

TESIS DEFENDIDA POR
Erick Cristóbal Oñate González
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director del Comité

Dr. Roger Sean Cudney Bueno
Miembro del Comité

M. en C. Vicente Ferreira Bartrina
Miembro del Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
*Coordinador del programa de
posgrado en Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
*Encargado del Despacho de la Dirección
de Estudios de Posgrado*

11 de Abril 2008

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**DESCRIPCIÓN DE LOS MOVIMIENTOS DEL TIBURÓN AZUL (*Prionace glauca*)
USANDO TELEMETRÍA SATELITAL**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

ERICK CRISTÓBAL OÑATE GONZÁLEZ

Ensenada, Baja California, México, abril de 2008.

RESUMEN de la tesis de **Erick Cristóbal Oñate González**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en Ecología Marina. Ensenada, Baja California, México. Abril 2008.

DESCRIPCIÓN DE LOS MOVIMIENTOS DEL TIBURÓN AZUL (*Prionace glauca*) USANDO TELEMETRÍA SATELITAL

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Director

A finales de enero de 2006, en aguas de Baja California Sur, se marcaron nueve tiburones azules (*Prionace glauca*) con marcas del tipo SPOT, las cuales envían información vía satélite de la posición del organismo para estudiar sus movimientos horizontales. Para estudiar sus movimientos verticales, cuatro de estos tiburones fueron también marcados con una marca tipo PAT, la cual registra profundidad, temperatura e intensidad de luz mientras se encuentra insertada al tiburón. Se observó una tendencia general de movimientos hacia el sur, excepto en el tiburón más grande (una hembra de 230cm de longitud total) que permaneció alrededor de la zona de marcaje, posiblemente por un comportamiento de segregación sexual reconocido en los tiburones azules. El movimiento con tendencia al sur puede estar relacionado con el movimiento estacional de las masas de agua frías que se desplazan al sur en los meses de invierno y primavera. Verticalmente se observó una preferencia de los tiburones por profundidades de 10 a 50m y profundidades de menos de 5m, sin importar la latitud donde estuvieron o la tendencia de sus movimientos horizontales. A diferencia de lo que se ha reportado, no se observó ningún desplazamiento vertical de los tiburones relacionado con la temperatura, sino que las temperaturas registradas dependieron de su variación en la columna de agua y la latitud donde se encontraba el tiburón. Con base en un registro detallado de un tiburón, se encontró que la profundidad de sus inmersiones disminuyó cuando el mínimo de oxígeno disuelto en el agua se encontraba más somero, permitiendo inferir que el nivel de oxígeno influencia la profundidad de sus inmersiones. Asimismo, se observó un cambio diurno en sus movimientos verticales, ya que al principio del seguimiento las inmersiones más profundas fueron en horas de día, mientras que al final del seguimiento las inmersiones más profundas fueron en la noche. Este cambio de comportamiento puede estar relacionado con la migración vertical nocturna a la superficie de los cefalópodos, principal presa de *Prionace glauca*. Los resultados de este estudio sugieren que los movimientos y comportamiento del tiburón azul, *Prionace glauca*, pueden estar relacionados con el comportamiento de sus presas y así como con la profundidad del mínimo de oxígeno en la columna de agua.

Palabras clave: *Prionace glauca*, telemetría satelital, mínimo de oxígeno

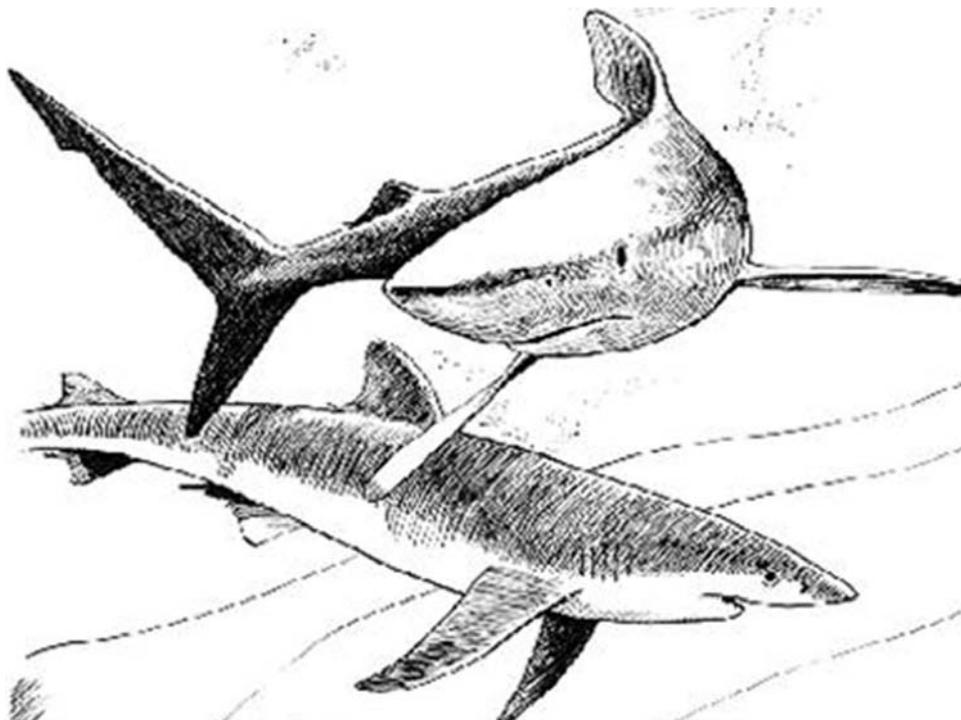
ABSTRACT of the thesis presented by **Erick Cristóbal Oñate González** as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, Mexico. April 2008.

MOVEMENT DESCRIPTION OF BLUE SHARK (*Prionace glauca*) USING SATELLITE TELEMETRY

Nine blue sharks were tagged with SPOT and PAT tags off the coast of Baja California Sur on the end of January 2006. Four of these sharks were double tagged. SPOT tags transmitted geographic location, while PAT tags gathered information about the vertical movements of the sharks. We observed a general trend of southward movements, except on the biggest shark (230cm TL female) that remained around the tagging area. This difference in behavior could be evidence of sexual segregation known in blue shark. Southward movement can be related with the seasonal movement of cold water masses that move southward during winter and spring along the California and Baja California Peninsula west coast. With the vertical movement analysis we observed a depth preference for depths between 10 to 50m and less than 5m, disregarding the horizontal distribution differences observed for all sharks. During this study we did not observe any vertical movement of the sharks related to environmental temperature as has been observed in previous reports; yet the recorded temperature depended mainly on the latitude where shark was, and the temperature depth profile at the location. Based on one archival record we found that the vertical incursion depth decreased when de minimum dissolved oxygen was shallower, thus letting us propose that the oxygen level influences the blue shark's vertical incursion depth. Also, we observed a change in their vertical incursions were observed in one region deeper dives observed at day-hours, and in other region the deep vertical incursions were at night-hours. This behavioral change could be related with the vertical nocturnal migration to the surface of the cephalopods, main prey of the blue sharks. We suggest that the movements and behavior of the blue shark, *Prionace glauca*, could be related to the prey behavior and the depth of the minimum oxygen level in the water column.

Keywords: *Prionace glauca*, satellite telemetry, minimum oxygen

Dedicatoria



Para ti que siempre estás conmigo y me ayudas a cumplir mis sueños. Gracias.

Para ustedes Yolotzin y Enoc, porque me han dado un motivo más para luchar y porque espero servir en algún momento para que se puedan divertir y confiar. LOS AMO CON TODO MI CORAZÓN!!!!

Para ti nena hermosa, por haber compartido esta etapa de mi vida, por tu amor y apoyo. Porque eres una parte MUY importante en mi vida, por ser mi novia, mi pareja, mi amiga, mi confidente, mi compañera. Te amo con todo mi corazón.

Agradecimientos

A mi papa y mi mama, *Enrique y Mary*, porque siempre me han apoyado en las decisiones que he tomado, incluso si estas me llevan lejos de ustedes, lo cual supongo que es lo más difícil que les ha tocado soportar. Gracias mis benditos y amados padres por existir.

A mi hermana *Miriam*, que me has enseñado el verdadero significado de luchar para salir adelante bajo cualquier circunstancia. Gracias por darme el mejor regalo que he tenido en toda mi vida: mi hermosa sobrinita *Yolotzin*, "La Fiburoncina".

A *Perita, Paty y Mony*, porque siempre han estado conmigo y siempre me han apoyado. Por ser mi familia y nunca cesar en su apoyo hacia mí. Gracias por darme el otro mejor regalo que tengo, *Enoc*, "El Chicky".

A *Arturito y Juanito*, porque siempre me han recibido con mucho cariño y porque se que siempre están pendientes de mí.

A *Nancy*, porque SI eres parte de mi familia, porque has estado conmigo en todos los momentos de esta etapa, difíciles, inciertos, alegres... Gracias amor... Y disculpa mi falta de tacto para cuidarte y por olvidar que las flores más queridas y más hermosas son las que merecen más atención y amor... Te amo.

A toda mi familia y amigos que dejó en la Ciudad de México, estado de México, Morelia, Querétaro, Toluca, Canadá (y demás lugares) y que me ha costado acostumbrarme a estar sin ustedes, aunque siempre están conmigo en mi corazón.

Al *Lai, Javo* ("mi amigo imaginario") por facilitarme mi salida del hogar y ayudarme a encontrar casa y perderle el miedo al cambio.

A mi familia ensenadense, *Amparo y Rocío*, por recibirme en su hogar sus corazones sin que fuera su obligación. Gracias por todo.

Al *Doc, Oscar Sosa Nishizaki*, por aceptarme en el laboratorio, por guiarme en todos mis estudios de la maestría, por todo el apoyo desde que llegué, por convertirse en un amigo.

Al *M. en C. Vicente Ferreira Bartrina*, por esas buenas discusiones que no eran discusiones, por ser esa persona inteligente y viajante que llevó a que pudieramos descubrir la parte más importante de esta tesis y por todos tus consejos.

Al *Dr. Roger Sean Cudney Bueno*, por pertenecer a este comité y sus valiosas colaboraciones, así como ayudarme a apresurarme en la obtención del grado.

To *Dr. Suzanne Kohin and Dr. Heidi Dewar from Southwest Fisheries Science Center (NOAA)* for their support and advice in this new technology for me: the tags and the analysis.

Al *M. en C. Alfonso Medellín Ortiz*, Ponchito, porque si no hubiera sido por ti, no habría podido hacer nada de tesis, gracias por la paciencia y el compartir tus conocimientos, así como la amistad y la invitación para el siguiente (y los que vengan) proyecto. Infinitamente, gracias.

A la banda tiburonoloca, *Micks, Omar, Luis*, por esas buenas salidas de campo, esas pedas inspiradoras y por el gran equipo de trabajo que tendrá muchos y grandes logros.

A *Carmencita*, por todo el apoyo, ayuda y consejos.

A *Karis*, por todas esas buenas conversaciones y cigarrillos.

A la demás banda del laboratorio: *Kona, Leo, Santa, Francisco* y los que ya andan en otra parte continuando con sus carreras, *Juan e Iván*.

A mi *Compayito*, *Julio*, por haberme recibido en tu casa, por tanto tiempo compartido, por todos los momentos de relaxo, por todas las platicas... en fin, por ser mi amigo y convertirme en mi hermano.

A *Gemma*, por ser mi amiga, por esas platicas y cigarrillos tan sabrosos y esos momentos tan agradables y felices.

A mis amigos de generación *Mariana, Lucero, Ismael, Sandra, Melba, Juan Pablo, Yuriko, Gaby*, a los que no fueron de mi generación pero con los que tomé clase *Tiago, Jimena, Ruth, Mario*, y compartí pedas *Karits, Héctor, Francisco, Joño, Erica, Adal*, porque con todos ellos se formó un grupo tan ameno y risueño.

A *Jushiro*, por formar parte de la banda y por tu valioso apoyo en la elaboración y búsqueda de las imágenes satelitales.

A la Dra. Sharon Herzka por su enseñanza en la elaboración y presentación de la tesis, así como sus valiosas críticas que aportaron valiosas opiniones.

Al Dr. Ayayácatl Rocha por los consejos y amistad brindados.

Al Dr. Saúl Álvarez, por compartir su conocimiento en cuanto a la termoclina y capa de mezcla.

A los doctores Gilberto Gaxiola y Reginaldo Durazo por facilitarme la consulta de datos oceanográficos del proyecto IMECCOAL.

A todos los investigadores del CICESE por aportar su conocimiento en todas las clases que impartieron.

Al CICESE por permitirme la formación y conocer mucha gente valiosa.

A Dan Cartamil y Jeff Graham por contratarme para finalizar mi proceso de elaboración de tesis y permitirme entrar al equipo del proyecto en Baja California.

Al CONACYT por brindarme la boca con la cual pude tener sustento para realizar mi maestría.

Al proyecto JOPP por facilitar las marcas electrónicas utilizadas en este trabajo.

Contenido

I. Introducción	1
<i>I.1. Uso de marcas</i>	<i>3</i>
II. Objetivo general.....	7
<i>II.1. Objetivos particulares.....</i>	<i>7</i>
III. Materiales y Métodos.....	8
<i>III.1. Marcas del tipo SPOT.....</i>	<i>9</i>
<i>III.2. Marcas del tipo PAT.....</i>	<i>10</i>
<i>III.3. Información conjunta de las marcas tipo SPOT y PAT.....</i>	<i>12</i>
IV. Resultados.....	13
<i>IV.1. Información general</i>	<i>13</i>
<i>IV.2. Recorridos de los tiburones obtenidos de las marcas SPOT.....</i>	<i>14</i>
<i>IV.3. Información de los resúmenes de 24 y 12 hrs.....</i>	<i>18</i>
<i>IV.3.1. Tiburón 3</i>	<i>18</i>
<i>IV.3.2. Tiburón 6</i>	<i>23</i>
<i>IV.3.3. Tiburón 9</i>	<i>26</i>
<i>IV.4. Comparación de la información en forma de resumen</i>	<i>31</i>
<i>IV.5. Comparación por tallas</i>	<i>32</i>
<i>IV.6. Archivo Completo (Tiburón 8).....</i>	<i>33</i>
V. Discusión.....	45
<i>V.1. Dirección de los movimientos horizontales</i>	<i>45</i>
<i>V.2. Profundidad</i>	<i>50</i>
<i>V.3. Temperatura.....</i>	<i>50</i>
<i>V.4. Patrón “yo-yo”</i>	<i>52</i>
<i>V.5. Movimientos verticales asociados a las presas</i>	<i>54</i>
<i>V.6. Movimientos verticales en relación al mínimo de oxígeno.....</i>	<i>56</i>
VI. Conclusiones	59
VII. Literatura citada	60

Lista de figuras

Figura 1. Distribución del tiburón azul <i>Prionace glauca</i> (mostrada en gris; modificado de Compagno, 1984).....	1
Figura 2. Movimientos de tiburón azul (<i>Prionace glauca</i>) observados utilizando telemetría acústica. El eje de las “X” indica horas; las barras negras superiores indican horas de noche y las líneas horizontales son isotermas de 1°C. (Tomado de Carey y Sharold, 1990).....	5
Figura 3. Histogramas de frecuencia de profundidad. (A) Tiburón 3; (B) tiburón 6; (C) tiburón 8; (D) tiburón 9.	14
Figura 4. Trayectorias de los tiburones registradas por las marcas SPOT (puntos negros) en mapas de batimetría. A)Tiburón 1; B)Tiburón 2; C)Tiburón 3; D)Tiburón4; E)Tiburón5; F)Tiburón6; G)Tiburón7; H)Tiburón 8; I)Tiburón 9.	15
Figura 5. Imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (SST) tomadas del sensor MODIS-AQUA en promedio de 8 días para cada uno de los meses (Agosto-2005 a Mayo-2006). En los meses de Enero, Febrero y Marzo se muestran las trayectorias de los 9 tiburones (un color por cada tiburón); Las líneas punteadas muestran la trayectoria completa mientras que las líneas continuas son las trayectorias que se dieron en cada mes. Como se puede apreciar, la mayoría de los tiburones se movieron en el mes de febrero, mientras que unos cuantos se movieron en el mes de marzo.....	18
Figura 6. Histogramas de frecuencia de (A) profundidad y (B) temperatura obtenidos de la marca del tiburón 3.	19
Figura 7. Histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura en las dos zonas en las que se encontró el tiburón 3. Zona costera (A), y zona oceánica (B). Las letras (A y B) en los histogramas indican a la zona de trayectoria a la que pertenecen.	20
Figura 8. Histogramas de frecuencia de (A) profundidad y (B) temperatura del tiburón 3 en los 8 días restantes que duró la marca PAT grabando información	21
Figura 9. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial y (C) estructura de la columna de agua, registradas por la marca del tiburón 3. Las flechas indican el día en que el tiburón salió de la zona costera hacia la zona oceánica.	23
Figura 10. Histogramas de frecuencia para una parte de la trayectoria del tiburón 6 (delimitada con líneas blancas en el mapa). (B) Histograma de profundidad y (C) histograma de temperatura. Las barras claras muestran horas de día y las barras oscuras horas nocturnas. La trayectoria completa proviene de la marca SPOT.....	24
Figura 11. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial y (B) estructura de la columna de agua, registradas por la marca PAT del tiburón 6.....	25
Figura 12. Histogramas de frecuencias de profundidad (A) y temperatura (B) del tiburón 9.....	26
Figura 13. Histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura para los primeros 13 días (A) y los siguientes 10 (B) de movimientos del tiburón 9. Las letras (A y B) en los histogramas indican la parte de trayectoria a la que pertenecen. El recuadro con signos de interrogación representa la posible trayectoria que siguió el tiburón en los últimos 26 días en que la marca PAT registró información.....	28

Lista de figuras (continuación)

Figura 14. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) del tiburón 9 en los últimos 27 días de registro de la marca PAT.	29
Figura 15. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial y (C) estructura de la columna de agua, registradas por la marca del tiburón 9. Las flechas indican el día en que se recibió la primera señal de posición.	30
Figura 16. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) comparando resúmenes de marcas de tres tiburones.	31
Figura 17. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) comparando los tiburones grandes (tiburones 3 y 6) contra los tiburones chicos (tiburones 8 y 9).	33
Figura 18. Comportamiento general del tiburón 8 en toda su trayectoria registrada por la marca PAT. En azul se muestran las profundidades en las que se movió el tiburón y en rojo las temperaturas experimentadas. El 11-feb indica el momento en que el tiburón cambió de dirección.	34
Figura 19. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) obtenidos de la marca PAT del tiburón 8.	35
Figura 20. Histogramas de frecuencia día-noche de profundidad (A) y temperatura (B) del tiburón 8. Las barras blancas indican horas de día y las negras horas de noche.	36
Figura 21. Gráfica de movimientos del tiburón 8 del 29 de enero al 1 de marzo (48 horas en cada gráfica). En color azul se muestran las profundidades en las que estuvo, mientras que en rojo las temperaturas que experimentó. En recuadros grises se indican las horas de noche. La línea negra en la séptima gráfica indica el día en que cambió de dirección el tiburón (11-febrero).	37
Figura 22. Histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura en las dos etapas en la trayectoria del tiburón 8. (A) Histogramas registrados en la trayectoria hacia el suroeste; (B) Histogramas registrados en trayectoria este.	39
Figura 23. Histogramas de frecuencia día-noche de profundidad y temperatura en la trayectoria hacia el sur (A) y en la trayectoria este (B).	40
Figura 24. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial, y (C) estructura de la columna de agua, registradas por la marca del tiburón 8. Las flechas indican el día en que el tiburón cambió de trayectoria.	42
Figura 25. Mapa de la trayectoria del tiburón 8 (puntos negros) sobre imágenes de distribución del mínimo de oxígeno. Cada uno de los mapas es a distinta profundidad, siendo el primero a 0 m y los siguientes cada 10 m hasta 210 m de profundidad. En cada mapa (hasta 180 m), aparecen los puntos en donde a esa profundidad se encontró el tiburón.	43
Figura 26. Gráfica de inmersiones del tiburón 8 en todo su recorrido (líneas azules) junto con los niveles de oxígeno. En la fecha 11-feb el tiburón cambió su trayectoria. El mínimo de oxígeno está representado con línea negra punteada (1.39 ml l^{-1}).	44
Figura 27. Gráfica de las inmersiones del tiburón 8 y temperaturas a distintas profundidades. El 11-feb el tiburón cambió de dirección.	45

Lista de figuras (continuación)

- Figura 28.** Esquema de la dirección de la Corriente de California y la Contracorriente Norecuatorial (líneas continuas), así como las corrientes geostróficas que se generan en la superficie (línea punteada) en el área donde se llevó a cabo el marcaje y los movimientos de los tiburones azules. (Modificado de Lyle, *et al.*, 2000).....48
- Figura 29.** Gráficas de movimientos verticales de seis especies de tiburones. (A) *Carcharodon carcharias*; los recuadros oscuros indican horas de noche (tomado de (Weng, *et al.*, 2007). (B) *Isurus oxyrinchus*; los recuadros oscuros indican horas de noche (tomado de Sepulveda, *et al.*, 2004). (C) *Galeocerdo cuvier*; el recuadro gris indica las horas de noche y la zona oscura representa el fondo del océano (tomado de Holland, *et al.*, 2004). (D) *Somniosus microcephalus*; los recuadros grises indican horas de noche (modificado de Stokesbury, *et al.*, 2005). (E) *Alopias superciliosus*; las barras negras superiores indican las horas nocturnas (tomado de Nakano, *et al.*, 2003). (F) *Megachasma pelagios*; las líneas verticales indican las horas de la puesta y salida del sol (tomado de Nelson, *et al.*, 1997).....53
- Figura 30.** Distribución general en profundidad de los principales géneros de calamares. Las flechas indican el rango de distribución de cada género; los géneros subrayados son los encontrados en contenidos estomacales de *Prionace glauca* en aguas adyacentes a la Península de Baja California. (Modificado de Boyle y Rodhouse, 2005).....55

Lista de tablas

Tabla I. Número de tiburones marcados, longitud total (LT), sexo, tipo de marca, tiempo de funcionamiento en cada marca. “X” indica que tiburones llevaron marca del tipo PAT además de la marca SPOT; “Horas PAT” indica de cuántas horas fue el resumen diario obtenido.....	9
---	---

I. Introducción

El tiburón azul, *Prionace glauca*, pertenece al ecosistema pelágico siendo una de las especies de elasmobranchios más abundante debido a su distribución, alta fecundidad y aparente adaptabilidad a distintas condiciones oceanográficas. Se distribuye principalmente en áreas tropicales y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, comúnmente entre los 50°N y 50°S (Fig 1), aunque también se ha encontrado en latitudes mayores (Kohler, *et al.*, 2002; Mejuto y García-Cortés, 2005). En aguas tropicales, se le puede encontrar nadando en la superficie pero típicamente se encuentra a profundidades mayores de 50 m (Stevens y McLoughlin, 1991). En aguas templadas, los tiburones azules son capturados en la capa de mezcla y se ha documentado algunos registros en profundidades de hasta 654 m (Carey y Sharold, 1990).

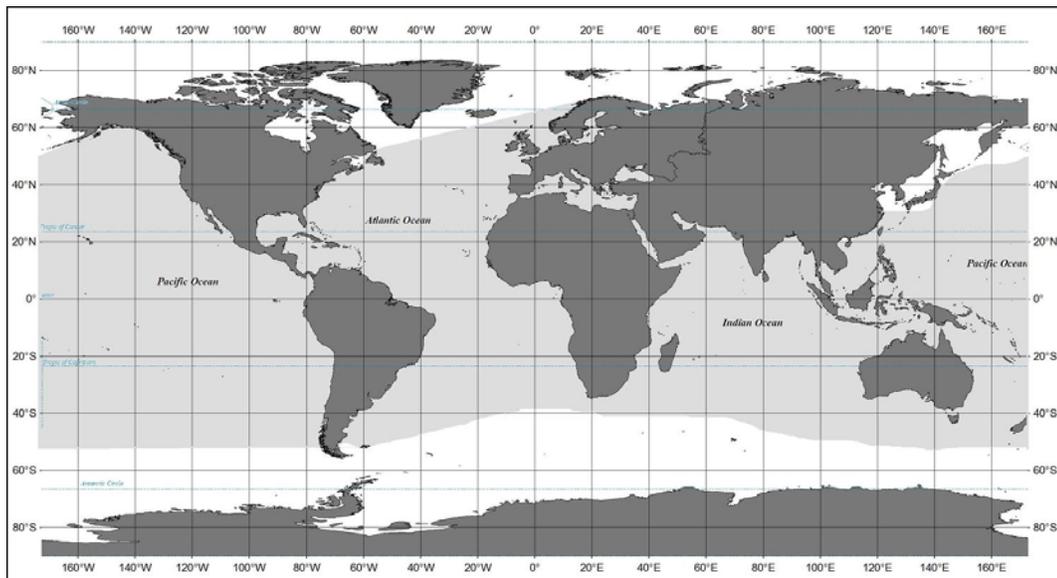


Figura 1. Distribución del tiburón azul *Prionace glauca* (mostrada en gris; modificado de Compagno, 1984).

El tiburón azul es una especie abundante tanto en aguas costeras como en aguas del océano abierto (Cailliet y Bedford, 1983; Hazin y Lessa, 2005). En el océano Pacífico Noreste habita aguas pelágicas y neríticas de 4°-37°N y de 104°-157°O, con preferencia por aguas con temperaturas de 14° a 27°C (Holts, *et al.*, 2001; Weng, *et al.*, 2005). Se alimenta principalmente de calamares y peces teleósteos, aunque algunos autores lo consideran un predador oportunista (Tricas, 1979; Vas, 1990; Estrada *et al.*, 2003; McCord y Campana, 2003).

En México, *Prionace glauca* es una de las especies importantes dentro de la pesca de tiburones oceánicos (Holts, *et al.*, 1998; Mendizábal y Oriza, *et al.*, 2001; Sosa-Nishizaki, *et al.*, 1993). No obstante, poco se sabe de su estado actual y la estructura poblacional en el Pacífico Noreste y se presume que existe un solo stock de tiburones azules (Bigelow *et al.*, 1999). Con base en las capturas de la flota palangrera mexicana en el océano Pacífico, se ha sugerido que esta especie realiza movimientos migratorios de norte a sur durante los meses de octubre y noviembre, y de sur a norte durante junio (Bigelow *et al.*, 1999; Mendizábal y Oriza *et al.*, 2001).

Se ha hipotetizado que las poblaciones de tiburón azul de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico realizan migraciones estacionales influenciadas por variaciones estacionales en la temperatura, condiciones reproductivas y disponibilidad de las presas, con períodos estacionales de segregación sexual (Kohler, *et al.*, 2002). Harvey (1989) mencionó que las migraciones estacionales están asociadas con cambios en la temperatura del agua y quizá por la abundancia de alimento. Describe que al aumentar la temperatura de las aguas oceánicas en el hemisferio norte, los tiburones se mueven hacia el norte y hacia la costa, con las hembras adultas precediendo a machos y hembras juveniles, mientras que los machos adultos se encuentran lejos de la costa. Por otro lado

menciona que los individuos inmaduros viven en las aguas cercanas a la costa mientras que los adultos se encuentran en aguas alejadas de la costa.

Según Carey y Scharold (1990), *Prionace glauca* se agrega en grandes cardúmenes, tienen movimientos lentos, pero son capaces de realizar arranques sorprendidos y veloces cuando están excitados (Compagno, 1984). Se mueven en vertical en la columna de agua de forma similar a otros peces y tiburones pelágicos, y muestran traslape de nicho con peces espada (Tricas, 1979). La talla de madurez sexual es de 180 cm de longitud total (LT) en machos y 200 cm (LT) en hembras (Carrera-Fernández, 2004), alcanzando una talla máxima de 396 cm (LT) (Cailliet *et al.*, 1983); tienen un promedio de 82 crías, pero hay reporte de algunos individuos con hasta 135 crías en una camada (Cailliet y Bedford, 1983).

1.1. Uso de marcas

Para entender la ecología de los animales pelágicos migratorios es necesario conocer con detalle la biología, los movimientos y patrones del uso del hábitat (Teo, *et al.*, 2004) en el medio. Los programas de marcaje y recaptura se enfocan en investigar información sobre conducta, composición de especies, composición de tallas, razón de sexos, distribución espacial y temporal, delimitación de áreas de crianza y parto, distribución de los intervalos de madures, índices de abundancia relativa, y reconocimiento de individuos (Kohler y Turner, 2001).

Sin embargo, la tasa de retorno de las marcas está influenciada por factores tales como: mortalidad natural de los peces marcados, mortalidad inducida por el marcaje, las variaciones en la presión de pesca, cambios en la susceptibilidad de captura sobre el tiempo, identificación incorrecta de especies, registro incorrecto de datos de marcaje y

recaptura, la separación o pérdida de la marca, y la dependencia a las pesquerías para la recuperación y obtención de información de la especie (Kohler y Turner, 2001). Además, el uso de este tipo de marcas no provee información concerniente al comportamiento ni a la extensión y dirección de los movimientos durante el período de libertad del organismo (Queiroz, *et al.*, 2005). Incluso, la mayoría de los tiburones oceánicos son organismos altamente móviles y con frecuencia se encuentran alejados de la costa, lo que dificulta los estudios de su ecología y comportamiento, y la mayoría de las veces se restringe su estudio a lo obtenido con datos de las flotas pesqueras.

Las marcas electrónicas se han utilizado en los tiburones: azul (*Prionace glauca*), mako (*Isurus oxyrinchus*), zorro (*Alopias vulpinus*), blanco (*Carcharodon carcharias*) y salmón (*Lamna ditropis*) para conocer sus movimientos y comportamiento y entender parte de la biología y ecología de las diferentes especies (Block, *et al.*, 2003). La actividad diaria y los niveles de movimiento de *P. glauca* en aguas de California fueron descritos por Sciarrotta y Nelson (1977) por medio de telemetría acústica, encontrando que es una especie nocturna, ya que aumentan sus movimientos horizontales, su velocidad de nado y la variabilidad en la dirección de nado en la noche. Asimismo, encontraron que responden a cambios en la distribución de sus presas, variando su distribución con respecto a la costa de una forma estacional.

Con marcas del mismo tipo, Carey y Scharold (1990) siguieron el movimiento de 22 tiburones azules en George's Bank y Cabo Hateras en el Atlántico. El seguimiento más largo fue de 136 horas y encontraron que *P. glauca* realiza excursiones verticales entre la superficie del mar hasta grandes profundidades (600 m fue la máxima detectada en un tiburón). Estos movimientos se repitieron varias veces en el día (similar a lo encontrado por Landesman en la Isla Santa Catalina en 1984), siendo en el día cuando

se registraron las mayores profundidades, y rompiendo el espejo de agua con su aleta dorsal frecuentemente (Fig 2). Por otro lado, la mayoría de los tiburones se movió hacia el sur a partir del punto donde fueron marcados y durante varios días mantuvieron una dirección constante en su recorrido tanto de día como de noche.

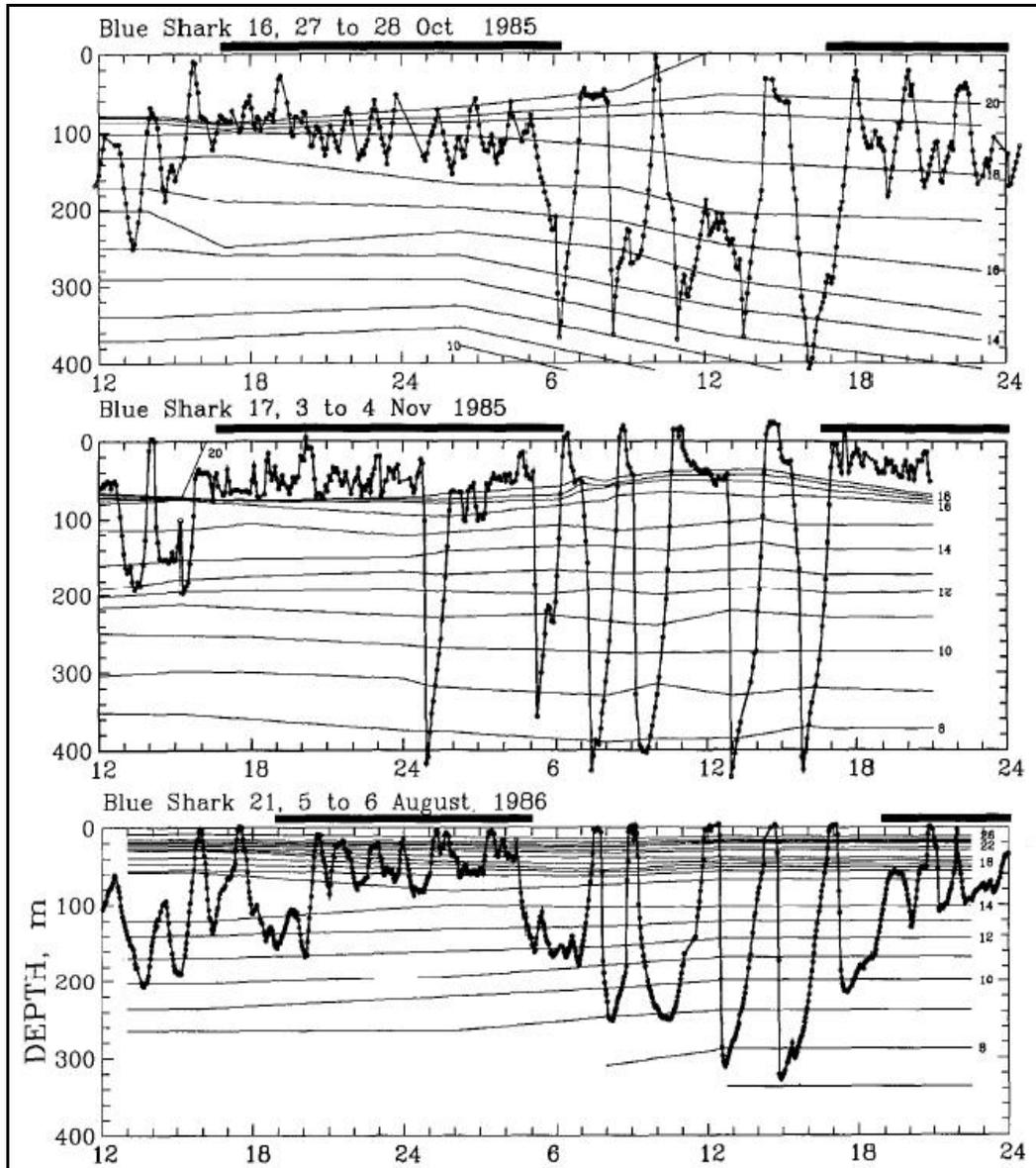


Figura 2. Movimientos de tiburón azul (*Prionace glauca*) observados utilizando telemetría acústica. El eje de las "X" indica horas; las barras negras superiores indican horas de noche y las líneas horizontales son isotermas de 1°C. (Tomado de Carey y Sharold, 1990).

Con estudios de los movimientos de tiburón azul utilizando marcas electrónicas se ha inferido que la temperatura es un factor principal que influye en sus movimientos, tanto verticales como horizontales (Carey y Scharold, 1990; Klimley *et al.*, 2002; Weng, *et al.*, 2005). Sin embargo, no se han realizado estudios de telemetría satelital que incluyan información oceanográfica para buscar alguna relación de los movimientos del tiburón azul con otros factores, como es el caso del oxígeno, el cual puede ser limitante para los tiburones en sus movimientos verticales, tal y como lo encontraron Prince y Goodyear (2006) estudiando los movimientos verticales de otros pelágicos (atunes y picudos) relacionándolos con el mínimo de oxígeno (1.39ml l^{-1} de oxígeno disuelto; Kinsey y Kinsey, 1967) en el océano Atlántico y en el océano Pacífico.

El programa “Marcaje de Pelágicos del Pacífico” (TOPP por sus siglas en inglés) utiliza marcas electrónicas para registrar, describir y transmitir los movimientos y comportamiento de organismos, tales como mamíferos, aves, calamares y tiburones, en el Pacífico Norte. De esta manera se ha logrado entender los movimientos y agregaciones de algunas especies en su ambiente (Block, *et al.*, 2003). Las especies estudiadas en el programa TOPP han sido seleccionadas de acuerdo a dos aspectos principales: 1) especies que se encuentran en niveles tróficos superiores, y 2) especies que por su comportamiento, facilitan estudiar zonas de agregación oceánicas. Las especies de tiburón de interés en este programa son: el tiburón azul (*Prionace glauca*), el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), el tiburón mako (*Isurus oxyrinchus*), el tiburón salmón (*Lamna ditropis*) y el tiburón zorro (*Alopias vulpinus*) (Block, *et al.*, 2003).

Se conoce poco acerca de los movimientos y distribución del tiburón azul en aguas del Pacífico mexicano; este conocimiento ha sido generado a través de programas con marcas convencionales y a través de los resultados de estudios internacionales donde los tiburones fueron marcados en otros lugares y se movieron hacia aguas mexicanas.

Este es el primer trabajo de descripción de los movimientos horizontales y verticales de tiburón azul marcado en aguas del Pacífico mexicano. Así mismo, es el primer trabajo que incorpora información acerca del oxígeno disuelto en el medio con respecto a los movimientos verticales del tiburón azul en la columna de agua.

II. Objetivo general

Analizar los movimientos horizontales y verticales del tiburón azul, *Prionace glauca*, marcado en aguas del oeste de Baja California Sur usando telemetría satelital

II.1. Objetivos particulares

Describir el recorrido de los tiburones azules a partir de datos obtenidos con marcas satelitales.

Describir los movimientos a profundidad y observar la presencia de patrones de inmersión en la actividad diurna y nocturna.

Describir si existen diferencias en los movimientos y patrones en diferentes etapas de los recorridos.

Relacionar los patrones de movimiento con características oceanográficas tales como temperatura, corrientes oceánicas y oxígeno, siendo el primer trabajo en que se relacionan los movimientos del tiburón azul con el mínimo de oxígeno disuelto.

III. Materiales y Métodos

La información obtenida fue de organismos marcados en los últimos tres días de enero de 2006 en aguas del noroeste de Baja California Sur, México a bordo de la embarcación pesquera “Yumano” registrada en el puerto de El Sauzal, Baja California. Las marcas utilizadas en este estudio fueron dos: marcas del tipo SPOT (marcas transmisoras de temperatura y posición real) que se utilizaron para conocer la posición de los individuos; y marcas del tipo PAT (marcas archivadoras con transmisión al liberarse) para conocer los movimientos verticales de cada individuo. Las marcas fueron proporcionadas por el programa de marcaje TOPP.

Se marcaron 13 tiburones de tamaño pequeño (<230 cm de LT) con marcas SPOT, a nueve de los cuales se les colocó además marcas del tipo PAT (Tabla I). Solo se obtuvo información de 9 tiburones de los 13 marcados (tiburones 1-9 en la tabla I), ya que las marcas restantes fallaron por razones desconocidas. Estos nueve tiburones de los que se obtuvo información, y con los que se realizaron los análisis descritos más adelante, estuvieron marcados con marcas SPOT, y de cuatro de ellos también se obtuvo información de las marcas PAT (tiburones 3, 6, 8 y 9).

Tabla I. Número de tiburones marcados, longitud total (LT), sexo, tipo de marca, tiempo de funcionamiento en cada marca. “Horas PAT” indica de cuántas horas fue el resumen diario obtenido; “X” indica que tiburones llevaron marca del tipo PAT además de la marca SPOT; “NO” indica las marcas de las que no se obtuvo información. Los tiburones de los que no se obtuvo información se indican en recuadro grises

Tiburón	LT (cm)	Sexo	con PAT	Días SPOT	Días PAT	Horas PAT
1	196	H		26		
2	177	M	X	35	NO	
3	197	H	X	30	38	24 (resumen)
4	194	H		41		
5	189	H		27		
6	230	H	X	48	33	12 (resumen)
7	188	M	X	49	NO	
8	176	M	X	33	32	Completo
9	176	H	X	24	50	24 (resumen)
10	185	M	X	NO	NO	
11	180	M	X	NO	NO	
12	178	M		NO		
13	191	H	X	NO	NO	

III.1. Marcas del tipo SPOT

Las marcas SPOT tienen la capacidad de transmitir la posición geográfica del tiburón, cada vez que ésta se encuentra fuera del agua. Se insertan en la aleta dorsal y tienen una precisión de ± 350 m (Block, *et al.*, 2003).

La posición geográfica de los nueve tiburones marcados con SPOT se obtuvo del archivo registrado por el satélite. Los datos fueron ordenados en el programa Excel®, y para visualizarlos en un mapa y describir la trayectoria de los tiburones se usó el programa computacional Google Earth®, así como el programa Ocean Data View (ODV), un programa computacional para la exploración interactiva y la presentación gráfica de datos oceanográficos, perfiles geo-referenciados, secuencias o datos de gradientes (Schlitzer, R. 2007. Ocean Data View, <http://odv.awi.de/>) para tener mapas de batimetría. Cabe resaltar que este tipo de marca se ve influenciada en la precisión de la geo-localización por factores como la nubosidad, el tiempo que la marca está sobre la

superficie del mar y que la señal esté en la trayectoria del satélite. Por esta razón, existen 6 niveles de confianza de cada dato de posición: nivel **3** (<135 m), nivel **2** (150-350 m), nivel **1** (350-1000 m), nivel **0** (>1000 m), y niveles **A** y **B** (más de 10 km). Se utilizó la información de posición en los seis niveles debido a la baja cantidad de datos registrados por las marcas (la mayor cantidad de días registrados fue de 49).

Utilizando los programas WAM® y WIM® se obtuvieron datos y mapas de temperatura superficial del mar (SST por sus siglas en inglés), con imágenes satelitales del sistema MODIS-AQUA. El programa WAM® toma varias imágenes (en este caso diarias por mes) haciendo un recorte de todas las imágenes en las coordenadas geográficas especificadas (30°N, 12°N, 116°W y 109°W, en este trabajo) y las une para tener una imagen de promedio mensual. El programa WIM® permite manejar la imagen resultante y obtener los estadísticos de cada variable (temperatura en este caso).

Los recorridos de los tiburones se integraron a las imágenes SST del mes de agosto de 2005 al mes de mayo de 2006 utilizando el programa MATLAB-7.0 para relacionar los movimientos horizontales de los tiburones con los desplazamientos de las masas de agua identificadas por las temperaturas superficiales.

III.2. Marcas del tipo PAT

Las marcas PAT combinan la tecnología de las marcas archivadoras y las satelitales. Graban información de la profundidad, temperatura del agua y luz ambiental mientras están ancladas a la base de la aleta dorsal del tiburón. La luz ambiental es utilizada para determinar la localización geográfica del tiburón relacionando la información de la fecha, la hora, la profundidad y un índice de atenuación de la luz. La información se puede obtener de dos formas: En la primera, cuando la marca se libera del organismo y

sale a la superficie (a un tiempo previamente programado), envía la información por medio del sistema de satélites Argos agrupada en resúmenes, los cuales son diarios y puede agruparse cada 24, 12, 8, 6 o 4hrs según se programe; esta información en resumen se obtuvo para los tiburones 3, 6 y 9. La segunda forma de obtener la información es recuperando la marca, con lo que se tiene acceso al registro completo de los datos; para el tiburón 8 se obtuvo un registro completo. Este tipo de marcas tiene una precisión de ± 0.5 m y $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (Wildlife Computer, 2005).

La información en resúmenes está agrupada en intervalos que fueron programados en la marca previo al marcaje. Dichos intervalos fueron: A) 12 intervalos de profundidad (<1, 1-5, 5-10, 10-50, 50-100, 100-150, 150-200, 200-250, 250-300, 300-500, 500-700 y 700-1000 m), aunque para analizar los datos se usaron los intervalos de “<5 m” (agrupación de la información del intervalo “<1 m” y el intervalo “1-5 m” en el intervalo “<5 m”) a “>250 m”, por la nula incursión de los tiburones en profundidades mayores; y B) 12 intervalos de la temperatura (<5, 5-8, 8-10, 10-12, 12-14, 14-16, 16-18, 18-20, 20-22, 22-24, 24-26 y $>26^{\circ}\text{C}$), usando la información a partir del intervalo “8-10°C”, ya que no se registró información en los intervalos “<5°C” y “5-8°C”.

En este estudio se trabajó con resúmenes de 24 hrs (tiburón 3 y tiburón 9) y de 12 horas (tiburón 6). Los datos recibidos en resumen fueron trabajados con el programa WC-AMP de Wildlife Computers®, con el cual se procesa la información de los archivos de tal modo que se pueden realizar histogramas de frecuencia por intervalos de profundidad y temperatura, se puede conocer máximos y mínimos, y estimar promedios.

Para encontrar si había diferencias en los patrones de comportamiento según la talla del organismo, se realizaron histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura

uniendo los datos de los tiburones 3 y 6 (más grandes) y de los tiburones 8 y 9 (más pequeños).

Para el registro completo (tiburón 8), se analizaron los movimientos del tiburón de manera diaria, cada dos días, por semana y por completo para observar la presencia de patrones de comportamiento en cuanto a las inmersiones y al ciclo circadiano (día-noche). También se hicieron histogramas de frecuencia en profundidades y temperaturas. Todos los histogramas de las marcas fueron realizados en el programa Excel® de Microsoft.

Así mismo, el recorrido completo se relacionó con mapas e imágenes de oxígeno disuelto a distintas profundidades que se obtuvieron de una recopilación de datos de 30 años de la base de datos WOD-05. Los movimientos verticales del tiburón 8 se analizaron con imágenes de oxígeno disuelto y temperatura obtenidas de la base de datos WOD-05 para el área de estudio y el año 2005.

Con los datos de las cuatro marcas, se obtuvieron perfiles de temperatura utilizando el programa ODV. Con la información de temperatura registrada por las marcas PAT de cada tiburón se obtuvo un perfil de temperatura, estratificación de la columna de agua, y SST.

III.3. Información conjunta de las marcas tipo SPOT y PAT

Se relacionó la información obtenida en ambas marcas, y los datos de temperatura y oxígeno, para inferir patrones en el comportamiento de los tiburones. Además, los resultados se relacionaron con información de estudios previos de tiburón azul, principalmente sobre aspectos de alimentación y comportamiento.

De los datos obtenidos con las marcas de los tiburones 3 y 9 se realizaron histogramas de frecuencias en trayectoria costera y en trayectoria oceánica. Los histogramas de frecuencia obtenidos con los datos del tiburón 8 se dividieron en dirección hacia el sur-oeste y en dirección hacia el este.

IV. Resultados

IV.1. Información general

Ocho tiburones de los nueve con que se obtuvo información de la marca del tipo SPOT mostraron una direccionalidad general hacia el sur, mientras que uno permaneció relativamente cercano al área donde fue marcado. Cabe resaltar que dicho tiburón fue la hembra más grande y madura marcada, con una longitud total de 230 cm; la diferencia en trayectoria mostrada por este tiburón puede ser explicada por la segregación en tallas que se ha encontrado en esta especie (Bigelow, *et al.*, 1999).

Los cuatro tiburones (tiburones 3, 6, 8 y 9) con marca del tipo PAT mostraron una mayor preferencia por profundidades de 10 a 50 m (> 40%), aunque también estuvieron con frecuencia (> 25%) en aguas superficiales de menos de 5 m de profundidad (Fig 3). El intervalo de temperatura en el que estuvieron la mayor parte del tiempo correspondió con la dirección de su trayectoria, siendo más cálido conforme los tiburones se movieron más hacia el sur y hacia el este.

La máxima profundidad alcanzada por los tiburones azules fue de 312 m (tiburón 3); la mínima temperatura registrada para un tiburón fue de 9.4°C (tiburón 6) mientras que la máxima temperatura registrada fue de 28.2°C (tiburón 9).

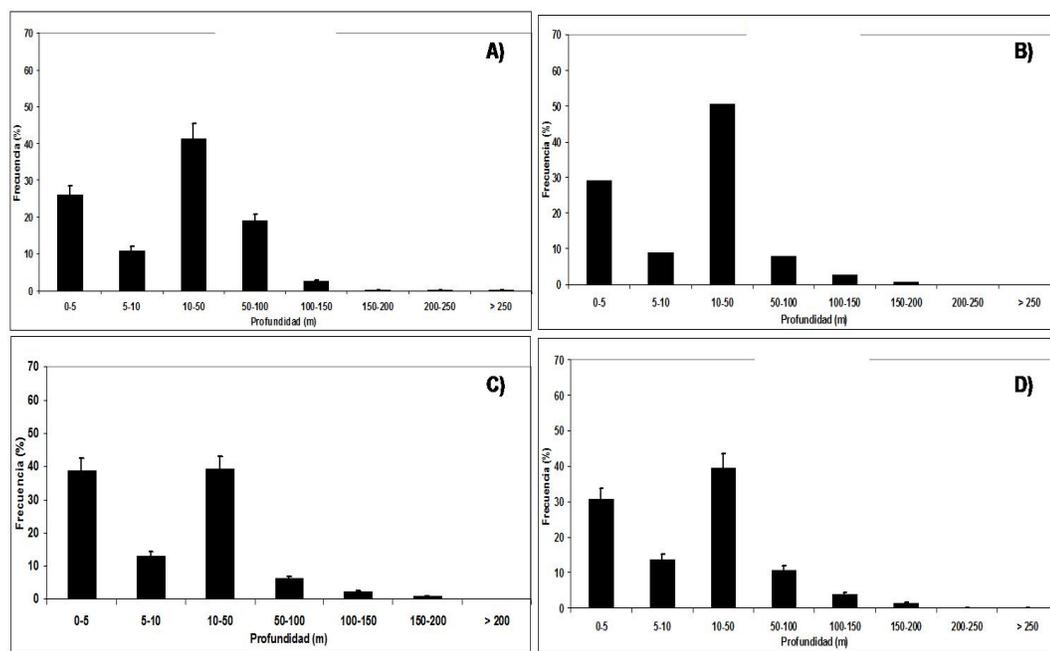


Figura 3. Histogramas de frecuencia de profundidad. (A) Tiburón 3; (B) tiburón 6; (C) tiburón 8; (D) tiburón 9.

IV.2. *Recorridos de los tiburones obtenidos de las marcas SPOT*

El tiburón 1 fue una hembra de 196 cm (LT) que tuvo un recorrido hacia el sur (Fig 4A). Dicha hembra fue marcada el 31 de enero de 2006 y la marca estuvo enviando señal por 26 días; desde el 3 de febrero (primer señal mandada). Su recorrido fue de 791.9 km, a una velocidad promedio de 0.50 ms^{-1} (± 0.05) y con una velocidad máxima de 1.42 ms^{-1} .

El tiburón 2 fue un macho de 177 cm (LT) que mostró un recorrido hacia el sur en su trayectoria (Fig 4B). Fue marcado el 29 de enero de 2006 y la marca en el organismo mandó señal por 35 días; recorrió 1,313 km con una velocidad promedio de 0.79 ms^{-1} (± 0.08) y una velocidad máxima de 2.73 ms^{-1} .

El tiburón 3 fue una hembra de 197 cm (LT) que se dirigió hacia la costa y posteriormente hacia el sur (Fig 4C). Se marcó el 30 de enero de 2006 y la marca SPOT

envió señal durante 30 días. Mantuvo una velocidad promedio de 0.69 ms^{-1} (± 0.05) alcanzando máximos de hasta 1.94 ms^{-1} , recorriendo un total de 1,174 km a partir del 5 de febrero cuando la marca mandó la primera señal.

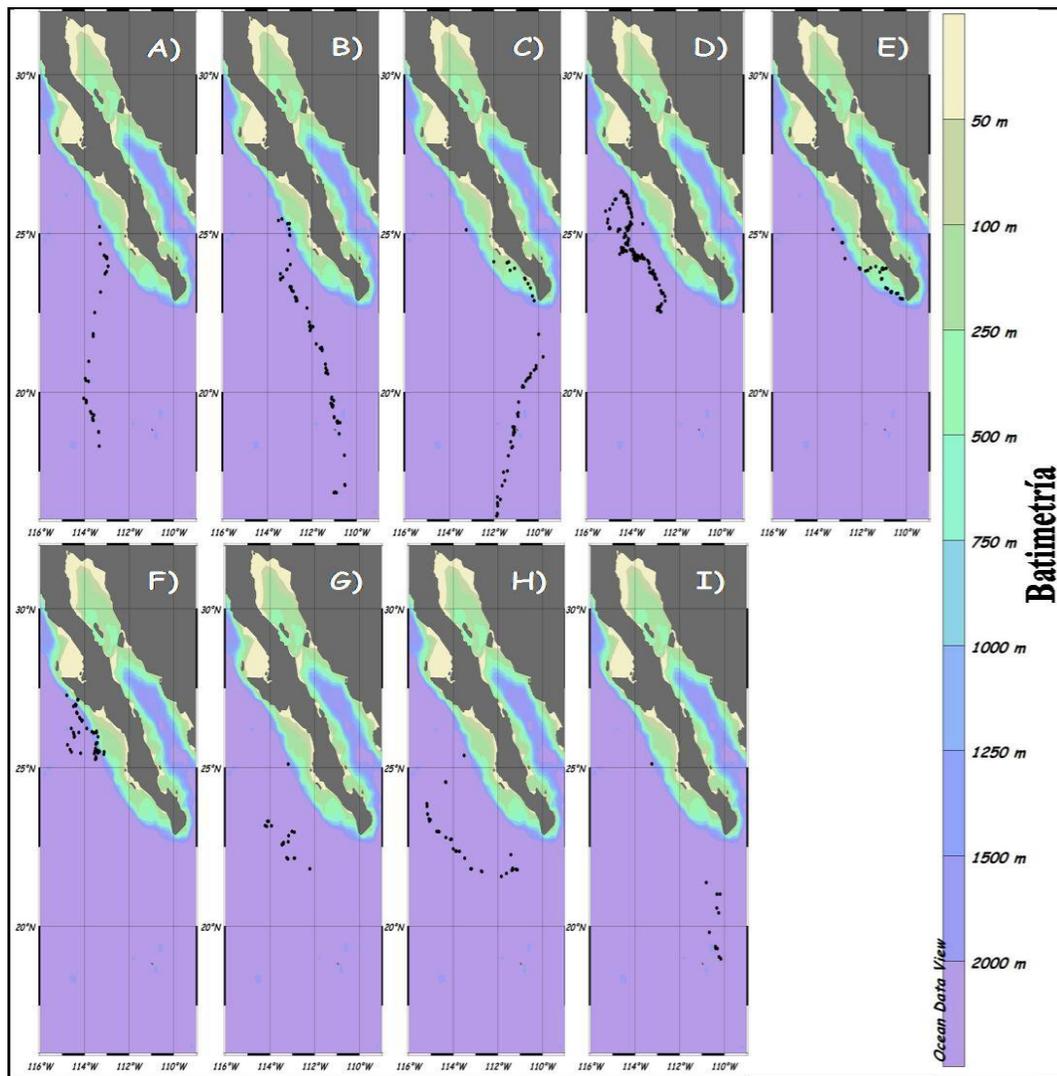


Figura 4. Trayectorias de los tiburones registradas por las marcas SPOT (puntos negros) en mapas de batimetría. A)Tiburón 1; B)Tiburón 2; C)Tiburón 3; D)Tiburón 4; E)Tiburón 5; F)Tiburón 6; G)Tiburón 7; H)Tiburón 8; I)Tiburón 9.

El tiburón 4 fue una hembra de 194 cm (LT) que tuvo una trayectoria hacia el oeste, después al norte y finalmente hacia el sur (Fig 4D). La marca duró 41 días en el tiburón y fue marcado el 29 de enero de 2006. Realizó un recorrido de 1,383.69 km manteniendo una velocidad promedio de 0.61 ms^{-1} (± 0.04) con una velocidad máxima de 2.76 ms^{-1} .

El tiburón 5 fue una hembra de 189 cm (LT), la cual mostró una dirección sur-este hacia la costa (Fig 4E). La marca envió señal por 27 días, siendo marcada el día 31 de enero de 2006. Realizó un recorrido de 547.4 km (desde el día 4 de febrero de 2006, fecha en que envió la primera señal) con una velocidad promedio de 0.66 ms^{-1} (± 0.14) con una máxima de 2.93 ms^{-1} .

El tiburón 6 fue el más grande, una hembra de 230 cm (LT). Dicha hembra fue marcada el 29 de enero de 2006 y la marca duró en el organismo 48 días, manteniéndose alrededor del área de marcaje (Fig 4F). Realizó un recorrido de 1,016 km manteniendo una velocidad promedio de 0.52 ms^{-1} (± 0.06) y alcanzando velocidades máximas de 2.93 ms^{-1} .

El tiburón 7 fue una hembra de 188 cm (LT) que mantuvo una trayectoria hacia el sur-este (Fig 4G). La marca se mantuvo en el organismo durante 49 días (fue la marca que duró más tiempo). Esta hembra realizó un recorrido de 411.4 km (a partir del 19 de febrero de 2006), siendo marcada el 30 de enero de 2006, con una velocidad promedio de 0.23 ms^{-1} (± 0.03) y una velocidad máxima de 0.55 ms^{-1} .

El tiburón 8 fue un macho de 176 cm (LT) que tuvo una trayectoria hacia el sur y después hacia el este (Fig 4H). Dicho individuo se marcó el día 29 de enero de 2006 y mandó señal por 33 días. Su recorrido fue de 781.8 km a partir del 4 de febrero de 2006

(fecha en que mandó la primera señal) con velocidad promedio fue de 0.61 ms^{-1} (± 0.04) y una máxima de 2.76 ms^{-1} .

El tiburón 9 fue una hembra de 176 cm (LT) y mantuvo una dirección hacia el sur (Fig 4I). Esta hembra se marcó el día 30 de enero de 2006 y la marca mandó señal durante 24 días. Tuvo un recorrido de 352.1 km desde el 12 de febrero (fecha en que mandó la primera señal) con una velocidad promedio de 0.69 ms^{-1} (± 0.15) alcanzando una máxima de 1.78 ms^{-1} .

Al analizar imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (TSM), en un período de 5 meses antes y 5 meses después del marcaje, en la región donde los tiburones se movieron (Fig 5), se observa una relación entre las trayectorias hacia el sur detectadas en los tiburones y el movimiento de las masas de agua fría que se desplazan en la misma dirección principalmente en los meses de diciembre a mayo (temperatura de $12\text{-}18^\circ\text{C}$).

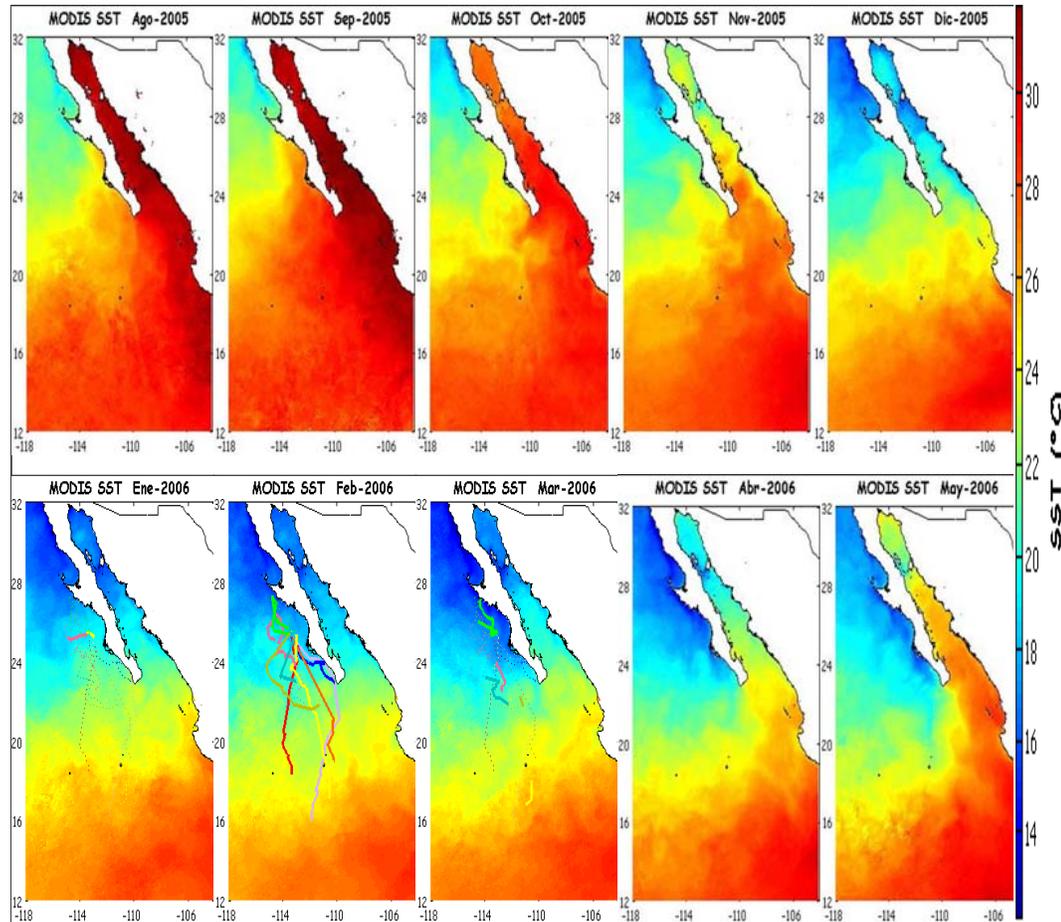


Figura 5. Imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (SST) tomadas del sensor MODIS-AQUA en promedio de 8 días para cada uno de los meses (agosto-2005 a mayo-2006). En los meses de enero, febrero y marzo se muestran las trayectorias de los 9 tiburones (un color por cada tiburón); Las líneas punteadas muestran la trayectoria completa mientras que las líneas continuas son las trayectorias que se dieron en cada mes. Como se puede apreciar, la mayoría de los tiburones se movieron en el mes de febrero, mientras que unos cuantos se movieron en el mes de marzo.

IV.3. Información de los resúmenes de 24 y 12 hrs

IV.3.1. Tiburón 3

Los histogramas de frecuencia muestran mayor preferencia por profundidades entre 10 y 50 m (41.2%), sin embargo también se registró un prolongado tiempo (25.9%) en aguas de menos de 5 m de profundidad (Fig 6A). Este tiburón alcanzó la mayor profundidad registrada en este estudio (312 m a una temperatura de 10.4°C). Se observó

una mayor preferencia por aguas entre 22° y 26°C (43.1%), aunque en general se movió en aguas con temperaturas superiores a 18°C (Fig 6B). En un día, el tiburón experimentó cambios de temperatura de hasta 15.6°C (de 11.6 a 27.2°C); sin embargo en promedio experimentó diferencias de temperatura de 9.9°C.

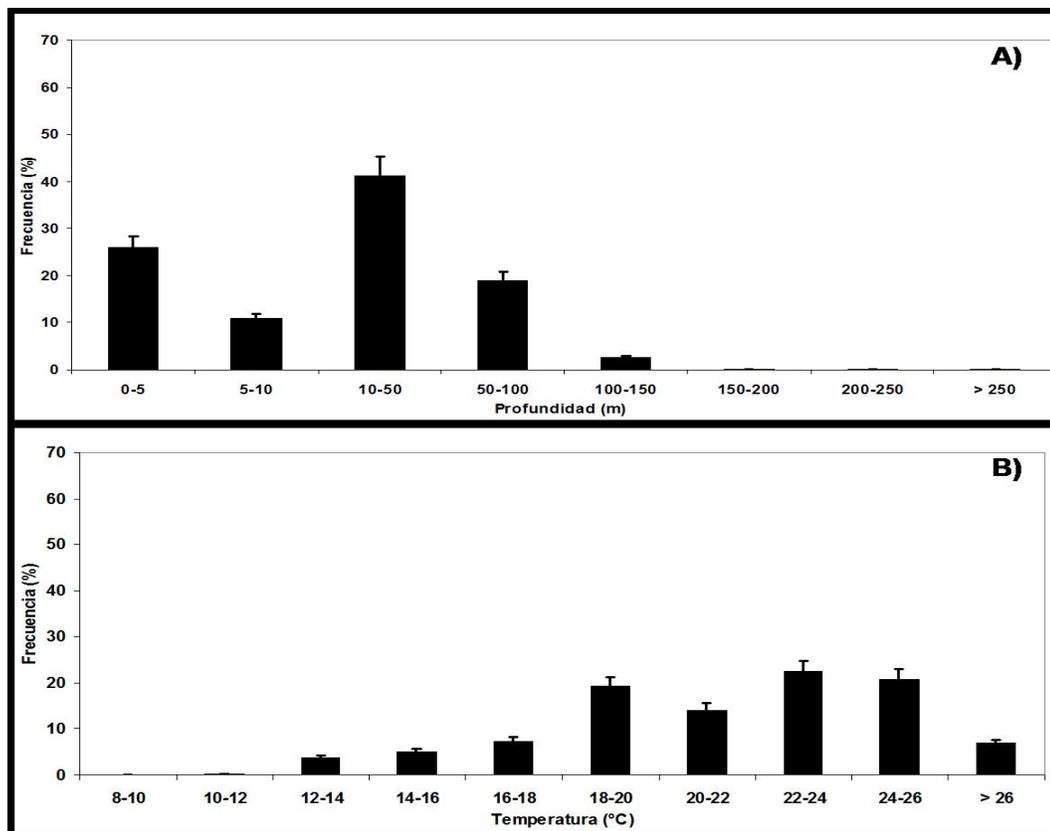


Figura 6. Histogramas de frecuencia de (A) profundidad y (B) temperatura obtenidos de la marca del tiburón 3.

La trayectoria observada en este tiburón (obtenida de la marca SPOT, Fig 4C) muestra dos zonas en las que el tiburón se movió: cercana a la costa (Fig 7A) y en aguas oceánicas (Fig 7B). Debido a esto, se realizaron histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura en cada zona. En la zona costera duró 14 días, con una

mayor frecuencia en aguas de 10 a 50 m de profundidad (52.5%), experimentando temperaturas de 18 a 20°C la mayor parte del tiempo (49.6%; Fig 7A). Alcanzó una profundidad máxima de 196 m a 12°C. La mayor temperatura que experimentó en esta zona fue de 23.2°C.

En los 15 días restantes la marca SPOT mandó señal en la zona oceánica, donde el tiburón estuvo a profundidades de 10 a 50 m con mayor frecuencia (39.5%) y a una temperatura de entre 22 y 24°C principalmente (48.7%; Fig 7B). En la zona oceánica, la mayor profundidad registrada fue de 312 m experimentando una temperatura mínima de 10.4°C y máxima de 26.4°C.

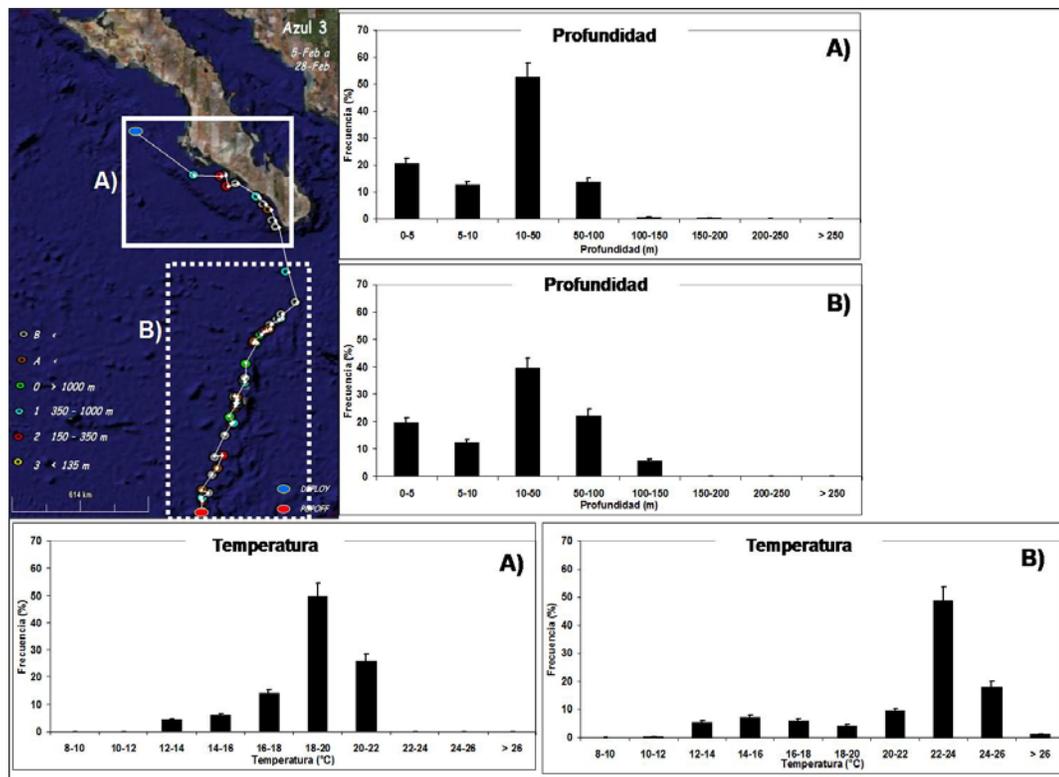


Figura 7. Histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura en las dos zonas en las que se encontró el tiburón 3. Zona costera (A), y zona oceánica (B). Las letras (A y B) en los histogramas indican a la zona de trayectoria a la que pertenecen.

Esta marca grabó información por 8 días más a diferencia de la marca SPOT (los primeros tres días de seguimiento la marca PAT no grabó información, por lo que se tiene información de esta marca del 1 de febrero al 7 de marzo; mientras que la marca SPOT dejó de enviar señal el 27 de febrero).

En estos últimos 8 días la marca PAT registró que el tiburón estuvo preferentemente (45.2%) en aguas de menos de 5 m de profundidad (fig 8A) con temperaturas preferentes de 24-26°C (54.1%; Fig 8B). Se registró una profundidad máxima de 224m. La temperatura máxima fue de 27.4°C y la mínima de 11.6°C.

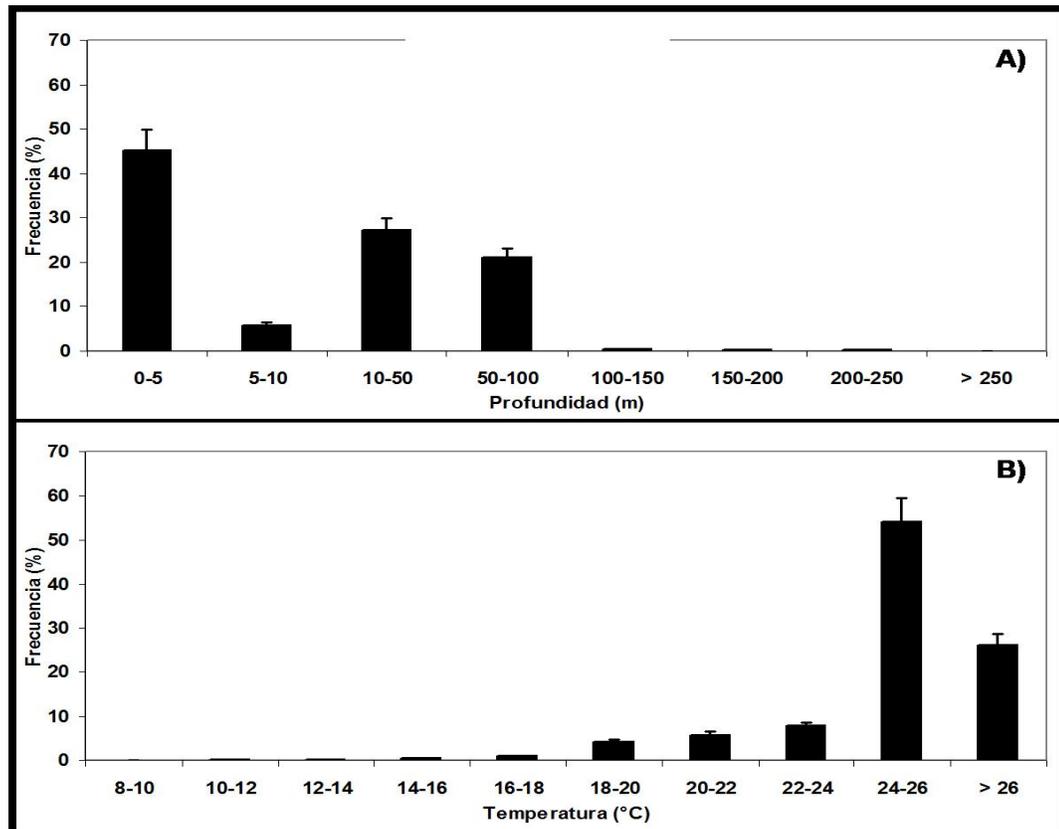


Figura 8. Histogramas de frecuencia de (A) profundidad y (B) temperatura del tiburón 3 en los 8 días restantes que duró la marca PAT grabando información

Analizando el perfil de temperatura se observó la estructura vertical de la temperatura en las aguas en las que el tiburón realizó sus movimientos (Fig 9A). El tiburón en principio se movió en aguas cuya temperatura fue relativamente fría (de 15° a 20°C, principalmente) y conforme fue avanzando el tiempo, viajó a aguas más cálidas (20 a 25°C), para finalmente entrar en aguas con temperaturas mayores a 25°C. Este perfil es coherente con la trayectoria seguida por el tiburón (Fig 4C) ya que se dirigió hacia el sur y en las imágenes satelitales se ve que el agua es más cálida al sur (Fig 2).

Además, se observó que en la primera parte del recorrido el tiburón realizó inmersiones menos profundas que en la última parte; en esta última parte, el agua cálida se extiende a mayor profundidad. Al final del recorrido disminuyeron las inmersiones y la temperatura por encima de 50 m de profundidad aumentó hasta cerca de 30°C.

La información enviada por la marca PAT permite observar cómo experimentó el tiburón la SST en todo su recorrido (Fig 9B). Dicha temperatura aumentó (18°C a 27°C, aprox.) conforme el tiburón se dirigió hacia la costa y luego hacia el sur (Fig 4C).

La estructura general de temperatura en la columna de agua mostró cambios de hasta 10°C conforme aumentó la profundidad. La temperatura desciende hasta cerca de 10°C cuando el tiburón estuvo a poco más de 300 m de profundidad (Fig 9C).

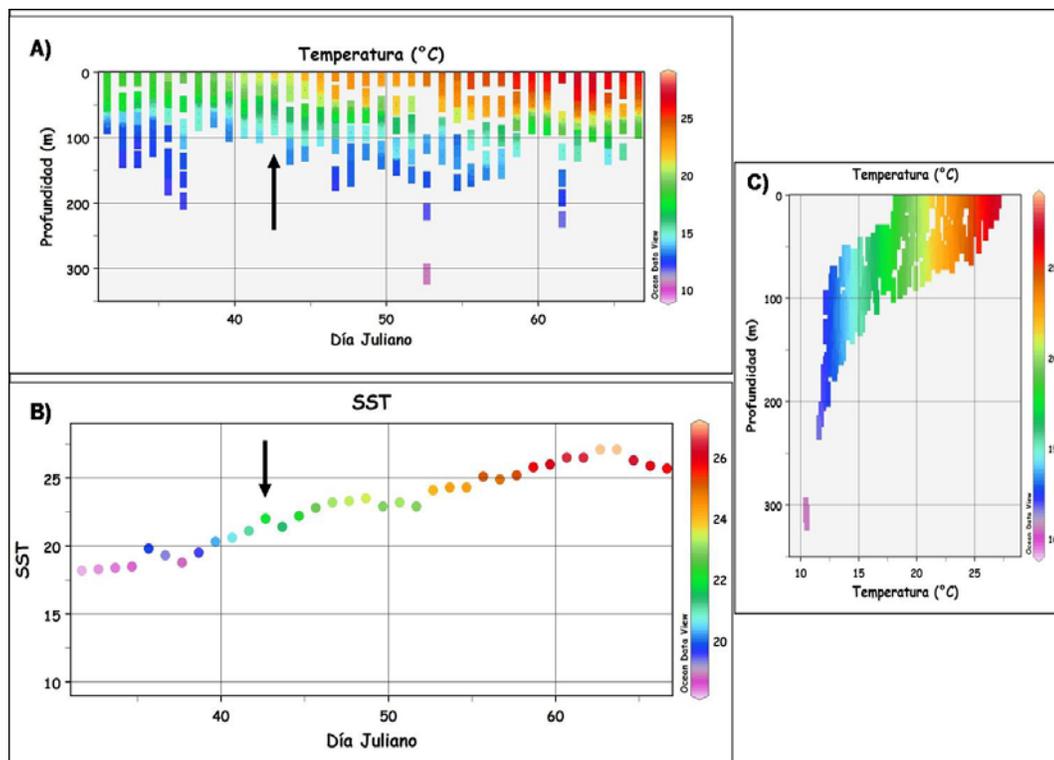


Figura 9. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial y (C) estructura de la columna de agua, registradas por la marca del tiburón 3. Las flechas indican el día en que el tiburón salió de la zona costera hacia la zona oceánica.

IV.3.2. Tiburón 6

La marca PAT del tiburón 6 (hembra de 230 cm LT) envió un resumen de 12 horas con el cual se lograron obtener histogramas de frecuencia diurnos y nocturnos (Fig 10). La marca PAT archivó información durante 33 días (menos de los 48 días de la marca SPOT), por lo que la información obtenida no corresponde a todo el recorrido hecho por el tiburón (Fig 10A). Durante las horas de día, el tiburón mostró mayor preferencia (70%) por profundidades de 10 a 50 m, mientras que en la noche fue de 0-5 m (36.7%) seguida de 10-50 m (33%; Fig 7B). La temperatura que experimentó la mayor parte del tiempo fue de 16 a 18°C (56%), tanto de día como de noche (Fig 10C).

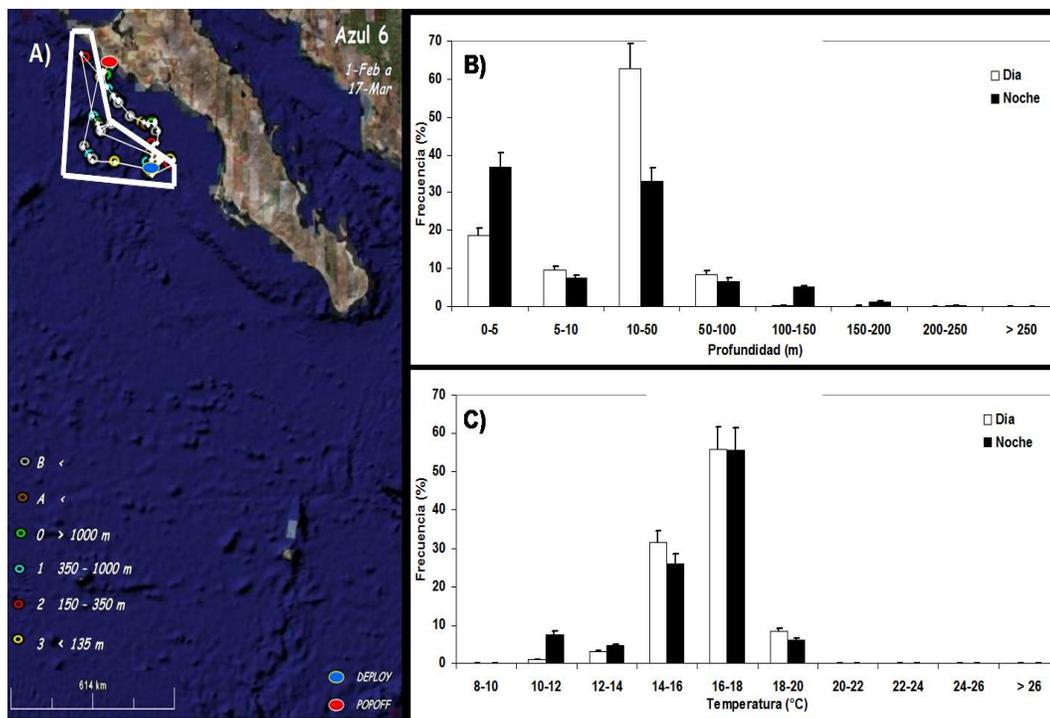


Figura 10. Histogramas de frecuencia para una parte de la trayectoria del tiburón 6 (delimitada con líneas blancas en el mapa). (B) Histograma de profundidad y (C) histograma de temperatura. Las barras claras muestran horas de día y las barras oscuras horas nocturnas. La trayectoria completa proviene de la marca SPOT.

La mayor profundidad en que estuvo el tiburón en el día fue de 300 m, mientras que en la noche fue de 220 m. La menor temperatura que experimentó en el día fue de 9.4°C y 9.8°C en la noche; las máximas fueron de 18.4°C en el día y 18.8°C en la noche. En un día, el cambio de temperatura máximo que experimentó el tiburón fue de 8.8°C para el día y 8.2°C para la noche.

El perfil de temperatura obtenido a partir de la marca PAT del tiburón 6 (Fig 11A) mostró que los primeros 10 días y últimos 10 en que la marca archivó información, el tiburón se movió en aguas de 15 a 20°C; los primeros 10 días hizo mayor número de inmersiones por debajo de 100 m de profundidad y en los últimos 10 días solo muestra una inmersión de hasta 300 m. Cabe resaltar que en los 10 días intermedios el tiburón

experimentó cambios de temperatura bruscos, ya que en los primeros metros de profundidad hay cambios de hasta 7°C . Además, la profundidad de las inmersiones fue disminuyendo conforme se enfriaba la columna de agua.

La temperatura superficial registrada por la marca varió de aproximadamente 15.5°C a 18.5°C (Fig 11B). Los primeros 10 días el individuo se movió en aguas más cálidas que los restantes días, manteniéndose sobre 18°C para después experimentar temperaturas variables, pero menores a 18°C . Además, la información archivada por la marca muestra que la columna de agua fue de temperaturas frías menores a 18°C desde la superficie y disminuyendo rápidamente conforme aumentó la profundidad (Fig 11C).

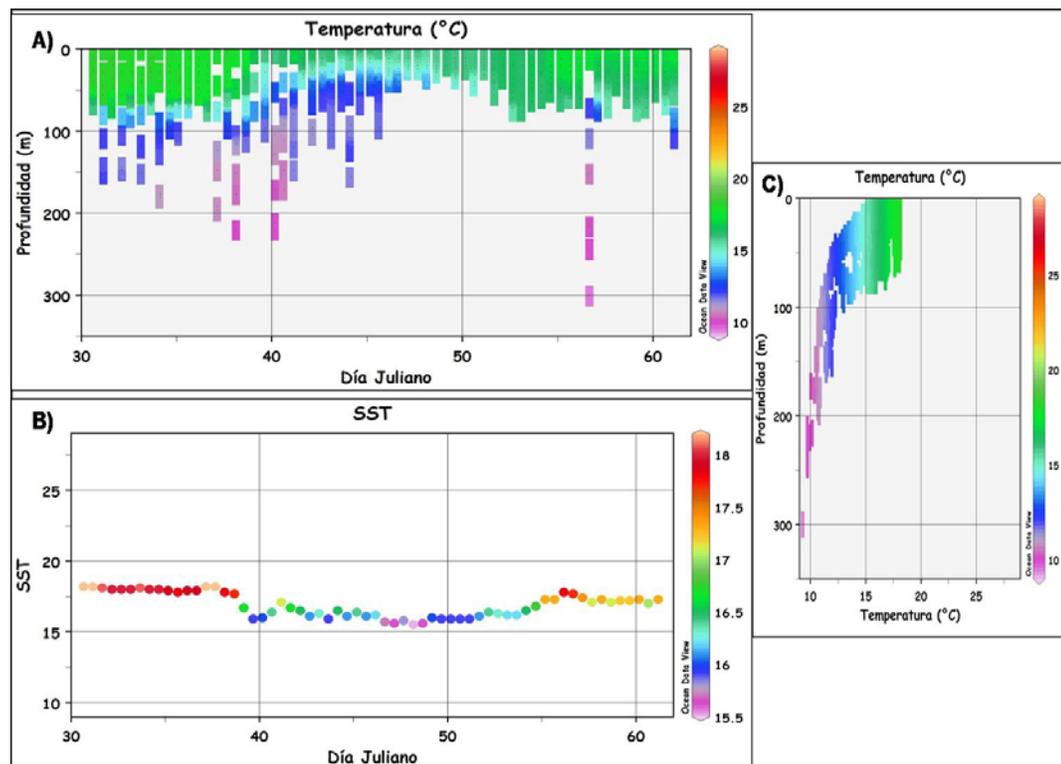


Figura 11. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial y (C) estructura de la columna de agua, registradas por la marca PAT del tiburón 6.

IV.3.3. Tiburón 9

La marca PAT del tiburón 9 (hembra 179 cm LT) archivó información en resúmenes de 24 hrs durante 50 días (25 días más que la marca SPOT). En estos 50 días el tiburón se movió por más tiempo a profundidades de 10 a 50 m (39.4%) y con menor frecuencia (30.6%) en aguas superficiales de menos de 5 m (Fig 12A). Alcanzó profundidades de hasta 288 m y experimentó mínimos de temperatura de 10.8°C y máximos de 28.2°C, sin embargo mostró mayor preferencia (45.5%) por temperaturas de 22 a 26°C (Fig 12B). En todo su recorrido, experimentó cambios de temperatura de hasta 15°C diariamente.

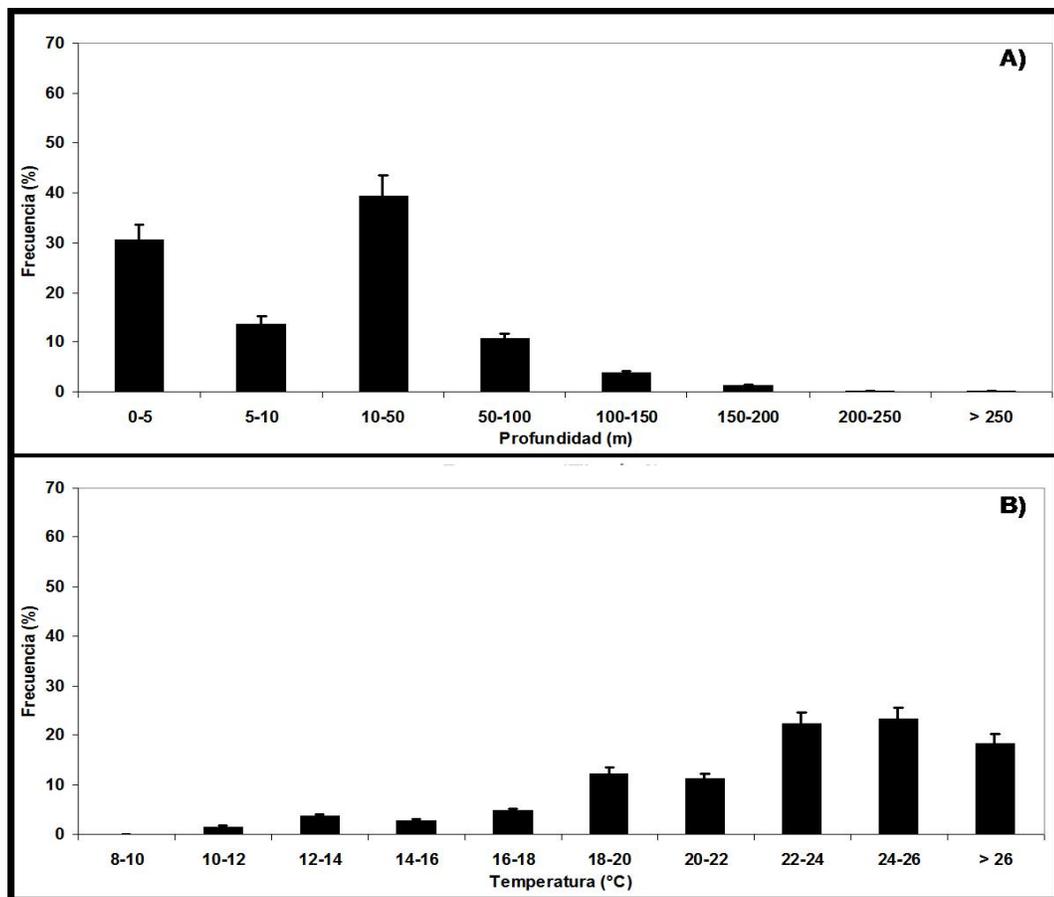


Figura 12. Histogramas de frecuencias de profundidad (A) y temperatura (B) del tiburón 9.

La posición de este tiburón en los primeros 13 días de su recorrido fue desconocida, ya que la marca SPOT no envió señal; esto debido posiblemente a que el tiburón no salió a la superficie. Durante 10 días a partir del 12 de febrero, se recibió señal de posición del tiburón. Es por esta razón que se realizaron histogramas separando los primeros 13 días y los siguientes 10 (Fig 13). Se realizaron también histogramas para los últimos 27 días que registró la marca PAT (Fig 14).

En los primeros 13 días de movimiento del tiburón (Fig 13A), se observó una mayor preferencia por profundidades entre 10 y 50 m (43.4%). Además se movió con menor frecuencia en aguas superiores a 5 m de profundidad (26.2%), experimentando temperaturas de 18 a 22°C preferentemente (72.2%). En este período alcanzó 244 m de profundidad máxima con temperaturas mínimas de hasta 10.8°C y un máximo de 24.4°C.

En los siguientes 10 días en que se observa una clara trayectoria hacia el sur (Fig 13B) el tiburón se movió principalmente entre los 10 y 50 m de profundidad (36.6%) así como en los primeros 5 m (26.2%). La temperatura que experimentó con mayor frecuencia fue entre 22° y 24°C (79.1%). En esta zona realizó inmersiones de hasta un máximo de 268 m a temperaturas de 10.8° a 25°C.

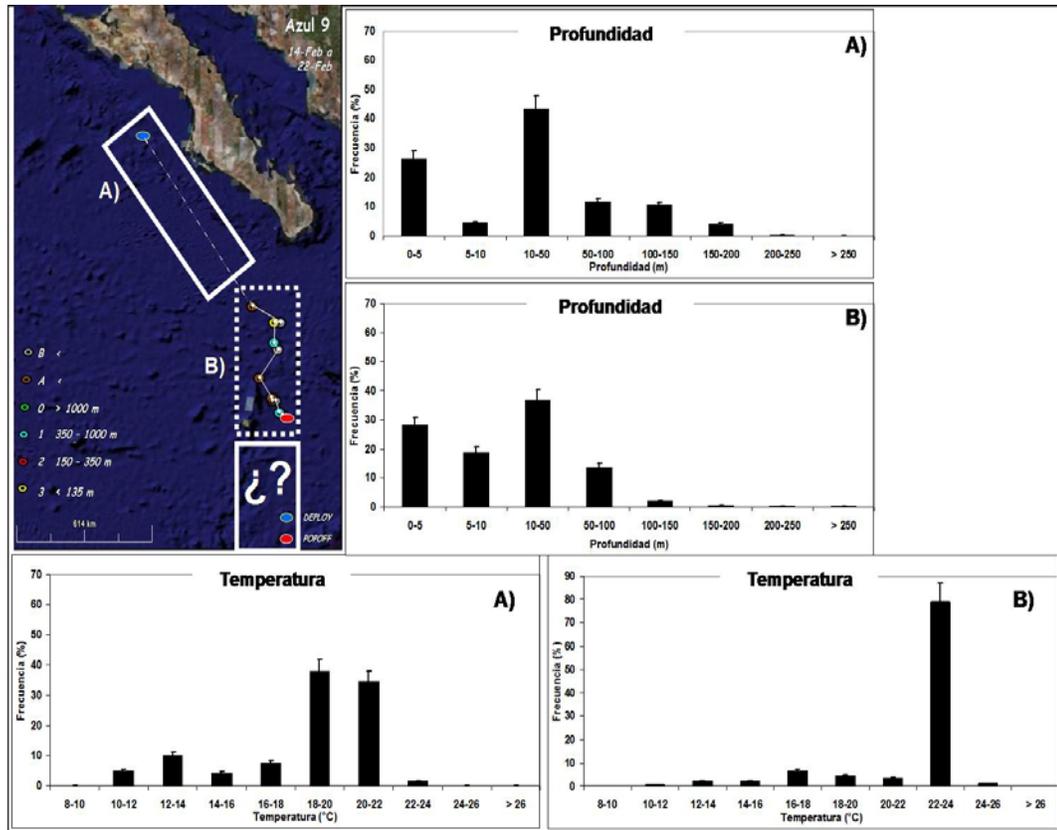


Figura 13. Histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura para los primeros 13 días (A) y los siguientes 10 (B) de movimientos del tiburón 9. Las letras (A y B) en los histogramas indican la parte de trayectoria a la que pertenecen. El recuadro con signos de interrogación representa la posible trayectoria que siguió el tiburón en los últimos 26 días en que la marca PAT registró información.

La información de los últimos 27 días registrada por la marca PAT indica que el tiburón se movió con mayor frecuencia a profundidades de 10 a 50 m (38.6%) y a menos de 5 m (38.6%; Fig 14A), alcanzando como máximo 288 m de profundidad. Mientras se movió en estas profundidades, experimentó temperaturas de 24°C hasta 28.2°C con mayor frecuencia (77.6%; Fig 14B); Sin embargo, también se registraron movimientos en aguas cuya temperatura mínima fue de hasta 10.8°C.

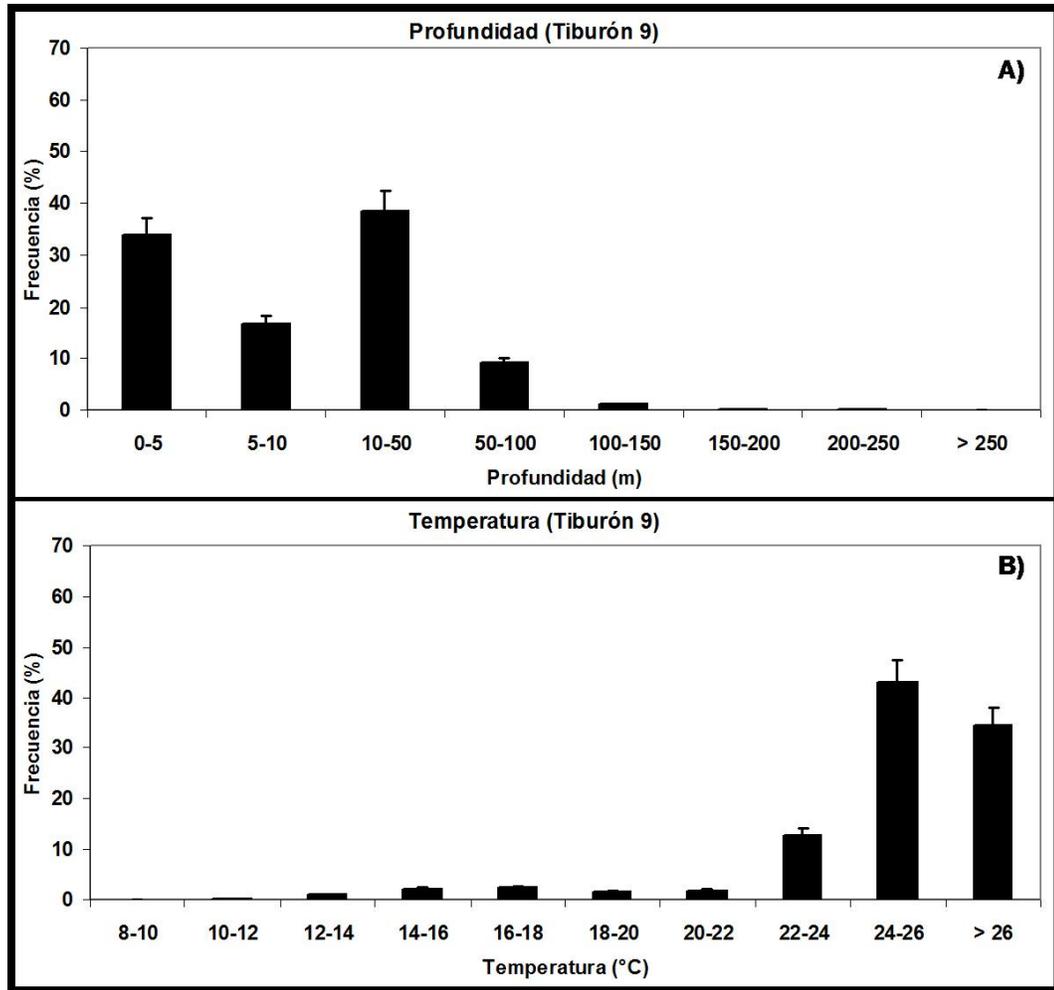


Figura 14. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) del tiburón 9 en los últimos 27 días de registro de la marca PAT.

Analizando los datos de temperatura obtenidos de la marca PAT del tiburón 9 se observaron temperaturas templadas en los primeros 10 días y conforme avanzó hacia el sur (Fig 4I), la marca registró aguas más cálidas que llegaron hasta cerca de 30°C (Fig 15A).

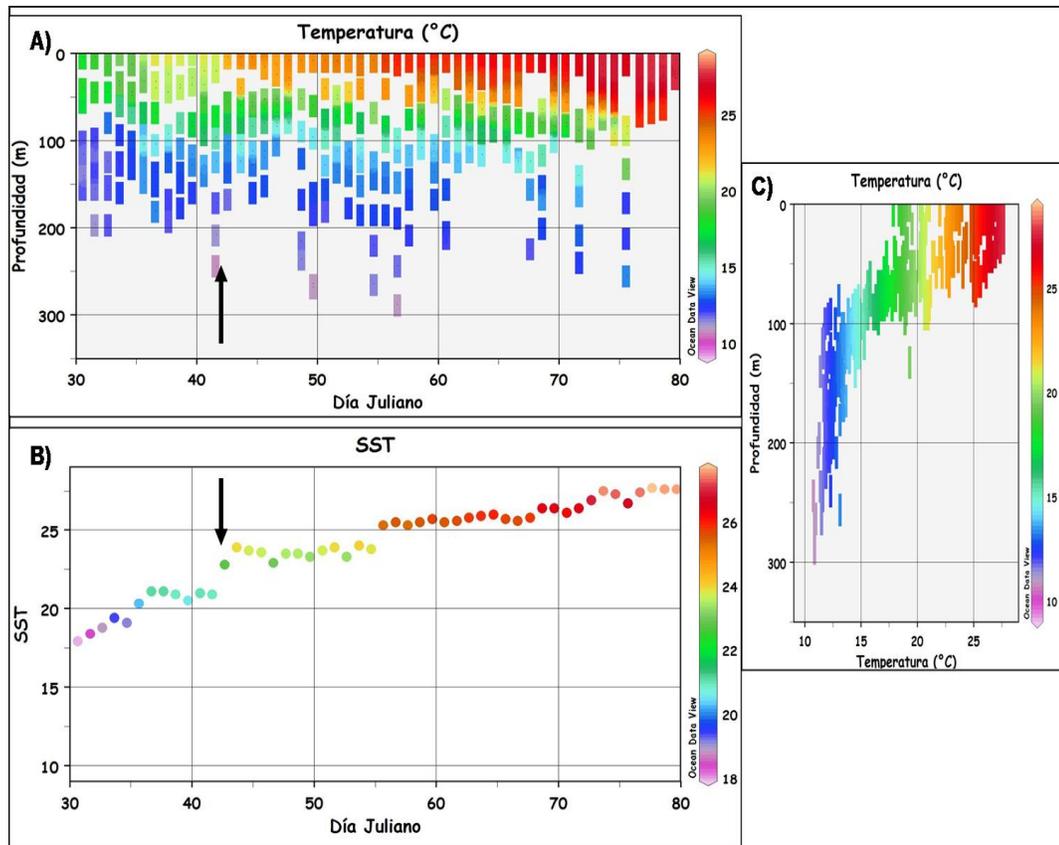


Figura 15. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial, y (D) estructura de la columna de agua, registradas por la marca del tiburón 9. Las flechas indican el día en que se recibió la primera señal de posición.

La temperatura superficial registrada por la marca del tiburón es la más cálida para todos los tiburones, registrando desde el inicio de su recorrido 16°C y alcanzando un máximo de hasta 28°C (Fig 15B), lo que concuerda con su trayectoria hacia el sur (Fig 4I), Dicho recorrido ocupó longitudes más hacia el este que el resto de los tiburones, lo que explicaría que la TSM fue más cálida (Fig 5).

La estructura de temperatura en la columna de agua (Fig 15C) indicó que en los primeros 80 m la temperatura tuvo altas variaciones, mismas que fueron disminuyendo hasta la profundidad de 288 m.

IV.4. Comparación de la información en forma de resumen

Para comparar los histogramas elaborados con los resúmenes obtenidos de las marcas de los tiburones 3, 6 y 9 se transformó la información de la marca del tiburón 6 a un resumen de 24 horas. Estos histogramas muestran que los tres tiburones se movieron con mayor frecuencia en profundidades de 10 a 50 m, así como en aguas superficiales no mayores a 5 m de profundidad (Fig 16A).

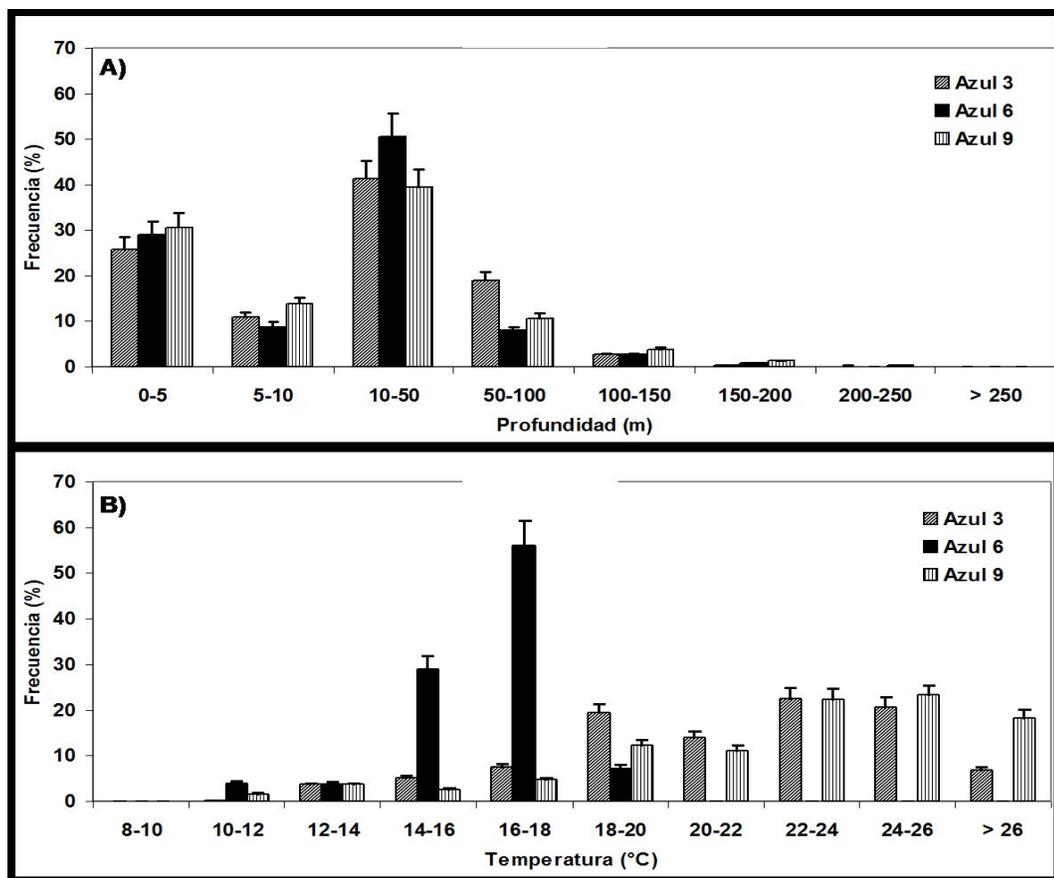


Figura 16. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) comparando resúmenes de marcas de tres tiburones.

Con respecto a la temperatura, el histograma muestra que los tiburones 3 y 9 (primera y tercera barras de cada intervalo) se movieron en aguas de temperaturas

semejantes, estando principalmente entre 22° y 26°C (Fig 16B). El tiburón 3 estuvo en aguas con temperaturas de 18°C hasta los 26°C frecuentemente, mientras que el tiburón 9 se movió con mayor frecuencia en aguas con temperaturas de 22 a 28.2°C. En contraste, el tiburón 6 (barra intermedia de cada intervalo) estuvo en aguas más frías con temperaturas de 16-18°C frecuentemente, experimentando como máximo 18.8°C en el agua que le rodeaba.

IV.5. Comparación por tallas

Para buscar la existencia de algún patrón en el comportamiento de los tiburones relacionados con su talla, se hicieron histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura para tiburones “grandes” (tiburones 3 y 6) y por otro lado para tiburones “chicos” (tiburones 8 y 9) (Fig 17). Ambos tipos de tiburones muestran una mayor preferencia por profundidades de 10 a 50 m, y en segundo lugar a menos de 5 m. Los tiburones chicos muestran ligeramente menor preferencia por aguas de 10 a 50 m y mayor preferencia por aguas superficiales de hasta 5 m, a diferencia de lo que se observa en tiburones grandes.

Los tiburones grandes muestran una mayor permanencia en aguas de 16° a 18°C, sin embargo, este resultado está influenciado por las distintas trayectorias, ya que el tiburón 6 se mantuvo en el norte y el tiburón 3 se dirigió hacia el sur. Los tiburones chicos muestran mayor permanencia en aguas de 14° a 16°C, seguidas de aguas mayores a 22°C.

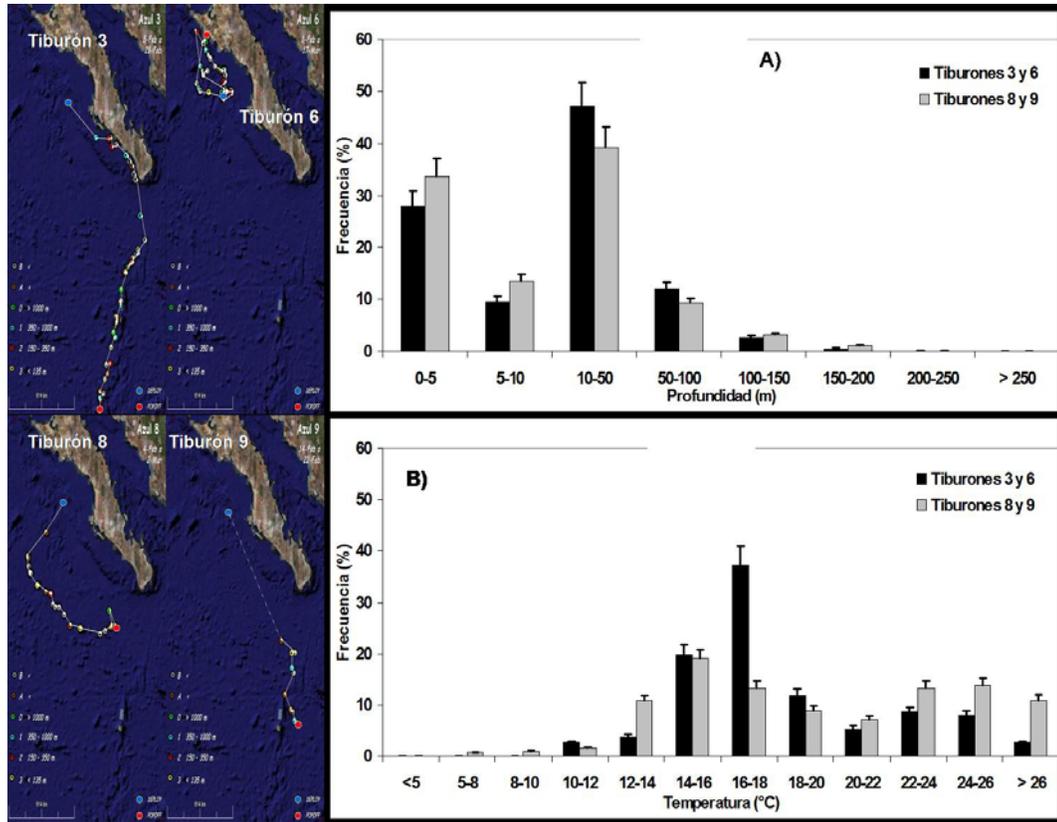


Figura 17. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) comparando los tiburones grandes (tiburones 3 y 6) contra los tiburones chicos (tiburones 8 y 9).

IV.6. Archivo Completo (Tiburón 8)

La marca PAT del tiburón 8 (macho de 186 cm LT) fue la única que se recuperó, obteniéndose un archivo completo de movimientos realizados minuto por minuto durante 32 días. En general, se observó que el tiburón tuvo dos comportamientos distintos en sus movimientos verticales que coinciden con el cambio de dirección en su trayectoria de suroeste a este (Fig 4H). En la primera parte realizó mayor número de inmersiones profundas (más de 100 m) que en la segunda parte (Fig 18).

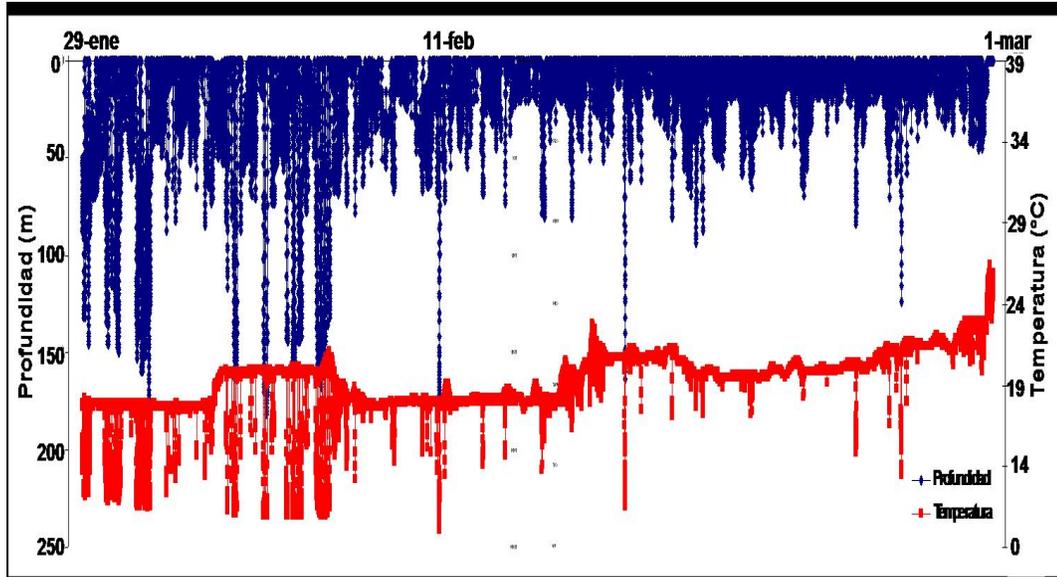


Figura 18. Comportamiento general del tiburón 8 en toda su trayectoria registrada por la marca PAT. En azul se muestran las profundidades en las que se movió el tiburón y en rojo las temperaturas experimentadas. El 11-feb indica el momento en que el tiburón cambió de dirección.

En todo el seguimiento, el tiburón mostró una mayor preferencia por las profundidades de 10 a 50 m (39.2%) y menores a 5 m (38.7%; Fig 19A). Los datos indican mayor frecuencia (44%) en temperaturas de entre 18° y 20°C (Fig 19B). Alcanzó máximos de 182 m de profundidad y temperaturas que oscilaron entre 10.1° y 26.4°C.

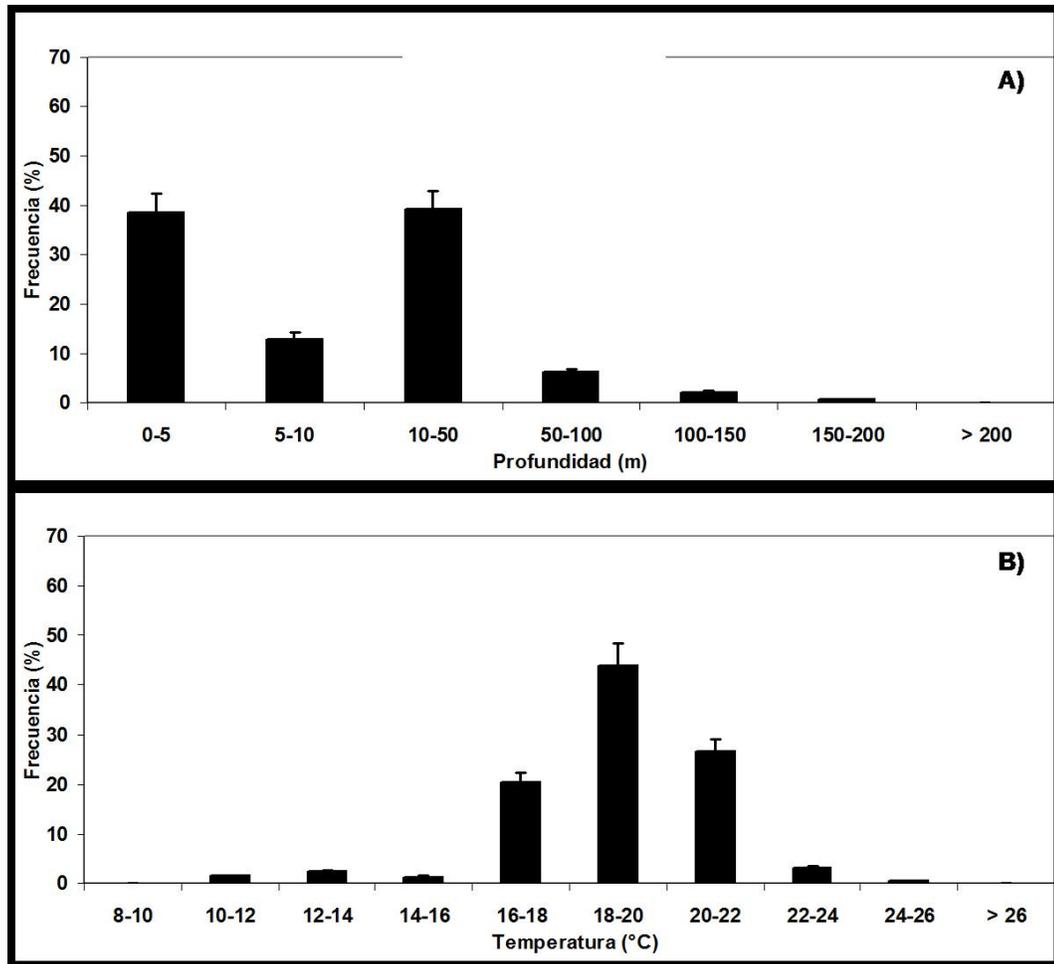


Figura 19. Histogramas de frecuencia de profundidad (A) y temperatura (B) obtenidos de la marca PAT del tiburón 8.

El archivo completo recuperado de la marca PAT registró intensidades de luz en toda la trayectoria, permitiendo observar los movimientos del tiburón tanto de día como de noche. Durante las horas de día el tiburón mostró preferencia por profundidades de hasta 5 m (53.8%), mientras que en la noche de 10 a 50 m (55.9; Fig 20A). En cuanto a la temperatura, tanto de día como de noche se observa mayor frecuencia (44.1%) en el intervalo de 18-20°C (Fig 20B). En horas de día realizó inmersiones de hasta 182 m de

profundidad contra 162 m en la noche, con temperaturas oscilando entre 10.05 y 26.4°C en el día y 10.95 a 22.95°C en la noche.

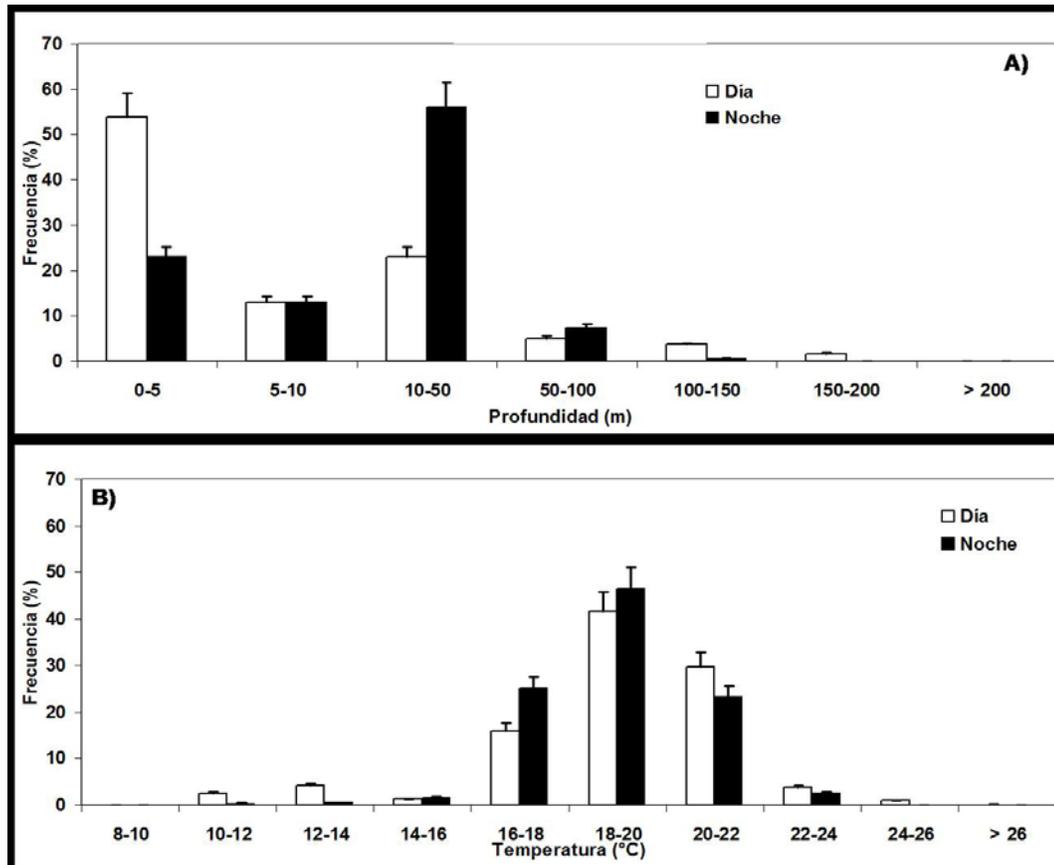


Figura 20. Histogramas de frecuencia día-noche de profundidad (A) y temperatura (B) del tiburón 8. Las barras blancas indican horas de día y las negras horas de noche.

Durante toda su trayectoria, el tiburón mostró diferentes comportamientos día con día, así como diferencias entre el día y la noche (Fig 21). Los movimientos en vertical del tiburón muestran un patrón de “Yo-Yo”, patrón en el que el tiburón hace inmersiones repetidas en todo el día sin mantenerse en una profundidad, sino que realiza una inmersión e inmediatamente asciende a la superficie, para después descender de nuevo hacia las profundidades y repetir este patrón.

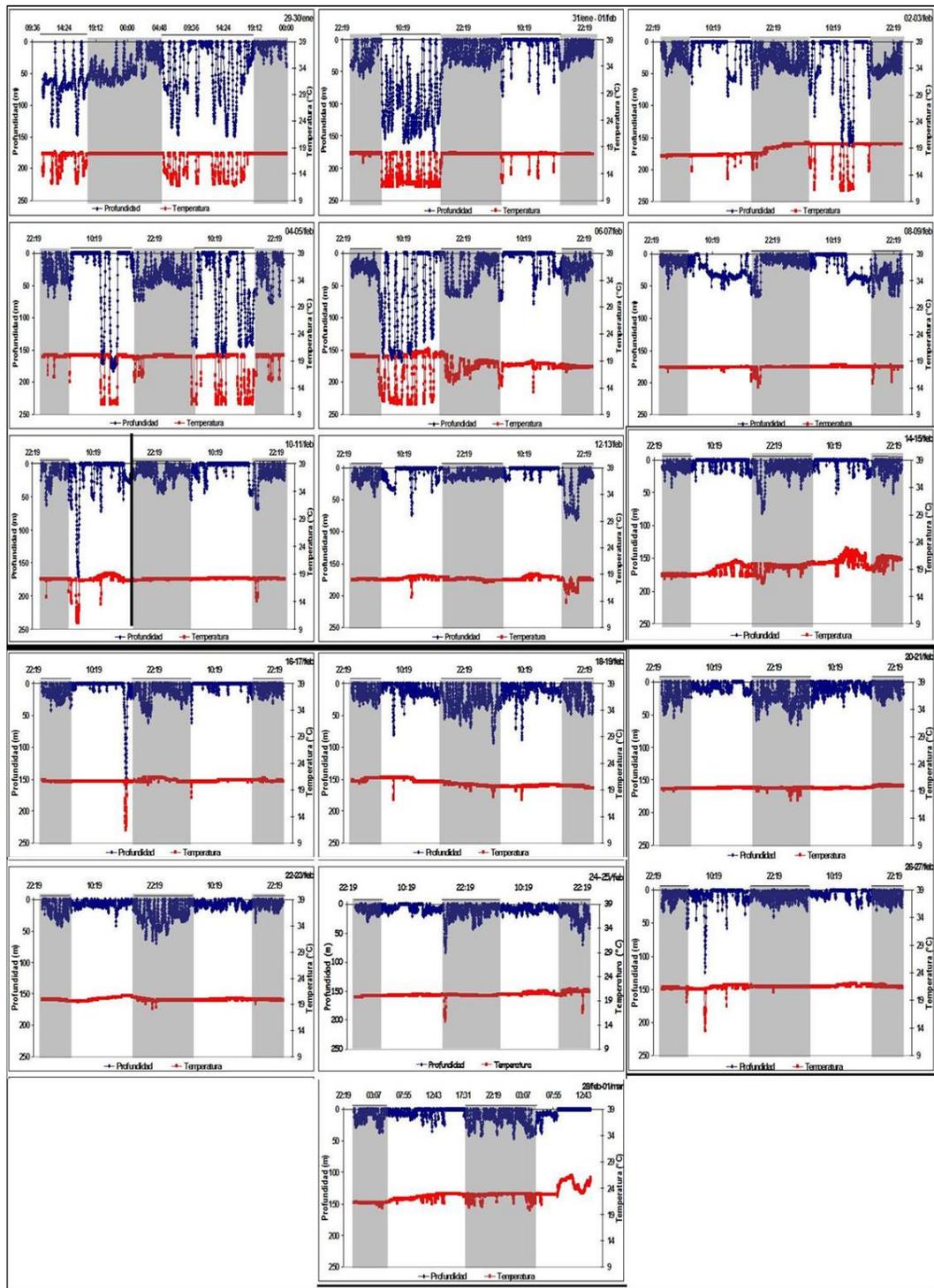


Figura 21. Gráfica de movimientos del tiburón 8 del 29 de enero al 1 de marzo (48 horas en cada gráfica). En color azul se muestran las profundidades en las que estuvo, mientras que en rojo las temperaturas que experimentó. En recuadros grises se indican las horas de noche. La línea negra en la séptima gráfica indica el día en que cambió de dirección el tiburón (11-febrero).

Como se puede observar en la figura 21, hasta antes de cambiar de dirección el 11 de febrero, el tiburón realizó inmersiones más profundas durante las horas de día, mientras que en la noche no pasó de 100 m de profundidad. Al cambiar de dirección y hasta el final del recorrido, las inmersiones profundas cesaron (más de 100 m) y el tiburón se mantuvo en aguas alrededor de 50 m de profundidad; sin embargo las inmersiones más profundas fueron, en general, en horas nocturnas.

Cabe resaltar que la temperatura fue variando, siendo menor en los primeros días de seguimiento (menos de 19°C) que en los últimos días (más de 22°C). Las temperaturas mínimas en la mayoría de las ocasiones corresponden con inmersiones profundas, llegando hasta 11.1°C a 182 m y 10.05°C a 147.5 m.

Así, se observaron dos etapas con movimientos verticales distintos: una primera etapa con las inmersiones profundas y en la segunda menos profundas. Debido a esto, se dividió la información de la marca PAT para obtener dos histogramas de frecuencia de profundidad y dos de temperatura según la tendencia mostrada por el tiburón en su recorrido: la primera con dirección al suroeste (Fig 22A) y la segunda con dirección este hacia la costa (Fig 22B).

Cuando el tiburón se dirigió hacia el suroeste, mostró mayor preferencia por profundidades de 10 a 50 m (39.1%) y de menos de 5 m (34.3%). En esta parte del recorrido se observó una mayor frecuencia en temperaturas de 16° a 20°C (85.1%). Realizó inmersiones de hasta 182 m de profundidad (máxima en todo el recorrido) con temperaturas que oscilaron entre 10.05 y 21.15°C.

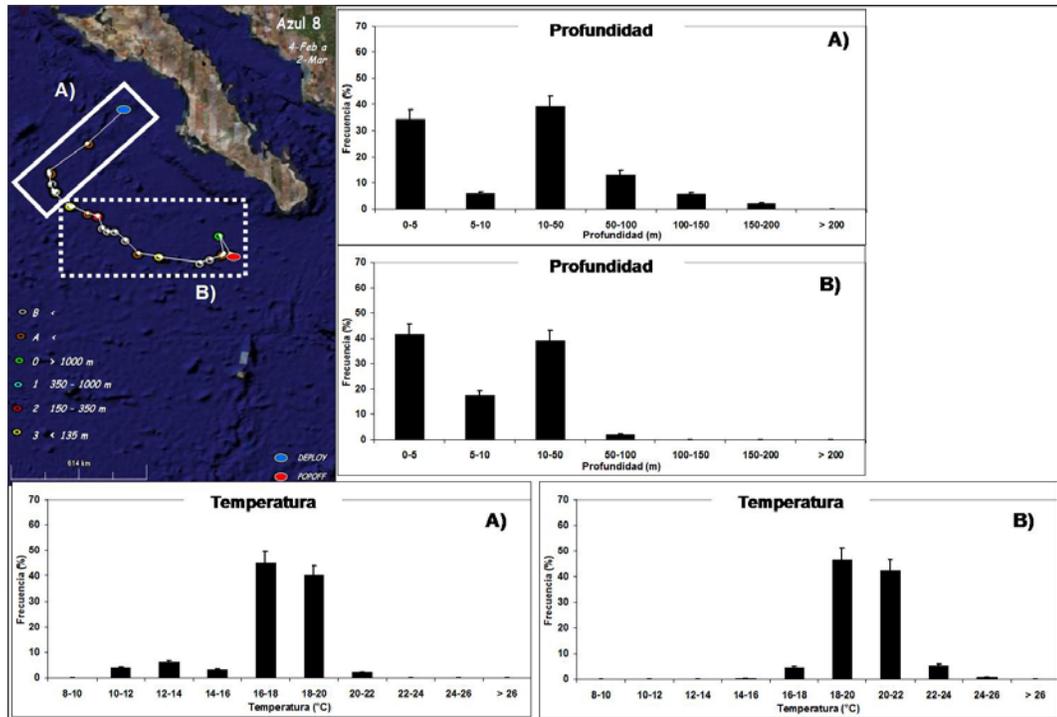


Figura 22. Histogramas de frecuencia de profundidad y temperatura en las dos etapas en la trayectoria del tiburón 8. (A) Histogramas registrados en la trayectoria hacia el suroeste; (B) Histogramas registrados en trayectoria este.

En la trayectoria este del tiburón, se observó mayor frecuencia por profundidades menores de 5 m (41.5%), seguida del intervalo de 10 a 50 m de profundidad (39.2%). La mayor profundidad registrada fue de 164 m en temperaturas de 11.55° a 26.4°C (mayor temperatura registrada). El intervalo de mayor frecuencia fue de 18° a 22°C (88.9%).

Al analizar un resumen día-noche de la trayectoria al suroeste (Fig 23A) y al este (Fig 23B), se observó que la profundidad en que se movió con mayor frecuencia todo el recorrido durante las horas de día fue de la superficie hasta 5 m (54.7%); mientras que en las horas de noche, las profundidades de entre 10 y 50 m fueron las de mayor frecuencia (56.2%). Sin embargo, el tiburón alcanzó inmersiones más profundas con

mayor frecuencia al dirigirse hacia el sur (histograma de profundidad de la Fig 23, inciso A).

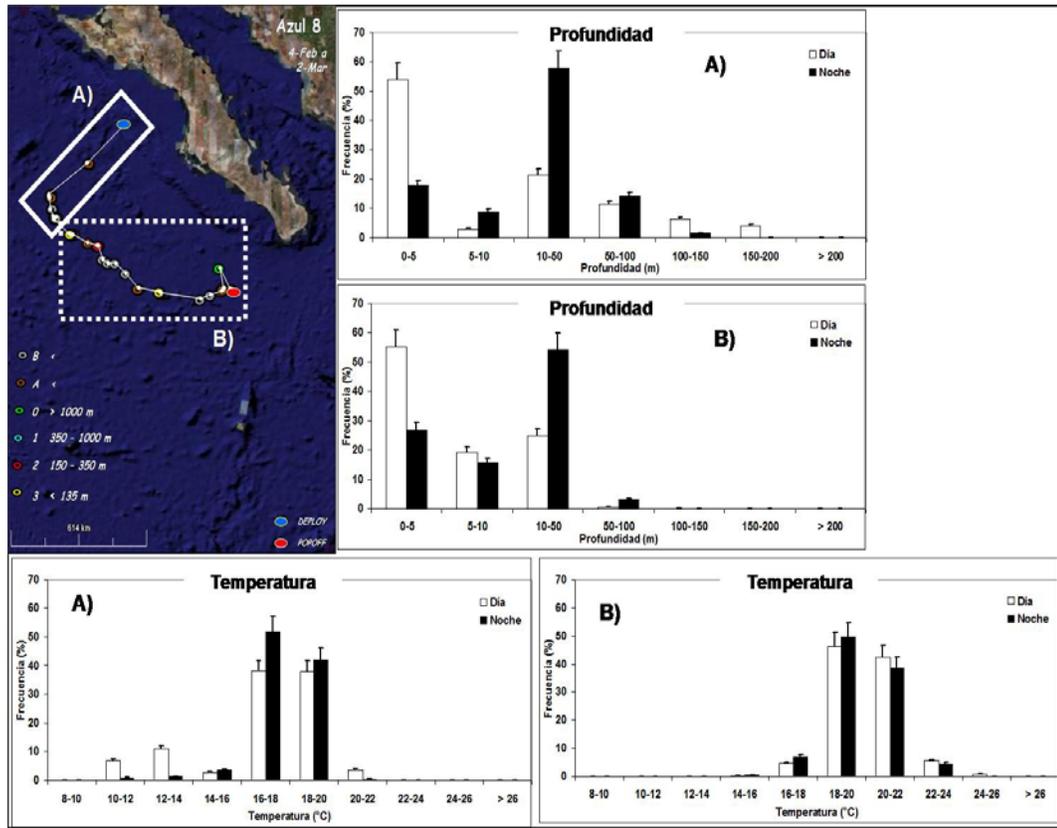


Figura 23. Histogramas de frecuencia día-noche de profundidad y temperatura en la trayectoria hacia el suroeste (A) y en la trayectoria este (B).

En cuanto a la temperatura se observó diferencia entre las dos etapas del recorrido. En la primera etapa (Fig 23A) el mayor rango de temperatura registrada por la marca fue de 16°-20°C en las horas diurnas (76.1%) y en las horas nocturnas fue de 16° a 18°C (51.9%), seguido por temperaturas de 18°-20°C (42.1%). Para la segunda etapa (Fig 23B), el tiburón se movió en aguas con mayor temperatura (de 18° a 22°C con mayor frecuencia en día y noche – 88.5%).

En la primera parte de la trayectoria del tiburón, la máxima profundidad alcanzada durante el día fue de 182 m (máxima de todo el recorrido) y de 162 m durante la noche. Las temperaturas que experimentó durante el día fueron de 10.05° a 21.15°C, mientras que en la noche las temperaturas oscilaron de 10.95° a 20.7°C. Para la segunda etapa, el tiburón experimentó temperaturas de 11.55° a 26.4°C durante el día y 13.8° a 22.95°C durante la noche, alcanzando una profundidad máxima de 164 m en el día y 93.5 m en la noche.

Analizando la relación entre el perfil de temperatura (Fig 24A) y la trayectoria el tiburón (Fig 4H), se observó que estuvo sometido a aguas relativamente frías en todo su recorrido. Al final de su recorrido, la temperatura del agua aumentó, lo que corresponde con las imágenes de TSM, ya que conforme cambió su dirección hacia el este, se encontró en aguas más cálidas (Fig 5). Además, esto concuerda con los datos de temperatura superficial registrados por la marca mientras estuvo en el tiburón (Fig 24B). La temperatura superficial al principio del recorrido fue de 17.5°C, alcanzando máximos de 21°C antes de dirigirse hacia al este; al cambiar de dirección, la mínima temperatura superficial registrada fue de 17.5°C, pero la máxima fue de 25.5°C al final del recorrido.

Analizando la estructura térmica de la columna de agua, se observó que en los primeros 50 m de profundidad el tiburón se encontró en temperaturas de 17 a 24°C, mientras que a partir de 50 m de profundidad la disminución de la temperatura fue brusca (Fig 24C).

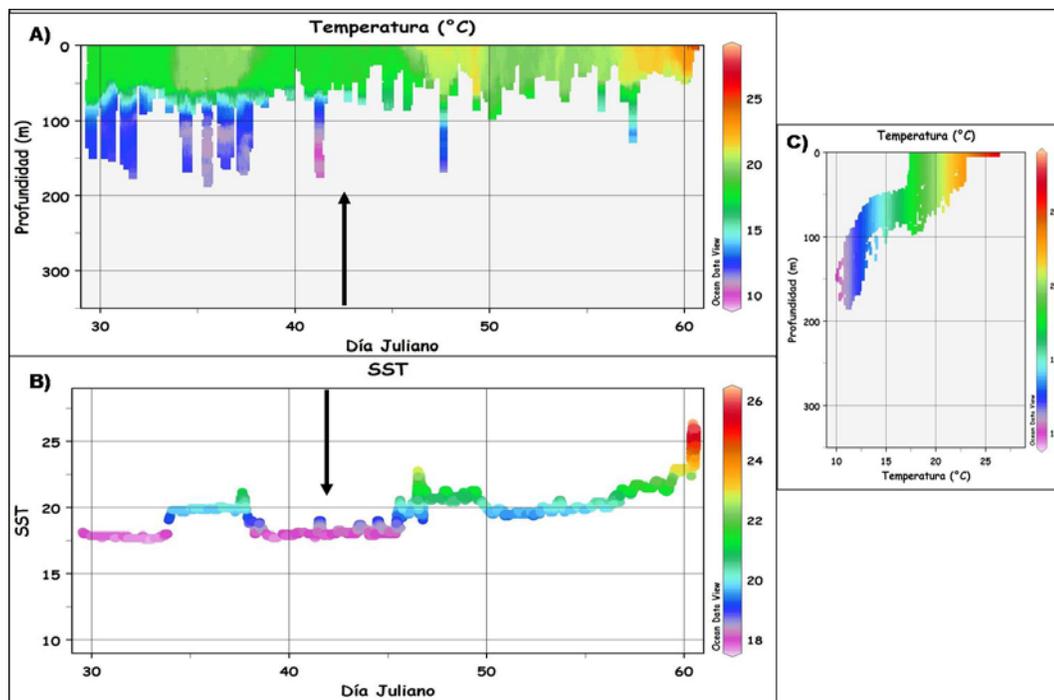


Figura 24. Gráficas de (A) perfil de temperatura, (B) temperatura superficial y (C) estructura de la columna de agua, registradas por la marca del tiburón 8. Las flechas indican el día en que el tiburón cambió de trayectoria.

En su trayectoria, el tiburón modificó su comportamiento en la profundidad de sus inmersiones y en la actividad diurna (figuras 21). Para entender la razón de su comportamiento, se comparó su trayectoria y sus movimientos verticales con datos de mínimo de oxígeno (1.39 ml/l) a diferentes profundidades (hasta 210 m) (Fig 25).

Analizando la trayectoria del tiburón con respecto al mínimo de oxígeno se observó que mientras mantuvo una dirección hacia el sur, se encontró en un área en la que el mínimo de oxígeno estuvo a más de 210 m de profundidad. Al cambiar de dirección hacia el este, el tiburón se movió en un área en que el nivel de oxígeno disuelto menor a 1 ml/l se encontró más somero, estando a 160 m de profundidad (al final de la trayectoria del tiburón).

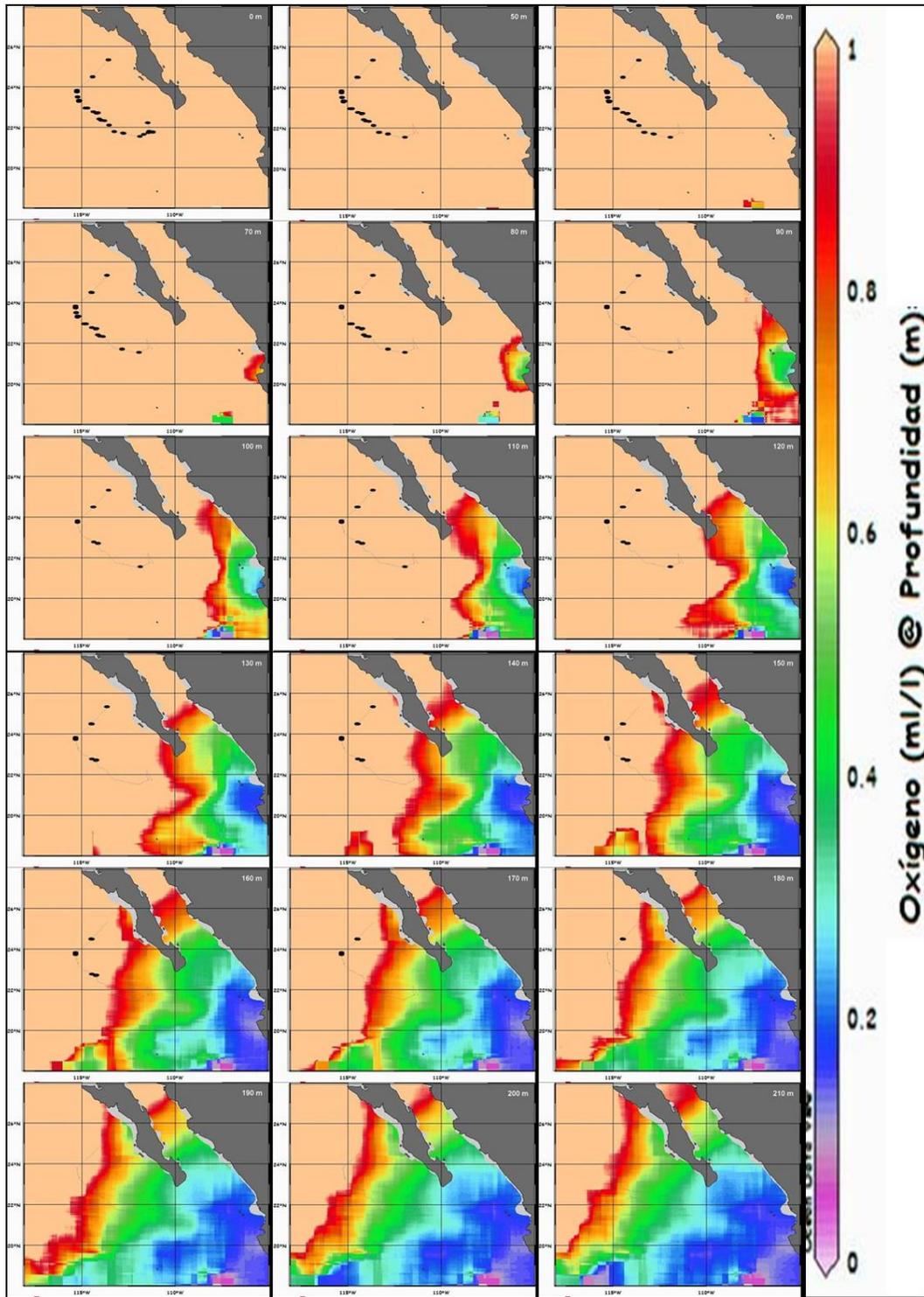


Figura 25. Mapa de la trayectoria del tiburón 8 (puntos negros) sobre imágenes de distribución del mínimo de oxígeno. Cada uno de los mapas es a distinta profundidad, siendo el primero a 0 m y los siguientes cada 10 m hasta 210 m de profundidad. En cada mapa (hasta 180 m), aparecen los puntos en donde a esa profundidad se encontró el tiburón.

Al analizar las inmersiones del tiburón 8 con el nivel de oxígeno (Fig 26) se observaron los cambios en la profundidad de las inmersiones relacionados con la profundidad del mínimo de oxígeno. Entre menos profundo estuvo el mínimo de oxígeno, más someras fueron las inmersiones del tiburón.

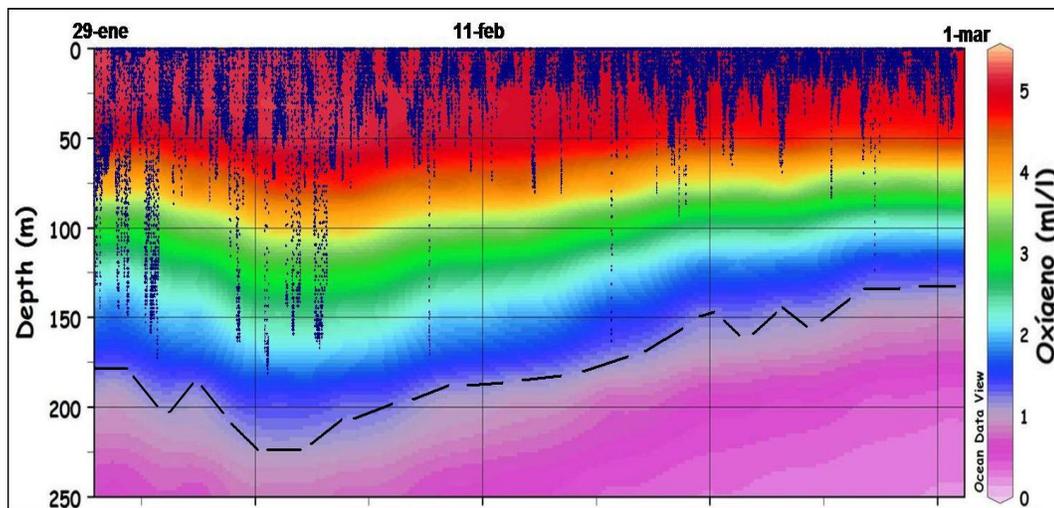


Figura 26. Gráfica de inmersiones del tiburón 8 en todo su recorrido (líneas azules) junto con los niveles de oxígeno. En la fecha 11-feb el tiburón cambió su trayectoria. El mínimo de oxígeno está representado con línea negra punteada (1.39 ml/l).

Analizando la temperatura circundante al área donde se movió el tiburón se observó que en la etapa en la que realizó las inmersiones más profundas (>175 m) las masas de agua fueron menores a 12°C (Fig 27). Cuando el tiburón tuvo dirección hacia el este (11 de febrero) esa masa de agua fría estuvo más profunda; al final del recorrido, a 175m de profundidad se encontró una masa de agua mayor a los 14°C. Sin embargo el tiburón no realizó inmersiones mayores a 100 m (salvo en dos ocasiones).

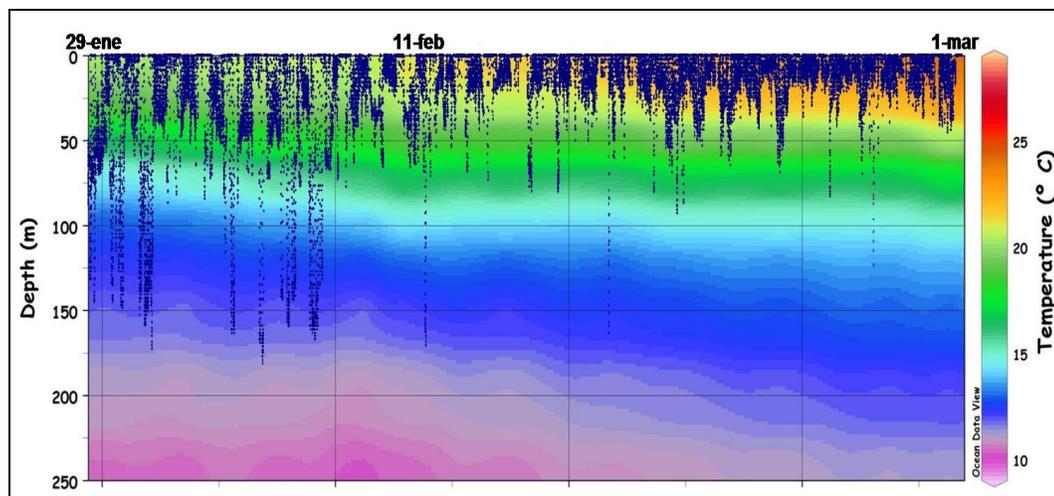


Figura 27. Gráfica de las inmersiones del tiburón 8 y temperaturas a distintas profundidades. El 11-feb el tiburón cambió de dirección

V. Discusión

El comportamiento general de los tiburones en este trabajo es consistente con otros estudios de marcaje realizados con el tiburón azul, *Prionace glauca*, donde se ha observado una cierta relación entre los movimientos de los tiburones con características oceanográficas tales como temperatura superficial, temperatura de la columna de agua, o biológicas como es el comportamiento de sus presas (Sciarrotta y Nelson, 1977; Carey y Scharold, 1990; Klimley, *et al.*, 2002; Weng, *et al.*, 2005). No obstante este es el primer estudio de marcaje satelital en que se relacionan el comportamiento del tiburón azul y el mínimo de oxígeno disuelto en el océano

V.1. Dirección de los movimientos horizontales

La cantidad de datos obtenidos en este estudio para cada tiburón fue poca comparada con la que se ha obtenido en otros estudios de marcaje con elasmobranquios

tales como el tiburón blanco, *Carcharodon carcharias* (Bonfil, *et al.*, 2005; Boustany, *et al.*, 2002; Bruce, *et al.*, 2006; Weng, *et al.*, 2007), el tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier* (Heithaus, *et al.*, 2007), el tiburón de Groenlandia, *Somniosus microcephalus* (Stokesbury, *et al.*, 2005), o el tiburón salmón, *Lamna ditropis* (Weng, *et al.*, 2005); sin embargo, los tiburones azules presentaron un patrón de movimientos horizontales hacia el sur, el cual corresponde con los patrones de movimientos que se han definido para el tiburón azul en otras regiones, con una migración de norte a sur en invierno y de sur a norte en verano en aguas del océano Pacífico central (Bigelow, *et al.*, 1999; Harvey, 1989; McKinnell and Seki, 1998; Nakano, 1994).

Asimismo, se observó que casi todos los tiburones mantienen un curso dirigido en sus movimientos, lo cual concuerda con lo encontrado por Carey y Scharold (1990) en el océano Atlántico, y Klimley y colaboradores (2002) en el océano Pacífico. Esto puede indicar que los movimientos horizontales observados en este estudio podrían formar parte de una ruta migratoria hacia el sur. Para mantener ese curso dirigido, los tiburones usan el músculo rojo miotomal (Bernal, *et al.*, 2003) y deben utilizar algún estímulo sensorial como referencia en los alrededores (Klimley, *et al.*, 2002). Los tipos de guía que pueden seguir los individuos son: (1) la irradiancia, ya que la orientación durante las horas de día puede estar indirectamente relacionada con la luz, basada en la percepción de irradiancia a distintos ángulos dependiendo la posición y hora del día. (2) Los gradientes químicos, para lo cual Carey y Scharold (1990) notaron la importancia de la quimiorrecepción en tiburones azules, aunque fue dudoso que esto pudiera guiar al tiburón por grandes distancias, a través de corrientes complejas, y gradientes térmicos cambiantes. Y/O (3), los campos geomagnéticos, siendo posible que los tiburones estén siguiendo patrones de magnetización del suelo marino, el cual está mayormente

relacionado con la topografía del fondo (Klimley *et al.*, 2002). La teoría de la orientación electromagnética (Kalmijn, 1974 y 1984) sugiere que los tiburones y rayas: (1) se orientan con respecto a campos eléctricos inducidos por las corrientes oceánicas que fluyen a través de los campos magnéticos de la tierra, y (2) determinan sus compases magnéticos dirigidos por los campos eléctricos que ellos mismos inducen al nadar.

La información obtenida de las marcas SPOT en cuanto al curso constante en los tiburones, provee evidencia del posible uso de campos electromagnéticos por el tiburón azul durante sus movimientos direccionales en el mar (similar a lo supuesto por Carey y Scharold en 1990 en el océano Atlántico), ya que el campo magnético ofrece al individuo la oportunidad de mantener una dirección de compás constante, mientras que los campos eléctricos le permiten orientarse en el flujo del agua tanto cerca como dentro de las corrientes oceánicas. Juntos forman un completo sistema de orientación electromagnético (Kalmijn, 1990), por lo que el curso constante puede estar influenciado por las corrientes oceánicas (Alerstam, *et al.*, 2003).

Por debajo de la termoclina el giro de la Corriente de California hacia el oeste es claro, pero en la superficie, corrientes geostroficas continúan hacia el sur-este a lo largo de la costa de México (Kessler, 2006). Esta dirección de las corrientes hacia el sur-este pudo influir en los movimientos observados en los tiburones 1, 2, 3, 7, 8 y 9 (Fig 4) los cuales se dirigieron inicialmente hacia el sur (flujo de la Corriente de California) y después hacia el sur-este (corrientes geostroficas) al pasar el punto más sur de la península de Baja California.

En el área donde se realizó el marcaje, la influencia de la Corriente de California (Fig 28) pudo impulsar los movimientos de los tiburones hacia el sur aunque las

velocidades de la corriente son relativamente bajas (Lyle, *et al.*, 2000; MMS, 2006). Esta corriente tiene una dirección de norte a sur en las aguas adyacentes a la península de Baja California y se desvía hacia el oeste al sur de Baja California Sur.

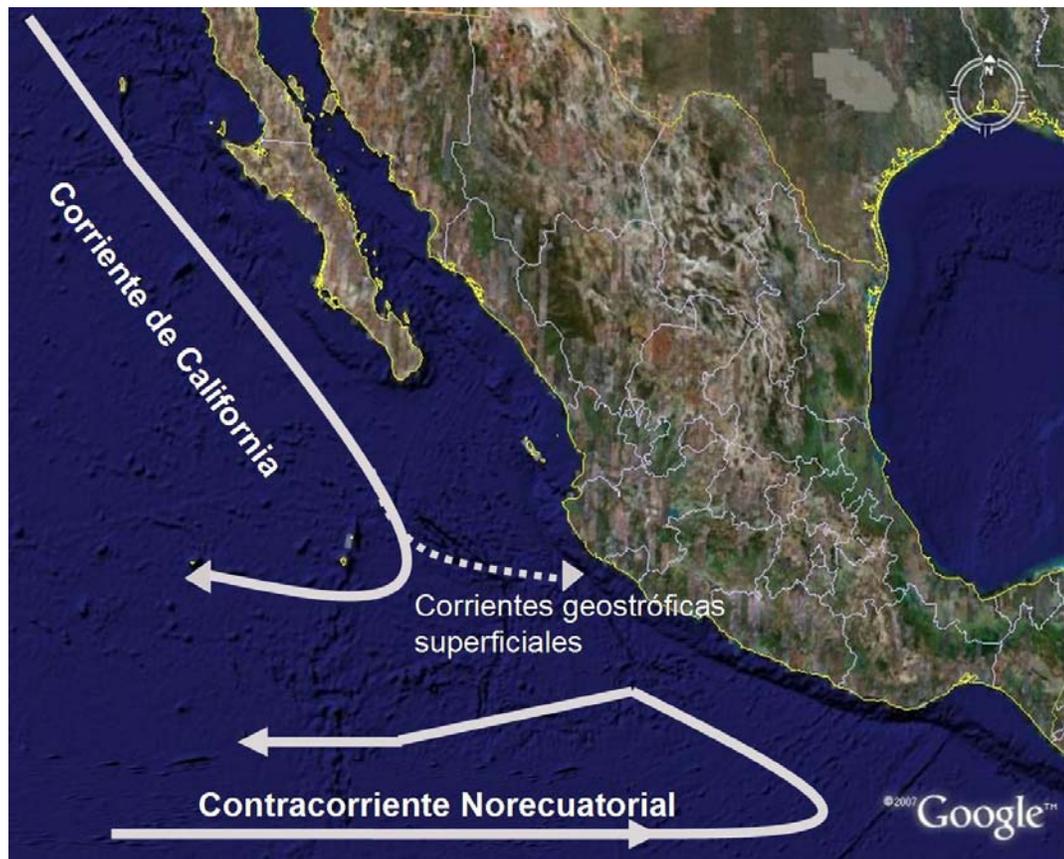


Figura 28. Esquema de la dirección de la Corriente de California y la Contra-corriente Norecuatorial (líneas continuas), así como las corrientes geostroficas que se generan en la superficie (línea punteada) en el área donde se llevó a cabo el marcaje y los movimientos de los tiburones azules. (Modificado de Lyle, *et al.*, 2000).

Las hembras 3 y 9 mostraron una trayectoria más hacia el este que los machos (tiburones 2, 7 y 8) y la hembra 1, la cual tuvo la trayectoria más al oeste de los tiburones que se fueron hacia el sur; estos tiburones que se movieron hacia el sur tuvieron entre 176 y 196 cm LT. Los otros tiburones (4, 5 y 6) permanecieron en el área

de marcaje y se acercaron relativamente a la costa; estos tiburones fueron tres hembras mayores de 189 cm LT.

En la mayoría de los tiburones no se observó una clara diferencia en sus movimientos de acuerdo a sus tallas. No obstante, la hembra más grande se mantuvo en la zona de marcaje y al final de su recorrido se dirigió hacia el norte; este comportamiento puede deberse a que las hembras maduras que están preñadas se dirigen hacia la costa en el momento del alumbramiento (Harvey, *et al.*, 1989). Asimismo, en California se ha reportado una segregación sexual en tiburones azules maduros, con los machos dirigiéndose hacia el sur y las hembras hacia el norte después de aparearse (Harvey, *et al.*, 1989). Sin embargo, no se tiene conocimiento de que la hembra de este estudio haya estado preñada ni se registraron cicatrices de apareamiento.

Se conoce que los movimientos de los tiburones azules están influenciados por la temperatura (Carey y Scharold, 1990; Henderson, *et al.*, 2001; Klimley, *et al.*, 2002; Kohler, *et al.*, 2002; Stevens, 1976; Vas, 1990). La trayectoria de los tiburones relacionada con la temperatura superficial del mar (Fig 5) es consistente con lo reportado para tiburones azules, *P. glauca*, en el Pacífico Norte por Bigelow y colaboradores (1999) y en el Atlántico Noreste por Queiroz y colaboradores (2005). Stevens (1984) reportó que los tiburones azules fueron más comunes afuera de las costas australianas cuando las SST estuvieron por debajo de los 20°C. Pero los tiburones azules no estuvieron todo el tiempo en la superficie (como se muestra más adelante), por lo que no se puede afirmar que los recorridos hacia el sur hayan sido influenciados por la temperatura.

V.2. Profundidad

Los cuatro tiburones de los que se obtuvo información de la marca PAT (tiburones 3, 6, 8 y 9) mostraron mayor frecuencia en profundidades de 10 a 50 m y de menos de 5m, lo que concuerda con lo encontrado en estudios de marcaje con la misma especie, tanto en el océano Pacífico (Holts, *et al.*, 2001; Klimley *et al.*, 2002; Landesman, 1984; Sciarrotta y Nelson, 1977) como en el océano Atlántico (Carey y Scharold, 1990). Este comportamiento es semejante al encontrado en el tiburón blanco (Bruce *et al.*, 2007; Weng, *et al.*, 2007), el tiburón mako, *Isurus oxyrinchus* (Sepúlveda *et al.*, 2004), el tiburón salmón (Weng, *et al.*, 2005) e incluso el tiburón de Groenlandia (Stokesbury, *et al.*, 2005).

Las máximas profundidades registradas por las marcas en los tiburones azules fueron de 182-312m, profundidades mayores que otros individuos marcados en el océano Pacífico (Klimley, *et al.*, 2002; Landesman, 1984; Sciarrotta y Nelson, 1977; Weng, *et al.*, 2005); aunque en el océano Atlántico, Carey y Scharold (1990) encontraron que un tiburón azul realizó una inmersión de hasta 652 m. Así mismo, estas máximas inmersiones realizadas por los tiburones son mayores que las realizadas por tiburones mako, marcados en el Pacífico (Sepúlveda, *et al.*, 2004); pero los tiburones salmón, blanco y de Groenlandia hicieron inmersiones más profundas que los tiburones azules de este estudio (Bonfil, *et al.*, 2005; Stokesbury, *et al.*, 2005; Weng, *et al.*, 2005; Weng, *et al.*, 2007).

V.3. Temperatura

Se sabe que los movimientos de los tiburones están influenciados por la temperatura del océano (Kohler *et al.*, 2002; Nakano, 1994; Queiroz, *et al.*, 2005; Vas, 1990). Sin

embargo, los movimientos de los tiburones en este estudio no mostraron ser influenciados directamente por la temperatura, ya que la mayor frecuencia en temperaturas registradas por los tiburones fue distinta dependiendo principalmente la zona en la que estuvieron.

Las temperaturas mínimas registradas por las marcas fueron de 9.4° a 10.8°C y las máximas de 18.4° a 28.2°C, el cual es un rango de temperaturas que se sabe el tiburón puede soportar, aunque su mayor abundancia sea de 7° a 16°C (Holts, *et al.*, 2001). En este estudio el rango de temperaturas en que se encontraron los tiburones con mayor frecuencia fue de 16° a 26°C siendo mayor que lo reportado por Holts y sus colaboradores en 2001 (7.2°-16.1°C) al norte de los 35°N, por Klimley y sus colaboradores un año después (10°-15°C) afuera de La Jolla, California (33.5°N); sin embargo, Weng y colaboradores en 2005 reportaron mayor frecuencia de temperaturas (14°-27°C) experimentadas al este del Pacífico Norte, similares a lo encontrado en este estudio.

La diferencia con los primeros trabajos se debe principalmente a que estos estudios se realizaron en latitudes mayores que el área de estudio del presente trabajo donde hay temperaturas más cálidas. No obstante el estudio de Weng *et al.*, (2005) se realizó más al norte del área de estudio del presente trabajo, así que la similitud puede estar dada porque los tiburones azules del trabajo de Weng y colaboradores en 2005 estuvieron la mayor parte del tiempo en aguas superficiales, las cuales son generalmente más cálidas que las aguas profundas.

V.4. Patrón “yo-yo”

El patrón de “yo-yo” diario observado en el tiburón 8 coincide con lo que se ha reportado de movimientos verticales en otros tiburones azules (Carey y Scharold, 1990; Klimley, *et al.*, 2001). Este comportamiento es similar en otras especies de tiburones, como los tiburones mako y blanco (Sepulveda, *et al.*, 2004; Weng, *et al.* 2007), en los que se observa que también en las horas de día realizan inmersiones más profundas que en la noche (Fig 29 A y B), aunque los tiburones azules hicieron inmersiones más profundas que lo reportado para el tiburón mako. Los movimientos verticales de los tiburones tigre y de Groenlandia difieren de los del tiburón azul en que no se observa mucha diferencia en las horas de día y las horas nocturnas (aunque el tiburón de Groenlandia sube a aguas menos superficiales en el día que en la noche); y difieren también en que pasan poco o nada de tiempo en la superficie (Fig 29 C y D) (Holland, *et al.*, 1999; Stokesbury, *et al.*, 2005).

El tiburón zorro, *Alopias superciliosus*, y el tiburón hocicón, *Megachasma pelagios*, presentan patrones distintos de movimientos verticales (Fig 29 E y F), ya que se encuentran en aguas superficiales sin incursiones profundas en las horas de noche e inmersiones más profundas en las horas diurnas (Nakano, *et al.*, 2003; Nelson, *et al.*, 1997); además, estos tiburones no suben a la superficie de la misma forma en que lo hace *P. glauca*, rompiendo el espejo de agua con su aleta dorsal en forma frecuente (Carey y Scharold, 1990; Klimley, *et al.*, 2002), característica que se repitió en el presente estudio. Se ha reportado que este comportamiento de subir a la superficie y romper el espejo de agua es para calentar el cuerpo después de la pérdida de calor durante el descenso a aguas frías (comportamiento regulatorio) (Carey y Scharold, 1990).

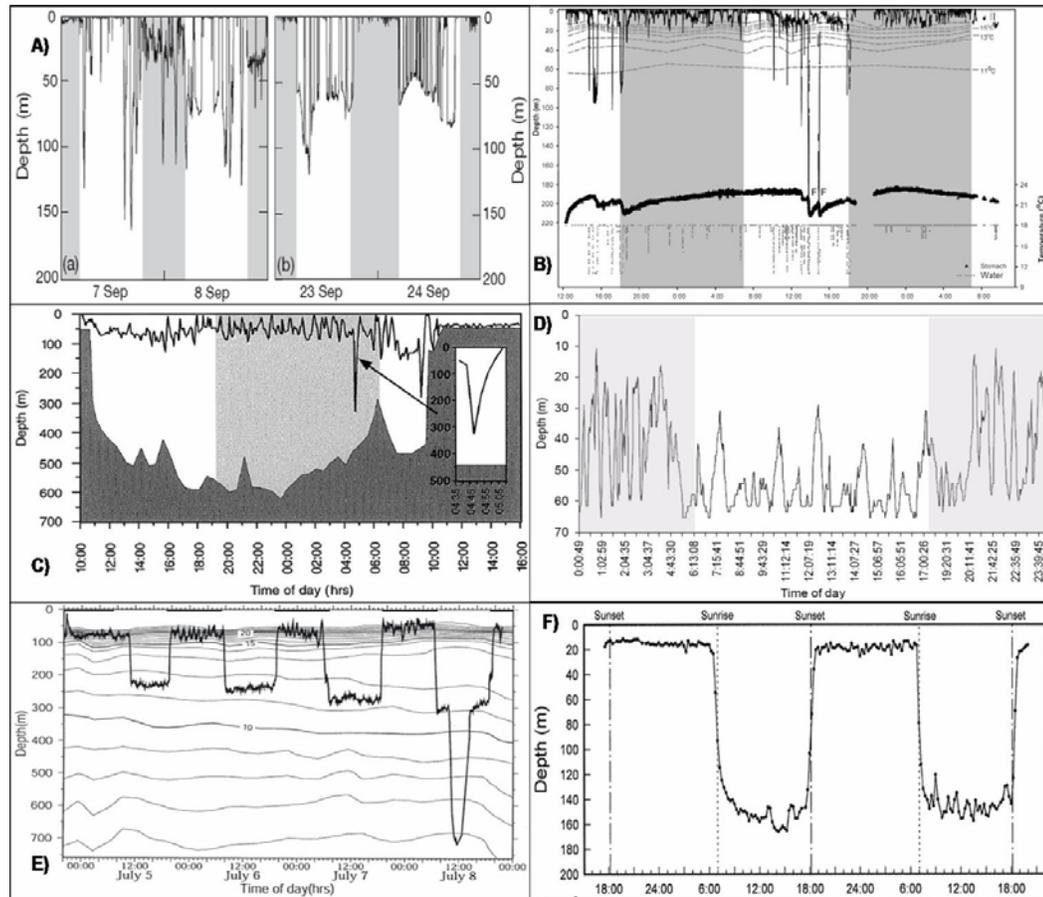


Figura 29. Gráficas de movimientos verticales de seis especies de tiburones. (A) *Carcharodon carcharias*; los recuadros oscuros indican horas de noche (tomado de Weng, *et al.*, 2007). (B) *Isurus oxyrinchus*; los recuadros oscuros indican horas de noche (tomado de Sepulveda, *et al.*, 2004). (C) *Galeocerdo cuvier*; el recuadro gris indica las horas de noche y la zona oscura representa el fondo del océano (tomado de Holland, *et al.*, 1999). (D) *Somniosus microcephalus*; los recuadros grises indican horas de noche (modificado de Stokesbury, *et al.*, 2005). (E) *Alopias superciliosus*; las barras negras superiores indican las horas nocturnas (tomado de Nakano, *et al.*, 2003). (F) *Megachasma pelagios*; las líneas verticales indican las horas de la puesta y salida del sol (tomado de Nelson, *et al.*, 1997).

El patrón de movimientos verticales observado en *P. glauca* se puede entender porque el tiburón es más denso que el agua por lo que se mueve de un lugar a otro con menos gasto de energía adoptando un modo de nado en planeo progresivo (Weihs, 1973). Otra explicación para estos movimientos verticales es que puedan estar sondeando las profundidades en búsqueda de perfiles electromagnéticos para encontrar un punto de referencia para su trayectoria (Kalmijn, 1988).

Otra función propuesta para el nado de “yo-yo” es explorar la columna de agua para obtener información direccional usada para guiarse en la migraciones (Klimley, *et al.*, 2002). La dirección del movimiento a un estrato de agua oceánica puede derivarse de la composición de esa agua. La columna de agua contiene capas delgadas de agua homogénea con débiles gradientes verticales en propiedades físicas que alternan con fuertes gradientes verticales. Cada una de estas capas delgadas se origina de una fuente específica y puede tener una única composición química. El olor originado dentro de una capa específica de agua puede extenderse a través de los límites entre capas de arriba y abajo (Klimley, *et al.*, 2002).

V.5. *Movimientos verticales asociados a las presas*

Las incursiones a aguas profundas y el movimiento de arriba a abajo son, al menos en parte, una táctica de caza; moviéndose verticalmente a través de las capas, el tiburón puede tener mayor oportunidad de encontrar un trazo de olor que si buscara horizontalmente a lo largo de una o algunas capas. Un predador olfativo, como el tiburón azul, buscará con un patrón de movimientos que incluya tanto movimientos verticales como horizontales (Carey y Scharold, 1990).

En este trabajo no se estudió el contenido estomacal de los tiburones, pero se sabe que en las aguas del oeste de la península de Baja California el tiburón azul se alimenta de calamares, los cuales forman la principal dieta de *P. glauca* en estudios de alimentación (Clarke, *et al.*, 1996; Estrada, *et al.*, 2003; Mc Cord y Campana, 2003; Tricas, 1979), además de alimentarse también de peces teleósteos (principalmente *Scomber japonicus*, *Engraulis mordax*, *Merluccius productus* y *Sardinops caeruleus*). Los principales géneros de calamar de que se alimenta el tiburón azul son: *Histioteuthis*,

Gonatus, *Onychoteuthis*, *Architeuthis*, *Cranchia*, *Dosidicus*, *Vampyroteuthis*, *Mastigoteuthis* (Markaida, *et al.*, 2005; Hernández-Aguilar, 2008).

Los calamares representantes de estos géneros en aguas adyacentes a la Península de Baja California son principalmente habitantes de aguas epipelágicas y mesopelágicas (de 200-1000 m) y realizan migraciones verticales desde las profundidades hasta la superficie. (Fig 30). Estas migraciones son diarias, encontrándose en aguas profundas en el día y en aguas superficiales en la noche (Roper y Young, 1975), lo que los hace una presa disponible para predadores que viven en la superficie y realizan buceos superficiales y profundos (Boyle y Rodhouse, 2005). Por esta razón, se puede inferir que el comportamiento de los tiburones azules está relacionado directamente con el patrón de movimientos de sus presas.

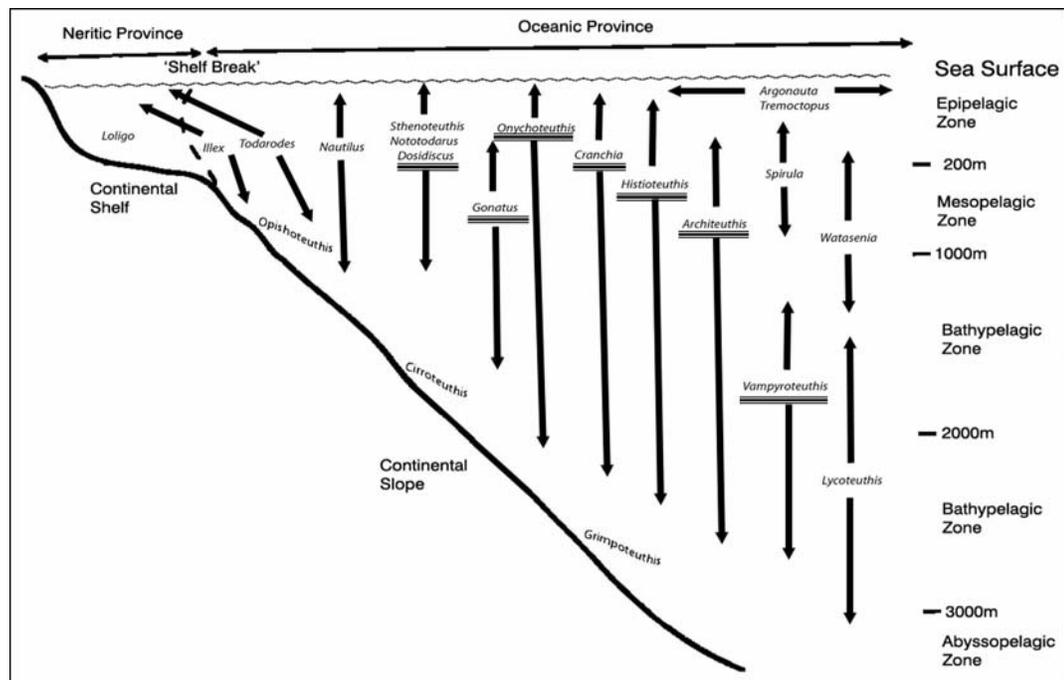


Figura 30. Distribución general en profundidad de los principales géneros de calamares. Las flechas indican el rango de distribución de cada género; los géneros subrayados son los encontrados en contenidos estomacales de *Prionace glauca* en aguas adyacentes a la Península de Baja California. (Modificado de Boyle y Rodhouse, 2005).

V.6. *Movimientos verticales en relación al mínimo de oxígeno*

Aunque la distribución de las presas influye directamente en los movimientos del tiburón azul, también los factores abióticos como temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, pueden, solos o en conjunto, influenciar la distribución de los elasmobranquios (Hopkins y Cech, 2003). En los movimientos verticales del tiburón azul se observó un cambio en la profundidad de inmersiones cuando el tiburón cambió de dirección (Fig 21), ya que al principio las inmersiones fueron más profundas en el día que en la noche y al cambiar la trayectoria las mayores inmersiones fueron en la noche (aunque fueron más someras que al principio); esto coincide con la profundidad del mínimo de oxígeno que en la región este de la trayectoria del tiburón se encuentra más somera con relación a la región oeste (Figs 25 y 26).

La disponibilidad de oxígeno en los ambientes marinos varía tanto espacial como temporalmente. La concentración de oxígeno disuelto está influenciada por la profundidad, salinidad, momento del día, temperatura, temporada y nivel de productividad (Carlson y Parsons, 2001). La distribución vertical y migración de los organismos son frecuentemente restringidas por la zona de mínimo de oxígeno (Brill, 1994), la cual se extiende verticalmente de cerca de 50 m a 1200 m en el Pacífico Noreste, pero varía considerablemente dependiendo del lugar, las corrientes y otros factores. Las condiciones de mínimo de oxígeno pueden constituir una barrera efectiva para muchos organismos, pero también pueden ofrecer un incremento en la disponibilidad de alimento y refugio para muchas especies adaptadas a estas condiciones (Fernández-Álamo y Färber-Lorda, 2006).

Los niveles de oxígeno disuelto ≤ 3.5 ml/l inducen síntomas de estrés en los peces, pero < 2 ml/l de oxígeno disuelto se consideran condiciones hipóxicas (Prince y

Goodyear, 2006). Las áreas de hipoxia se encuentran comunmente a través de áreas superficiales y de océano abierto y debido a la variabilidad de los ambientes marinos, los peces frecuentemente encuentran condiciones hipóxicas; sin embargo, las respuestas de los peces a la limitación de oxígeno en el ambiente pueden ser complejas y variadas (Carlson y Parsons, 2001).

En un estudio de la respuesta a niveles de hipoxia de *Sphyrna tiburo*, se encontró que éste incrementó su velocidad de nado, la apertura de la boca y la tasa de consumo de oxígeno cuando los niveles de oxígeno disuelto disminuyeron por debajo de 5 ml/l (Parsons y Carlsons, 1998), respuesta similar a lo encontrado para *Carcharhinus acronotus* (Carlson y Parsons, 2001). Sin embargo, en un estudio con *Scyliorhinus canicula* sujeto a condiciones similares, se reportó que disminuyó la velocidad de nado y la tasa de consumo de oxígeno (Metcalf y Butler, 1984), al igual que *Mustelus norrisi* (Carlson y Parsons, 2001).

Estos resultados sugieren que la reacción a la hipoxia varía entre especies de tiburones debido a los diferentes niveles de tolerancia a la hipoxia o a mecanismos regulatorios alternos. Las diferencias entre especies tolerantes y no-tolerantes son en parte debido a la capacidad incrementada del metabolismo anaeróbico de las especies tolerantes. En un estudio de la tolerancia a la hipoxia de *Hemyscillium ocellatum*, se encontró que éste muestra una respuesta gradual a la hipoxia que envuelve un significativo incremento en el nivel del metabolismo anaeróbico. El incremento en lactosa puede ser trascendental porque, con la re-oxigenación, la lactosa se usa como un combustible oxidativo y sustrato gluconeogénico en elasmobranquios (Wise, *et al.*, 1998).

Se desconoce la tolerancia hipóxica de *Prionace glauca*, pero los movimientos observados en este estudio indican que es una especie no-tolerante o tolerante a períodos de exposición cortos de poco oxígeno disuelto, lo que se explica con la notable disminución en la profundidad de sus inmersiones. Incluso, al comparar la profundidad de inmersión de *P. glauca* en este estudio con lo encontrado en el Atlántico (más de 600m en una inmersión) por Carey y Scharold (1990), se puede relacionar con la profundidad del mínimo de oxígeno, que en el Atlántico se encuentra a 3 ml/l por debajo de los 800 m (Prince y Goodyear, 2006); lo mismo ocurre con las diferentes profundidades de las inmersiones de atunes y picudos en los océanos Pacífico y Atlántico, donde Prince y Goodyear (2006) encontraron que los atunes y picudos del océano Pacífico realizaron inmersiones más someras que los del océano Atlántico, relacionando estas diferencia en profundidad de inmersiones con la profundidad del mínimo de oxígeno en ambas zonas.

La trayectoria seguida por el tiburón azul 8 en este estudio muestra que al cambiar de dirección, el tiburón entró en aguas más cálidas (Fig 27) y la tolerancia hipóxica se reduce con el incremento de la temperatura (Wise, *et al.*, 1998), explicando porque se mantuvo más cercano a la superficie. Además, el patrón observado de inmersiones más profundas en la noche que en el día en la última parte del recorrido, puede explicarse con la distribución de calamares capaces de sobrevivir períodos de hipoxia (Boyle y Rodhouse, 2005); cuando el calamar esta en la superficie en la noche se vuelve una presa disponible para el tiburón que se encuentra delimitado a aguas superficiales por la somera profundidad del mínimo de oxígeno, mientras que en las horas de día, cuando no hay calamar en aguas superficiales, el déficit de oxígeno le impide hacer migraciones verticales profundas.

VI. Conclusiones

Con los resultados obtenidos en este estudio se sugiere que el oxígeno disuelto puede ser un limitante para el comportamiento vertical del tiburón azul, limitando sus movimientos a profundidades en donde el oxígeno disuelto no se encuentre en niveles tales que pueda producir condiciones hipóxicas para el organismo.

Así mismo, se encontró en este estudio que los movimientos y el comportamiento de los tiburones azules pueden estar relacionados con el comportamiento vertical de migraciones superficiales nocturnas de sus principales presas, los cefalópodos.

Se encontró también que la temperatura es un factor que puede influir en sus movimientos, pero no se encontró evidencia de que este sea un factor importante para su comportamiento, aunque los datos permiten inferir que la temperatura sí influye en el comportamiento de la presa, que a su vez podría influir en el comportamiento del tiburón azul.

A pesar de que la información obtenida de los resúmenes de las marcas limita el conocimiento acerca de los movimientos continuos de los tiburones azules, esta información sí permite hacer inferencias sobre el comportamiento general de los tiburones dentro de la columna de agua cuando se comparan con otros estudios.

Finalmente, aunque la cantidad de datos de las marcas en este estudio fue relativamente menor comparada con la de otros trabajos de marcaje satelital, la información obtenida corresponde con lo reportado para el comportamiento de *Prionace glauca* y las conclusiones generadas son confiables.

VII. Literatura citada

- Alerstam, T., H. Hedenström y S. Åkesson. 2003. Long-distance-migration: evolution and determinants. *OIKOS*. 103: 247-260 p.
- Bernal D., C. Sepulveda, O. Mathieu-Costello y J.B. Graham. 2003. Comparative studies of high performance swimming in sharks I. Red muscle morphometrics, vascularization and ultrastructure. *J Exp Biol*. 206, 2831-2843 p.
- Bigelow, K.A., C.H. Boggs y X. He. 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fish Oceanogr*. 8 (3): 178-198 p.
- Block, B.A., D.P. Costa, G.W. Boehlert y R.E. Kochevar. 2003 Revealing pelagic habitat use: the tagging of Pacific pelagics program. *Oceanol Acta*. 25: 255 – 266 p.
- Bonfil, R., M. Meyer, M.C. Scholl, R. Johnson, S. O'Brien, H. Oosthuizen, S. Swanson, D. Kotze y M. Paterson. 2005. Transoceanic Migration, Spatial Dynamics, and Population Linkages of White Sharks. *Sci*. 310: 100-103 p.
- Boustany, A.M., S.F. Davis, P. Pyle, S.D. Anderson, B.J. Le Boeuf y B.A. Block. 2002. Satellite tagging: Expanded niche for white sharks. *Nat*. 415: 35-36 p.
- Boyle, P. y P. Rodhouse. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Blackwell Publishing. India. 452 pp.
- Brill, R.W. 1994. A review of temperature and oxygen tolerance studies of tunas pertinent to fisheries oceanography, movement models and stock assessments. *Fish Oceanogr*. 3 (3): 204-216 p.
- Bruce, B.D., J. D. Stevens y H. Malcolm. 2006. Movements and swimming behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in Australian waters. *Mar Biol*. 150: 161–172 p.
- Cailliet, G.M., L.K. Martin, J.T. Harvey, D. Kusher y B.A. Welden. 1983. Preliminary studies on the age and growth of blue *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, sharks from California waters. NOAA Tech. Rep. NMFS. 8: 179 – 188 p.
- Cailliet G.M. y D.W. Bedford. 1983. The Biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: A review. *CalCOFI Rep*. 24: 57-69 p.

- Carey, F.G. y J.A. Scharold. 1990. Movements of blue shark in depth and course. *Mar Biol.* 109: 329-342 p.
- Carrera-Fernández, M. 2004. Biología reproductiva del tiburón azul, *Prionace glauca*, (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 82 pp.
- Carlson, J.K. y G.R. Parsons. 2001. The effects of hypoxia on three sympatric shark species: physiological and behavioral responses. *Environ Biol Fish.* 61: 427-433 p.
- Clarke, M.R., D.C. Clarke, H.R. Martins y H.M. Da Silva. 1996. The diet of the blue shark (*Prionace glauca* L.) in Azorean waters. *Arquipélago. Life Mar Sci.* 14 (A): 41-56 p.
- Compagno, L.J.V. 1984. FAO species catalogue No. 4 Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. Part 2: Carcharhiniformes. *FAO Fish Synop.* 125: 250 – 655 p.
- Estrada, J.A., A.N. Rice, M.E. Lutcavage y G.B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *J Mar Biol Ass U.K.* 83: 1347-1350 p.
- Fernández-Álamo, M.A. y J. Färber-Lorda. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progr Oceanogr.* 69: 318-359 p.
- Harvey, J.T. 1989. Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, *Prionace glauca*, in Monterey Bay, California. *Calif Fish Game.* 75 (1): 33 – 44 p.
- Hazin, F. y R. Lessa. 2005. Synopsis of biological information available on blue shark, *Prionace glauca*, from the Southwestern Atlantic Ocean. *Col Vol Sci Pap. ICCAT.* 58 (3): 1179-1187 p.
- Heithaus, M.R., A.J. Wirsing, L.M. Dill y L.I. Heithaus. 2007. Long-term movements of tiger sharks satellite-tagged in Shark Bay, Western Australia. *Mar Biol.* 151: 1455–1461 p.
- Henderson, A.C., K. Flannery y J. Dunne. 2001. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the north-east Atlantic. *J Fish Biol.* 58: 1347-1358 p.
- Hernández-Aguilar, S.B. 2008. Espectro trófico del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR. Pp 79.

- Holland, K.N., B.M. Wetherbee, C.G. Lowe y C.G. Meyer. 1999. Movements of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in coastal Hawaiian waters. *Mar Biol.* 134: 665-673 p.
- Holts, D.B., A. Julian, O. Sosa-Nishizaki y N.W. Bartoo. 1998. Pelagic shark fisheries along the west coast of the United States and Baja California, México. *Fish Res* 39: 115 – 125 p.
- Holts, D.B., C. Wilson y Ch.G. Lowe. 2001. Blue shark. California's Living Marine Resources: Status Report. Calif Dep of Fish Game. 342 – 344 p.
- Hopkins, T.E. y J.J. Cech Jr. 2003. The influence of environmental variables on the distribution and abundance of three elasmobranch in Tomales Bay, California. *Environ Biol Fish.* 66: 279-291 p.
- Kalmijn, A.J. 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. En: A. Fessard (ed.) *Handbook of sensory physiology*, Vol. III/3. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 147-200 p.
- Kalmijn, A.J. 1984. Theory of electromagnetic orientation: a further analysis. En: L. Bolis, R.D. Keynes, S.H.P. Maddrell (eds.) *Comparative physiology of sensory systems*. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York. 525-560 p.
- Kalmijn, A.J. 1990. Interpretation of blue shark movements in terms of electromagnetic theory. Appendix to E. G. Carey y J.V. Scharold. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar Biol.* 106, 329-342 p.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progr Oceanogr.* 69: 181-217 p.
- Kinsey, D.W. y B.E. Kinsey. 1967. Diurnal changes in oxygen content of the water over the coral reef platform at heron island. *Aust J Mar Freshw Res.* 18: 23–34 p.
- Klimley P., S.C. Beavers, T.H. Curtis y S. J. Jorgensen. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environ Biol Fish.* 63: 117–135 p.
- Kohler, N.E. y P.A. Turner. 2001. Shark tagging: a review of conventional methods and studies. *Environ Biol Fish.* 60: 191-223 p.
- Kohler, N.E., P.A. Turner, J.J. Hoey, L.J. Natanson y R. Briggs. 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species: blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *Col Vol Sci Pap ICCAT.* 54 (4): 1231-1260 p.

- Lyle, M., I. Koizumi, M.L. Delaney y J.A. Barron. 2000. Sedimentary record of the California Current System, middle Miocene to Holocene: A Synthesis of Leg 167 Results. En M. Lyle, I. Koizumi, C. Richter y T.C. Moore Jr (eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 167: 341-376 p.
- Landesman, J.G. 1984. Horizontal and vertical movements and seasonal population shifts in the blue shark, *Prionace glauca*, near Santa Catalina Island, California. Masters Thesis. California State University, Long Beach.
- Markaida, U., J.J.C. Rosenthal y W.F. Gilly. 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. Fish Bull. 103: 219-226 p.
- McCord, M.E. y S.E. Campana. 2003. A quantitative assessment of the diet of the blue shark (*Prionace glauca*) off Nova Scotia, Canada. J Northw Atl Fish Sci 32: 57-63 p.
- McKinnell, S. y M.P. Seki. 1998. Shark bycatch in the Japanese high seas squid driftnet fishery in the North Pacific Ocean. Fish Res. 39: 127-138 p.
- Mejuto, J. y B. García-Cortés. 2005. Reproductive and distribution parameters of the blue shark *Prionace glauca*, on the basis of on-board observations at sea in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. Col Vol Sci Pap ICCAT. 58 (3): 951-973 p.
- Mendizabal y Oriza, D., R. Vélez-Marín, J.F. Márquez-Farías y S.R., Soriano-Velásquez. 2001. Tiburones oceánicos del Pacífico. En: INP. Sustentabilidad y pesca responsable en México, evaluación y manejo. 179-209 p.
- Metcalf, J.D. y P.J. Butler. 1984. Changes in activity and ventilation response to hypoxia in unrestrained, unoperated dogfish, *Scyliorhinus canicula*. J Exp Biol. 108: 411-418 p.
- MMS. 2006. Ocean current energy potential on the U. S. outer continental shelf. Technology white paper. 1-7 p.
- Nakano, H. 1994. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. Bull Nat Res Inst Far Seas Fish. 31: 141-256 p.
- Nakano, H., H. Matsunaga, H. Okamoto y M. Okazaki. 2003. Acoustic tracking of bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* in the eastern Pacific Ocean. Mar Ecol Prog Ser. 265: 255-261 p.
- Nelson, D.R., J.N. McKibben, W.R. Strong Jr, C.G. Lowe, J.A. Sisneros, D.M. Schroeder y R.J. Lavenberg. 1997. An acoustic tracking of a megamouth shark,

- Megachasma pelagios*: a crepuscular vertical migratory. *Environ Biol Fish.* 49: 389–399 p.
- Parsons, G.R. y J.K. Carlson. 1998. Physiological and behavioral responses to hypoxia in the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*: routine swimming and respiratory regulation. *Fish Phys Biochem.* 19: 189–196 p.
- Prince, E.D. y C.P. Goodyear. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. *Fish Oceanogr.* 15 (6): 451-464 p.
- Queiroz, N., F.P. Lima, A. Maia, P.A. Ribeiro, J.P. Correia y A.M. Santos. 2005. Movement of blue shark, *Prionace glauca*, in the north-east Atlantic based on mark-recapture data. *J Mar Biol Ass U.K.* 85: 1107-1112 p.
- Roper, C.E.E. y Young, R.E. 1975. Vertical distribution of pelagic cephalopods. *Smithson Contr Zool.* 209: 1-51 p.
- Sciarrotta, T.C. y D.R. Nelson. 1977. Diel behaviour of the blue shark, *Prionace glauca*, near Santa Catalina Island, California. *Fish Bull.* 75: 519-528 p.
- Sepulveda, C.A., S. Kohin, C. Chan, R. Vetter y J.B. Graham. 2004. Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Mar Biol.* 145: 191–199 p.
- Sosa-Nishizaki, O., P.R. De la Rosa, L.R. Castro, C.C.M. Grijalva y V.J. De la Rosa. 1993. Reporte anual 1992 del proyecto: estudio biológico pesquero del pez espada (*Xiphias gladius*) y otras especies de picudos (marlines y pez vela). CICESE: CTECT 9306. 30 p.
- Stevens, J.D. 1976. First results of shark tagging in the north-east Atlantic, 1972-1975. *J Mar Biol Ass U.K.* 56: 929-937 p.
- Stevens, J.D. 1984. Biological observations on sharks caught by sport fishermen off New South Wales. *Austr. J Mar Freshw Res.* 35: 573-590 p.
- Stevens J.D. y K.J. McLoughlin. 1991. Distribution, Size and Sex Composition, Reproductive Biology and Diet of Sharks from Northern Australia. *Aust J Mar Freshw Res.* 42 (2): 151-99 p.
- Stokesbury, M.J.W., C. Harvey-Clark, J. Gallant, B.A. Block y R.A. Myers. 2005. Movement and environmental preferences of Greenland sharks (*Somniosus*

- microcephalus*) electronically tagged in the St. Lawrence Estuary, Canada. Mar Biol. 1-7 p.
- Teo, S.L.H., A. Boustany, S. Blackwell, A. Walli, K.C. Weng y B.A. Block. 2004. Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. Mar Ecol Prog Ser. 283: 81–98 p.
- Tricas, T.A. 1979. Relationships of the blue shark, *Prionace glauca*, to its prey species near Santa Catalina Island. Fish Bull. 77: 175-182 p.
- Vas. P. 1990. The abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the western English Channel. Environ Biol of Fish. 29: 209-225 p.
- Weihs, D. 1973. Mechanically efficient swimming techniques for fish with negative buoyancy. J Mar Res. 31: 194-209 p.
- Weng, K.C., J.B. O'Sullivan, C.G. Lowe, C.E. Winkler, H. Dewar y B.A. Block. 2007. Movements, behavior and habitat preferences of juvenile white sharks *Carcharodon carcharias* in the eastern Pacific. Mar Ecol Prog Ser. 338: 211–224 p.
- Weng, K.C., P.C. Castilho, J.M. Morrissette, A.M. Landeira-Fernandez, D.B. Holts, R.J. Schallert, K.J. Goldman y B.A. Block. 2005. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks. Sci. 310: 104 – 106 p.
- Wise, G., J.M. Mulvey y G.M.C. Renshaw. 1998. Hypoxia Tolerance in the Epaulette Shark (*Hemyscillium ocellatum*). J Exp Zool. 281: 1-5 p.