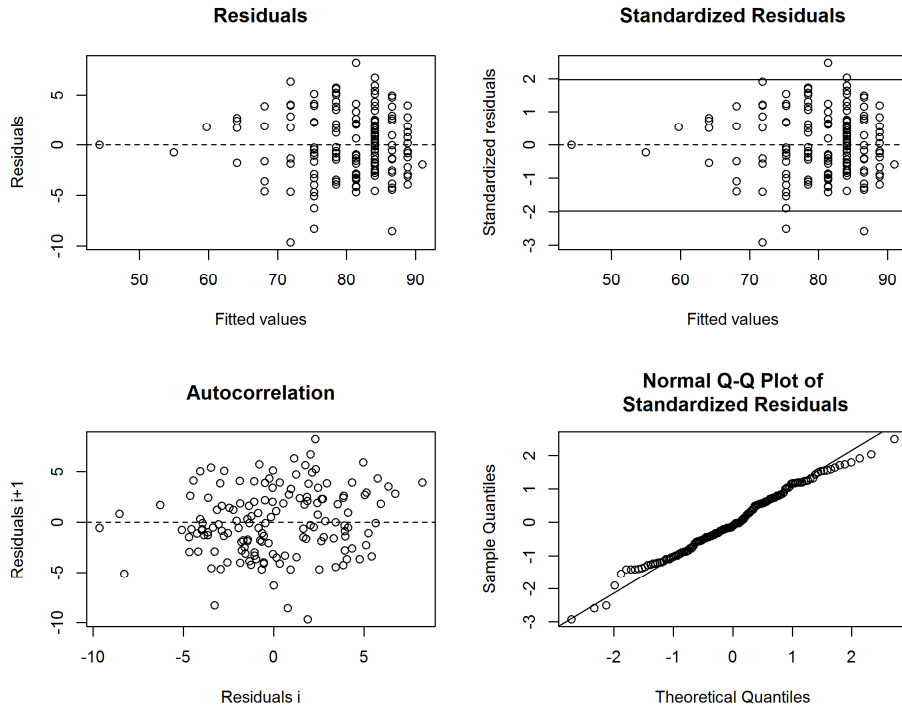
# Anexos



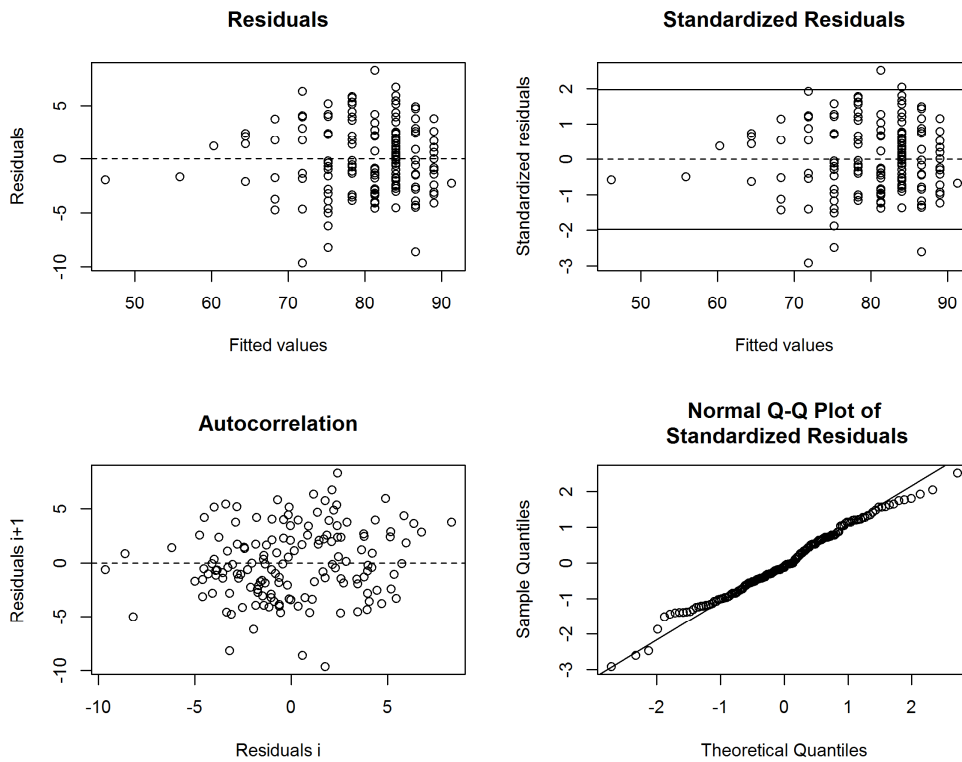
**Figura 1.** Resíduos do modelo VBGF tradicional para sexos combinados.



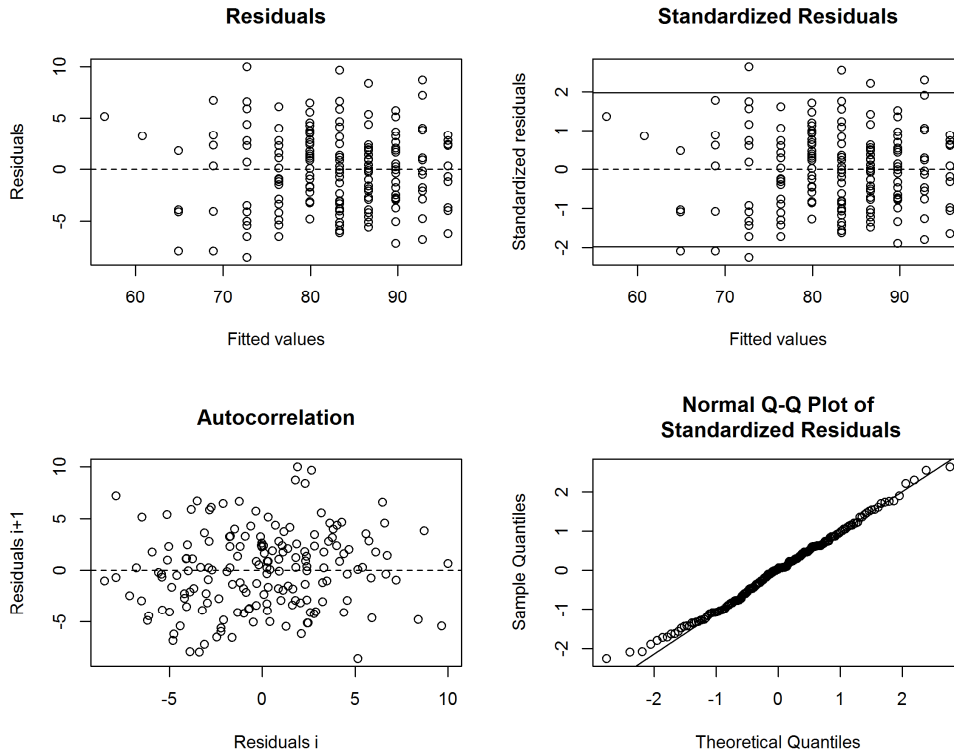
**Figura 2.** Resíduos do modelo VBGF com  $Lo$  fixo para sexos combinados.



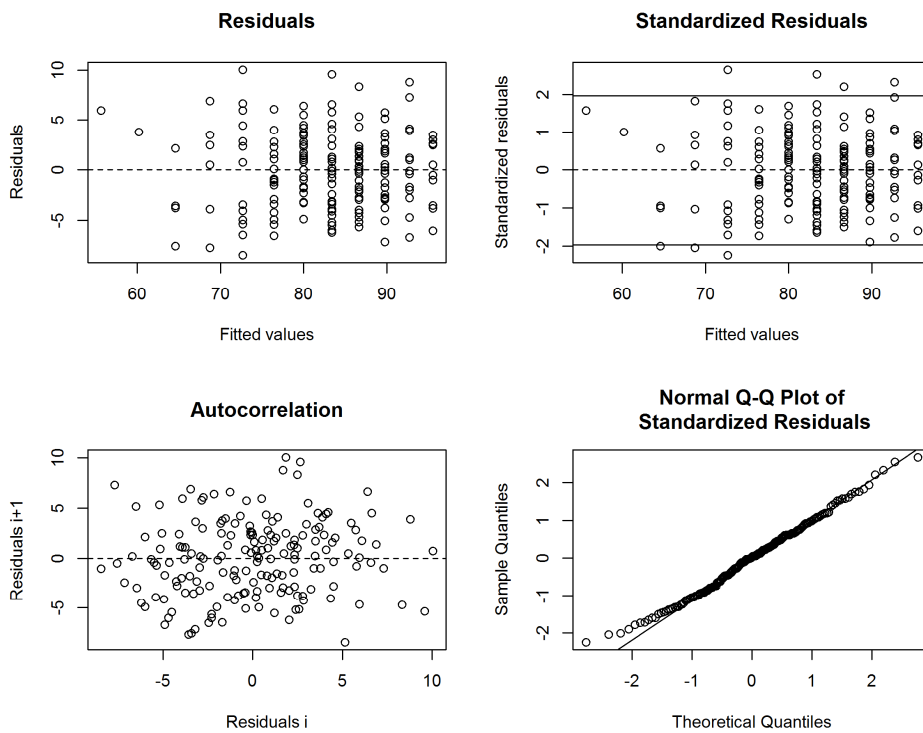
**Figura 3.** Resíduos do modelo VBGF tradicional para machos, individualmente.



**Figura 4.** Resíduos do modelo VBGF com  $L_0$  fixo para machos, individualmente.



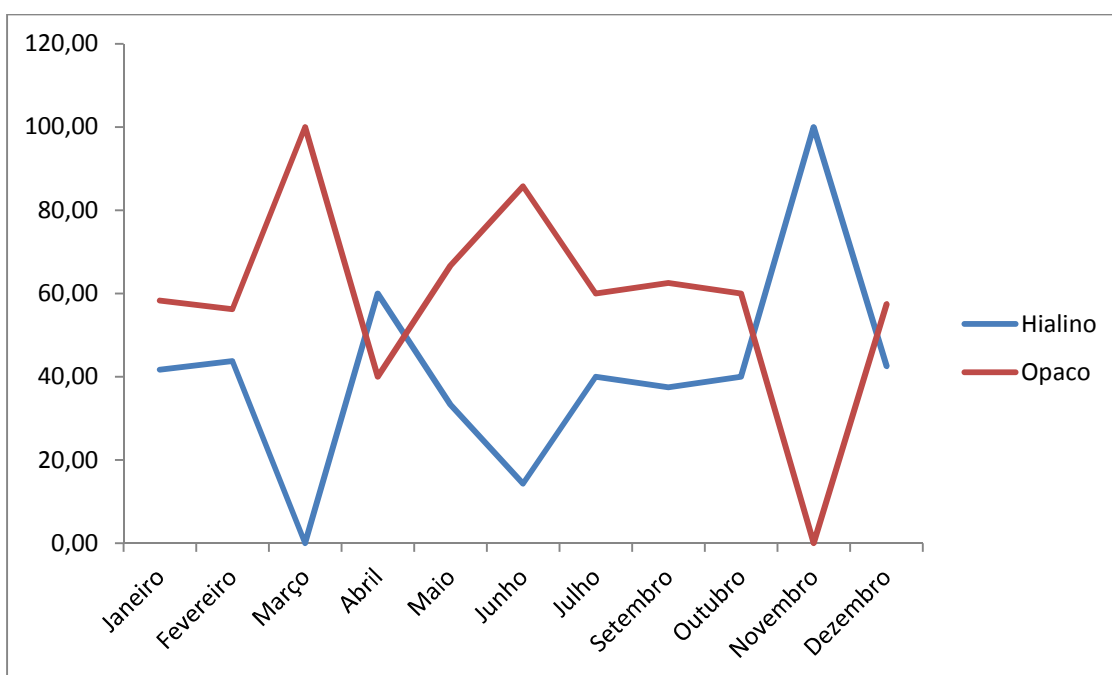
**Figura 5.** Resíduos do modelo VBGF tradicional para fêmeas, individualmente.



**Figura 6.** Resíduos do modelo VBGF com L0 fixo para fêmeas, individualmente.

**Tabela 1.** Distribuição mensal das vértebras com bordos hialinos e opacos e respectivas percentagens.

	Nº de Bordos Hialinos	Nº de Bordos Opacos	Total	% Bordos Hialinos	% Bordos Opacos
Janeiro	10	14	24	41,67	58,33
Fevereiro	21	27	48	43,75	56,25
Março	-	1	1	0	100
Abril	3	2	5	60	40
Maió	7	14	21	33,33	66,67
Junho	5	30	35	14,29	85,71
Julho	4	6	10	40	60
Setembro	3	5	8	37,5	62,5
Outubro	2	3	5	40	60
Novembro	3	-	3	100	0
Dezembro	40	54	94	42,55	57,45



**Figura 7.** Variação das percentagens de vértebras com bordos opacos e hialinos, ao longo do ano.