



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ECOLOGÍA ESPACIAL,
ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DINÁMICA
ESPACIO-TEMPORAL DE *Prionace glauca*
(CHONDRICHTHYES, CARCHARHINIDAE)
EN LA ZONA DE TRANSICIÓN TROPICAL-
SUBTROPICAL DEL PACÍFICO NORORIENTAL**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

RODOLFO EDWARD VÖGLER SANTOS

LA PAZ, B.C.S, DICIEMBRE DE 2011.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 14:00 horas del día 7 del mes de Noviembre del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"ECOLOGÍA ESPACIAL, ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE
Prionace glauca (CHONDRICHTHYES, CARCHARHINIDAE) EN LA ZONA DE TRANSICIÓN
 TROPICAL-SUBTROPICAL DEL PACÍFICO NORORIENTAL"

Presentada por el alumno:

VÖGLER

Apellido paterno

SANTOS

materno

RODOLFO EDWARD

nombre(s)

Con registro:

A	0	8	0	0	9	7
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. SOFÍA ORTEGA GARCÍA
Directora de Tesis

DR. HERIBERTO SANTANA HERNÁNDEZ
2º. Director de Tesis

DR. DANIEL LLUCH BELDA

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

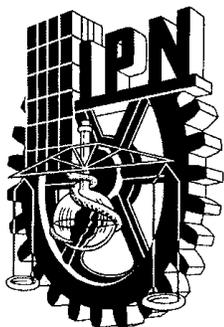
DR. EMILIO JOSÉ BEIER MARTIN

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



IPN.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 15 del mes Noviembre del año 2011
el (la) que suscribe MC. RODOLFO EDWARD VÖGLER SANTOS alumno(a) del
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
con número de registro A080097 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DRA. SOFÍA ORTEGA GARCÍA y DR. HERIBERTO SANTANA HERNÁNDEZ
y cede los derechos del trabajo titulado:

“ECOLOGÍA ESPACIAL, ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE
Prionace glauca (CHONDRICHTHYES, CARCHARHINIDAE) EN LA ZONA DE TRANSICIÓN
TROPICAL-SUBTROPICAL DEL PACÍFICO NORORIENTAL”

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: sortega@ipn.mx - hsantana@gmail.com. - rodolfovogler@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. RODOLFO EDWARD VÖGLER SANTOS

nombre y firma

DEDICATORIA

A Naty, esposa, compañera, astuta consejera e incondicional amiga, fuiste la base y el equilibrio fundamental para que este desafío llegara a buen puerto.

A toda mi familia y amigos más cercanos, a quienes veo regularmente y a los que hace años no he podido abrazar nuevamente, su cariño honesto y directo representan la energía esencial que me nutre día tras día y me acompaña en este camino llamado vida.

A María Elena y Rodolfo, padres excepcionales y muy queridos. Obreros incansables y luchadores que continúan vigentes mismo en el ocaso de su existencia. Ambos son ejemplos de vida en su abnegada entrega al trabajo y cuidado de la familia. La crianza recibida de ustedes forjó mi infancia y adolescencia y es complemento de mi etapa adulta que se extiende hasta llegar al hombre que soy actualmente, con mis defectos y virtudes, pero por sobre todo, con la conciencia de que las cosas en la vida no se regalan sino que hay que luchar para conquistarlas.

A Beatriz Fernández (Homenaje póstumo: 23/08/1948 - 1º/06/2011)

Madre de bondad infinita que ahora vive en nuestros corazones. Supo engendrar y criar hijos propios y ajenos con igual amor y generosidad. Esas virtudes personales traspasaron la frontera familiar íntima para derramarse, en pequeña o gran medida, hacia todos quienes tuvimos el placer de conocerla.

Querida Bea, este largo camino recorrido y la recompensa final que aquí cosecho se deben en buena parte a tus sabios consejos e incondicional apoyo. De una u otra forma, siempre supiste estar presente en los momentos alegres y en los difíciles. Por todo ello, este triunfo también es tuyo y sé que dónde estés lo vas a disfrutar y compartir con mucha luz y alegría.

AGRADECIMIENTOS

El proceso de desembarque y la posterior travesía en un país nuevo, con su cultura, sus aromas, sabores y sinsabores, con alegrías y desencuentros, requiere de compañía y apoyo. Naty, por infinitas razones mereces ser mencionada al inicio y con lugar destacado. Tu amor, energía positiva y cuotas de buen humor diario son ingredientes esenciales que le dan sabor y color a mi vida. Horas restadas a la familia y sumadas al trabajo representan un costo muy grande y espero que todo ese esfuerzo que pusimos de ambos lados se vea reflejado en las siguientes páginas de esta Tesis.

A mi círculo familiar más íntimo (Ma. Elena y "Ofo"; hermanas: Gizella y Gabriela; sobrinos: Mathías, Federico y Luca; así como los Trabal-Fernández, esposas y progenie: querida Bea, Andrés y Paula, Miguel y Claudia, Camila e Isaac) y mis queridos amigos dispersos por el mundo (Andrés Milessi, César Fagúndez, Luis Hückstadt, Susana Giglio, Alex Galán, Sebastián Sauco) les expreso mi cariño y profundo agradecimiento, con quienes hemos compartido alegrías y tristezas, conquistas y derrotas, certezas y dudas, a lo largo de los años que llevamos fuera de Uruguay y con quienes siempre seguiremos ligados y construyendo nuestro futuro común a pesar de la distancia.

A la Secretaría de Relaciones Exteriores del Gobierno de México (período: Enero/2008 - Agosto/2008) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CVU: 269770, período: Septiembre/2008 - Diciembre/2011) por la concesión de una beca de apoyo económico, durante el período señalado, para desarrollar mis estudios de doctorado en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, México.

A la Dirección Regional de Investigación Pesquera en el Pacífico Sur (Manzanillo, Colima), perteneciente al Instituto Nacional de Pesca de México, por brindar las bases de datos biológico-pesqueras utilizadas para desarrollar esta investigación.

A mis directores y asesores del Comité de Tesis, los investigadores, Sofía Ortega García, Heriberto Santana Hernández, Felipe Galván Magaña, Emilio Beier Martín y Daniel Lluch Belda, por sus consejos y críticas, brindados en una conversación de pasillo, en una reunión, de forma cibernética o frente a un pizarrón discutiendo ideas, fórmulas y ecuaciones. Gracias Emilio por brindarme la oportunidad de entender por dentro a la oceanografía física pura y dura.

Durante el tiempo y camino recorridos en México se han ido sumando compañeros y he cosechado entrañables amistades, que siempre estarán presentes en mi corazón y me acompañarán en espíritu cuando nos toque seguir la vida por diferentes sendas. Espero recordar a todos los que aportaron su granito de arena en este proceso de mi vida, pero si fallo en el intento y omito mencionar a alguno, sepan disculpar pero no será personal sino mero olvido.

A Emilio Beier y Rebeca, también a Felipe Galván y familia, gracias por su linda amistad, por abrir las puertas de su casa, por permitir estrechar lazos con sus familias y cómo olvidar, también por dejar fluir la alegría durante esas bulliciosas fiestas en cálidas noches, junto a compañeros de laboratorio y amigos, compartiendo ricas comidas, intercambiando música, costumbres y disfrutando de mucha parranda. Todo ello ha sido un combustible fundamental para el alma y un bálsamo para el espíritu.

A Gastón “manteca” Bazzino, querido amigo y compañero de mil andanzas en tierras aztecas y también andinas, gracias por haberme recibido y compartido tu morada de la calle Maderos al desembarcar en La Paz en 2008, cuando este desafío apenas comenzaba.

A Rebeca “becky” S. y Luis “lucho” S., Gabriela “gaviota” G., Mónica R., Emilio I., Christian S. y Milena M., Cointa G., David V., Toño, Mario y Geraldine, les agradezco a ustedes por compartir su amistad y/o compañerismo, además de su hospitalidad

cuando fui recibido en sus hogares, ya sea por el motivo que fuere, cumpleaños, fiesta de bodas, titulaciones y hasta fiestas patrias en algún año que pasó.

A Luis “chamo” Hückstadt, agradezco por haber brindado parte de tu tiempo para revisar una versión preliminar de uno de los artículos y también a los árbitros anónimos que establecieron el proceso formal de revisión de las publicaciones. A los compañeros de posgrado e investigadores de México y de otros países, de quienes recibí sugerencias, observaciones y críticas constructivas en diferentes oportunidades e instancias académicas, que contribuyeron a mejorar la calidad del trabajo realizado en esta Tesis.

A los compañeros de oficina del “aula 6” (Mónica, Anel, Rebeca, Itzel, Alfredo, Luis y Saúl), por su buena onda y el espíritu colectivo de compartir lo que se tenía, desde el café recién hecho hasta los festejos de cumpleaños de cada uno de los que frecuentábamos la oficina.

A los compañeros de fútbol en la cancha del CICIMAR y a los compañeros de vóley en la playa del malecón, especialmente a los “Guardianes de la Palapa” (Naty, Coi, Lia, Ro, Viole, Itzel, Alejandra, Miguel, Lalo, David, Gastón, Toño, Alex, Tona, Tico) con quienes disputamos entretenidos campeonatos playeros del CIB; gracias por esas tardecitas deportivas disfrutando de buenos momentos, siempre necesarios para ejercitar el físico y equilibrar la mente.

Al personal técnico de la secretaría y de las oficinas administrativas, principalmente a Ma. Magdalena Mendoza y Humberto Ceseña, al personal de la Unidad de Cómputo, sin olvidar a Juan García y Teresa Barriga (la “jefita”) de la biblioteca del CICIMAR, todos siempre dispuestos a prestar sus servicios en pos de resolver cualquier inconveniente o necesidad. Al personal técnico del CICESE-Unidad La Paz, por su buena disposición y apoyo cuando fueron requeridos.

Esta Tesis se escribió entre Agosto y Septiembre de 2011.

ÍNDICE

<i>Tema</i>	<i>Página</i>
Lista de Figuras.....	i
Lista de Tablas.....	ix
Glosario.....	xiii
Resumen.....	xvii
Abstract.....	xviii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	5
3. JUSTIFICACIÓN.....	9
4. HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	10
5. OBJETIVOS.....	11
5.1. Objetivo general.....	11
5.2. Objetivos específicos.....	11
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	12
6.1. Área de estudio.....	12
6.2. Condiciones oceanográficas en el área de estudio.....	13
6.3. Bases de datos físicos.....	14
6.4. Características de las flotas pesqueras.....	16
6.4.1. Flota palangrera oceánica.....	16
6.4.2. Flota palangrera costero-oceánica.....	18
6.5. Descripción de los muestreos a bordo.....	19
6.6. Análisis de datos.....	19
6.6.1. Estructura poblacional de <i>Prionace glauca</i>	19
6.6.1.1. Clases de tamaños y proporción sexual.....	20
6.6.2. Modelación de relaciones ambientales de <i>Prionace glauca</i> por grupos de sexo-tamaño.....	20

6.6.3. Variabilidad hidrográfica y distribución de grupos de sexo-tamaño.....	23
6.6.4. Dinámica oceanográfica de mesoescala y distribución espacio-temporal de capturas de <i>Prionace glauca</i>	23
6.6.5. Áreas de parto de <i>Prionace glauca</i>	24
7. RESULTADOS.....	25
7.1. Estructura poblacional de <i>Prionace glauca</i>	25
7.1.1. Clases de tamaños y proporción sexual.....	25
7.1.1.1. Aguas oceánicas.....	25
7.1.1.2. Aguas costero-oceánicas.....	27
7.2. Modelación de relaciones ambientales de <i>Prionace glauca</i> por grupos de sexo-tamaño.....	29
7.2.1. Aguas oceánicas.....	30
7.2.2. Aguas costero-oceánicas.....	39
7.3. Variabilidad hidrográfica y distribución de grupos de sexo-tamaño.....	47
7.3.1. Aguas oceánicas.....	47
7.3.1.1. Invierno (1994-1996/2000-2002).....	47
7.3.1.2. Primavera (1994-1996/2000-2002).....	47
7.3.1.3. Verano (1994-1996/2000-2002).....	50
7.3.1.4. Otoño (1994-1996/2000-2002).....	52
7.3.2. Aguas costero-oceánicas.....	54
7.3.2.1. Invierno (2003-2009).....	54
7.3.2.2. Primavera (2003-2009).....	54
7.3.2.3. Verano (2003-2009).....	57
7.3.2.4. Otoño (2003-2009).....	57
7.4. Dinámica oceanográfica de mesoescala y distribución espacio-temporal de capturas de <i>Prionace glauca</i>	60
7.4.1. Evento El Niño 1997-1998.....	60

7.4.1.1.	Verano de 1997.....	60
7.4.1.2.	Otoño de 1997.....	62
7.4.1.3.	Invierno de 1998.....	63
7.4.1.4.	Primavera de 1998.....	64
7.4.2.	Evento La Niña 1998-1999.....	65
7.4.2.1.	Invierno de 1999.....	65
7.4.2.2.	Primavera de 1999.....	66
7.4.2.3.	Verano de 1999.....	67
7.4.2.4.	Otoño de 1999.....	68
7.4.3.	Período no-El Niño/La Niña.....	69
7.4.3.1.	Verano de 2000.....	70
7.4.3.2.	Invierno de 2001.....	70
7.5.	Áreas de parto de <i>Prionace glauca</i>	71
8.	DISCUSIÓN.....	73
8.1.	Estructura poblacional de <i>Prionace glauca</i>	73
8.2.	Modelación de relaciones ambientales de <i>Prionace glauca</i> por grupos de sexo-tamaño.....	76
8.3.	Dinámica oceanográfica de mesoescala y distribución espacio-temporal de capturas de <i>Prionace glauca</i>	79
8.4.	Variabilidad hidrográfica y distribución de grupos de sexo-tamaño.....	82
8.5.	Áreas de parto de <i>Prionace glauca</i>	85
9.	CONCLUSIONES.....	88
10.	RECOMENDACIONES y PERSPECTIVAS.....	90
11.	REFERENCIAS.....	92
12.	LISTA DE PÁGINAS WEB.....	98
13.	ANEXOS.....	99
13.1.	Artículo 1. Ecological patterns, distribution and population structure of <i>Prionace glauca</i> (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in the tropical-subtropical transition zone of the north-eastern Pacific.	

13.2. Artículo 2. Relationship between oceanographic mesoscale dynamics and the distribution of blue shark catches in the Eastern Tropical Pacific: with and without the influence of an extreme El Niño/La Niña event.....

Lista de figuras

- Figura 1. Principales corrientes superficiales presentes en el Pacífico Noreste frente a México: Corriente de California (brazo tropical), Corriente Costera Mexicana y el borde norte del Cuenco de Tehuantepec. Los colores indican la altura superficial media del mar (ASM) y los vectores representan las velocidades geostroficadas calculadas utilizando como referencia la isopícnica de 27 kg m^{-3} **12**
- Figura 2. Distribución espacial de los lances realizados por la flota palangrera oceánica (estrellas, 1994-96/2000-02) y por la flota palangrera costero-oceánica (círculos, 2003-2009) en el Pacífico Noreste frente a México.....**17**
- Figura 3. Frecuencia de ocurrencia anual (FO,%) de clases de tamaños para machos (M, negro) y hembras (H, gris) de *Prionace glauca* capturados por la flota palangrera oceánica en el Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002.....**26**
- Figura 4. Frecuencia de ocurrencia anual (FO,%) de clases de tamaños para machos (M, negro) y hembras (H, gris) de *Prionace glauca* capturados por la flota palangrera costero-oceánica en el Pacífico Noreste frente a México entre 2003 y 2009.....**28**
- Figura 5. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la interacción latitud-mes sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas. Líneas punteadas verde y roja indican ± 1 error estándar, respectivamente. Tipos de efecto se indican por signos +/-.....**34**
- Figura 6. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la interacción longitud-mes sobre la CPUE de hembras juveniles de *Prionace*

glauca en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas, d) hembras juveniles. Líneas punteadas verde y roja indican +/- 1 error estándar, respectivamente. Tipos de efecto se indican por signos +/-.....**35**

Figura 7. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la temperatura a 75 m de profundidad sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos. b) machos juveniles. c) hembras adultas. d) hembras juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.....**37**

Figura 8. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la salinidad a 75 m de profundidad sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas, d) hembras juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.....**38**

Figura 9. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la interacción latitud-mes (a, b) y de la interacción longitud-mes (c, d) sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 2003-2009. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas, d) hembras juveniles. Líneas punteadas verde y roja indican +/- 1 error estándar, respectivamente. Tipos de efecto se indican por signos +/-.....**43**

Figura 10. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la salinidad a 50 m (a, b) y de la salinidad a 100 m de profundidad (c, d) sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 2003-2009. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas, d) hembras juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.....**45**

Figura 11. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la longitud sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 2003-2009. a) machos adultos, b) machos juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.....**46**

Figura 12. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**48**

Figura 13. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de

isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**49**

Figura 14. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5°C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**51**

Figura 15. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**53**

Figura 16. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**55**

Figura 17. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera (2003-2009). Los colores indican campos de

temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**56**

Figura 18. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5°C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**58**

Figura 19. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.....**59**

Figura 20. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano de 1997. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....**61**

Figura 21. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño de 1997. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por

lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....	62
Figura 22. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno de 1998. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de <i>Prionace glauca</i> por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....	63
Figura 23. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera de 1998. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de <i>Prionace glauca</i> por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....	64
Figura 24. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de <i>Prionace glauca</i> por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....	65
Figura 25. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de <i>Prionace glauca</i> por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....	67

Figura 26. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....**68**

Figura 27. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....**69**

Figura 28. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano de 2000. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....**70**

Figura 29. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno de 2001. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.....**71**

Figura 30. Distribución espacial y temporal de hembras grávidas de *Prionace glauca* capturadas en el Pacífico Noreste frente a México por parte de las flotas palangreras costero-oceánica (a, b) y oceánica (c, d). Los números indican el

total de hembras capturadas por cuadrante. Se muestran las isóbatas de 50, 100, 200, 500, 1000, 2000 y 3000 m.....**72**

Lista de tablas

- Tabla 1. Capturas anuales (número total de ejemplares de *Prionace glauca*) y esfuerzo (número de lances y anzuelos calados) de las flotas palangrera oceánica y costero-oceánica en el Pacífico Noreste frente a México.....**18**
- Tabla 2. Proporción sexual de juveniles de *Prionace glauca* capturados anualmente por dos flotas palangreras en el Pacífico Noreste frente a México. M = machos. F = hembras. *n* = número total de juveniles capturados por año.....**27**
- Tabla 3. Proporción sexual de adultos de *Prionace glauca* capturados anualmente por dos flotas palangreras en el Pacífico Noreste frente a México. M = machos. F = hembras. *n* = número total de adultos capturados por año.....**29**
- Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson para un conjunto de variables predictivas seleccionadas para construir los modelos aditivos generalizados de cuatro grupos de sexo-tamaño de *Prionace glauca* en aguas oceánicas y costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. MA = machos adultos. MJ = machos juveniles. HA = hembras adultas. HJ = hembras juveniles.....**30**
- Tabla 5. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (F) y su nivel de significancia (P). *, P <0.1, **, P <0.01, ***, P <0.001. T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.....**31**

Tabla 6. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R^2). T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.....**31**

Tabla 7. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (F) y su nivel de significancia (P). *, P <0.1, **, P <0.01, ***, P <0.001. T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.....**32**

Tabla 8. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R^2). T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.....**33**

Tabla 9. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada

variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (F) y su nivel de significancia (P). *, P<0.1, **, P<0.01, ***, P<0.001. S50-m = salinidad a 50 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. := interacción entre variables predictivas.....**40**

Tabla 10. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R^2). S50-m = salinidad a 50 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. := interacción entre variables predictivas.....**40**

Tabla 11. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (F) y su nivel de significancia (P). *, P <0.1, **, P <0.01, ***, P <0.001. T100-m = temperatura a 100 m de profundidad. S100-m = salinidad a 100 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. := interacción entre variables predictivas.....**41**

Tabla 12. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R^2). T100-m = temperatura a 100 m de

profundidad. S100-m = salinidad a 100 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.....**42**

Tabla 13. Valores bi-mensuales del Índice Multivariado El Niño/Oscilación del Sur desde enero de 1997 a diciembre de 1999. Celdas destacadas en gris oscuro (claro) indican anomalías positivas (negativas) de temperatura superficial del mar correspondiente a fuertes condiciones El Niño (La Niña).....**60**

Glosario

Abundancia poblacional: número total de individuos de una población presentes en determinado lugar.

Análisis espacial: intento de evaluar la respuesta de los organismos frente a condiciones y recursos ambientales que son heterogéneos en el espacio, condicionando en gran medida el funcionamiento de los organismos a dicha heterogeneidad espacial.

Área de parto: área geográficamente definida donde se llevan a cabo los partos y en la cual es posible encontrar a hembras en diferentes etapas de la preñez (en parto y post-parto) así como a recién nacidos y a juveniles de pequeño tamaño.

Corrientes geostróficas: En el interior del océano lejos de la superficie, del fondo y de las fronteras laterales, para distancias que exceden las decenas de kilómetros, y para escalas de tiempo mayores a algunos días, los gradientes de presión horizontal en el océano están en un balance casi completo con la fuerza de Coriolis que resulta de los movimientos horizontales. Este balance se denomina “balance geostrófico”, y las corrientes resultantes se denominan “corrientes geostróficas”.

Depredador tope: especie carnívora posicionada en el sector superior de la trama trófica y cuyo nivel trófico es mayor a 4.

Distribución poblacional: espacio delimitado que es ocupado por determinados individuos de una población.

Ecología: estudio de la interacción entre los organismos y su ambiente biótico y abiótico, la cual determina su distribución y abundancia.

Ecosistema marino: complejo ensamblaje de componentes micro y microbiológicos interrelacionados y dependientes de una matriz acuosa tridimensional y dinámica, la cual está integrada por componentes físicos, químicos y geológicos que se relacionan con los componentes biológicos a diferentes escalas espaciales (de mm a cientos de kilómetros) y temporales (de segundos a miles de años).

Esfuerzo: Conjunto de medios de captura empleados por los pescadores para extraer individuos pertenecientes a poblaciones de especies acuáticas. El esfuerzo puede ser medido de diferentes maneras, las cuales están ligadas a las características del arte de pesca utilizado (e.g., nº de anzuelos calados, horas de remojo de anzuelos calados, horas de remojo de red de enmalle, etc).

Escala espacial: dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio.

Especie altamente migratoria: especie cuya proporción significativa de sus integrantes utiliza rutas migratorias fijadas evolutivamente para desplazarse de forma cíclica y previsible a través de áreas que son utilizadas para alimentación, reproducción y crianza de juveniles.

Estructura poblacional: individuos de una misma especie que se encuentran distribuidos en una misma zona y que presentan diferentes clases de sexo y tamaño, así como diferentes tasas de crecimiento, sobrevivencia y reproducción.

Giro oceánico de mesoescala: cuerpo de agua que gira rápidamente sobre sí mismo, cuya duración comprende días a semanas y cuyo diámetro alcanza decenas a cientos de kilómetros. Su formación puede deberse al choque entre corrientes oceánicas opuestas, también se forman por las irregularidades en el fondo de las cuencas o cuando las corrientes oceánicas golpean estructuras costeras o islas o simplemente debido a la fuerza del viento actuando sobre el agua. El sentido de rotación del agua al interior de un giro oceánico puede ser ciclónico o anticlónico. La circulación del agua en un anticiclón es en el sentido horario en el hemisferio norte, y

en sentido anti-horario en el hemisferio sur. Inversamente, en el interior de un ciclón, la circulación del agua es en el sentido anti-horario en el hemisferio norte, y en sentido horario en el hemisferio sur.

Isopicna: superficie donde la densidad potencial del agua se mantiene constante.

Meandro oceánico: curvatura descrita por una corriente oceánica cuya sinuosidad es pronunciada y desde el cual se pueden desprender filamentos o giros de mesoescala.

Palangre: aparejo de pesca que consta de una línea principal (línea madre) de la que cuelgan, cada cierta distancia, líneas secundarias (ramales o reinales) con anzuelos en sus extremos. En la zona donde inicia cada reinal se coloca una boya que facilita el mantenimiento de la verticalidad de aquel e indica su posición.

Segregación sexual: separación espacial entre individuos de sexos opuestos. En tiburones este comportamiento es común y ocurre principalmente en la fase adulta.

Variable: conjunto de valores medidos en el rango de distribución de una característica continua (e.g. temperatura, salinidad) o discreta (e.g. sexo, clase de tamaño).

Zona de convergencia intertropical (ZCIT): cinturón de baja presión que rodea al planeta Tierra en la región ecuatorial. Está formado por la convergencia de aire cálido y húmedo que fluye hacia latitudes situadas por encima y por debajo del ecuador. El aire es empujado hacia la zona de convergencia por la acción de las celdas de Hadley, un sistema de circulación atmosférico a mesoescala que forma parte del sistema planetario de distribución del calor y la humedad. Una vez allí, el aire es transportado verticalmente hacia abajo por la actividad convectiva de las tormentas; aquellas regiones situadas bajo su área de influencia reciben precipitaciones de más de 200 días al año. La posición de la ZCIT varía con el ciclo

estacional siguiendo la posición del Sol en el cenit y alcanza su posición más al norte (8° N) durante el verano del hemisferio norte, y su posición más al sur (1° N) durante la primavera del hemisferio norte.

Zona epipelágica: zona distribuida entre la superficie oceánica y 200 m de profundidad.

Resumen

La presente investigación analizó los patrones ecológicos regionales, la distribución y la estructura poblacional de *Prionace glauca* basado en muestreos a bordo de dos flotas palangreras que operaron en aguas oceánicas (1994-96/2000-02) y costero-oceánicas (2003-2009) del Pacífico Noreste frente a México. Modelos aditivos generalizados fueron aplicados a datos de captura por unidad de esfuerzo para evaluar efectos de factores espaciales, temporales y ambientales sobre la distribución horizontal de cuatro grupos de sexo-tamaño a la profundidad estimada de captura. Se exploró la distribución espacio-temporal de las capturas y su relación con las corrientes geostroficadas y giros oceánicos. La presencia de áreas de parto fue explorada. Los patrones espaciales de distribución fueron influenciados por cambios latitudinales (aguas oceánicas) y longitudinales (aguas costero-oceánicas), y los patrones temporales fueron afectados por variaciones estacionales y por segregación sexual o de tamaño. Cambios latitudinales en la distribución horizontal de los tiburones se acoplaron a los avances y retrocesos estacionales de diferentes masas de agua. En aguas oceánicas los machos fueron dominantes, mientras que en aguas costero-oceánicas la porción de juveniles (adultos) fue dominada por hembras (machos). Los machos adultos mostraron una relación positiva con temperaturas entre 17 °C y 20 °C y salinidades entre 34.2 y 34.4 UPS. La distribución de machos juveniles estuvo asociada a temperaturas entre 14 °C y 15 °C y salinidades entre 33.6 y 34.1 UPS, lo cual sugiere una mayor tolerancia de los machos adultos para explorar aguas subtropicales. Las hembras adultas se agregaron hacia latitudes menores a 25° N, principalmente asociadas con aguas cálidas y menos salinas. La distribución de las hembras juveniles indicó su preferencia por aguas frías y de mayor salinidad. Lances de pesca con las mayores capturas estuvieron ubicados en sitios con altas velocidades geostroficadas y en el borde de meandros o giros oceánicos. La presencia de hembras preñadas sugiere que el Pacífico Noreste frente a México representa un área ecológica clave para el ciclo reproductivo de *P. glauca*.

Palabras clave: Tiburón migratorio, ecosistema pelágico, distribución espacio-temporal, macro-ecología, zona de convergencia subtropical, Pacífico Nororiental

Abstract

Regional ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* were analyzed based on samples collected on board two long-line fleets operating in oceanic waters (1994-96/2000-02) and in coastal oceanic waters (2003-2009) of the eastern tropical Pacific off México. Generalized additive models were applied to catch per unit of effort data to evaluate the effect of spatial, temporal and environmental factors on the horizontal distribution of the life stages (juvenile, adult) and the sexes at the estimated depth of catch. Spatial-temporal distribution of catches were explored and their relationship with geostrophic currents and eddies was analyzed. The presence of breeding areas was explored. Spatial distribution patterns were mainly influenced by latitudinal changes (oceanic waters) and by longitudinal changes (coastal oceanic waters), while temporal patterns were affected by seasonal variations and by sexual or size segregation. Latitudinal changes on the horizontal distribution of sharks were coupled to the seasonal forward and backward of water masses through the study area. In oceanic waters a large dominance of males at two life stages occurred, although at coastal oceanic waters the juvenile (adult) portion was dominated by females (males). Adult males showed strong positive relationship with temperatures between 17 °C and 20 °C and salinities between 34.2 and 34.4 PSU. The distribution of juvenile males mainly occurred beyond temperatures of 14.0 °C to 15.0 °C, and salinities of 33.6 to 34.1 PSU, suggesting a greater tolerance of adult males to explore subtropical waters. Adult females were aggregated towards latitudes less to 25 °N, mainly associated with warmer and less saline waters. The distribution of juvenile females indicated its preference by lower temperatures and more saline waters. Fishing hauls with the highest catches were located in places with high geostrophic velocities and at the edge of meanders or eddies. Presence of pregnant females suggests that the eastern tropical Pacific off México represents an ecological key region to the reproductive cycle of *P. glauca*.

Key words: Highly migratory shark, pelagic ecosystem, spatial-temporal distribution; landscape ecology, subtropical convergence zone, north-eastern Pacific

1. INTRODUCCIÓN

Las aguas oceánicas son, en general, menos productivas, presentan menor biomasa y su diversidad es más baja que las aguas costeras. No obstante, en el océano abierto existen zonas llamadas “puntos calientes” cuya productividad y diversidad son relativamente altas (Worm *et al.* 2003). La productividad y diversidad en “los puntos calientes” puede variar según las condiciones oceanográficas dominantes y esta variabilidad puede ocurrir en la escala de días, semanas a meses. Debido a lo anterior, los vertebrados marinos de hábitos pelágicos (*e.g.* grandes peces, reptiles, aves, mamíferos) están condicionados a establecer migraciones recorriendo grandes distancias para cubrir sus requerimientos alimenticios o reproductivos (Block *et al.* 2001). La alta movilidad de los depredadores tope es una estrategia que les permite encontrar y explotar los diferentes tipos de “puntos calientes” presentes en océano abierto. Los “puntos calientes” están asociados a tres clases de estructuras: a) características batimétricas estáticas (*e.g.* arrecifes, borde de la plataforma continental, cañones submarinos, montes submarinos, zona expuesta de las islas), b) características hidrográficas persistentes (*e.g.* corrientes oceánicas, sistemas frontales) y c) características hidrográficas efímeras (*e.g.* frentes de mesoescala, giros de mesoescala).

Muchos depredadores tope pelágicos se agregan entorno a las zonas donde existen características batimétricas estáticas. En estas zonas las irregularidades del fondo marino alteran el flujo de agua que está por encima promoviendo eventos de surgencia de aguas profundas ricas en nutrientes hacia la superficie oceánica. A su vez, el incremento en la turbulencia y la mezcla de la columna de agua colaboran a potenciar el incremento local de la producción primaria. En consecuencia aumenta la producción secundaria y se dispara la formación de una trama trófica que paulatinamente incrementa su diversidad y favorece la presencia de depredadores tope ya que encuentran a sus presas más concentradas y accesibles (Thompson & Wolanski 1984; Simpson & Tett 1986). Por su lado, las características hidrográficas persistentes, tales como los sistemas frontales y las corrientes oceánicas,

constituyen importantes área de alimentación (Laurs *et al.* 1977, 1984; Goñi & Arrizabalaga 1993). Los sistemas frontales costeros asociados al borde de la plataforma continental han sido ampliamente reconocidos como regiones de elevada producción primaria la cual soporta una intensa actividad biológica, donde aves, mamíferos y atunes se agregan para explotar las presas concentradas en entorno a la zona de convergencia de los frentes (Laurs *et al.* 1984, Hunt *et al.* 1996). De forma similar, los sistemas frontales oceánicos y los bordes de las masas de agua son importantes características que afectan la biogeografía y la ecología del sistema oceánico pelágico (Sverdrup *et al.* 1942; Fager & McGowan 1963; Olson & Podesta 1987). Por ejemplo, la predictibilidad de los frentes oceánicos y su persistencia actúan como puntos de referencia para las especies pelágicas ya que actúan como indicadores de sus rutas migratorias (Olson & Podesta 1987). Por último, las características hidrográficas efímeras, tales como giros o frentes de mesoescala, son “puntos calientes” responsables de potenciar la productividad puntual y transitoria de una zona determinada. Estos procesos oceanográficos son definidos como gradientes abruptos en las propiedades de las masas de agua, no persisten en el tiempo ni están fijos en el espacio, son de corta duración (días a semanas) y su extensión espacial puede abarcar entre decenas y centenas de kilómetros. Su generación está promovida por una variedad de forzantes físicos, incluyendo surgencias, giros y filamentos (Olson *et al.* 1994). Una vez cumplido su ciclo las características efímeras se desvanecen al mezclarse con el agua circundante.

Los peces condricios o cartilaginosos son uno de los taxa más antiguos dentro de los vertebrados y su origen se remonta a más de 400 millones de años (Pikitch *et al.*, 2008). Este grupo incluye a tiburones, rayas y quimeras. De las 1160 especies de peces cartilaginosos apenas 26 a 31 especies (cerca de 2.5%) son oceánicas, las cuales permanecen gran parte de su vida en el océano abierto y alejados de los continentales (Compagno, 2008). Las pocas especies de tiburones que penetran el océano abierto son frecuentemente grandes depredadores que se alimentan de niveles tróficos intermedios (*e.g. Prionace glauca, Carcharhinus falciformis*) o superiores (*e.g. Carcharodon carcharias*) (Compagno, 2008). En consecuencia, los

tiburones son los depredadores tope de los ecosistemas del océano abierto y tienen un papel fundamental en las tramas tróficas allí establecidas (Pikitch *et al.*, 2008).

Prionace glauca es un tiburón ectotérmico, con reproducción vivípara y alta fecundidad (16 a 100 crías por camada), ocupando la posición clave de depredador tope en el ecosistema pelágico oceánico (Compagno, 1984). Es el vertebrado marino numéricamente dominante entre los grandes animales que habitan los mares actuales. A su vez, presenta la distribución geográfica más amplia de todos los peces cartilaginosos (Kohler & Turner, 2008). Este éxito evolutivo está dado por diversos componentes. Es un tiburón cosmopolita en regiones templadas y tropicales de los océanos Atlántico (incluyendo el Mar Mediterráneo), Pacífico e Índico, comúnmente encontrado entre 50° N y 50° S aunque puede alcanzar mayores latitudes (Compagno, 1984). Su distribución vertical incluye a la zona epi-pelágica de la columna de agua, mientras que su distribución horizontal abarca principalmente las aguas oceánicas, sin embargo, también puede encontrarse en aguas costeras con plataforma continental estrecha (Compagno, 2008). Las rutas migratorias utilizadas por esta especie pueden cubrir grandes distancias y atravesar una cuenca oceánica en sentido longitudinal o latitudinal. Las migraciones en el Atlántico indicaron travesías en sentido este a oeste e incluso de norte a sur cruzando el ecuador; aunque la magnitud y frecuencia de estos movimientos son parámetros desconocidos (Kohler & Turner, 2008). En el Pacífico su distribución aún está en estudio y se cree que también establezca migraciones en sentido longitudinal. En el Índico sus rutas migratorias son desconocidas y no hay estudios sobre el tema.

Los registros pesqueros industriales de *P. glauca* iniciaron a principios de la década de 1960 e indican que los grandes volúmenes de capturas se han producido bajo la categoría de descarte asociado a otras especies, ya que su importancia económica estaba limitada a la explotación local o regional hasta las últimas décadas del siglo XX (Mejuto & García-Cortés, 2005). A principios del siglo XXI ocurrió un quiebre en esta tendencia, cuando la globalización de los mercados despertó el interés mundial por la carne de ésta y otras especies de tiburones y sus derivados

(Mejuto & García-Cortés, 2005). La tendencia reciente de los mercados ha intensificado el ritmo de extracción y los volúmenes de captura de *P. glauca* alrededor del orbe. Las poblaciones de esta especie deben enfrentar la presión pesquera establecida por flotas industriales que operan en diferentes océanos y cuyos volúmenes de extracción ascienden a millones de toneladas anuales. Actualmente, este tiburón es la principal especie capturada incidentalmente en pesquerías con palangre y red de enmalle en todo el planeta, particularmente en naciones con flotas que operan en aguas oceánicas (Nakano & Seki, 2003; Nakano & Stevens, 2008). En la región del Pacífico Noreste frente a México (PNEM) *P. glauca* domina numéricamente las capturas generadas por la flota palangrera que opera en aguas oceánicas y es la segunda especie en importancia dentro de las capturas generadas por la flota palangrera que opera en aguas costero-oceánicas (Sosa-Nishizaki *et al.*, 2002). El cambio de tendencia en los mercados mundiales está teniendo sus consecuencias. Estimaciones globales recientes acerca de los puntos de referencia en las evaluaciones de stocks de *P. glauca* sugieren que los actuales volúmenes de comercio, expresado en número de tiburones, están cerca o posiblemente han excedido el nivel máximo sostenible del recurso (Clarke *et al.*, 2006). Las futuras consecuencias ecológicas de las actividades antropogénicas directas (mortalidad por pesca y descarte) e indirectas (degradación y contaminación de los ecosistemas oceánicos), podrían generar cambios drásticos en el equilibrio interno de la especie, en la ocupación de su nicho ecológico y consecuentemente, en el equilibrio del ecosistema pelágico oceánico. En el futuro sabremos si la amplia distribución geográfica de *P. glauca* aunado a su estrategia reproductiva, de parir una progenie numerosa, son elementos suficientes para contrarrestar los efectos adversos del creciente impacto que generan las actividades antropogénicas en los ecosistemas oceánicos.

2. ANTECEDENTES

En las regiones templadas del ecosistema marino, la distribución y la estructura poblacional de *P. glauca* están fuertemente influenciados por variaciones estacionales en la temperatura del agua y por sus condiciones reproductivas o la disponibilidad de presas (Kohler & Turner, 2008). Esto ha sido documentado en el Atlántico norte (Casey, 1985; Stevens, 1990), Atlántico sur (Hazin *et al.*, 1994), océano Pacífico (Sciarrotta & Nelson, 1977; Nakano, 1994; Nakano & Seki, 2003) y en el océano Índico (Gubanov & Grigor'yev, 1975). Usando marcaje convencional Casey (1985) encontró cambios en la distribución latitudinal y estacional de *P. glauca* en aguas templadas y subtropicales del Atlántico Noreste. En esta zona su estructura poblacional indicó ocurrencia de segregación espacial basada en el sexo y el tamaño de los individuos. En verano, los adultos (machos y hembras) se distribuyeron en zonas templadas, entre 32° N y 35° N, para realizar el apareamiento, aunque también se encontraron machos inmaduros en la misma zona. Por su parte, las hembras inmaduras migraron al norte hacia latitudes frías y se distribuyeron a lo largo de la costa suroeste de Inglaterra (entre 45° N y 50° N) (Casey, 1985). En invierno las hembras adultas (muchas preñadas) se localizaron nuevamente en latitudes templadas, alrededor de las islas Canarias y a lo largo de la costa oeste de África (entre 27° N y 32° N). Por el contrario, los machos adultos se separaron y migraron al norte hacia la costa de Portugal (entre 37° N y 40° N) para reunirse con las hembras inmaduras que habían regresado desde el norte (Casey, 1985).

Nakano (1994) desarrolló un modelo teórico a macroescala, utilizando datos pesqueros de la flota palangrera japonesa, para explicar la distribución y estructura poblacional de esta especie en aguas templadas y frías del Pacífico noroeste. Uno de los principales resultados señala que el apareamiento sucede a principios de verano en un área oceánica situada entre 20° N y 30° N. La zona de partos quedó establecida entre 35° N y 45° N, entorno a la Zona de Convergencia Subpolar (ZCSP). En esta zona del Pacífico norte, su estructura poblacional sugiere segregación sexual entre los juveniles únicamente. Por lo tanto, las zonas de cría

estarían distribuidas al norte (únicamente hembras juveniles) y al sur (únicamente machos juveniles) de la ZCSP. A su vez, los adultos, de ambos sexos, estarían distribuidos desde las zonas de cría de machos juveniles hacia el ecuador (Nakano, 1994).

Recientemente, Montealegre-Quijano & Vooren (2010), basados en datos pesqueros de la flota palangrera brasilera e internacional, señalaron a la zona de Convergencia Subtropical (ZCST) del Atlántico suroeste como posible área de cría de *P. glauca* constatando la presencia de pequeños juveniles de ambos sexos. Además, notaron que las hembras adultas fueron más abundantes a latitudes menores a 25° S. Las inferencias de Montealegre-Quijano & Vooren (2010) fueron confirmadas por Carvalho *et al.* (2011), quienes modelando espacialmente la Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) de *P. glauca*, estimaron la distribución espacial de dos áreas de cría de juveniles situadas al sur de 30° S y que están asociadas a la ZCST del Atlántico sudoccidental. Determinaron que una de las áreas está localizada cerca de la costa, posiblemente relacionada con procesos de surgencias ocurridos a lo largo del talud continental del sur de Brasil, Uruguay y norte de Argentina. A su vez, la otra zona se encuentra hacia el océano abierto, posiblemente relacionada con el sistema frontal de la ZCST. Estas evidencias representan un aporte sustancial que amplía el conocimiento acerca de la localización de las áreas de cría de *P. glauca*, resaltando que las mismas no están asociadas solamente a zonas de convergencia subpolares sino también a zonas de convergencia subtropicales. Actualmente, es imprescindible seguir reuniendo evidencias detalladas acerca de los patrones de distribución, considerando sexos y tamaños, así como la ubicación de zonas de apareamiento, de partos y de cría, datos que en su conjunto permitirán complementar sustancialmente el conocimiento existente acerca de la distribución y estructura poblacional de *P. glauca* en las zonas tropicales y subtropicales de diferentes océanos, especialmente en el Pacífico e Índico.

En los últimos años ha crecido el interés por evaluar la influencia de variables hidrográficas (e.g. temperatura, salinidad, profundidad) o de procesos oceanográficos

de mesoescala (e.g. frentes y giros oceánicos) sobre la distribución horizontal de tiburones pelágicos. La relación entre la distribución de grandes peces óseos y la dinámica de giros oceánicos de mesoescala fue demostrada para el caso de atunes. Howell & Kobayashi (2006) estudiaron la distribución de las capturas de *Thunnus obesus* (atún patudo), en el atolón de Palmyra (Hawaii), durante el evento El Niño/La Niña 1997-1999 y su relación con los movimientos de masas de agua y con la formación giros oceánicos. Dos grandes giros oceánicos con centro frío fueron observados en enero de 1998 (invierno). Durante los siguientes cinco meses fue evidente la inversión del sistema de corrientes. Esta inversión permitió el desarrollo de un giro con centro cálido (en primavera), el cual ubicó a las capturas de *T. obesus* hacia el norte del atolón (Howell & Kobayashi, 2006). Según los autores, el aumento de la disponibilidad de *T. obesus* en esta zona del Pacífico central se debió al acoplamiento entre la advección del agua cálida hacia el este junto a cambios de temperatura en la columna de agua ocurridos en los meses de invierno incluidos durante el evento El Niño 1997-98.

El primer estudio que relacionó la distribución de tiburones pelágicos con la posición de giros de mesoescala fue realizado por Carey & Scharold (1990), quienes utilizaron datos de telemetría acústica para demostrar que *P. glauca* nadó siguiendo la dirección de corriente de un giro cálido derivado de la Corriente del Golfo. El seguimiento indicó que los tiburones se encontraban situados a media distancia respecto al centro del giro, justo en la zona donde la velocidad de corriente era más fuerte y donde se obtendría la mayor ventaja si el rumbo del desplazamiento estuviera orientado en la misma dirección que la corriente (Carey & Scharold, 1990). Sin embargo, desde principios de la década de 1990 hasta la actualidad, son insuficientes los estudios orientados a entender cómo los procesos de mesoescala (principalmente los giros oceánicos) son capaces de afectar la distribución horizontal de los grandes tiburones pelágicos en general y de *P. glauca* en particular.

Hasta el presente, en ninguno de los océanos del orbe ha sido posible determinar cuándo y dónde las hembras preñadas de *P. glauca* realizan sus partos.

Según Pratt (1979), se estima que el parto se produce durante la primavera, pero todavía no está claro si este proceso se lleva a cabo en la plataforma continental o hacia el quiebre de la plataforma. Carrera-Fernández *et al.* (2010) encontraron hembras grávidas (n= 37) de *P. glauca* en diferentes etapas de desarrollo (etapa inicial y final, post-parto) dentro del PNEM. Las hembras grávidas fueron capturadas en zonas costeras frente a Baja California Sur principalmente en otoño (entre noviembre y diciembre, 51% del total), mientras que el resto fueron capturadas en invierno (enero y febrero) y finales del verano (septiembre) (Carrera-Fernández *et al.*, 2010). Al comparar ambos antecedentes queda en evidencia una contradicción acerca de cuándo ocurren los partos y en ningún caso ha sido determinado dónde son establecidos los mismos.

3. JUSTIFICACIÓN

La gran movilidad y amplia distribución de *P. glauca* son fuertes limitantes al momento de analizar las asociaciones entre su distribución y variables ambientales o para determinar su estructura y dinámica poblacional. En regiones templadas y tropicales se han realizado esfuerzos importantes para cuantificar los efectos de variables oceanográficas (temperatura superficial del mar, concentración de clorofila), geográficas (latitud, longitud) y/o geológicas (campo magnético terrestre, campos eléctricos) sobre la distribución de individuos marcados (e.g. Scariotta & Nelson, 1977; Carey & Scharold, 1990; Klimley *et al.*, 2002; Stevens *et al.*, 2010) y sobre la distribución de capturas de *P. glauca* (e.g. Nakano, 1994; Walsh & Kleiber, 2001; Queiroz *et al.*, 2005; Montealegre-Quijano & Vooren, 2010; Carvalho *et al.*, 2011). Sin embargo, tanto la estructura y dinámica poblacional de *P. glauca* así como su distribución espacio-temporal, continúan siendo aspectos poco conocidos en regiones tropicales y subtropicales. De igual forma, son insuficientes los estudios a escala regional capaces de integrar los patrones de distribución de *P. glauca* con diversos factores tales como, los movimientos de las masas de agua en espacio y tiempo, las variaciones de la hidrografía, o con la dinámica de procesos oceanográficos (e.g. giros oceánicos de mesoescala). En la región del PNEM, los aspectos antes señalados no han sido cuantificados así como tampoco la posición geográfica de posibles áreas de parto de *P. glauca*.

Por lo anterior, el análisis e integración de información establecidos en esta investigación tiene como objetivo ampliar el conocimiento acerca de la estructura y dinámica poblacional de *P. glauca* en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico Noreste, evidenciando las principales asociaciones de la especie con el ambiente y enfatizando el rol clave de esta zona en su ciclo reproductivo.

4. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Hipótesis 1

Prionace glauca presenta una estructura poblacional bien definida y caracterizada por la presencia permanente de adultos y semipermanente de juveniles en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico Noreste frente a México.

Hipótesis 2

Los patrones de distribución horizontal de *P. glauca* están asociados a movimientos regionales de las masas de agua, cuya dinámica varía en espacio (en latitud y longitud) y tiempo (variaciones estacionales).

Hipótesis 3

Las áreas de parto de *P. glauca* están geográficamente distribuidas sobre la zona costero-oceánica del Pacífico Noreste frente a México.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Establecer la estructura poblacional de *P. glauca* en el Pacífico Noreste frente a México, cuantificar los efectos de variables hidrográficas y de la dinámica oceanográfica de mesoescala sobre su distribución horizontal, y explorar la presencia de áreas de parto en el área de estudio.

5.2. Objetivos específicos

- Analizar la estructura poblacional de *P. glauca*
- Cuantificar los efectos de variables hidrográficas sobre la distribución horizontal de grupos de sexo-tamaño.
- Estimar la relación entre procesos oceanográficos de mesoescala y la distribución espacio-temporal de las capturas *P. glauca*.
- Determinar la presencia de áreas de parto de *P. glauca*.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

El área de estudio incluyó dos zonas del PNEM, una zona oceánica (15°35' N a 28°40' N, 102°58' W a 117°05' W) y otra zona costero-oceánica (15°82' N a 20°07' N, 102°99' W a 107°00' W) (Fig. 1).

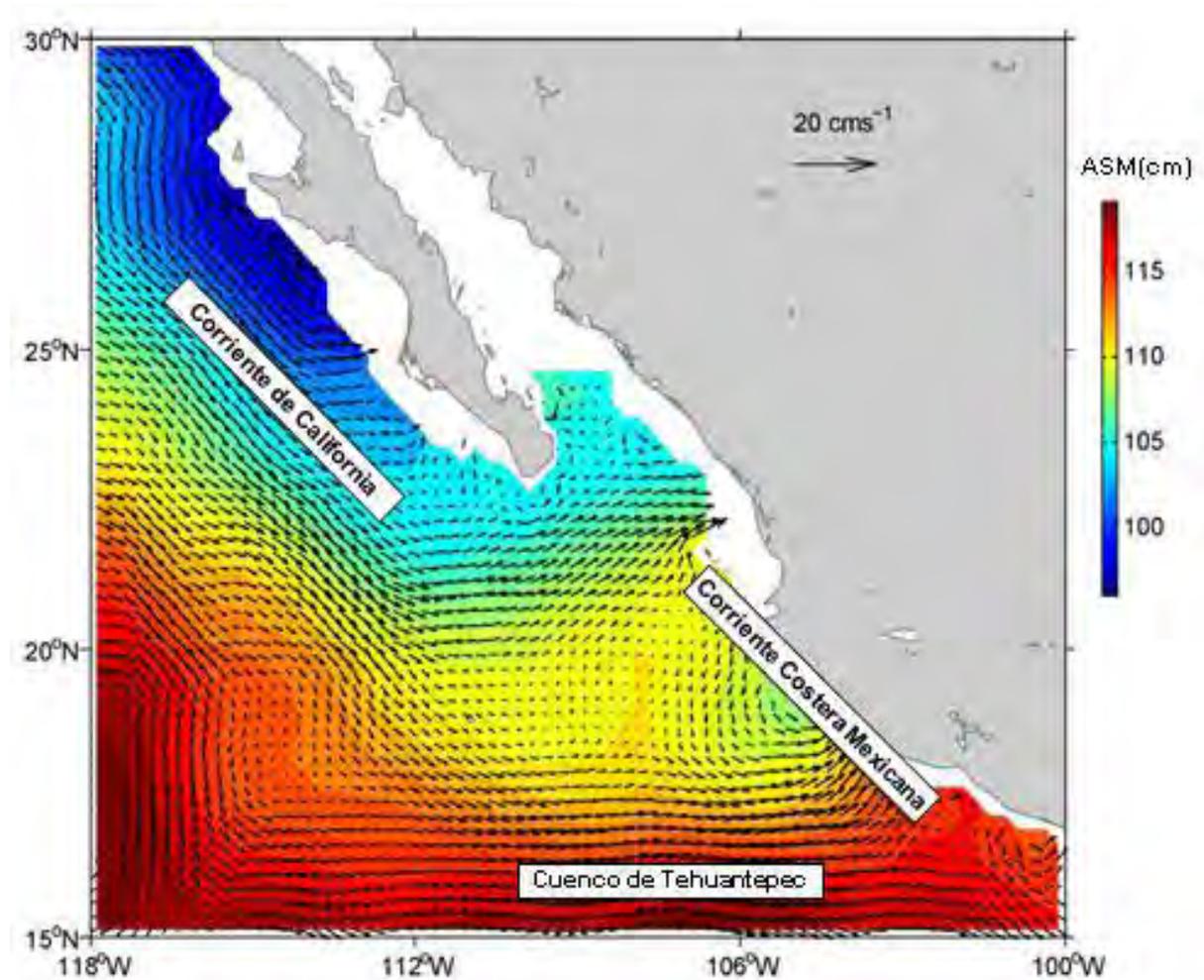


Figura 1. Principales corrientes superficiales presentes en el Pacífico Noreste frente a México: Corriente de California (brazo tropical), Corriente Costera Mexicana y el borde norte del Cuenco de Tehuantepec. Los colores indican la altura superficial media del mar (ASM) y los vectores representan las velocidades geostroficas calculadas utilizando como referencia la isopícnica de 27 kg m^{-3} .

6.2. Condiciones oceanográficas en el área de estudio

El PNEM es una región dinámica donde ocurre la confluencia de dos corrientes oceánicas con características muy distintas (Fig. 1). Por un lado, un brazo de la Corriente de California (CC) ingresa desde el noroeste y fluye hacia el ecuador (Kessler, 2006). Por el otro lado, la Corriente Costera Mexicana (CCM) proveniente de la región tropical ingresa desde el sureste y fluye hacia el polo norte de forma paralela a la costa y cercano a la misma (Lavín *et al.*, 2006). La conexión entre ambas corrientes era desconocida hasta que Godínez *et al.* (2010) demostraron que la circulación a gran escala dentro del PNEM puede ser descrita en términos del forzamiento físico local. Durante el período frío (invierno y primavera), la circulación anual a gran escala es ciclónica y transporta agua fría de la CC hacia el PNEM. Por el contrario, durante el período cálido (verano y otoño) la circulación es anticiclónica y transporta agua caliente tropical hacia el PNEM, tanto a nivel superficial como a nivel sub-superficial (Godínez *et al.*, 2010). Esta inversión en el patrón de circulación se explica por la acción de una gran onda de Rossby forzada por el estrés local que actúa sobre el rotacional del viento y por una onda de Rossby irradiada desde la costa (Godínez *et al.*, 2010). La circulación en la capa superficial (0-150 m) del PNEM está compuesta por sistemas de circulación en dos escalas: 1) circulación de macroescala, que conecta el Sistema de la CC con la región tropical y 2) circulación de mesoescala, la cual incluye giros ciclónicos y anticiclónicos. Las propiedades de las masas de agua de esta zona son poco conocidas, pero recientemente León-Chávez *et al.* (2010) demostraron que la capa superficial está compuesta principalmente de tres masas aguas: 1) Agua de la Corriente de California (ACC, 12.0-21.0 °C, 33.8-34.5 psu), 2) Agua Sub-tropical Sub-superficial (AStSs, 14.0-21.0 °C, 34.5-35.0 psu) y Agua Tropical Superficial (ATS, 25.0-30.0 °C, 33.8-34.5 psu). Los otros tipos de masas de agua presentes en la capa superficial del PNEM son el resultado de la mezcla entre las masas de agua citadas anteriormente sumado al forzamiento atmosférico (León-Chávez *et al.*, 2010). El ACC produce un mínimo sub-superficial de salinidad cerca de los 50 m de profundidad. El límite norte del ATS se encuentra alrededor de 15° N y muestra un desplazamiento latitudinal de

aproximadamente 5 grados durante el año, el cual puede ser identificado con el movimiento anual de la isoterma superficial de 25.0°C (Wyrski, 1965). La posición de la isoterma superficial de 25 °C fue considerada como un indicador del desplazamiento estacional de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), tal como fue propuesto por Wyrski (1965).

El Sistema frontal de Baja California (SFBC) es una amplia zona caracterizada por una alta concentración de frentes térmicos y de amplia persistencia temporal (> 8 meses por año). El SFBC se extiende desde la costa hasta 300 km al este de Baja California Sur y está generado por la confluencia entre el límite sur de la CC (agua fría) y el límite norte de la contra Corriente de California (o Corriente de Davidson, agua cálida) (Etnoyer *et al.*, 2004).

6.3. Bases de datos físicos

Desde el sitio oficial de la Agencia Nacional de Oceanografía y Atmósfera de E.E.U.U. (NOAA, <http://www.nodc.noaa.gov>) se accedió a la base de datos “Levitus” (en adelante referida como “Levitus”) para obtener series mensuales promedio de temperatura y salinidad tomados a profundidades estándar (entre 0 y 5,500 m), con alta resolución y organizados en cuadrantes de 1/4 de grado (WOD01, Boyer *et al.*, 2005). “Levitus” se compone de datos hidrográficos obtenidos mediante diversos instrumentos (termómetro de inversión; batitermógrafo expandible; perfilador de conductividad, temperatura y profundidad) y abarca todos los océanos del planeta. En este caso, la selección de datos hidrográficos correspondió al área del PNEM. La precisión de “Levitus” es alta en zonas oceánicas y disminuye hacia zonas costeras.

Datos de anomalías medias mensuales de altura superficial del mar (ASM) (resolución: 1/3 de grado) fueron obtenidos para el área de estudio durante el período comprendido entre setiembre de 1997 y febrero de 2001. Las bases de datos fueron derivadas desde el sitio oficial del Archivo de Validación e Interpretación de Datos Oceanográficos Satelitales (Aviso, <http://www.aviso.oceanobs.com>). Para

reconstruir la altura superficial del mar se aplicó el siguiente procedimiento: la media de la altura superficial del mar de largo plazo (calculada a partir de las anomalías medias mensuales obtenidas desde WOD01) fue añadida a las anomalías de la altura superficial del mar (luego de quitar cualquier media temporal espuria). En lugar de utilizar una profundidad fija como nivel de referencia, fue utilizada la isopícnica de 27 kg m^{-3} (en adelante referida como ASM_{27}). De acuerdo con Godínez *et al.* (2010), esta isopícnica tiene una profundidad media de 540 m en la región oceánica adyacente al Golfo de California, y en efecto es la mejor representación de la circulación superficial en el PNEM debido a que minimiza las diferencias entre la altura superficial del mar y la anomalía geopotencial superficial calculada a partir de observaciones hidrográficas *in situ*. Los campos de ASM_{27} no difieren mucho de aquellos obtenidos por Strub & James (2002) o Kessler (2006), que utilizaron 500 m y 400 m como nivel de referencia, respectivamente. Las velocidades geostroficadas superficiales fueron calculadas de forma proporcional a los gradientes de la ASM_{27} . La ASM_{27} y las velocidades geostroficadas asociadas fueron calculadas para verano de 1997 (septiembre), otoño de 1997 (octubre-diciembre), invierno de 1998 (enero-marzo), primavera de 1998 (abril-junio), primavera de 1999 (abril-junio), verano de 1999 (julio-agosto), otoño de 1999 (diciembre), verano de 2000 (julio-septiembre) e invierno de 2001 (enero-febrero).

Datos de temperatura superficial del mar (TSM) para el PNEM fueron obtenidos desde el satélite Advanced Very High Resolution Radiometer-Pathfinder v5 (resolución espacial: 4 km). Mediciones diarias de TSM para el período comprendido entre setiembre de 1997 y febrero de 2001 fueron descargadas desde el sitio oficial de la Agencia Nacional de Administración Aeronáutica y Espacial de E.E.U.U. (ftp://podaac.jpl.nasa.gov/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder/data_v5/daily, NASA). El grupo de imágenes diarias correspondientes a cada mes fueron promediadas para obtener una imagen mensual. Luego, cada grupo de tres imágenes mensuales fue promediado para obtener una imagen estacional de TSM. Las estaciones anuales fueron definidas de la siguiente manera: 1) invierno: enero a marzo; 2) primavera: abril a junio; 3) verano: julio a septiembre; 4) otoño: octubre a

diciembre. Los promedios estacionales de TSM fueron estimados para cuatro estaciones incluidas en el evento El Niño 1997-1988 (verano de 1997, otoño de 1997, invierno de 1998, primavera de 1998), para cuatro estaciones incluidas en el evento La Niña 1998-1999 (invierno de 1999, primavera de 1999, verano de 1999, otoño de 1999) y para dos estaciones de un período no-El Niño/La Niña (verano de 2000, invierno de 2001).

La serie temporal del Índice Multivariado El Niño/Oscilación del Sur (MEI, sigla en inglés) para el período comprendido entre enero de 1997 y diciembre de 1999 fue obtenida desde el sitio oficial del Laboratorio de Investigaciones del Sistema Terrestre de la NOAA (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI>). El MEI es calculado agrupando valores bi-mensuales de anomalías de TSM, de esta manera son obtenidos doce valores independientes (Wolter & Timlin, 1993).

6.4. Características de las flotas pesqueras

6.4.1. Flota palangrera oceánica

La flota palangrera oceánica está integrada por barcos con casco de acero, con eslora entre 40 y 50 m y con autonomía de 40 días. Durante el período de muestreo (1994-1996/2000-2002) fueron calados 907,300 anzuelos y se realizaron 703 lances de pesca ($\mu = 117.2$; $\sigma = 59.7$) (Tabla 1; Fig. 2). Hasta 1998 la pesca objetivo fueron todas las especies de tiburones, posteriormente ocurrió un cambio de especie objetivo dirigiéndose a *Xiphias gladius* (pez espada). El arte de pesca utilizado fue el palangre de deriva. La línea principal varió entre 25.2 y 75.6 km de longitud total, dependiendo del número total de anzuelos calados en cada lance (mínimo= 285; máximo= 2,270). Los reinales medían entre 19 y 22 m de longitud y los orinques entre 11 y 12 m. La separación entre reinales fue de aproximadamente 50 m. Se emplearon anzuelos tipo “recto” de diferentes tamaños (número 7, 8 o 9). La carnada utilizada fue *Scomber japonicus*, *Mugil cephalus* o *M. curema*. Los barcos contaban con sistema hidráulico para controlar la velocidad de salida de la línea principal con

el fin de seleccionar la profundidad de calado de los anzuelos. El tiempo estimado de las operaciones de pesca a lo largo del día se distribuyó de la siguiente manera: calado del palangre entre 4:00 y 8:00 am, reposo del palangre entre 8:00 y 14:00 pm y cobrado del palangre entre 14:00 y 20:00 pm.

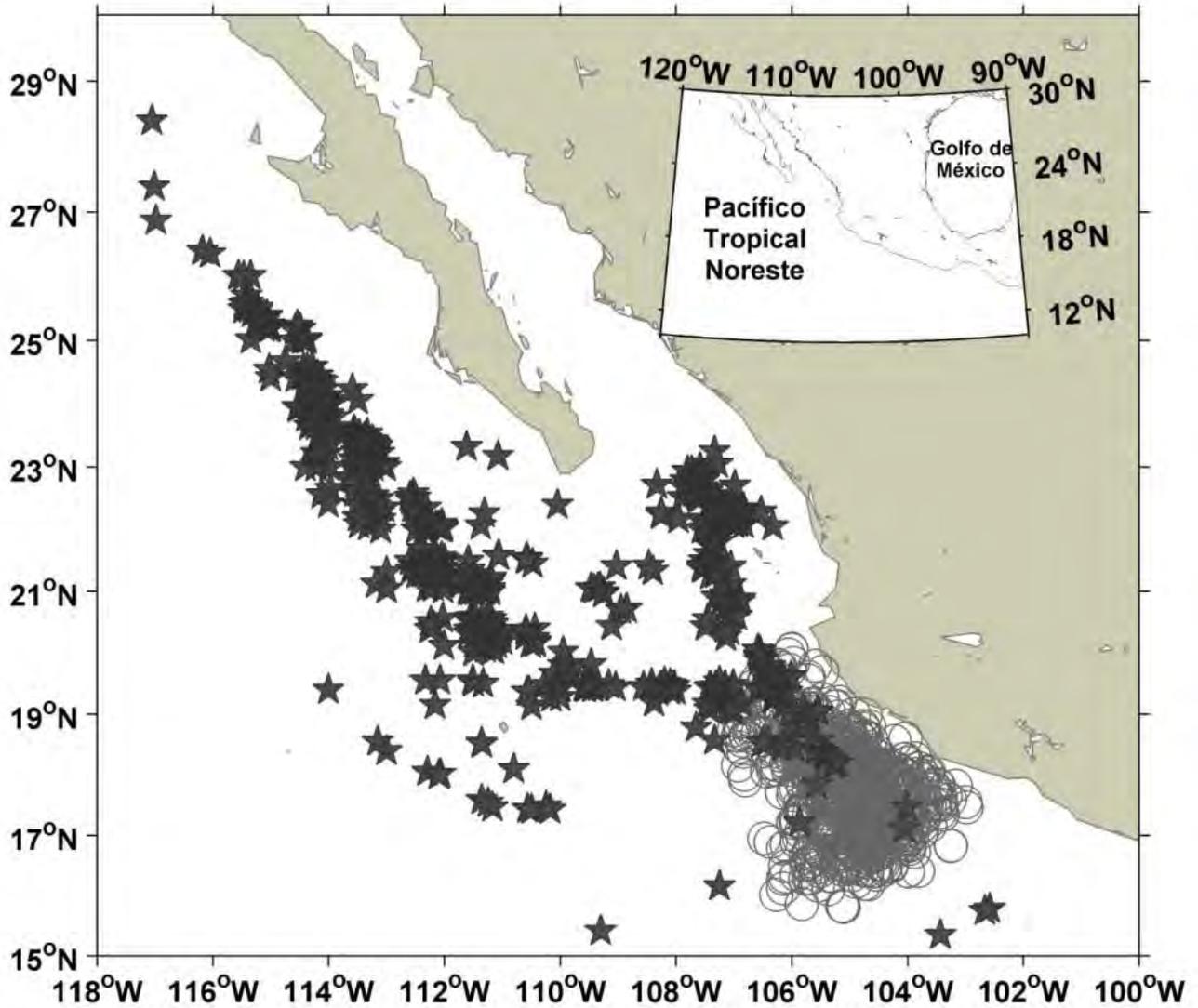


Figura 2. Distribución espacial de los lances realizados por la flota palangrera oceánica (estrellas, 1994-96/2000-02) y por la flota palangrera costero-oceánica (círculos, 2003-2009) en el Pacífico Noreste frente a México.

Tabla 1. Capturas anuales (número total de ejemplares de *Prionace glauca*) y esfuerzo (número de lances y anzuelos calados) de las flotas palangrera oceánica y costero-oceánica en el Pacífico Noreste frente a México.

FLOTA OCEÁNICA								
Año	1994	1995	1996	2000	2001	2002	TOTAL	
Lances	70	93	59	189	97	195	703	
Anzuelos	98625	110205	72170	229506	126475	270319	907300	
Tiburones	595	439	553	1725	1317	949	5578	
FLOTA COSTERO-OCEÁNICA								
Año	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	TOTAL
Lances	95	115	130	114	125	133	93	805
Anzuelos	42167	50319	64445	56917	67397	78946	57829	418020
Tiburones	424	654	351	424	406	317	351	2927

6.4.2. Flota palangrera costero-oceánica

La flota palangrera costero-oceánica está integrada por barcos con casco de fibra de vidrio, con eslora entre 11 y 14 m y con autonomía de 8 a 10 días. Durante el período de muestreo (2003-2009) fueron calados 418,020 anzuelos y se realizaron 805 lances de pesca ($\mu= 115.0$; $\sigma= 15.9$) (Tabla 1; Fig. 2). La pesca objetivo fueron todas las especies de tiburones. El arte de pesca utilizado fue el palangre de deriva. La línea principal varió entre 28 y 37 km de longitud total, dependiendo del número total de anzuelos calados en cada lance (mínimo=96; máximo=860). Los reinales medían entre 7.5 a 9 m de longitud y los orinques entre 6 y 8 m. La separación entre reinales osciló entre 50 y 70 m. Se emplearon anzuelos tipo “recto” o “circular” de diferentes tamaños (número 8 o 9). La carnada utilizada fue *Scomber japonicus*, *Euthynnus lineatus*, *Katsuwonus pelamis* o *Auxis thazard*. Los barcos no contaban con sistema hidráulico para controlar la velocidad de salida de la línea madre, por lo tanto, la profundidad de calado de los anzuelos básicamente dependió de la longitud del reinal y del orinque. El tiempo estimado de las operaciones de pesca a lo largo del día se distribuyó de la siguiente manera: calado del palangre entre 4:00 y 8:00

am, reposo del palangre entre 8:00 y 15:00 pm y cobrado del palangre entre 15:00 y 21:00 pm.

6.5. Descripción de los muestreos a bordo

Los datos biológico-pesqueros utilizados en esta investigación fueron colectados a bordo de dos flotas palangreras comerciales, una de ellas operó en aguas oceánicas (18 barcos, período: 1994-1996/2000-2002) y la otra operó en aguas costero-oceánicas (37 barcos, período: 2003-2009). Las muestras fueron obtenidas por observadores de la Dirección Regional de Investigación Pesquera en el Pacífico Sur (Manzanillo, Colima), perteneciente al Instituto Nacional de Pesca de México. Durante el cobrado del palangre en cada lance se colectó la siguiente información: fecha, número de anzuelos calados, latitud inicial y final, longitud inicial y final.

Dependiendo de las condiciones del clima, los tiburones capturados por lance (o en su defecto, una muestra aleatoria por lance) fueron identificados a nivel de especie, luego fueron sexados y contados, para finalmente ser medidos al centímetro inferior de longitud corporal total (L_T), de acuerdo a Compagno (1984). La separación entre sexos se estableció mediante un examen externo para constatar la presencia (machos, M) o ausencia (hembras, H) de órganos copuladores. Durante varios lances escogidos al azar, fueron examinadas las hembras preñadas capturadas, procediendo a contar el número de embriones por camada.

6.6. Análisis de datos

6.6.1. Estructura poblacional de *Prionace glauca*

La estructura poblacional de *P. glauca* fue analizada mediante la separación del número total de ejemplares muestreados por cada flota pesquera en cuatro grupos de sexo-tamaño: machos juveniles, hembras juveniles, machos adultos y hembras adultas. La separación entre juveniles y adultos se estableció *a posteriori*, según la L_T a la cual el 50% de la población alcanza la madurez sexual (L_{T50}). En el PNEM, la

L_{T50} de *P. glauca* corresponde a 180 cm y 200 cm en machos y hembras, respectivamente (Carrera-Fernández *et al.*, 2010).

6.6.1.1. Clases de tamaño y proporción sexual

El número total de individuos muestreados por flota pesquera fue agrupado en clases de tamaño utilizando la regla de Sturges (Sturges, 1926). El índice de frecuencia de ocurrencia anual (FO, %) de las distintas clases de tamaño se calculó para cada sexo por separado. LA FO indica el número de veces que cierta clase de tamaño está presente en la muestra anual y es representada en porcentaje. Para determinar la proporción sexual de los tiburones muestreados se aplicó la prueba de Chi-cuadrado (χ^2), utilizando el siguiente algoritmo:

$$\chi^2 = \sum \frac{\left(f_{ij} - \hat{f}_{ij} \right)^2}{\hat{f}_{ij}} \quad (1)$$

donde, f_{ij} = frecuencia observada de valores en la fila i y columna j ; \hat{f}_{ij} = frecuencia esperada de valores en la fila i y columna j (Zar, 1999). La hipótesis nula asumida contempló una proporción sexual igual a 1 Macho : 1 Hembra. La prueba se aplicó de forma independiente en juveniles y adultos.

6.6.2. Modelación de relaciones ambientales de *Prionace glauca* por grupos de sexo-tamaño

La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en este estudio, fue definida como número de tiburones capturados por cada 1000 anzuelos. Para cuantificar la relación entre *P. glauca* y variables ambientales o factores pesqueros (variables predictivas) fueron aplicados Modelos Aditivos Generalizados (GAM, sigla en inglés, Hastie & Tibshirani, 1990) a datos de CPUE (variable respuesta) de cada grupo de sexo-tamaño. La opción de usar GAM estuvo basada en su capacidad de trabajar, mediante el uso de estadística no-paramétrica, con relaciones complejas y no-

lineales que ocurren frecuentemente entre la distribución de las especies y las variables predictivas.

El análisis de Pearson (Zar, 1999) fue aplicado para medir la correlación entre las variables predictivas seleccionadas para construir los modelos. Este análisis se realizó antes de ejecutar los GAM. Aquellos pares de variables predictivas que presentaron alta ($r \geq 0.50$) o muy alta ($r \geq 0.70$) correlación no fueron utilizados para construir los modelos. Tanto los análisis de correlación como la construcción de los GAM se llevaron a cabo utilizando las bases de datos de cada flota palangrera por separado.

La serie de datos de CPUE no se ajustó a la distribución normal o log-normal debido a la presencia de ceros en los datos. Por lo tanto, se asumió la distribución de Poisson como la distribución de probabilidad más adecuada para describir a la variable respuesta y se optó por la función logarítmica como función de enlace. En GAM, la función de enlace describe a la desviación explicada total, la cual es modelada como la suma de las funciones suavizadas de las covariables (Wood, 2006). Las variables predictivas incluidas en el análisis fueron dos variables espaciales (latitud, longitud), tres variables temporales (mes, estación y año, considerados como variables discretas), dos variables hidrográficas (salinidad y temperatura en la profundidad de captura), dos interacciones entre variables espacio-temporales (latitud-mes, longitud- mes) y una variable pesquera (número de anzuelos calados por lance). Se escogieron tres estratos de profundidad (50m, 75 m y 100 m) como posibles escenarios de profundidad de captura, tomando en cuenta el trabajo previo de Santana-Hernández *et al.* (1998), quienes determinaron que las mayores capturas de *P. glauca* en aguas de PNEM se distribuyeron entre 57.3 y 108.7 m de profundidad. El rendimiento de los GAM se puso a prueba con el fin de evaluar su ajuste a cada uno de los tres estratos de profundidad.

Durante la construcción de cada modelo, el argumento "escala" se fijó en el valor -1, lo que obliga al parámetro de escala de la distribución de Poisson a ser tratado

como desconocido. Además, el fijar al argumento "escala" en -1 posibilita que los parámetros suavizados sean calificados mediante una puntuación otorgada por la Validación Cruzada Generalizada (GCV, sigla en inglés) en vez de utilizar el Estimador no Sesgado de Riesgo (UBRE, sigla en inglés) como calificador predeterminado. Al introducir este cambio GAM utiliza una estructura de Poisson con sobredispersión (Wood, 2006). En cada modelo el argumento "*gamma*" se fijó en 1.40, lo que fuerza a que los grados de libertad efectivos de cada modelo cuenten como 1.40 en la puntuación del GCV, en consecuencia el modelo se ve forzado a un mayor suavizado. Este cambio *ad hoc* es una forma de evitar un sobreajuste del modelo (Kim & Gu, 2004).

La técnica de construcción aditiva fue utilizada para incorporar, paso a paso, al conjunto apropiado de variables predictivas que fueron incluidas en los GAM. La puntuación de GCV se calculó para cada una de las variables predictivas candidatas a ser introducidas en los modelos. Las variables predictivas con la menor puntuación de GCV fueron probadas en la siguiente entrada del modelo en construcción. La incorporación de variables predictivas concluyó cuando la inclusión de variables adicionales generó apenas una reducción mínima del valor de GCV. La decisión de entrada fue estimada mediante la prueba de Fisher (en adelante referida como prueba F) con un nivel de significancia $P < 0.05$.

El modelo final fue seleccionado de acuerdo a la mayor desviación total explicada por cada modelo. Tres grupos de modelos multivariados fueron construidos y evaluados: 1) modelos básicos (incluyeron a una sola variable predictiva por vez), 2) modelo completo (incluyeron a todas las variables individuales y sus interacciones), 3) modelos construidos paso a paso con la inclusión de una variable por vez (el orden de inclusión de las variables predictivas se basó en el peso de cada una) y 4) otros modelos (incluyeron a las variables de mayor peso, considerando el peso relativo de cada una). La adecuación del ajuste de los modelos fue evaluada mediante el coeficiente de determinación (R^2). Los cálculos fueron realizados

utilizando el software R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011) y la librería “*mgcv*”.

6.6.3. Variabilidad hidrográfica y distribución de grupos de sexo-tamaño

Para analizar la relación entre la hidrografía del PNEM y la distribución horizontal de *P. glauca* fueron construidos mapas sinópticos por estación del año. La distribución espacial de los lances, que contenían datos de CPUE total para cada grupo de sexo-tamaño, fue sobrepuesta a campos de salinidad y temperatura, considerando la profundidad estimada de captura de cada grupo. La profundidad estimada de captura fue determinada a partir de los resultados de los GAMs. Los datos de las variables físicas fueron obtenidos desde la base Levitus (por detalles ver sección 6.3.). Estos análisis fueron establecidos mediante rutinas diseñadas *ad hoc* en el programa MATLAB 7.5. Las bases de datos de la flota pesquera oceánica (período: 1994-1996/2000-2002) y costero-oceánica (período: 2003-2009) fueron utilizadas por separado al momento de establecer los análisis.

6.6.4. Dinámica oceanográfica de mesoescala y distribución espacio-temporal de capturas de *Prionace glauca*

La relación entre la dinámica oceanográfica de mesoescala y la variabilidad espacio-temporal de la CPUE de *P. glauca* fue explorada mediante la construcción de mapas sinópticos donde se sobrepuso la distribución espacial de CPUE total por lance de pesca a campos de altura superficial del mar y a sus velocidades geostróficas asociadas. La detección de giros oceánicos ciclónicos (fríos) y anticiclónicos (cálidos) fue establecida según el sentido de rotación de los vectores de velocidad.

Las variaciones tanto de la CPUE de *P. glauca* como de las variables oceanográficas (altura superficial del mar y velocidades geostróficas) fueron calculadas para ocho estaciones anuales correspondientes al período El Niño/La

Niña 1997-1999: verano de 1997, otoño de 1997, invierno de 1998, primavera de 1998, invierno de 1999, primavera de 1999, verano de 1999 y otoño de 1999. De igual forma, la variabilidad de los factores oceanográficos y pesqueros antes citados fue calculada dentro de dos estaciones anuales correspondientes a un período de tiempo que no estuvo afectado por eventos extremos del tipo El Niño/La Niña: verano de 2000 e invierno de 2001. La inclusión de un período de tiempo afectado por El Niño/La Niña y a otro período no afectado por El Niño/La Niña sirvió para probar si existe independencia de la asociación especie-ambiente, entre la distribución de CPUE y la dinámica de giros oceánicos y meandros, respecto al período de tiempo en el cual los procesos oceanográficos son detectados. Los datos biológico-pesqueros utilizados para los análisis correspondieron a registros tomados a bordo de la flota palangrera oceánica únicamente (cobertura espacial: 9° N a 3° N, 99° W a 120° W; cobertura temporal: 1999-2001), ya que la flota costero-oceánica no presentó muestreos durante estos años. Los mapas sinópticos fueron confeccionados mediante rutinas diseñadas *ad hoc* en el programa MATLAB 7.5.

6.6.5. Áreas de parto de *Prionace glauca*

Para explorar la presencia de áreas de parto de *P. glauca* se dividió el PNEM en cuadrantes de 1 grado por lado. En cada cuadrante se contó el número total de hembras grávidas capturadas por cada flota palangrera. Los cuadrantes donde ocurrieron las mayores capturas fueron considerados como indicadores de la distribución espacial de potenciales áreas de parto. Para ello, la posición de los lances con capturas máximas de hembras grávidas fue ponderada tanto en aguas oceánicas como en aguas costero-oceánicas. Para estimar un posible período del año en el cual ocurren los partos se evaluaron las variaciones mensuales de las capturas de hembras grávidas generadas por la flota costero-oceánica entre 2003 y 2007. En el caso de la flota palangrera oceánica no fue posible establecer un análisis temporal consistente debido a que se contó únicamente con un año de muestreo (1998). Los mapas fueron confeccionados mediante rutinas diseñadas *ad hoc* en el programa MATLAB 7.5.

7. RESULTADOS

7.1. Estructura poblacional de *Prionace glauca*

7.1.1. Clases de tamaños y proporción sexual

Trece clases de tamaños fueron establecidas considerando la muestra total de tiburones capturados por cada flota palangrera (oceánica y costero-oceánica). El rango de cada clase de tamaños abarcó 15 cm.

7.1.1.1. Aguas oceánicas

Las capturas anuales ($n = 1587$) de la flota palangrera que operó en aguas oceánicas fueron dominadas por los adultos ($n = 925$, 58.29%) entre 1994 y 1996. Por el contrario, los juveniles ($n = 2552$, 63.94%) dominaron numéricamente las capturas totales ($n = 3991$) entre 2000 y 2002. En machos, la clase de tamaños entre 188 y 202 cm de L_T fue la clase modal dominante durante la mayor parte de los años considerados en el estudio. En hembras, ocurrieron variaciones interanuales respecto a la clase modal dominante (Fig. 3). La proporción sexual por año fue significativamente diferente a 1M : 1F ($\chi^2 = 140.23$, $P < 0.05$) y fue dominada por los machos, tanto en juveniles (Tabla 2) como en adultos (Tabla 3).

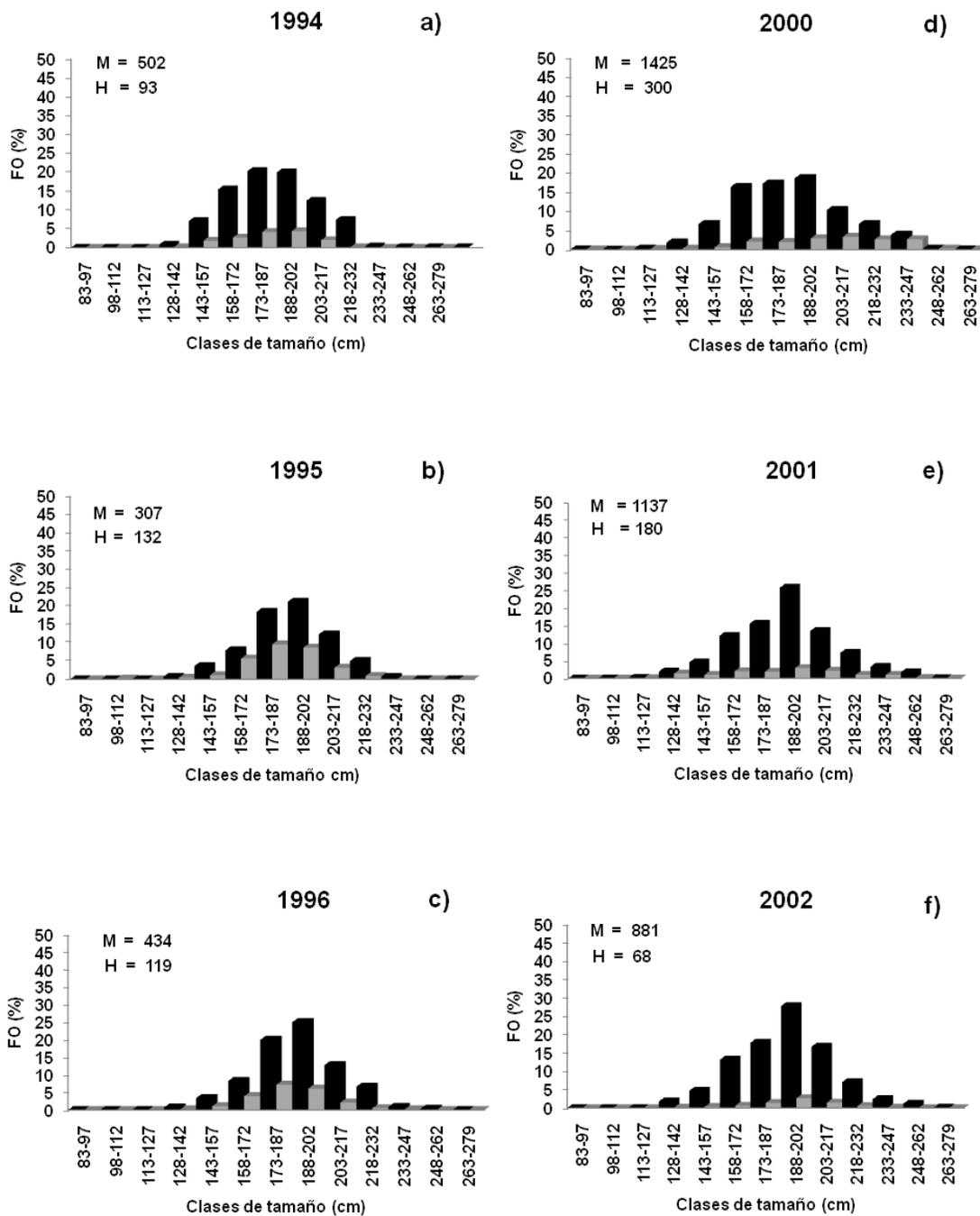


Figura 3. Frecuencia de ocurrencia anual (FO, %) de clases de tamaños para machos (M, negro) y hembras (H, gris) de *Prionace glauca* capturados por la flota palangrera oceánica en el Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996 y 2000-2002.

7.1.1.2. Aguas costero-oceánicas

Las capturas totales ($n = 2927$) incluidas en el período abarcado por este estudio (7 años) fueron dominadas por los adultos ($n = 1025$, 64.98%), sin embargo, los juveniles tuvieron un incremento numérico sostenido en las capturas de la flota palangrera que operó en aguas costero-oceánicas, pasando de 21.93% en 2003 a 43.87% en 2009. La clase de tamaños entre 188 y 202 cm de L_T fue la clase modal dominante durante todos los años (en machos) o durante varios años (en hembras) (Fig. 4). La proporción sexual por año fue significativamente diferente a 1M : 1F ($\chi^2 = 58.18$, $P < 0.05$). En juveniles, la proporción sexual fue dominada por hembras (Tabla 2). En adultos, la proporción sexual anual fue dominada por machos (Tabla 3).

Tabla 2. Proporción sexual de juveniles de *Prionace glauca* capturados anualmente por dos flotas palangreras en el Pacífico Noreste frente a México. M = machos. H = hembras. n = número total de juveniles capturados por año.

Juveniles					
Flota oceánica			Flota costero-oceánica		
Año	M : H	n	Año	M : H	n
1994	2.59 : 1	262	2003	0.50 : 1	93
1995	0.83 : 1	196	2004	0.29 : 1	216
1996	1.08 : 1	204	2005	0.30 : 1	112
2000	5.08 : 1	1022	2006	1.54 : 1	165
2001	12.78 : 1	868	2007	0.49 : 1	179
2002	25.48 : 1	662	2008	0.49 : 1	106
			2009	1.08 : 1	154

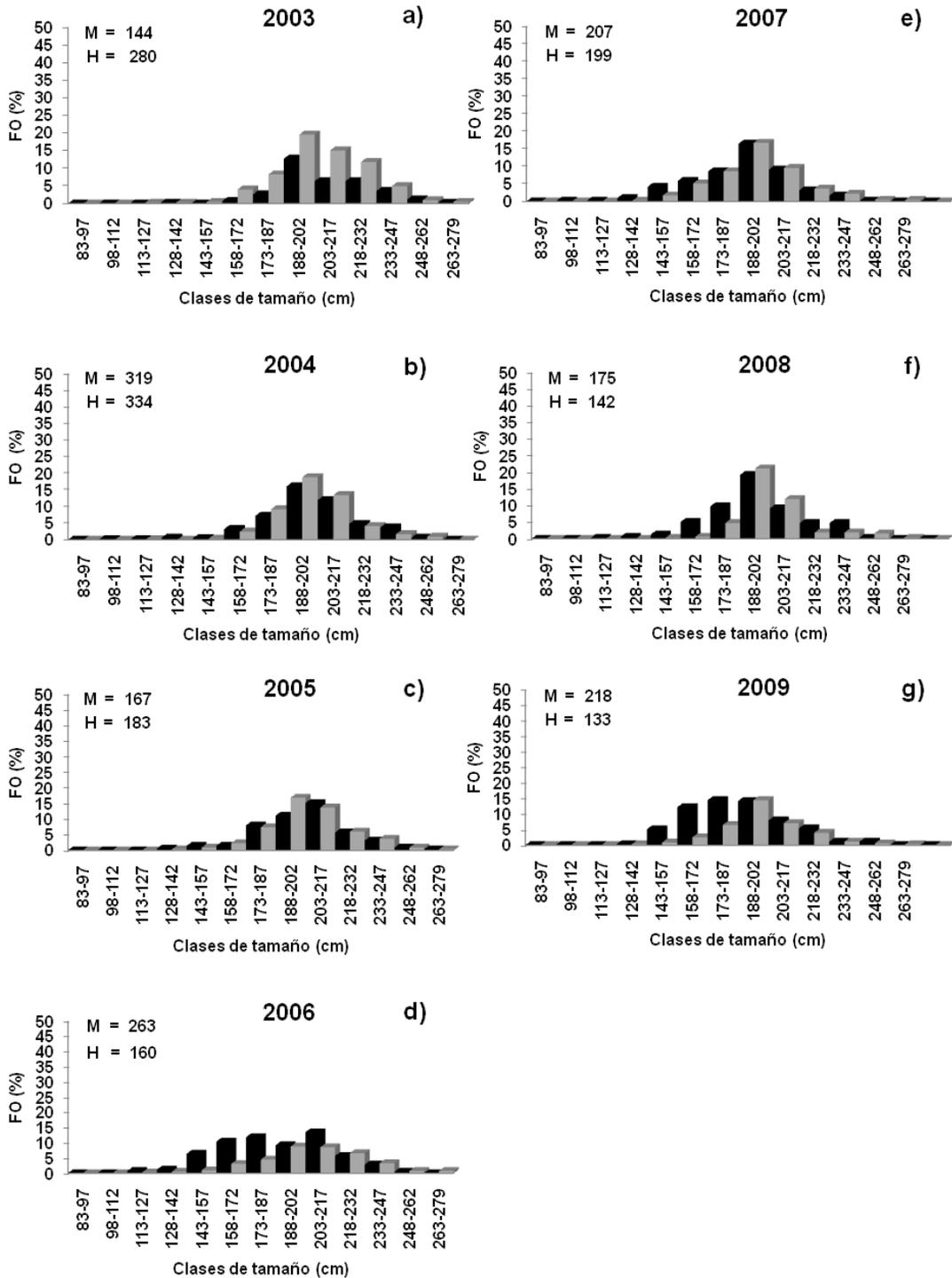


Figura 4. Frecuencia de ocurrencia anual (FO, %) de clases de tamaños para machos (M, negro) y hembras (H, gris) de *Prionace glauca* capturados por la flota palangrera costero-oceánica en el Pacífico Noreste frente a México entre 2003 y 2009.

Tabla 3. Proporción sexual de adultos de *Prionace glauca* capturados anualmente por dos flotas palangreras en el Pacífico Noreste frente a México. M = machos. H = hembras. *n* = número total de adultos capturados por año.

Adultos					
Flota oceánica			Flota costero-oceánica		
Año	M : H	<i>n</i>	Año	M : H	<i>n</i>
1994	15.65 : 1	333	2003	3.04 : 1	331
1995	8.72 : 1	243	2004	1.63 : 1	437
1996	15.62 : 1	349	2005	1.40 : 1	240
2000	4.33 : 1	703	2006	1.73 : 1	259
2001	2.84 : 1	449	2007	1.87 : 1	227
2002	5.67 : 1	287	2008	1.97 : 1	211
			2009	2.34 : 1	197

7.2. Modelación de relaciones ambientales de *Prionace glauca* por grupos de sexo-tamaño

Varios pares de variables predictivas presentaron correlación alta ($r \geq 0.50$) o muy alta ($r \geq 0.70$) en aguas oceánicas. Por el contrario, los mismos pares de variables predictivas mostraron bajos coeficientes de correlación ($r < 0.50$) en aguas costero-oceánicas (e.g. salinidad vs longitud; temperatura vs latitud) (Tabla 4).

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson para un conjunto de variables predictivas seleccionadas para construir los modelos aditivos generalizados de cuatro grupos de sexo-tamaño de *Prionace glauca* en aguas oceánicas y costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. MA = machos adultos. MJ = machos juveniles. HA = hembras adultas. HJ = hembras juveniles.

Correlación	Aguas oceánicas				Aguas costero-oceánicas			
	MA	MJ	HA	HJ	MA	MJ	HA	HJ
Salinidad vs Longitud	-0.93	-0.93	-0.93	-0.93	-0.37	-0.37	-0.37	-0.21
Temperatura vs Latitud	-0.75	-0.75	-0.74	-0.75	-0.37	-0.38	-0.37	-0.32
Año vs Longitud	0.62	0.62	0.62	0.62	-0.23	-0.23	-0.23	-0.23
Latitud vs Longitud	0.60	0.60	0.60	0.59	0.38	0.38	0.38	0.38
Salinidad vs Latitud	-0.58	-0.57	-0.57	-0.58	0.31	0.32	0.32	0.25
Salinidad vs Temperatura	0.54	0.54	0.53	0.54	-0.54	-0.54	-0.54	-0.32
Temperatura vs Longitud	-0.50	-0.50	-0.50	-0.50	-0.08	-0.08	-0.08	-0.11
Temperatura vs Estación	-0.17	-0.17	-0.16	-0.17	0.48	0.48	0.48	0.54

7.2.1. Aguas oceánicas

Los análisis indicaron un mejor ajuste de los GAM al estrato de 75 m de profundidad para todos los grupos de sexo-tamaño de *P. glauca* en aguas oceánicas del PNEM. La Tabla 5 muestra los resultados del análisis de varianza establecido para las variables predictivas incluidas en los GAM aplicados a machos. Los modelos seleccionados para machos adultos y juveniles explicaron 56% ($R^2 = 0.53$) y 51% ($R^2 = 0.45$) de la desviación total, respectivamente (Tabla 6). El modelo final ajustado a datos de CPUE de machos (juveniles y adultos) estuvo integrado por seis variables predictivas: dos variables hidrográficas (salinidad y temperatura a 75 m de profundidad), una variable temporal (mes), una variable espacial (longitud), una variable pesquera (número de anzuelos calados por lance) y una interacción entre variables espacio-temporales (interacción latitud-mes).

Tabla 5. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (*F*) y su nivel de significancia (*P*). *, *P* < 0.1, **, *P* < 0.01, ***, *P* < 0.001. T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Predictor	Machos Adultos					Machos Juveniles				
	% DE	GCV	GL	F	P	% DE	GCV	GL	F	P
LN : Mes	39.4	4.14	21.41	11.75	***2.0*e ⁻¹⁶	31.3	2.88	23.25	9.63	***2.0*e ⁻¹⁶
Mes	22.0	4.43	8.35	20.52	***2.0*e ⁻¹⁶	14.5	3.35	6.99	9.62	***4.5*e ⁻¹²
Anzuelos	13.2	5.60	5.18	12.11	***1.9*e ⁻¹²	15.8	3.32	8.79	11.10	***2.0*e ⁻¹⁶
T75-m	12.4	5.61	5.53	13.64	***1.0*e ⁻¹⁴	6.3	3.63	4.65	8.09	***1.3*e ⁻⁷
LW	7.0	5.99	6.90	5.70	***1.1*e ⁻⁶	10.9	3.49	7.05	9.01	***2.7*e ⁻¹¹
S75-m	4.8	6.10	5.64	4.65	***1.0*e ⁻⁴	7.8	3.58	4.99	9.94	***7.4*e ⁻¹⁰

Tabla 6. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R²). T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Modelo	% DE	GCV	R ²
Machos Adultos			
1- Mes	21.9	5.06	0.19
2-.....+ T75-m	33.3	4.43	0.35
3-.....+ S75-m	38.6	4.09	0.40
4-.....+ Anzuelos	41.6	4.02	0.41
5-.....+ (LN : Mes)	54.2	3.56	0.52
6- CPUE~ Mes + T75-m + S75-m + Anzuelos + (LN : Mes) + LW	55.6	3.51	0.53
Machos Juveniles			
1- Mes	14.5	3.35	0.11
2-.....+ T75-m	28.8	2.89	0.24
3-.....+ LW	32.7	2.76	0.28
4-.....+ (LN : Mes)	42.5	2.69	0.37
5-.....+ S75-m	47.0	2.53	0.42
6- CPUE~ Mes + T75-m + LW + (LN : Mes) + S75-m + Anzuelos	51.3	2.43	0.45

Las salidas del análisis de varianza establecido para las variables predictivas incluidas en los GAM aplicados a hembras (adultas y juveniles) se muestran en la Tabla 7. Los modelos seleccionados para hembras adultas y juveniles explicaron 54% ($R^2 = 0.43$) y 47% ($R^2 = 0.47$) de la desviación total, respectivamente (Tabla 8). El modelo final ajustado a datos de CPUE de hembras adultas consistió de seis variables predictivas: dos variables hidrográficas (salinidad y temperatura a 75 m de profundidad), una variable temporal (mes), una variable espacial (longitud), una interacción entre variables espacio-temporales (interacción latitud-mes) y una variable pesquera (número de anzuelos calados por lance). Por su parte, el modelo final para la CPUE de hembras juveniles estuvo integrado por cinco variables predictivas: salinidad a 75 m de profundidad, mes, latitud, la interacción longitud-mes y número de anzuelos calados por lance.

Tabla 7. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (F) y su nivel de significancia (P). *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Predictor	Hembras Adultas					Hembras Juveniles				
	% DE	GCV	GL	F	P	% DE	GCV	GL	F	P
LN : Mes	34.6	0.96	27.34	9.16	***2.0*e ⁻¹⁶	-----	-----	-----	-----	-----
LW : Mes	-----	-----	-----	-----	-----	35.0	1.31	27.80	4.91	***9.2*e ⁻¹⁵
Anzuelos	21.6	1.07	8.92	11.30	***2.0*e ⁻¹⁶	11.3	1.65	7.34	8.94	***1.6*e ⁻¹¹
LW	15.8	1.14	7.45	14.72	***2.0*e ⁻¹⁶	-----	-----	-----	-----	-----
LN	-----	-----	-----	-----	-----	1.9	1.79	2.60	3.24	*2.0*e ⁻¹
S75-m	11.7	1.19	7.13	10.11	***6.4*e ⁻¹³	5.2	1.76	7.84	3.71	***2.3*e ⁻⁴
T75-m	10.9	1.21	7.37	3.97	***1.4*e ⁻⁴	2.2	1.82	8.53	27.83	**1.0*e ⁻²
Mes	10.5	1.22	7.58	6.61	***2.13*e ⁻⁸	18.6	1.51	6.83	12.29	***2.0*e ⁻¹⁵

Tabla 8. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R^2). T75-m = temperatura a 75 m de profundidad. S75-m = salinidad a 75 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Modelo	% DE	GCV	R^2
Hembras Adultas			
1- Mes	10.5	1.22	0.04
2-.....+ LW	28.2	1.01	0.18
3-.....+ T75-m	31.7	0.98	0.23
4-.....+ S75-m	35.2	0.96	0.28
5-.....+ Anzuelos	43.4	0.85	0.32
6- CPUE~ Mes + LW + T75-m + S75-m + Anzuelos + (LN : Mes)	53.8	0.81	0.43
Hembras Juveniles			
1- Mes	18.6	1.51	0.13
2-.....+ S75-m	26.2	1.40	0.21
3-.....+ Anzuelos	30.9	1.35	0.24
4-.....+ LN	33.7	1.32	0.27
5- CPUE~ Mes + S75-m+ Anzuelos + LN + (LW : Mes)	46.7	1.18	0.47

La interacción longitud-mes fue la variable predictiva más influyente en la distribución de CPUE de hembras juveniles, mientras que la interacción latitud-mes fue la variable espacio-temporal de mayor influencia en la distribución de CPUE de los otros tres grupos de sexo-tamaño. La influencia de la latitud sobre la CPUE de machos (juveniles y adultos) fue positiva durante el invierno y la primavera (adultos: de enero a mayo; juveniles: de enero a abril), entre 17° N y 24° N (Fig. 5a, b). Mientras tanto, ligeros efectos negativos de la latitud sobre la CPUE de machos se produjeron principalmente a fines de primavera y verano (de junio a octubre), entre 17° N y 23° N.

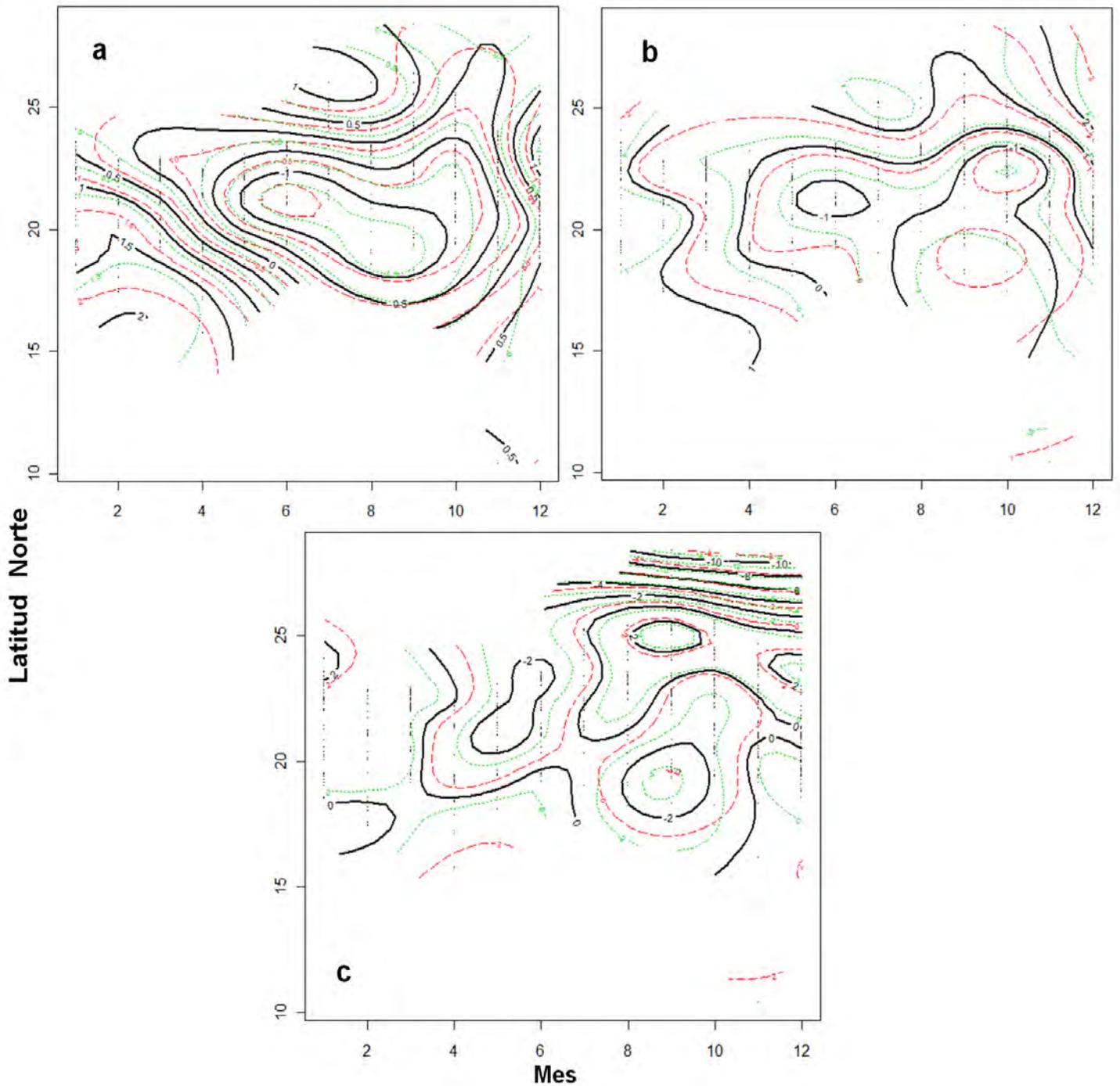


Figura 5. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de las interacción latitud-mes sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas. Líneas punteadas verde y roja indican ± 1 error estándar, respectivamente. Tipos de efecto se indican por signos +/-.

A su vez, la latitud generó fuertes efectos negativos sobre la distribución de la CPUE hembras adultas, éstos fueron observados durante verano y otoño (de julio a noviembre) en latitudes mayores a 25° N. Además, ligeros efectos positivos fueron detectados durante el mismo período en un amplio rango de latitud (entre 17° N y 25° N) (Fig. 5c). Por su parte, la longitud afectó negativamente a la CPUE de hembras juveniles principalmente durante la primavera (de abril a junio), aunque ligeros efectos positivos ocurrieron a principios de invierno (de enero a febrero), ambos tipos de efectos fueron detectados entre 110° W y 115°W (Fig. 6).

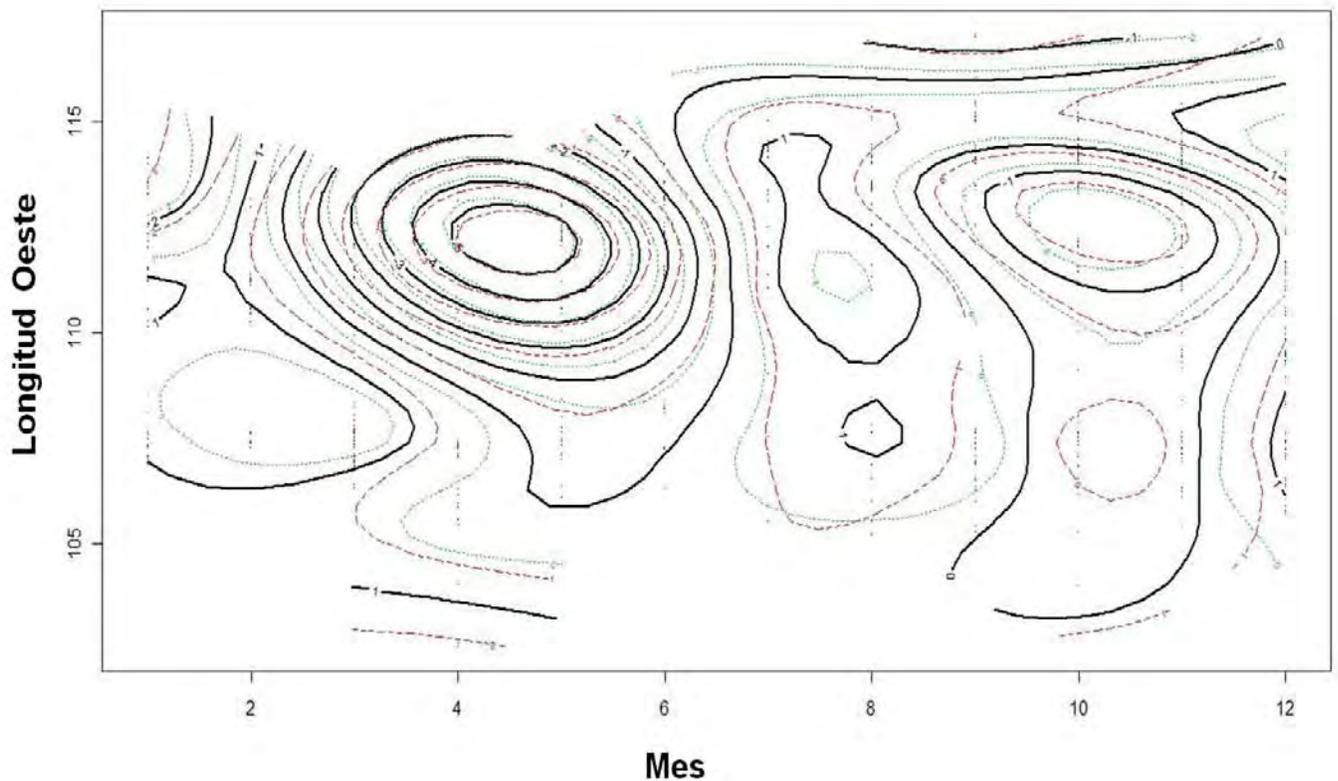


Figura 6. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de las interacción longitud-mes sobre la CPUE de hembras juveniles de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. Líneas punteadas verde y roja indican +/- 1 error estándar, respectivamente. Tipos de efecto se indican por signos +/-.

Las variables hidrográficas con mayor contribución a la desviación explicada por los modelos de machos adultos y hembras juveniles fueron la temperatura y la

salinidad a 75 m de profundidad, respectivamente. No obstante, ambas variables tuvieron una contribución similar a la desviación explicada por los GAM de machos juveniles y hembras adultas.

Los efectos positivos de la temperatura a 75 m de profundidad sobre la distribución de la CPUE de machos adultos fueron detectados entre 17.0 °C y 20.0 °C es decir, el modelo predijo mayores valores de CPUE cuando la temperatura tuvo valores mayores a los 16.0 °C (Fig. 7a), mientras que, la distribución de CPUE de machos juveniles (Fig. 7b) y hembras adultas (Fig. 7c) fue afectada positivamente en dos rangos térmicos (14.0 °C a 15.0 °C y 17.0 °C a 18.0 °C). Los efectos térmicos negativos sobre la distribución de la CPUE de adultos y machos juveniles ocurrieron entre 16.0 °C y 17.0 °C. En el caso de hembras juveniles, los efectos térmicos positivos y negativos ocurrieron entre 14.0 °C y 20.0 °C, aunque la curva de respuesta parcial de la temperatura a 75 m no mostró un patrón definido (Fig. 7d).

La salinidad a 75 m de profundidad influyó positivamente sobre la distribución de la CPUE de machos adultos (Fig. 8a) en dos rangos de salinidad (33.6 a 33.8 UPS y 34.2 a 34.4 UPS). Por su parte, los efectos salinos positivos sobre la distribución de la CPUE de machos juveniles (Fig. 8b) y hembras adultas (Fig. 8c) fueron detectados dentro de un mismo rango salino (entre 33.6 y 34.1 UPS). Fuertes efectos negativos de la salinidad sobre la distribución de la CPUE de machos juveniles se observaron entre 34.5 y 34.8 UPS, aunque solamente leves efectos negativos afectaron la distribución de machos adultos. Salinidades mayores a 34.2 UPS promovieron leves efectos negativos sobre la distribución de CPUE de hembras adultas. Finalmente, la distribución de hembras juveniles fue positivamente afectada por salinidades comprendidas en dos rangos (33.8 a 34.0 y 34.5 a 34.8 UPS), mientras que los efectos salinos negativos ocurrieron principalmente entre 34.0 y 34.2 UPS (Fig. 8d).

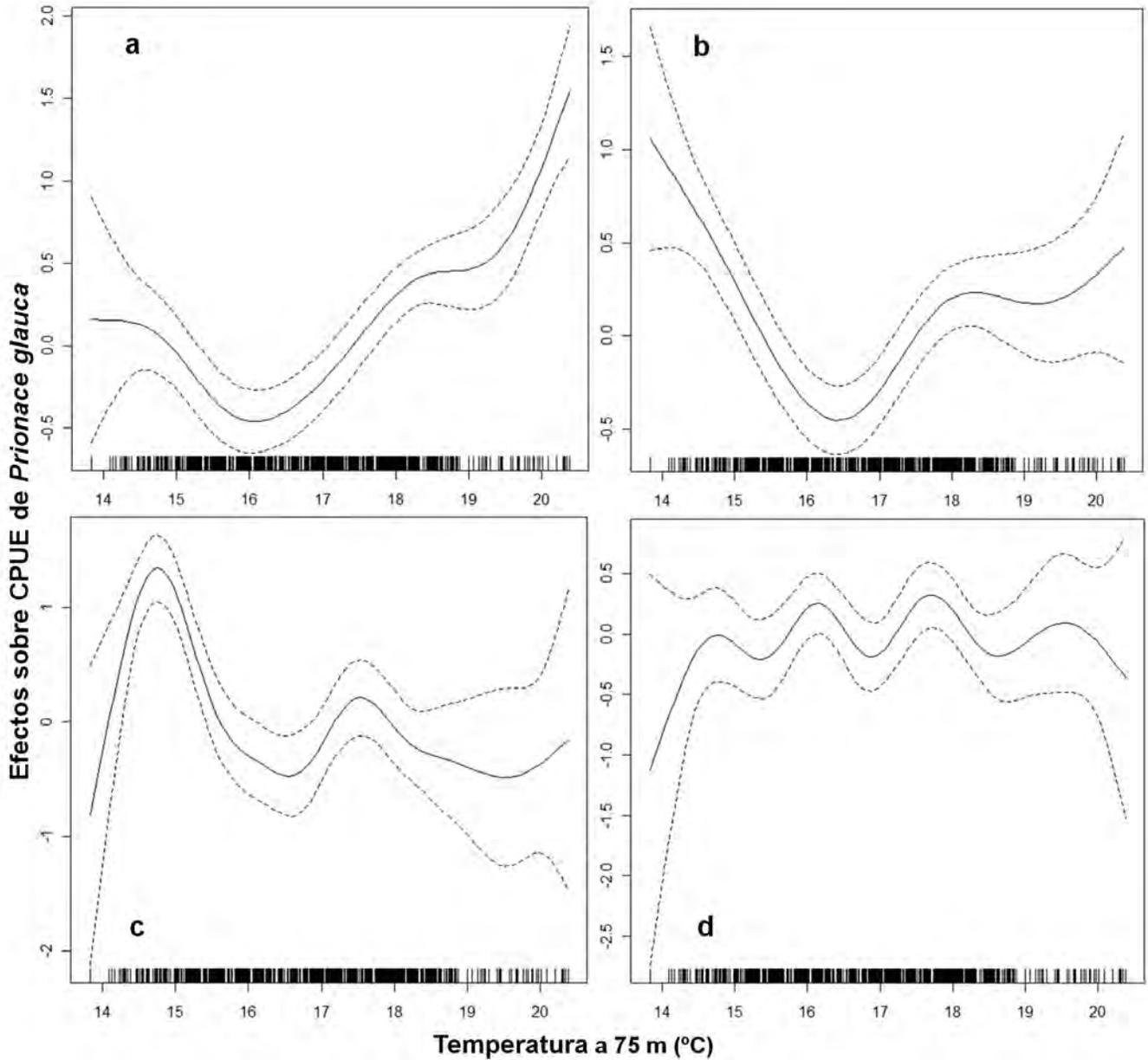


Figura 7. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la temperatura a 75 m de profundidad sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos. b) machos juveniles. c) hembras adultas. d) hembras juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.

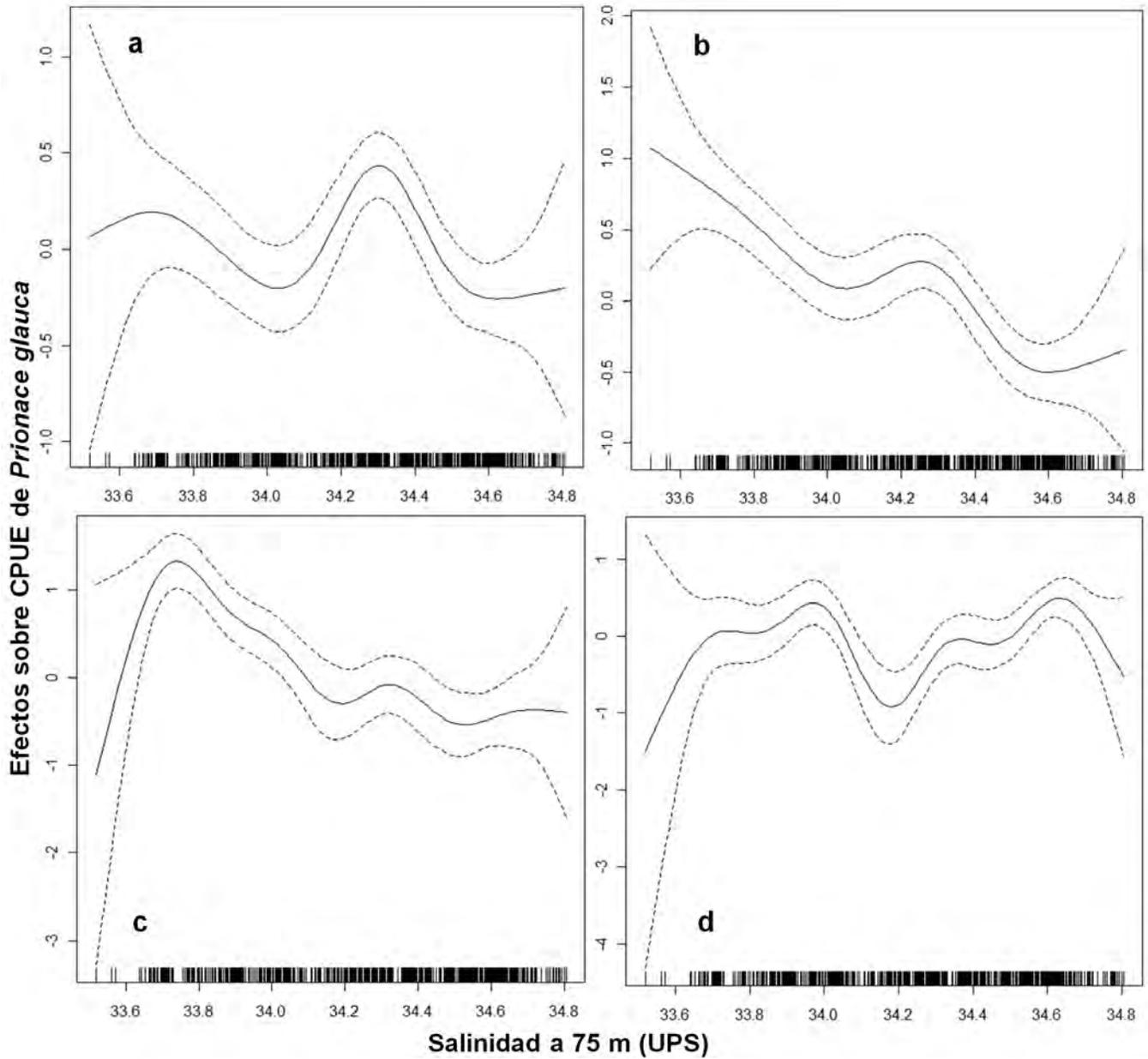


Figura 8. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la salinidad a 75 m de profundidad sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 1994-1996/2000-2002. a) machos adultos. b) machos juveniles. c) hembras adultas. d) hembras juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.

La longitud fue la principal variable espacial ajustada a los GAM de adultos (machos y hembras) y machos juveniles, con diferente contribución a la desviación

explicada por cada modelo. Por su parte, la latitud solamente tuvo una contribución marginal a la desviación explicada por el modelo de hembras juveniles.

El mes fue la variable temporal que afectó a la CPUE de todos los grupos de sexo-tamaño, cuya contribución a la desviación explicada por cada modelo fue distinta según el grupo. El número de anzuelos por lance presentó diferentes contribuciones a la desviación explicada por el modelo de cada grupo de sexo-tamaño. Para todos los casos, la curva de respuesta parcial exhibió efectos levemente positivos o neutrales entre 1000 y 1500 anzuelos calados por lance.

7.2.2. Aguas costero-oceánicas

Los GAM construidos para *P. glauca* en aguas costero-oceánicas sugieren segregación vertical entre sexos. Los modelos desarrollados para los machos mostraron un mejor ajuste con el estrato de 50 m de profundidad, mientras que los GAM desarrollados para las hembras se ajustaron mejor con el estrato de 100 m de profundidad. Las salidas de los análisis de varianza para las variables predictivas incluidas en los GAM de machos se muestran en la Tabla 9. Los modelos establecidos para machos adultos y juveniles explicaron 52% ($R^2 = 0.40$) and 59% ($R^2 = 0.57$) de la desviación total, respectivamente (Tabla 10). El modelo final ajustado a datos de CPUE de machos adultos estuvo integrado por cuatro variables predictivas: una variable hidrográfica (salinidad a 50 m de profundidad), una variable espacial (longitud), una interacción entre variables espacio-temporales (interacción mes-latitud) y una variable pesquera (número de anzuelos calados por lance). A su vez, el modelo final ajustado a la CPUE de machos juveniles se integró por cuatro variables predictivas: una variable hidrográfica (salinidad a 50 m de profundidad), una variable espacial (longitud), una interacción entre variables espacio-temporales (interacción latitud-mes) y una variable temporal (mes).

Tabla 9. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (*F*) y su nivel de significancia (*P*). *, *P* < 0.1, **, *P* < 0.01, ***, *P* < 0.001. S50-m = salinidad a 50 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Predictor	Machos Adultos					Machos Juveniles				
	% DE	GCV	GL	F	P	% DE	GCV	GL	F	P
LN : Mes	32.6	5.97	27.52	9.23	...2.0*e ⁻¹⁶	42.6	2.17	27.7	12.41	...2.0*e ⁻¹⁶
LW	29.8	5.68	2.37	94.40	...2.0*e ⁻¹⁶	27.2	2.63	5.94	30.88	...2.0*e ⁻¹⁶
Mes	-----	-----	-----	-----	-----	26.1	2.66	4.85	32.79	...2.0*e ⁻¹⁶
Anzuelos	8.9	7.52	8.37	7.21	...5.4*e ⁻¹⁰	-----	-----	-----	-----	-----
S50-m	5.13	7.79	6.81	2.75	...6.9*e ⁻³	3.1	2.44	5.16	1.88	...2.2*e ⁻¹³

Tabla 10. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de machos (adultos y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de varianza explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R²). S50-m = salinidad a 50 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Modelo	% DE	GCV	R ²
Machos Adultos			
1- LW	29.8	5.68	0.22
2-.....+ (LN : Mes)	48.0	4.64	0.36
3-.....+ S50-m	50.4	4.54	0.39
4- CPUE~ LW + (LN : Mes) + S50-m + Anzuelos	51.9	4.47	0.40
Machos Juveniles			
1- LW	27.2	2.63	0.17
2-.....+ (LN : Mes)	52.6	1.89	0.44
3-.....+ S50-m	55.4	1.82	0.52
4- CPUE~ LW + (LN : Mes) + S50-m + Mes	59.0	1.73	0.57

Las salidas del análisis de varianza establecido para las variables predictivas incluidas en los GAM aplicados a hembras (adultas y juveniles) se muestran en la Tabla 11.

Tabla 11. Análisis de varianza aplicado a variables predictivas incluidas en modelos aditivos generalizados de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. Para cada variable se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV), los grados de libertad (GL), el valor de la prueba F (*F*) y su nivel de significancia (*P*). *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. T100-m = temperatura a 100 m de profundidad. S100-m = salinidad a 100 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Predictor	Hembras Adultas					Hembras Juveniles				
	% DE	GCV	GL	F	P	% DE	GCV	GL	F	P
LW : Mes	28.4	3.21	22.04	6.46	***2.0*e ⁻¹⁶	22.1	3.30	22.46	5.25	***5.7*e ⁻¹⁴
Anzuelos	10.3	3.83	8.85	6.63	***1.9*e ⁻⁹	8.9	3.68	8.54	6.54	***4.7*e ⁻⁹
S100-m	7.2	3.96	8.15	7.24	***7.5*e ⁻¹⁰	3.9	3.86	7.63	3.42	***6.6*e ⁻⁴
T100-m	1.9	4.11	3.15	3.35	*1.2*e ⁻²	2.2	3.87	3.32	3.72	**5.9*e ⁻³

Los modelos seleccionados para hembras adultas y juveniles explicaron 42% ($R^2 = 0.36$) y 32% ($R^2 = 0.23$) de la desviación total, respectivamente (Tabla 12). El modelo final ajustado a datos de CPUE de hembras (adultas y juveniles) incluyó a cuatro variables predictivas: dos variables hidrográficas (salinidad y temperatura 100 m de profundidad), una interacción espacio-temporal (interacción longitud-mes) y una variable pesquera (número de anzuelos calados por lance).

Tabla 12. Modelos aditivos generalizados ajustados a datos de CPUE de hembras (adultas y juveniles) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México. El modelo seleccionado se destaca en gris. Para cada término adicionado al modelo se muestra el porcentaje de desviación explicada (%DE), la puntuación de la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el coeficiente de determinación (R^2). T100-m = temperatura a 100 m de profundidad. S100-m = salinidad a 100 m de profundidad. LN = latitud norte. LW = longitud oeste. : = interacción entre variables predictivas.

Modelo	% DE	GCV	R²
Hembras Adultas			
1- (LW : Mes)	28.4	3.21	0.19
2-.....+ Anzuelos	37.4	2.91	0.27
3-.....+ S100-m	40.7	2.84	0.33
4- CPUE~ (LW : Mes) + Anzuelos + S100-m + T100-m	42.4	2.81	0.36
Hembras Juveniles			
1- (Mon: LW)	22.1	3.31	0.13
2-.....+ Anzuelos	28.3	3.12	0.19
3-.....+ S100-m	31.0	3.09	0.22
4- CPUE~ (LW : Mes) + Anzuelos + S100-m + T100-m	32.5	3.07	0.23

La interacción latitud-mes fue la variable predictiva de mayor contribución a la desviación total explicada por los GAM de los machos (adultos y juveniles). Efectos negativos fuertes de la latitud sobre la distribución de la CPUE de machos fueron detectados durante verano y otoño (de julio a noviembre), entre 15° N y 19° N, no obstante, efectos positivos suaves se produjeron durante invierno y principios de primavera (de enero a abril) en un rango de latitud similar (entre 17° N y 20° N) (Fig. 9a, b). Por otro lado, la variable predictiva de mayor contribución a la desviación total explicada por los GAM de hembras (adultas y juveniles) fue la interacción longitud-mes. Efectos negativos fuertes afectaron a la distribución de la CPUE de hembras (adultas y juveniles) a fines de verano y otoño (de septiembre a noviembre) dentro de un rango de longitud estrecho ubicado hacia la costa (entre 103° W y 105° W). Por otra parte, efectos positivos suaves de la longitud sobre la distribución de la CPUE de hembras juveniles ocurrieron principalmente durante primavera y verano (de mayo a agosto) en un rango de longitudes ubicado hacia el océano abierto (entre 105° W y

107°W), aunque para el caso de las hembras adultas, los efectos longitudinales positivos fueron detectados solamente en primavera (de mayo a junio) (Fig. 9c, d).

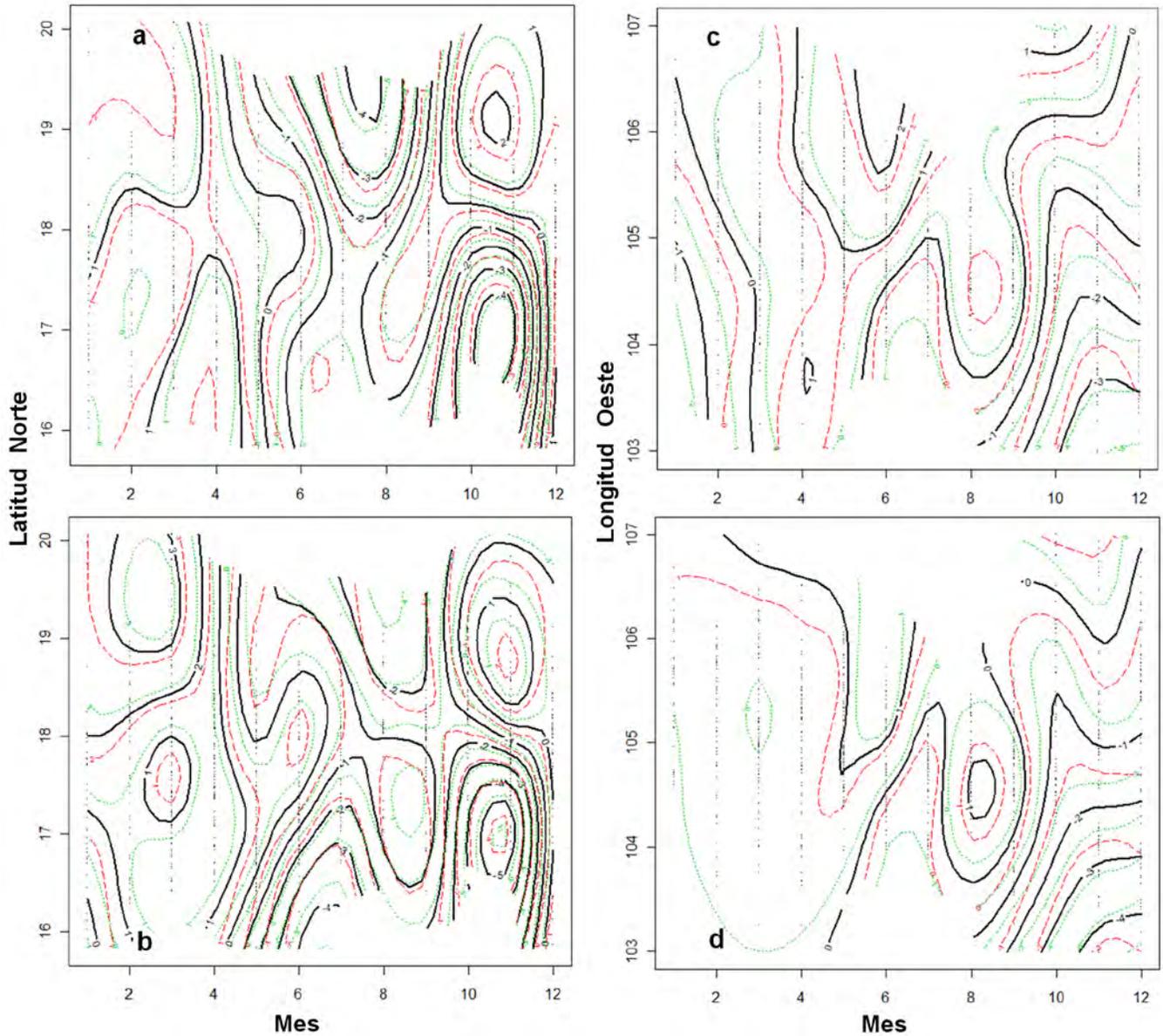


Figura 9. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la interacción latitud-mes (a, b) y de la interacción longitud-mes (c, d) sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 2003-2009. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas, d) hembras juveniles. Líneas punteadas verde y roja indican ± 1 error estándar, respectivamente. Tipos de efecto se indican por signos +/-.

La salinidad fue la principal variable hidrográfica que afectó a la distribución de la CPUE de juveniles y adultos en aguas costero-oceánicas, no obstante, sus efectos fueron diferentes dependiendo del sexo de los tiburones, lo que sugiere una segregación vertical entre machos y hembras. La salinidad a 50 m de profundidad afectó a la distribución de la CPUE de machos (adultos y juveniles), generando efectos positivos dentro de un estrecho rango (entre 34.5 y 34.6 UPS), mientras que sus efectos negativos ocurrieron en salinidades menores a 34.3 UPS o en salinidades mayores a 34.6 UPS (Fig. 10a, b). Por otro lado, la salinidad a 100 m de profundidad influyó sobre la distribución de la CPUE de hembras (adultas y juveniles), detectándose efectos positivos entre 34.5 y 34.6 UPS, aunque sus efectos negativos fueron observados a mayores salinidades (entre 34.6 y 34.8 UPS) (Fig. 10c, d).

La longitud fue la principal variable espacial ajustada a los GAM de machos, cuya contribución a la desviación explicada por los modelos de adultos y juveniles fue similar. La distribución de la CPUE de ambos grupos fue influenciada positivamente por esta variable espacial hacia el océano abierto (entre 105° W y 107°W), mientras que hacia la costa, tanto adultos como juveniles, se vieron afectados negativamente por la longitud (entre 103° W y 105°W) (Fig. 11).

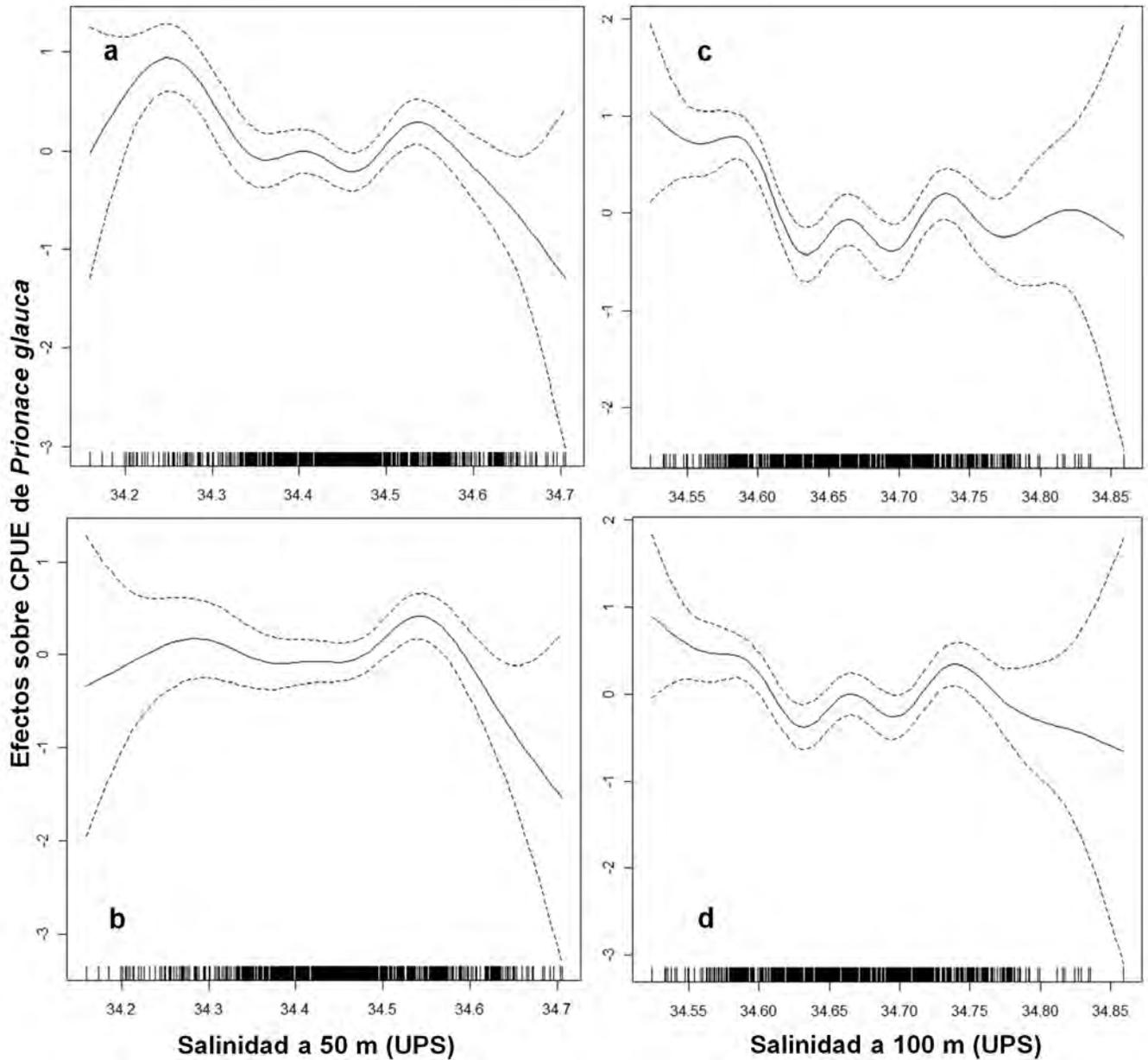


Figura 10. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la salinidad a 50 m (a, b) y de la salinidad a 100 m de profundidad (c, d) sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 2003-2009. a) machos adultos, b) machos juveniles, c) hembras adultas, d) hembras juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.

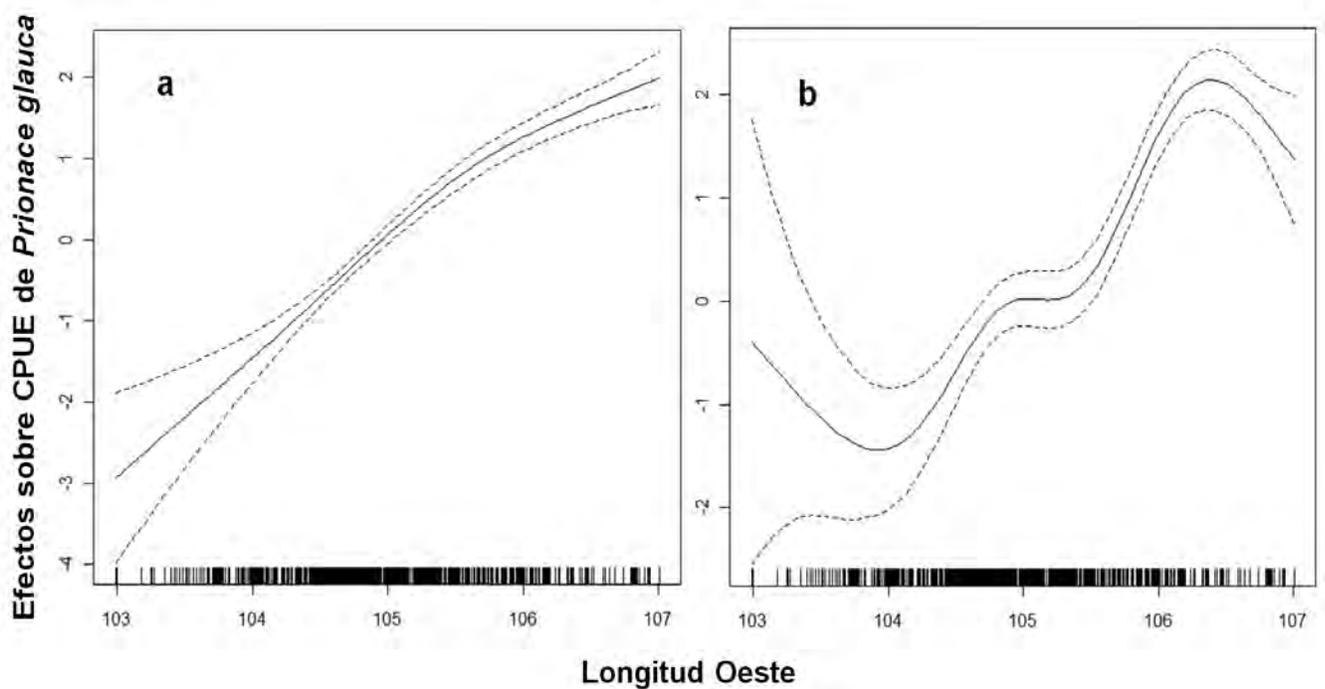


Figura 11. Curvas de respuesta parcial (línea negra continua) para los efectos de la longitud sobre la CPUE de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México en el período 2003-2009. a) machos adultos, b) machos juveniles. Marcas en el eje de abscisas indican localización y densidad de los datos. Signos +/- en el eje de ordenadas indican tipos de efecto causados por la variable predictiva. Líneas punteadas indican intervalo de confianza del 95%.

El mes fue la variable temporal cuyos efectos influyeron únicamente sobre la CPUE de machos juveniles.

El número de anzuelos calados por lance exhibió una contribución similar a la desviación explicada por los modelos ajustados para CPUE de hembras (adultas y juveniles) y de machos adultos. Para todos los casos, la curva de respuesta parcial de esta variable pesquera mostró efectos positivos entre 400 y 500 anzuelos calados por lance, mientras que los efectos negativos se detectaron cuando el número fue menor a 300 o mayor a 600 anzuelos calados por lance.

7.3. Variabilidad hidrográfica y distribución de grupos de sexo-tamaño

7.3.1. Aguas oceánicas

7.3.1.1. Invierno (1994-1996/2000-2002)

En invierno, las relaciones entre la hidrografía de las aguas oceánicas a 75.0 m de profundidad y la distribución de los grupos de sexo-tamaño indicaron la presencia de núcleos de agregación de machos (adultos y juveniles) distribuidos en una zona central-oceánica del PNEM (17° N a 23° N; 109° W a 114° W), quienes estuvieron asociados a una mezcla de masas de agua con temperaturas intermedias (15.0 °C a 18.0 °C) y salinidades intermedias (34.1 a 34.5 UPS). Por otra parte, núcleos de agregación de juveniles y adultos de ambos sexos se distribuyeron en una zona central-costera (18° N a 23° N; 105° W a 107° W), quienes estuvieron asociados a aguas con temperaturas bajas (13.0 °C a 15.0 °C) y salinidades altas (34.5 a 34.7 UPS) (Fig. 12).

7.3.1.2. Primavera (1994-1996/2000-2002)

En primavera, las relaciones entre la hidrografía a 75 m de profundidad y la distribución de los grupos de sexo-tamaño señalaron la presencia de pequeñas agregaciones de machos y hembras, tanto adultos como juveniles, distribuidos hacia la zona central-costera (20° N a 23°N; 106° W a 108°W) del PNEM; dichas agregaciones estuvieron asociadas a aguas con bajas temperaturas (13.8 °C a 14.2 °C) y altas salinidades (34.5 a 34.7 UPS). Otras agregaciones de machos y hembras, tanto adultos como juveniles, estuvieron distribuidos en una zona costera (15° N a 18° N; 102° W a 106° W) ubicada hacia el sureste y se asociaron a aguas con temperaturas intermedias (14.0 °C a 15.5 °C) y salinidades altas (34.7 a 34.8 UPS) (Fig. 13).

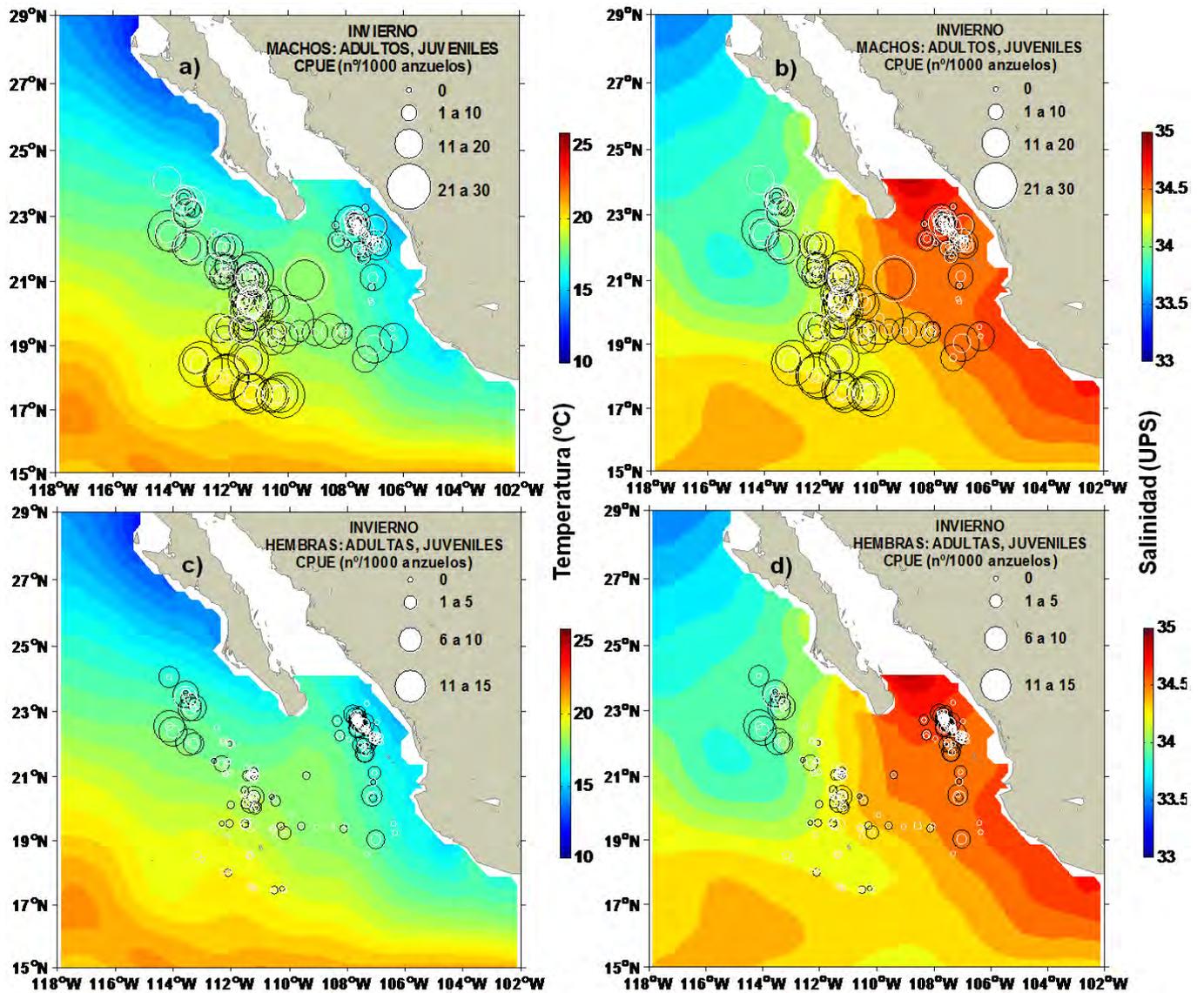


Figura 12. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

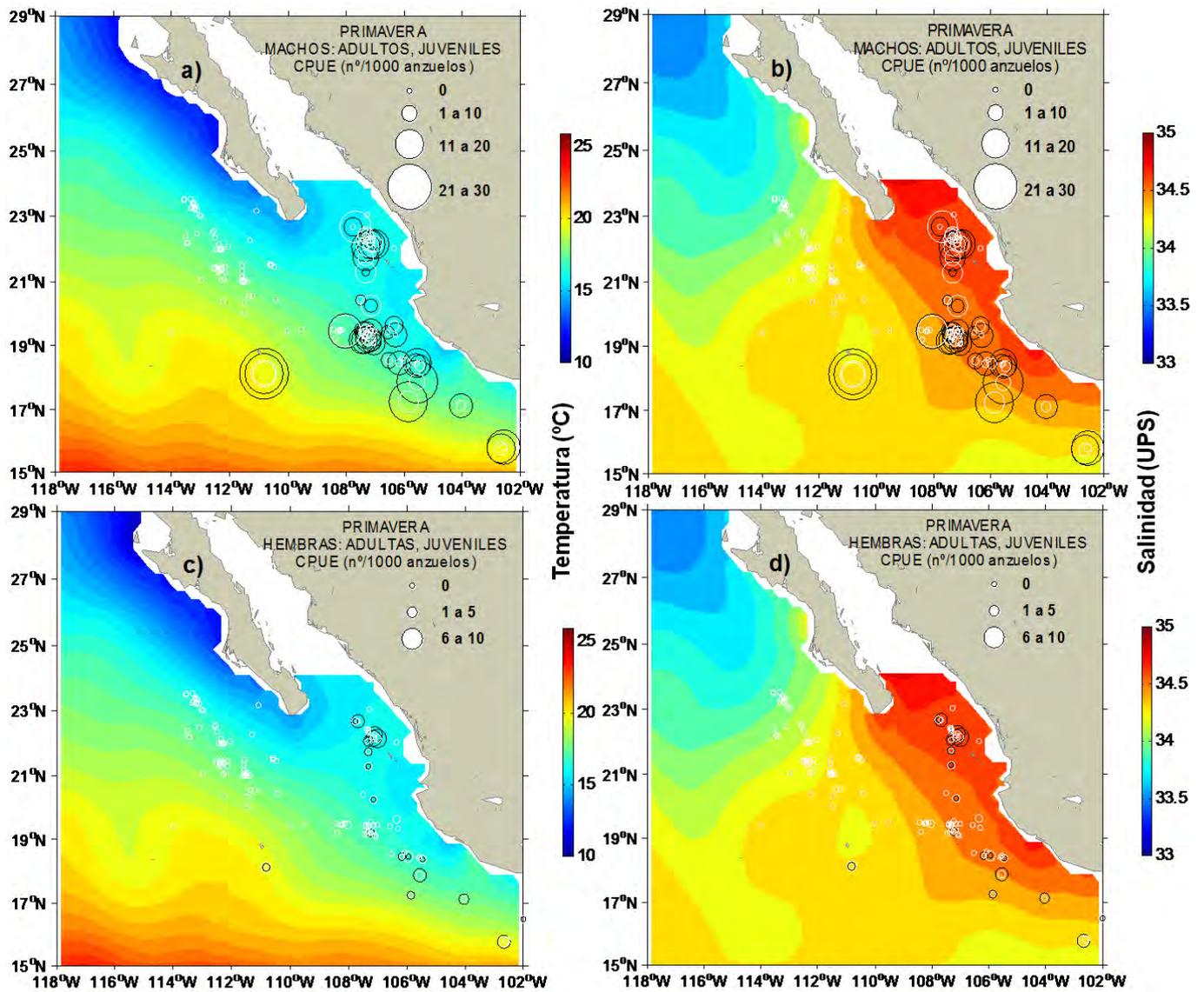


Figura 13. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

7.3.1.3. Verano (1994-1996/2000-2002)

En verano, las relaciones entre la hidrografía de las aguas oceánicas a 75 m de profundidad y la distribución de los grupos de sexo-tamaño señalaron la presencia de grandes núcleos de agregación de machos (adultos y juveniles) distribuidos en una amplia zona ubicada hacia el norte del área de estudio (24° N a 28° N; 112° W a 117° W). Pequeños núcleos de agregación de hembras (adultas y juveniles) se distribuyeron en la misma zona, aunque abarcaron una menor cobertura espacial (24.0° N a 26.0° N; 113° W a 115° W). Dichas agrupaciones estuvieron asociada a aguas con temperaturas bajas (13.0 °C a 15.0 °C) y salinidades bajas (33.5 a 34.0 UPS). Por otro lado, núcleos de agregación de adultos (machos y hembras) fueron observados en una zona central-oceánica (19° N a 23° N; 110° W a 113° W), mientras que en la misma zona también se detectaron pequeños núcleos de agregación de machos juveniles (21° N a 23° N; 112° W a 113° W). Estas agrupaciones se vieron afectadas por aguas con temperaturas intermedias (14.0 °C a 15.0 °C) y salinidades intermedias (34. a 34.3 UPS) (Fig. 14).

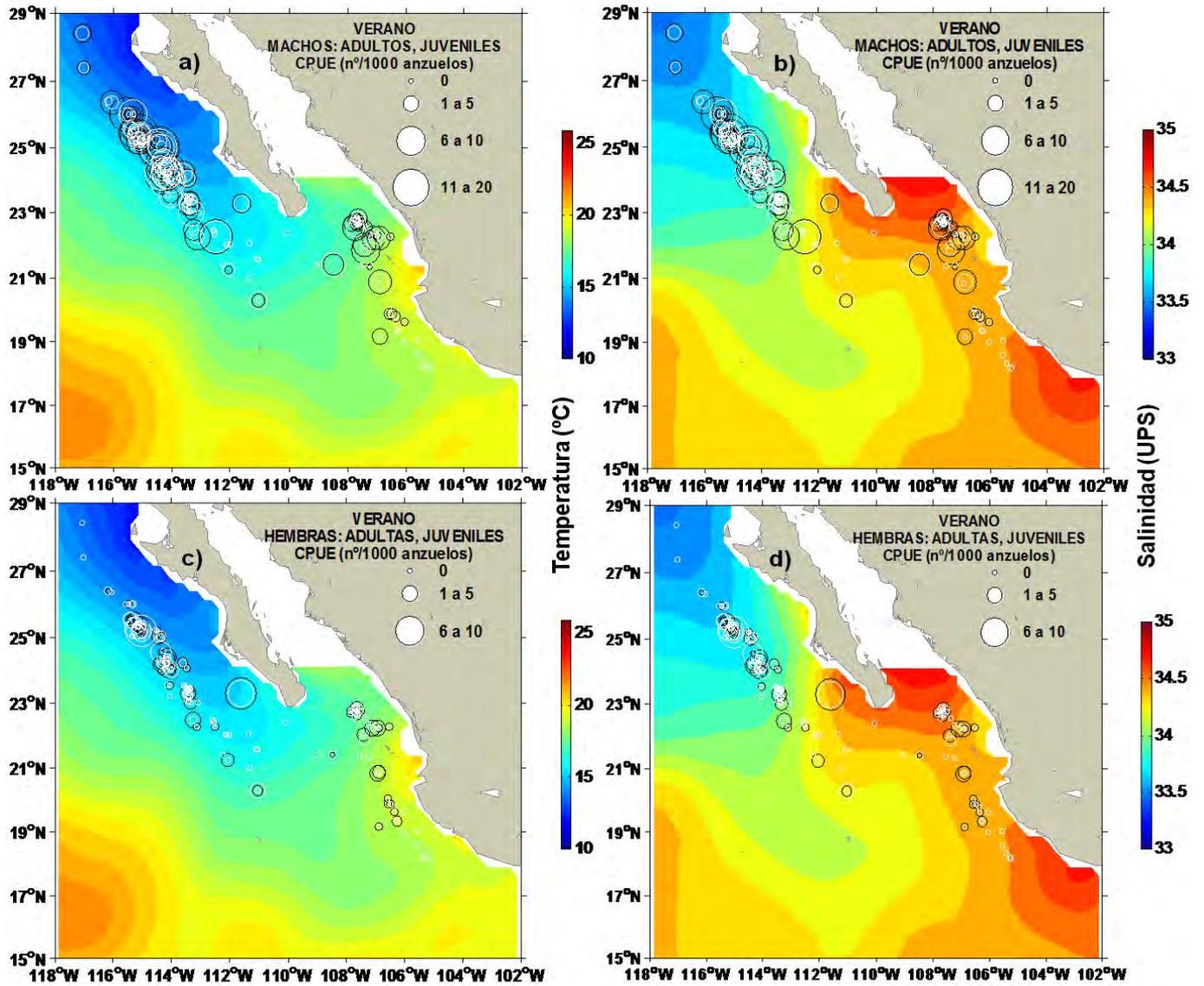


Figura 14. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

7.3.1.4. Otoño (1994-1996/2000-2002)

En otoño, las relaciones entre la hidrografía a 75 m de profundidad y la distribución de los grupos de sexo-tamaño indicaron la presencia de dos grandes agregaciones de machos (adultos y juveniles) distribuidas en una amplia zona que abarcó el norte y centro (20° N a 27° N; 110° W a 117° W) del PNEM. Al igual que lo sucedido en verano, fueron detectados pequeños núcleos de agregación de hembras (adultas y juveniles) distribuidos en la zona misma zona que los machos y abarcando una cobertura espacial similar a la encontrada durante la estación estival (22° N a 25° N; 113° W a 115° W). Todas estas agregaciones estuvieron asociadas a aguas con temperaturas bajas (12.5 °C a 14.0 °C) y salinidades bajas (33.8 a 34.1 UPS). Por otra parte, dos grandes agregaciones de machos (adultos y juveniles) y un pequeño núcleo de agregación de hembras juveniles fueron observados en una zona central-costera (18° N a 23° N; 106° W a 109° W). Estas agregaciones se asociaron a aguas con temperaturas intermedias (16.0 °C a 18.0 °C) y salinidades altas (34.5 a 34.7 UPS) (Fig. 15).

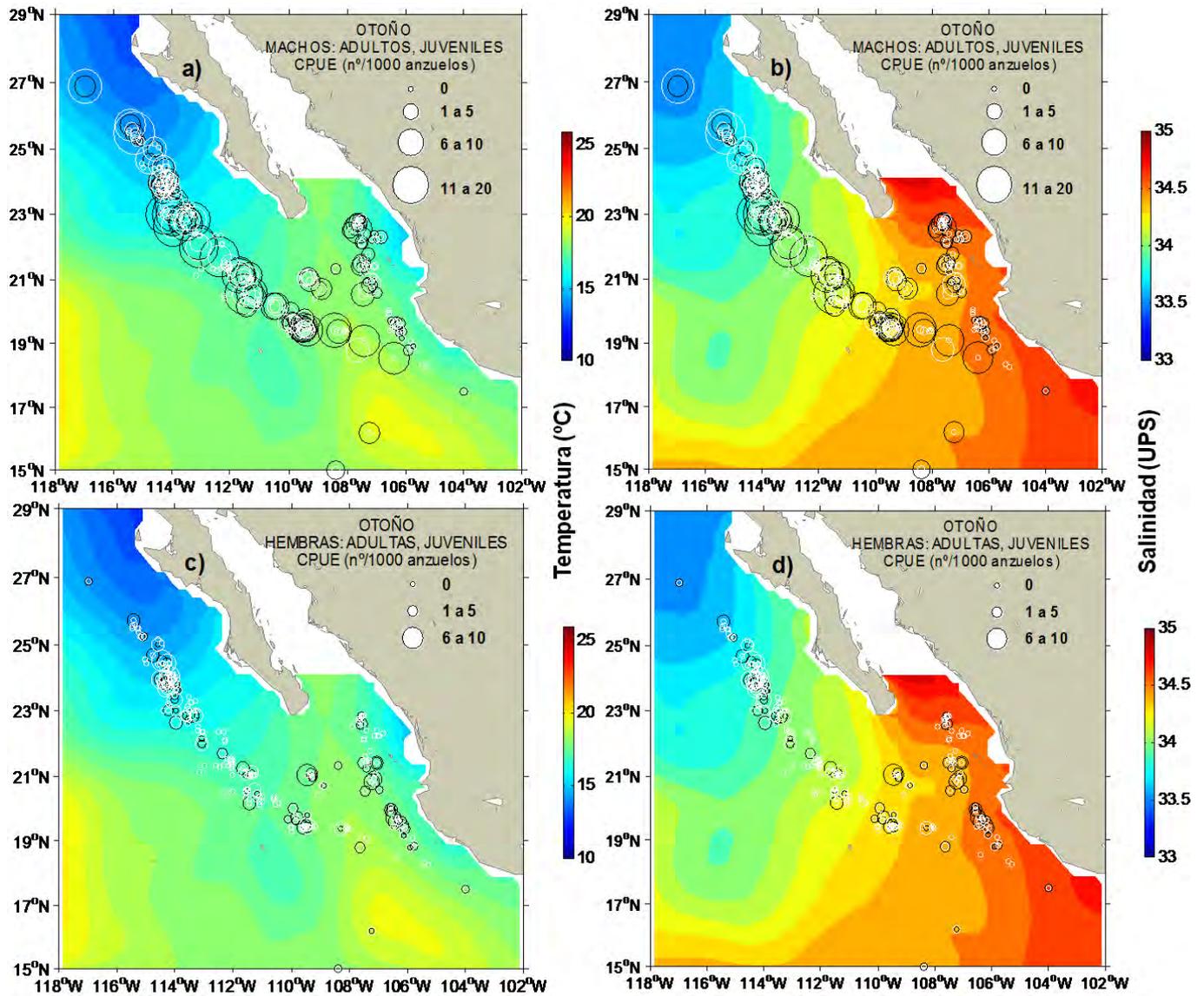


Figura 15. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño (1994-1996/2000-2002). Los colores indican campos de temperatura (a, c) y salinidad (b, d) a 75 m de profundidad. Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

7.3.2. Aguas costero-oceánicas

7.3.2.1. Invierno (2003-2009)

En invierno, la relación entre la hidrografía a 50 m de profundidad y la distribución de machos indicó la presencia de grandes núcleos de agregación de adultos y juveniles distribuidos en aguas con temperaturas altas (17.0 °C a 25.0 °C) y salinidades altas (34.3 a 34.7 UPS). Por su parte, la relación entre la hidrografía a 100 m de profundidad y la distribución de hembras indicó la presencia de pequeños núcleos de agregación de adultas y juveniles distribuidas en longitudes menores a 106 °W, dentro de un área influenciada por aguas con temperaturas bajas (13.0 °C a 15.0 °C) y salinidades altas (34.5 a 34.7 UPS) (Fig. 16).

7.3.2.2. Primavera (2003-2009)

En primavera, la relación entre la hidrografía a 50 m de profundidad y la distribución de machos mostró la presencia de agregaciones de machos adultos distribuidos en una pequeña zona costero-oceánica frente a Colima (15° N a 19 °N; 102 W a 106° W), la cual estuvo influenciada por aguas con temperaturas bajas (13.8 °C a 16.0 °C) y salinidades altas (34.4 a 34.6 UPS). Por otro lado, la relación entre la hidrografía a 100.0 m de profundidad y la distribución de hembras indicó la presencia de núcleos de agregación de adultas y juveniles influenciada por aguas con temperaturas bajas (13.0 °C a 16.0 °C) y salinidades altas (34.4 a 34.6 UPS). Las agregaciones de hembras se ubicaron en la misma zona abarcada por los machos adultos. Cabe señalar que durante esta estación los machos juveniles presentaron un pequeño núcleo de agregación situado entre 17° N a 19° N y 105° W a 107° W (Fig. 17).

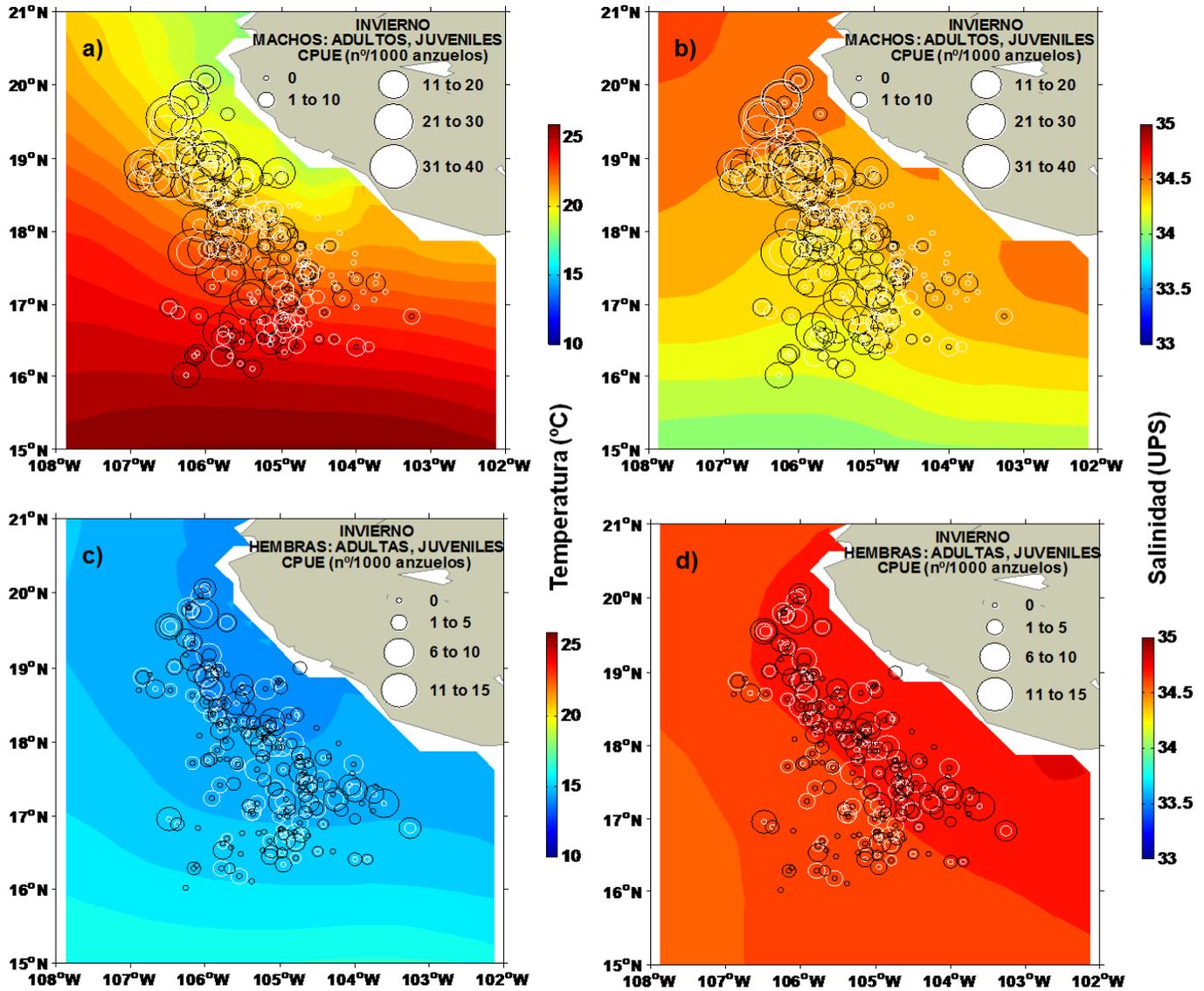


Figura 16. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

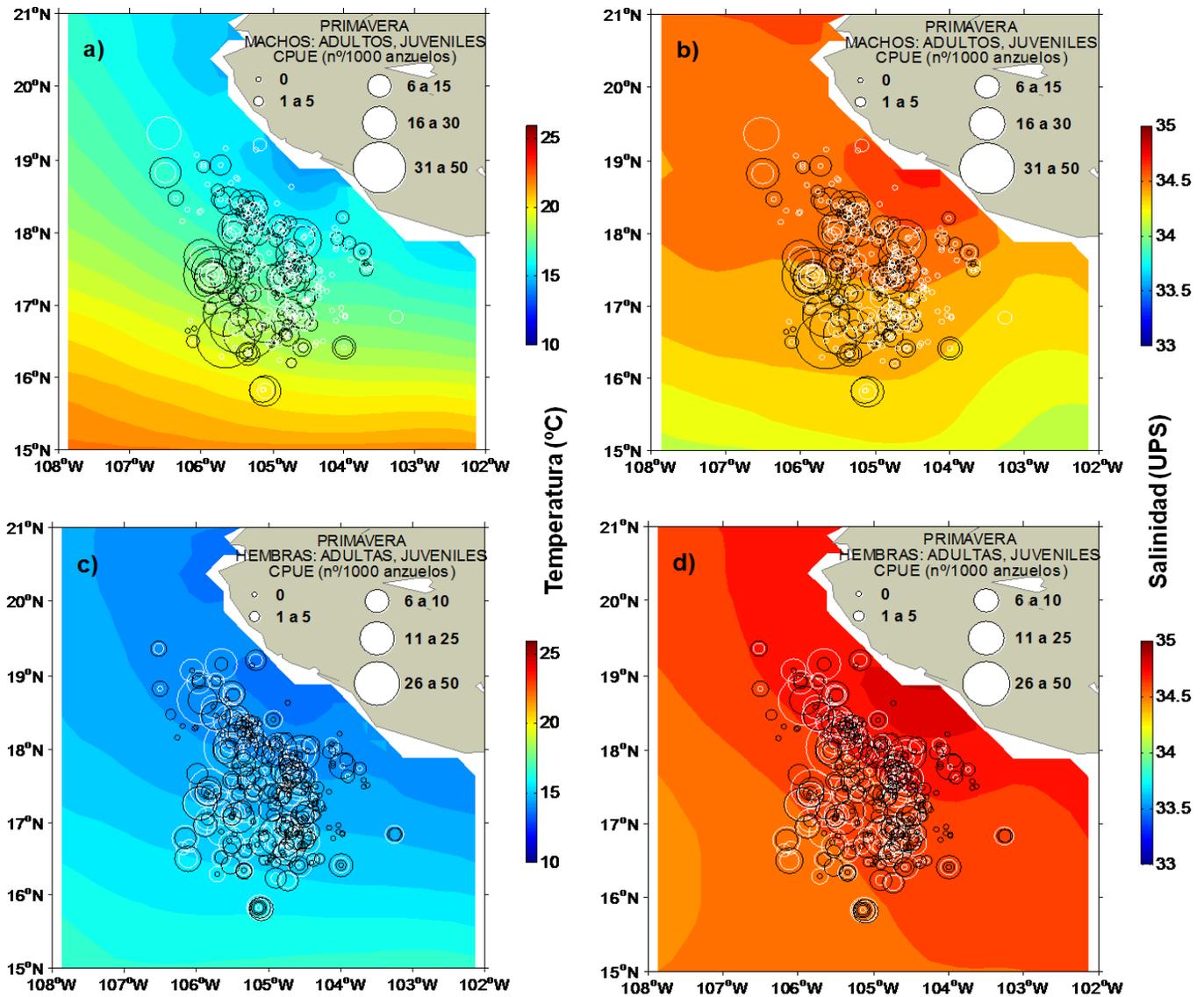


Figura 17. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

7.3.2.3. Verano (2003-2009)

En verano, la relación entre la hidrografía a 50 m de profundidad y la distribución de machos indicó que, al contrario de lo ocurrido durante el invierno, fueron detectados pequeños núcleos de agregación de machos (principalmente juveniles) en esta zona. Dichas agregaciones estuvieron asociadas a aguas con temperaturas altas (22.0 °C a 25.0 °C) y salinidades altas (34.3 a 34.5 UPS). A su vez, la relación entre la hidrografía a 100 m de profundidad y la distribución de hembras indicó la presencia de grandes núcleos de agregación de juveniles (principalmente) distribuidas hacia la costa, los cuales se asociaron a aguas con temperaturas bajas (15.0 °C a 16.0 °C) y salinidades altas (34.5 a 34.6 UPS). (Fig. 18).

7.3.2.4. Otoño (2003-2009)

En otoño, la relación entre la hidrografía a 50 m de profundidad y la distribución de machos (juveniles y adultos) señaló la presencia de agregaciones distribuidas entre 15° N a 20° N y 104° W a 107° W; estas agregaciones estuvieron distribuidas en aguas con temperaturas intermedias (15.0 °C a 16.0 °C) y salinidades altas (34.5 a 34.6 UPS). A su vez, la relación entre la hidrografía a 100 m de profundidad y la distribución de hembras (juveniles y adultas) indicó que sus núcleos de agregación abarcaron la misma zona que los machos y fueron influenciadas por aguas con temperaturas bajas y salinidades altas (Fig. 19).

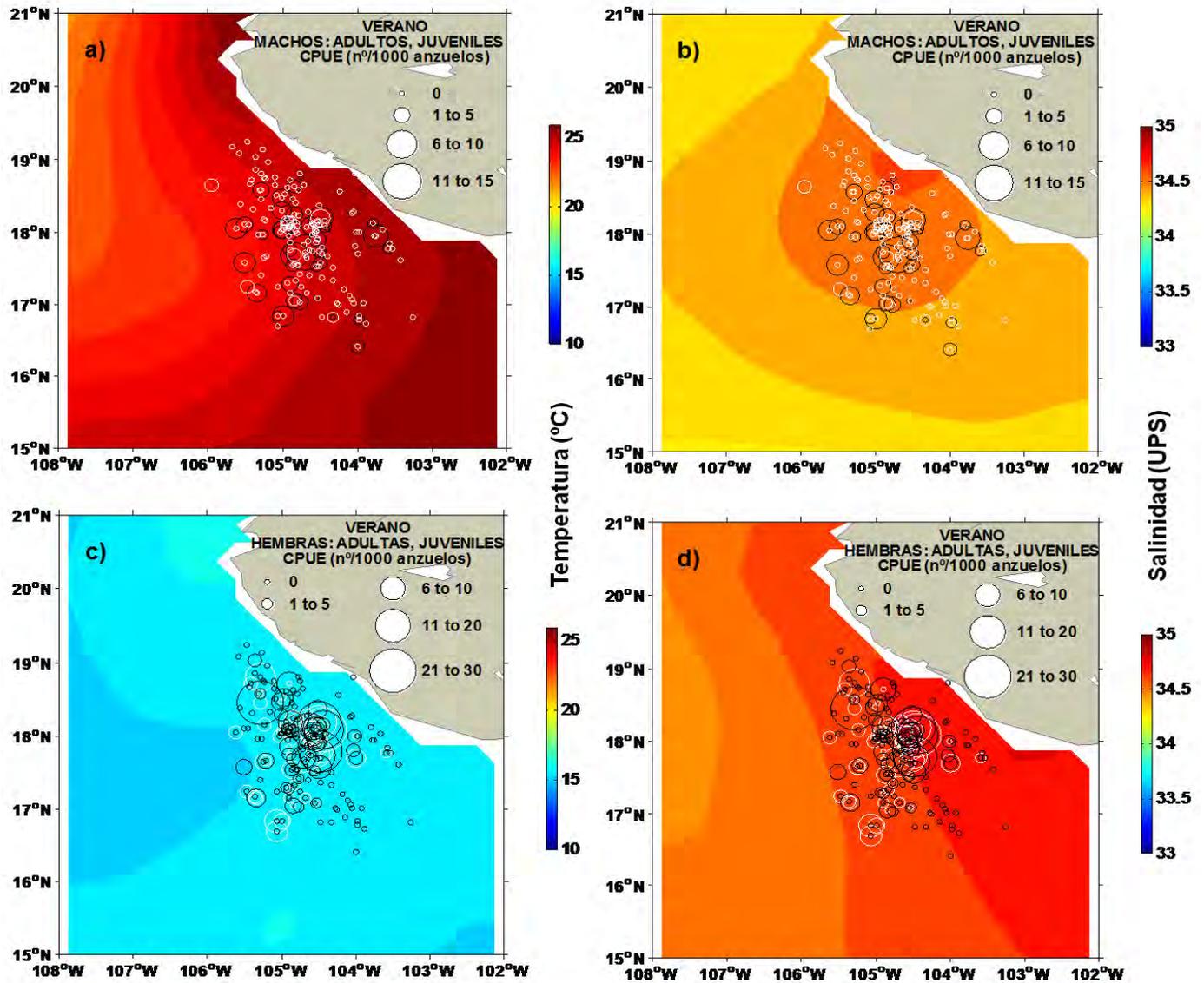


Figura 18. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

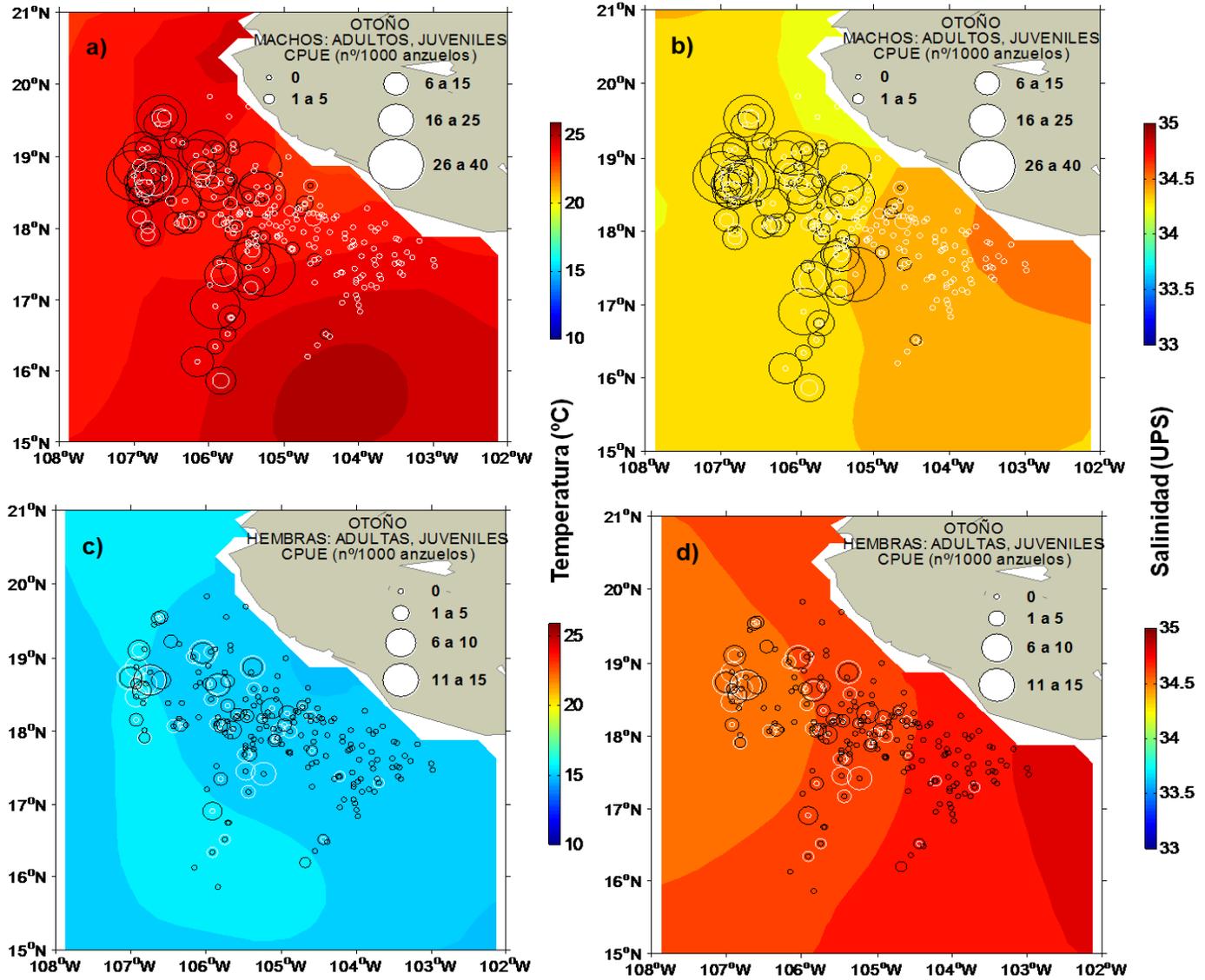


Figura 19. Distribución de CPUE de machos (adultos: círculos negros; juveniles: círculos blancos) y hembras (adultas: círculos blancos; juveniles: círculos negros) de *Prionace glauca* en aguas costero-oceánicas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño (2003-2009). Los colores indican campos de temperatura y salinidad a 50 m de profundidad (a, b) y a 100 m de profundidad (c, d). Los contornos de isotermas e isohalinas están separados cada 0.5 °C y cada 0.1 UPS, respectivamente.

7.4. Dinámica oceanográfica de mesoescala y distribución espacio-temporal de capturas de *Prionace glauca*

7.4.1. Evento El Niño 1997-1998

Durante el evento El Niño 1997-1998, los picos más pronunciados de anomalías positivas de TSM ocurrieron durante verano de 1997, otoño de 1997, invierno de 1998 y primavera de 1998 (Tabla 13). A medida que el fenómeno El Niño se desarrolló la isoterma superficial de 25 °C se movió hacia el noroeste, indicando un desplazamiento latitudinal de la ZCIT que acompañó al avance de las aguas tropicales hacia mayores latitudes.

Tabla 13. Valores bi-mensuales del Índice Multivariado El Niño/Oscilación del Sur desde enero de 1997 a diciembre de 1999. Celdas destacadas en gris oscuro (claro) indican anomalías positivas (negativas) de temperatura superficial del mar correspondiente a fuertes condiciones El Niño (La Niña).

AÑO	DIC-	ENE-	FEB-	MAR-	ABR-	MAY-	JUN-	JUL-	AGO-	SEP-	OCT-	NOV-
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
1997	-0.424	-0.489	-0.188	0.480	1.104	2.317	2.646	2.872	2.847	2.217	2.33	2.217
1998	2.404	2.670	2.652	2.557	1.969	1.144	0.342	-0.212	-0.567	-0.790	-1.085	-0.945
1999	-1.024	-1.081	-0.957	-0.962	-0.676	-0.386	-0.527	-0.737	-0.873	-0.924	-1.043	-1.208

7.4.1.1. Verano de 1997

La zona central y el sureste del PNEM estuvieron influenciadas por agua caliente (TSM: de 25.0 °C a 30.0 °C), mientras que la zona norte estuvo bajo la influencia de agua fría (TSM: de 22.0 °C a 25.0 °C), ambas zonas se correspondieron con la posición norte y sur de la isoterma de 25 °C (Fig. 20a). Frente a la Península de Baja California la corriente que fluía hacia el sureste giró hacia el Noreste para luego volver a girar hacia el noroeste cercano a la costa de la península. Este patrón de circulación ciclónico descrito por la corriente encerró a varios giros fríos sobre los cuales se localizaron varios lances de pesca. El núcleo de la zona de pesca estuvo

distribuido en aguas oceánicas, cercano al dominio de la ZCIT y a lo largo de la CC (20° N a 24° N; 111° W a 115° W). Los lances de pesca con las mayores CPUE se localizaron en zonas donde la corriente tuvo las mayores velocidades y la ASM_{27} varió entre 100 y 105 cm (Fig. 20b).

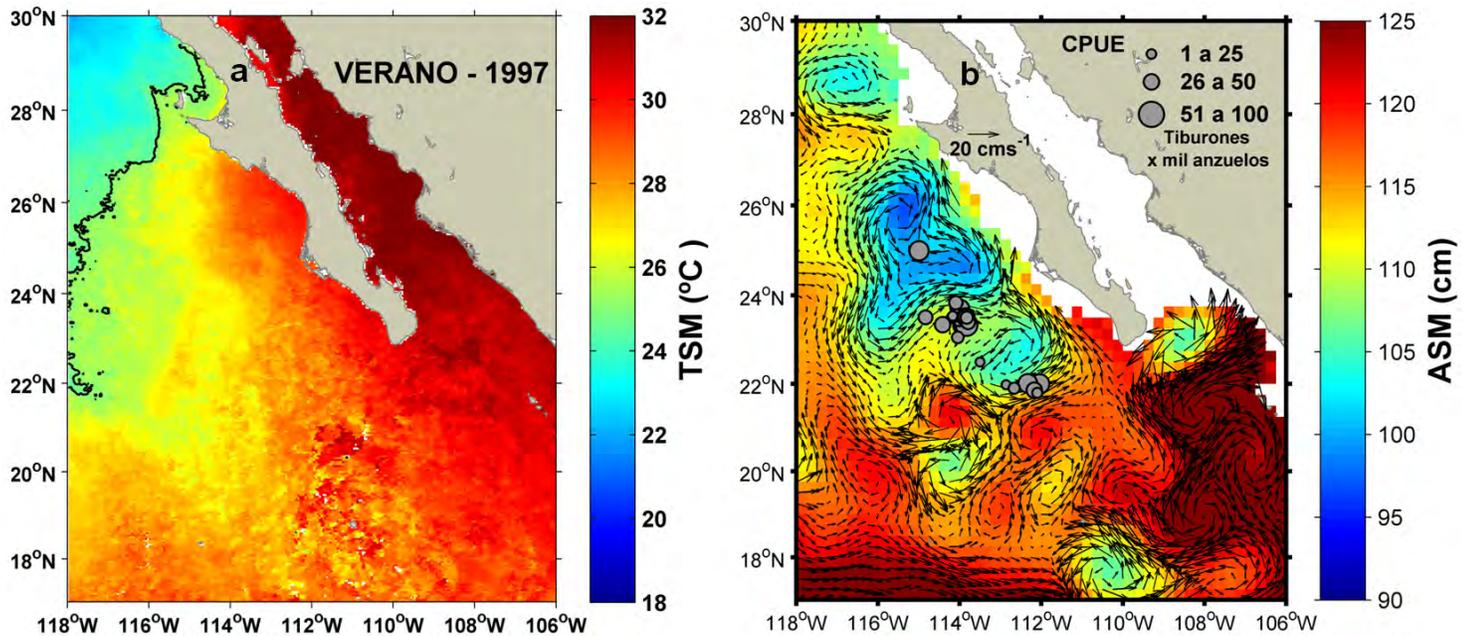


Figura 20. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano de 1997. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.1.2. Otoño de 1997

La ZCIT se ubicó en 24° N generando un área de influencia desde el suroeste hacia Noreste, al igual que lo ocurrido en el verano de 1997. Mientras tanto, el agua tropical expandió su influencia hacia una franja costera ubicada a 300 km de distancia de la Península de Baja California. Una amplia circulación ciclónica acompañó a la distribución de la isoterma superficial de 25 °C (Fig. 21a). Un brazo de la CC, que fluía hacia el sureste lejos de la costa, giró hacia el Noreste para luego volver a girar hacia el Noroeste cerca de la costa de la península. Los lances de pesca con las mayores CPUE se localizaron principalmente entorno a la ZCIT y sobre los campos de corriente con las mayores velocidades. Pocos lances de pesca con bajas CPUE fueron establecidos en la entrada del Golfo de California (21° N a 23° N; 106° W a 108° W) (Fig. 21b).

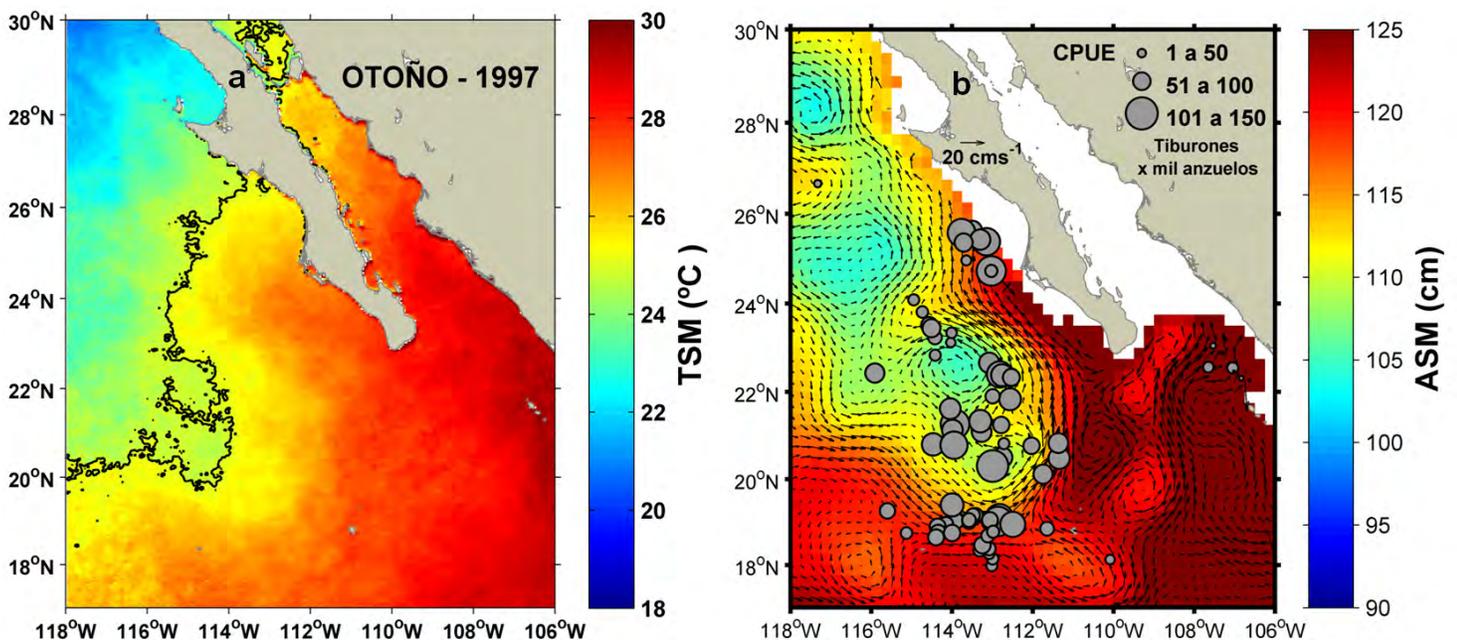


Figura 21. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño de 1997. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.1.3. Invierno de 1998

La posición de la ZCIT se situó hacia el sur del área de estudio (Fig. 22a), proceso que usualmente ocurre durante el invierno, de acuerdo al promedio estacional calculado por Lavín *et al.* (2009). Sin embargo, en este año la posición de la ZCIT sufrió un fuerte desplazamiento, situándose fuera de los límites del PNEM. Los lances de pesca con las mayores CPUE se agregaron en aguas oceánicas y costeras frente a la Península de Baja California (19° N a 27° N; 111° W a 116° W), en una zona cercana a una corriente de chorro que fluyó hacia el sureste y que presentó altas velocidades en su centro (Fig. 22b).

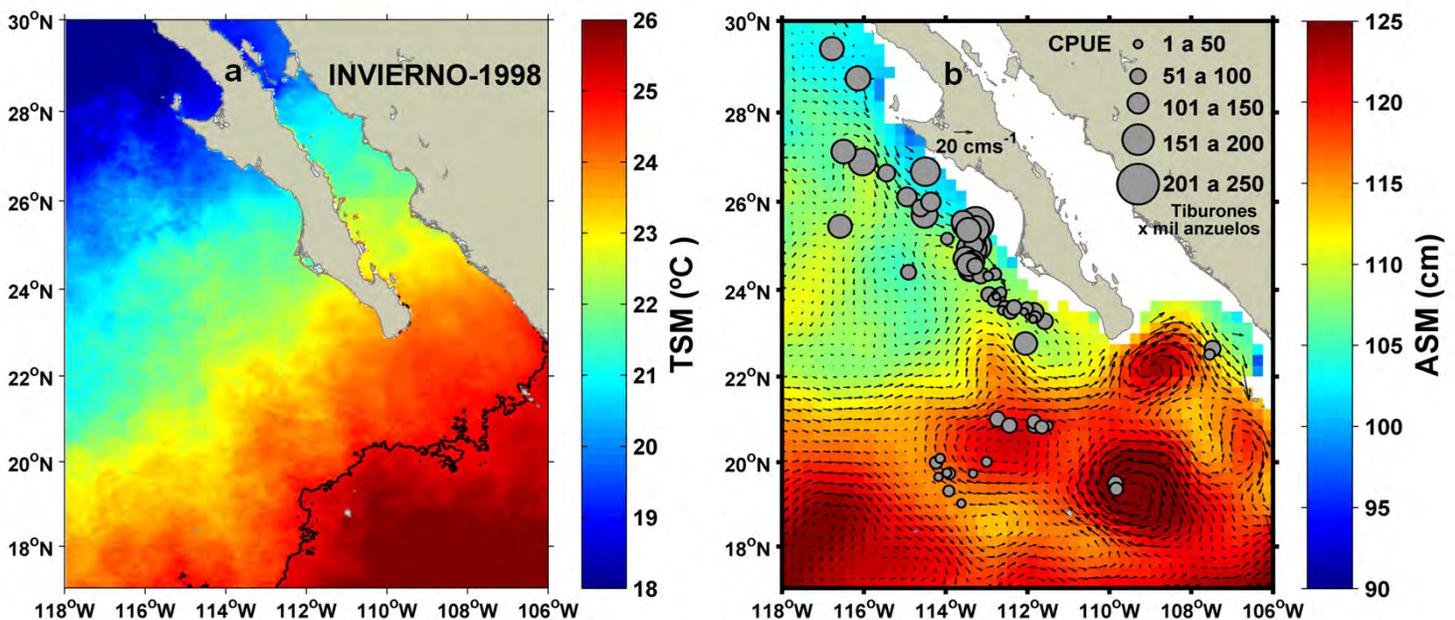


Figura 22. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno de 1998. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.1.4. Primavera de 1998

La ZCIT se extendió desde el suroeste al Noreste entre 18° y 24°N (Fig. 23a). Al igual que en invierno de 1998, el núcleo de los lances de pesca con las mayores CPUE estuvo situado hacia aguas oceánicas frente a la península (20° N a 26° N y 111° W a 114° W), solapando su distribución a una corriente de chorro ubicada próximo a la costa y con dirección sureste. Algunos lances, con CPUE relativamente altas, se distribuyeron hacia la zona suroeste, ubicados sobre el borde de meandros y en el borde de un giro ciclónico (Fig. 23b).

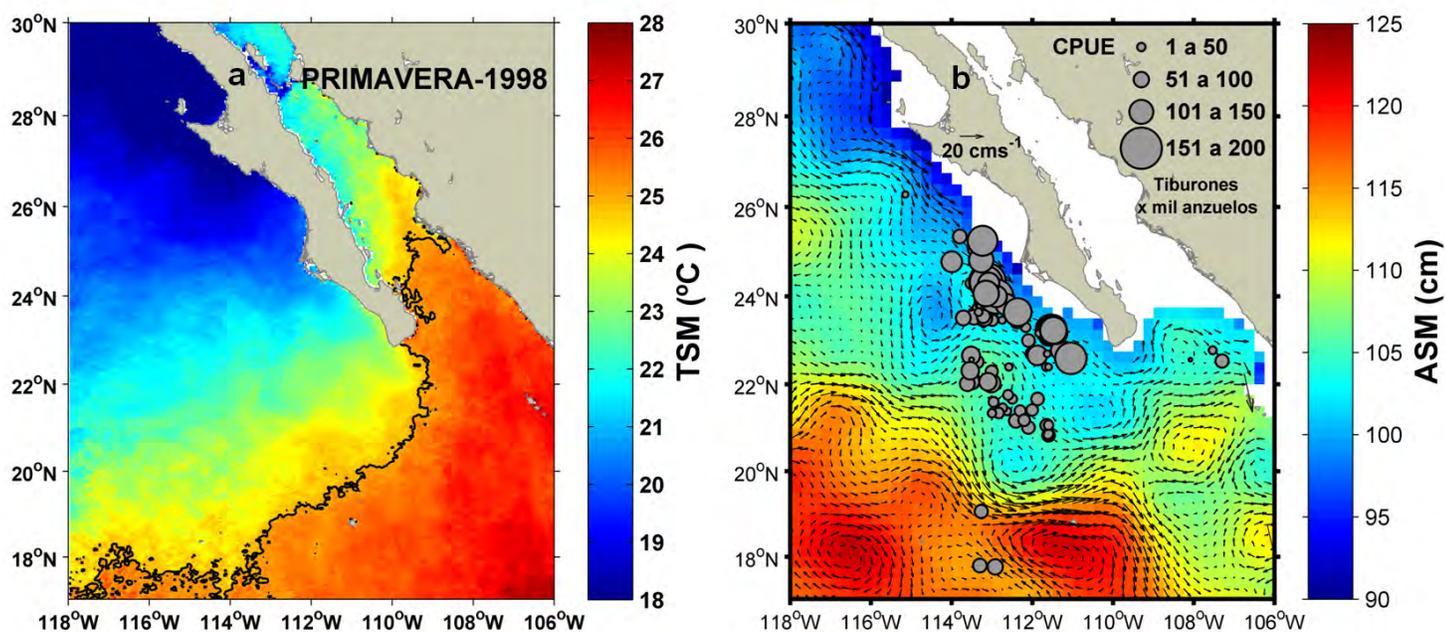


Figura 23. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera de 1998. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.2. Evento La Niña 1998-1999

Durante el evento La Niña 1998-1999 los picos más pronunciados de anomalías negativas de TSM ocurrieron durante invierno de 1999, primavera de 1999, verano de 1999 y otoño de 1999 (Tabla 13). Este fenómeno oceanográfico-meteorológico afectó el PNEM durante las cuatro estaciones de 1999. Con el desarrollo del fenómeno La Niña la isoterma superficial de 25 °C se movió hacia el sureste, indicando un desplazamiento de la ZCIT que acompañó el retroceso de las aguas tropicales hacia menores latitudes.

7.4.2.1. Invierno de 1999

Las anomalías negativas de TSM fueron dominantes y las aguas frías cubrieron la parte norte y centro-sur del PNEM (Fig. 24a).

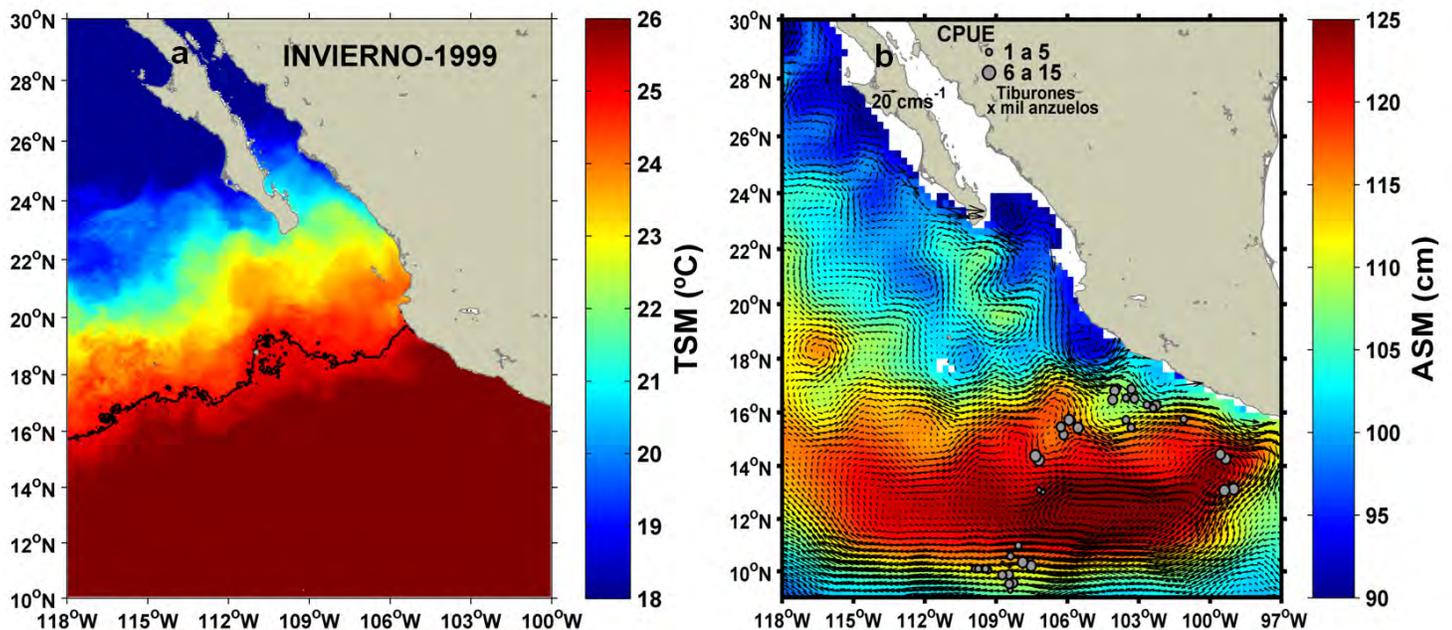


Figura 24. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

La ZCIT se situó en el borde sur del área de estudio (entre 16° N y 18° N). Durante este período la CPUE de *P. glauca* fue baja (2 a 10 tiburones capturados cada 1000 anzuelos). Los lances de pesca se distribuyeron en el borde de giros anticiclónicos y sobre una corriente de chorro situada entre 9° N y 11° N, la cual fluía hacia el este (Fig. 24b). Las zonas de pesca estuvieron localizadas, en su mayoría, fuera de los límites del área de estudio (9° N a 17° N; 99° W a 110°W). Un gran sistema de circulación anticiclónico abarcó 7 grados de latitud (entre 7° N y 10° N) y encerró a varios giros cálidos. Dentro de este sistema de circulación la corriente fluyó en sentido este-oeste (entre 16° N y 17° N), para luego girar hacia el suroeste y continuar fluyendo en paralelo a la costa hasta alcanzar los 13° N cuando giró hacia el sureste, para finalmente girar hacia el este (entre 9° N y 11° N) y continuar fluyendo en paralelo al ecuador (Fig. 24b).

7.4.2.2. Primavera de 1999

Los cambios drásticos en las condiciones oceanográficas de la zona de estudio, como consecuencia del evento La Niña, fueron plenamente visibles durante la primavera de 1999. La ZCIT se localizó en el límite sur del área de estudio. Varios giros fríos estuvieron inmersos dentro de una amplia zona de circulación ciclónica que cubrió prácticamente a todo el PNEM (Fig. 25a). La zona de pesca estuvo ubicada a la entrada del Golfo de California (21° N a 23° N; 105° W a 108° W). Lances de pesca con altas CPUE se distribuyeron sobre campos de corriente con altas velocidades, donde la ASM_{27} varió entre 95 y 105 cm. Algunos lances dispersos fueron establecidos en la parte sur del área de estudio y obtuvieron bajas CPUE (Fig. 25b).

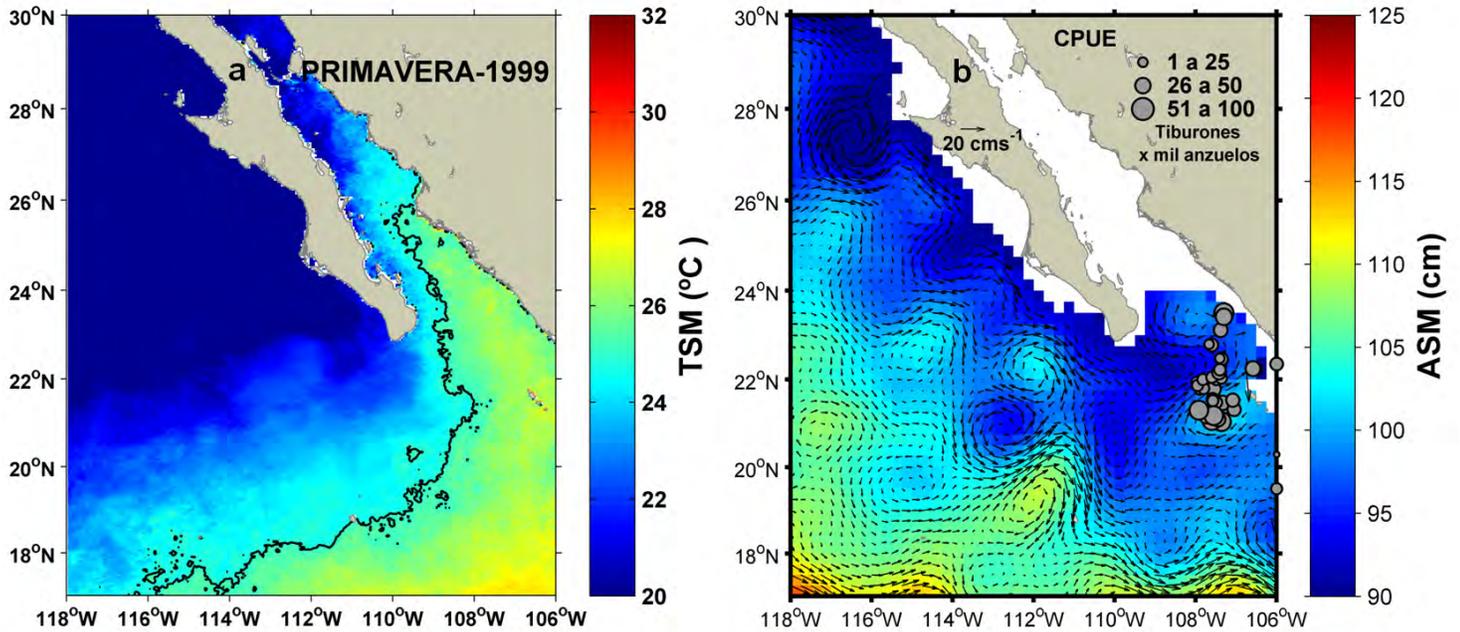


Figura 25. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante la primavera de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.2.3. Verano de 1999

En verano de 1999 la ZCIT se movió 3 grados de latitud hacia el sur en comparación con el verano de 1997 y el PNEM sufrió un enfriamiento generalizado que alcanzó hasta la zona centro-sur (Fig. 26a). Solamente unos pocos lances fueron realizados hacia el sureste en la zona central y costera, los cuales obtuvieron bajas CPUE (3 a 13 tiburones capturados cada 1000 anzuelos) (Fig. 26b).

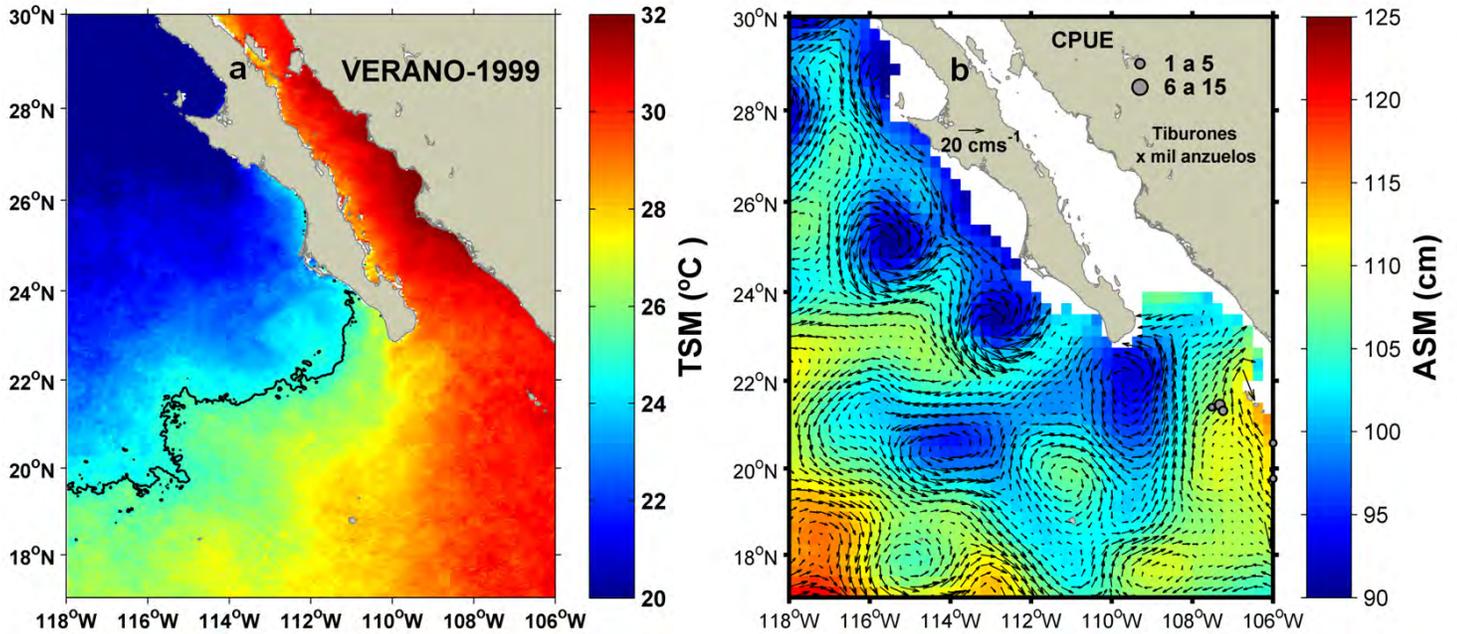


Figura 26. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C

7.4.2.4. Otoño de 1999

Durante el otoño de 1999 la ZCIT estuvo localizada hacia la parte central del área de estudio, lo que provocó un enfriamiento mayor del PNEM en comparación con el otoño de 1997. La isoterma de 25 °C mantuvo su corrimiento latitudinal de 3 grados hacia el sur (Fig. 27a). La zona de pesca fue reducida y se distribuyó a la entrada del Golfo de California, al igual que en primavera de 1999. Los lances de pesca con CPUE relativamente altas fueron establecidos sobre campos de corrientes con altas velocidades, donde la ASM_{27} varió entre 100 y 105 cm (Fig. 27b).

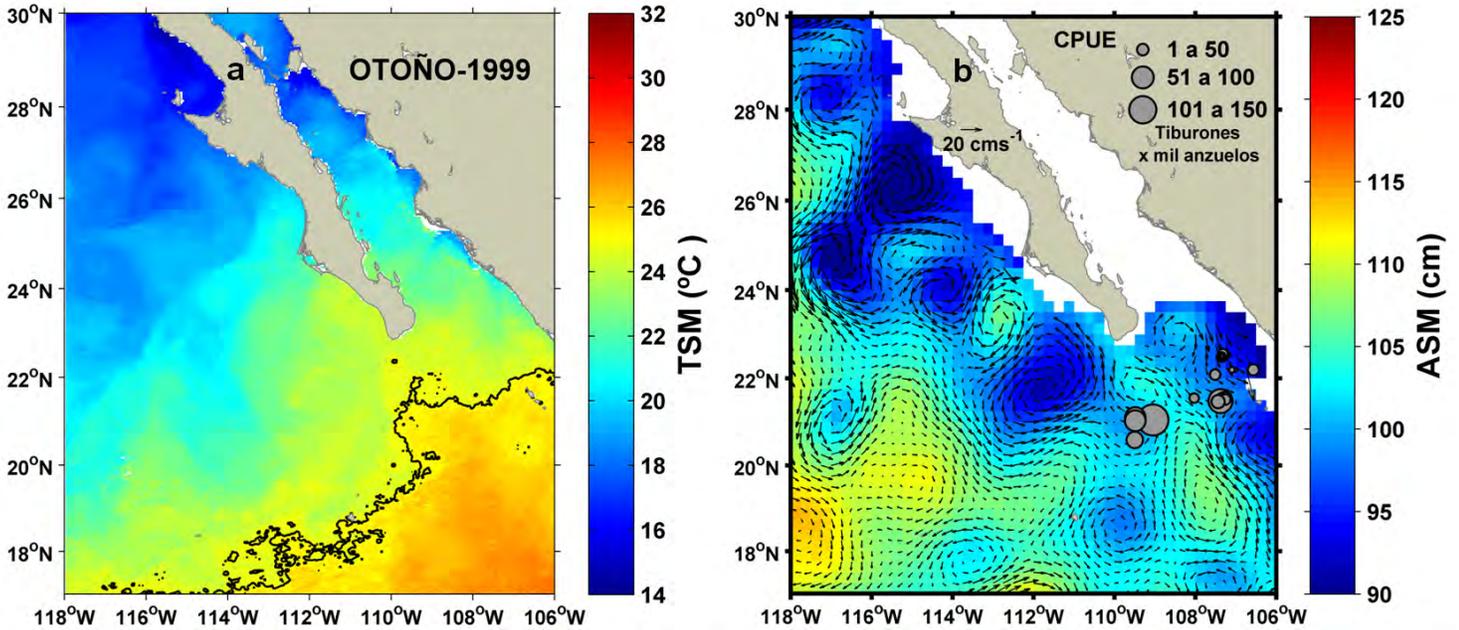


Figura 27. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el otoño de 1999. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.3. Período no-El Niño/La Niña

Para mostrar la distribución espacial de la CPUE de *P. glauca* fuera del período El Niño/La Niña 1997-1999 fueron seleccionadas dos estaciones anuales cuyas características oceanográficas son definidas y de fuerte contraste. La diferencia principal entre ambas estaciones fue que en verano (2000) la CPUE se distribuyó al norte de 23° N, una zona afectada por las aguas frías del Sistema de la CC. Mientras tanto, en invierno (2001) la distribución de la CPUE se desplazó hacia el sur, acompañando la migración espacial de la ZCIT.

7.4.3.1. Verano de 2000

Durante el verano de 2000, los valores altos de CPUE de *P. glauca* fueron registrados sobre la zona de influencia de la CC, la cual fluyó hacia el ecuador hasta 20° N para luego girar hacia el este hasta alcanzar la costa, donde nuevamente volvió a circular hacia el norte en contra de la CCM. La distribución de los mayores valores de CPUE coincidió espacialmente con la posición de giros y meandros (Fig. 28).

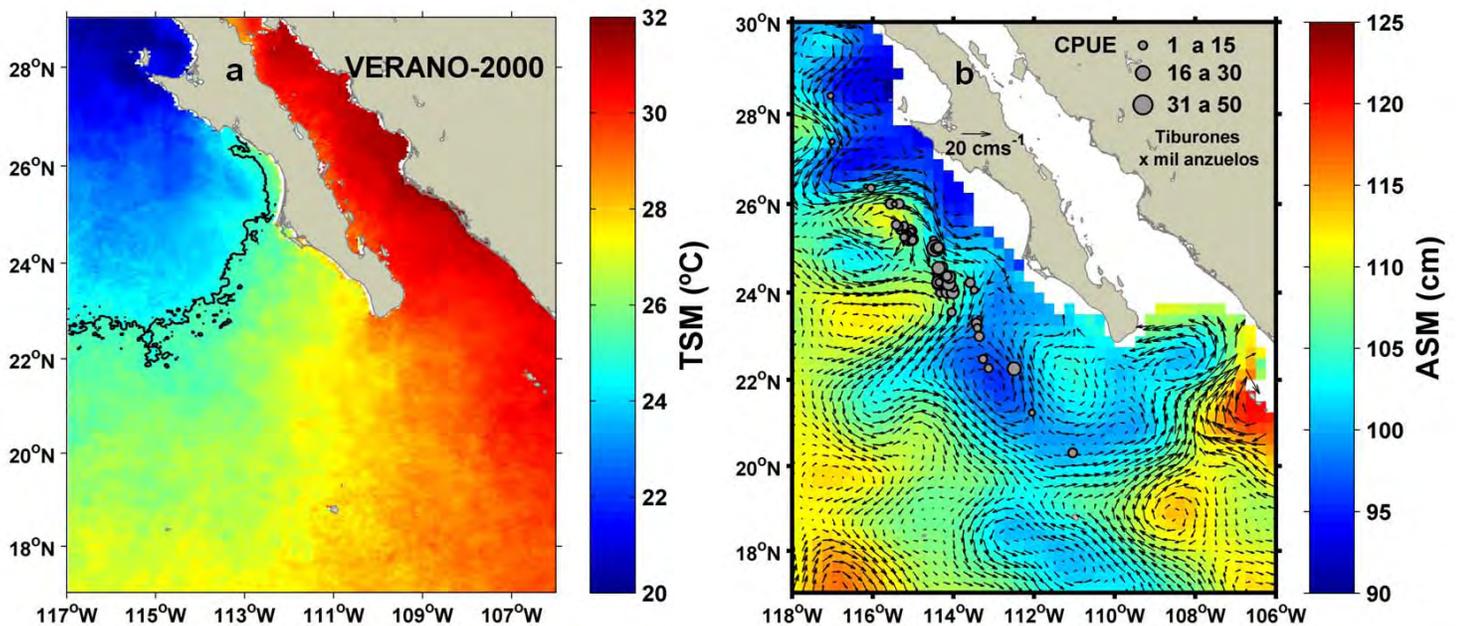


Figura 28. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el verano de 2000. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.4.3.2. Invierno de 2001

Durante el invierno de 2001 la CC fluyó hasta 17° N, posición donde la misma giró hacia el este tal como lo hizo en verano de 2000. Altos valores de CPUE fueron

generados en la zona de influencia de la CC y principalmente cerca de 17° N. Altos valores de CPUE estuvieron localizados en el borde de giros, tal como lo ocurrido con el giro ciclónico localizado en 23° N y 113° W (Fig. 29).

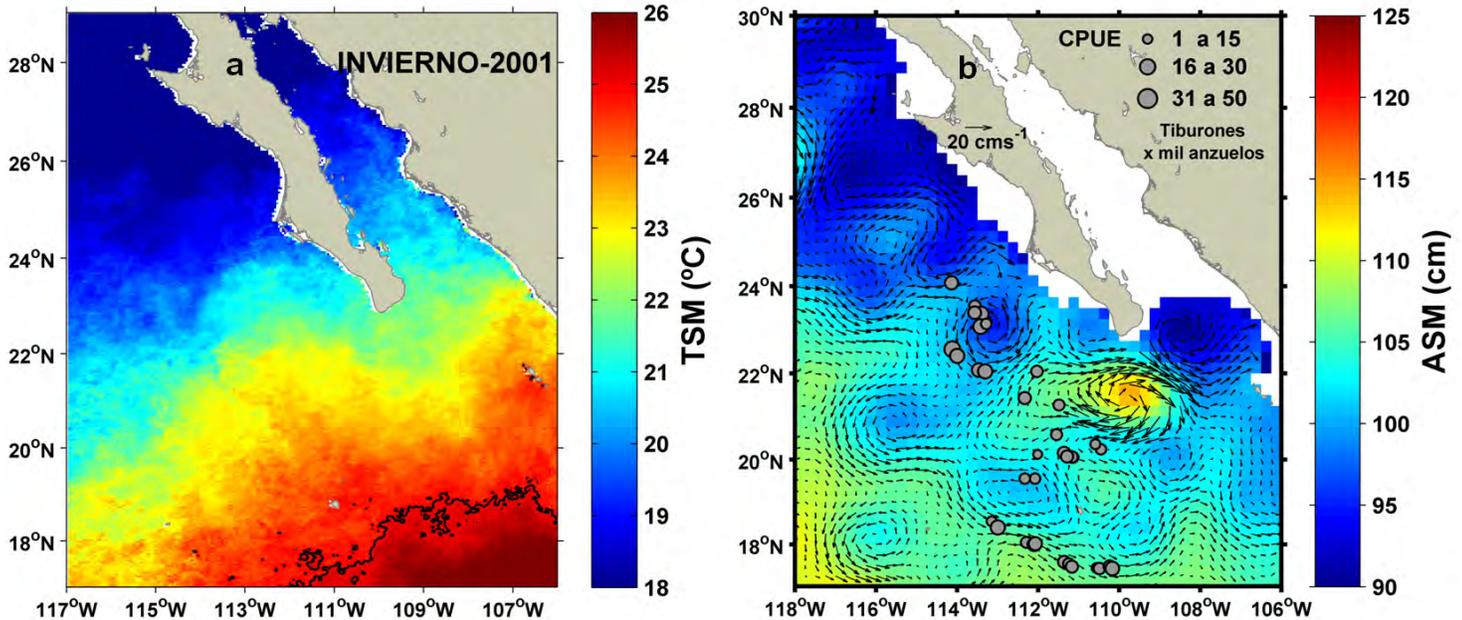


Figura 29. Condiciones oceanográficas del Pacífico Noreste frente a México durante el invierno de 2001. Campos de temperatura superficial del mar (TSM) (a). Campos de altura superficial del mar (ASM, color), corrientes geostróficas (vectores) y CPUE total (tiburones capturados por 1000 anzuelos) de *Prionace glauca* por lance de pesca (círculos grises) (b). Contorno negro en (a) indica la posición de la isoterma de 25 °C.

7.5. Áreas de parto de *Prionace glauca*

Hembras grávidas con embriones en diferentes etapas de desarrollo fueron capturadas en aguas costero-oceánicas frente a Colima (16° N a 20° N, 104° W a 107° W, n = 84), así como en aguas oceánicas frente a la Península de Baja California (22° N a 28° N, 111° W a 116° W, n = 254) (Fig. 30a, c). Cabe señalar que no hubo capturas de este tipo de ejemplares en la zona central del PNEM. En cuanto al período del año, las capturas de hembras grávidas en aguas frente a Colima ocurrieron principalmente en otoño (octubre y noviembre), aunque también se

registraron capturas durante primavera (abril y mayo) y verano (julio a septiembre) (Fig. 30b). Por otro lado, en aguas frente a la Península de Baja California (durante el único año de muestreo) las mayores capturas ocurrieron a principios de invierno (enero y febrero) (Fig. 30d).

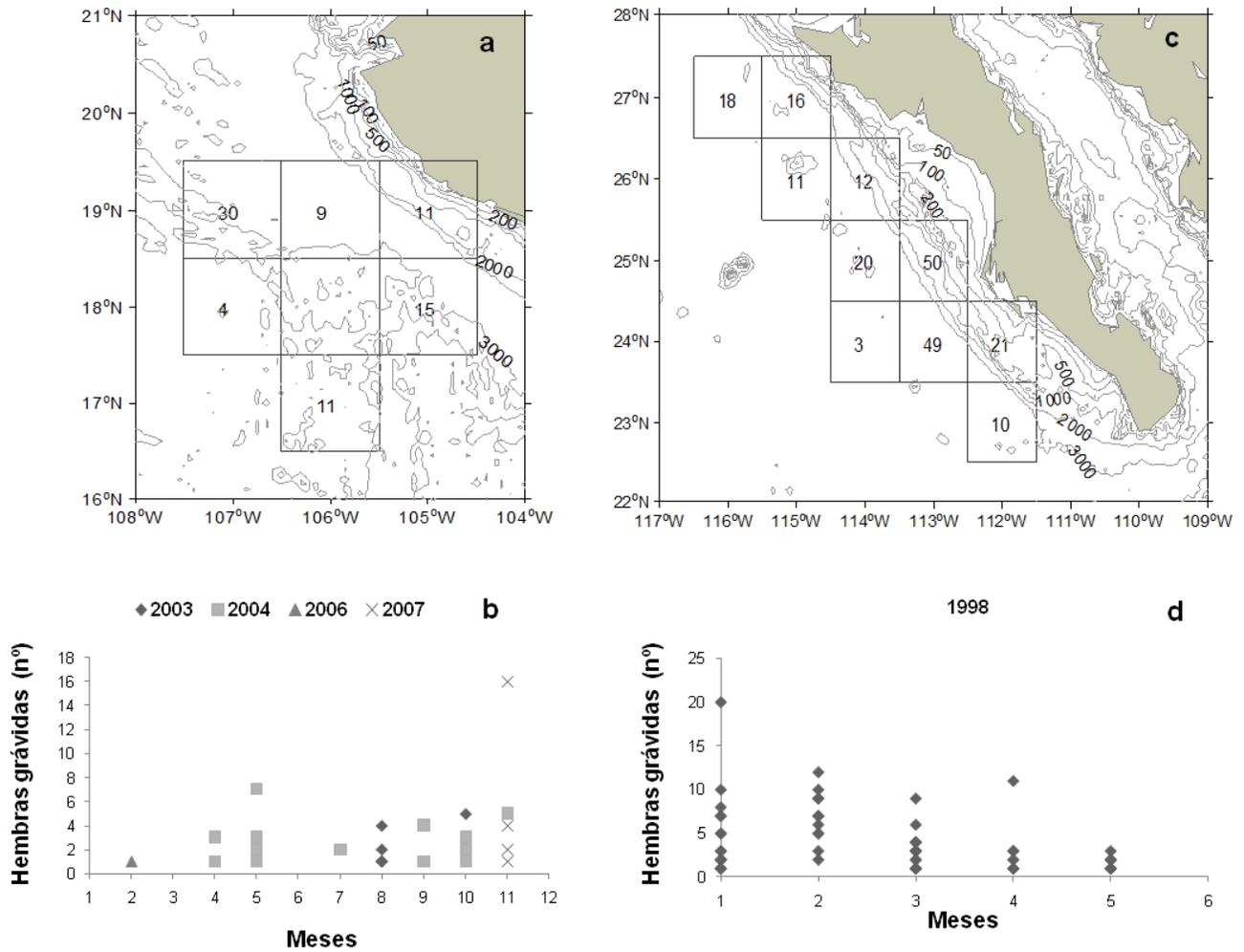


Figura 30. Distribución espacial y temporal de hembras grávidas de *Prionace glauca* capturadas en el Pacífico Noreste frente a México por parte de las flotas palangreras costero-oceánica (a, b) y oceánica (c, d). Los números indican el total de hembras capturadas por cuadrante. Se muestran las isóbatas de 50, 100, 200, 500, 1000, 2000 y 3000 m.

8. DISCUSIÓN

8.1. Estructura poblacional de *Prionace glauca*

La presente investigación analizó la estructura poblacional de *P. glauca* a escala regional través de muestras colectadas durante 13 años a bordo de dos flotas palangreras comerciales que en conjunto cubrieron 14 grados de latitud y 15 grados de longitud, abarcando la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico Noreste. Los resultados obtenidos en cuanto a la estructura poblacional permiten aceptar la hipótesis 1, la cual indica que “*Prionace glauca* presenta una estructura poblacional bien definida y caracterizada por la presencia permanente de adultos y semipermanente de juveniles en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico Noreste frente a México”. La solidez de las bases de datos analizadas quedó reflejada en un muestreo representativo de individuos incluidos dentro un amplio rango de L_T , el cual generó 13 intervalos de tallas que incluyeron a individuos de ambos sexos, los cuales se encontraban en diferentes estados de desarrollo corporal y por ende habiendo alcanzado diferentes tamaños. Por lo tanto, se considera que las bases de datos obtenidas desde las plataformas pesqueras fueron útiles para alcanzar los objetivos biológicos y ecológicos planteados en este estudio.

El conocimiento acerca de la estructura poblacional de *P. glauca* en regiones tropicales tiene numerosos huecos relacionados principalmente con la distribución de juveniles. Según Nakano (1994), el área de partos está situada en la ZCSP. En su modelo teórico, este investigador propone que las áreas de cría están ubicadas en torno al área de partos a la zona de convergencia subpolar, situándose hacia el norte (hembras juveniles distribuidas hasta 55° N) y hacia el sur (machos juveniles distribuidos hasta 30° N) de la misma. No obstante, esta idea primaria fue complementada por Carvalho *et al.* (2011), quienes recientemente estimaron la presencia de áreas de cría de *P. glauca* en el Atlántico Suroeste, señalando que las mismas estarían asociadas a la ZCST (al sur de 30° S). Estas evidencias recientes

amplían las posibilidades de ubicación de las áreas de cría de este tiburón pelágico hacia otras zonas de los océanos, siendo posible ubicarlas no únicamente asociadas a zonas de convergencia subpolares sino también a zonas de convergencia subtropicales. Resta aún por conocer cuál es la estrategia adaptativa utilizada por *P. glauca* para establecer áreas de cría entorno a dos sistemas de convergencia cuyas condiciones oceanográficas (principalmente de temperatura) son muy distintas. Por otro lado, Litvinov (2006) agregó nuevas piezas que contribuyeron a la comprensión de su estructura poblacional en zonas subtropicales. Este autor señaló la presencia de agregaciones de juveniles de *P. glauca* distribuidas en aguas costeras de zonas subtropicales situadas en el borde este de los océanos Pacífico y Atlántico. Dichas agregaciones fueron confirmadas tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur. Asimismo, Litvinov (2006) también detectó la presencia de agregaciones de machos adultos, con una composición similar de tamaños y ubicadas dentro de las mismas zonas donde permanecían los juveniles, si embargo, los adultos se encontraban situados hacia aguas oceánicas. Según Litvinov (2006), las agregaciones de juveniles permanecen en la zona nerítica y presentan segregación espacial por sexo, manteniendo un patrón espacio-temporal cuasi estacionario orientado en paralelo al eje longitudinal (costa-océano). La segregación implica que los machos juveniles se distribuyan hacia el océano abierto mientras que las hembras juveniles permanecen cercanas a la costa. Durante la presente investigación fueron detectados los mismos tipos de agregaciones tanto de juveniles como de adultos de *P. glauca* en aguas del PNEM. En el caso de los juveniles su rango latitudinal de distribución abarcó entre 15° N y 23° N y la segregación sexual se produjo a partir de longitudes menores a 106° W. Esta segregación fue claramente observada en invierno, aunque durante la primavera y el otoño (períodos de transición) este patrón espacial se debilitó y finalmente en verano desapareció debido a la baja presencia de juveniles en aguas costeras. Las agregaciones de machos adultos se encontraron durante todo el año distribuidas en longitudes mayores a 106° W y abarcaron un rango latitudinal (entre 18° N y 23° N) similar al presentado por los juveniles. Estos resultados están en consonancia con los hallazgos de Litvinov (2006) y además, por primera vez, confirman que la estructura

poblacional de *P. glauca* en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico Noreste está caracterizada por la presencia de agregaciones de juveniles (ambos sexos) distribuidos en aguas costeras y de machos adultos distribuidos en aguas oceánicas. Ambos tipos de agregaciones mantienen una persistencia espacial relacionada con la distancia a la costa, mientras que la presencia o ausencia temporal de las agregaciones de juveniles podría relacionarse con su permanencia estacional dentro de zonas subtropicales. Esto último es válido si se considera que los juveniles al crecer y alcanzar el tamaño de adultos comienzan a ampliar su rango de distribución a través del uso de rutas migratorias que los conectan con nuevas áreas que pueden llegar a cubrir la extensión de una cuenca oceánica.

Prionace glauca usualmente presenta segregación espacial por sexo durante su distribución en el eje horizontal. Este comportamiento ha sido ampliamente documentado en los océanos Atlántico (Casey, 1985; Hazin *et al.*, 1994; Henderson *et al.*, 2001; Kohler & Turner, 2008), Pacífico (Nakano, 1994) e Índico (Gubanov & Grigor'yev, 1975). Sin embargo, el comportamiento de segregación sexual en el eje vertical no ha sido cuantificado, aunque Hazin *et al.* (1994) señalaron diferencias en la distribución vertical desplegada por cada sexo en aguas del Atlántico ecuatorial durante la primera mitad del año. En la presente investigación fueron encontradas diferencias significativas en la distribución vertical desplegada por machos y hembras en aguas costero-oceánicas del PNEM, ubicándose los machos en un estrato de profundidad más somero que las hembras. Cabe señalar que en esta zona las hembras dominaron la porción de juveniles, mientras que los machos dominaron la porción de adultos. El conjunto de evidencias permite inferir que en aguas costero-oceánicas la segregación vertical podría estar actuando principalmente entre hembras juveniles y machos adultos de *P. glauca*. En el futuro, serán necesarios nuevos estudios para ampliar las evidencias cuantitativas que soporten la existencia de este comportamiento en el eje vertical y cuyos resultados agregarán mayores detalles a la compleja estructura poblacional de este tiburón pelágico. Una inferencia para explicar dicha segregación podría corresponder a un mecanismo poblacional intrínseco que genera una distribución vertical diferencial de los diferentes

componentes y que en consecuencia, impide el encuentro de los machos adultos con la porción de hembras juveniles de menor tamaño, debido a que éstas últimas no presentan un desarrollo sexual adecuado para el apareamiento.

8.2. Modelación de relaciones ambientales de *Prionace glauca* por grupos de sexo-tamaño

La distribución horizontal de *P. glauca* a través del PNEM presentó cambios latitudinales relacionados al avance y retroceso de aguas subárticas (12.0 °C a 21.0 °C; 33.8 a 34.5 UPS) así como también al avance y retroceso de aguas subtropicales (14.0 °C a 21.0 °C; 34.5 a 35.0 UPS) y de aguas tropicales (25.0 °C a 30.0 °C; 33.8 a 34.5 UPS). La mayor variabilidad en su distribución horizontal ocurrió durante el invierno y el verano, mientras que los patrones de distribución se debilitaron durante los períodos de transición (i.e., primavera y otoño). Estas evidencias permiten aceptar la hipótesis 2, la cual indica que *“los patrones de distribución horizontal de P. glauca están asociados a movimientos regionales de las masas de agua, cuya dinámica varía en espacio (en latitud y longitud) y tiempo (variaciones estacionales)”*. Los efectos de la latitud (Casey, 1985; Nakano, 1994; Kohler & Turner, 2008; Montealegre-Quijano & Vooren, 2010; Damalas & Megalofonou, 2010; Carvalho *et al*, 2011) así como de la longitud (Litvinov, 2006; Damalas & Megalofonou, 2010; Carvalho *et al*, 2011) sobre la distribución horizontal de *P. glauca* (datos de individuos marcados o de capturas) han sido reportados anteriormente. En este estudio, tanto la latitud como la longitud representan indicadores espaciales de la posición donde fueron obtenidas las capturas y su variabilidad fue utilizada para inferir cambios espaciales en la distribución horizontal de sexos y clases de tamaños de *P. glauca* a través del tiempo. La latitud tuvo efectos positivos sobre la distribución de los machos (juveniles y adultos) en aguas oceánicas (entre 17° N y 24° N) durante invierno y primavera. Una variabilidad similar fue detectada en aguas costero-oceánicas (entre 17° N y 20° N) principalmente en invierno, período en el cual ocurre la máxima intrusión de las aguas subárticas sobre el PNEM y cuya área de influencia

se extendió hasta $\sim 17^\circ \text{N}$. En contraposición, los mayores efectos negativos de la latitud sobre la distribución horizontal de los machos ocurrió en verano y otoño, dichos efectos fueron evidentes tanto en aguas oceánicas (entre 18°N y 23°N) como en aguas costero-oceánicas (entre 15°N y 19°N). Cabe señalar que el rango de latitud comprendido entre 15°N y 23°N estuvo bajo la influencia de aguas subtropicales (temperaturas y salinidades altas) principalmente en verano, cuando su máxima influencia se extendió hasta $\sim 23^\circ \text{N}$. Los GAM indicaron la presencia de machos adultos distribuidos tanto en aguas frías como en aguas cálidas, aunque los machos juveniles se distribuyeron principalmente en aguas frías, indicando una relación desigual entre adultos y juveniles en cuanto a preferencias de masas de aguas. La distribución de adultos mostró una fuerte relación positiva con aguas de temperaturas y salinidades altas (17.0°C a 20.0°C ; 34.2 a 34.4 UPS), aunque también estuvieron distribuidos en aguas con salinidades bajas (33.6 a 33.8 UPS). Mientras tanto, la distribución de juveniles mostró los mayores efectos positivos en aguas con temperaturas y salinidades bajas (14.0°C a 15.0°C ; 33.6 a 34.1 UPS). Este comportamiento diferencial entre juveniles y adultos es reportado por primera vez para la especie. Las evidencias sugieren una amplia tolerancia térmica de los machos adultos lo cual les permitiría explorar tanto aguas subárticas como aguas subtropicales, de bido posiblemente a una mayor capacidad fisiológica para tolerar cambios de temperatura y salinidad. A partir de futuros estudios fisiológicos será posible arrojar mayores luces sobre esta inferencia, y a que hasta el presente no existen antecedentes en este tema, debido especialmente a la dificultad de trabajar con tiburones pelágicos en cautiverio. Por otro lado, la distribución de las hembras adultas experimentó efectos positivos en latitudes menores a 25°N durante verano y otoño, donde su principal núcleo de agregación se asoció con aguas cálidas (17.0°C a 18.0°C). Estos resultados sugieren que las hembras adultas se distribuyen en aguas subtropicales principalmente durante el verano. Dichas incursiones podrían estar ligadas, al menos parcialmente, a la última fase de su ciclo reproductivo, cuando las hembras se acercan a la costa para realizar sus partos (de acuerdo a Pratt, 1979). Existen antecedentes que coinciden respecto al período de mayor abundancia de hembras adultas. Por ejemplo, Hazin *et al.* (1994) señaló que la

CPUE de machos adultos de *P. glauca* en el Atlántico ecuatorial suroeste tendió a disminuir con el aumento de la temperatura del agua, mientras que la CPUE de las hembras adultas mostraron una tendencia inversa. Montealegre-Quijano & Vooren (2010) también no tomaron en cuenta que las hembras adultas de *P. glauca* fueron más abundantes hacia latitudes menores (<25° S) distribuyéndose hacia aguas cálidas del Atlántico suroeste a finales del verano. Por último, es importante indicar que los efectos positivos de la longitud sobre la distribución de las hembras juveniles fueron detectados en la zona oceánica del PNEM a principios de invierno, cuando su núcleo de agregación se encontraba distribuido en longitudes mayores a 110° W y asociado a aguas subárticas (temperaturas y salinidades bajas). Efectos similares fueron observados en la zona costero-oceánica durante primavera y verano, cuando las hembras juveniles estuvieron distribuidas en longitudes mayores a 105 ° W y su núcleo de agregación también estuvo asociado a aguas subárticas. Según Montealegre-Quijano & Vooren (2010), los juveniles de ambos sexos ocurrieron durante todos los meses al sur de su área de muestreo, pero con mayor abundancia relativa a finales de invierno y durante la primavera, cuando sus núcleos de agregación estuvieron distribuidos en aguas con temperaturas superficiales que oscilaron entre 16.0 ° C y 18.0 ° C. Los resultados aquí obtenidos coinciden parcialmente con aquellos indicados por Montealegre-Quijano & Vooren (2010), al señalar a la primavera como uno de los períodos de ocurrencia de hembras juveniles en zonas subtropicales; sin embargo, no fue posible profundizar esta comparación ya que, existen diferencias metodológicas que limitan la contrastación de resultados, siendo que ellos utilizaron otras variables (latitud y TSM) para describir los patrones de distribución de *P. glauca*.

El número de anzuelos calados por lance (esfuerzo) tuvo un peso relativo considerable (entre 10% y 20% de la desviación total) en la mayoría de los modelos GAM ajustados para describir la distribución de la CPUE de los grupos de sexotamaño de *P. glauca* en el PNEM. Cabe señalar que el número de anzuelos también fue la variable predictiva con mayor peso relativo dentro del conjunto de variables pesqueras seleccionadas para construir modelos GAM ajustados a CPUE de *P.*

glauca obtenidos por la pesquería palangrera comercial en aguas del Archipiélago de Hawaii (Pacífico central) (Walsh & Kleiber, 2001). Este tipo de estudios manejan la ineludible existencia de un sesgo implícito que está presente en las bases de datos de origen pesquero. Dicho sesgo pesquero es el resultado de la actividad dirigida cuyo objetivo es la realización de operaciones en zonas de alta abundancia del recurso a explotar. Sin embargo, la buena representatividad poblacional de las muestras analizadas en la presente investigación señalan que la incidencia de dicho sesgo pesquero fue baja, lo cual quedó evidenciado por la presencia de individuos de diferentes tamaños y pertenecientes a ambos sexos. Para mayores detalles referirse al primer párrafo de la sub-sección 8.1 de la Discusión.

8.3. Dinámica oceanográfica de mesoescala y distribución espacio-temporal de capturas de *Prionace glauca*

En un contexto general, el desplazamiento latitudinal de las masas de agua en el área del PNEM, generó desplazamientos latitudinales y longitudinales de la ZCIT y de las zonas de pesca durante los eventos El Niño/La Niña 1997-1999. Fuertes movimientos latitudinales de masas de agua fría y cálida, en sentido norte o sur, fueron acompañados por un progresivo desplazamiento de las zonas de pesca hacia el noroeste (durante El Niño 1997/1998) o hacia el sureste (durante La Niña 1998/1999). Por primera vez fueron mostrados los efectos positivos (negativos) causados por El Niño (La Niña) sobre la distribución de capturas de tiburones pelágicos en el PNEM. Cabe destacar que los lances de pesca con las mayores CPUE ocurrieron sobre los bordes de remolinos ciclónicos (fríos) o anticiclónicos (cálidos) y estuvieron asociados a altas velocidades geostroficas derivadas de la circulación de gran escala del Sistema de la CC.

En el presente estudio quedó demostrado que las mayores CPUE de *P. glauca* estuvieron traslapadas espacialmente a los bordes de giros oceánicos y también a

los meandros derivados desde los bordes de corrientes oceánicas o a través de procesos oceanográficos. Es importante señalar que este patrón de traslapamiento espacial ocurrió tanto durante el evento El Niño/La Niña como así también durante el período no-El Niño/La Niña, lo cual sugiere que esta relación se mantiene a través del tiempo y es independiente al período del año en el que ocurre. Estas evidencias son respaldadas por el trabajo de Carey & Scharold (1990) quienes utilizaron telemetría acústica para demostrar que, *P. glauca* nadó siguiendo las líneas de corriente de un giro cálido derivado de la Corriente del Golfo. El seguimiento indicó que *P. glauca* se encontraba posicionado a medio camino a partir del centro del giro, justo en el punto donde la velocidad de corriente es más fuerte y donde es posible obtener mayores ventajas si la dirección del nado es paralela a la dirección de la corriente (Carey & Scharold, 1990). Los datos de la presente investigación respaldan la hipótesis de que *P. glauca* utiliza el borde de los giros como una estrategia de transporte. Se sugiere que este tiburón pelágico podría utilizar los giros oceánicos para ahorrar energía durante la natación, aprovechando la alta velocidad de corriente presente en el borde de los giros.

En latitudes subtropicales y de transición tropical-subtropical, ha sido posible detectar efectos positivos del evento El Niño sobre los depredadores tope del ecosistema oceánico (por ejemplo, Kimura *et al.*, 1997; Ichi *et al.*, 2002; Torres-Orozco *et al.*, 2006, y el presente trabajo). Sin embargo, en estas latitudes no se han reportado evidencias de efectos negativos causados por este evento interanual, probablemente como consecuencia de la amplia distribución espacial de los grandes depredadores tope oceánicos y posiblemente también debido a las perturbaciones de los procesos físicos locales (e.g., advección, remolinos, sistemas frontales, ondas atrapadas a la costa) que pudieron interactuar con el evento El Niño a escala regional.

Los efectos positivos del evento El Niño sobre la distribución y la capturabilidad de *Dosidicus gigas* (calamar gigante; Ichi *et al.*, 2002) y de varias especies de atunes (Kimura *et al.*, 1997; Ichi *et al.*, 2002; Torres-Orozco *et al.*, 2006) fueron

documentados anteriormente. No obstante, cabe destacar que éste es el primer registro cuantitativo que muestra los efectos positivos de este fenómeno oceanográfico-meteorológico sobre la distribución de tiburones pelágicos y sobre su disponibilidad de captura. Durante el evento El Niño 1997-1998, los picos de las anomalías positivas de TSM fueron acompañados por un fuerte aumento de la CPUE de *P. glauca* en el PNEM, especialmente durante el invierno de 1998 y la primavera de 1998. El máximo desarrollo del evento El Niño ocurrió durante el invierno de 1998 y este máximo coincidió con las mayores CPUE, las cuales aumentaron cerca de un orden de magnitud por encima de los valores conseguidos durante el verano de 2000 y el invierno de 2001 (*i.e.*, período no-El Niño/La Niña). De forma similar, Torres-Orozco *et al.* (2006) detectaron, en la entrada del Golfo de California, al menos dos períodos de capturas excepcionalmente altas de *T. albacares* (atún aleta amarilla) ocurridos durante El Niño de 1997 y 1998. Según los autores, estos picos de capturas fueron provocados por el arribo de anomalías positivas de TSM al área del PNEM. La razón que explica este aumento en la disponibilidad de capturas de pelágicos mayores podría deberse a la disponibilidad de alimento asociada al área de influencia de la ZCIT. La ZCIT mostró desplazamiento hacia el noroeste a medida que el fenómeno El Niño se desarrolló, siguiendo el avance de las aguas tropicales hacia mayores latitudes. La posición y densidad espacial de los lances de pesca indicó una agregación de *P. glauca* entorno a la ZCIT, acompañando su desplazamiento latitudinal. Dicho proceso fue evidente durante la fase inicial de El Niño 1997-1998 (verano y otoño de 1997, ver Fig. 20 y 21). El mismo tipo de estrategia de alimentación fue sugerido por Etnoyer *et al.* (2004) para *Balaenoptera musculus* (ballena azul) en la zona del Sistema Frontal de Baja California durante un episodio del ciclo El Niño/Oscilación del Sur (1996-1999). Mediante telemetría satelital quedó demostrado que *B. musculus* permanecía de 15 a 30 días en o cercano al SFBC (Etnoyer *et al.*, 2004).

Los efectos del evento La Niña sobre la distribución de depredadores tope en el ecosistema pelágico no han sido evaluados cuantitativamente y éste es el primer estudio que cuantifica los efectos de dicho evento sobre la distribución de grandes

tiburones pelágicos y sobre su disponibilidad de captura en el Pacífico Noroeste. Durante el evento La Niña 1998-1999 ocurrió un efecto negativo sobre la distribución de *P. glauca* y su disponibilidad de capturas en el PNEM, con un pronunciado desplazamiento de las zonas de pesca hacia el ecuador. La CPUE de *P. glauca* cayó por debajo de los valores generados durante el período El Niño 1997-1998 e inclusive fue menor a la obtenida durante el período no-Niño (*i.e.*, verano de 2000 e invierno de 2001). Este cambio drástico en las capturas fue más pronunciado durante invierno de 1999 y verano de 1999. En ambas estaciones anuales los valores de CPUE fueron los más bajos registrados durante el evento La Niña 1998-1999 y el núcleo de la zona de pesca sufrió un drástico desplazamiento hacia el ecuador situándose fuera de los límites de la zona de estudio, en particular durante el invierno de 1999. Ocurrió un fuerte acoplamiento entre la posición de la ZCIT y la distribución de los lances de pesca durante el desarrollo del fenómeno La Niña, acompañando el retroceso de las aguas tropicales hacia el sureste. La excepción a la regla fue la primavera de 1999, cuando el fenómeno La Niña se debilitó y generó una expansión de la zona de pesca, la cual se ubicó a la entrada del Golfo de California y entorno a la ZCIT (ver Fig. 25). Cabe notar que durante esta estación anual la CPUE de *P. glauca* alcanzó valores situados por encima de los obtenidos durante el período no-El Niño/La Niña, lo cual podría estar ligado a una relajación de las condiciones térmicas negativas. Resultados similares fueron encontrados por Torres-Orozco *et al.* (2006), quienes notaron que las anomalías negativas de TSM y las capturas extremadamente bajas de *T. albacares* fueron dos características marcadas en la entrada del Golfo de California durante los períodos previos a los eventos El Niño de 1991 y 1997.

8.4. Variabilidad hidrográfica y distribución de grupos de sexo-tamaño

La temperatura y la salinidad definen la hidrografía del océano. Existen numerosos antecedentes que han demostrado la relación entre la distribución de *P. glauca* y la temperatura, los cuales se discuten en el siguiente párrafo. Sin embargo,

su relación con la salinidad no ha sido demostrada hasta el presente. La salinidad es considerada un trazador de masas de agua (Kessler, 2006), donde una pequeña variabilidad salina, medida en décimas de UPS, puede generar cambios drásticos en los tipos de masas de agua presentes en determinada zona. En cambio, resulta improbable que pequeñas variaciones de salinidad puedan afectar a la distribución de una especie oceánica y altamente migratoria, tal como *P. glauca*. Por tanto, es factible que los cambios en su distribución no ocurran directamente por variaciones de salinidad, sino que estén ligados a cambios en los tipos de masa de agua cuyas características están definidas en parte por la salinidad. En este contexto, los rangos de salinidad podrían considerarse como indicadores de preferencia de la especie por un tipo de masa de agua u otro. Por ejemplo, en la zona oceánica y dentro del estrato de 75 m de profundidad, los machos adultos y las hembras juveniles de *P. glauca* presentaron dos rangos salinos de preferencia, los cuales correspondieron en un caso a aguas subárticas (33.8 a 34.0 UPS) y en el otro a una mezcla entre aguas subtropicales y tropicales (34.2 a 34.8 UPS). Sin embargo, en el caso de los machos juveniles, este grupo presentó preferencia por un rango salino estrecho y asociado con aguas subárticas (33.6 a 34.1 UPS), principalmente. Los resultados sugieren la existencia de diferencias entre los grupos de sexo-tamaño en cuanto a la relación con diferentes tipos de masas de agua y también en relación a su capacidad de distribución en rangos salinos amplios (e.g., machos adultos) o estrechos (e.g., machos juveniles). Por mayores detalles ir a la sub-sección 8.2. de la Discusión donde se analizó la distribución horizontal de *P. glauca* y su relación con la dinámica las masas de agua en el PNEM.

Los estudios publicados hasta la fecha han explorado sistemáticamente la relación entre la distribución de *P. glauca* y los campos de TSM (e.g., Vas, 1990; Nakano, 1994; Walsh & Kleiber, 2001; Queiroz *et al*, 2005; Montealegre-Quijano & Vooren, 2010; Carvalho *et al*, 2011). No obstante, la TSM explica apenas una parte de esta asociación especie-ambiente, y a que integra información de los primeros centímetros de la columna de agua. Sin embargo, *P. glauca* se caracteriza por realizar amplios desplazamientos verticales, los cuales incluyen a cambios térmicos

ocurridos en diferentes profundidades. Estos movimientos verticales de *P. glauca* han sido monitoreados alrededor de la Isla Santa Catalina, California (Scariotta & Nelson, 1977), así como en el Atlántico noroeste (Carey & Scharold, 1990), en las cercanías del cañón submarino de La Jolla, California (Klimley *et al.*, 2002) y en la costa este de Australia (Stevens *et al.*, 2010). El tiempo de buceo estimado por Stevens *et al.* (2010) indica que *P. glauca* utiliza más de la mitad del tiempo (52% a 78%) buceando a profundidades comprendidas entre 50 m y 100 m y permanece más de la mitad de su tiempo (52 a 66%) buceando en aguas con temperaturas entre 17.5 y 20.0 °C. Los resultados de la presente investigación indicaron que, en aguas oceánicas del PNEM, *P. glauca* se distribuyó en el estrato de 75 m de profundidad. El rango térmico utilizado por *P. glauca*, incluyendo a todos los grupos de sexo-tamaño, osciló entre 14.0 y 20.0 °C; dicho rango fue similar al reportado para esta especie en otros ecosistemas oceánicos. Por ejemplo, Sciarotta & Nelson (1977) indicaron que el rango térmico óptimo utilizado por *P. glauca* se situó entre 14.0 y 16.0 °C. A su vez, Carey & Scharold (1990) notaron que la temperatura promedio del agua fue de 13.7 °C durante una serie de inmersiones realizadas por los tiburones marcados, mientras que la temperatura superficial alcanzó 26.0 °C. Estos autores sugieren que la TSM tiene poca relación con aquellas temperaturas bajo las cuales *P. glauca* realiza sus desplazamientos, siendo la primera un factor importante para funciones tales como la reproducción o la distribución de presas, si n embargo, no debe ser considerada como un límite fisiológico para la especie. De acuerdo con las evidencias anteriores, más los resultados obtenidos aquí, se hace especial énfasis en destacar que los desplazamientos verticales representan una fuerte limitante para relacionar la TSM con la distribución espacial de *P. glauca*, y si esta relación especie-ambiente es tomada en cuenta, la misma deberá ser interpretada solamente como una aproximación descriptiva. Para futuros estudios se recomienda el uso de la temperatura a la profundidad de buceo (cuando son datos de tiburones marcados) o el uso de la temperatura a la profundidad de captura (cuando son datos pesqueros), sólo mediante estas vías será posible estimar las preferencias térmicas de *P. glauca* correspondientes a su profundidad de distribución así como, identificar el límite fisiológico de la especie. En este sentido, una alternativa sería el uso de modelos de

distribución que generen estimaciones de temperatura a determinada profundidad, basados en mediciones directas de TSM.

8.5. Áreas de parto de *Prionace glauca*

El ciclo reproductivo de *P. glauca* presenta una importante falencia, aún en la actualidad, respecto a cuándo y dónde las hembras grávidas realizan sus partos. Un aporte respecto al “cuándo” lo hizo Pratt (1979), quién estimó que los partos de esta especie en el Atlántico noroeste ocurren a inicios de la primavera, sin embargo, no pudo determinar dónde se llevaron a cabo. En cuanto al “dónde”, las evidencias colectadas hasta el presente han generado una gran controversia, ya que por un lado se defiende la hipótesis de que las áreas de parto están distribuidas entorno a la ZCSP y por el otro surge la hipótesis de que las mismas también están distribuidas entorno a la ZCST. Para ilustrar esta controversia basta con citar dos antecedentes que se presentan a continuación y complementarlos con las evidencias reunidas en la presente investigación. Nakano (1994) sugirió que las áreas de parto de *P. glauca* en el Pacífico central norte estarían ubicadas en el océano abierto abarcando una amplia región ubicada entre 20° N a 30° N y 140° E a 145° W. Según este autor, únicamente esta zona reuniría las condiciones necesarias para ser utilizada como área de partos. Sin embargo, considerando que se trata de una especie cuyo rango de distribución puede cubrir toda una cuenca oceánica, resulta al menos improbable que todas las hembras grávidas distribuidas en la cuenca del Pacífico norte utilicen únicamente la zona indicada por Nakano (1994) para realizar sus partos. Las evidencias colectadas por Carrera-Fernández *et al.* (2010) respaldan la idea mencionada anteriormente, y a que, a partir de muestreos realizados a desembarques artesanales en la costa oeste de Baja California Sur, fueron colectadas hembras grávidas (n= 37; período: 2000-2003) en diferentes estados de preñez (inicial, final, pos parto). Las hembras grávidas fueron capturadas principalmente en otoño (noviembre y diciembre) mientras que las restantes se capturaron a finales de verano (septiembre) e incluso en invierno (enero y febrero).

Desafortunadamente, la posición de los lances de pesca no fue reportada por Carrera-Fernández *et al.* (2010), por lo tanto, no fue posible determinar la distribución de las áreas de parto en esta zona del PNEM, aunque resulta valioso este antecedente para identificar el período del año en el que se efectúan los partos. Los resultados de esta Tesis confirman la presencia de hembras grávidas en aguas costero-oceánica frente a la Península de Baja California (22° N a 28° N, 111° W a 116° W) y frente a Colima (16° N a 20° N, 104° W a 107° W), así como su total ausencia en aguas oceánicas de la zona central del PNEM, esto último quizás debido a las grandes profundidades (> 3000 m) que dominan dicha zona. Estos resultados permiten aceptar la hipótesis 3, la cual indica que “Las áreas de parto de *P. glauca* están geográficamente distribuidas sobre la zona costero-oceánica del Pacífico Noreste frente a México”. Además, las evidencias aquí presentadas coinciden con los datos reportados por Carrera-Fernández *et al.* (2010) en cuanto a señalar a otro año como el período durante el cual ocurren las mayores capturas de hembras grávidas en aguas costero-oceánicas del PNEM, aunque surgen controversias en cuanto a los registros de capturas en primavera, los cuales fueron reportados en esta Tesis y anteriormente por Pratt (1979). Posiblemente una diferencia en la época de pesca utilizada por cada flota pueda explicar esta divergencia. Cabe señalar que en ambos trabajos se identificó al invierno como otro período en el cual ocurren capturas de hembras grávidas frente a la Península de Baja California Sur, lo que representa una valiosa evidencia a tener en cuenta para futuras investigaciones.

En resumen, el PNEM representa un hábitat crítico para *P. glauca* y tiene una gran importancia en su ciclo reproductivo, especialmente como área de partos. Sin embargo, aún no ha sido posible colectar a individuos recién paridos o a hembras en proceso de parto en esta zona, así como tampoco se tiene registro de ocurrencia en otros océanos. Además, se desconoce si los partos tienen lugar en la plataforma continental o sobre el borde del talud continental. Por último, continúa la controversia en cuanto al período del año en el que tienen lugar los partos y a esto se agrega el cúmulo de evidencias surgidas últimamente que tienden a colocar a la ZCST como otra probable área de partos a nivel circunmglobal, de forma complementaria a lo

planteado para la Z CSP. En un futuro será necesario aunar los esfuerzos institucionales y establecer estudios de marcaje y seguimiento satelital de hembras grávidas para detectar sus respectivas zonas de parto y con ello alcanzar el conocimiento cabal del ciclo reproductivo de *P. glauca*.

9. CONCLUSIONES

- ❖ La estructura poblacional de *P. glauca* en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico Noreste está bien definida y se caracteriza por la presencia de agregaciones semipermanentes de juveniles (ambos sexos) distribuidos en aguas costeras y por agregaciones permanentes de machos adultos distribuidos en aguas oceánicas.
- ❖ La distribución horizontal de *P. glauca* a través del PNEM presenta cambios latitudinales relacionados al avance y retroceso de aguas subárticas (12.0 °C a 21.0 °C; 33.8 a 34.5 UPS) así como también al avance y retroceso de aguas subtropicales (14.0 °C a 21.0 °C; 34.5 a 35.0 UPS) y de aguas tropicales (25.0 °C a 30.0 °C; 33.8 a 34.5 UPS).
- ❖ Todos los grupos de tamaño de sexo se distribuyen verticalmente en el mismo estrato de profundidad en aguas oceánicas, mientras que en aguas costero-oceánicas la segregación sexual provoca que los machos se distribuyan en un estrato de menor profundidad que las hembras.
- ❖ Los cuatro grupos de sexo-tamaño presentan diferencias en cuanto a su asociación con tipos de masas de agua, lo cual está relacionado con su capacidad de distribución en rangos térmicos y salinos amplios o estrechos.
- ❖ Las mayores CPUE de *P. glauca* ocurren sobre los bordes de meandros y giros (ciclónicos y anticiclónicos) asociados al sistema de la Corriente de California. La asociación entre la distribución de CPUE y la dinámica de giros

oceánicos es independiente al período en el cual dichos procesos de mesoescala son medidos.

- ❖ La distribución de los lances de pesca varía estacionalmente y acompaña al desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical, dicho desplazamiento es más pronunciado durante el ciclo Niño/La Niña 1997-1999.

- ❖ El PNEM representa un hábitat crítico para *P. glauca* y tiene una importancia crucial en su ciclo reproductivo, especialmente como área de cría de juveniles y posiblemente de partos.

10. RECOMENDACIONES Y PERSPECTIVAS

- Identificar genéticamente las poblaciones de *Prionace glauca* en las diferentes cuencas oceánicas del Pacífico, Atlántico e Índico, con los objetivos de conocer el estado de su diversidad genética e identificar el número de poblaciones que sostienen a la especie en la actualidad. Utilizar esta estrategia global permitirá diagnosticar cuáles son las poblaciones que presentan mayor o menor diversidad genética, colocando en perspectiva la posibilidad de aplicar estrategias de manejo pesquero multilateral basado en el linaje de las poblaciones, bajo la hipótesis de que las poblaciones más antiguas se encuentran en las cuencas oceánicas del Pacífico, por tratarse del océano más antiguo.
- Elaborar modelos predictivos de distribución de *P. glauca* para simular posibles escenarios futuros de sobrevivencia de la especie, donde se considere la influencia de factores climáticos (e.g., cambio climático global), factores oceanográficos (cambios de distribución de las corrientes oceánicas superficiales frías y cálidas), factores antropogénicos directos (e.g., sobrepesca, mercado de aletas y descarte de la especie en flotas oceánicas industriales) y factores antropogénicos indirectos (e.g., degradación del ecosistema pelágico por contaminación orgánica e inorgánica alóctona).
- Identificar las áreas de parto de *P. glauca* en los océanos del orbe es una gran deuda científica y una tarea imprescindible, de su mantenimiento y conservación dependerá la perpetuación de un depredador tope que ocupa el primer lugar de extracción pesquera en referencia a grandes vertebrados marinos, cuya desaparición podría acarrear impredecibles cambios ecológicos en el delicado equilibrio de las tramas tróficas del ecosistema pelágico. La aproximación utilizada en esta investigación para estimar las áreas de parto

tiene efectos poblacionales negativos vinculados a la mortalidad por pesca que impacta a las hembras grávidas y su prole. Por ello, será necesario planificar investigaciones poco invasivas, tales como el seguimiento remoto de las hembras grávidas mediante marcas acústicas, con el fin de generar datos precisos sobre la ubicación y extensión de las áreas de parto.

- El trabajo multidisciplinario y con perspectivas de integración multilateral (convenios entre países y comunidades de países) será el camino más fácil para responder preguntas relacionadas con la macroecología de *P. glauca*, tales como su relación de dependencia con las zonas circumpolares y subtropicales, así como el trazado aproximado de las rutas migratorias utilizadas evolutivamente por la especie para dirigirse a dichas zonas. Respuestas como éstas aumentarán la resolución con la que se cuenta respecto a la distribución de la especie y mejorará el conocimiento de su relación con procesos meteorológico-oceanográficos de macroescala. Además, estudios como éstos ofrecen la posibilidad de utilizar a este tiburón altamente migratorio como indicador de cambios globales en las condiciones del clima y del océano.

- El desafío sin precedentes que se presentará en el futuro será elaborar herramientas de manejo pesquero que mantengan los niveles de extracción de *P. glauca* por debajo del nivel máximo sostenible del recurso. Dichas herramientas deberán incluir tres cualidades: ser útiles, fáciles de implementar e ingeniosamente viables de aplicar en aguas internacionales, donde la jurisdicción de cada país no es competente y donde el derecho internacional aún no cuenta con leyes pesqueras aprobadas en forma bilateral o multilateral.

11. REFERENCIAS

- Block, B. A., H. Dewar, S. B. Blackwell, T. D. Williams, E. D. Prince, C. J. Farwell, A. Boustany, S. L. H. Teo, A. Seitz, A. Walli & D. Fudge. 2001. Migration movements, depth preferences and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*. 293: 1310-1314.
- Boyer, T., S. Levitus, H. Garcia, R. A. Locarnini, C. Stephens & J. Antonov. 2005. Objective analyses of annual, seasonal, and monthly temperature and salinity for the World Ocean on a 0.25° grid. *Int. J. Climatology*. 25: 931-945.
- Carrera-Fernández, M., F. Galván-Magaña & B. P. Ceballos-Vázquez. 2010. Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off Baja California Sur, México. *Aqua, Inter. J. Ichthyol.* 16: 101-110.
- Carey, F. G. & J. V. Scharold. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.* 106: 329-342.
- Carvalho, F. C., D. J. Murie, F. H. V. Hazin, H. G. Hazin, B. Leite-Mourato & G. H. Burgess. 2011. Spatial predictions of blue shark (*Prionace glauca*) catch rate and catch probability of juveniles in the Southwest Atlantic. *ICES J Mar. Sci.* 68: 890-900.
- Casey, J. G. 1985. Transatlantic migrations of the blue shark: a case history of cooperative shark tagging. *En: Stroud RH (Ed.). Proceedings of the first word angling conference, Caped'Adge, France. 12-18 September 1984. Inter. Fish Game Assoc. Dania Beach, Florida.* 253-267 pp.
- Clarke, S. C., M. K. McAllister, E. J. Milner-Gulland, G. P. Kirkwood, C. G. J. Michielsens, D. J. Agnew, E. K., Pikitch H. Nakano & M. S. Shivji. 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecol. Lett.* 9: 1115-1126.
- Compagno, L. J. V. 2008. Pelagic elasmobranch diversity. *En: Camhi M. D., E. K. Pikitch & E. A. Babcock (Eds.). Sharks of the open ocean: Biology, Fisheries and Conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK.* 14-23 pp.

- Compagno, L. J. V. 1984. FAO species catalogue 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. FAO Fish. Synop. 125: 1-249.
- Carey, F. G. & J. V. Scharold. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. Mar. Biol. 106: 329-342.
- Damalas D. & P. Megalofonou. 2010. Environmental effects on blue shark (*Prionace glauca*) and oilfish (*Ruvettus pretiosus*) distribution based on fishery-dependent data from the eastern Mediterranean Sea. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 90: 467-480.
- Etnoyer, P., D. Canny, B. Mate & L. Morgan. 2004. Persistent pelagic habitats in the Baja California to Bering Sea (B2B) ecoregion. Oceanography. 17: 90-101.
- Fager E. W. & J. A. McGowan. 1963. Zooplankton species groups in the North Pacific. Science. 140: 453-460.
- Godínez, V. M., E. Beier, M. F. Lavín & J. A. Kurczyn. 2010. Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. J. Geophys. Res. 115: C04007. doi:10.1029/2009JC005705.
- Goñi, N. & H. Arrizabalaga. 2005. Analysis of juvenile North Atlantic albacore (*Thunnus alalunga*) catch per unit effort by surface gears in relation to environmental variables. ICES J. Mar. Sci. 62: 1475-1482.
- Gubanov, Y. P. & V. N. Grigor`yev. 1975. Observation on the distribution and biology of the blue shark *Prionace glauca* (Carcharhinidae) of the Indian Ocean. J. Ichthyol. 15: 37-43.
- Hastie, T. & R.J. Tibshirani. 1990. Generalized Additive Models. Monographs on statistics and applied probability. Chapman and Hall, London. 335 pp.
- Hazin, F., C. E. Boeckman, E. C. Leal, R. Lessa, K. Kihara & K. Otsuka. 1994. Distribution and relative abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the southwestern equatorial Atlantic Ocean. Fish. Bull. 92: 474-480.
- Henderson, A. C., K. Flannery & J. Dunne. 2001. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the north-east Atlantic. J Fish Biol. 58: 1347-1358.
- Howell, E. A. & D. R. Kobayashi. 2006. El Niño effects in the Palmyra Atoll region: oceanographic changes and bigeye tuna (*Thunnus obesus*) catch rate variability. Fish. Oceanogr. 15: 477-489.

- Hunt, G. L., F. Mehlum, R. W. Russell, D. Irons, M. B. Decker & P. H. Becker. 1999. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. *Proceedings of the International Ornithological Congress*. 22: 2040-2056.
- Ichii, T., K. Mahapatra, T. Watanabe, A. Yatsu, D. Inagake & Y. Okada. 2002. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 231: 151-166.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 181-217.
- Kim, Y. J. & C. Gu. 2004. Smoothing spline gaussian regression: more scalable computation via efficient approximation. *J. Royal Statis. Soc., Series B.* 66: 337-356.
- Kimura, S., M. Nakai & T. Sugimoto. 1997. Migration of albacore, *Thunnus alalunga*, in the North Pacific Ocean in relation to large oceanic phenomena. *Fish. Oceanogr.* 6: 51-57.
- Klimley, P. A., S. C. Beavers, T. H. Curtis & S. J. Jorgensen. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environ. Biol. Fishes.* 63: 117-135.
- Kohler, N. E. & P. A. Turner. 2008. Stock structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean based on tagging data. *En: Camhi M. D., E. K. Pikitch & E. A. Babcock (Eds.). Sharks of the open ocean: Biology, Fisheries and Conservation.* Blackwell Publishing, Oxford, UK. 339-350 pp.
- Lavín, M. F., R. Castro, E. Beier, V. M. Godínez, A. Amador & P. Guest. 2009. SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *J. Geophys. Res.* 114: C02025. doi:10.1029/2008JC004896.
- Laur, R. M., P. C. Fiedler & D. R. Montgomery. 1984. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites. *Deep-Sea Res. (2 Top. Stud. Oceanogr.)*. 31: 1085-1099.

- Laurs, R. M., Yuen H. S. H. & Johnson J. H. 1977. Small-scale movements of albacore, *Thunnus alalunga*, in relation to ocean features as indicated by ultrasonic tracking and oceanographic sampling. *Fish. Bull.* 75: 347-355.
- Lavín, M. F., E. Beier, J. Gómez-Valdés, V. M. Godínez & J. García. 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophys. Res. Lett.* 33: 2.
- León-Chávez, C. A., L. Sánchez-Velasco, E. Beier, M. F. Lavín, V. M. Godínez & J. Farber-Lorda. 2010. Larval fish assemblages and circulation in the Eastern Tropical Pacific in autumn and winter. *J. Plankton Res.* 32: 397-410.
- Litvinov, F. F. 2006. On the role of dense aggregations of males and juveniles in the functional structure of the range of the blue shark *Prionace glauca*. *J. Ichthyol.* 46: 643-655.
- Montealegre-Quijano, S. & C. M. Vooren. 2010. Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. *Fish. Res.* 101: 168-179.
- Mejuto, J. & 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.
- Nakano, H. & J. Stevens. 2008. The biology and ecology of the blue shark *Prionace glauca*. *En: Camhi M. D., E. K. Pikitch & E. A. Babcock (Eds.). Sharks of the open ocean: Biology, Fisheries and Conservation.* Blackwell Publishing, Oxford, UK. 140-151 pp.
- Nakano, H & M. P. Seki. 2003. Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus. *Bull. Fish. Res. Agen.* 6: 18-55.
- Nakano, H., H. Matsunaga, H. Okamoto & M. Okazaki. 2003. Acoustic tracking of bigeye thresher (*Alopias superciliosus*) in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 265: 255-261.
- 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.
- Olson, D. B. & G. P. Podesta. 1987. Oceanic fronts as pathways in the sea. *En: W. F. Herrnkind & A. B. Thistle (Eds). Signposts in the Sea.* Florida State University, Tallahassee. 1-15 pp.

- Olson, D. B., G. L. Hitchcock, A. J. Mariano, C. J. Ashjan, G. Peng, R. W. Nero, G. P. Podesta 1994. Life on the edge: marine life and fronts. *Oceanography* 7(2): 52-60.
- Pratt, H.W. 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fish. Bull. U.S.* 77: 445-470.
- Pikitch, E. K., M. D. Camhi & E. A. Babcock. 2008. Introduction to sharks of the open ocean. En: Camhi M. D., E. K. Pikitch & E. A. Babcock (Eds). *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 3-13 pp.
- Queiroz, N., F. P. Lima, A. Maia, P. A. Ribeiro & J. P. Correia. 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.
- R Development Core Team, 2011. R: A Language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing. ISBN 3-900051-07-0.
- Santana-Hernández, H., R. Macías-Zamora, R. Vázquez-Martínez & J. J. Valdez-Flores. 1998. Selectivity of the longline system used by the Mexican fleet in the Exclusive Economic Zone. *Cien. Mar.* 24: 193-210.
- Sciarrotta, T. C. & D. R. Nelson. 1977. Diel behavior of the blue shark, *Prionace glauca*, near Santa Catalina Island, California. *Fish. Bull.* 75: 519-528.
- Simpson, J. H. & Tett P. B. 1986. Island stirring effects on phytoplankton growth. *En: M. J. Bowman, C. M. Yentsch & W. T. Peterson (Eds.)*, *Tidal mixing and plankton dynamics*, Springer-Verlag, Berlin. 41-76 pp.
- Sosa-Nishizaki, O., E. Fulong-Estrada, J. A. Reyes-Gonzales & J. C. Perez-Jimenez. 2002. "Blue Shark (*Prionace glauca*) Fishery in Baja California, Mexico: an example of artisanal and middle scale fisheries interaction," *Sci. Counc. Res. Doc. NAFO*, No. 02/140.
- Stevens, J. D., R. W. Bradford & G. J. West. 2010. Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off eastern Australia: depth behaviour, temperature experience and movements. *Mar. Biol.* 157: 575-591.

- Stevens, J.D., 1990. Further results from a tagging study of pelagic sharks in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 70: 707-720.
- Strub, P. T. & C. James. 2002. Altimeter estimates of anomalous transports into the northern California Current during 2000–2002. *Geophys. Res. Lett.* 30, 15, 8025, doi:10.1029/2003GL017513.
- Sturges, H.A. 1926. The choice of a class interval. *J. Amer. Statist. Assoc.* 21: 65-66.
- Sverdrup, H. U., M. J. Johnson & R. H. Fleming. 1942. *The Oceans: their physics, chemistry and general biology.* Prentice Hall: Englewood Cliffs, New Jersey.
- Thompson R. E. & E. Wolanski. 1984. Tidal period upwelling within Raine Island entrance, Great Barrier Reef. *Journal of Marine Research* 42: 787–808.
- Torres-Orozco, E., A. Muhlia-Melo, A. Trasviña & S. Ortega-García. 2006. Variation in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) catches related to El Niño-Southern Oscillation events at the entrance to the Gulf of California. *Fish. Bull.* 104: 197-203.
- Vas, P. 1990. The abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the western English Channel. *Environ. Biol. Fishes.* 29: 209-225.
- Walsh, W. A. & P. Kleiber. 2001. Generalized additive model and regression tree analysis of blue shark (*Prionace glauca*) catch rates by the Hawaii-based commercial longline fishery. *Fish. Res.* 53: 115-131.
- Wolter K & M. S. Timlin. 1993. Monitoring ENSO in COADS with a seasonally adjusted principal component index. Proc. of the 17th Climate Diagnostics Workshop, Norman, OK, NOAA/NMC/CAC, NSSL, Oklahoma Climatology Survey, CIMMS and the School of Meteorology, University of Oklahoma. 52-57 pp.
- Wood, S. N. 2006. *Generalized Additive Models: an introduction with R.* Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida. 221-270 pp.
- Worm B., H. K. Lotze, R. A. Myers. 2003. Predatory diversity hotspots in the blue ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 100: 9884-9888.
- Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific. *Inter Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 9: 271-304.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey, U.S.A. 663 pp.

12. LISTA DE PÁGINAS WEB

<http://www.nodc.noaa.gov>.....Agosto de 2009

<http://www.aviso.oceanobs.com>.....Septiembre de 2010

<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI>.....Septiembre de 2010

[ftp://podaac.jpl.nasa.gov/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder/data_v5/daily, NASA](ftp://podaac.jpl.nasa.gov/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder/data_v5/daily,NASA).....Octubre de 2010

<http://www.R-project.org>.....Noviembre de 2010

13. ANEXOS

13.1. Artículo 1.

Ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in the tropical-subtropical transition zone of the north-eastern Pacific



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Marine Environmental Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/marenvres

Ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in the tropical-subtropical transition zone of the north-eastern Pacific

Rodolfo Vögler^{a,*}, Emilio Beier^b, Sofía Ortega-García^{a,1}, Heriberto Santana-Hernández^c, J. Javier Valdez-Flores^c

^a Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN), Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, Casilla 952, La Paz, B.C.S, Mexico

^b Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Unidad La Paz, Miraflores No. 334, CP 23050, La Paz, B.C.S, Mexico

^c Dirección General de Investigación Pesquera en el Pacífico Sur, Playa Ventana s/n, Manzanillo, Colima, Instituto Nacional de Pesca de México, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 8 September 2010
Received in revised form
14 September 2011
Accepted 29 October 2011

Keywords:

Blue shark
By-catch
Spatial-temporal distribution patterns
Landscape ecology
Subtropical convergence
North-eastern Pacific

ABSTRACT

Regional ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* were analyzed based on samples collected on-board two long-line fleets operating in oceanic waters (1994–96/2000–02) and in coastal oceanic waters (2003–2009) of the eastern tropical Pacific off México. Generalized additive models were applied to catch per unit of effort data to evaluate the effect of spatial, temporal and environmental factors on the horizontal distribution of the life stages (juvenile, adult) and the sexes at the estimated depth of catch. The presence of breeding areas was explored. The population structure was characterized by the presence of juveniles' aggregations and pregnant females towards coastal waters and the presence of adult males' aggregations towards oceanic waters. The species exhibited horizontal segregation by sex-size and vertical segregation by sex. Distribution of the sex-size groups at oceanic waters was seasonally affected by the latitude; however, at coastal oceanic waters mainly females were influenced by the longitude. Latitudinal changes on the horizontal distribution were coupled to the seasonal forward and backward of water masses through the study area. Adult males showed positive relationship with high temperatures and high-salinities waters (17.0°–20.0 °C; 34.2–34.4) although they were also detected in low-salinities waters. The distribution of juvenile males mainly occurred beyond low temperatures and low-salinities waters (14.0°–15.0 °C; 33.6–34.1), suggesting a wide tolerance of adult males to explore subarctic and subtropical waters. At oceanic areas, adult females were aggregated towards latitudes <25.0°N, mainly associated to subtropical waters during summer. The distribution of juvenile females indicated its preference by lower temperatures and more saline waters. Presence of pregnant females suggests that the eastern tropical Pacific off México represents an ecological key region to the reproductive cycle of *P. glauca*.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

At open ocean ecosystems, the dynamic changes on the oceanographic conditions are the cause of the mobility and wide distribution of big fish species with highly migratory habits. In the past, the researchers found severe limitations to achieve a better

understanding of the biological and ecological characteristics of migratory sharks, as a consequence of their high mobility and wide distribution. However, the combination of tagging techniques with satellite telemetry have increased the present pace of obtaining knowledge about the migration pathways, spatial dynamics, swimming depth and habitat preferences of *Prionace glauca* (Casey, 1985; Kohler and Turner, 2008; Stevens et al., 2010), *Carcharodon carcharias* (Bonfil et al., 2005; Boustany et al., 2002; 2008), *Rinichodon typus* (Eckert and Stewart, 2001; Wilson et al., 2006), *Cetorhinus maximus* (Gore et al., 2008; Skomal et al., 2009), *Lamna ditropis* (Weng et al., 2005, 2008), *Isurus oxyrinchus* (Stevens et al., 2010), *Alopias superciliosus* (Weng and Block, 2004; Stevens et al., 2010), and *Alopias vulpinus* (Stevens et al., 2010). However, these

* Corresponding author. CICIMAR-IPN, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, CP 23096, La Paz, B.C.S, Mexico. Tel.: +52 612 1234658; fax: +52 612 1225322.

E-mail address: rodolfovogler@gmail.com (R. Vögler).

¹ Fellowship of Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del IPN.

studies are generally based on only a few individuals, which is a central limitation when attempting to apply these results at a population level. Thus, the use of fishing fleets as sampling platforms represents a complementary tool to understand the biological and ecological population characteristics of these highly migratory shark species.

Prionace glauca is a large oceanic–epipelagic shark, but it may also be found in coastal waters with a narrow continental shelf (Compagno, 2008). Of all of the cartilaginous fish, this shark has the widest geographic distribution (Kohler and Turner, 2008) and is cosmopolitan in areas located between tropic and temperate regions (Nakano and Stevens, 2008). *Prionace glauca* is the most important by-catch species of the long-line and gillnet fisheries around the world. This pelagic shark is increasingly targeted by several fisheries for their fins or meat, particularly in nations where the fishing fleets operate in oceanic waters (Nakano and Stevens, 2008). In the eastern tropical Pacific off México (ETPM), *P. glauca* numerically dominates the catches of the oceanic long-line commercial fleet and is the second most common target species caught by the coastal long-line commercial fleet (Sosa-Nishizaki et al., 2002).

In temperate regions, the distribution and movements of *P. glauca* are strongly influenced by seasonal variations in water temperature coupled with their reproductive conditions and the availability of their prey (Kohler and Turner, 2008). Using conventional tagging, Casey (1985) found changes in the spatial and seasonal distribution of *P. glauca* in the temperate region of the north-eastern Atlantic. He also reported the occurrence of spatial segregation between groups based on sex and size. A theoretical model by Nakano (1994) explains the macro-scale distribution of this species in the temperate region of the northern Pacific, and related results indicate a latitudinal segregation pattern, depending on the sex and size of the individuals. According to Nakano (1994), mating occurs in early summer between 20.0 and 30.0°N, and sex segregation takes place only among juveniles. This model suggested the distribution of the parturition area extended around the Subarctic Convergence zone (SAC, between 35.0 and 45.0°N). The nursery areas of juvenile females and males would be located north and south of the SAC, respectively. Adult males and females should be distributed from the breeding areas towards the equator (Nakano, 1994). Recently, Montealegre-Quijano and Vooren (2010) emphasized that the Subtropical Convergence (STC) of the south-western Atlantic could be used by *P. glauca* as a nursery area for small juveniles of both sexes and also they noted that adult females were more abundant at lower latitudes (<25°S). Lastly, Carvalho et al. (2011) used spatial prediction maps for *P. glauca* Catch Per Unit Effort (CPUE) to model the presence of two areas of higher density of juveniles that were located south of 30°S in the south-western Atlantic, one area close to shore (possibly related to upwelling process at the shelf break off the south coast of Brazil, Argentina, and Uruguay) and another one offshore (possibly related to the frontal system of the STC). Nevertheless, at the present only some pieces has been added to the puzzle that conform the landscape distribution patterns of *P. glauca* coupled with their population structure at tropical and subtropical regions of the World oceans.

Based on the lack of knowledge about the population structure of *P. glauca* in the ETPM, the unquantified relationships between the species and the oceanographic variability and the lack of description about their spatial-temporal distribution patterns, the aims of this study were to: i) analyze their population structure, ii) evaluate the spatial-temporal distribution patterns of juveniles and adults of both sexes, and iii) quantify the relationship between hydrographic variables and the distribution of *P. glauca* at estimated depth of catch.

2. Materials and methods

2.1. Oceanographic conditions in the study area

The ETPM is a dynamic region associated with the confluence of different ocean currents (Fig. 1b). A branch of the California Current (CC) flows equatorward from the northwest into the ETPM (Kessler, 2006), and the Mexican Coastal Current (MCC) flows poleward from the tropical region and near the coast (Lavín et al., 2006). The connection between these currents remained unknown until a report by Godínez et al. (2010) showed that the large-scale circulation inside the ETPM can be described in terms of the local forcing. During winter and spring (the cold period), the large-scale

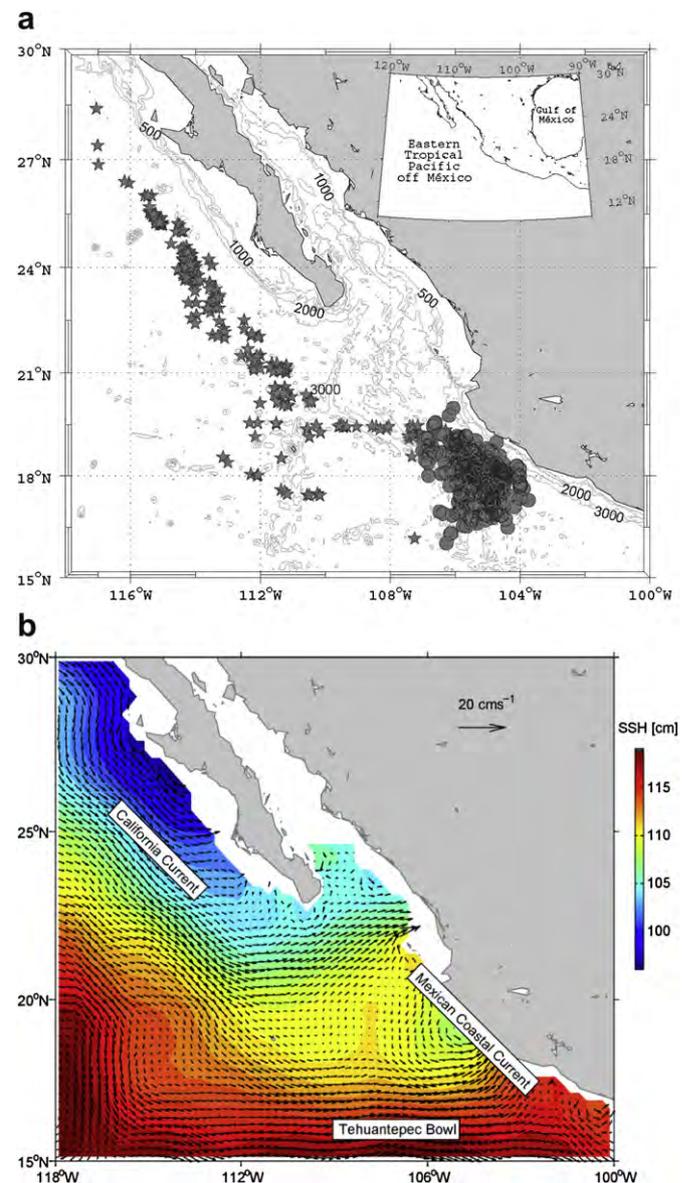


Fig. 1. (a) Spatial distribution of the fishing hauls conducted by the oceanic long-line fleet (stars) and the coastal oceanic long-line fleet (circles) in the north-eastern Pacific off México. The isobaths of 500, 1000, and 2000 m are shown. (b) Mean surface topography and geostrophic circulation (vectors) relative to 27 kg m⁻³ isopycnal. The main surface currents are: the equatorward California Current, the poleward Mexican Coastal Current and the northern bound of the Tehuantepec bowl. (For interpretation of the scale to colour in the part (b) of this figure, the reader is referred to the web version of this article.)

circulation is cyclonic, transporting subarctic waters towards the ETPM. During summer and autumn (the warm period), the large-scale circulation is anticyclonic and brings tropical-subtropical waters towards the ETPM. This reversing circulation pattern is explained in Godínez et al. (2010) as a long Rossby wave forced by the local wind stress curl and a long Rossby wave radiating from the continental coast. The equatorward California Current, turns eastward near 17°N and recirculates poleward over the coast given the Mexican Coastal Current. There is a cyclonic circulation between the California Current and the Mexican Coastal Current attached to the coast south of Cabo Corrientes. Mean circulation in the ETPM is shown in Fig. 1b as inferred from the mean surface topography and geostrophic circulation (vectors) relative to 27 kg m⁻³ isopycnal calculated from 1/4° WOD01 data (see Section 2.2 for details).

Water mass properties inside the ETPM are poorly understood, but León-Chávez et al. (2010) recently showed that the surface layer (0.0–150.0 m) mainly consists of three water masses: CC Water (CCW, 12.0–21.0 °C, 33.8–34.5); Subtropical Subsurface Water (StSsW, 14.0–21.0 °C, 34.5–35.0), and Tropical Surface Water (TSW, 25.0–30.0 °C, 33.8–34.5). Other kinds of water masses are the result of mixing between the main water masses, in addition to atmospheric forcing (León-Chávez et al., 2010). CCW exhibits a minimum subsurface salinity near a depth of 50 m.

The Baja California Frontal System (BCFS) is a dynamic region within the ETPM, spreading between 0 and 300 km east of Baja California Sur, characterized by a persistent (>8 month/year) high concentration of frontal features generated by the confluence of the cold southbound CC, and the warm northbound Davidson Current (i.e. the California Counter-Current) as it intersects the Baja California Peninsula (BCP) (Etnoyer et al., 2004).

2.2. Hydrographic variables

Gridded high resolution (1/4°) of temperature and salinity climatology (hereafter, Levitus database) at standard depths (WOD01, Boyer et al., 2005) was obtained from the National Oceanographic Data Center web site (<http://www.nodc.noaa.gov>). Levitus is a historical database of worldwide scope and consists of monthly mean hydrographic datasets at standard depths (from 0.0 to 5500.0 m) that were calculated from *in situ* measurements that were obtained using different platforms (vessels, buoys) and diverse instruments (Expendable Bathythermograph, Conductivity-Temperature-Depth profiler, and inverted thermometers).

2.3. Fleet characteristics

2.3.1. Oceanic long-line fishing fleet

The fishing operations of the oceanic long-line commercial fleet were carried out in vessels that were 40.0–50.0 m in length and with steel hulls. These vessels have autonomy of 40 days to navigate without refuelling. During the sampling period (1994–96/2000–02), a total of 907,300 hooks were deployed, and a total of 703 fishing hauls (mean = 117.2; standard deviation = 59.7) were performed. The target species were all species of shark until 1998, after which the fishery changed to targeting *Xiphias gladius*. The gear used was the drifting long-line and their characteristics are as follow. The main line length varied between 25.2 and 75.6 km, depending on the number of hooks used in each haul (min = 285; max = 2270). The branch lines measured from 19.0 to 22.0 m in length, and the flag lines measured from 11.0 to 12.0 m. The branch lines were positioned on the main line with a separation of approximately 50.0 m. The type of hooks used was “straight” with different sizes (number 7, 8 or 9). The bait used was *Scomber*

japonicas, *Mugil cephalus* or *Mugil Curema*. The vessels had a hydraulic system to control the launch speed of the main line and consequently, it was possible to select the fishing depth. The estimated times of fishing operations were: launching of the long-line between 04:00 and 08:00, soaking of the long-line between 08:00 and 14:00, and retrieving the long-line between 14:00 and 20:00.

2.3.2. Coastal oceanic long-line fishing fleet

The fishing operations of the coastal oceanic long-line commercial fleet were carried out in vessels that were 11.0–14.0 m in length and with fibreglass hulls. These vessels have autonomy of 8–10 days to navigate without refuelling. During the sampling period (2003–2009), a total of 418,020 hooks were deployed, and a total of 805 fishing hauls (mean = 115.0; standard deviation = 15.9) were performed. The target species were all species of shark. The gear used was the drifting long-line and their characteristics are as follow. The main line length varied between 28.0 and 37.0 km, depending on the number of hooks used in each haul (min = 96; max = 860). The branch lines measured from 7.5 to 9.0 m in length, and the flag lines measured from 6.0 to 8.0 m. The branch lines were positioned on the main line with a separation of approximately 50.0–70.0 m. The type of hooks used was “straight” or “circular” with different sizes (number 8 or 9). The bait used was *Euthynnus lineatus*, *Katsuwonus pelamis*, or *Auxis thazard*. The estimated times of fishing operations were: launching of the long-line between 04:00 and 08:00, soaking of the long-line between 08:00 and 15:00, and retrieving the long-line from 15:00 to 21:00.

2.4. On-board sampling

The biological data used in this research were collected on-board two long-line commercial fleets, one of which operated in oceanic waters (12 vessels, 1994–96/2000–02, 15°35′–28°40′N, 102°58′–117°05′W) and another that operated in coastal oceanic waters (37 vessels, 2003–2009, 15°82′–20°07′N, 102°99′–107°00′W). Samples were provided by observers from the South Pacific General Fisheries Research Center (Dirección General de Investigación Pesquera en el Pacífico Sur, Manzanillo, Colima) of the National Fisheries Institute of México (Instituto Nacional de Pesca de México, INAPESCA). The following data were collected during the operation of retrieving the long-line: date, number of hooks used, initial and final latitude, and initial and final longitude. Depending on weather conditions, the sharks caught per fishing haul (or a random sample per haul) were identified to the species level, the individuals were sexed and were counted; finally their total body length (L_T) was measured to the lowest cm, according to Compagno (1984). Pregnant females as well as their litter were examined and were counted during several random fishing hauls.

2.5. Data analyses

2.5.1. Population structure of *P. glauca*

To analyze the population structure of *P. glauca*, the number of total specimens sampled in each fishing fleet was divided into four sex-size groups: juvenile males, juvenile females, adult males, and adult females. The separation between juveniles and adults was determined *a posteriori* according to the L_T at which 50% of the population reached sexual maturity (L_{T50}). In the ETPM, the L_{T50} of *P. glauca* corresponds to 180.0 cm and 200.0 cm in males and females, respectively (Carrera-Fernández et al., 2010).

2.5.2. Size compositions and sexual ratio

The total specimens sampled were grouped into size classes using the Sturges rule (Sturges, 1926). The Frequency of Occurrence Index (FO, %) of the size classes was annually calculated for each

sex. The FO expressing the number of times that a given size class are represented in the annual sample as a percentage. To determine the annual relationship between sexes, a Chi-square test (Zar, 1999) was applied under the following null hypothesis: the annual ratio of sharks sampled was similar between sexes.

2.5.3. Modelling the species–habitat relationships of *P. glauca* sex-size groups

Generalized Linear Models (GLM, McCullagh and Nelder, 1989) and Generalized Additive Models (GAM, Hastie and Tibshirani, 1990) are two of the most sophisticated statistical modelling tools used to represent the relation between pelagic fish catches (as response variable) and spatial-temporal factors, environmental factors and/or operational fishing characteristics (as predictor variables). Here, the use of GAM was preferred because they can deal to complex, non-linear relations that often occurring between species and predictor variables, in a non-parametric way. Previous works based on GAM (e.g. Bigelow et al., 1999; Walsh and Kleiber, 2001; Carvalho et al., 2011) have explored the relationship between predictor variables and catches of *P. glauca*.

Pearson analysis (Zar, 1999) was applied to measure the correlation between the selected predictor variables. This analysis was performed previous to run the GAMs. The pairs of predictor variables with high ($r \geq 0.50$) or very high ($r \geq 0.70$) correlation were not used to build the GAMs. Pearson analysis and GAMs were conducted with the datasets of each long-line commercial fleet (oceanic and coastal-oceanic) separately. The response variable was the CPUE (number of sharks per 1000 hooks) of each sex-size group of *P. glauca* per fishing haul. Datasets of CPUE were not fitted to normal or log-normal distribution because there were zero data points. It was assumed the Poisson distribution as the underlying probability distribution of the response variable and the log link function was used. In GAMs, a link function describing the total explained variance is modelled as the sum of the smooth functions of the covariates (Wood, 2006). The predictor variables included in the analyses were two spatial factors (latitude, longitude), three temporal factors (month, season and year, those were considered as discrete variables), two hydrographic factors (salinity and temperature at depth of catch), two interactions between temporal-spatial factors (month-latitude, month-longitude) and one operational fishing characteristic (number of hooks per haul). Santana-Hernández et al. (1998) determined that the highest catches of *P. glauca* within waters of the ETPM were distributed between 57.3 and 108.7 m. Thus, three depth strata (50-m, 75-m and 100-m) were chosen as scenarios of possible depth of catch. The performance of GAMs was tested to evaluate their fit to each of three depth strata. The model with the highest total deviance was chosen. Three groups of multivariate models were considered: (1) the full model (all the single variables and interactions) and models constructed adding up one interaction at each step (the order was based on the factor weight); (2) the basic models (includes a single variable); and (3) other models (following the single factor weight including the highest factors). The argument “scale” was fixed as -1 , which forces the scale parameter of the Poisson to be treated as unknown, and smoothing parameters to be estimated by Generalized Cross Validation score (GCV), rather than by Un-Biased Risk Estimator, which is the Poisson default: hence the model is employing an over-dispersed Poisson structure (Wood, 2006). The argument “gamma” was fixed as 1.40, which forces each model effective degrees of freedom (df) to count as 1.40 df in the GCV score, then the model is forced to be a little smoother than they might otherwise be; this is an *ad hoc* way of avoiding over-fitting (Kim and Gu, 2004). A forward stepwise technique was used to identify the appropriate set of predictor

variables to be included in the *P. glauca* CPUE-habitat models. The GCV score was computed for every candidate predictor variable that was entered in the models. The predictor with the lower GCV score was tested as the next entry; the decision was predicted upon a forward entry *F*-test with a significance level of $P < 0.05$. Forward entry continued until additional predictors no longer yielded significant reductions in the GCV of multiple predictor GAMs. Adequacy of models fit was assessed in terms of the coefficient of determination (R^2). The computational tasks were conducted using the software R 2.13.0 (R Development Core Team, 2011) and the *mgcv* library.

2.5.4. Hydrographic variability and distribution of *P. glauca* sex-size groups

Synoptic maps by season were constructed to explore the relationship between the hydrography of the ETPM and the horizontal distribution of *P. glauca*. The spatial distribution of catches, discriminated by sex-size groups, was superimposed to fields of salinity and temperature, considering the estimated depth of catch of each group. The estimated depth of catch was obtained from GAMs. The CPUE was calculated for each sex-size group using the time series of each fishing fleet separately. Physical data was obtained from Levitus database described before (see Section 2.2.). Seasons were defined as follow: winter: January–March; spring: April–June; summer: July–September; and autumn: October–December. An aggregation area for each group was defined when the CPUE was ≥ 11 to 20 sharks per 1000 hooks.

3. Results

3.1. Population structure of *P. glauca*

3.1.1. Size classes

Thirteen size classes were established for the total sample of sharks caught by each long-line fleet (oceanic and coastal oceanic) with a range of 15.0 cm for each size class.

3.1.2. Size compositions and sexual ratio

3.1.2.1. Oceanic waters of the eastern tropical Pacific off México. The total catches ($n = 1587$) were dominated by adults ($n = 925$, 58.29%) between 1994 and 1996. By contrast, juveniles ($n = 2552$, 63.94%) numerically dominated the total catches ($n = 3991$) between 2000 and 2002. For males, the size class between 188.0 and 202.0 cm L_T was the dominant mode during most of the studied years. For females, were observed year-to-year variations in the size class mode (Fig. 2). The annual sex ratio was significantly different from 1M:1F ($\chi^2 = 140.23$, $P < 0.05$) and it was dominated by males, in juveniles (Table 1) as well as adults (Table 2).

3.1.2.2. Coastal oceanic waters of the eastern tropical Pacific off México. The total catches ($n = 2927$) of the 7-year period were dominated by adults ($n = 1025$, 64.98%); nevertheless, juveniles had a sustainable increase between 2003 (21.93%) and 2009 (43.87%). The size class between 188.0 and 202.0 cm L_T was the dominant mode during all years (males) or during several years (females) (Fig. 3). The annual sex ratio was significantly different from 1M:1F ($\chi^2 = 58.18$, $P < 0.05$). In juveniles, this ratio was dominated by females (Table 1). In adults, the annual sex ratio was dominated by males (Table 2).

3.2. Modelling the species–habitat relationships of *P. glauca* sex-size groups

Several pair of predictor variables had high ($r \geq 0.50$) or very high ($r \geq 0.70$) correlation coefficient values at oceanic waters. In contrast,

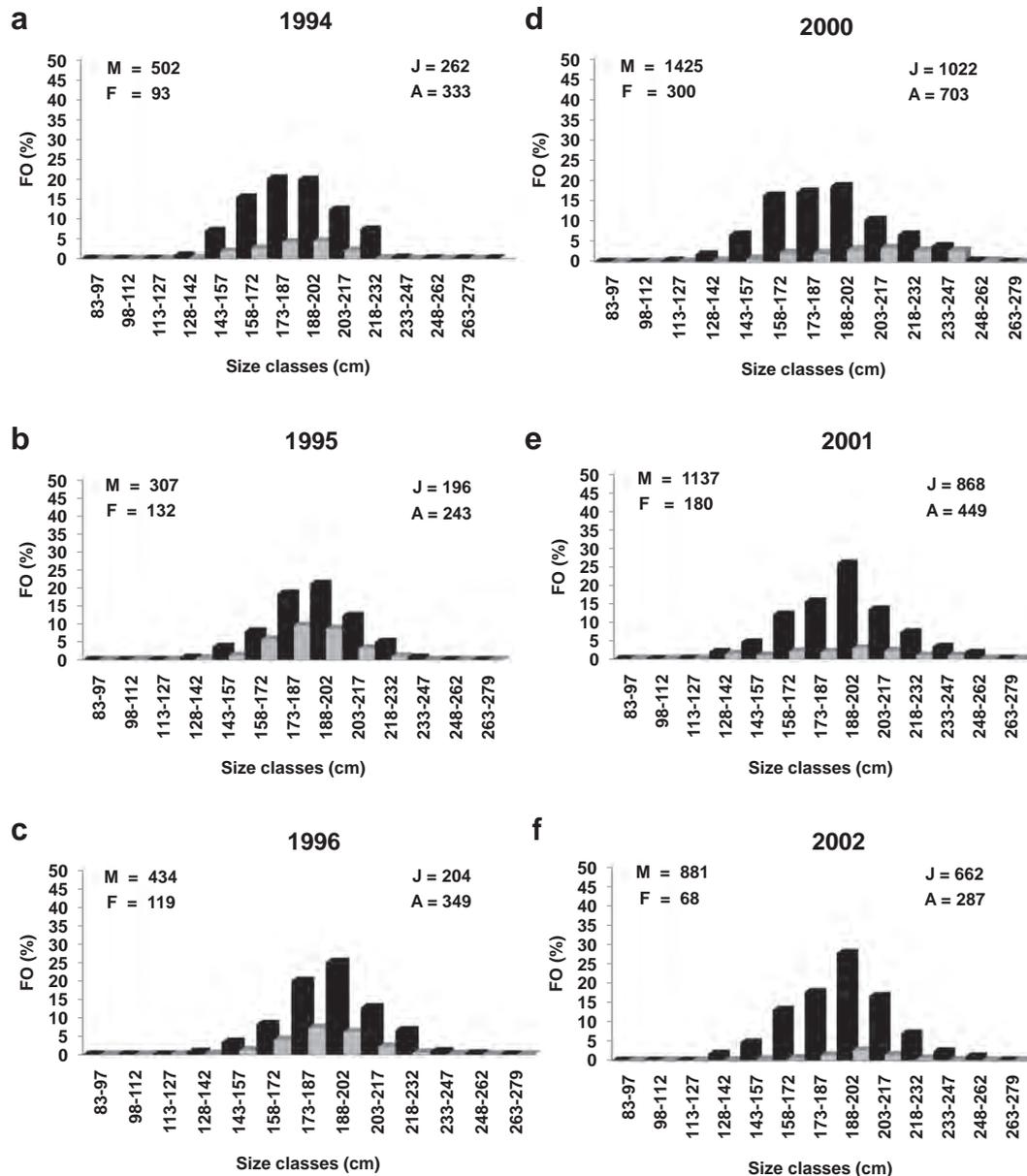


Fig. 2. Frequency of occurrence (FO, %) of annual size classes for males (M, black) and females (F, grey) of *Prionace glauca* caught by the oceanic long-line fleet in the north-eastern Pacific off México between 1994–96 and 2000–02. J, juveniles. A, adults.

the same pair of predictors showed low correlation coefficient values ($r < 0.50$) at coastal oceanic waters (Table 3). The interaction between temporal and spatial factors described more efficiently the CPUE distribution of *P. glauca* than the other predictors.

Table 1

Annual sex ratio of juveniles of *Prionace glauca* caught by two long-line fleets in the north-eastern Pacific off México. M, males. F, females. *n*, annual number of juveniles.

Juveniles					
Oceanic long-line fleet			Coastal oceanic long-line fleet		
Year	M:F	<i>n</i>	Year	M:F	<i>n</i>
1994	2.59:1	262	2003	0.50:1	93
1995	0.83:1	196	2004	0.29:1	216
1996	1.08:1	204	2005	0.30:1	112
2000	5.08:1	1022	2006	1.54:1	165
2001	12.78:1	868	2007	0.49:1	179
2002	25.48:1	662	2008	0.49:1	106
			2009	1.08:1	154

3.2.1. Oceanic waters of the eastern tropical Pacific off México

The GAM results for *P. glauca* at oceanic waters of ETMP reveal that the distribution of all sex-size groups was better fits with the 75.0-m depth stratum. Analysis of deviance table for predictors

Table 2

Annual sex ratio of adults of *Prionace glauca* caught by two long-line fleets in the north-eastern Pacific off México. M, males. F, females. *n*, annual number of adults.

Adults					
Oceanic long-line fleet			Coastal oceanic long-line fleet		
Year	M:F	<i>n</i>	Year	M:F	<i>n</i>
1994	15.65:1	333	2003	3.04:1	331
1995	8.72:1	243	2004	1.63:1	437
1996	15.62:1	349	2005	1.40:1	240
2000	4.33:1	703	2006	1.73:1	259
2001	2.84:1	449	2007	1.87:1	227
2002	5.67:1	287	2008	1.97:1	211
			2009	2.34:1	197

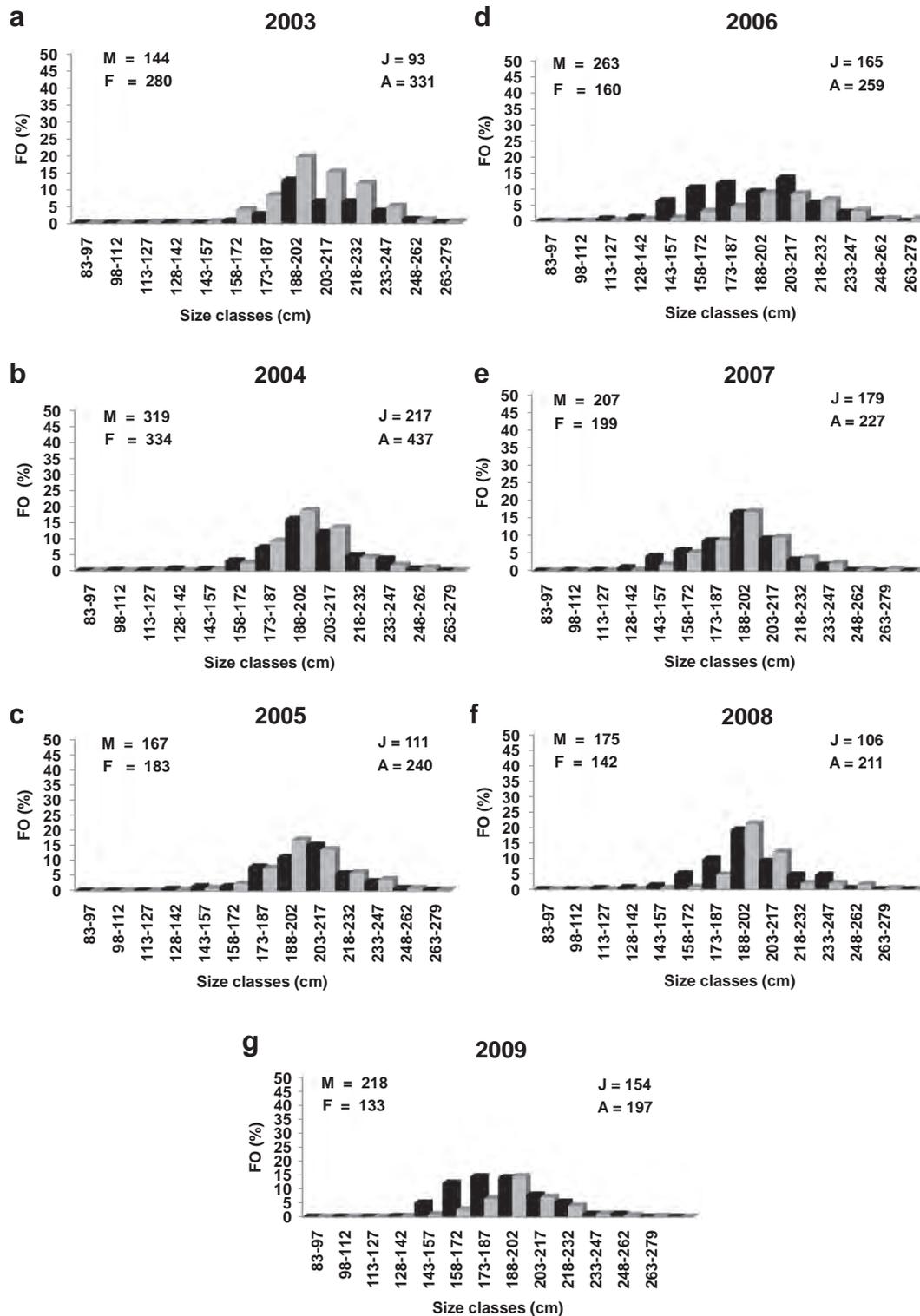


Fig. 3. Frequency of occurrence (FO, %) of annual size classes for males (M, black) and females (F, grey) of *Prionace glauca* caught by the coastal long-line fleet in the north-eastern Pacific off México between 2003 and 2009. J, juveniles, A, adults.

adjusted in the GAM of males (adult and juvenile) is given in Table 4. The final model for CPUE of males consisted of six predictors: two hydrographic factors (salinity at 75-m, temperature at 75-m), one temporal factor (month), one geographic factor (longitude), one operational factor (number of hooks per haul) and one interaction between temporal and spatial factors (month-latitude interaction). The models selected for adult males and juvenile

males explained 56% ($R^2 = 0.53$) and 51% ($R^2 = 0.45$) of the total deviance, respectively (Table 5). Analysis of deviance table for predictors adjusted in the GAM of females is given in Table 6. The final model for the CPUE of adult females consisted of six predictors (salinity at 75-m, temperature at 75-m, month, longitude, the interaction month-latitude and number of hooks per haul); while the adjusted model for the CPUE of juvenile females consisted of

Table 3

Pearson correlation coefficient values for a set of predictor variables selected to build the generalized additive models of each sex-size group of *Prionace glauca* at oceanic waters and coastal oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. AM, adult males. JM, juvenile males. AF, adult females. JF, juvenile females.

Correlation	Oceanic waters				Coastal oceanic waters			
	AM	JM	AF	JF	AM	JM	AF	JF
Salinity vs Longitude	-0.93	-0.93	-0.93	-0.93	-0.37	-0.37	-0.37	-0.21
Temperature vs Latitude	-0.75	-0.75	-0.74	-0.75	-0.37	-0.38	-0.37	-0.32
Year vs Longitude	0.62	0.62	0.62	0.62	-0.23	-0.23	-0.23	-0.23
Latitude vs Longitude	0.60	0.60	0.60	0.59	0.38	0.38	0.38	0.38
Salinity vs Latitude	-0.58	-0.57	-0.57	-0.58	0.31	0.32	0.32	0.25
Salinity vs Temperature	0.54	0.54	0.53	0.54	-0.54	-0.54	-0.54	-0.32
Temperature vs Longitude	-0.50	-0.50	-0.50	-0.50	-0.08	-0.08	-0.08	-0.11
Temperature vs Season	-0.17	-0.17	-0.16	-0.17	0.48	0.48	0.48	0.54

five predictors (salinity at 75-m, month, latitude, the interaction month-longitude, and number of hooks per haul). The models selected for adult females and juvenile females explained 54% ($R^2 = 0.43$) and 47% ($R^2 = 0.47$) of the total deviance, respectively (Table 7).

The month-latitude interaction factor was the most influential predictor that affected the CPUE of three sex-size groups, although the month-longitude interaction was the most important factor that affected the CPUE of juvenile females. The influence of latitude on the CPUE of males (juvenile and adult) was positive during winter and spring (adults: January to May; juveniles: January to April) between 17°N and 24°N. Slight negative effects of the latitude on the CPUE of males occurred mainly in late spring and summer (June to October) between 17°N and 23°N. Strong negative effects of latitude on the distribution of adult females' CPUE were observed during summer and autumn (July to November) at latitudes >25°N, while slight positive effects were also detected during the same period within a wide range of latitude (between 17°N and 25°N). The CPUE distribution of juvenile females was negatively affected by the longitude mainly during spring (April to June), although slight positive effects occurred during early winter (January to February); both kind of effects were detected between 110°W and 115°W.

Temperature at 75.0-m depth or salinity at 75.0-m depth were the hydrographic factors with the highest contribution to the deviance explained by the models of adult males and juvenile females, respectively. However, both factors had a similar deviance contribution to the GAMs of juvenile males and adult females. Positive effects of the temperature at 75.0-m depth on the CPUE of adult females and juvenile males were detected at two thermal ranges (14.0–15.0 °C; 17.0–18.0 °C), while the CPUE of adult males were positively affected mainly at higher temperatures (between 17.0° and 20.0 °C). The negative effects of temperature on the CPUE of the adults and juvenile males were generated between 16.0° and 17.0 °C. For juvenile females, their partial response curve of temperature at 75.0-m depth showed an erratic behaviour, where negative and positive effects being occurred between 14.0° and

20.0 °C. Salinity at 75.0-m depth influenced positively the CPUE of adult females and juvenile males between 33.6 and 34.1, meanwhile the positive influence on the CPUE of adult males were detected at two salinity ranges (from 33.6 to 33.8, and from 34.2 to 34.4). Strong negative effects of salinity on the CPUE of juvenile males were detected at higher salinities values (between 34.5 and 34.8), while in the case of adult males only slight negative effects were detected at lower salinity values. Salinities >34.2 had promoted slight negative effects on CPUE of adult females. Finally, the CPUE of juvenile females were positively affected within two salinity ranges (from 33.8 to 34.0, and from 34.5 to 34.8), while the negative effects occurred at salinities <33.8 and between 34.0 and 34.2.

Month was a temporal factor that affected the CPUE of all sex-size groups, with different contribution to the deviance explained by the GAM of each group.

Longitude was a spatial factor that affected the CPUE of adults (male and female) and juvenile males, with different deviance contribution for the model of each group. Latitude had a marginal contribution to the deviance explained by the model of juvenile females' CPUE.

Number of hooks per haul showed different contribution to the deviance explained by the model of the sex-size groups. For all cases, the partial response curve exhibited slightly positive or neutral effects between 1000 and 1500 hooks per haul.

3.2.2. Coastal oceanic waters of the eastern tropical Pacific off México

The GAM results for *P. glauca* at coastal oceanic waters of ETPM are indicating differences on vertical distribution between sexes. The models for males showed a better fits with the 50.0-m depth stratum, while the females' models were better adjusted with the 100-m depth stratum. Analysis of deviance table for predictor variables adjusted in the GAM of males of *P. glauca* is given in Table 8. The final model for the CPUE of adult males was adjusted using four predictor variables: salinity at 50-m, longitude, the interaction between month and latitude, and number of hooks per

Table 4

Analysis of deviance for predictor variables adjusted in the GAMs of males (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV), degrees of freedom (df), the F-test (F) and its associated significance (P), are presented for each term. *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. T75-m, temperature at 75-m depth. S75-m, salinity at 75-m depth.

Predictor	Adult males					Juvenile males				
	% DE	GCV	df	F	P	% DE	GCV	df	F	P
Month:Latitude	39.4	4.14	21.41	11.75	*** $2.0 \times e^{-16}$	31.3	2.88	23.25	9.63	*** $2.0 \times e^{-16}$
Month	22.0	4.43	8.35	20.52	*** $2.0 \times e^{-16}$	14.5	3.35	6.99	9.62	*** $4.5 \times e^{-12}$
Hooks	13.2	5.60	5.18	12.11	*** $1.9 \times e^{-12}$	15.8	3.32	8.79	11.10	*** $2.0 \times e^{-16}$
T75-m	12.4	5.61	5.53	13.64	*** $1.0 \times e^{-14}$	6.3	3.63	4.65	8.09	*** $1.3 \times e^{-7}$
Longitude	7.0	5.99	6.90	5.70	*** $1.1 \times e^{-6}$	10.9	3.49	7.05	9.01	*** $2.7 \times e^{-11}$
S75-m	4.8	6.10	5.64	4.65	*** $1.0 \times e^{-4}$	7.8	3.58	4.99	9.94	*** $7.4 \times e^{-10}$

Table 5

Multiple predictors GAM fits for CPUE of males (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The model retained for each group is highlighted in grey. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV) and the coefficient of determination (R^2), are presented for each model. T75-m, temperature at 75-m depth. S75-m, salinity at 75-m depth. LN, latitude north. LW, longitude west. :, indicates interaction between predictors.

Model	% DE	GCV	R^2
Adult males			
1- Month	21.9	5.06	0.19
2-.....+ T75-m	33.3	4.43	0.35
3-.....+ S75-m	38.6	4.09	0.40
4-.....+ Hooks	41.6	4.02	0.41
5-.....+ (Month: LN)	54.2	3.56	0.52
6- CPUE ~ Month + T75-m + S75-m + Hooks + (Month: LN) + LW	55.6	3.51	0.53
Juvenile males			
1- Month	14.5	3.35	0.11
2-.....+ T75-m	28.8	2.89	0.24
3-.....+ LW	32.7	2.76	0.28
4-.....+ (Month: LN)	42.5	2.69	0.37
5-.....+ S75-m	47.0	2.53	0.42
6- CPUE ~ Month + T75-m + LW + (Month: LN) + S75-m + Hooks	51.3	2.43	0.45

Table 7

Multiple predictors GAM fits for CPUE of females (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The model retained for each group is highlighted in grey. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV) and the coefficient of determination (R^2), are presented for each model. T75-m, temperature at 75-m depth. S75-m, salinity at 75-m depth. LN, latitude north. LW, longitude west. :, indicates interaction between predictors.

Model	% DE	GCV	R^2
Adult females			
1- Month	10.5	1.22	0.04
2-.....+ LW	28.2	1.01	0.18
3-.....+ T75-m	31.7	0.98	0.23
4-.....+ S75-m	35.2	0.96	0.28
5-.....+ Hooks	43.4	0.85	0.32
6- CPUE ~ Month + LW + T75-m + S75-m + Hooks + (Month: LN)	53.8	0.81	0.43
Juvenile females			
1- Month	18.6	1.51	0.13
2-.....+ S75-m	26.2	1.40	0.21
3-.....+ Hooks	30.9	1.35	0.24
4-.....+ LN	33.7	1.32	0.27
5- CPUE ~ Month + S75-m + Hooks + LN + (Mon: LW)	46.7	1.18	0.47

haul. The final model for CPUE of juvenile males was integrated by four predictor variables: salinity at 50-m, longitude, the interaction between month and latitude, and month. The models selected for adult males and juvenile males explained 52% ($R^2 = 0.40$) and 59% ($R^2 = 0.57$) of the total deviance, respectively (Table 9). Analysis of deviance table for predictor variables adjusted in the GAM of females of *P. glauca* is given in Table 10. The final model for the CPUE of females (adult and juvenile) was adjusted using four predictor factors: salinity at 100-m, temperature at 100-m, the interaction between month and longitude, and number of hooks per haul. The models selected for adult females and juvenile females explained 42% ($R^2 = 0.36$) and 32% ($R^2 = 0.23$) of the total deviance, respectively (Table 11).

Month-latitude interaction factor was the predictor with the highest contribution to the total deviance explained by GAMs of males (adult and juvenile). Strong negative effects of the latitude on the distribution of males' CPUE were detected during summer and autumn (July to November) between 15°N and 19°N, although slight positive effects were occurred during winter and early spring (January to April) at similar range of latitude (between 17°N and 20°N). On the other hand, the predictor with the highest contribution to the total deviance explained by GAMs of females (adult and juvenile) was the month-longitude interaction factor. Strong negative effects on the CPUE of females (juveniles and adults) were detected during late summer and autumn (September to November) within a narrow range of longitude (between 103°W

and 105°W, towards the coast). Slight positive effects on the CPUE of juvenile females were detected at higher longitudes (between 105°W and 107°W, towards the open ocean) mainly during late spring and summer (May to August), while in the case of adult females the positive longitudinal effects were detected in spring (May to June).

Salinity was the most influential hydrographic factor that affected the CPUE of adult and juvenile at coastal oceanic waters, but the salinity effects were different according to the sex of sharks; suggesting a possible vertical segregation between male and female. Positive effects of salinity at 50.0-m on the distribution of males' CPUE were detected mainly between 34.5 and 34.6 while negative effects being occurred at salinities <34.3 or at salinities >34.6. On the other hand, the positive effects of salinity at 100.0-m on the distribution of females' CPUE were detected between 34.5 and 34.6, although negative effects were observed at higher salinities (between 34.6 and 34.8). Temperature at 100.0-m had a marginal contribution to the deviance explained by the model of females (adult and juvenile). The positive thermal effects were detected between 14° and 15 °C, while their negative effects being occurred between 15° and 16 °C.

Longitude was an important spatial factor for the adjusted GAMs of males, with similar contribution to the deviance explained for the models of adults and juveniles. The CPUE of males was positively influenced by this geographic predictor towards the open ocean (between 105 and 107°W), while adult as well as juvenile

Table 6

Analysis of deviance for predictor variables adjusted in the GAMs of females (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV), degrees of freedom (df), the F- test (F) and its associated significance (P), are presented for each term. *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. T75-m, temperature at 75-m depth. S75-m, salinity at 75-m depth.

Predictor	Adult females					Juvenile females				
	% DE	GCV	df	F	P	% DE	GCV	df	F	P
Month: Latitude	34.6	0.96	27.34	9.16	*** $2.0 \times e^{-16}$	—	—	—	—	—
Month: Longitude	—	—	—	—	—	35.0	1.31	27.80	4.91	*** $9.2 \times e^{-15}$
Hooks	21.6	1.07	8.92	11.30	*** $2.0 \times e^{-16}$	11.3	1.65	7.34	8.94	*** $1.6 \times e^{-11}$
Longitude	15.8	1.14	7.45	14.72	*** $2.0 \times e^{-16}$	—	—	—	—	—
Latitude	—	—	—	—	—	1.9	1.79	2.60	3.24	* $2.0 \times e^{-1}$
S75-m	11.7	1.19	7.13	10.11	*** $6.4 \times e^{-13}$	5.2	1.76	7.84	3.71	*** $2.3 \times e^{-4}$
T75-m	10.9	1.21	7.37	3.97	*** $1.4 \times e^{-4}$	2.2	1.82	8.53	27.83	** $1.0 \times e^{-2}$
Month	10.5	1.22	7.58	6.61	*** $2.13 \times e^{-8}$	18.6	1.51	6.83	12.29	*** $2.0 \times e^{-15}$

Table 8

Analysis of deviance for predictor variables adjusted in the GAMs of males (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at coastal oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV), degrees of freedom (df), the F- test (F) and its associated significance (P), are presented for each term. *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. S50-m, salinity at 50-m depth.

Predictor	Adult males					Juvenile males				
	% DE	GCV	df	F	P	% DE	GCV	df	F	P
Month: Latitude	32.6	5.97	27.52	9.23	*** $2.0 \times e^{-16}$	42.6	2.17	27.7	12.41	*** $2.0 \times e^{-16}$
Longitude	29.8	5.68	2.37	94.40	*** $2.0 \times e^{-16}$	27.2	2.63	5.94	30.88	*** $2.0 \times e^{-16}$
Month	—	—	—	—	—	26.1	2.66	4.85	32.79	*** $2.0 \times e^{-16}$
Hooks	8.9	7.52	8.37	7.21	*** $5.4 \times e^{-10}$	—	—	—	—	—
S50-m	5.13	7.79	6.81	2.75	** $6.9 \times e^{-3}$	3.1	2.44	5.16	1.88	*** $2.2 \times e^{-13}$

were negatively affected towards the coast (between 103 and 105°W).

Month was a temporal factor that affected only the CPUE of juvenile males. Number of hooks per haul exhibited similar contribution to the deviance explained by the models of females (adult and juvenile) and adult males. For all cases, the partial response curve showed positive effects between 400 and 500 hooks per haul, although negative effects were detected when the number was <300 or >600 hooks per haul.

3.3. Hydrographic variability and distribution of *P. glauca* sex-size groups

3.3.1. Oceanic waters of the eastern tropical Pacific off México

3.3.1.1. Winter (1994–96/2000–02). The winter relationships between the hydrography of oceanic waters at 75.0-m depth and the CPUE of two life stages of males and females are shown in Fig. 4. The core aggregation area of males (juvenile and adult) was distributed in a central oceanic zone (17.0–23.0°N; 109.0–114.0°W), which was associated with a mixing of water masses with intermediate temperatures (15.0–18.0 °C) and intermediate salinities (34.1–34.5). Furthermore, other core aggregation area of juveniles and adults of both sexes was distributed in a central coastal zone (18.0–23.0°N; 105.0–107.0°W), which was affected by waters with low temperatures (13.0–15.0 °C) and high salinities (34.5–34.7).

3.3.1.2. Summer (1994–96/2000–02). The summer relationships between the hydrography of oceanic waters at 75.0-m depth and the CPUE of two life stages of males and females are shown in Fig. 5. Large core aggregation area of males (juvenile and adult) was observed over a wide area located towards the northern zone of the ETPM (24.0–28.0°N; 112.0–117.0°W). Small core aggregation area of females (juvenile and adult) was distributed within the same

zone than males, although with smaller spatial coverage (between 24.0 and 26.0°N and 113.0–115.0°W). All group aggregations were associated to waters with low temperatures (13.0–15.0 °C) and low salinities (33.5–34.0). Furthermore, core aggregations of the two life stages of male (22.0–23.0°N; 112.0–113.0°W) and female (23.0–24.0°N; 111.0–112.0°W) were distributed within a central zone of the ETPM. These aggregations were affected by waters with intermediate temperatures (14.0–15.0 °C) and intermediate salinities (34.0–34.3).

3.3.2. Coastal oceanic waters of the eastern tropical Pacific off México

3.3.2.1. Winter (2003–09). The winter relationships between the hydrography of coastal oceanic waters and the CPUE of two life stages of males (at 50.0-m depth) and females (at 100.0-m depth) are shown in Fig. 6. Large core aggregation of males was detected during this season and they were affected by waters with high temperatures (17.0–25.0 °C) and high salinities (34.3–34.7). Small core aggregation of females were distributed at longitudes <106.0°W within an area which was affected by waters with low temperatures (13.0–15.0 °C) and high salinities (34.5–34.7).

3.3.2.2. Summer (2003–09). The summer relationships between the hydrography of coastal oceanic waters and the CPUE of two life stages of males (at 50.0-m depth) and females (at 100.0-m depth) are shown in Fig. 7. Contrary to what was observed during the winter, only a small core aggregation of males (mainly juveniles) was observed at the coastal oceanic zone. These aggregations were affected by waters with high temperatures (22.0–25.0 °C) and high salinities (34.3–34.5). Large core aggregation of females (mainly juveniles) was detected during this season and they were affected by waters with low temperatures (15.0–16.0 °C) and high salinities (34.5–34.6).

3.4. Pregnant females

Pregnant females with embryos at different stages of development were caught in coastal oceanic waters off Colima (16.0–20.0°N, 104.0–107.0°W, $n = 84$, 2000–03) as well as off Baja California Peninsula (22.0–28.0°N, 111.0–116.0°W, $n = 254$, 1998). A common characteristic of both zones was the narrow continental shelf. Random sampling prevented the establishment of the parturition season, but we confirmed a year round presence of pregnant females at waters off Colima (Fig. 8).

4. Discussion

Here, the species–habitat relationships and population dynamics of *P. glauca* were analyzed through samples collected during 13 years and from a large area that covered 14° of latitude and 15° of longitude, which included the tropical-subtropical

Table 9

Multiple predictors GAM fits for CPUE of males (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at coastal oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The model retained for each group is highlighted in grey. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV) and the coefficient of determination (R^2), are presented for each model. S50-m, salinity at 50-m depth. LW, longitude west. LN, latitude north. :, indicates interaction between predictors.

Model	% DE	GCV	R^2
Adult males			
1- LW	29.8	5.68	0.22
2-.....+ (Month: LN)	48.0	4.64	0.36
3-.....+ S50-m	50.4	4.54	0.39
4- CPUE ~ LW + (Month: LN) + S50-m + Hooks	51.9	4.47	0.40
Juvenile males			
1- LW	27.2	2.63	0.17
2-.....+ (Month: LN)	52.6	1.89	0.44
3-.....+ S50-m	55.4	1.82	0.52
4- CPUE ~ LW + (Month: LN) + S50-m + Month	59.0	1.73	0.57

Table 10

Analysis of deviance for predictor variables adjusted in the GAMs of females (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at coastal oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV), degrees of freedom (df), the F- test (F) and its associated significance (P), are presented for each term. *, $P < 0.1$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$. S100-m, salinity at 100-m depth. T100-m, temperature at 100-m depth.

Predictor	Adult females					Juvenile females				
	% DE	GCV	df	F	P	% DE	GCV	df	F	P
Month: Longitude	28.4	3.21	22.04	6.46	*** $2.0 \times e^{-16}$	22.1	3.30	22.46	5.25	*** $5.7 \times e^{-14}$
Hooks	10.3	3.83	8.85	6.63	*** $1.9 \times e^{-9}$	8.9	3.68	8.54	6.54	*** $4.7 \times e^{-9}$
S100-m	7.2	3.96	8.15	7.24	*** $7.5 \times e^{-10}$	3.9	3.86	7.63	3.42	*** $6.6 \times e^{-4}$
T100-m	1.9	4.11	3.15	3.35	* $1.2 \times e^{-2}$	2.2	3.87	3.32	3.72	** $5.9 \times e^{-3}$

transition zone of the north-eastern Pacific. The spatial and temporal coverage varied between fishing trips. It highlights the high relative weight of the effort (number of hooks per haul) as a predictor to explain the deviance of the models that were adjusted to describe the CPUE of the life stages and the sexes of *P. glauca*. These results indicate an implicit fishing bias on the datasets. However, the sampling of individuals of both sexes at different life stages and the presence of size classes over a wide range of L_T denote a good representation of the population structure within the catches of the two long-line fishing fleets. Thus, the databases obtained from fishing platforms were considered useful to achieve the ecological and biological aims of this study.

The population structure of *P. glauca* in tropical regions has numerous gaps related mainly to the juvenile portion. Nakano (1994) suggested the distribution of a parturition area of *P. glauca* within the North Pacific SAC (between 35.0 and 45.0°N). Nakano (1994) proposed that the nursery area occurs around the subpolar convergence and it would be extending towards the north (juvenile females distributed until 55.0°N) and towards the south (juvenile males distributed until 30°N) of the parturition area. Recently, Carvalho et al. (2011) predicted the presence of another nursery area of *P. glauca* that would be extended within the STC of the south-western Atlantic (south of 30.0°S). These evidences are extending the possibilities of location of nursery areas towards subtropical zones. In turn, Litvinov (2006) noted the presence of juveniles' aggregations of *P. glauca* (calling as "kindergartens") distributed in subtropical coastal waters of the eastern Pacific and Atlantic. These aggregations were confirmed at both hemispheres. Additionally, aggregations of adult males with a similar size composition (calling as "male clubs") were detected towards oceanic waters and within the same areas where "kindergartens" were observed (Litvinov, 2006). According to this author, the juveniles' aggregations remained at the neritic zone and they showed segregation by sex, with a quasi-stationary

pattern: males were distributed offshore meanwhile females remained closer to the coast. The same kind of aggregations of juvenile and adult were detected at waters of the ETPM (between 15.0°N and 23.0°N). The sexual segregation between juveniles was observed during winter at longitudes $<106.0^\circ\text{W}$, while a weak signal of this pattern was detected during spring and autumn and finally during summer it was lost because the low presence of juveniles in coastal areas. Aggregations of adult males were found offshore all year round at longitudes $\geq 106.0^\circ\text{W}$, within a wide range of latitude (between 18.0 and 23.0°N) which was included in the same region where the juveniles' aggregations were observed. Our results confirmed the hypothesis noted by Litvinov (2006) and allow us to indicate that the population structure of *P. glauca* within the Eastern Tropical Pacific is characterized by the presence of juveniles' aggregations (both sexes) towards coastal waters and the presence of adult males' aggregations towards oceanic waters. Both kinds of aggregations seem to have a spatial persistence that should be related to the distance to the coast, while the temporal aggregation of juveniles could be related to their seasonal residence within subtropical zones. When juveniles grow and reach the adult size they begin to expand its distribution range and move away through migratory routes.

The horizontal distribution of *P. glauca* exhibited latitudinal changes that were coupled to the forward and backward of subarctic waters (12.0–21.0 °C; 33.8–34.5) and also with the forward and backward of subtropical waters (14.0–21.0 °C, 34.5–35.0) and tropical waters (25.0–30.0 °C, 33.8–34.5) through the ETPM. The great variability on the horizontal distribution occurred in winter as well as in summer, while their distribution patterns were weakened during transition periods (spring and autumn). The effects of latitude (Casey, 1985; Nakano, 1994; Kohler and Turner, 2008; Montealegre-Quijano and Vooren, 2010; Carvalho et al., 2011) and of longitude (Litvinov, 2006; Carvalho et al., 2011) on the horizontal distribution of *P. glauca* (individuals or catches) were previously reported. In this study, latitude as well as longitude represents the spatial indicators of the geographical position where the catches were obtained and their variation was used to infer spatial changes in the horizontal distribution of sexes and size classes of *P. glauca* over time. Latitude had positive effects on the distribution of males (juvenile and adult) at oceanic areas (between 17.0°N and 24.0°N) in winter and spring. Similar signal was detected at coastal oceanic areas (between 17.0°N and 20.0°N) mainly in winter, when there is a maximum influence of subarctic waters whose range spread up to $\sim 17.0^\circ\text{N}$. Conversely, the negative influence of the latitude on the distribution of males were detected within oceanic areas (between 18.0°N and 23.0°N) and also within coastal oceanic areas (between 15.0°N and 19.0°N) in summer and autumn. Note that the range of latitude between 15.0°N and 23.0°N was under the influence of subtropical waters (high temperatures and high salinities), especially in summer when its maximum influence spread to $\sim 23.0^\circ\text{N}$. The GAMs indicated the presence of adult

Table 11

Multiple predictors GAM fits for CPUE of females (adult and juvenile) of *Prionace glauca* at coastal oceanic waters of the north-eastern Pacific off México. The model retained for each group is highlighted in grey. The percentage of deviance explained (% DE), Generalized Cross Validation score (GCV) and the coefficient of determination (R^2), are presented for each model. S100-m, salinity at 100-m depth. T100-m, temperature at 100-m depth. LW, longitude west. :, indicates interaction between predictors.

Model	% DE	GCV	R^2
Adult females			
1- (Mon: LW)	28.4	3.21	0.19
2-.....+ (Hooks)	37.4	2.91	0.27
3-.....+ S100-m	40.7	2.84	0.33
4- CPUE ~ (Mon: LW) + Hooks + S100-m + T100-m	42.4	2.81	0.36
Juvenile females			
1- (Mon: LW)	22.1	3.31	0.13
2-.....+ Hooks	28.3	3.12	0.19
3-.....+ S100-m	31.0	3.09	0.22
4- CPUE ~ (Mon: LW) + Hooks + S100-m + T100-m	32.5	3.07	0.23

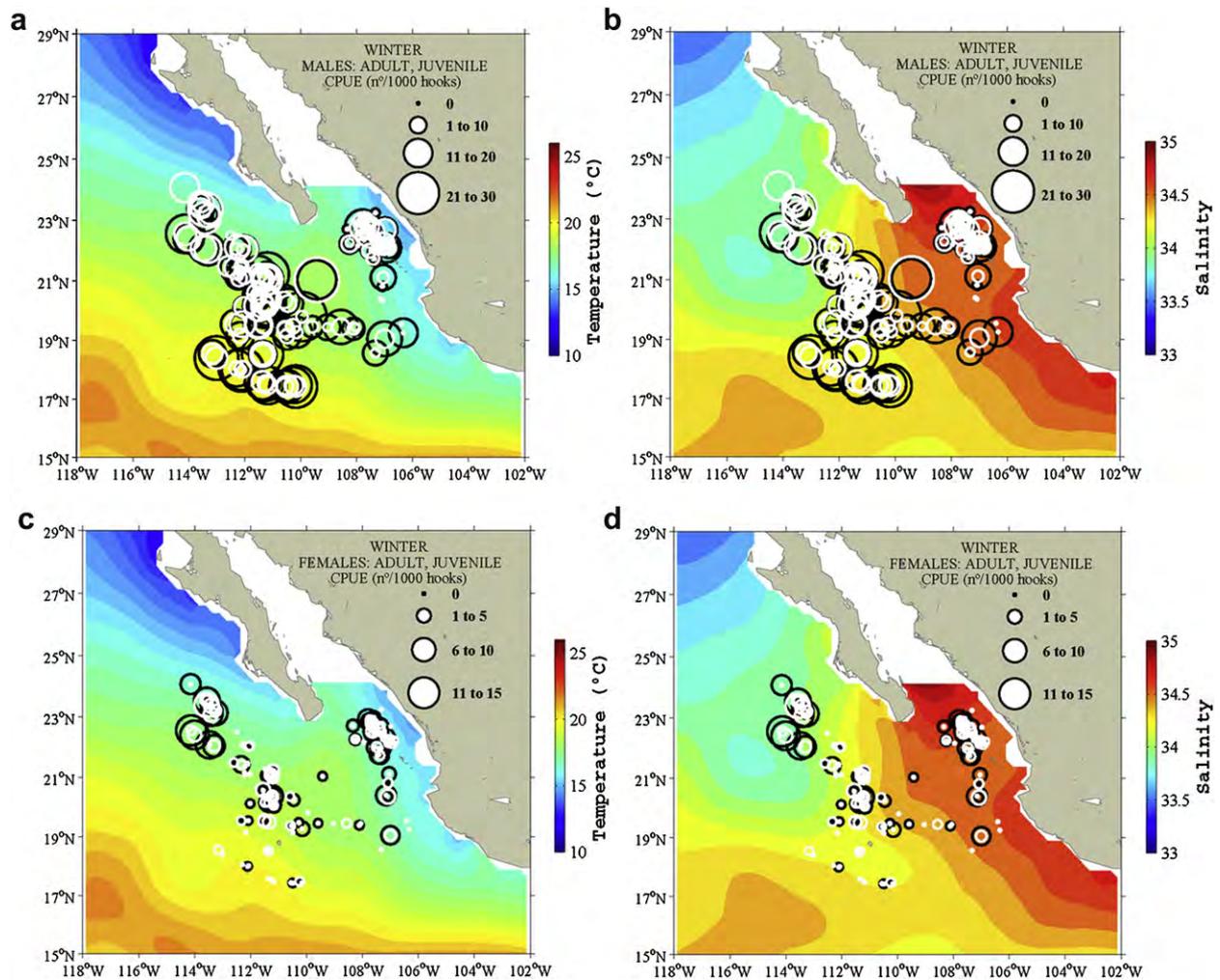


Fig. 4. CPUE distribution of males (adult: black circles, juvenile: white circles) and females (adult: white circles, juvenile: black circles) of *Prionace glauca* caught at oceanic waters of north-eastern Pacific off México during winter (1994–96/2000–02). Colour indicates temperature (a, c) and salinity (b, d) fields at 75.0-m depth. The isotherm and isohaline contours are separated by 0.5 °C and 0.1, respectively.

males distributed in cold waters as well as in warm waters, while juvenile males were distributed mainly in cold waters, suggesting an unequal relationship between adults and juveniles respect to their preferences of water masses. Adults' distribution showed strong positive relationship with high temperatures and high-salinity waters (17.0–20.0 °C; 34.2–34.4), although they were also detected in low-salinity waters (33.6–33.8). In the case of juvenile males, the strongest positive effects on their distribution occurred beyond low temperatures and low-salinity waters (14.0–15.0 °C; 33.6–34.1). These evidences are suggesting a wide tolerance of adult males to explore subarctic as well as subtropical waters, possibly as consequence of a large physiological capacity of adults to tolerate changes in temperature and salinity. It highlights that this knowledge is first reported for the species. On the other hand, the distribution of adult females suffered positive effects in latitudes <25.0°N during summer and autumn, where their core of aggregation was associated with warmer waters (17.0–18.0 °C), although the negative effects occurred in latitudes >25.0°N during the same period. These results suggest that adult females are able to be distributed in subtropical waters. Probably these incursions occur during the period in which the warm waters are dominating the ETPM and could be linked, at least partially, to the last phase of their reproductive cycle (for further

details see the penultimate paragraph of Discussion). The following records match with the period of greatest abundance of adult females. Hazin et al. (1994) indicated that the CPUE of males of *P. glauca* in the south-western equatorial Atlantic tended to decline with an increase in the water temperature, whereas CPUE of females showed an inverse trend. Montealegre-Quijano and Vooren (2010) also noted that adult females of *P. glauca* were more abundant towards lower latitudes (<25.0°S) within warmer waters of the south-western Atlantic in late summer. Finally, it is important to note that the positive longitude effects on the distribution of juvenile females were detected in oceanic waters of the ETPM during the early winter, when its core aggregation area was distributed at longitudes >110.0°W. Similar effects occurred in coastal-oceanic waters during spring and summer, when juvenile females were distributed in longitudes >105.0°W and they were associated to waters with low temperatures and low-salinity. According to Montealegre-Quijano and Vooren (2010), large juveniles of both sexes occurred in all months but with peak abundance in late winter and spring in the southern portion of the sampling area at surface temperatures between 16.0 and 18.0 °C. Our results partially coincide with those indicated by Montealegre-Quijano and Vooren (2010), pointing to spring as one of the periods of occurrence of juvenile females in

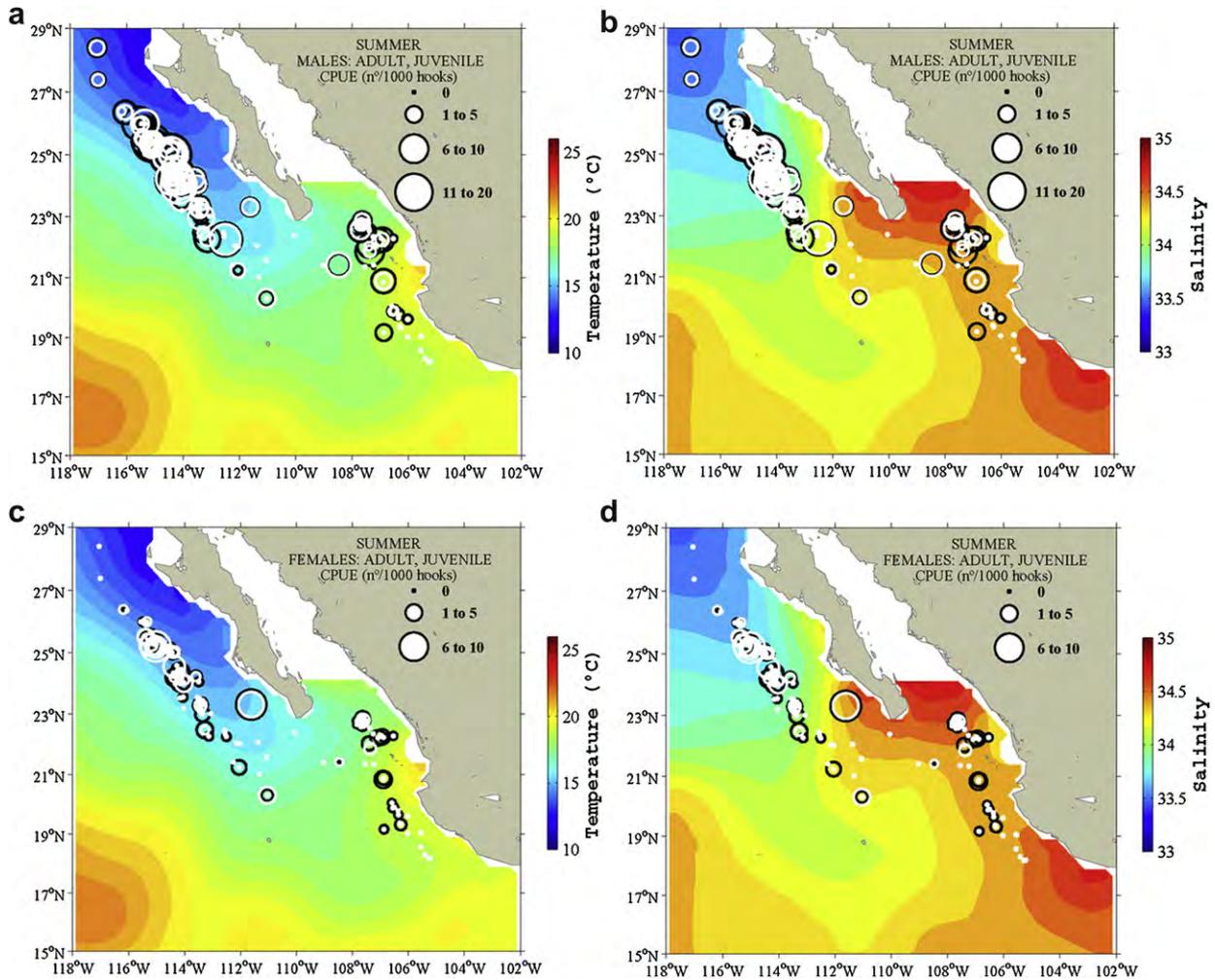


Fig. 5. CPUE distribution of males (adult: black circles, juvenile: white circles) and females (adult: white circles, juvenile: black circles) of *Prionace glauca* caught at oceanic waters of north-eastern Pacific off México during summer (1994–96/2000–02). Colour indicates temperature (a, c) and salinity (b, d) fields at 75.0-m depth. The isotherm and isohaline contours are separated by 0.5 °C and 0.1, respectively.

subtropical zones. However, methodological differences limit the contrasting of results, since those authors used other variables (latitude and sea surface temperature) to describe the distribution patterns of *P. glauca*.

The studies published to date have systematically explored the relationship between the distribution of *P. glauca* and the sea surface temperature (e.g., Vas, 1990; Nakano, 1994; Walsh and Kleiber, 2001; Queiroz et al., 2005; Montealegre-Quijano and Vooren, 2010; Carvalho et al., 2011). However, *P. glauca* is characterized by extensive vertical displacements. These movements were tracked around Santa Catalina Island (Scariotta and Nelson, 1977), in the north-western Atlantic (Carey and Scharold, 1990), in the vicinity of La Jolla submarine canyon, California (Klimley et al., 2002) and off the eastern coast of Australia (Stevens et al., 2010). Our results suggested that the sex-size groups of *P. glauca* were distributed within the stratum of 75-m depth at oceanic waters of ETPM, and their optimum thermal range oscillated between 14 and 20 °C, indicating that temperatures of distribution were similar to which were reported for this species within other oceanic ecosystems. The diving time estimated by Stevens et al. (2010) indicate that the sharks spend more than half of their time (52.0–78.0%) diving at depths between 50.0-m and 100.0-m and used more than half of their time (52.0–66.0%) diving in water temperatures between 17.5 and 20.0 °C. Scariotta and

Nelson (1977) noted that the optimum thermal range of distribution was situated between 14.0 and 16.0 °C. In turn, during a series of sharks' dives tracked by Carey and Scharold (1990), the average water temperature estimated was 13.7 °C while surface temperature was 26.0 °C. These authors suggested that surface temperature bears little relationship to the temperatures actually experienced by *P. glauca*; this factor may be important for functions such as reproduction, or distribution of prey, rather than act as a physiological limit for the species. According to previous evidences plus the results obtained here, we stress that the vertical displacements represent a strong limitation to relate the sea surface temperature with the spatial distribution of *P. glauca*; if this species–habitat relationship is explored it should be considered only as a descriptive approximation. For future studies we recommend the use of the temperature at depth of diving (if used data from sharks tagged) or use the temperature at the depth of capture (if used fishery data), only through these channels will be possible to estimate the thermal preference of *P. glauca* corresponding to their depth distribution and be able to identify the physiological limits of the species.

The horizontal distribution of *P. glauca* commonly shows spatial segregation by sex; this behaviour has been broadly documented in the Atlantic Ocean (Casey, 1985; Hazin et al., 1994; Henderson et al., 2001; Kohler and Turner, 2008), Pacific Ocean (Nakano, 1994), and

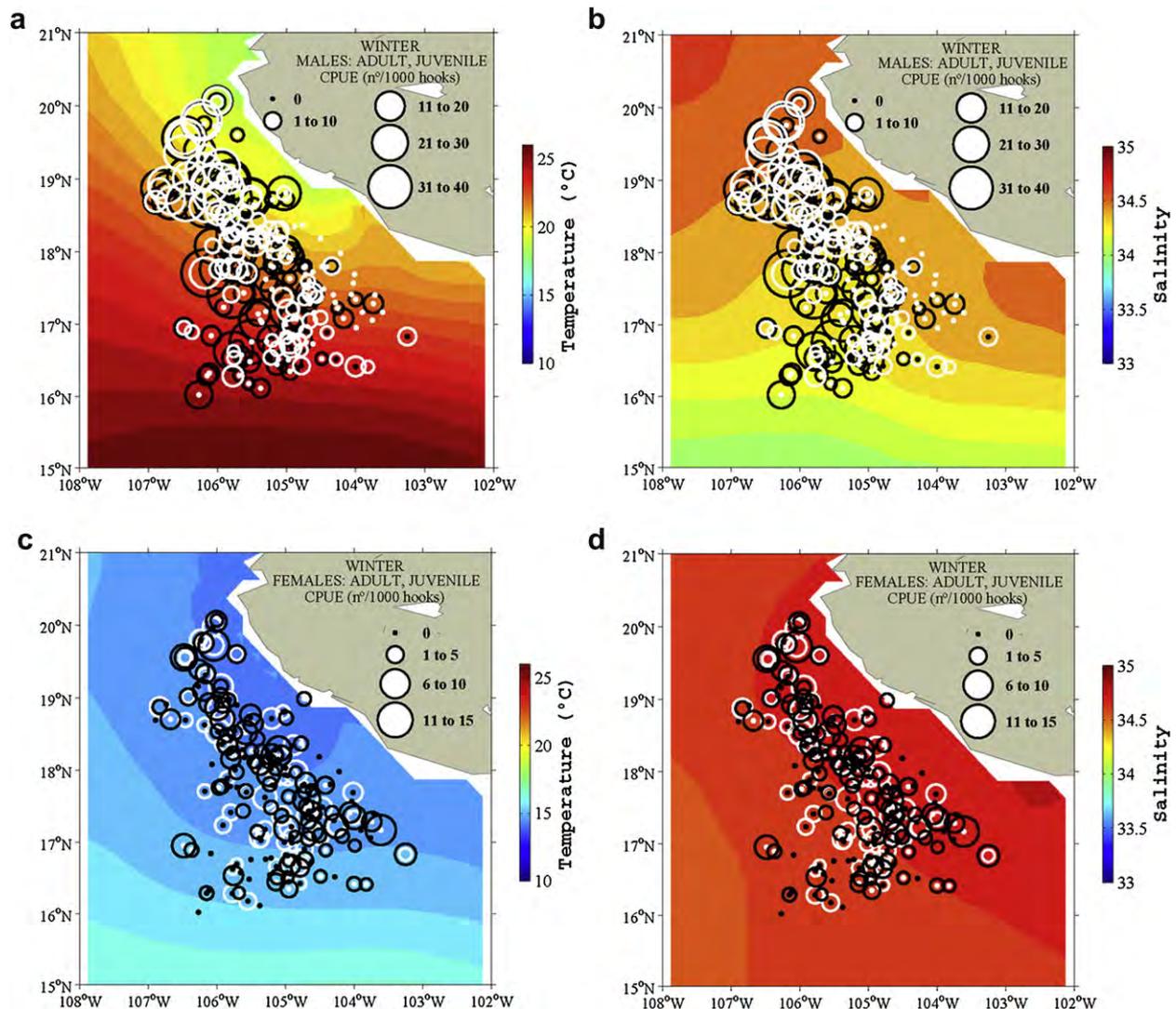


Fig. 6. CPUE distribution of males (adult: black circles, juvenile: white circles) and females (adult: white circles, juvenile: black circles) of *Prionace glauca* caught at coastal oceanic waters of north-eastern Pacific off México during winter (2003–2009). Colour indicates the temperature and salinity fields at 50.0-m depth (a, b) and 100.0-m depth (c, d). The isotherm and isohaline contours are separated by 0.5 °C and 0.1, respectively.

Indian Ocean (Gubanov and Grigor'yev, 1975). Nevertheless, vertical sexual segregation of *P. glauca* had been not quantified before, even though Hazin et al. (1994) suggested differences in the vertical distribution displayed by sexes in the first half of the year at the equatorial Atlantic. Here, we found differences in vertical distribution displayed by male and female at coastal oceanic waters of the ETPM, with males located at shallower depth stratum than females. Females dominated the portion of juvenile; meanwhile males dominated the portion of adult within this area. Then, we suggest that the vertical sexual segregation might be acting mainly between juvenile females and adult males at coastal areas. Further studies will be necessary to add new quantitative evidences to support the existence of this sexual behaviour in *P. glauca*.

To date is unclear when and where the pregnant females of *P. glauca* give birth. According to Pratt (1979), it is estimated that parturition occurs during early spring at north-western Atlantic but it is unknown where takes place this process. Nakano (1994) suggested that the parturition grounds of *P. glauca* are distributed within a wide open ocean region of the central north Pacific (between 20.0 and 30.0°N and 140.0°E–145.0°W). According to the author, only this area would qualify as a parturition ground. However, considering that

it is a species whose distribution range can cover an entire ocean basin is at least unlikely that all pregnant females distributed in the North Pacific using only this area for their parturitions. Evidence collected by Carrera-Fernández et al. (2010) support the idea mentioned above, since from samples taken from artisanal fishing landings off the western coast of Baja California Sur they found gravid females ($n = 37$, 2000–03) at different stages of pregnancy (initial and final stage, postpartum). Pregnant females were primarily caught in autumn (51% of the total, between November and December), and the remainder females were caught during late summer (September) and winter (January and February). Unfortunately, the position of fishing hauls was not reported by Carrera-Fernández et al. (2010), and then it was not possible to determine the distribution of the parturition grounds. The results of our research confirm the presence of pregnant females within coastal waters off Baja California Peninsula (22.0–28.0°N, 111.0–116.0°W) and off Colima (16.0–20.0°N, 104.0°–107.0°W). Furthermore, our results were consistent with Carrera-Fernández et al. (2010), who indicated that the largest catches of pregnant females occurred during autumn, although differences arise related with the records during spring, which were reported in our study and previously by Pratt (1979). Note that the

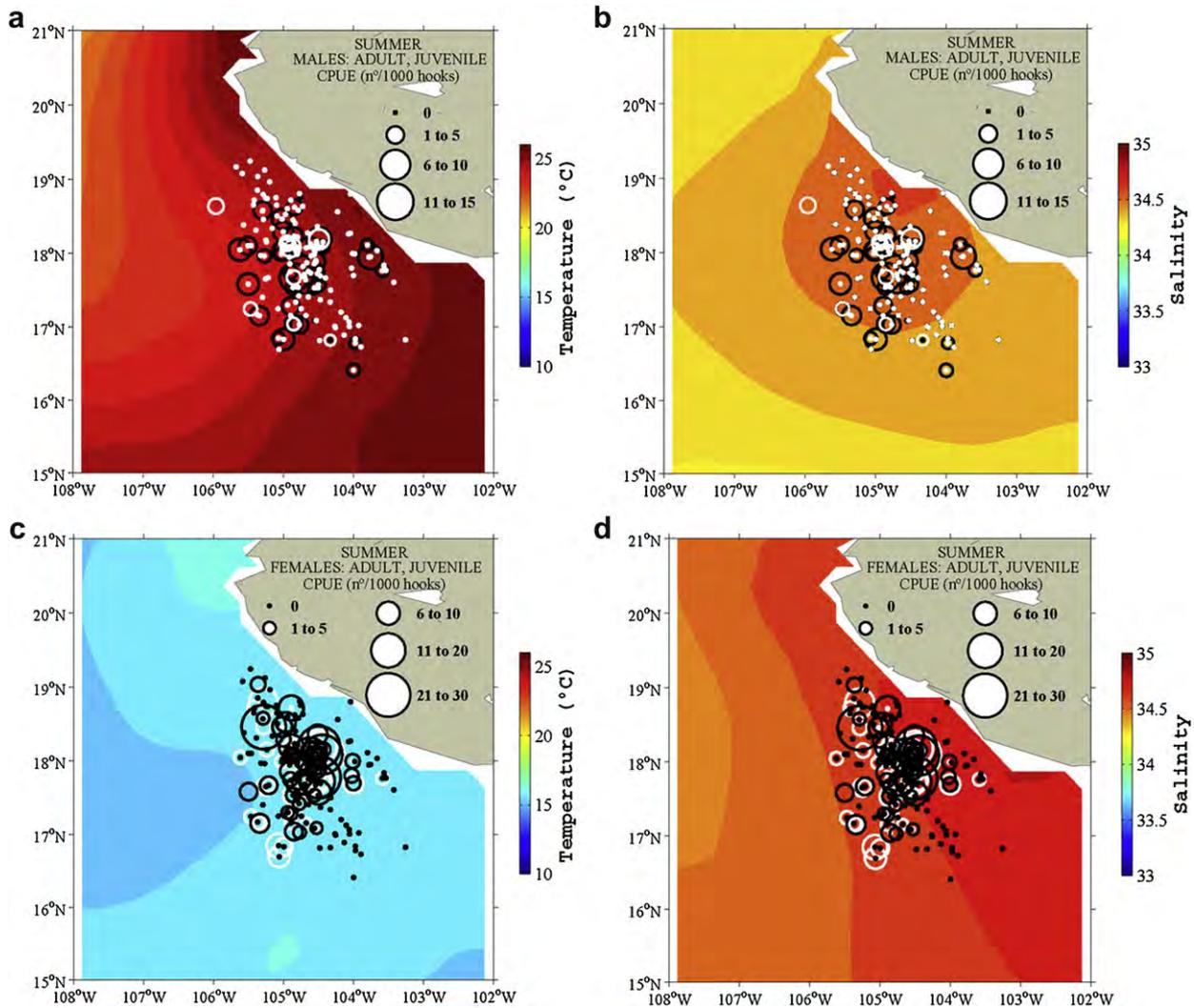


Fig. 7. CPUE distribution of males (adult: black circles, juvenile: white circles) and females (adult: white circles, juvenile: black circles) of *Prionace glauca* caught at coastal oceanic waters of north-eastern Pacific off México during summer (2003–2009). Colour indicates the temperature and salinity fields at 50.0-m depth (a, b) and 100.0-m depth (c, d). The isotherm and isohaline contours are separated by 0.5 °C and 0.1, respectively.

winter was identified as another period during which gravid females occurs off Baja California Sur. These evidences should be considered for future research. Nevertheless, the year period in which births occur remain controversial and it is still unknown if the parturition grounds are distributed on the continental shelf or towards its edge. Studies that bring together tagging techniques and remote sensing of pregnant females will be necessary to fully understand the reproductive cycle of *P. glauca*. In summary, the ETPM represent a critical habitat for *P. glauca* and have great importance on their reproductive cycle, especially as a parturition grounds.

The year round presence of pregnant females of *P. glauca* and the seasonal presence of juveniles' aggregations (both sexes) are two key elements that reflected the importance of the coastal waters off Colima. We suggest the development of fisheries management strategies to preserve the spatial-temporal functionality of this key area of the ETPM (e.g., seasons without fishing, enclosed zones to fishing).

5. Conclusions

This is the first time that been analyzed the population structure, the species–habitat relationships and distribution of *P. glauca* within oceanic and coastal oceanic waters of the north-eastern

tropical Pacific, supported by two long-line commercial fleets as sampling platforms. The population structure was characterized by the presence of juveniles' aggregations and pregnant females towards coastal waters and the presence of adult males' aggregations towards oceanic waters. The horizontal distribution of *P. glauca* exhibited latitudinal changes over the seasons which were coupled to the forward and backward of water masses through the study area. All sex-size groups were distributed in the same depth stratum at oceanic waters, meanwhile vertical sexual segregation were displayed at coastal oceanic waters. The ETPM represent a critical habitat for *P. glauca* and have great importance on their reproductive cycle.

Acknowledgements

We extend thanks to the INAPESCA of México and especially to Dirección General de Investigación Pesquera en el Pacífico Sur (Manzanillo, Colima) for allowing the use of the databases used in this research. R.V. and E.B. are part of the SEP-CONACYT, Ciencia Basica project 103 898, "Investigaciones Oceanográficas del Sistema Frontal de Baja California Sur". The National Council for Science and

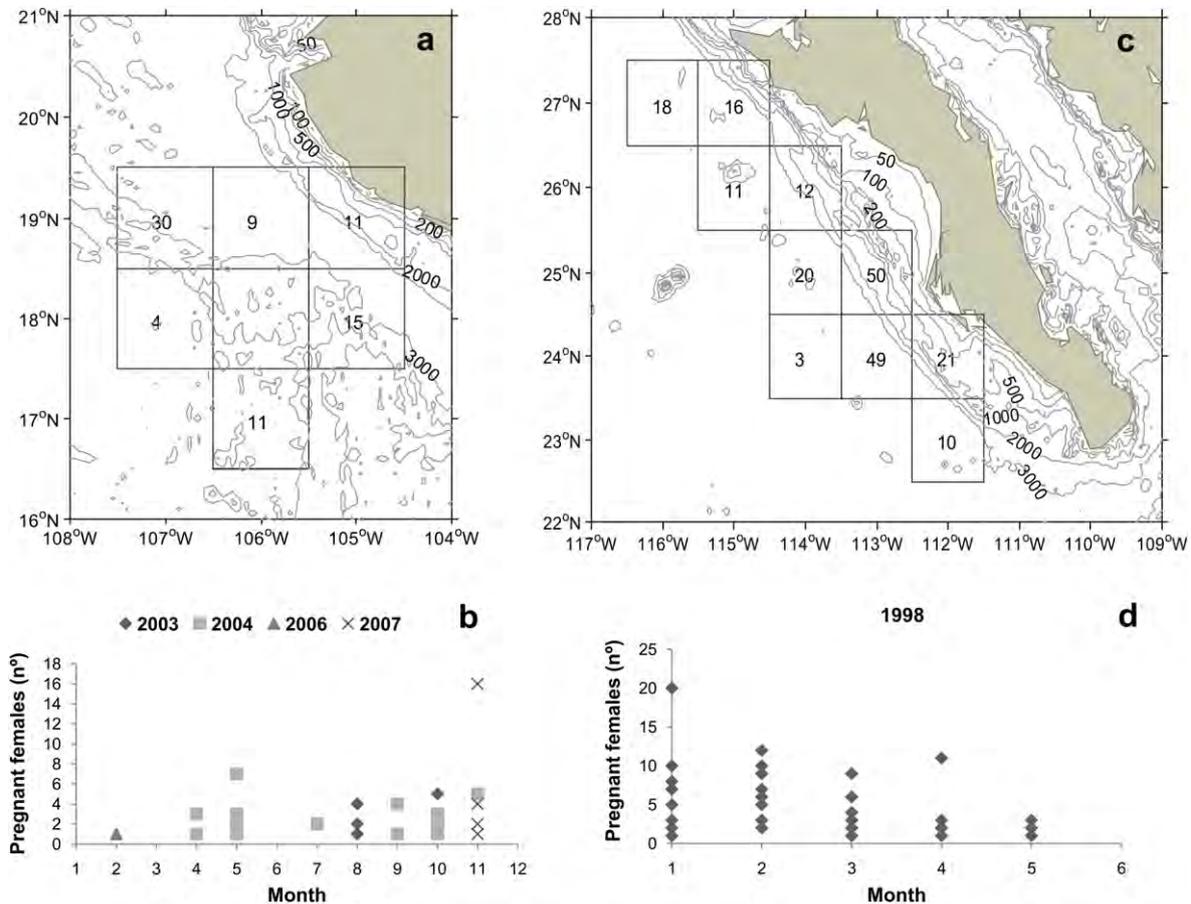


Fig. 8. Spatial (number by square) and temporal (number by month) distribution of pregnant females of *Prionace glauca* caught by the coastal oceanic long-line fleet (a, b) and by the oceanic long-line fleet (c, d) in the north-eastern Pacific off México. The isobaths of 50, 100, 200, 500, 1000, 2000 and 3000 m are shown.

Technology (CONACYT) funded R.V. (269770/220070) through a scholarship to pursue graduate studies at CICIMAR-IPN. We thank the National Oceanographic Data Center of the NOAA for the Levitus database.

References

- Bigelow, K.A., Boggs, C.H., He, X., 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography* 8, 178–198.
- Bonfil, R., Meyer, M., School, M.C., Johnson, R., O'Brien, S., Oosthuizen, H., Swanson, S., Kotze, D., Paterson, M., 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science* 310, 100–103.
- Boustany, A.M., Davis, S.F., Pyle, P., Anderson, S.D., Le Boeuf, B.J., Block, B.A., 2002. Expanded niche for white sharks. *Nature* 415, 35–36.
- Boustany, A.M., Weng, K.C.M., Anderson, S.D., Pyle, P., Block, B.A., 2008. Case study: white shark movements in the North Pacific pelagic ecosystem. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.), *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 82–86.
- Boyer, T., Levitus, S., Garcia, H., Locarnini, R.A., Stephens, C., Antonov, J., 2005. Objective analyses of annual, seasonal, and monthly temperature and salinity for the World Ocean on a 0.25° grid. *International Journal of Climatology* 25, 931–945.
- Carey, F.G., Scharold, J.V., 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology* 106, 329–342.
- Carrera-Fernández, M., Galván-Magaña, F., Ceballos-Vázquez, B.P., 2010. Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off Baja California Sur, México. *Aqua, International Journal of Ichthyology* 16, 101–110.
- Carvalho, F.C., Murie, D.J., Hazin, F.H.V., Hazin, H.G., Leite-Mourato, B., Burgess, G.H., 2011. Spatial predictions of blue shark (*Prionace glauca*) catch rate and catch probability of juveniles in the Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 68, 890–900.
- Casey, J.G., 1985. Transatlantic migrations of the blue shark: a case history of cooperative shark tagging. In: Stroud, R.H. (Ed.), *Proceedings of the First World Angling Conference*. Caped'Adge, France, 12–18 September 1984. International Fish Game Association, Dania Beach, Florida, pp. 253–267.
- Compagno, L.J.V., 2008. Pelagic elasmobranch diversity. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.), *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 14–23.
- Compagno, L.J.V., 1984. *FAO species catalogue 4. sharks of the world. an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. FAO Fisheries Synopsis* 125, 4(2), pp. 521.
- Eckert, S.A., Stewart, B.S., 2001. Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez, México, and the north Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 60, 299–308.
- Etnoyer, P., Canny, D., Mate, B., Morgan, L., 2004. Persistent pelagic habitats in the Baja California to Bering Sea (B2B) ecoregion. *Oceanography* 17, 90–101.
- Godínez, V.M., Beier, E., Lavín, M.F., Kurczyn, J.A., 2010. Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *Journal Geophysical Research* 115, C04007. doi:10.1029/2009JC005705.
- Gore, M.A., Rowat, D., Hall, J., Gell, F.R., Ormond, R.F., 2008. Transatlantic migration and deep mid-ocean diving by basking shark. *Biology Letters* 4, 395–398.
- Gubanov, Y.P., Grigor'ev, V.N., 1975. Observation on the distribution and biology of the blue shark *Prionace glauca* (Carcharhinidae) of the Indian Ocean. *Journal of Ichthyology* 15, 37–43.
- Hastie, T., Tibshirani, R.J., 1990. *Generalized Additive Models. Monographs on Statistics and Applied Probability*. Chapman and Hall, London, 335 pp.
- Hazin, F., Boeckman, C.E., Leal, E.C., Lessa, R., Kihara, K., Otsuka, K., 1994. Distribution and relative abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the southwestern equatorial Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 92, 474–480.
- Henderson, A.C., Flannery, K., Dunne, J., 2001. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the north-east Atlantic. *Journal of Fish Biology* 58, 1347–1358.
- Kessler, W., 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69, 181–217.
- Kim, Y.J., Gu, C., 2004. Smoothing spline gaussian regression: more scalable computation via efficient approximation. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 66, 337–356.
- Klimley, P.A., Beavers, S.C., Curtis, T.H., Jorgensen, S.J., 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes* 63, 117–135.

- Kohler, N.E., Turner, P.A., 2008. Stock structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean based on tagging data. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.), *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 339–350.
- Lavín, M.F., Beier, E., Gómez-Valdés, J., Godínez, V.M., García, J., 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophysical Research Letters* 33, L02601.
- León-Chávez, C.A., Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Lavín, M.F., Godínez, V.M., Farber-Lorda, J., 2010. Larval fish assemblages and circulation in the eastern tropical Pacific in autumn and winter. *Journal of Plankton Research* 32, 397–410.
- Litvinov, F.F., 2006. On the role of dense aggregations of males and juveniles in the functional structure of the range of the blue shark *Prionace glauca*. *Journal of Ichthyology* 46, 643–655.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized Linear Models*. Monographs on Statistics and Applied Probability. Chapman and Hall, London, 261 pp.
- Montealegre-Quijano, S., Vooren, C.M., 2010. Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. *Fisheries Research* 101, 168–179.
- Nakano, H., 1994. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. *Bulletin of the Natural Research Institute of Far Seas Fisheries* 31, pp. 141–256.
- Nakano, H., Stevens, J., 2008. The biology and ecology of the blue shark *Prionace glauca*. In: Camhi, M.D., Pikitch, E.K., Babcock, E.A. (Eds.), *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 140–151.
- Pratt, H.W., 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Bulletin* 77, 445–470.
- Queiroz, N., Lima, F.P., Maia, A., Ribeiro, P.A., Correia, J.P., 2005. Movement of blue shark, *Prionace glauca*, in the north-east Atlantic based on mark-recapture data. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 85, 1107–1112.
- R Development Core Team, 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org> Cited Feb 2011.
- Santana-Hernández, H., Macías-Zamora, R., Vázquez-Martínez, R., Valdez-Flores, J.J., 1998. Selectivity of the long-line system used by the Mexican fleet in the Exclusive Economic Zone. *Ciencias Marinas* 24, 193–210.
- Scariotta, T.C., Nelson, D.R., 1977. Diel behavior of the blue shark, *Prionace glauca*, near Santa Catalina Island, California. *Fishery Bulletin* 75, 519–528.
- Skomal, G.B., Zeeman, S.I., Chisholm, J.H., Summers, E.L., Walsh, H.J., McMahon, K.W., Thorrold, S.R., 2009. Transequatorial migrations by basking sharks in the western Atlantic Ocean. *Current Biology* 19, 1–4.
- Sosa-Nishizaki, O., Fulong-Estrada, E., Reyes-Gonzales, J.A., Perez-Jimenez, J.C., 2002. Blue shark (*Prionace glauca*) fishery in Baja California, México: an example of artisanal and middle scale fisheries interaction. *Science Council Research Document NAFO 02/140*.
- Stevens, J.D., Bradford, R.W., West, G.J., 2010. Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off eastern Australia: depth behaviour, temperature experience and movements. *Marine Biology* 157, 575–591.
- Sturges, H.A., 1926. The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association* 21, 65–66.
- Vas, P., 1990. The abundance of the blue shark, *Prionace glauca*, in the western English Channel. *Environmental Biology of Fishes* 29, 209–225.
- Walsh, W.A., Kleiber, P., 2001. Generalized additive model and regression tree analysis of blue shark (*Prionace glauca*) catch rates by the Hawaii-based commercial long-line fishery. *Fisheries Research* 53, 115–131.
- Weng, K.C., Block, B.A., 2004. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. *Fisheries Bulletin* 102, 221–229.
- Weng, K.C., Foley, D.G., Ganong, J.E., Perle, C., Shillinger, G.L., Block, B.A., 2008. Migration of an upper trophic level predator, the salmon shark *Lamna ditropis*, between distant ecoregions. *Marine Ecology Progress Series* 372, 253–264.
- Weng, K.C., Castilho, P.C., Morrissette, J.M., Landeira-Fernandez, A.M., Holts, D.B., Schallert, R.J., Goldman, K.J., Block, B.A., 2005. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks. *Science* 310, 104–106.
- Wood, S.N., 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida, pp. 221–270.
- Wilson, S.G., Polovina, J.J., Stewart, B.S., Meekan, M.G., 2006. Movements of whale sharks (*Rhincodon typus*) tagged at Ningaloo Reef, western Australia. *Marine Biology* 148, 1157–1166.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*, fourth ed. Prentice Hall, New Jersey, 663 pp.

13.2. Artículo 2.

Relationship between oceanographic mesoscale dynamics and the distribution of blue shark catches in the Eastern Tropical Pacific: with and without the influence of an extreme El Niño/La Niña event

Relationship between oceanographic mesoscale dynamics and the distribution of blue shark catches in the Eastern Tropical Pacific: with and without the influence of an extreme El Niño/La Niña event

RODOLFO VÖGLER^{1*}, EMILIO BEIER², SOFÍA ORTEGA-GARCÍA¹⁺, HERIBERTO SANTANA-HERNÁNDEZ³

1- *Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Playa Palo de Santa Rita Casilla 952. La Paz, B.C.S. México.*

2- *Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). Unidad La Paz. Miraflores No. 334. CP 23050. La Paz, B.C.S. México.*

3- *Dirección General de Investigación Pesquera en el Pacífico Sur. Instituto Nacional de Pesca de México. Playa Ventana s/n. Manzanillo, Colima. México.*

⁺- *Fellowship of Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del IPN.*

Running head: Mesoscale dynamics and blue shark catches distribution

**Corresponding author: CICIMAR-IPN. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Playa Palo de Santa Rita. CP 23096. La Paz, B.C.S. México. Tel.: (52+612) 1234658. Fax: (52+612) 1225322. E-mail: rodolfovogler@gmail.com.*

Abstract

Ecological effects of El Niño/La Niña events on large pelagic sharks are unknown. Here, we analyzed the distribution of *Prionace glauca* catches and their relationship with the dynamics of mesoscale eddies, with and without the influence of the extreme 1997-99 El Niño/La Niña event in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. Biological sampling was conducted by scientific observers on-board a Mexican long-line fishing fleet which operated from January/1996 to December/2002. Sea surface heights and their associated geostrophic velocities were calculated for several seasons between 1997 and 2001. Highest catches and effort were concentrated between 17-30°N and 106-118°W which accounts 88.5% (n= 826) of fishing sets over the 7-year period. High correlation ($R=0.70$, $t= 6.42$, $P<0.01$) was established between time-series of *P. glauca* catch per unit of effort (sharks per 1000 hooks) and the Multivariate El Niño/Southern Oscillation Index. Latitudinal and longitudinal displacement of Inter-Tropical Convergence Zone and fishing grounds were observed across El Niño/La Niña cycle. A sharp increase of *P. glauca* catches was registered during 1997-98 El Niño associated to a progressive northwestward displacement of fishing grounds, especially in summer/1997 and winter/1998. Contrarily, a decrease in *P. glauca* catches was observed during 1998-99 La Niña event, with a southeastward displacement of the fishing grounds. Highest CPUE took place over the edges of cyclonic or anticyclonic eddies which were related with high geostrophic velocities. Dynamics of mesoscale eddies and their relationship with *P. glauca* catches distribution was independent of the presence of El Niño/La Niña event in the study area.

Key words: Blue shark, spatial ecology, mesoscale eddies, sea surface height, El Niño/La Niña events

Introduction

Biological effects of extreme El Niño events in the Eastern Tropical Pacific have been documented and explained mainly for phytoplankton and commercial fish stocks, as were pointed out by Wang & Fiedler 2006 (and references there in). For example, a review of the effects of the 1982-83 El Niño in the Eastern Equatorial and Peru upwelling systems of Barber & Chavez (1986) show a deepening of the thermocline, and the nutricline, resulted in a diminished primary production which in turn, eventually affected survival, reproduction, and distribution of higher trophic level organisms.

During El Niño years, negative effects such as mortality or reproductive failure, are most severe on populations that depend on local feeding or breeding grounds situated in coastal waters or around islands (Fiedler 2002). Seabird populations of the coastal ecosystems of Peru (Tovar et al. 1987; Crawford & Jahncke 1999), California Current (Ainley et al. 1995; Sydeman et al. 2001) and Galápagos islands (Valle et al. 1987) were affected by warm conditions and by the reduction of food availability which led to reduced reproduction, starvation and mass mortality of young during El Niño events (Fiedler 2002). In marine mammals, mortality and other population effects of El Niño have been observed for Peruvian dusky dolphins (Manzanilla 1989), Peruvian pinnipeds (Majluf & Reyes 1989; Ballance et al. 2006) and Galapagos pinnipeds (Trillmich & Limberger 1985; Ballance et al. 2006).

The positive effects of El Niño events on the distribution and catchability of large pelagic fishes (such as tuna species) and squids (such as jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* D'Orbigny 1835) have been documented in prior researches. The 1997-98 El Niño had a positive influence on the catches of yellowfin tuna (*Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788)) off the entrance to the Gulf of California (Torres-Orozco et al. 2006). At the eastern equatorial Pacific, a high abundance of *D. gigas* tends to occur in association with the well-developed countercurrent ridge (upwelling) off the Costa Rica dome during 1997-98 El Niño, while it was less abundant during the 1999 La Niña when the countercurrent ridge was less developed (Ichii et al. 2002). Large individuals of *T. albacores* were also highly concentrated along the countercurrent ridge off the Costa Rica dome during 1997-98 El Niño than during

1999 La Niña (Ichii et al. 2002). The skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758)) and small individuals of *T. albacares* were associated with the Equatorial ridge. The catches of both species were larger south of the Equator during 1997-98 El Niño, while during 1999 La Niña larger catches were concentrated north of the Equator (Ichii et al. 2002). The event of El Niño affected the distribution of mature individuals of albacore tuna (*T. alalunga* (Bonnaterre, 1788)) in the centre and southwest North Pacific (Kimura et al. 1997). The low Catch Per Unit Effort (CPUE) of *T. alalunga* appears to be associated with low Sea Surface Temperature (SST), whilst highest CPUE corresponded to high SST within the south of Japan, the equatorial region and the west coast of the United States (Kimura et al. 1997).

The relationship between the distribution of large pelagic fish catches and the dynamics of mesoscale eddies has been demonstrated for the bigeye tuna (*T. obesus* (Lowe, 1839)) at the Palmyra Atoll during the 1997-1999 El Niño/La Niña events (Howell & Kobayashi 2006). Two large cold-core eddy features were observed during January 1998 (winter). Through the next 5-month period, the reversal of the current system was evident. As the current reversed, a warm-core eddy feature developed (spring) which appeared to constrain the catches of *T. obesus* to the region north of Palmyra Atoll. It is hypothesized that the combination of the eastward advection of the warm pool coupled with vertical changes in temperature during the winter months (from December to April) of El Niño events promotes an increase on the availability of *T. obesus* in this region of the Central Tropical Pacific (Howell & Kobayashi 2006).

The effects of El Niño/La Niña cycle on large pelagic sharks remain poorly described and they have not been quantified in the Eastern Pacific. Changes in the distribution of oceanic elasmobranchs associated with different water masses were briefly registered. The occurrence of diverse tropical and subtropical oceanic large shark species was observed off the coastal zones of Ecuador (Eastern Equatorial Pacific), Peru and Chile (Eastern Tropical Pacific) during 1982-83 El Niño event (Alvial 1985; Arntz 1986). A variety of oceanic elasmobranchs, such as the hammerhead shark (*Sphyrna* spp.), the mako shark (*Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810), and large rays such as *Myliobatis* spp. and *Manta hamiltoni* (Walbaum, 1792) were observed unusually close to the coast (Alvial 1985; Arntz 1986). The same

behavior was also reported in the northern hemisphere. Large sharks with oceanic habits, like the blue shark (*Prionace glauca* (Linnaeus, 1758)), were registered frequently in coastal waters during the summer of 1983 (Pearcy & Schoener 1987).

Prionace glauca has the widest geographic distribution of all cartilaginous fish (Kohler & Turner 2008). The ecological responses of this oceanic-epipelagic shark to the effects of El Niño/La Niña events were unknown until the present. In addition, the relationship between the catches distribution of *P. glauca* and the dynamics of mesoscale physical processes has not been demonstrated so far. Here, we analyzed the spatial-temporal distribution changes of *P. glauca* catches and their relationship with the dynamics of water masses and with the position of eddies and meanders in the Eastern Tropical Pacific off Mexico (ETPM) during 1997-99 El Niño/La Niña cycle.

Materials and methods

Oceanographic conditions in the study area

The ETPM is a dynamic region associated with the confluence of different ocean currents. A branch of the California Current (CC) flows equatorward from the northwest into the ETPM (Kessler 2006), and the Mexican Coastal Current (MCC) flows poleward from the tropical region and near the coast (Lavín et al. 2006). The connection between these currents remained unknown until a report by Godínez et al. (2010) showed that the large-scale circulation inside the ETPM can be described in terms of the local forcing. During the cold period (winter and spring), the large-scale circulation is cyclonic, transporting cold water toward the ETPM. During the warm period (summer and autumn), the large-scale circulation is anticyclonic and brings warm tropical surface water toward the ETPM. This reversing circulation pattern is explained in Godínez et al. (2010) as a long Rossby wave forced by the local wind stress curl and a long Rossby wave radiating from the continental coast. Water mass properties inside the ETPM are poorly understood, but León-Chávez *et al.* (2010) recently showed that the surface layer (0-150 m) mainly consists of three water masses: CC Water (CCW, 12.0-21.0 °C, 33.8-34.5); Subtropical Subsurface Water (StSsW, 14.0-21.0 °C, 34.5-35.0), and Tropical Surface Water (TSW, 25.0-30.0 °C, 33.8-34.5). Other kinds of water masses are the result of mixing between the main

water masses, in addition to atmospheric forcing (León-Chávez et al. 2010). CCW exhibits a minimum subsurface salinity near a depth of 50 m.

The Baja California Frontal System (BCFS) is a dynamic region within the ETPM, spreading between 0 and 300 km east of Baja California Sur, characterized by a persistent (> 8 month/year) high concentration of frontal features generated by the confluence of the cold southbound CC, and the warm northbound Davidson Current (i.e. the California Counter-Current) as it intersects the Baja California Peninsula (BCP) (Etnoyer et al. 2004).

Physical data bases

The SST data for 1996-2002, covering the ETPM, were derived from the Advanced Very High Resolution Radiometer-Pathfinder v5 (spatial resolution: 4 km). Daily SST measurements were downloaded from the National Aeronautics and Space Administration [web site](http://podaac.jpl.nasa.gov/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder/data_v5/daily) (ftp://podaac.jpl.nasa.gov/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder/data_v5/daily).

Each monthly set of the daily-images was averaged into a single-monthly SST image. Subsequently, each set of three monthly-images was averaged into a single-seasonal SST image. The seasons were defined as follows: 1) winter: January-March; 2) spring: April-June; 3) summer: July-September; and 4) autumn: October-December. The seasonal mean SST fields were estimated for summer/1997, autumn/1997, winter/1998, spring/1998, spring/1999, summer/1999 and autumn/1999. According to Wyrcki (1965) the northern boundary of the Tropical Surface Water (TSW) is located near 15.0°N, showing an annual displacement of approximately 5 degrees of latitude during the year, and can be related to the annual movement of the 25 °C surface isotherm. The position of this surface isotherm was considered as a proxy of the seasonal displacement of the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ) as was proposed by Wyrcki (1965).

Multivariate El Niño/Southern Oscillation Index (MEI) time-series from January/1996 to December/2002 were obtained from the Earth System Research Laboratory of the National Oceanic and Atmospheric Administration website

(<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI>). The MEI is computed separately for each of twelve sliding bi-monthly seasons (Wolter & Timlin 1993).

Monthly mean sea surface height anomalies (SSH) ($1/3^\circ$ resolution) was obtained for the period September 1997 to February 2001, from the Segment Sol Altimétrie et Orbitographie/Developing Use of Altimetry for Climate Studies, Ssalto/Duacs Data, and distributed by Archiving Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic Data (Aviso) (<http://www.aviso.oceanobs.com>). Gridded high resolution ($1/4^\circ$) of temperature and salinity climatology at standard depths (WOD01, Boyer et al. 2005) was obtained from the National Oceanographic Data Center web site (<http://www.nodc.noaa.gov>).

To reconstruct the sea surface level we have added: the long-term mean sea surface height calculated from the surface geopotential anomalies of WOD01; to the sea surface height anomalies from Aviso (after remove any spurious temporal mean). Instead of using a fixed depth as reference level, we have used the isopycnal of 27 kg m^{-3} (hereafter, SSH_{27}). According to Godínez et al. (2010), this isopycnal has an average depth of 540 m in the outer oceanic region adjacent to the Gulf of California, and it is the better representation of the surface circulation in the Eastern Tropical Pacific off Mexico in the sense that minimize the differences between the sea level elevation and the surface geopotential anomaly calculated from hydrographic observations. The fields of SSH_{27} do not differs so much from those obtained by Strub & James (2002) or Kessler (2006), which use 500 m and 400 m as reference level, respectively. Surface geostrophic velocities were calculated proportional to the SSH_{27} gradients. The SSH_{27} and the associated geostrophic velocities were calculated for summer/1997 (September), autumn/1997 (October-December), winter/1998 (January-March), spring/1998 (April-June), spring/1999 (April-June), summer/1999 (July-August), autumn/1999 (December), summer/2000 (July-September) and winter/2001 (January-February).

On-board sampling

Sampling was conducted on board of the Mexican long-line commercial fishing fleet which operated in oceanic waters of the Eastern Tropical Pacific (17 vessels, 877

sets, 1996-2002, 8°00'-30°00'N, 93°00'-118°00'W) (Figure 1a), by observers from the South Pacific General Fisheries Research Center (CRIP) of the National Fisheries Institute of México (INAPESCA). At each fishing set the following data were collected: date, number of hooks, initial and final geographical location (latitude and longitude). Depending on weather conditions, the total number of sharks caught per fishing set (or a random sample) were identified to the species level, counted, sexed, and measured to the lowest cm of total body length (L_T), according to Compagno (1984). Total monthly CPUE (number of sharks caught per 1000 hooks) of *P. glauca* that were obtained from January/1997 to December/1999 in the Eastern Tropical Pacific are shown in Figure 1b.

Data analyses

*Correlation between *P. glauca* catches and MEI*

Monthly running means were calculated for the 1996-2002 time-series of *P. glauca* CPUE that were obtained between 16° N-30° N and 105° W-118° W (dashed-line square in Figure 1a). The Pearson analysis (Zar 1999) was applied to measure the correlation between the monthly running means of the CPUE and the MEI. For the analysis the trend of both time-series was removed.

*Spatial-temporal distribution of *P. glauca* catches*

The ETPM was divided into 1° by 1° grid quadrants to analyze the latitudinal and longitudinal variations on the distribution of *P. glauca* CPUE (Figure 1a). To estimate seasonal variations, it was calculated the CPUE per fishing haul during the following seven seasons of 1997-99 El Niño/La Niña event: summer/1997, autumn/1997, winter/1998, spring/1998, spring/1999, summer/1999 and autumn/1999. The same temporal variability was also calculated for two seasons during non-El Niño/La Niña period: summer/2000 and winter/2001.

Results

*Total monthly catches of *P. glauca**

During 1997-99 El Niño/La Niña events, the total monthly CPUE shows maximum values from September of 1997 to June of 1998. In contrast, CPUE-values before of September of 1997 and after June of 1998 were minor in one order of magnitude (Figure 1b).

*Correlation between *P. glauca* catches and MEI*

Largest CPUEs were located between 16° N-30° N and 105° W-118° W (dashed-line square in Figure 1a). This area concentrated 88.5% (n= 826) of fishing sets that were established from January of 1996 to December of 2002. Pearson correlation analysis demonstrated a high correlation ($R=0.70$, $t= 6.42$, $P<0.01$) between the *P. glauca* CPUE time-series and the MEI (Figure 2). The positive (negative) values of MEI, correspond to positive (negative) values of CPUE during El Niño (La Niña) events.

1997-99 El Niño event: oceanographic dynamics and distribution of catches

During the 1997-98 El Niño event, the more pronounced peaks of positive SST anomalies occurred during summer/1997, autumn/1997, winter/1998 and spring/1998 (Table I). As the El Niño event was developed, the surface isotherm of 25 °C (as a proxy) indicates a latitudinal displacement of the ITCZ following the northwestward movements of warm-waters.

Summer/1997

The southeast and central ETPM were dominated by warm water (SST: 25-30 °C), while the northern zone was under the influence of cold water (SST: 22-25 °C) which correspond to position north and south of the 25 °C surface isotherm (Figure 3a). Off the BCP the current that flows towards the southeast turn northeastward and re-circulates toward the northwest over the peninsular coast. This circulation pattern described by the currents enclose several cyclonic eddies where the fishing sets were located (Figure 3b). The core of fishing ground locations was distributed in oceanic waters (between 20° N-24° N and 111° W-115° W) overlapped the CC waters, and near the domains of the ITCZ. Fishing sets with the highest CPUEs were placed

where the current had the highest velocities and the SSH₂₇ varied from 100 to 105 cm (Figure 3b).

Autumn/1997

The ITCZ extends from the southwest to northeast at 24° N, similar to summer/1997, but tropical water was expanded in a wide coastal core near 300 km apart from the coast of BCP (Figure 4a). A wide cyclonic circulation appears to follow the contour of the 25 °C surface isotherm (Figure 4b). A southeastward flow of CC branch located far from the coast turns toward the northeast and re-circulates northwestward close to the coast of BCP (Figure 4b). Fishing sets, with the highest CPUEs, were located principally at the ITCZ and over currents fields with the highest velocities. A few fishing sets with low CPUE took place in the zone off the entrance to the Gulf of California (between 21° N-23° N and 106° W-108° W) (Figure 4b).

Winter/1998

The position of the ITCZ moved southward (Figure 5a), as usual occurs in the seasonal winter period, however, their position was located more southward during the seasonal climatology, and outside of the bound of our study region (see Figure 2 of Lavin et al. 2009). The core of the fishing grounds, with the highest CPUEs, were located along the coastal and oceanic waters off the BCP (between 19° N-27° N and 111° W-116° W) and over a near coastal jet which flows southeasternward and had the highest current velocities (Figure 5b). Relative high CPUE took place in the edge of several anticyclonic eddies.

Spring/1998

The ITCZ extend from the southwest to northeast from 18° N to 24° N (Figure 6a). Similar to winter/1998, the core of the fishing grounds, with the highest CPUEs, were distributed in oceanic waters off the BCP (between 20° N-26° N and 111° W-114° W) and overlapping a near-coastal southeastward jet. Some fishing sets with relative high CPUE were distributed toward the southwest and along the edge of eddies (Figure 6b).

1998-99 La Niña event: oceanographic dynamics and distribution of catches

During the 1998-99 La Niña event, the more pronounced peaks of negative SST anomalies occurred along winter/1999, summer/1999 and autumn/1999 (Table I). This meteorological-oceanographic phenomenon strongly affects the ETPM during the four seasons of 1999. As the La Niña event was developed, the ITCZ was displaced southeastward following the movements of warm-waters, which was detected by the position of the 25 °C surface isotherm, always moving toward south with respect to the seasonal climatology showed in Lavin et al. (2009).

Winter/1999

During winter/1999, the ITCZ was distributed at the southern zone of the ETPM (between 16° N and 18° N). The fishing grounds were located southernward, and outside the boundaries of the ETPM (9° N - 17° N, 99° W - 110°W). The CPUE of *P. glauca* was low and ranged between 2 and 10 sharks per 1000 hooks (data not shown).

Spring/1999

The drastic changes in oceanographic conditions that occurred from 1997-98 El Niño to 1998-99 La Niña were visibly at spring/1999 (Figure 7a) when it is compared with spring/1998 (Figure 3a). The ITCZ was located in the southern range of the study area. Several cold-core eddies were observed immersed in a wide area of cyclonic circulation which covers practically the whole ETPM (blue area of Figure 7b). The fishing grounds were distributed at the entrance of the Gulf of California (between 21° N-23° N and 105° W-108° W); fishing sets with the highest CPUEs were located over current fields with high velocities, where the SSH₂₇ ranged from 95 to 105 cm. Scattered fishing sets with low CPUEs occurred in the southeastern corner of the ETPM (Figure 7b).

Summer/1999

The surface isotherm of 25 °C was shifted southward 3 degrees of latitude respect of summer/1997 (Figure 3a), which made the ETPM colder during summer/1999 (Figure 8a). A few scattered fishing sets with low values of CPUE (3 to 13 sharks per 1000 hooks) occurred in the central and southeastern coastal zone (Figure 8b).

Autumn/1999

The ITCZ was located towards the center of the ETPM during autumn/1999 (Figure 9a), which made the ETPM colder than autumn/1997 (Figure 4a). The isotherm of 25 °C remains shifted southward 3 degree of latitude. The fishing grounds were narrowly distributed along the entrance to the Gulf of California (between 20° N-23° N and 106° W-110° W), meanwhile the fishing sets with relative high CPUE were located over currents fields with high velocities, where the SSH₂₇ varied from 100 to 105 cm (Figure 9b).

Non-El Niño/La Niña period: oceanographic dynamics and distribution of catches

To shows the spatial distribution of CPUE out of the period of 1997-1999 we have selected the snapshots quarterlies of summer/2000 (Figure 10a) and winter/2001 (Figure 10b), where ranges of CPUE are denoted by grey filled circles. These both non-El Niño/La Niña periods were selected because the conditions of EL Niño/La Niña events are expressed slightly off BCP, according to Bograd et al. (2000) and Espinosa-Carreón et al. (2004). The general contrasts between summer/2000 and winter/2001 is that CPUE spatial distribution in summer is located in the cold water of the California Current System (northward of 23° N) meanwhile during winter CPUE distribution shifts southward and according to the latitudinal movement of the ITCZ (Figure 10a, c). During summer/2000 the relative high values of CPUE were distributed over the CC, which flows equatorward until 20° N (Kessler 2006; Godínez et al. 2010) and then turns to the east to reach the continental coast where recirculates northward against the Mexican coast. During winter/2001, the CC flows until 17° N (Kessler 2006; Godínez et al. 2010), as turn eastern-ward as in the

summer period. Relative high values of CPUE were distributed over the CC, near 17° N.

A second characteristic of the spatial distribution of the CPUE was that their relative high values were located in places with high SSH₂₇ gradients and high geostrophic velocities. The superposition of highest CPUE fishing sets with meanders and eddies was evident during summer/2000 (Figure 10b). Also, high values of CPUE were located in the border of eddies as in the cyclonic eddy located in 23° N and 113° W during winter/2001 (Figure 10d). The surface circulation in the ETPM is mainly composed by: a large-scale circulation (the annual plus the semi-annual scales), that connect the California Current System with the tropical region; and the mesoscale circulation of cyclonic and anticyclonic eddies. Both time scales explain the same amount of the total variance (Godínez et al 2010) what make difficult in a snapshot distinguish what variability correspond to each other.

Discussion

Here we identified a relationship between the spatial-temporal distribution of *P. glauca* CPUE and the dynamics of oceanic currents, providing insights into the underlying mechanisms that determine the distribution and habitat preference of *P. glauca* in the ETPM during 1997-1999 El Niño/La Niña events. Latitudinal-longitudinal displacement of water masses encompasses the fishing grounds displacements during 1997-1999 strong interannual events. The movements of cold water masses northwestward (1997-98 El Niño) and southeastward (1998-99 La Niña) was follows by a progressive northward (southward) displacement of fishing grounds. The fishing sets with highest CPUEs of *P. glauca* took place over the edges of cyclonic (cold) or anticyclonic (warm) eddies which were related with high geostrophic velocity associated to the large-scale circulation of the California Current System.

This is the first quantitative record of positive effects of the El Niño event on CPUE distribution and availability of a pelagic shark species. During the 1997-98 El Niño event, the peaks of positive SST anomalies were accompanied by a sharp increase on *P. glauca* CPUE within the ETPM, especially in summer/1997 and winter/1998. The maximum development of El Niño occurred in winter/1998, which

coincided with an increase in the values of CPUE, of about one order of magnitude compared with the snapshots quarterlies of summer/2000 and winter/2001. The ITCZ was moving northwestward according to the development of El Niño and following the movements of the tropical waters. The spatial distribution of fishing sets indicated that the highest CPUEs were registered near or over the ITCZ, suggesting that *P. glauca* was densely aggregated around this zone. The ecological reason for the increase on the density of this pelagic shark around the ITCZ could be linked to food availability. The same kind of feeding strategy was suggested by Etnoyer et al. (2004) for *Balaenoptera musculus* (blue whale) off Baja California Sur over a single El Niño/South Oscillation cycle (1996-1999).

During the 1998-99 La Niña event a negative effects on *P. glauca* CPUE distribution and availability were detected, with an equatorward displacement of fishing grounds. The CPUE fell below of the values that were obtained during the snapshots quarterlies of summer/2000 and winter/2001. This drastic change can be seen mainly in winter/1999 and summer/1999. Both seasons registered the lowest CPUE values of the sampled period and the core of fishing grounds was located outside of the limits (toward the south) of the study area, particularly during winter/1999. The southeastward movement of the tropical waters during the development of La Niña, was followed by the movement of both the ITCZ as well as the distribution of the fishing grounds. The exception was spring/1999 when the La Niña event start to weaken, resulting in an expansion of the fishing grounds, which were located at the entrance to the Gulf of California and near the ITCZ. During this season, the CPUE of *P. glauca* reached values above those were obtained during the non-El Niño/La Niña period, which could be linked to a relaxation of the negative thermal conditions. Similarly, Torres-Orozco et al. (2006) noted negative anomalies of SST and catches of *T. albacares* were extremely low at the entrance to the Gulf of California during the periods prior to the El Niño events of 1991 and 1997.

In this work we have detected the spatial overlap between the distribution of *P. glauca* catches and the location of eddies, edges of currents or both. These evidences could be backed by the work of Carey & Scharold (1990) which had shown, using acoustic telemetry data, that *P. glauca* swam following the streamlines

of a warm eddy derived from the Gulf Current. The tracking indicated that the shark was located half way out from the center of the core eddy, the point where the eddy current is strongest and where it would obtain the greatest advantage if it was headed in the direction of the current (Carey & Scharold 1990). The data of our research support the hypothesis that *P. glauca* uses the edge of eddies as a transport strategy. We suggest that this pelagic shark could use the eddies to save energy during the swimming, by taking advantage of high current velocities found on the edge of eddies.

Both seven years time series (CPUE and MEI) that we have included in our study are short to extrapolate the high correlation obtained to other interannual equatorward events. These results only mean that in extreme El Niño/La Niña events like 1997-1999, CPUE of *P. glauca* encompasses the MEI interannual variability. It is common the use of MEI values to describe interannual variability in the Eastern Tropical Pacific, for example in Godínez *et al* (2010), the correlation between the MEI and the low-frequency SSH₂₇ variability was very high (R= 0.54). As MEI is calculated in the equator region, it means that the interannual variability in the Eastern Tropical Pacific has the origin mainly at the equator area (see Godínez *et al.* 2010, and reference there in).

The positive effects of interannual equatorward El Niño event on top-predators have been recognized in oceanic ecosystems of subtropical regions (e.g., Kimura *et al.* 1997; Ichii *et al.* 2002; Torres-Orozco *et al.* 2006, and the present work). However, evidences of negative effects of El Niño phenomena on oceanic top-predators have not been reported, probably due to the wide spatial distribution of large pelagic species and also, possibly due to the local interaction between El Niño event and certain physical processes (e.g., advection, eddies, frontal systems, coastal trapped waves).

Overall, for the first time we have shown the positive (negative) effects of the 1997-98 El Niño (1998-99 La Niña) on catches distribution and availability of a pelagic shark species in the ETPM. Highest CPUEs occur in subtropical waters, near the ITCZ, and following latitudinal displacement of the convergence zone. During the study period, the fishing sets with highest CPUEs of *P. glauca* were associated to strong geostrophic fluxes of the California Current System, and the edges of

meanders and eddies (anticyclonic or cyclonic). Dynamics of mesoscale eddies and their relationship with *P. glauca* catches distribution was independent of the presence of El Niño/La Niña event in the study area.

Acknowledgements

We extend thanks to the INAPESCA of México and especially to CRIP (Manzanillo, Colima) for allowing the use of the databases used in this research. This is a product of project “Investigaciones Oceanográficas del Sistema Frontal de Baja California”, CONACYT, (SEP-2009, 103 898). Mauricio Ruíz is acknowledged for their methodological assistance. Thanks to Luis Hückstadt for their comments in an early manuscript version. The National Council for Science and Technology (CONACYT) funded R.V. (269770/220070) through a scholarship to pursue graduate studies at CICIMAR-IPN. Thanks to Klaus Wolter (Earth System Research Laboratory, NOAA) for the use of MEI data. Aviso is acknowledged for the use of SSH data.

References

- Ainley DG, Sydeman WJ, Norton J. 1995. Upper trophic level predators indicate interannual negative and positive anomalies in the California Current food web. *Marine Ecology Progress Series* 118:69–79.
- Alvial A. 1985. Programa de vigilancia del fenómeno El Niño en la zona norte de Chile: resultados y perspectivas. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 32:69–77.
- Arntz WE. 1986. The two faces of El Niño 1982–83. *Meeresforschung Reports on Marine Research*. 31:1–46.
- Ballance LT, Pitman RL, Fiedler PC. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:360–390.
- Barber RT., Chavez FP. 1986. Ocean variability in relation to living resources during the 1982–83 El Niño. *Nature* 319:279–285.
- Bograd SJ, DiGiacomo PM, Durazo R, Hayward TL, Hyrenbach KD, Lynn RJ, Mantyla AW, Schwing FB, Sydeman WJ, Baumgartner T, Lavaniegos B, Moor, CS.

2000. The State of the California Current, 1999-2000: Forward to a new regimen? California Cooperative Oceanography and Fisheries Investigation Report 41:26-52.

Boyer T, Levitus S, Garcia H, Locarnini RA, Stephens C, Antonov J. 2005. Objective analyses of annual, seasonal, and monthly temperature and salinity for the World Ocean on a 0.25° grid. *International Journal of Climatology* 25:931–945.

Carey FG, Scharold JV. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology* 106: 329–342.

Compagno LJV. 1984. FAO species catalogue 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. FAO Fisheries Synopsis 125:1–249.

Crawford RJM, Jahncke J. 1999. Comparison of trends in abundance of guano-producing seabirds in Peru and southern Africa. *South African Journal of Marine Science* 21:145–156.

Espinosa-Carreón TL, Strub T, Beier E, Ocampo-Torres F, Gaxiola-Castro G. 2004. Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature of Baja California. *Journal of Geophysical Research* 109, C03039, doi: 1029/2003JC002105

Etnoyer P, Canny D, Mate B, Morgan L. 2004. Persistent pelagic habitats in the Baja California to Bering Sea (B2B) ecoregion. *Oceanography* 17:90–101.

Fiedler PC. 2002. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: Review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series* 244:265–283.

Godínez VM, Beier E, Lavín M F, Kurczyn JA. 2010. Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *Journal of Geophysical Research* 115, C04007, doi:10.1029/2009JC005705.

Howell EA, Kobayashi DR. 2006. El Niño effects in the Palmyra Atoll region: oceanographic changes and bigeye tuna (*Thunnus obesus*) catch rate variability. *Fisheries Oceanography* 15:477–489.

Ichii T, Mahapatra K, Watanabe T, Yatsu A, Inagake D, Okada Y. 2002. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent

ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña. *Marine Ecology Progress Series* 231:151–166.

Kessler W. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:181-217.

Kimura S, Nakai M, Sugimoto T. 1997. Migration of albacore, *Thunnus alalunga*, in the North Pacific Ocean in relation to large oceanic phenomena. *Fisheries Oceanography* 6:51–57.

Kohler NE, Turner PA. 2008. Stock structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean based on tagging data. In: Camhi MD, Pikitch E.K., Babcock E.A., editors. *Sharks of the open ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Oxford: Blackwell Publishing, p 339–350.

Lavín MF, Castro R, Beier E, Godínez VM, Amador A, Guest P. 2009. SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *Journal of Geophysical Research* 114, C02025, doi:10.1029/2008JC004896.

Lavín MF, Beier E, Gómez-Valdés J, Godínez VM, García J. 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophysical Research Letters* 33: L02601.

León-Chávez CA, Sánchez-Velasco L, Beier E, Lavín MF, Godínez VM, Farber-Lorda J. 2010. Larval fish assemblages and circulation in the Eastern Tropical Pacific in autumn and winter. *Journal of Plankton Research* 32:397–410.

Majluf P., Reyes JC. 1989. The marine mammals of Peru: a review. *ICLARM Conference Proceedings* 18:344–363.

Manzanilla SR. 1989. The 1982-1983 El Niño event recorded in dentinal growth layers in teeth of Peruvian dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). *Canadian Journal of Zoology* 67:2120–2125.

Pearcy WG, Schoener A. 1987. Changes in the marine biota coincident with the 1982–1983 El Niño in the northeastern subarctic Pacific Ocean, *Journal of Geophysical Research* 92(C13):14,417–14,428.

Strub PT, James C. 2002. Altimeter-derived surface circulation in the large-scale NE Pacific Gyres. Part 1. seasonal variability. *Progress in Oceanography* 53:163–183.

- Sydeman WJ, Hester MM, Thayer JA, Gress F, Martin P, Buffa J. 2001. Climate change, reproductive performance and diet composition of marine birds in the southern California Current system, 1969–1997. *Progress in Oceanography* 49:309–329.
- Trillmich F, Limberger D. 1985. Drastic effects of El Niño on Galapagos pinnipeds. *Oecologia* 67:19–22.
- Torres-Orozco E, Muhlia-Melo A, Trasviña A, Ortega-García S. 2006. Variation in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) catches related to El Niño-Southern Oscillation events at the entrance to the Gulf of California. *Fishery Bulletin* 104:197–203.
- Tovar H, Guillén V, Cabrera D. 1987. Reproduction and population levels of Peruvian guano birds, 1980 to 1986. *Journal of Geophysical Research* 92(C13):14,445–14,448.
- Valle CA, Cruz F, Cruz JB, Merlen G, Coulter MC. 1987. The impact of the 1982–1983 El Niño-Southern Oscillation on seabirds in the Galapagos Islands, Ecuador. *Journal of Geophysical Research* 92(C13):14,437–14,444.
- Wang C., Fiedler PC. 2006. ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:239–266.
- Wolter K, Timlin MS. 1993. Monitoring ENSO in COADS with a seasonally adjusted principal component index. Proc. of the 17th Climate Diagnostics Workshop, Norman, OK, NOAA/NMC/CAC, NSSL, Oklahoma Climatology Survey, CIMMS and the School of Meteorology, University of Oklahoma, p 52-57.
- Wyrtki K. 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin* 9:271–304.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. New Jersey: Prentice Hall. 663 pages.

Tables

Table I. Monthly values of the Multivariate El Niño/Southern Oscillation Index from January/1997 to December/1999. Heavy (light) shading cells indicate positive (negative) anomalies which correspond to strong El Niño (La Niña) conditions.

	DEC-	JAN-	FEB-	MAR-	APB-	MAY-	JUN-	JUL-	AUG-	SEP-	OCT-	NOV-
YEAR	JAN	FEB	MAR	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV	DEC
1997	-0.424	-0.489	-0.188	0.480	1.104	2.317	2.646	2.872	2.847	2.217	2.33	2.217
1998	2.404	2.670	2.652	2.557	1.969	1.144	0.342	-0.212	-0.567	-0.790	-1.085	-0.945
1999	-1.024	-1.081	-0.957	-0.962	-0.676	-0.386	-0.527	-0.737	-0.873	-0.924	-1.043	-1.208

Figure legends

Figure 1. Total fishing sets per quadrant (1° longitude by 1° latitude) accomplished by the Mexican oceanic longline commercial fleet in the Eastern Tropical Pacific from 1996 to 2002 (a). Monthly *Prionace glauca* CPUE (sharks per 1000 hooks) accomplished from January 1997 to December 1999 (b). Rectangle (dashed lines) in (a) indicates the area considered for the Pearson correlation analysis.

Figure 2. Multivariate El Niño/Southern Oscillation Index time-series (white diamonds) and *Prionace glauca* catch per unit of effort time-series (grey circles) from January 1996 to December 2002.

Figure 3. Eastern tropical Pacific off México at summer of 1997. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 4. Eastern tropical Pacific off México at autumn of 1997. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 5. Eastern tropical Pacific off México at winter of 1998. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 6. Eastern tropical Pacific off México at spring of 1998. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 7. Eastern tropical Pacific off México at spring of 1999. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 8. Eastern tropical Pacific off México at summer of 1999. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents

(vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 9. Eastern tropical Pacific off México at autumn of 1999. Sea surface temperature, SST (a). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b). Black contour in (a) indicates the 25 °C surface isotherm position.

Figure 10. Eastern tropical Pacific off México at summer of 2000 and winter of 2001. Sea surface temperature, SST (a, c). Sea surface height, SSH₂₇ (color), geostrophic currents (vectors) and total CPUE (sharks per 1000 hooks) of *Prionace glauca* per fishing set (gray circles) (b, d). Black contour in (a, c) indicates the 25 °C surface isotherm position.

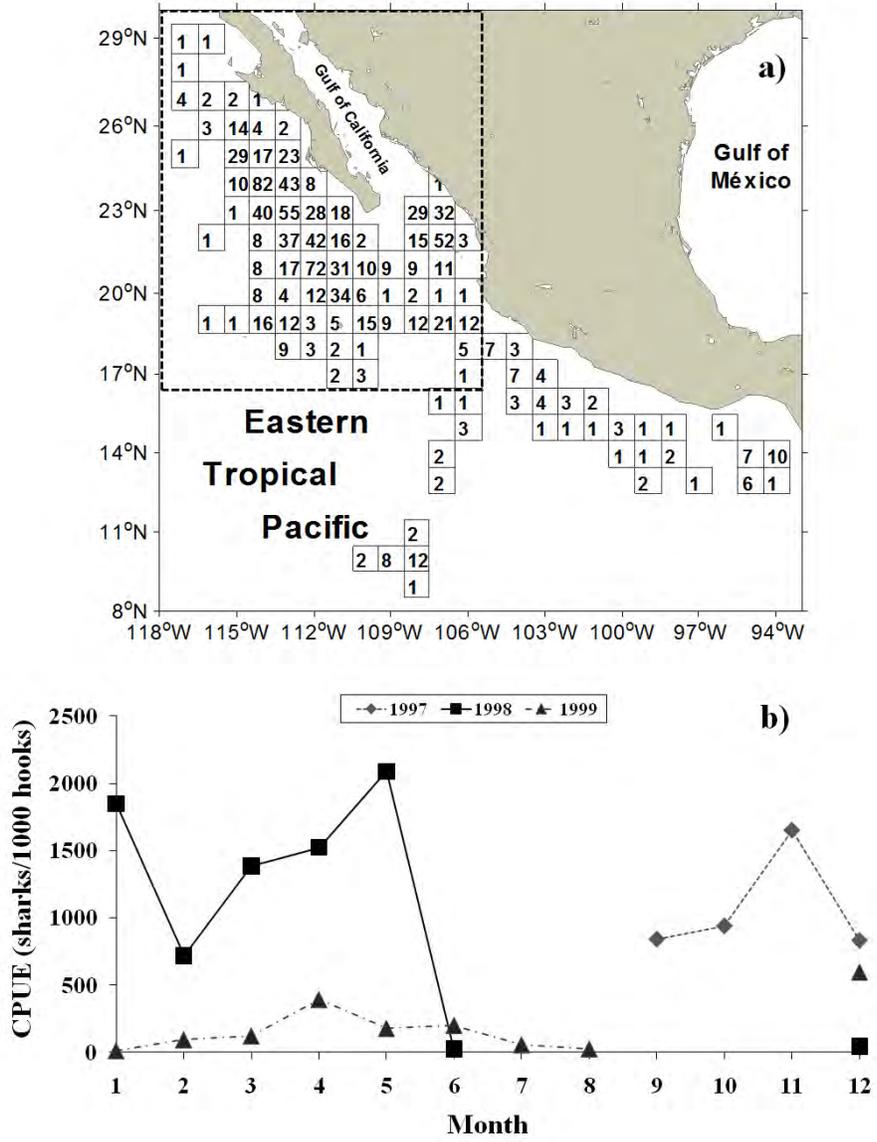


Figure 1.

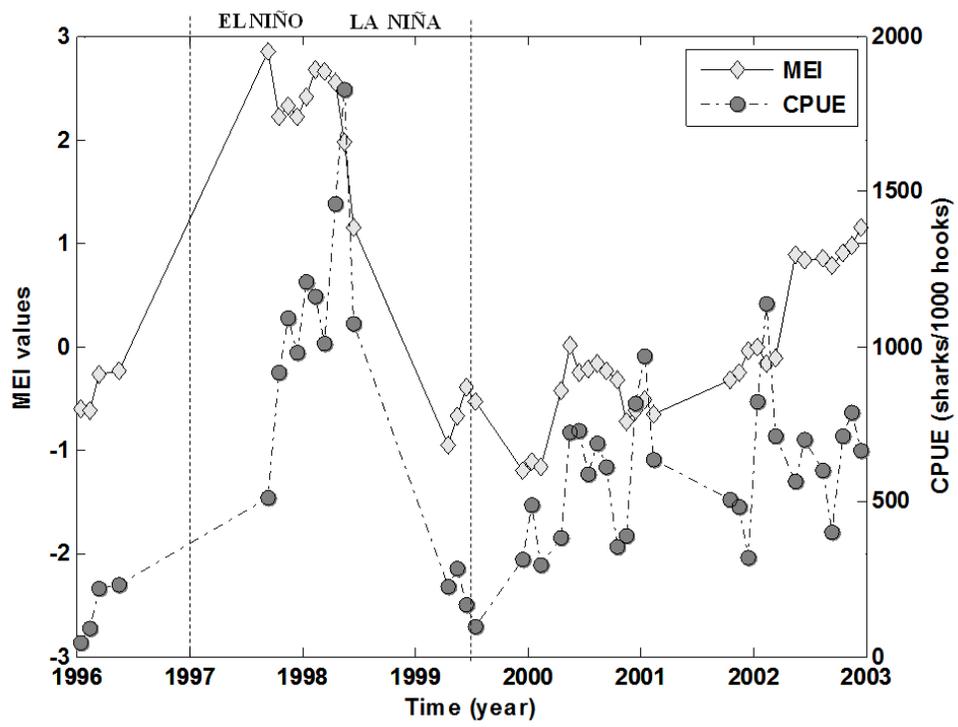


Figure 2.

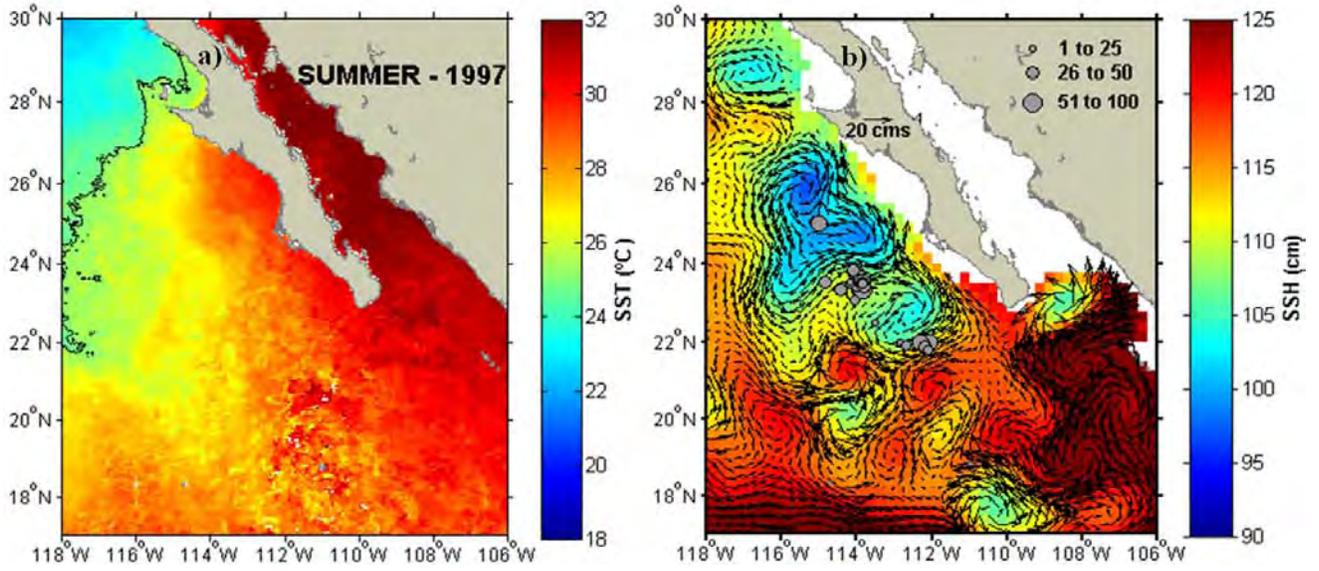


Figure 3.

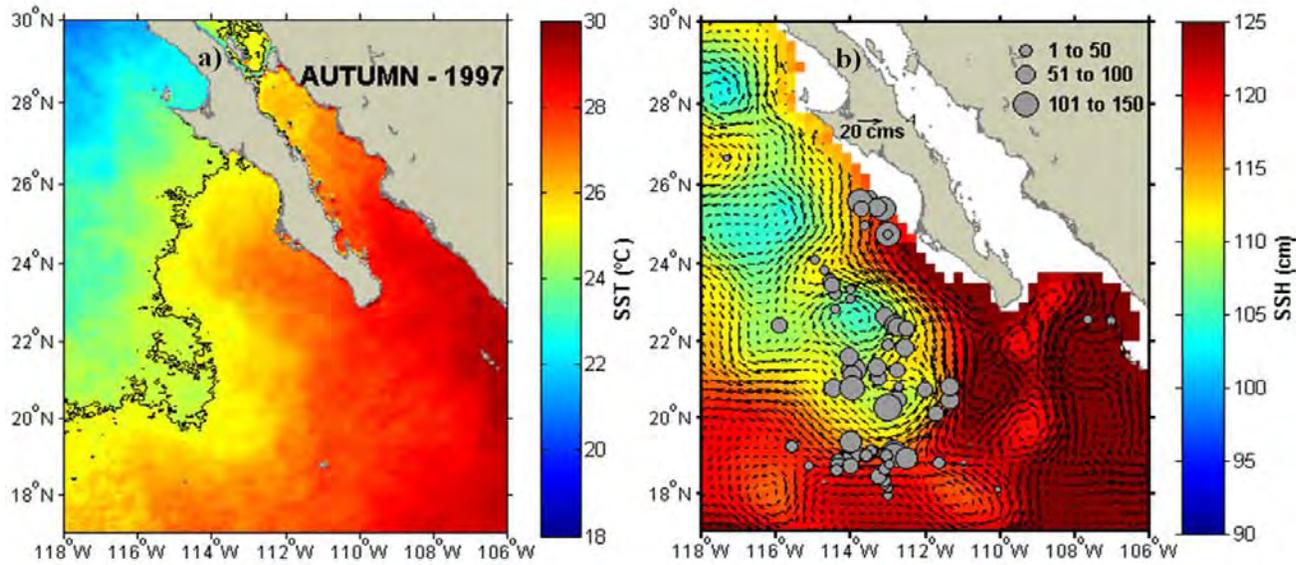


Figure 4.

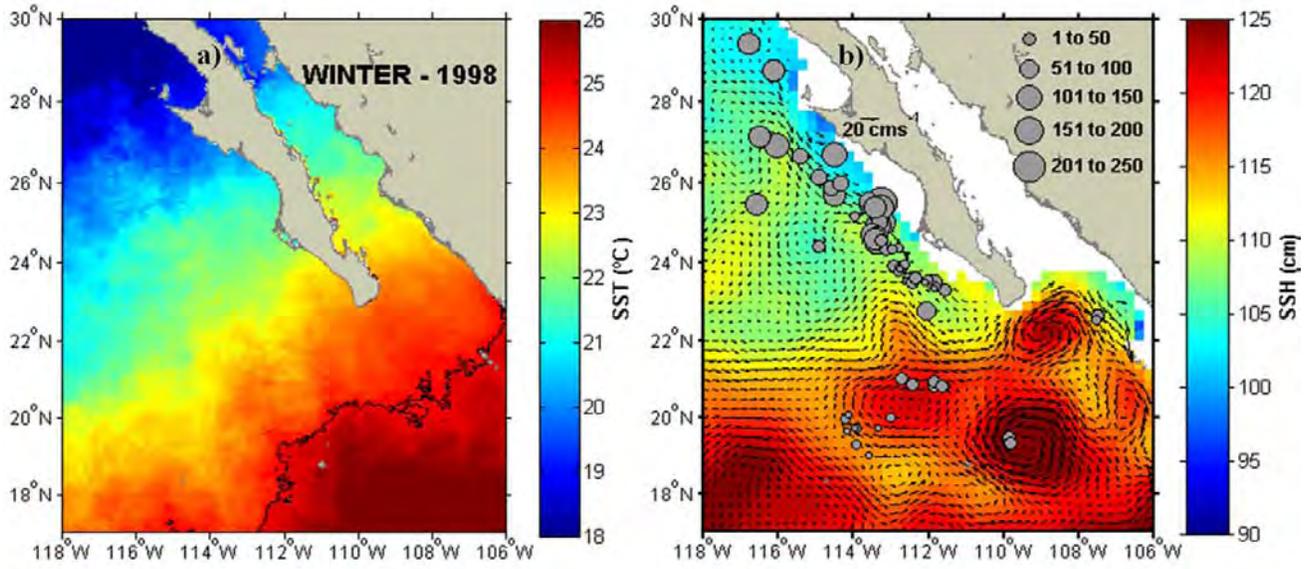


Figure 5.

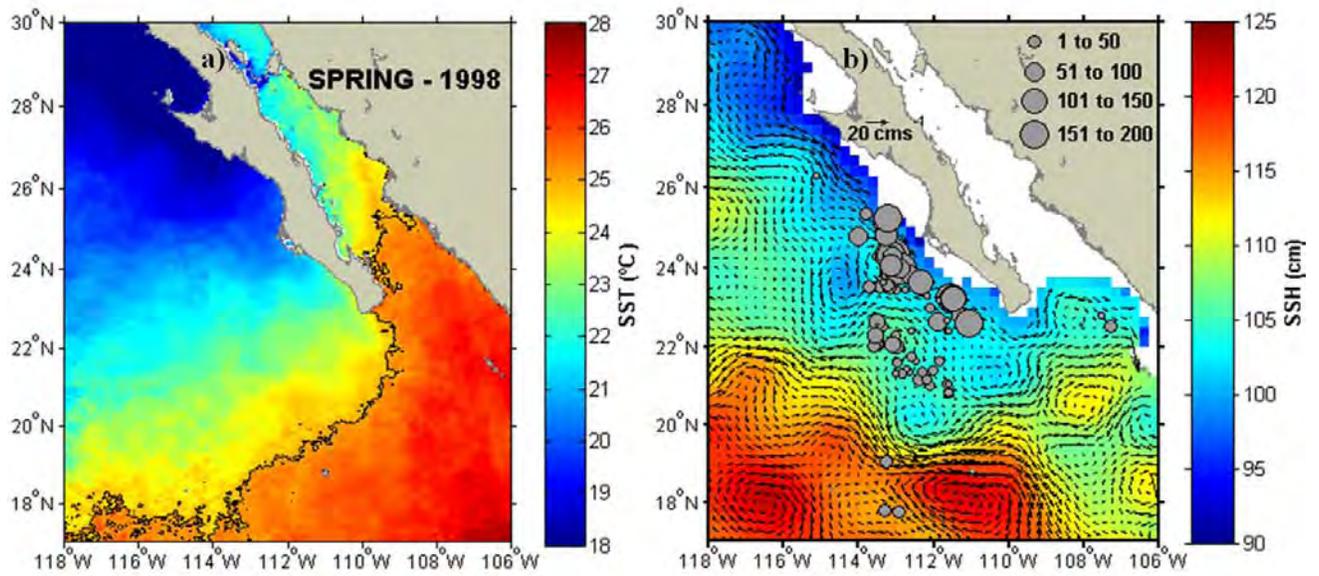


Figure 6.

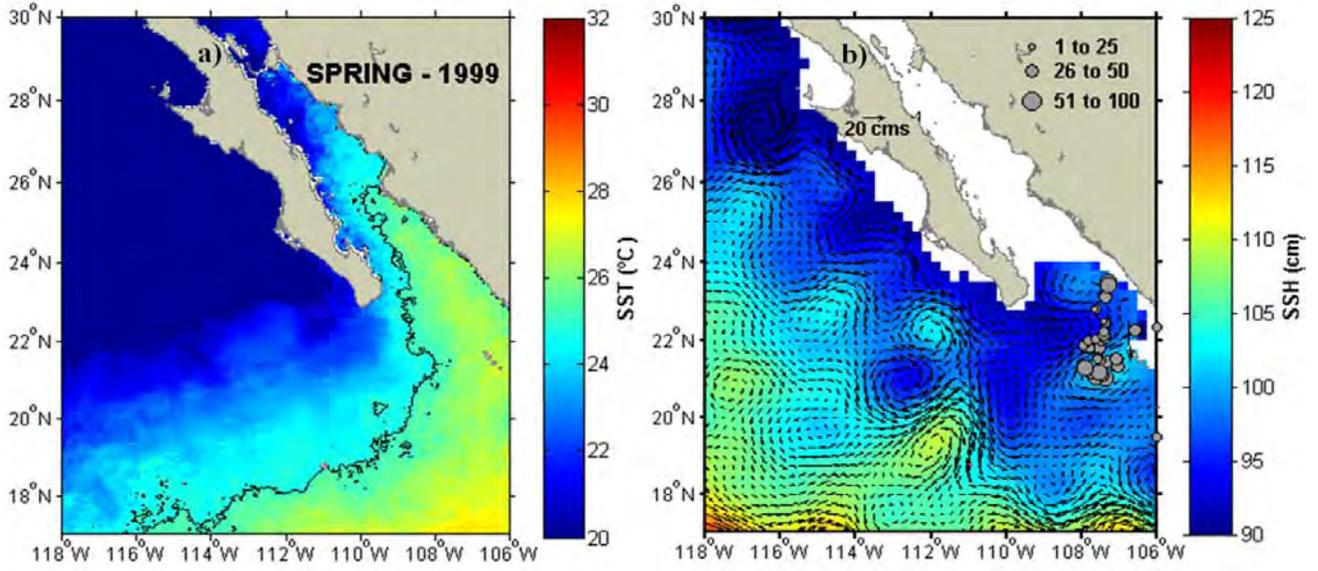


Figure 7.

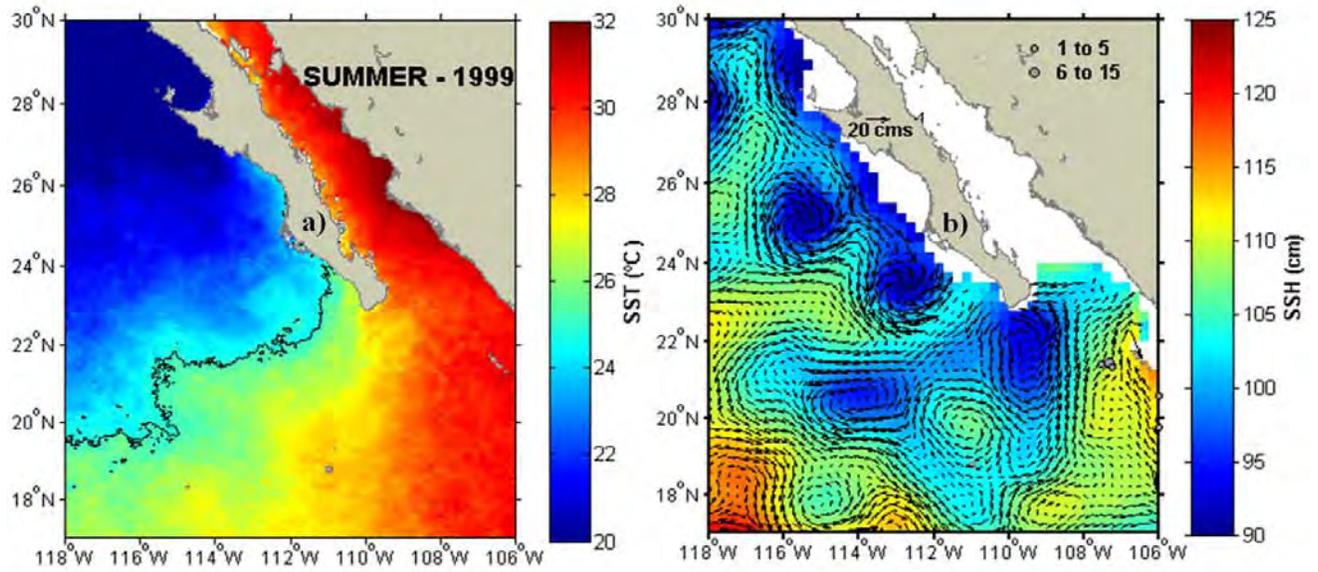


Figure 8.

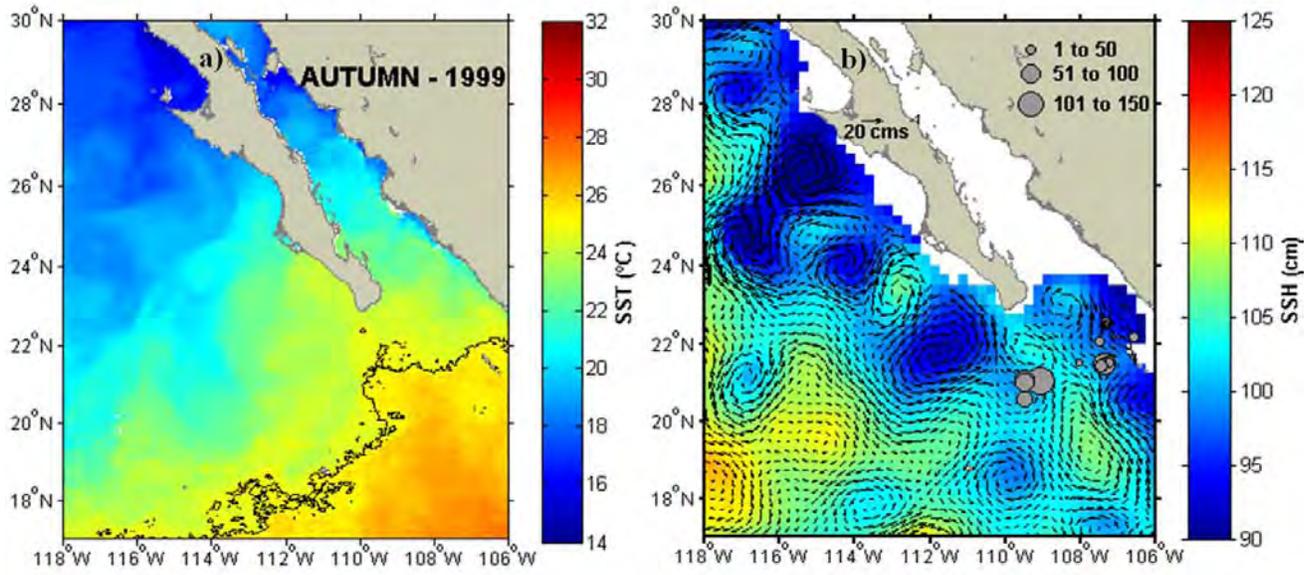


Figure 9.

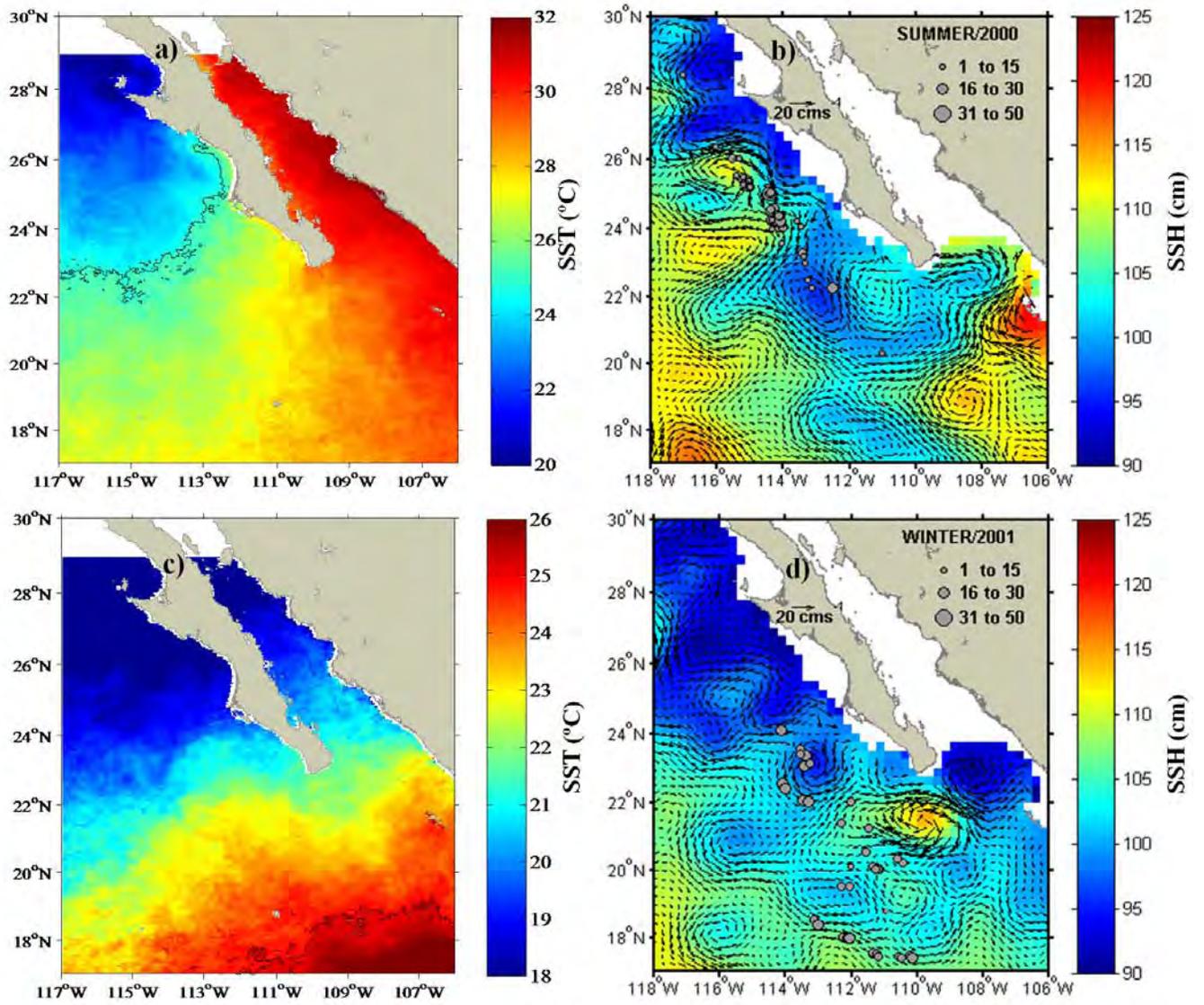


Figure 10.