



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR
DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA

TESIS

**“PRESENCIA DEL TIBURÓN BLANCO *Carcharodon carcharias* (LINNÆUS, 1758)
CON RELACIÓN A LOS FACTORES AMBIENTALES EN ISLA GUADALUPE,
MÉXICO”**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIÓLOGO MARINO**

**PRESENTA:
EDGAR EDUARDO BECERRIL GARCÍA**

**DIRECTOR:
DR. EDGAR MAURICIO HOYOS PADILLA**

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, JULIO 2015



Fecha: 15/06/15

DR. ENRIQUE ALEJANDRO GÓMEZ GALLARDO UNZUETA,
JEFE DEL DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA,
PRESENTE.

Los abajo firmantes, Miembros de la Comisión Revisora del **TRABAJO DE TESIS TERMINADO** titulado: **“PRESENCIA DEL TIBURÓN BLANCO *Carcharodon carcharias* (LINNAEUS, 1758) CON RELACIÓN A LOS FACTORES AMBIENTALES EN ISLA GUADALUPE, MÉXICO”**; que presenta el (la) pasante de la Carrera de Biólogo Marino **C. EDGAR EDUARDO BECERRIL GARCÍA**, comunicamos a usted, que otorgamos nuestro **voto aprobatorio** y consideramos que dicho trabajo está listo para su defensa a fin de obtener el título de Biólogo Marino.

Dr. Héctor Reyes Bonilla Héctor Reyes Bonilla PRESIDENTE
Nombre Completo Firma

JORGE MANUE LOPEZ CALDERÓN [Firma] SECRETARIO
Nombre Completo Firma

Edgar Mauricio Hoyos Padilla Hoyos Padilla Mauricio VOCAL
Nombre Completo Firma

Edgar Mauricio Hoyos Padilla Hoyos Padilla Mauricio DIRECTOR DE TESIS
Nombre Completo Firma

C.c.p. Dirección de Servicios Escolares.
C.c.p. Interesado
C.c.p. Archivo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
RECIBIDO
15 JUN 2015
DEPTO DE BIOLOGÍA MARINA
FIRMA _____ HORA _____
1:20

AGRADECIMIENTOS

A mi país, que actualmente sangra y sufre de tanta desigualdad e injusticia que no se merece. A todos los mexicanos, que tienen en sí tanto futuro y potencial para despertar y triunfar. A mi México, espero regresarte multiplicado todo lo que me has dado, pues eso sí que lo mereces. Que este sea un primer paso para servirte y no servirme de los tuyos, ya que eres un gran país y mi corazón está en ti. Va por México.

A la Universidad Autónoma de Baja California Sur, y especialmente al Departamento de Biología Marina por darme la oportunidad de estudiar esta carrera y permitirme cumplir parte del sueño de mi vida. Por todas las personas que componen a esta increíble institución, muchas gracias.

A mis tíos Juan e Imelda así como a mis primos, por abrirme su casa desde antes de entrar a la universidad y darme su apoyo durante toda mi estancia en La Paz. Contar con ustedes en todo momento fue muy importante para mi adaptación en esta ciudad, donde me sentí muy feliz y pude cumplir con uno de los sueños de mi vida. Siéntanse parte de este sueño y de cada logro que salga de él, pues ustedes nunca dejaron de ayudarme y nunca me sentí solo, pues además, me ayudaron a conocer mejor a Dios. Gracias por ser como son.

A mis profesores, que con su calidad y ejemplo me mostraron el camino para ser un gran científico y nunca abandonar los sueños. Esta tesis es fruto de todas sus enseñanzas, por lo que pueden sentirla suya y reconocer el inmenso agradecimiento que siempre les tendré. A ustedes más que a nadie les debo mi formación profesional, y como tal, prometo honrarlos. ¡Muchas gracias!

Al Dr. Mauricio Hoyos, por aceptarme como su estudiante y permitirme aprender del mejor experto. Por creer en mí y confiar en mis ideas, así como guiarme en el camino para llegar a ellas. Por toda tu orientación, por tu pasión, por comprender tanto mis miedos como fortalezas y enseñarme a comportarme sabiamente. Por darme una y mil oportunidades así como el doble de consejos. Por tu honestidad y tu apoyo de siempre, por tu amistad y por permitir hacer mi sueño realidad. Por eso y mucho más, ¡¡muchas gracias, máster!!

Al B.M. Saúl González Romero, porque aunque digas que no, gracias a ti pude llegar a vivir en Isla Guadalupe y cumplir mis sueños. Porque tú me diste la confianza y en Ensenada me ofreciste tu casa para demostrar lo que yo podía lograr. Por tu amistad y consejos invaluable, por ser mi principal guía durante ese gran 2012 que fue un parteaguas para mí. Por defenderme y mostrarme el camino a seguir, por todo eso y mucho más es que no tengo palabras suficientes, pues a partir de ese proyecto es que mi

vida es como es. Siempre te estaré agradecido Saúl, por que fuiste el primero en confiar en mí sin conocerme, y eso nunca se me va a olvidar.

Al Dr. Héctor Reyes Bonilla, por ser uno de mis mejores ejemplos de un buen científico. Gracias por sus consejos y objetividad, así como por escuchar todas mis inquietudes. Su desempeño, actitud y valores como docente-investigador marcan el camino del que quiere seguir sus pasos, y para mí, fue todo un privilegio aprender de una persona como usted. ¡Gracias por apoyarme a cumplir mis sueños!

Al Dr. Felipe Galván, por permitirme ser parte de su laboratorio mucho antes de egresar en la carrera. Por permitirme aprender de usted y de sus estudiantes los aspectos básicos de la biología de elasmobranquios y por compartirme su experiencia a lo largo de nuestras pláticas. A su vez, por toda la ayuda que me brindó durante el primer año en el que fui a Guadalupe, donde las cosas se me complicaron entre un permiso y otro, pero usted salió al rescate. ¡Muchas gracias!

A la Dra. Maribel Carrera, por ser mi primera maestra y guía en el conocimiento de la anatomía de elasmobranquios. Tu paciencia y capacidad para enseñar fueron increíbles, y siempre me tomaste en cuenta al atender todas mis dudas e inquietudes. Muchas gracias por motivarme siempre y hacerme pensar en ir más allá, gran parte de este trabajo está cimentado en las bases que me ayudaste a construir, y por esto y mucho más, te estaré eternamente agradecido.

A la Dra. Liliana Hernández y al Dr. Oscar Trujillo, por no mostrarme otro camino más que el de la superación y el éxito. Por incentivar el sueño de los estudiantes y buscar que se hagan realidad. Por todos sus consejos y gran motivación. Por eso y más, ustedes son un valioso ejemplo para mí. Siempre llevaré sus enseñanzas, pues ya son parte de mí.

Al Dr. Carlos Salomón y al Dr. Jorge Calderón, por todas sus enseñanzas a lo largo de la carrera. Porque son de los mejores profesores e investigadores que he conocido y que me han motivado a dar mi mejor esfuerzo, calidad y rigor tanto en mis estudios como en los proyectos, sin olvidarme nunca de la humildad que hay que presentar. Por eso y por su amistad, ¡muchas gracias!

Al Dr. Sergio Flores, por la exigencia y fortaleza que transmites. Por tu ejemplo de dar lo mejor de sí y nunca tirar la toalla. Por recordarnos que esto de la vida no siempre es un juego y hay que hacerse fuerte para salir adelante. Porque siempre me recordaste de la responsabilidad que tenemos con la sociedad y la importancia de la divulgación. Porque confiaste en mí. Por eso y por tu amistad, ¡muchas gracias, y vamos por todo!

Al M. en C. Tanos Grayeb, al I.B.Q. Víctor Carrasco y al Dr. Juan Martínez, por darme la bienvenida y una primera visión de la ciencia que se realiza en el CICIMAR – IPN y Baja California Sur. Ustedes fueron los primeros científicos que conocí en esta ciudad, y mi acercamiento a la ciencia fue muy agradable gracias a la oportunidad que me dieron de aprender de su trabajo. Me dieron valiosas lecciones de cómo participar en proyectos científicos y la premisa de que “siempre empezamos desde abajo”. Su humildad y profesionalismo son un gran ejemplo para mí, y siempre les estaré agradecido por ello.

A Nefertiti, por ser mi compañera de vida y mi luz en cualquier horizonte. Tú nunca me has dejado caer y cada que lo he necesitado me has recordado lo que soy así como todo lo que puedo dar. Desde el principio fuiste mi mejor amiga y ahora eres una de mis mayores fortalezas. Gracias a Dios porque en este sueño me tiene contigo y porque a tu ladito no he dejado de crecer... Porque eres la mujer más inteligente, noble y humilde que conozco, porque siempre estás conmigo y porque además estás guapísima, ¡Muchas gracias, amor!

A Alexis Jiménez, por ser mi mejor amigo y apoyo durante toda la carrera. Siempre supiste darme las palabras adecuadas para cada situación y no que olvidara cosas importantes, como la confianza en mí mismo. Nunca has faltado y siempre estás allí para mí. Eres una gran persona y el honor es mío al ser uno de tus mejores amigos. Vamos cumpliendo el sueño, y con personas como tú la vida es más fácil e increíble. Muchas gracias, amigo.

A mi amiga Zuri, porque siempre tuviste apoyo y palabras de cariño para mí. Porque me diste confianza, me enseñaste a ser humilde, y siempre pude contar contigo para todo. Eres bien importante en este trabajo y en todo lo que representa, pues tú me avisaste de la convocatoria para trabajar con el tiburón blanco en la universidad. Esa tarde en las jardineras cuando te platicué mi sueño de tesis, ahora está reflejada aquí, y todo, gracias a ti. Te quiero mucho chiquita.

A la chamacada de la tarde, Tania, Mara, Ernestina, Valeria. No saben lo feliz que me sentí al conocer a personas como ustedes cuando me cambié de turno. No hubo un solo día en el que no aprendiera algo padre o recibiera una sonrisa a cambio. Son unas mujeres increíbles y se merecen todo mi respeto y admiración. Les agradezco mucho todo su apoyo y principalmente su amistad, pues nunca me fallaron y siempre me la pasé muy bien. Son un gran ejemplo de científicas, y toda mi vida me sentiré afortunado de haberlas conocido. ¡Las quiero un buen!

A mis amigos de la universidad, en especial a Pancho, Clarke, Janna, Tefa, Luis, Tinoco, Beto, Dieguito y Liz... cada uno puede sentirse parte de esta tesis, pues lo que soy es gracias a ustedes también.

Durante la carrera de una u otra forma siempre tuve apoyo de cada uno, y no tengo palabras para agradecerles lo mucho que representa para mí su amistad. Gracias por estar siempre allí, y cuenten conmigo para siempre.

Al profesor B.M. Carlos Augusto, por ser uno de mis principales ejemplos y por su excelente calidad en la docencia, investigación y como persona. Gracias a usted y a su confianza en mí, pude expandir mis horizontes y buscar preguntas interesantes, que ahora juntos podemos intentar responder. Gracias por los consejos de siempre y por ser como es. Lo único malo es su amor a la camiseta del América pero siempre recordaré, ¡que ojalá hubiera más profesores como usted!

To my tío Tom Lamphere, por apoyarme desde mi primer viaje en esta aventura y motivarme a dar lo mejor de mí. Por ayudarme a descubrir una de mis más grandes pasiones al regalarme mis primeras cámaras submarinas, y por hacerme prometer que desde el principio daría lo mejor de mí. Eres una pieza clave en mi desarrollo profesional, y puedes estar seguro que en cada disparo de mi cámara o cada letra de mis investigaciones, tú estarás presente. Va por ti, tío Tom.

To Suzie Reynolds, your words and motivation since my first trip always travel with me. Thank you so much for making me wise in front of other people, and for your valuable tips about the oceanography in Guadalupe. You are an important part of this, and that's why you have all my gratitude.

A Fernando Aguilar Choy y Fernando Aguilar Bazúa, por confiar en mí desde la primera vez que tuve que viajar para vivir en Isla Guadalupe. Por todos sus consejos y regaños que me hicieron crecer y convertirme en una persona útil en la mar. Por su apoyo incondicional e inigualable, por darnos un hogar estando tan lejos y sin recibir nada a cambio, por el interés de conservar lo que es nuestro... por eso y mucho más, ¡muchas gracias!

A DiveEncounters y especialmente a Gerardo del Villar, por su compromiso en la conservación y protección de los tiburones de México y toda su ayuda de siempre en la investigación. Hermano, es un gran honor conocerte y aprender de personas como tú. Gracias por confiar en mi trabajo y apoyarme tanto. Eres un gran amigo y ejemplo, y siempre podrás contar conmigo.

Al capitán Adalberto Rodríguez, por compartirme su experiencia de la vida en el mar y enseñarme a realizar mis primeros nudos. Porque siempre procuró nuestro bienestar y nos apoyó en cada maniobra, por su compromiso con mi persona y con la investigación. Nunca nos falló, y eso siempre lo voy a recordar.

A la tripulación del Sea Escape y Southern Sport, por facilitarnos la logística de la investigación y compartirnos su barco en innumerables ocasiones. Por sus enseñanzas y buenas pláticas con todos y cada uno de ustedes, por su calidad humana y por compartir su trabajo conmigo. Por apoyarme en cada situación y echarme la mano para salir adelante. Y por ser mi familia allá con la Lupita, ¡muchas gracias!

A Erick Higuera, por ser un apoyo increíble y un maestro crítico durante toda mi investigación. Tus consejos siempre me ayudaron y me hiciste darme cuenta de muchos aspectos que complementaban mi investigación, y mi persona. Eres uno de mis más grandes ejemplos, y un tipazo. Gracias a Dios me encontré con personas como tú en este camino, pues nunca me sentí falta de apoyo. Gracias también, por enseñarme los primeros pasos de cómo se toma una buena fotografía y cómo grabar en video durante más de 10 s baja. Por todo muchas gracias wey...“¡y ahí te encargo la base!”.

A Lawrence Growth, por tu amistad invaluable y por ser la persona que eres. Porque siempre fue un respiro contar con tu presencia en Guadalupe, esa isla a la que tú le descubriste su parte más bella. Porque cuando algo nos hizo falta, siempre fuiste el primero en levantar la mano y apoyarnos. A ti, por esa pasión de proteger y conocer a los tiburones, por tu esfuerzo y por todo tu apoyo.

Al capitán Gerardo Pazos, por sus valiosas enseñanzas, experiencia y observaciones sobre la oceanografía del lugar y la navegación. Por su compañía y grandes pláticas que durante muchos días me enseñaron tantas cosas. Gracias por darnos la bienvenida siempre a su barco, y por apoyarme en todo momento durante mi investigación.

A la tripulación del Solmar V, a Jero, Dani, Dave, Tony, Toño, El pariente *Crazy* Luis, Luis Savín, Ricardo, Carlos, y Aurelio, por su amistad y apoyo durante estos tres años. Su consideración conmigo siempre fue importante para hacerme sentir como en casa y siempre recibí sólo apoyo de su parte. Ojalá algún día pueda pagarles todo lo que me han enseñado. ¡Muchas gracias!

To the Horizon crew, especially to Cary and chef Mark for all your kindness and knowledge. I was very happy learning from you, and I will never forget that your boat give me the chance for my first trip to Guadalupe Island. Thanks for trust in me, and for your constant support in my research, you are great persons!

To Martin Graff, for share with me a lot of his experiences with the sharks and teach me how to correctly identify them. For being my professor and a good friend, for all the good talks and all your support, thank you!

To the Islander crew, especially to Jimi and Jason. I really need to say thanks for give me a place each time that I asked, and for support me all these three years. It was an amazing experience to go with you in November 2014, and part of this data and that experience, is here in this thesis. Thank you so much for your friendship!

Finalmente, a las autoridades que otorgaron los permisos para la realización de este proyecto, como fueron la Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), la Comisión de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), la Secretaria de Gobernación (SEGOB) y la Secretaria de Marina-Armada de México.

A Dios y a mi familia

*A mi mamá, mi papá y mi hermano,
por ser mi principal fortaleza y apoyo*

Ustedes nunca me han dejado sólo y todo esto es reflejo de su amor, esfuerzo y dedicación hacia mi persona, desde que estoy en este mundo. Son demasiadas emociones y experiencias que les debo, porque ustedes son la base de mis valores y las raíces de mi persona. Los amo con todo mi corazón, y esta tesis, como cada logro que venga, va por ustedes.

Porque vivo mi sueño.

¡Muchas gracias!



ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ANTECEDENTES.....	2
Generalidades de los Elasmobranquios.....	3
Generalidades del tiburón blanco.....	3
Distribución y hábitat.....	4
Importancia Económica.....	5
Efecto del ambiente en tiburones.....	6
Efecto del ambiente sobre poblaciones de tiburón blanco.....	8
III. JUSTIFICACIÓN.....	10
IV. HIPÓTESIS.....	11
V. OBJETIVOS.....	12
VI. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
VII. MATERIAL Y MÉTODO.....	15
Trabajo de campo.....	15
Foto-Identificación de los tiburones.....	17
Análisis de datos.....	17
VIII. RESULTADOS.....	18
Relación con factores ambientales.....	21
Temperatura Superficial del Mar.....	21
Fases de Marea.....	23

Porción Iluminada de la Luna.....	23
Intensidad y Dirección del Viento.....	25
Intensidad y Dirección de Corriente.....	27
Cobertura de Nubes.....	29
Turbidez.....	30
IX. DISCUSIÓN.....	32
X. CONCLUSIONES.....	47
XI. RECOMENDACIONES.....	48
XII. REFERENCIAS.....	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama general de un tiburón blanco (<i>C. carcharias</i>).....	4
Figura 2. Elefantes marinos (<i>M. angustirostris</i>) en la “Rada Norte” de Isla Guadalupe, México.....	5
Figura 3. Ecoturismo mediante el buceo en jaula con tiburón blanco en Isla Guadalupe, México.....	6
Figura 4. Localización de Isla Guadalupe (Modificado de: Hoyos-Padilla, 2009).....	14
Figura 5. Polígono marino donde se lleva a cabo la observación del tiburón blanco en Rada Norte, Isla Guadalupe, México. (TerraMetrics, 2012).....	15
Figura 6. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco.....	18
Figura 7. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación al año.....	19
Figura 8. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación al año.....	19
Figura 9. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación al mes.....	20
Figura 10. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación al mes.....	21
Figura 11. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la temperatura superficial del mar.....	22
Figura 12. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la temperatura superficial del mar.	22
Figura 13. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco con relación a la marea.	23
Figura 14. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la porción iluminada de la Luna.	24
Figura 15. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la porción iluminada de la luna.	24
Figura 16. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la intensidad del viento.	25

Figura 17. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la intensidad del viento.	26
Figura 18. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco con relación a la dirección del viento.	26
Figura 19. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la velocidad de la corriente.	27
Figura 20. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la velocidad de la corriente.	28
Figura 21. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco con relación a la velocidad de corriente.	28
Figura 22. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la cobertura de nubes.....	29
Figura 23. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la cobertura de nubes.....	30
Figura 24. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la turbidez.....	31
Figura 25. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la turbidez.....	31

RESUMEN

El desarrollo de investigaciones sobre la biología y ecología de los tiburones, es fundamental para el entendimiento del recurso y el ambiente donde éstos se desarrollan. La Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe, en México, es considerada como uno de los sitios de agregación de tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) más importantes del Pacífico Nororiental. Además de estar clasificada como una especie “vulnerable” por la UICN y formar parte del Apéndice II del CITES, en México el tiburón blanco está catalogado como “amenazado” y por lo tanto, recibe una protección especial a favor de su conservación. Sin embargo, los estudios dedicados a conocer la relación entre el ambiente y esta especie son escasos. La presente tesis tiene como objetivo describir la presencia del tiburón blanco con relación a los factores ambientales en Isla Guadalupe, con el fin de generar información básica acerca de su ecología y dinámica poblacional para su manejo sustentable y conservación. La presencia del tiburón, así como la toma de los datos ambientales, se realizaron a bordo de embarcaciones turísticas durante el periodo de agosto-noviembre de los años 2012-2014, y se registró de acuerdo al número de avistamientos relacionados al atrayente orgánico utilizado. Los datos fueron clasificados de acuerdo al tamaño, la edad y el total de tiburones y, adicionalmente, fueron analizados en cuanto al mes y año de estudio. Los factores ambientales considerados fueron la temperatura superficial del mar, fase de marea, porción iluminada de la luna, intensidad y dirección del viento, intensidad y dirección de la corriente, cobertura de nubes y turbidez. Se registraron 6, 480 avistamientos durante 98 días de muestreo. En cuanto a los avistamientos por edad, el 47.8% pertenecieron a juveniles y el 49.3% a organismos adultos, sin encontrar diferencias significativas entre ambos grupos. Con respecto al sexo, el 25.7 % de los tiburones fueron hembras y el 71.4 % machos, por lo que se observó una relación de 1:2.77 (H:M). A su vez, existieron diferencias significativas entre el rango de edad en hembras encontrándose una frecuencia mayor de adultas en comparación con las juveniles. En el caso de los machos no se encontraron diferencias significativas de acuerdo a la edad, relacionando dicho efecto con una migración ontogénica diferente para las hembras. La presencia del tiburón blanco fue significativamente mayor cuando existieron las siguientes condiciones: temperaturas templadas (20-23°C), poco viento (<16 kn), alta luminosidad lunar (>0.5), baja velocidad de corriente (<0.6 kn), cielos despejados (0-20 %) y buena visibilidad (>17m). Las temperaturas cálidas limitaron la presencia de organismos adultos, atribuible a su termorregulación. En cuanto a la cobertura lunar, fue posible observar una tendencia diferente para cada categoría de sexo y edad, relacionada con una segregación y uso distinto de hábitat. La baja frecuencia de avistamientos durante viento y corrientes fuertes, puede ser explicada debido a la dificultad para la adquisición de carnada en superficie. La disminución de avistamientos durante condiciones de baja visibilidad y cielo nublado para tiburones adultos, se puede explicar debido a que tales circunstancias favorecen su estrategia de caza a mayores profundidades. En el caso de juveniles, las

condiciones de alta visibilidad no resultaron favorables, debido a la vulnerabilidad de ser atacados por organismos de mayor tamaño. En cuanto a la baja frecuencia de tiburones en aguas turbias, es posible que la cantidad de partículas y bajos niveles de oxígeno disuelto, repercutan de manera negativa en la respiración del tiburón. Finalmente, no se observó una relación significativa entre la presencia del tiburón y la fase de marea, dirección del viento, o dirección de la corriente, debido posiblemente a las bajas densidades de elefante marino durante el periodo de muestreo y a la protección del Sistema de la Corriente de California inherente al área de estudio.

Palabras clave: Ecología, tiburones, hábitat, sitio de agregación, avistamientos.

I. INTRODUCCIÓN

El tiburón blanco *Carcharodon carcharias*, es uno de los elasmobranquios de mayor talla al ser capaz de alcanzar los seis metros de longitud (Castro, 2012). Es una de las cinco especies pertenecientes a la familia Lamnidae y presenta una distribución cosmopolita al encontrarse en aguas templadas y tropicales de todo el mundo. De hábitos tanto costeros como pelágicos, el tiburón blanco se identifica por un cuerpo robusto caracterizado por una pigmentación oscura en el dorso y blanca en el vientre, así como de la presencia de dientes aserrados al alcanzar la madurez (Compagno, 2001). Dicho efecto, corresponde a un cambio en la dentición que se presenta durante el desarrollo, en respuesta a nuevos requerimientos energéticos para el mantenimiento óptimo de su metabolismo. Durante su estado de juvenil, los tiburones blancos se alimentan de invertebrados, peces óseos y elasmobranquios de menor tamaño; mientras que al alcanzar la madurez comienzan a depredar mamíferos marinos, comúnmente en zonas conocidas como sitios de agregación donde se ha podido comprobar una alta fidelidad al sitio (Tricas y McCosker, 1984; Klimley, 1985; Casey y Pratt, 1985; Hubbel, 1996; Domeier y Nasby-Lucas, 2008).

En aguas mexicanas, la presencia de esta especie altamente migratoria se encuentra ubicada en la costa occidental del estado de Baja California y en el sitio de agregación conocido como la Reserva de la Biósfera Isla Guadalupe. En la última, el tiburón blanco se encuentra presente durante todo el año, mostrando un pico de abundancia durante el periodo comprendido de Julio a Febrero, que coincide con un aumento en las densidades de sus presas, tales como el atún aleta amarilla *Thunnus albacares* y el elefante marino del Norte *Mirounga angustirostris* (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005b; Domeier y Nasby-Lucas, 2008; Hoyos-Padilla, 2009; Jorgensen *et al.*, 2010).

Las grandes densidades de tiburón blanco presentes en la isla así como las condiciones oceanográficas necesarias para el avistamiento de la especie durante los meses de otoño, han permitido el desarrollo de una industria ecoturística basada en el avistamiento de tiburón blanco mediante el buceo en jaula. El cual, al ser una actividad no invasiva que promueve el aprovechamiento sustentable de la especie, favorece las acciones en pro de la conservación del recurso, generando a su vez una fuente de trabajo e ingresos para la comunidad involucrada (Dicken y Hosking 2009; Brunnschweiler, 2010); Guerrero-Ávila, 2011).

Aunque internacionalmente el tiburón blanco es una especie protegida, las autoridades mexicanas han decretado acciones a favor de su conservación al reconocerla como una especie amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2010, prohibir su pesca mediante su inclusión en la NOM-

029-PESC-2006 y más recientemente, decretar una veda permanente con el fin de contribuir a la preservación de esta especie, al reconocer su vulnerabilidad a cualquier tipo de explotación invasiva. Medidas tomadas, debido a que las investigaciones biológico-pesqueras indican que el tiburón blanco es una especie de lento crecimiento, con bajo potencial reproductivo y gran longevidad, con poblaciones pequeñas que para duplicar su abundancia numérica requieren más de 14 años (DOF, 2014).

Por tal motivo, el desarrollo de investigaciones que generen información acerca de la biología y ecología de los tiburones y rayas, es fundamental para el entendimiento del recurso y del equilibrio del ambiente donde éstos se desarrollan (Jaime-Rivera, 2004).

Tradicionalmente se ha creído que de los diversos parámetros ambientales que influyen sobre la distribución y abundancia de los elasmobranquios, la temperatura del mar es la que mayor efecto presenta (Castro-Aguirre, 1983; Tovar, 2000). Sin embargo, el efecto de otras variables ambientales también ha sido evaluado, tal es el caso de la intensidad y dirección del viento y la corriente, turbidez del agua, luminosidad lunar, cobertura de nubes, fases de marea y productividad primaria (Anderson *et al.*, 1996; Pyle *et al.*, 1996; Jaime-Rivera, 2004; Glenn *et al.*, 2005; Hammerschlag, 2005; Robbins, 2006; Weltz *et al.*, 2013; Hoogenboom, 2015).

En aguas nacionales, se han llevado a cabo diversos estudios sobre el efecto del ambiente en algunas especies de importancia comercial que son aprovechadas mediante la pesca o el ecoturismo. Sin embargo, la información referente a este tema con respecto al tiburón blanco en México resulta escasa, ya que no se han realizado estudios que enfoquen sus esfuerzos en describir el efecto de las variables ambientales sobre la presencia de esta población en la isla.

II. ANTECEDENTES

Generalidades de los Elasmobranquios

Dentro de la clase conocida como Chondrichthyes, los tiburones y las rayas (Subdivisión Selachii y Batoidea, respectivamente), son uno de los grupos ictiológicos que durante las últimas décadas han generado mayor interés debido a su estado de conservación, sobrepesca y por su reciente potencial económico dentro del ámbito ecoturístico alrededor del mundo (Compagno, 1999; Dicken y Hosking, 2009). Ambos grupos, pertenecientes a la subclase Elasmobranchii se caracterizan por la presencia de un esqueleto cartilaginoso, carecer de vejiga gaseosa, poseer dentículos dérmicos en la piel que mejoran su hidrodinámica y presentar de cinco a siete pares de hendiduras branquiales. En los selacios se encuentran localizadas en posición lateral y en el caso de las rayas de manera ventral. Además de esto y

salvo algunas excepciones, la mayoría de los tiburones mantienen una forma corporal de tipo “fusiforme”, mientras que las rayas se caracterizan por un cuerpo deprimido dorso-ventralmente (Compagno, 1999).

En cuanto a su biología básica, los tiburones y rayas son considerados estrategas "K", debido a que presentan una maduración sexual tardía, un lento desarrollo embrionario y una baja fecundidad comparada con la de los osteíctios (Finch, 1990; Helfman y Burgess, 2014). Además, todos los elasmobranquios presentan fertilización interna y dimorfismo sexual, donde los machos cuentan con órganos copulatorios conocidos como “gonopterigios” o “mixopterigios” que se introducen en la cloaca de la hembra para la cópula. Tanto tiburones como rayas, pueden ser ovíparos, vivíparos aplacentados o vivíparos placentados según la especie (Hamlett *et al.*, 1993; Conrath y Musick, 2012). Aunque de gran tamaño comparado con los peces óseos, las crías de los tiburones y rayas nacen además con una capacidad motriz y alimenticia que les proporciona cierta independencia y una mayor capacidad de supervivencia en el ambiente (Hamlett, 1989).

La presencia de las diferentes especies de tiburones, así como su abundancia, movimientos, natalidad, mortalidad y segregación por tallas y sexo, se encuentran influenciados por el efecto de las condiciones ambientales donde dichas especies se desarrollan (Fry, 1976; Glenn *et al.*, 2005; Robbins, 2006; Hoogenboom, 2015). Dicha riqueza de organismos está relacionada con la diversidad de nichos ecológicos donde se distribuyen, al mantener una distribución cosmopolita, diferentes profundidades y contar con organismos capaces de alimentarse desde los niveles inferiores de la red trófica como la manta gigante del Pacífico *Manta birostris*, hasta niveles superiores como el tiburón blanco *Carcharodon carcharias* (Helfman *et al.*, 2000).

Generalidades del tiburón blanco

De cuerpo fusiforme y robusto, esta especie presenta de cinco a siete hileras de dientes aplanados, triangulares y con los bordes aserrados. En el dorso tiene una primera aleta dorsal alta y ancha de forma triangular, mientras que la segunda dorsal es de menor tamaño. Las aletas pectorales son grandes y con la punta negra en la parte ventral, la aleta anal es pequeña, y cuenta con fuertes quillas en el pedúnculo caudal junto con una cola en forma creciente (Fig. 1). El color dorsal es gris plomizo o café grisáceo, la porción ventral es blanca y sus bordes se encuentran muy definidos con respecto a la coloración dorsal (Compagno, 2001).

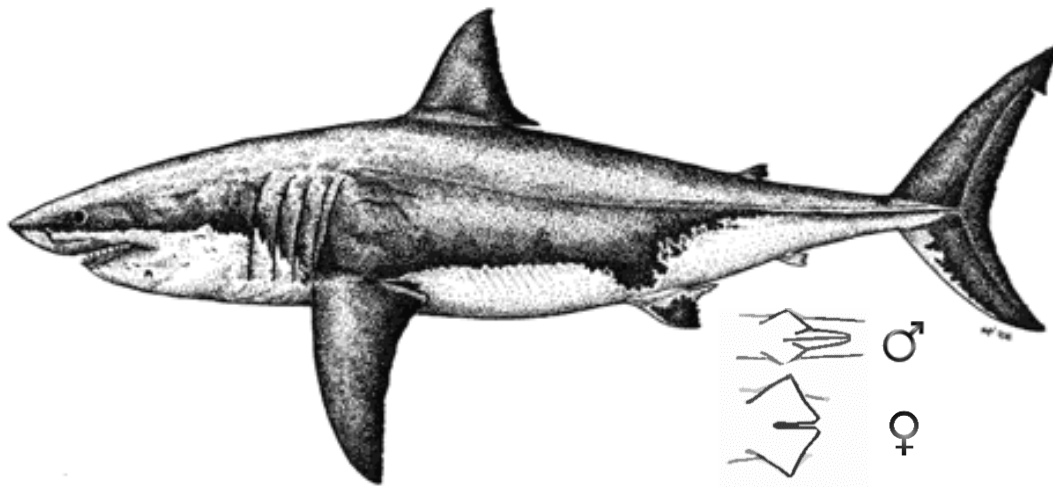


Figura 1. Diagrama general de un tiburón blanco (*C. carcharias*); como en todos los elasmobranquios, la presencia de gonopterigios denota un individuo macho.

Los tiburones blancos son nadadores activos, rápidos, pelágicos y epibentónicos, capaces de moverse rápidamente en un corto periodo de tiempo y dar saltos espectaculares cuando cazan a sus presas. Presentan un amplio rango de alimentación, desde una gran variedad de peces óseos, otros tiburones, rayas, aves marinas, reptiles marinos, mamíferos marinos, calamares, crustáceos bentónicos hasta carroña. Su desarrollo es vivíparo aplacentario, en las primeras etapas los embriones se alimentan de vitelo, y posteriormente con ovocitos sin fecundar proporcionados por la madre en una estrategia conocida como “oofagia” (Compagno, 2001). Al igual que otras especies de lámnidos, los tiburones blancos son capaces de elevar su temperatura corporal por encima de la del ambiente, gracias a un complejo de venas y arterias intercaladas conocido como “*retia mirabilia*”, el cual funciona como un sistema de contracorriente que permite el intercambio de calor en zonas específicas como el cerebro, músculos y vísceras (Carey *et al.*, 1982; Tricas y McCosker, 1984; Carey *et al.*, 1985; Goldman *et al.*, 1996; Helfman *et al.*, 2000). Esta adaptación les permite habitar y utilizar las aguas frías de las zonas templadas y subtropicales en ambos hemisferios.

Distribución y hábitat

El tiburón blanco es un depredador tope que presenta una distribución cosmopolita. Aunque su presencia comúnmente se da en bajas densidades, se conocen algunos sitios de agregación estacional donde se han registrado poblaciones densas con un alto grado de fidelidad al sitio (Tricas y McCosker 1984; Klimley 1985; Strong *et al.* 1992; Klimley y Anderson, 1996; Compagno, 2002; Domeier y Nasby-Lucas, 2008). Los sitios de agregación hasta ahora conocidos se encuentran en la costa sur de Sudáfrica (Ferreira y Ferreira, 1996), Mar Mediterráneo y costa este del Océano Atlántico (Fergusson, 1996), Japón, Nueva Zelanda y sur de Australia (Strong *et al.*, 1996), Islas Farallón en California, (Klimley *et al.*, 1992; Pyle *et al.*, 1996), y en Isla Guadalupe, México, donde es observado durante todo el año, con un pico de abundancia durante los meses de otoño (Domeier y Nasby-Lucas, 2008; Hoyos-Padilla, 2009;

Jorgensen *et al.*, 2010). Esta especie altamente migratoria, se encuentra cerca de la costa y algunas veces penetra bahías poco profundas y estuarios, aunque también se distribuye en las costas de islas continentales y oceánicas (especialmente en las que se encuentran colonias de pinnípedos) (Fig. 2) y también en donde hay grandes bancos de peces (Compagno 2001).



Figura 2. Elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*) en La “Rada Norte” de Isla Guadalupe, México.

En Isla Guadalupe esta especie de tiburón se congrega durante todo el año, pero es más frecuente durante el verano, otoño e invierno, cuando se reproducen las tres especies de pinnípedos que allí habitan y que coincide con la corrida anual de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) que es también una de sus presas predilectas. Se ha demostrado que individuos de esta población comparten hábitats oceánicos con los tiburones blancos marcados en California; sin embargo, ambas poblaciones demuestran una alta fidelidad al sitio aunque se sospecha que posiblemente existan movimientos entre individuos de ambos sitios de agregación (Boustany *et al.*, 2002; Weng *et al.*, 2007; Jorgensen *et al.*, 2010).

Importancia Económica

La popularidad con respecto a la conservación de los tiburones y rayas ha aumentado en las últimas décadas, permitiendo el aprovechamiento de estos organismos de una manera alternativa a su pesca, mediante el ecoturismo (Dobson, 2006; Carter 2008).

El buceo recreativo con tiburones genera miles de dólares anualmente para los negocios locales. Por lo que actividades como esta contribuyen a la conservación de las especies marinas debido a la

interacción no invasiva y a la necesidad de regular las actividades pesqueras de las especies objetivo del buceo con el fin de proteger la población y aumentar así las posibilidades de un avistamiento (Dicken y Hosking 2009; Brunnschweiler, 2010). Uno de los ejemplos más populares de este tipo de actividades y que además motiva el turismo internacional, es el que se lleva a cabo con el tiburón toro *Carcharhinus leucas* en Playa del Carmen, México (Mauricio Hoyos, comunicación personal).

Hay pocos lugares en el mundo que reúnen las características oceanográficas y biológicas adecuadas para que los tiburones blancos formen agrupaciones. Gracias a esto es que se ha hecho factible su uso no extractivo en forma de una actividad ecoturística mediante el buceo en jaula, dentro de países como Sudáfrica, Estados Unidos, Australia, México y Nueva Zelanda (Fig. 3).



Figura 3. Ecoturismo mediante el buceo en jaula con tiburón blanco en Isla Guadalupe, México.

Dicha actividad, representa una fuente importante de ingresos, y aún cuenta con gran potencial (Ferreira y Ferreira 1996; Dobson, 2006; Domier y Nasby-Lucas, 2007; Iñiguez-Hernández, 2008; Gallagher y Hammerschlag, 2011;).

Efecto del ambiente en tiburones

La influencia de los factores ambientales sobre la abundancia, distribución, segregación sexual y comportamiento de los elasmobranquios ha sido evaluada y comprobada en diferentes poblaciones (Bass *et al.*, 1973; Blagoderov, 1994; Economakis y Lobel, 1998; Hopkins y Cech, 2003; Cotton *et al.*, 2005; Glenn *et al.*, 2005; Hoogenboom, 2015).

En México, los esfuerzos dedicados a este tipo de investigaciones se han enfocado en las especies de tiburones con importancia comercial. En el primero de ellos, Klimley y Butler (1988) utilizaron como indicadores a los tiburones martillo (*Sphyrna lewini*), para describir la relación entre la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila con la presencia de un ensamblaje de 11 especies de peces en el Golfo de California, encontrando una relación directa entre la presencia del grupo estudiado con dichos factores, al presentarse diferentes masas de agua.

La mayoría de estos estudios han logrado describir la relación de la temperatura superficial del mar, con las capturas de tiburones registradas para ambos litorales del país como en el tiburón piloto *Carcharhinus falciformis*, tiburón blanco *Carcharodon carcharias*, tiburón martillo *Sphyrna spp.*, tiburón zorro *Alopias spp.*, tiburón azul *Prionace glauca*, tiburón mako *Isurus oxyrinchus* y el tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Mendizábal *et al.*, 1990; Soria, 1996; Montreal y Tovar, 2002; Jaime-Rivera, 2004; Vögler *et al.*, 2012).

Sin embargo, también se han realizado estudios que evalúan aspectos ecológicos de especies que no son objetivo de la pesca comercial, sino que son aprovechados mediante el ecoturismo. En el Caribe mexicano, Cárdenas-Palomo *et al.* (2012) describieron la distribución espacial y temporal del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) con relación a las condiciones biológicas y fisicoquímicas del agua, encontrando que la baja salinidad, alta temperatura, concentraciones sobresaturadas de oxígeno disuelto, altas concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto así como valores altos de clorofila-*a* favorecían la presencia del tiburón. Estos resultados coinciden con lo obtenido por Hacoheh (2015), quien encuentra una relación entre las temperaturas cálidas y alta productividad, con la presencia del tiburón ballena en esta zona.

En el Golfo de California, Ketchum *et al.* (2013) describieron la ecología trófica y segregación de los tiburones ballena evaluando a su vez el efecto de la temperatura superficial del mar, conductividad y la visibilidad. Sin embargo, dichos factores oceanográficos no demostraron un efecto significativo, atribuyendo las conclusiones obtenidas a ciertos aspectos del comportamiento de la especie.

La tesis realizada por Soria (1996) fue uno de los primeros, y quizá el único estudio en México que tenía como objetivo particular describir la relación entre la temperatura superficial del mar con las capturas del tiburón blanco *C. carcharias* en el Pacífico mexicano, a través del uso de los datos reportados por la “Flota Palangrera Mexicana” a la actualmente desaparecida Secretaría de Pesca (SEPESCA). En este trabajo, el autor concluye que el tiburón blanco es más abundante en la porción sur del Pacífico mexicano durante el verano, cuando las temperaturas del mar son cálidas. Además,

menciona que dicha presencia se observó dentro de un rango global de 21-31°C, con el mayor número de organismos capturados a los 28 °C.

Efecto del ambiente sobre poblaciones de tiburón blanco

Isla Guadalupe, México

Al describir los patrones migratorios del tiburón blanco de Isla Guadalupe, Domeier y Nasby-Lucas (2008) mencionan que el rango de temperatura experimentado por los tiburones en esta zona fue de 6.6-23.1 °C. Sin embargo, el rango que se presentó durante mayor parte del tiempo en la totalidad de los organismos fue de 15-20 °C entre la superficie y 60 m. Por su parte, y tomando en cuenta los diferentes sitios visitados durante la migración de esta población, el rango de temperaturas total fue de 3.9-25 °C desde la superficie hasta los 600 m de profundidad.

Mediante el uso de telemetría acústica, Hoyos-Padilla (2009) describió los movimientos que a nivel local presentan los tiburones blancos en Isla Guadalupe. En su estudio, él registra la presencia de tiburones juveniles en temperaturas mínimas de 9.9 °C con un promedio de 18.7 ± 1.11 °C y con un rango de profundidad de 0-140 m. Mientras que para los adultos, la temperatura mínima registrada fue de 7.8 °C con un promedio de 14.1 ± 3.4 °C con un rango de profundidad de 0-339.5 m.

A su vez, es importante mencionar que más allá de la temperatura, ninguna de las investigaciones previas ha enfocado sus esfuerzos a describir la relación de los factores ambientales con la presencia del tiburón blanco en este sitio de agregación.

Los Farallones, Estados Unidos

Klimley *et al.* (1992) encontraron una relación significativa entre el número de eventos predatorios sobre pinnípedos observados con respecto la distancia de la costa y profundidad de la zona. La mayor cantidad de ataques fueron registrados a una distancia menor de 450 m de las islas y la frecuencia de ataques disminuía con respecto al aumento en la profundidad.

Pyle *et al.* (1996) concluyeron que no existe una correlación significativa entre la frecuencia de ataques del tiburón blanco sobre los pinnípedos de la zona, con algunas variables ambientales como la dirección del viento, temperatura del aire, presión barométrica, dirección de la corriente y la salinidad de la superficie. Sin embargo, factores como la altura del oleaje, baja visibilidad, fase lunar, temperatura superficial del mar y alta cobertura de nubes, sí demostraron un efecto significativo en la frecuencia de

los avistamientos; sugiriendo que tales condiciones son favorables para el tiburón blanco al disminuir la capacidad de detectarlos por parte de las presas.

Anderson *et al.* (1996) mencionan que la frecuencia de ataques del tiburón blanco sobre individuos de elefante marino del norte (*M. angustirostris*) es mayor durante las mareas altas. Sugiriendo que dicho factor limita el espacio en tierra, provocando una competencia por tal recurso entre los elefantes marinos, generando una mayor concentración de estos individuos en el agua.

Atlántico Noroeste

Adams *et al.* (1994), mencionan que los tiburones blancos se encuentran presentes durante invierno e inicios de la primavera en Florida, cuando el rango de temperatura del agua es de 18.7 a 21.6 °C; sugiriendo que la presencia de los organismos en la zona, se da únicamente cuando la temperatura decrece lo suficiente. Lo anterior fue confirmado por Curtis *et al.* (2014) al encontrar una preferencia promedio en la presencia del tiburón blanco por un rango de temperatura entre los 14-23°C.

Mar Mediterráneo

Como uno de los pocos referentes del efecto de la temperatura sobre la población de esta especie en el Mar Mediterráneo, Fergusson (1994) menciona que los tiburones blancos estaban ausentes cuando la temperatura del agua excedía los 25 °C, por lo que permanecían en aguas profundas dentro de las isothermas más frías, con migraciones esporádicas hacia la superficie.

Islas Neptuno, Australia

Por su parte, Robbins (2007) describió la segregación sexual de los tiburones blancos con relación a ciertas variables ambientales en las Islas Neptuno, con datos obtenidos durante las actividades ecoturísticas con esta especie. Donde la altura de la marea así como la temperatura superficial del mar, mostraron diferencias significativas entre la presencia de machos y hembras. En este caso, la abundancia de las hembras fue mayor durante la presencia de temperaturas cálidas y mareas altas, sugiriendo esto como respuesta a ciertos aspectos fisiológicos para el desarrollo de las crías y de la disponibilidad de pinnípedos en el agua, respectivamente.

En el mismo sitio, Robbins y Booth (2012) sugieren que la temperatura superficial del mar puede fungir como un factor indirecto en la distribución del tiburón blanco en conjunto con una o más variables asociadas a dicho factor.

Sudáfrica

Con respecto a la relación entre algunas condiciones ambientales y los eventos predatorios del tiburón blanco en Sudáfrica sobre la foca del Cabo *Arctocephalus pusillus pusillus*, Hammerschlag *et al.* (2006) reportaron un efecto significativo de la dirección e intensidad alta del viento, mareas altas y baja luminosidad sobre la frecuencia de los ataques del tiburón en Seal Island. Mencionan que dichas condiciones favorecen la estrategia de caza de los tiburones en la zona, reflejándose en una mayor frecuencia de ataques exitosos. Aunque en este caso se contaba con utensilios de medición colocados en una estación meteorológica, algunas mediciones “*in situ*” como la visibilidad del agua no fueron estandarizadas debido a las fuertes corrientes que impedían la utilización del disco de Secchi, al mismo tiempo que la temperatura del agua y la corriente no fueron consideradas.

Con el fin de predecir la presencia de los tiburones blancos en playas concurridas de False Bay, Weltz *et al.* (2013) analizaron la relación entre la temperatura superficial del mar, la fase lunar y la hora del día. La probabilidad de observar un organismo fue mayor al sobrepasar los 14 °C con un valor máximo a los 18 °C, posterior a noches de luna nueva, y durante las horas de la tarde.

Finalmente, Towner *et al.* (2013) describieron la relación entre algunos factores ambientales con la composición sexual y abundancia del tiburón blanco en Gansbaai, mediante el registro de avistamientos durante las actividades de buceo en jaula y la utilización del “Índice Multivariado ENOS” (El Niño-Oscliación del Sur). Encontrando que el número promedio de avistamientos de machos fue mayor durante la presencia de aguas frías (valores negativos del índice), mientras que una mayor cantidad de hembras fueron avistadas en condiciones de aguas cálidas (valores positivos del índice).

III. JUSTIFICACIÓN

El tiburón blanco es una especie catalogada como “vulnerable” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) e incluida desde 2005 en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, por sus siglas en inglés). A su vez, la captura y venta de sus productos derivados están prohibidos en lugares como Sudáfrica, Australia, Namibia, Israel, Malta, California, los estados del Atlántico en Estados Unidos de Norteamérica, México y Nueva Zelanda (Compagno, 2001; DOF, 2006; Satyanand, 2007).

En México, el tiburón blanco está considerado como una especie “amenazada” desde el año 2002 (SEMARNAT, 2002) y actualmente se encuentra listada bajo dicha categoría dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). A su vez, y como parte de una estrategia directa para su

conservación, la NOM-029-PESC-2006 establece que en ningún caso se podrán capturar y retener ejemplares de esta especie, sin importar que estén vivos, muertos, enteros o en alguna de sus partes; por lo que en consecuencia, no podrán ser objeto de consumo humano ni de comercialización (SAGARPA, 2007). Recientemente, la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) decretó un acuerdo de veda permanente debido a la necesidad de establecer todas las medidas de orden administrativo y regulatorio con el fin de contribuir a la preservación del tiburón blanco (SAGARPA, 2014).

Aunque todavía a finales del siglo XX el tiburón blanco en México era considerado como una especie poco abundante y con baja frecuencia de aparición en las capturas (Galván *et al.*, 2010), la Reserva de la Biósfera Isla Guadalupe se ha convertido junto con los Farallones en California, en uno de los sitios de agregación de esta especie más importantes del Pacífico Nororiental.

De acuerdo a su biología, el tiburón blanco es una especie vulnerable a la sobrepesca. Esto, aunado al desconocimiento de su número poblacional así como de aspectos básicos de su biología reproductiva como dónde, cuándo y cómo se reproducen, hace evidente la necesidad de llevar a cabo investigaciones que favorezcan su conocimiento y conservación.

El efecto del ambiente sobre la población de tiburón blanco en Isla Guadalupe no ha sido evaluado. Por lo que describir la relación entre los factores ambientales y su presencia en la zona permitiría generar conocimiento básico acerca de la ecología de la especie y su dinámica poblacional, lo que podría traducirse en información útil para su manejo sustentable y conservación. A su vez, dichos estudios pueden fungir como base y muestra testigo ante un posible cambio en las condiciones climáticas de la zona, con repercusiones en el ecosistema insular de la Reserva y el ecoturismo.

IV. HIPÓTESIS

Existe un efecto significativo de los factores ambientales sobre la presencia del tiburón blanco en Isla Guadalupe, México.

V. OBJETIVOS

Objetivo General

-Describir la relación de los factores ambientales con la presencia del tiburón blanco en Isla Guadalupe.

Objetivos particulares

- Determinar si existen diferencias significativas en la frecuencia de los avistamientos con respecto al mes y año.

- Conocer si existen diferencias significativas en el número de avistamientos con relación a la temperatura, intensidad y dirección del viento, intensidad y dirección de la corriente, la turbidez, fase lunar y rangos de marea.

VI. ÁREA DE ESTUDIO

Isla Guadalupe (29°00' N, 118°26' W), se localiza a unos 260 km frente a las costas de Baja California, México (Fig. 4), presenta características muy importantes debido a su aislamiento del continente. Como ecosistema, y junto con el resto de las islas del Pacífico noroeste mexicano, es una isla única en su tipo (Aguirre-Muñoz *et al.* 2003). La isla es un cuerpo volcánico desarrollado sobre la dorsal meso-oceánica del Pacífico oriental cuya actividad de dispersión cesó hace aproximadamente 11 millones de años; su estructura es producto de múltiples derrames basálticos intercalados con volcanes cineríticos (Delgado-Argote 1993). Se encuentra en la parte más occidental de la República Mexicana, dando una amplia extensión de Zona Económica Exclusiva, con una abundancia de recursos naturales como pocas en el mundo, siendo de importancia estratégica para la soberanía nacional. Tiene una orientación norte-sur y su forma alargada (35 km de longitud por 6.5-9.5 km de ancho) actúa como una barrera contra la Corriente de California por lo que produce una serie de corrientes ascendentes o surgencias y remolinos en diferentes áreas y a diferentes profundidades, aportando aguas frías y ricas en nutrientes (Pierson 1987).

La isla se sitúa en la región sur del sistema de la Corriente de California, la cual es un flujo superficial (0-300 m) que acarrea agua de altas latitudes hacia el ecuador durante la mayor parte del año, y que se caracterizan por salinidades y temperaturas bajas (Lynn y Simpson, 1987). Este flujo es forzado por el sistema de vientos de la región, que durante la mayor parte del año, tiene una componente predominante hacia el sureste frente a las costas de California y Baja California (Strub *et al.*, 1987).

Dicho sistema de vientos es controlado principalmente por el centro de alta presión del Pacífico Norte, el cual varía estacionalmente tanto en posición como en intensidad (Huyer 1983; Strub y James, 2002). El relieve submarino alcanza profundidades mayores a los 3,600 m. No posee una plataforma costera a su alrededor, con excepción de la punta sur donde existe una plataforma de cuatro km de ancho por 200 m de profundidad (Pierson 1987). En cuanto a la batimetría, existen una serie de cañones profundos en diferentes partes de la costa este, tal como la gran bahía de Campo Norte (Berdegué, 1957), donde la actividad del avistamiento de tiburón blanco mediante el buceo en jaula se lleva a cabo (DOF, 2011). La temperatura promedio superficial del mar es de 18 °C (intervalo: 16 °C en primavera, 20° C en verano (Lynn y Simpson, 1987). Las mareas son semidiurnas y presentan una amplitud de casi 3 metros durante los meses de invierno (Stewart y Stewart 1984). El agua de mar en la isla es muy clara, alcanzando una visibilidad vertical promedio (disco de Secchi) de 25 a 30 m durante el año (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza, 2005).

La isla presenta una gran biodiversidad marina, compuesta por aves marinas migratorias, una ictiofauna muy diversa y una gran variedad de mamíferos marinos. Se han reportado 132 especies de peces (Reyes-Bonilla *et al.*, 2010) entre las que destacan algunas de gran tamaño como atunes (*Thunnus alalunga*, *T. albacares*, *Euthynnus lineatus* y *Katsuwonus pelamis*), el peto o “wahoo” (*Acanthocybium solanderi*) y el jurel aleta amarilla (*Seriola lalandi*). La ictiofauna presenta otros peces representados por altos números como la cabrilla extranjera (*Paralabrax clathratus*), el conejo (*Caulolatilis affinis*), los roncadores (*Umbrina roncadore* y *Genyonemus lineatus*), la damisela ojo azul (*Girella nigricans*), herrero (*Chromis punctipinnis*), macarelas (*Scomber japonicus* y *Auxis thazard*), sardinas (*Sardinops sagax*), peces voladores (*Cypselurus californicus*), garibaldis (*Hypsypops rubicundus*), viejas (*Semicossyphus pulcher*) y otros como la morena lobo (*Anarrhichthys ocellatus*). A su vez, se han observado 11 especies de tiburones pertenecientes a ocho diferentes familias taxonómicas (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005b), de las cuales se encontraron tanto tiburones bentónicos como tiburones pelágicos con diferentes hábitos alimenticios, siendo éstos el tiburón cornudo (*Heterodontus francisci*), tiburón mamón (*Mustelus californicus*), tiburón leopardo (*Triakis semifasciata*), tiburón toro (*Carcharhinus leucas*), tiburón de puntas blancas oceánico (*Carcharhinus longimanus*), tintorera (*Galeocerdo cuvier*), tiburón azul (*Prionace glauca*), tiburón martillo (*Sphyrna sp.*), tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), tiburón sacabocados (*Isistius brasiliensis*) y el mako (*Isurus oxyrinchus*). Esta variedad de especies y de hábitos demuestra la gran diversidad de ambientes que presenta la isla, permitiendo que la disponibilidad de alimento sea muy variada y logrando que muchas especies de tiburones estén aprovechando la riqueza de sus aguas. Se conocen tres especies de pinnípedos que se reproducen en Isla Guadalupe, el elefante

marino del norte (*Mirounga angustirostris*), el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) y el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) (Gallo-Reynoso *et al.* 2005a).



Figura 4. Localización de Isla Guadalupe (Modificado de: Hoyos-Padilla, 2009).

La zona para la observación de tiburón blanco, está constituida por un polígono marino ubicado al noreste de la isla (Fig. 5), el cual abarca una superficie de 607.5 hectáreas, en donde se cuenta con sitios disponibles de fondeo o anclaje y es considerada una de las áreas de mayor presencia del tiburón blanco en las aguas de Isla Guadalupe. El área es una bahía conocida como “Rada Norte”, “Rada Noreste” o “La Prisión”, la cual pudo haber recibido estos dos primeros nombres al encontrarse rodeada por montañas y cañones que disminuyen la intensidad del Sistema de la Corriente de California, haciendo posible el fondeo de las embarcaciones. Siendo una zona de condiciones favorables para el anclaje de los barcos, este lugar es donde las embarcaciones turísticas llevan a cabo sus actividades (DOF 2011).

Desde el año 2012, la Reserva de la Biósfera Isla Guadalupe, como parte de la Comisión Natural de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), estableció un límite máximo de ocho permisos para embarcaciones con fines turísticos, siendo seis de ellos otorgados a empresas privadas nacionales e internacionales y dos para uso exclusivo de la “Cooperativa de Abuloneros y Langosteros de la Isla Guadalupe”. Sin embargo, estos dos permisos nunca han sido utilizados por los miembros de la Cooperativa, por lo que en 2012 únicamente participaban cinco embarcaciones privadas de distintos propietarios, de las cuales dos contaban con bandera americana, una canadiense, una panameña y solamente una embarcación con bandera mexicana. Sin embargo, para 2013 y 2014 el sexto permiso fue otorgado y utilizado para una segunda embarcación con bandera mexicana.



Figura 5. Polígono marino donde se lleva a cabo la observación del tiburón blanco en Rada Norte, Isla Guadalupe, México. (TerraMetrics, 2012)

VII. MATERIALES Y MÉTODO

Trabajo en campo

La toma de los datos ambientales así como de la presencia del tiburón, se llevó a cabo sobre las embarcaciones ecoturísticas que visitan Isla Guadalupe. Dicho muestreo fue realizado en la temporada de avistamiento que comprende el periodo de agosto-noviembre en los años 2012, 2013 y 2014 en jornadas que iban desde las 07:00 hasta las 18:00 h según el itinerario de la embarcación y el desarrollo de las actividades ecoturísticas. Para Isla Guadalupe, la mayoría de los viajes tienen una duración de cinco días, tres son dedicados al buceo en jaula y dos de travesía al dirigirse desde y hacia Ensenada, Baja California. Con el fin de mantener un muestreo constante, se estableció un campamento temporal en la “Rada Norte”, sitio exclusivo para la actividad de avistamiento del tiburón blanco. A partir de este campamento nos dirigíamos hacia las embarcaciones ancladas en esta bahía.

Durante dicho periodo de muestreo se contó en diferentes días con la participación activa de la totalidad de las embarcaciones ecoturísticas presentes en la zona, con el fin de obtener datos en diferentes puntos a lo largo de la bahía.

Por su parte, la presencia de los tiburones se registró de acuerdo al número de avistamientos relacionados al atrayente orgánico utilizado por las embarcaciones turísticas. Se definió como un avistamiento, al ser observado un organismo en una distancia menor a 50 m con respecto a la

embarcación, y relacionándolo con las condiciones ambientales registradas dentro del lapso de tiempo en el que el organismo fue detectado.

Para poder estimar un efecto en la abundancia del tiburón blanco con respecto a los factores ambientales, se realizó la medición de la temperatura superficial del mar utilizando un termómetro de alcohol con precisión de 0.1 °C; la velocidad y dirección del viento mediante la escala de Beaufort; velocidad y dirección de corriente estimada por el desplazamiento de objetos flotantes con relación a la embarcación; turbidez del agua medida con disco de Secchi (m); rangos de mareas, separados en marea alta y baja referida al Nivel Medio del Mar designado para Isla Guadalupe (NMM=60 cm) de acuerdo a los datos obtenidos para 2012 en el programa MAR v1.0 2011 y para 2013 y 2014 del Centro para los Servicios y Productos de Operación Oceanográfica de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA, por sus siglas en inglés); cobertura de nubes medido en porcentaje, donde un cielo despejado se consideró como 0% y un cielo completamente nublado como 100% de cobertura. La información concerniente a la porción iluminada de la luna, donde el valor de “0” fue considerado como luna nueva y “1” como luna llena, se obtuvo a partir de la base de datos pública del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de los Estados Unidos de América. A excepción de los rangos de mareas y las fases lunares, las variables ambientales fueron medidas diariamente en intervalos de media hora cada uno, en conjunto con el número de los avistamientos de tiburones registrados durante este periodo de tiempo.

El muestreo se realizó de tal forma debido a que la “Rada Norte” presenta valores oceanográficos diferentes a los observados comúnmente por el Sistema de la Corriente de California. Además, la zona carece de una boya o estación meteorológica y al ser un polígono pequeño (7 x 3 km aprox.), el uso de datos obtenidos a partir de sistemas de detección remota no se consideraron adecuados.

La determinación del sexo de los organismos se llevó a cabo al observar la presencia de mixopterigios en los machos y la ausencia de estas estructuras en las hembras, al ser detectados directamente desde la superficie o con el apoyo de fotografía submarina. Sin embargo, en algunos casos no fue posible determinar el sexo del organismo, por lo que tal categoría fue catalogada como “desconocido”. A su vez, la estimación de la longitud total de los individuos se realizó con relación a la longitud de las jaulas, siendo esta una medida fija y conocida, aunque diferente para cada embarcación. Un organismo se consideraba como maduro al sobrepasar los 3.6 m en los machos y 4.5 m en las hembras (Francis, 2006).

Finalmente y con el objetivo de disminuir el sesgo en las observaciones, los datos fueron capturados por una sola persona (EB) en la totalidad de los eventos registrados y durante el desarrollo de la investigación.

Foto-Identificación de los tiburones

Mediante la utilización de una cámara GoPro Hero 2 y con la participación voluntaria de los turistas a bordo de las embarcaciones, se obtuvieron fotografías y video de los organismos durante cada hora de estudio, con el fin de llevar a cabo su identificación y conocer el número de tiburones diferentes que fueron observados.

Para diferenciar a los individuos observados, se compararon las fotografías obtenidas con las imágenes de los organismos previamente registrados en la “Guía de Foto identificación de tiburones blancos de Isla Guadalupe” de Nasby-Lucas y Domeier (2011). Se llevó a cabo la comparación con respecto al sexo y las características particulares de cada organismo, tales como cicatrices, mutilaciones, y patrones de pigmentación en ambos lados de hendiduras branquiales, aletas pélvicas y aleta caudal (Domeier y Nasby-Lucas, 2007).

Análisis de datos

Los avistamientos del tiburón blanco fueron evaluados en cuanto al total de registros, la edad (*Juvenil / Adulto*) y al sexo (*Macho / Hembra*). Debido a que el sexo condiciona la talla de madurez en esta especie, los registros de organismos no sexados fueron descartados para el análisis (Francis, 2006).

Para determinar las diferencias significativas entre los valores obtenidos de cada una de las variables ambientales con las clasificaciones de tiburones ya mencionadas, los registros diarios de avistamientos fueron separados de acuerdo al rango calculado en cada variable y posteriormente evaluados mediante pruebas no paramétricas con el software *Statistica 8.0*. Cada condición ambiental fue evaluada mediante una prueba de Kruskal-Wallis y en los casos donde existieron diferencias significativas se llevó a cabo la prueba *a posteriori* LSD de Fisher. Esto con excepción de la Fase de Marea, que al ser dividida en “Alta” y “Baja” fue sometida a una prueba de Mann-Whitney (Daniel, 1991).

VIII. RESULTADOS

Se registraron un total de 6,480 avistamientos de tiburones blancos durante 98 días de muestreo. Durante este periodo, se logró llevar a cabo la identificación de 79 tiburones diferentes, mientras que 11 organismos fueron nuevos registros y 103 organismos no pudieron ser identificados. La mayoría de los tiburones fueron detectados en repetidas ocasiones, sin embargo, existieron organismos que sólo fueron vistos durante un día en todo el periodo de muestreo.

En cuanto a los avistamientos registrados de acuerdo a la edad, el 47.8% ($n=3193$) pertenecieron a juveniles y el 49.3% ($n=3,097$) a organismos adultos, sin encontrar diferencias significativas entre ambos grupos ($U=2614.50$, $p > 0.05$).

Con respecto al sexo, el 25.7% de los tiburones ($n=1,665$) fueron hembras y el 71.4% ($n=4,625$) machos (Fig. 6), por lo que se observó una relación de 1:2.77 (H:M) que corresponde a una diferencia significativa ($U=1521.5$, $p < 0.05$) con una tendencia a una mayor cantidad de machos. A su vez, existieron diferencias significativas entre el rango de edad en hembras ($U=237$, $p < 0.05$) encontrándose una frecuencia mayor de adultas en comparación con las juveniles. En el caso de los machos no se encontraron diferencias significativas de acuerdo a la edad ($U=1807.00$, $p > 0.05$).

Finalmente, el 2.9% restante ($n=189$) tanto para la categoría de edad como de sexo correspondió a los organismos que no pudieron ser sexados y por cual no fueron considerados para el análisis.

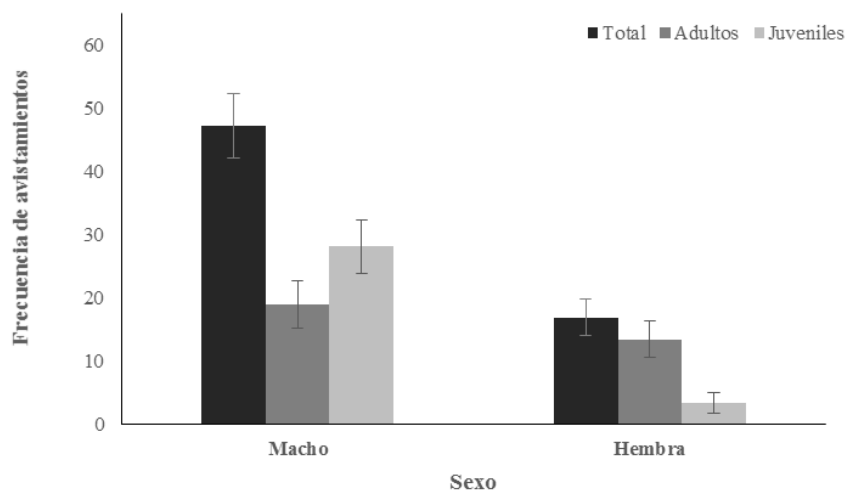


Figura 6. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco.

En cuanto al total de avistamientos por año, se observaron diferencias significativas ($H_{2,94}=6.67$, $p < 0.05$) entre los años 2012 y 2013 con respecto al año 2014, en el cual se registró una mayor frecuencia

de aparición. No obstante, es importante mencionar que los meses de agosto y noviembre del 2012 no fueron considerados en el estudio, debido a que durante estas fechas no fue posible realizar el muestreo.

Con relación a los avistamientos por edad, no se encontraron diferencias significativas de acuerdo al año para adultos ($H_{2,76}=3.55$, $p > 0.05$) o juveniles ($H_{2,77}=5.81$, $p > 0.05$). Sin embargo, fue posible observar un mayor número de juveniles durante los años 2012 y 2014, mientras que en 2013 la frecuencia de aparición de los adultos fue mayor (Fig. 7).

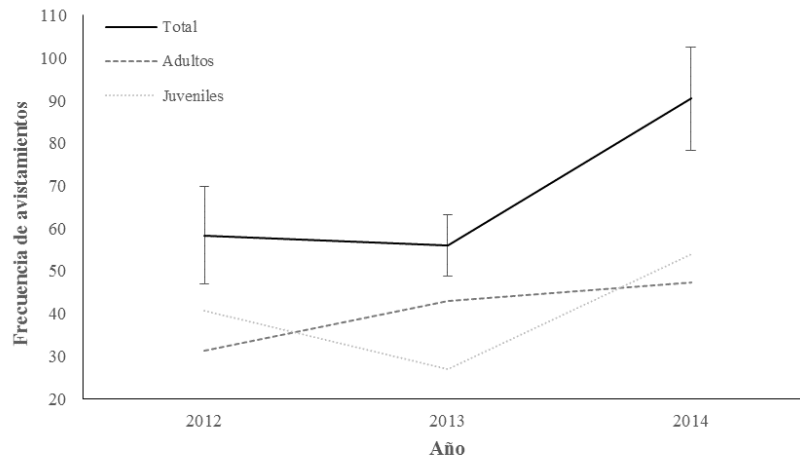


Figura 7. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación al año.

De igual forma, no se encontraron diferencias significativas con respecto al año y de acuerdo al sexo en hembras ($H_{2,51}=5.71$, $p > 0.05$) o machos ($H_{2,86}=5.71$, $p > 0.05$), aunque como en el caso de la tendencia total, el mayor número de avistamientos fue observado durante 2014 (Fig. 8).

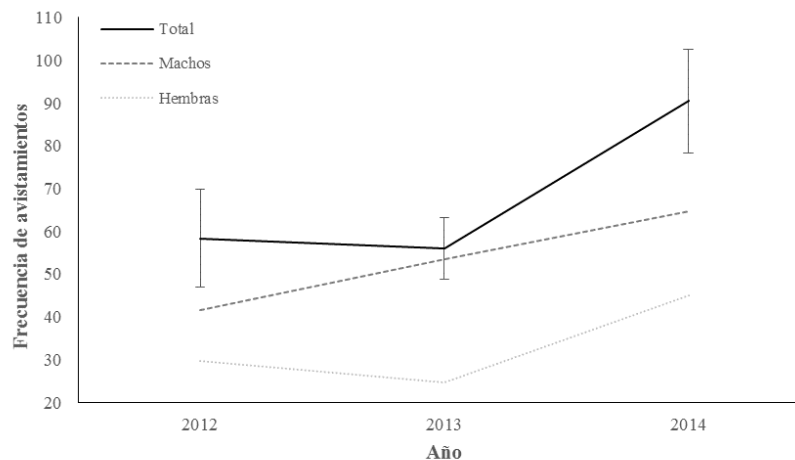


Figura 8. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación al año.

Con respecto al mes se encontraron diferencias significativas de acuerdo al total de avistamientos ($H_{3,94}=13.18$, $p < 0.05$), siendo agosto el mes que mostró una frecuencia significativamente mayor a la observada durante el periodo de septiembre-noviembre. En este caso, una tendencia similar fue observada de acuerdo a la edad del organismo, sin embargo únicamente se encontraron diferencias significativas en el caso de los adultos ($H_{3,76}= 10.28$, $p < 0.05$) a diferencia de los juveniles ($H_{3,77}= 3.67$, $p > 0.05$) (Fig. 9).

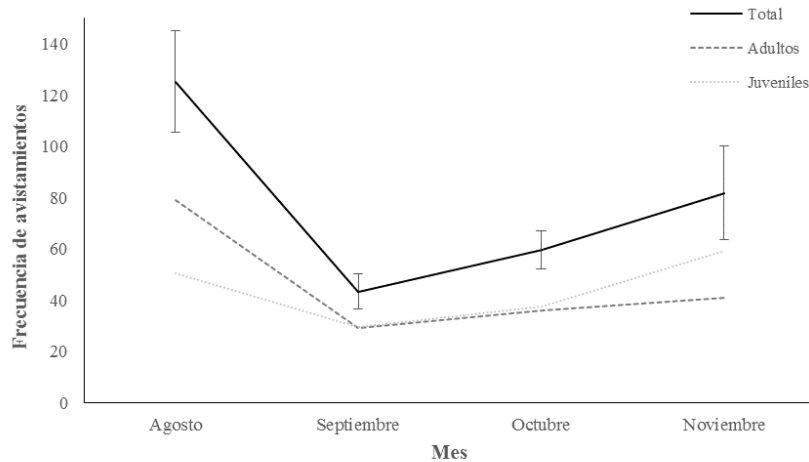


Figura 9. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación al mes.

Referente al sexo de los tiburones, fue posible observar una tendencia similar de los avistamientos totales con respecto a los machos, los cuales presentaron una frecuencia significativamente mayor durante el mes de agosto ($H_{3,86}= 17.88$, $p < 0.05$). A diferencia de estos, las hembras no mostraron una diferencia significativa de su presencia con respecto al mes ($H_{3,51}= 4.39$, $p > 0.05$), sin embargo, es importante mencionar que ninguna hembra fue registrada durante el mes de agosto y una mayor cantidad de estas se observó al final de la temporada, durante noviembre (Fig. 10).

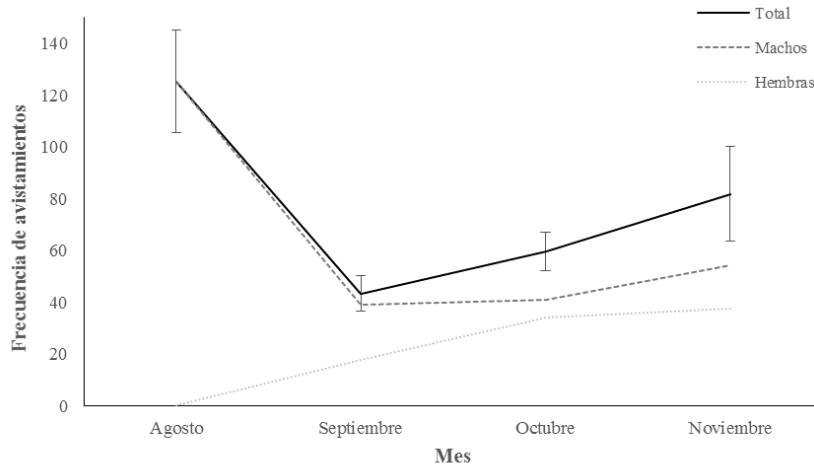


Figura 10. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación al mes.

Relación con factores ambientales

1) Temperatura Superficial

Los avistamientos de tiburón blanco tanto de machos y hembras; así como de adultos y juveniles, fueron registrados en un intervalo de 19 a 25 °C. Con respecto al total de avistamientos, se encontraron diferencias significativas entre la temperatura y la frecuencia de avistamientos ($H_{6,187}=14.78$, $p < 0.05$). El número de avistamientos fue significativamente superior en el intervalo de 20–24 °C, mientras que a 19 y 25 °C se encontraron las frecuencias con valores significativamente inferiores (Fig. 11).

Con respecto a las edades, los registros correspondientes a tiburones adultos presentaron una tendencia similar a la total, también con diferencias significativas ($H_{6,142} = 14.95$, $p < 0.05$). Sin embargo el rango de temperatura con mayor cantidad de avistamientos se redujo a un intervalo de 21-24 °C, por lo que las frecuencias significativamente inferiores se ubicaron en 19-20° y 25°C. En el caso de los juveniles no se encontraron diferencias significativas ($H_{6,146} = 11.06$, $p > 0.05$).

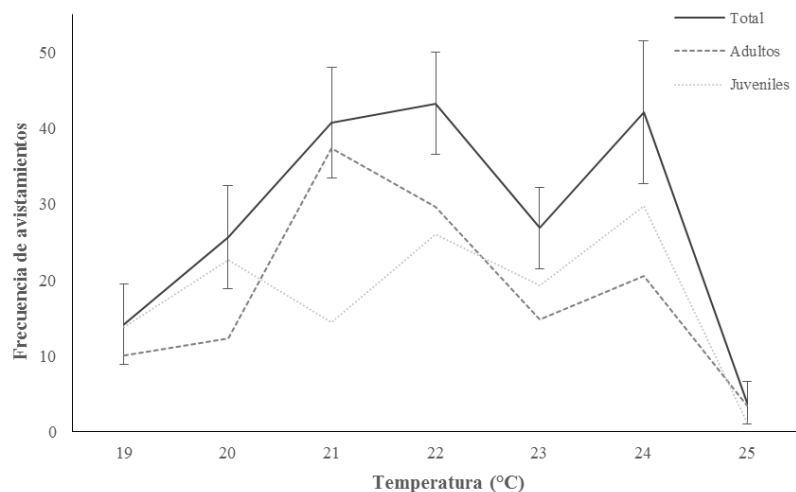


Figura 11. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la temperatura superficial del mar.

De acuerdo al sexo se observó una tendencia similar a lo mencionado anteriormente (Fig. 12), sin embargo, las diferencias no fueron significativas tanto en machos ($H_{6,172} = 10.25$, $p > 0.05$) como en hembras ($H_{6,98} = 11.66$, $p > 0.05$).

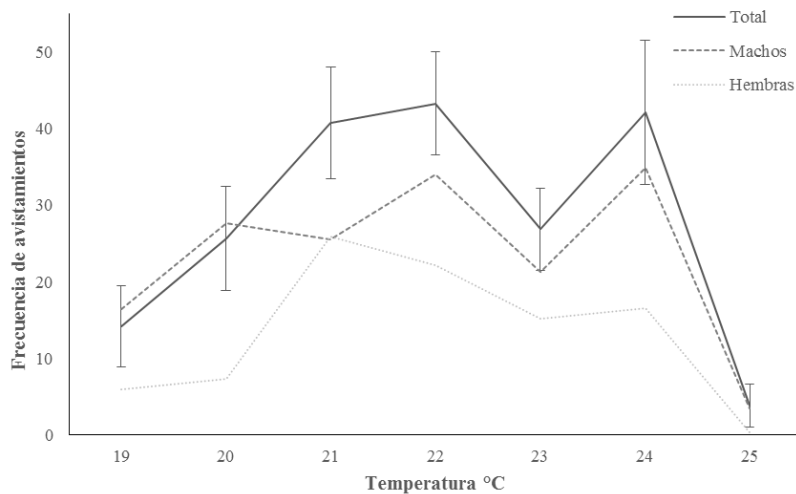


Figura 12. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la temperatura superficial del mar.

2) Fases de Marea

Se registró la presencia de todas las categorías de tiburón blanco durante mareas altas y bajas (Fig. 13). Aunque se observó un número mayor de avistamientos durante las mareas altas, no se encontraron diferencias significativas entre dicho factor con la frecuencia total ($U= 2658$, $p > 0.05$), ni en ninguna de las categorías tales como adultos ($U= 1617$, $p > 0.05$), juveniles ($U= 1366.5$, $p > 0.05$), machos ($U= 1919.5$, $p > 0.05$) y hembras ($U= 667$, $p > 0.05$).

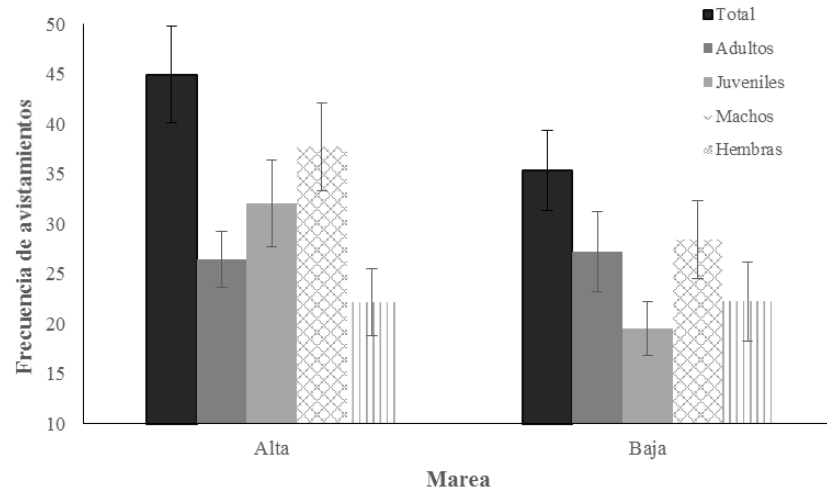


Figura 13. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco con relación a la marea.

3) Porción Iluminada de la Luna

Con relación a la fracción iluminada de la luna, la presencia total del tiburón fue mayor durante los días posteriores a noches con mayor iluminación en intervalos de 0.51-0.75 y 0.76-1 (Fig. 14). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas con respecto a la totalidad de los avistamientos ($H_{3,95}=3.37$, $p>0.05$) ni con relación al grupo de edad; adultos ($H_{3,76}=5.60$, $p>0.05$), juveniles ($H_{3,78}=3.51$, $p>0.05$).

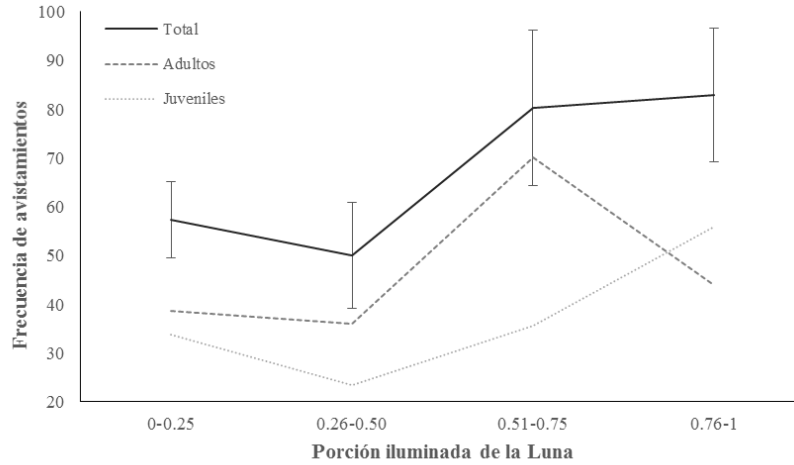


Figura 14. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la porción iluminada de la Luna.

En cuanto al sexo, los machos presentaron una tendencia similar a lo observado en la totalidad de los avistamientos al presentar valores más altos durante los intervalos que representan una mayor luminosidad, sin embargo, para esta categoría no existieron diferencias significativas con respecto a la fracción iluminada de la luna ($H_{3,87}$. $p > 0.05$). En caso contrario, las hembras fueron el único grupo que presentó diferencias significativas con respecto a esta variable ($H_{3,51}$. $p < 0.05$), pero distinto a la tendencia mencionada anteriormente, únicamente se encontraron diferencias dentro del intervalo 0.51-0.75 donde el número de avistamientos fue significativamente mayor (Fig. 15).

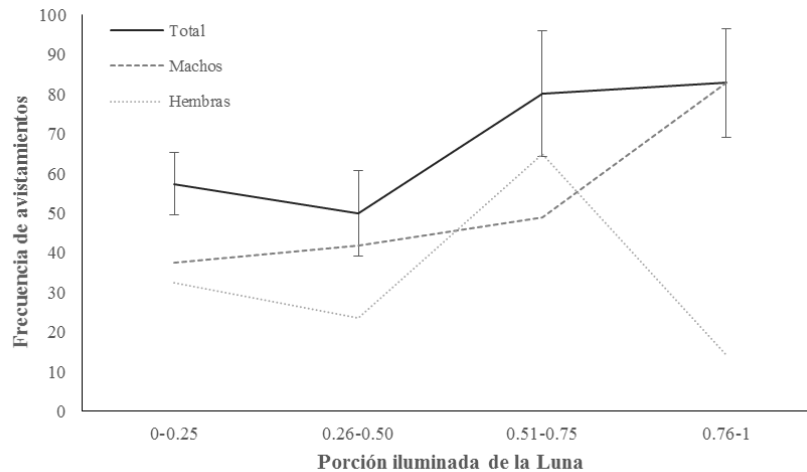


Figura 15. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la porción iluminada de la luna.

4) Intensidad y dirección del viento

La presencia del tiburón blanco en la zona fue registrada en el intervalo 0->7 en la escala de Beaufort. Con respecto al total de avistamientos, se encontraron diferencias significativas entre los valores de la intensidad del viento y la frecuencia de aparición del tiburón ($H_{3,160}=14.08$, $p<0.05$). Dicha frecuencia fue significativamente mayor durante los valores ubicados en el intervalo 1-3, mientras que en las demás intensidades se registraron las frecuencias con valores significativamente inferiores. Aunque el estadístico no demostró diferencias significativas entre dichos valores, la menor cantidad de avistamientos fue registrada conforme la velocidad del viento sobrepasaba la intensidad de 4 en la escala utilizada (Fig. 16).

De acuerdo al grupo de edad y aunque mostraron una tendencia similar a lo observado en el total de los avistamientos, no se obtuvieron diferencias significativas en el caso de los adultos ($H_{3,120}=6.97$, $p>0.05$). Sin embargo, en los avistamientos correspondientes a organismos juveniles sí se encontraron diferencias significativas ($H_{3,117}=13.69$, $p<0.05$), donde un mayor número de avistamientos se dio en el intervalo de 1-3 y la frecuencia fue menor en condiciones de viento con velocidades mayores y sin viento (Fig. 16).

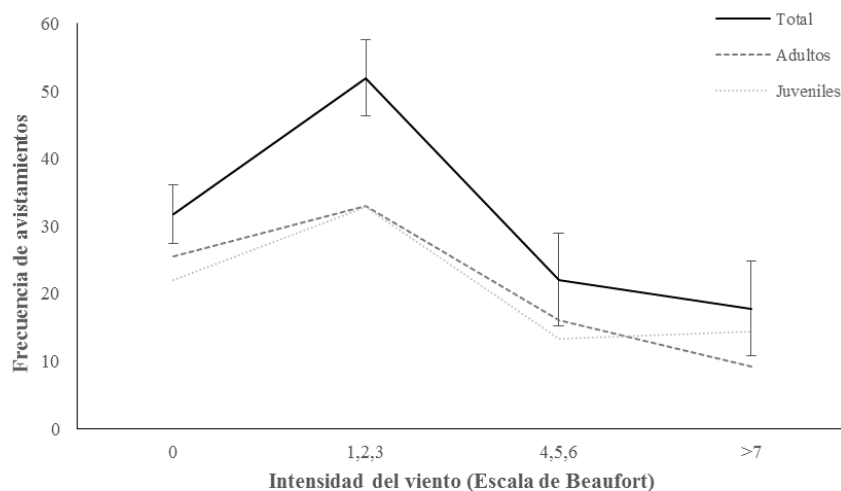


Figura 16. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la intensidad del viento.

La misma tendencia observada en el total de avistamientos fue obtenida al momento de evaluar a los organismos machos. Los cuales, demostraron las mismas diferencias significativas de acuerdo al intervalo de intensidad de viento ($H_{3,138}=16.59$, $p<0.05$) en donde el mayor número de avistamientos se

ubicó en el intervalo 1-3 y la menor frecuencia en los valores restantes. Esto a diferencia de las hembras, en las cuales no se obtuvieron diferencias significativas de su presencia ($H_{3,84}=4.09$, $p>0.05$) con relación a esta variable (Fig. 17).

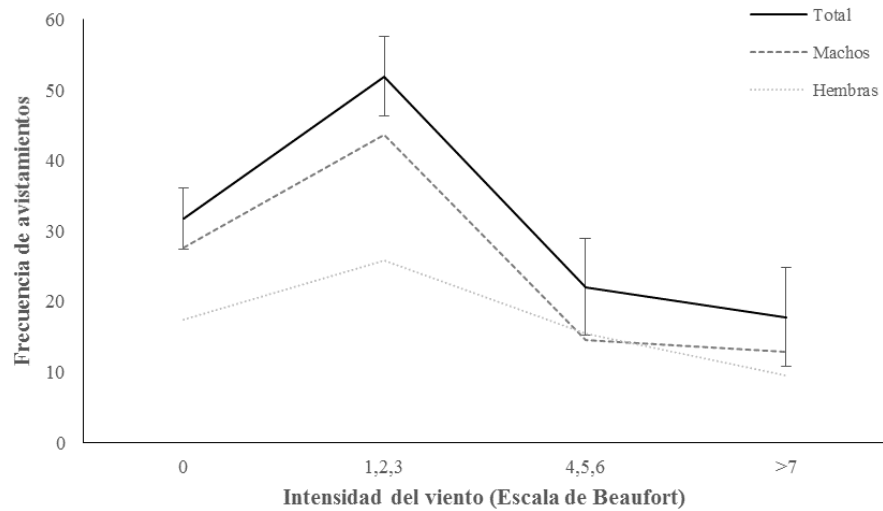


Figura 17. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la intensidad del viento.

En cuanto a la dirección del viento (Fig. 18), no se obtuvieron diferencias significativas con respecto al total ($H_{7,115}=10.88$, $p > 0.05$), tiburones adultos ($H_{7,85}=11.49$, $p > 0.05$), juveniles ($H_{7,91}=3.65$, $p > 0.05$), o machos ($H_{7,107}=11.20$, $p > 0.05$) y hembras ($H_{6,51}=5.44$, $p > 0.05$).

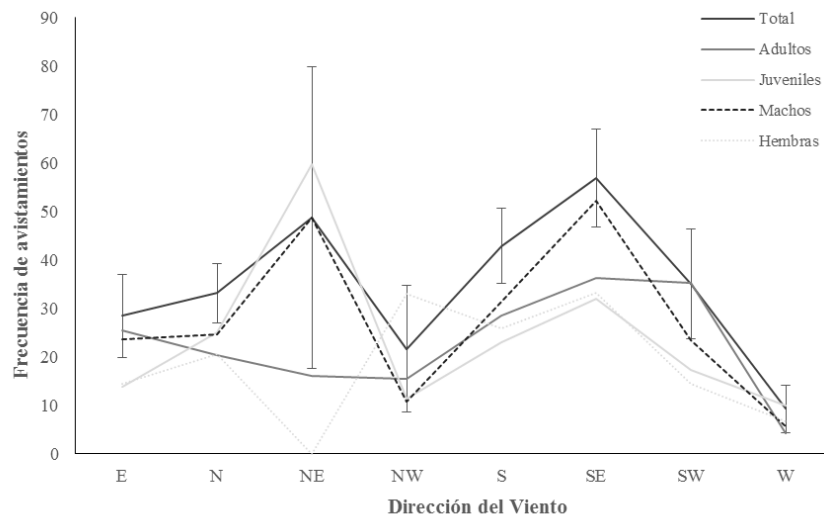


Figura 18. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco con relación a la dirección del viento.

5) Intensidad y dirección de corriente

La presencia del tiburón blanco se registró dentro de un intervalo de velocidad de corriente de 0-2 nudos (kn). Referente al total, se encontraron diferencias significativas entre los valores de dicha variable y la frecuencia de avistamientos del tiburón ($H_{3,139}=8.39$, $p < 0.05$). Los valores con un mayor número de avistamientos y que no mostraron diferencias entre sí, fueron los correspondientes a la ausencia de corriente y al intervalo de 0.1-0.5 kn. Mientras que los valores mínimos en cuanto a la frecuencia de avistamientos para esta variable, se ubicaron en los intervalos que incluyeron una velocidad de corriente mayor a 0.6 nudos (Fig. 19).

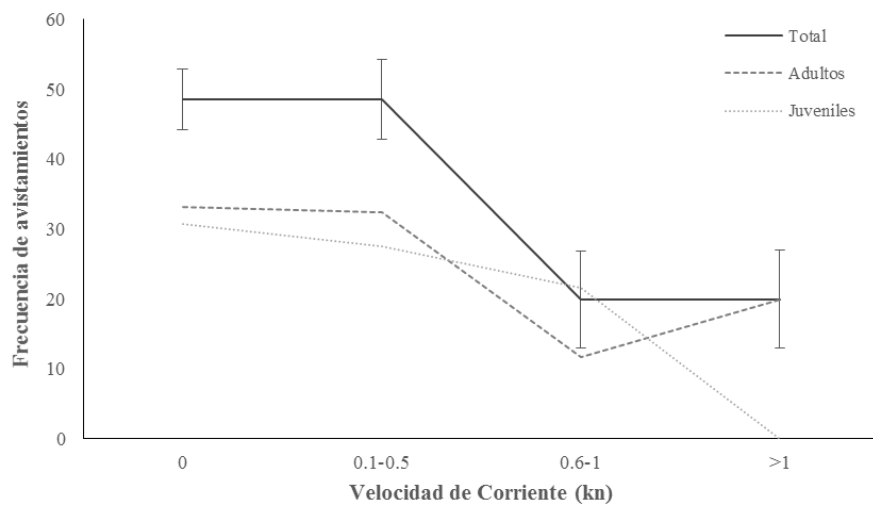


Figura 19. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la velocidad de corriente.

Estas diferencias pudieron ser observadas solamente al evaluar la totalidad de los datos, ya que no se encontraron diferencias significativas de acuerdo a la edad en adultos ($H_{3,105}=4.37$, $p > 0.05$) y juveniles ($H_{3,109}=6.36$, $p > 0.05$), o al sexo en machos ($H_{3,126}=5.94$, $p > 0.05$) y hembras ($H_{3,68}=6.92$, $p > 0.05$). Sin embargo, en todos los casos se registró un menor número de avistamientos conforme se presentaba un aumento en la velocidad de la corriente (Fig. 20).

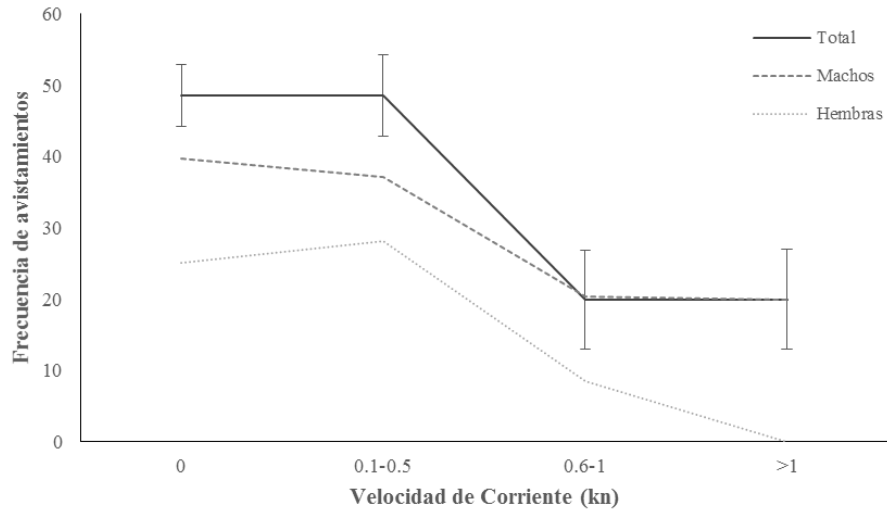


Figura 20. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la velocidad de corriente.

En cuanto a la dirección de la corriente (Fig. 21), no se obtuvieron diferencias significativas con respecto al total ($H_{5,7}=4.92$, $p > 0.05$), adultos ($H_{5,56}=7.08$, $p > 0.05$), juveniles ($H_{5,60}=8.75$, $p > 0.05$), o machos ($H_{5,65}=6.38$, $p > 0.05$) y hembras ($H_{5,42}=5.95$, $p > 0.05$).

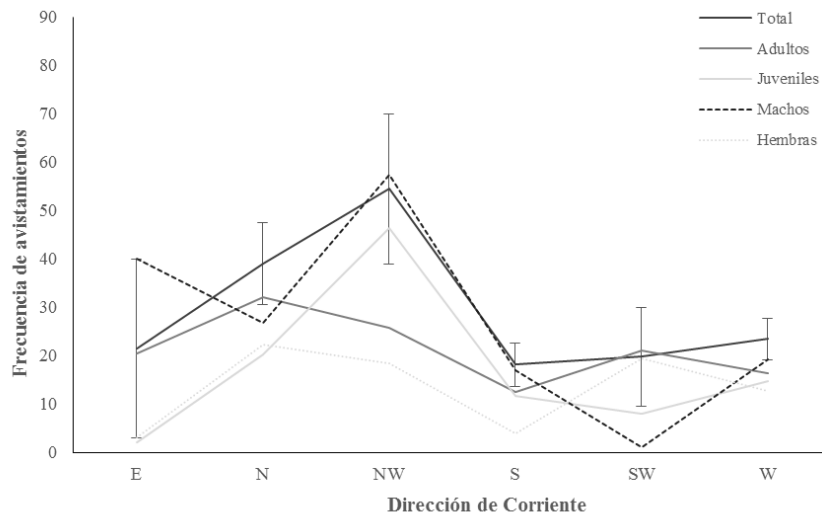


Figura 21. Frecuencia de avistamientos total, por sexo y por edad de tiburón blanco con relación a la dirección de corriente.

6) Cobertura de Nubes

La mayor presencia del tiburón se registró durante los días con cielo despejado. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes intervalos de cobertura de nubes y el total de avistamientos ($H_{3,120}=7.38$, $p > 0.05$).

La tendencia registrada con respecto a la edad fue similar a lo mencionado anteriormente, aunque durante los días con cielos nublados en el intervalo de 90-100 % los organismos juveniles presentaron una baja frecuencia de aparición, en contraste con los adultos que registraron un aumento en la misma. A pesar de esto, las diferencias significativas entre esta variable y los organismos adultos ($H_{3,93}=3.97$, $p > 0.05$) o juveniles ($H_{3,92}=6.68$, $p > 0.05$) no fueron encontradas (Fig. 22).

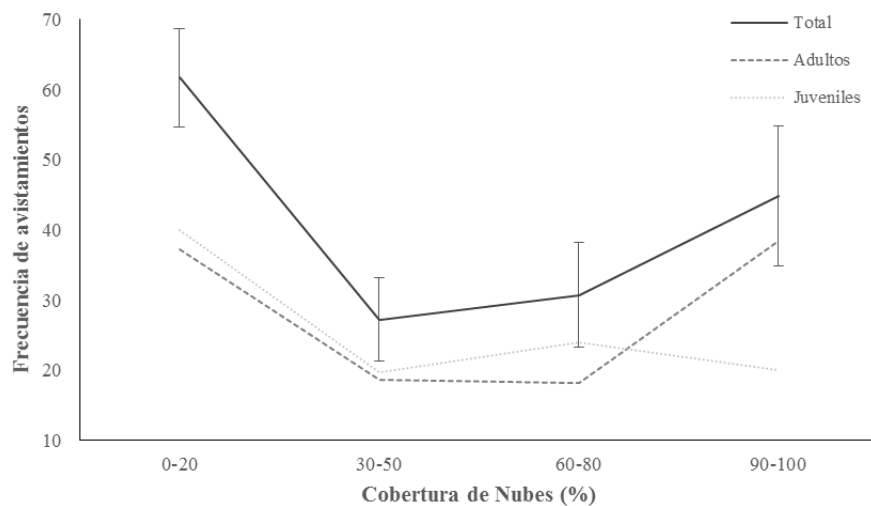


Figura 22. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la cobertura de nubes.

Con relación al sexo, no se encontraron diferencias significativas en el caso de las hembras ($H_{3,62}= 3.89$, $p > 0.05$). No obstante, se encontraron diferencias significativas en machos ($H_{3, 106}=12.18$, $p < 0.05$), donde fue posible observar una frecuencia de avistamientos significativamente mayor durante cielos despejados en el intervalo de 0-20% de cobertura (Fig. 23).

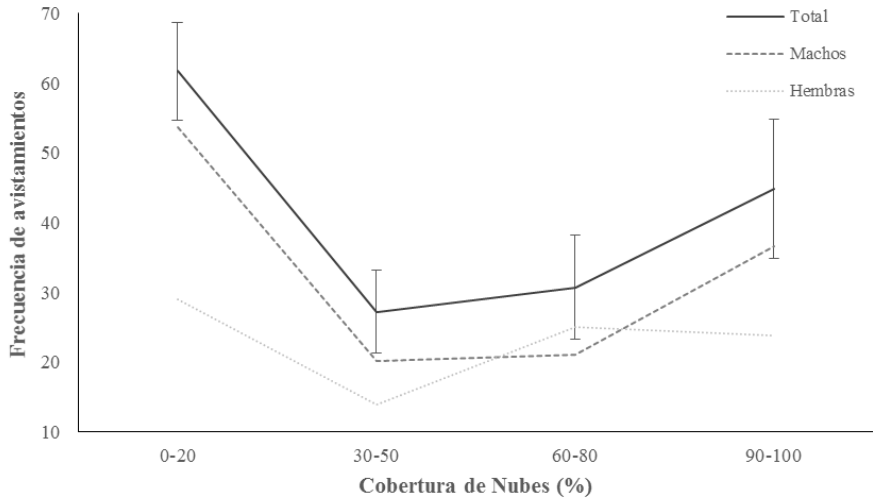


Figura 23. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la cobertura de nubes.

7) Turbidez

La presencia del tiburón blanco fue registrada dentro del intervalo de visibilidad: 9-39 m. En relación a la totalidad de avistamientos, fue posible observar diferencias significativas entre los intervalos de esta variable ($H_{3,147} = 14.24$, $p < 0.05$). Los valores mínimos de la frecuencia de aparición fueron registrados durante aguas turbias (9-16 m), mientras una mayor cantidad de avistamientos fue observada en aguas con visibilidad superior a los 17 m (Fig. 24).

Una tendencia similar a la total fue observada en los avistamientos con respecto a la edad, en donde se obtuvieron diferencias significativas dentro del grupo de los adultos ($H_{3,111} = 8.65$, $p < 0.05$). Sin embargo, no fue posible determinar diferencias significativas entre los organismos juveniles ($H_{3,110} = 4.17$, $p > 0.05$), los cuales presentaron un número de avistamientos similar en todos los intervalos de turbidez, aunque con la menor frecuencia en los valores extremos de baja (9-17 m) y alta visibilidad (33-39 m).

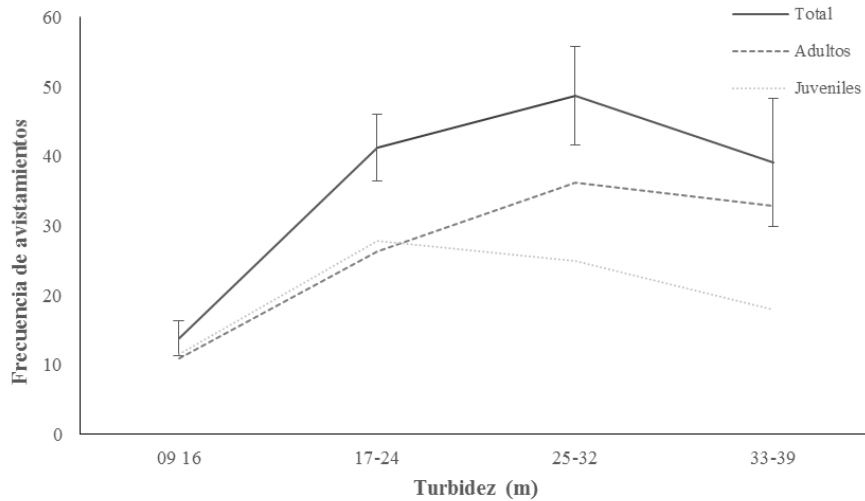


Figura 24. Frecuencia de avistamientos total y por edades de tiburón blanco con relación a la turbidez.

En el caso de los avistamientos con respecto al sexo, se observó una tendencia similar a la total tanto en machos como en hembras. Sin embargo, en el caso de estas últimas no se encontraron diferencias significativas ($H_{3,73} = 7.59$, $p > 0.05$), a diferencia de los machos ($H_{3,132} = 8.39$, $p < 0.05$) donde sí fue posible observar una frecuencia de avistamientos significativamente menor en masas de agua turbias (9-16 m) y mayor en condiciones de una visibilidad más alta superior a los 17 m (Fig. 25).

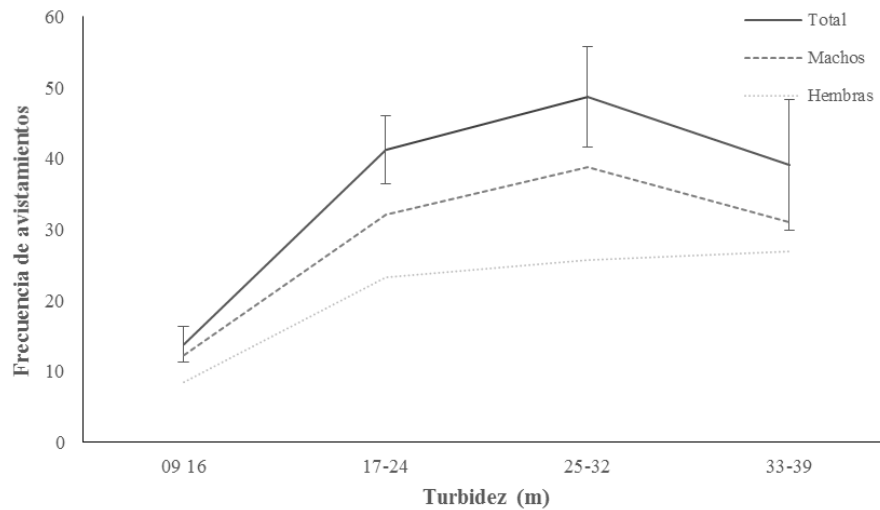


Figura 25. Frecuencia de avistamientos total y por sexo de tiburón blanco con relación a la turbidez.

IX. DISCUSIÓN

El estudio de las poblaciones de tiburones, así como de los factores asociados a su presencia permanente o estacional, es fundamental para el entendimiento de la ecología de las especies y para llevar a cabo una administración eficaz del recurso (Klimley *et al.*, 1993; Jaime-Rivera, 2004; Salomón-Aguilar *et al.*, 2009). Esta información, permite aumentar el conocimiento sobre la dinámica poblacional y de las posibles condiciones que puedan afectar a la población, por lo que el desarrollo de este tipo de investigaciones resulta necesario ante las tendencias negativas generadas por la pesca ilegal, la sobrepesca, los manejos deficientes del recurso y potencialmente por el cambio climático (Dulvy *et al.*, 2007; Chin *et al.*, 2007; Galván-Magaña, 2009; Ward-Paige *et al.*, 2012). Dichas tendencias, combinadas con la importancia de los elasmobranquios en diferentes ecosistemas marinos así como su alto valor en el ecoturismo (Baum y Worm, 2009; Ferretti *et al.*, 2010; Heithaus *et al.*, 2010; Gallagher y Hammerschlag, 2011), han propiciado la generación de una mayor cantidad de estudios a favor de su conservación. En México, este tipo de investigaciones se han basado en las capturas de la pesca comercial (Villavicencio-Garayzar, 1996; Jaime-Rivera, 2004), mientras que la mayoría de los estudios con animales vivos y en su ambiente natural, se han enfocado en el tiburón ballena *R. typus* presente en ambos litorales (Ketchum *et al.*, 2013; Hacoheñ *et al.*, 2015), por lo que el análisis de otras especies ha sido insuficiente y resulta escaso.

En cuanto a los resultados generales de este trabajo, una de las observaciones más interesantes obtenidas a partir del análisis general de la estructura de edades con respecto al sexo, fue el observado a raíz de la diferencia significativa entre las hembras adultas y juveniles, así como de la ausencia de tales diferencias en el caso de los machos. Durante el presente estudio, el grupo que presentó una frecuencia de avistamiento significativamente menor fue el de las hembras juveniles. Como ha sido sugerido en otras especies de tiburones (Lowe *et al.*, 1996; Grubbs, 2010; Knip *et al.*, 2011; Hoyos *et al.*, 2014), es posible que las hembras presenten un comportamiento y patrones de movimientos migratorios diferentes a los de los machos, que favorezca su desarrollo y que les permita alcanzar tallas más grandes en un lapso de tiempo menor que el de los machos. Por lo tanto, es posible que la baja frecuencia de hembras juveniles se deba a que no se encuentran presentes al menos en la superficie de esta zona de la isla, por lo que sería factible pensar en un uso distinto del hábitat o su permanencia en otra posición geográfica, con fines de crecimiento y supervivencia.

Al momento de analizar los avistamientos de tiburones de acuerdo a la temporalidad, fue posible observar diferencias significativas entre la presencia del tiburón y el año de estudio. Sin embargo, la obtención de dicho resultado pudo deberse a que durante el año 2012, no fue posible realizar el muestreo

en los meses de agosto y noviembre, los cuales, representaron una frecuencia alta con respecto al periodo entre septiembre y octubre. Por otro lado, aunque de manera similar, la relación observada de 1:2.77 (H:M) puede deberse al periodo de muestreo en el que se realizó la investigación y a la migración diferenciada sugerida por Domeier y Nasby-Lucas (2008), ya que durante el mes de agosto en 2013 y 2014, la totalidad de los registros fueron representados por machos mientras que las hembras fueron registradas a partir de finales de septiembre.

En cuanto al año de muestreo, las tendencias observadas de acuerdo al grupo de edad arrojaron resultados interesantes. Mientras que en los adultos no existió una diferencia significativa con respecto al año, el comportamiento de los juveniles, muestra lo que pudiera ser parte de un ciclo intercalado en el cual un número mayor de juveniles se registra cada dos años. Esto podría coincidir indirectamente con lo sugerido por Domeier (2012), el cual, propone un ciclo bianual de reproducción en las hembras de tiburón blanco de acuerdo al periodo de gestación (Francis, 1996; Mollet *et al.*, 2000). Lo anterior podría estar siendo reflejado como un reclutamiento de juveniles a la población de tiburones en Isla Guadalupe, que coincidentemente, fue registrado en el presente estudio. Para corroborar esta conclusión con un mayor grado de confianza, sería necesario extender el monitoreo durante algunos años más y enfocar los objetivos en la búsqueda de las diferencias entre avistamientos de juveniles y el año analizado.

Los tiburones de Isla Guadalupe presentan una migración segregada de acuerdo al grupo de edad y al sexo (Domeier y Nasby-Lucas, 2008; Hoyos-Padilla, 2009). Los resultados obtenidos en este estudio, demuestran una diferencia significativa entre el mes, y los avistamientos totales, por sexo y por edad.

Durante agosto, el número mayor de tiburones adultos y juveniles fue representado únicamente por machos, ya que ninguna hembra fue registrada en este periodo. Estas, llegan a la isla durante los últimos días de septiembre, donde permanecen hasta finales de primavera para poder alimentarse de los elefantes marinos que habitan y se reproducen en esta zona (Gallo Reynoso *et al.*, 2005b; Domeier y Nasby-Lucas, 2007; Hoyos-Padilla, 2009). Esto concuerda con lo observado en la presente investigación, ya que las hembras fueron registradas con regularidad durante el periodo comprendido entre septiembre-noviembre. La ausencia de las hembras durante los meses de agosto puede explicar parte del pico de frecuencia observado en los machos. Como sucede en otras especies de tiburones tales como el toro *Carcharhinus leucas*, el aleta de cartón *Carcharhinus plumbeus* (Weihs *et al.*, 1981) o el martillo cabeza de pala *Sphyrna tiburo* (Myrberg y Gruber, 1974), la competencia intraespecífica presente en una jerarquía con base en la talla (Myrberg, 1991; Bres, 1993), pudiera ser una condicionante para la presencia de los machos, los cuales al ser de menor tamaño son susceptibles ante las agresiones de las hembras.

En el caso de los juveniles no se observaron diferencias significativas entre el mes y el número de avistamientos, por lo que su presencia fue registrada con una frecuencia similar durante la totalidad del muestreo. Esto se debe a que en Isla Guadalupe, los tiburones blancos de este grupo de edad se encuentran presentes durante todo el año posiblemente al favorecerse su crecimiento, debido a la gran cantidad de presas potenciales disponibles (Hoyos-Padilla *et al.*, en prensa).

Efecto de los factores ambientales

En el presente trabajo se observó que la presencia del tiburón blanco en Isla Guadalupe está influenciada por determinados factores ambientales, entre los que destacan la temperatura superficial del mar, la intensidad del viento y de la corriente, la luminosidad lunar, la cobertura de nubes y la turbidez. El efecto de los factores ambientales ha sido observado en otras especies de tiburones como el tiburón peregrino *Cetorhinus maximus* (Hoogenboom, 2015) o el cazón de ley *Rhizoprionodon terraenovae* (Glenn *et al.*, 2005) y particularmente, en otras poblaciones de tiburones blancos alrededor del mundo (Pyle *et al.*, 1996; Hammerschalg *et al.*, 2006; Robbins, 2007; Towner *et al.*, 2013). En comparación a otros sitios de agregación, Isla Guadalupe presenta características únicas que radican principalmente en la particularidad de ser una isla oceánica alejada del continente. Por lo tanto, el efecto del ambiente repercute directamente en la presencia y comportamiento de los tiburones, aunque de una manera distinta a lo registrado por otras investigaciones alrededor del mundo.

Isla Guadalupe se encuentra orientada de norte a sur y actúa como una barrera contra la Corriente de California, por lo que del lado este, se producen una serie de corrientes ascendentes, surgencias y remolinos de viento que propician condiciones ambientales y oceanográficas diferentes a las registradas comúnmente en la Corriente de California (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005b). En la “Rada Norte” se registraron fluctuaciones notorias en los valores de cada variable ambiental tanto en escalas de horas, como de días y meses. Por tal razón, el monitoreo en esta zona fue realizado de manera constante, con el fin de observar cualquier cambio en la presencia del tiburón y detectar los factores ambientales que pudieran ser relevantes. A su vez, las diferencias significativas encontradas entre el total, la edad y el sexo de los tiburones con respecto al ambiente, se deben a que dichos grupos muestran diferentes tolerancias metabólicas ante su ambiente físico, así como a requerimientos energéticos distintos (Hussey *et al.*, 2012; Papastamatiou y Lowe, 2012).

Temperatura Superficial del Mar

De acuerdo a las mediciones a lo largo de la temporada y durante los tres años de estudio, los avistamientos de tiburón blanco fueron registrados dentro de un rango de 19 a 25 °C. El cual, es similar al registrado por investigaciones previas en otras poblaciones de tiburones blancos como en Florida (Adam *et al.*, 1994; Curtis *et al.*, 2014) o el Mar Mediterráneo (Fergusson, 1994), pero distinto a otros sitios de agregación con aguas templadas como Los Farallones en California (Pyle *et al.*, 1996) o False Bay en Sudáfrica (Towner *et al.*, 2013) donde las temperaturas registradas en superficie presentan un intervalo de 9-20°C y de 12-16 °C, respectivamente. En cuanto a Isla Guadalupe, este rango concuerda con los datos obtenidos mediante marcaje satelital por Domeier y Nasby-Lucas (2008). Sin embargo, la temperatura máxima del agua circundante a los tiburones marcados fue de 23°C y al no ser este el objetivo del estudio, las condiciones ambientales de la zona no fueron analizadas a detalle. Por lo que con los resultados obtenidos en el presente trabajo, se reconoce un aumento de dos grados al intervalo previo y un nuevo registro de temperatura máxima de 25 °C para la presencia del tiburón blanco en Isla Guadalupe.

En México, el único trabajo que describió la abundancia de tiburones blancos y su relación con la temperatura, con base en los registros pesqueros fue el de Soria (1996). Dicho autor, menciona que la captura de tiburón blanco fue mayor en la parte sur del Pacífico mexicano y en presencia de masas de agua con temperatura superficial de 28°C. Sin embargo, estos datos nunca fueron publicados en alguna revista científica, quizá debido al sesgo de la información generada en el muestreo, a partir de la toma de datos realizada por los pescadores de la región. Sin mencionar que dicha abundancia y relación con la temperatura no puede ser corroborada, ni concuerda con lo observado en el presente estudio o por otros autores alrededor del mundo (Fergusson, 1994; Pyle *et al.*, 1996; Robbins, 2004; Hammerschlag, 2006; Towner *et al.*, 2013). Además de esto, el nombre común “tiburón blanco” en la zona sur de México y Centroamérica, es utilizado comúnmente para referirse al tiburón de la especie *C. falciformis* (Galván-Magaña y Hacoñen, 2015 com. pers.), por lo que dicha confusión pudo surgir durante el registro de dichas capturas. Además de esto, la mayoría de los reportes confirmados de la captura de tiburones blancos en México, se han llevado a cabo en la región Noroeste del país, tanto en la costa occidental de la península de Baja California (McCosker y Lea, 1996; Santana, 2012) como en el Golfo de California (Galván *et al.*, 2010), por lo que es muy probable que las conclusiones de Soria (2006) se deban a un error en el registro de los datos.

Con relación a los avistamientos registrados, el promedio de temperatura superficial del mar fue de 22°C, siendo este un valor mayor a los 16.4 °C medidos por Hoyos-Padilla (2009) mediante marcaje acústico en los tiburones blancos de la zona. En este punto, es importante recalcar que dicha temperatura menor corresponde al agua circundante de los tiburones marcados y fue obtenida en un rango de profundidades de cero a 339.5 m, a diferencia de esta investigación donde únicamente fue considerada la temperatura superficial. Por lo que independientemente de la profundidad, el intervalo natural de temperatura a la que los organismos se encuentran la mayor parte del tiempo, es alrededor de los 16°C. Dicha conclusión, podría explicar parte del por qué se encontraron diferencias significativas en esta variable, ya que los avistamientos de los adultos disminuyeron significativamente a partir de los 23°C y tal efecto podría ser causa de una termorregulación conductual en respuesta a su fisiología.

El tiburón blanco, cuenta en su anatomía con una estructura de arterias y venas especializada llamada “*retia miriabilis*”. La cual, le permite mantener una temperatura superior a la del ambiente en partes específicas de su cuerpo como los músculos, el estómago y el cerebro, al conservar el calor generado metabólicamente por el movimiento muscular. Dicha estrategia fisiológica permite catalogarlo como un organismo heterotermo o endotermo regional y es en gran parte, una de las razones por las que puede soportar temperaturas bajas, menores a los 3 °C (Carey *et al.*, 1971; Carey *et al.*, 1982; Goldman, 1997; Domeier y Nasby-Lucas, 2008; Francis *et al.*, 2012). Sin embargo, la respuesta fisiológica para la termorregulación del tiburón blanco en aguas cálidas no ha sido discutida anteriormente y es posible que sea la causa, por la cual se observaron diferencias significativas durante los avistamientos de tiburones adultos en el presente estudio.

Para aseverar tal efecto, es importante mencionar que el tiburón blanco requiere de una alta demanda de oxígeno, y por lo tanto, es incapaz de detener el movimiento muscular que permite su nado y su respiración (Bernal *et al.*, 2001; Donley *et al.*, 2004; Ezcurra *et al.*, 2012). Esto, aunado a la capacidad de mantener el calor generado mediante la fricción permanente de las masas musculares, provocaría una respuesta conductual para disminuir su temperatura corporal en presencia de aguas cálidas (como las registradas en Isla Guadalupe) y mantener un metabolismo óptimo. Dicho comportamiento, consiste en llevar a cabo una termorregulación conductual mediante el desplazamiento vertical del individuo hacia masas de agua fría ubicadas a mayor profundidad, con el fin de impedir un aumento de temperatura corporal que no fuera favorable para el metabolismo del tiburón y que no implica un gasto energético considerable, a diferencia de una termorregulación fisiológica. Esto coincide con el patrón observado por Carey *et al.* (1985), donde se registró una migración vertical intermitente hacia masas de agua más frías cuando la temperatura interna del tiburón alcanzó los 23°C; sugiriendo dicho comportamiento como una estrategia de termorregulación. Esta conducta, podría explicar la baja

frecuencia de los adultos a partir de los 23°C, los cuáles, al poseer una relación superficie-volumen menor que la de los juveniles, presentarían una menor resistencia a permanecer en temperaturas cálidas debido a su alta temperatura corporal y la retención de calor (Alfaro *et al.*, 2005). Esta respuesta conductual ante las condiciones desfavorables para su metabolismo, fue reflejada en múltiples observaciones durante la presente investigación, donde los organismos se mantuvieron intermitentes y fueron observados a mayores profundidades durante los días en los que se presentaron altas temperaturas en superficie (>23°C). Esto coincide con lo observado por Fergusson (1994), quien reporta la ausencia de tiburones blancos en masas de agua con temperatura de 25°C y registrados a mayor profundidad en masas de aguas de menor temperatura; con respecto al presente estudio, tanto juveniles como adultos presentaron las frecuencias más bajas cuando la superficie del agua presentó estas condiciones.

La presencia de los juveniles no demostró cambios significativos con relación a las diferentes temperaturas, e inclusive pudieron ser observados con frecuencia hasta el límite de los 24°C, al menos un par de grados más en comparación con los adultos. Esto puede ser explicado, debido a que al ser organismos de menor tamaño y con una relación superficie-volumen mayor, su tasa metabólica (superior a la de los adultos) se vería beneficiada en aguas cálidas, lo que favorecería su crecimiento y maduración sexual, y que concuerda en cierta parte con sus hábitos costeros durante las primeras fases de su desarrollo (Dewar *et al.*, 2004). Sin embargo, en Isla Guadalupe no han sido observados neonatos de esta especie, por lo que los juveniles presentes en esta isla oceánica podrían considerarse como subadultos, favorecidos por la gran cantidad de presas disponibles (Hoyos-Padilla, 2009) así como las condiciones oceanográficas para su maduración. Esto podría significar que la Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe, es un sitio relevante para el crecimiento de los juveniles previo a su maduración, donde los tiburones completarían su desarrollo hasta alcanzar la madurez sexual y comenzarían con la migración descrita por Domeier y Nasby-Lucas (2008) hacia las islas de Hawái.

Por su parte, no se encontraron diferencias significativas al momento de evaluar una relación entre la temperatura superficial con la presencia de tiburones por sexo. En otros estudios, se ha observado que la frecuencia de aparición en hembras aumenta conforme se incrementa la temperatura del agua; concluyendo que dicha relación se debe a un comportamiento que presentan las hembras grávidas y que permite el desarrollo óptimo de los embriones y posteriormente, de las crías (Robins, 2007; Towner *et al.*, 2013). En esta investigación se registraron hembras en un rango de 2-6 m de longitud total. Sin embargo, ninguna presentó estados avanzados de gravidez aunque sí fue común observar hembras adultas con cicatrices frescas realizadas por otros tiburones blancos. En otras especies de elasmobranquios, se ha documentado que dichas cicatrices son evidencia de eventos copulatorios recientes (Castro, 2011; Tricas y Gruber, 2013), mientras que en los machos, las cicatrices pueden

responder a confrontaciones de acuerdo a una jerarquía temporal por alimento o pareja (Compagno, 2001). Por lo que Isla Guadalupe podría funcionar no sólo como un sitio esencial para la alimentación de los organismos (Hoyos-Padilla, 2009), sino también para las primeras fases de su reproducción como serían el coito, la fecundación y las primeras etapas de la gestación. Las cuales requerirían de una inversión alta de energía (Lombardi, 2012; Demski y Wourms, 2013; Klimley, 2013) y por lo tanto, la disponibilidad de presas en Isla Guadalupe así como el consumo de las mismas, resultaría esencial. De esta manera, la isla podría ser considerada como un sitio de apareamiento importante en la reproducción de esta población, como es sugerido por Domeier (2012) que reportaron la presencia de semen dentro de los gonopterigios de algunos machos analizados, así como las mordidas de apareamiento en las hembras.

Por otro lado, no todas las cicatrices de mordidas son marcas de apareamiento (Pratt y Carrier, 2001). En el presente estudio, también fue posible observar machos tanto adultos como juveniles, con cicatrices frescas ocasionadas por otros tiburones blancos. En estudios previos como el de Pratt *et al.*, (1982), dichas mordidas no se encontraron relacionadas a eventos reproductivos recientes, sino como respuesta a las interacciones agonísticas de acuerdo a cierta jerarquía para la adquisición de alimento. Por lo tanto, es posible que algunas de estas mordidas o quizá su totalidad, se deban a este tipo de interacción en una zona con alta presencia de presas como Isla Guadalupe (Hoyos-Padilla, 2009). Sin embargo, para aseverar una u otra hipótesis, es necesaria la realización de una mayor cantidad de estudios enfocados a la biología reproductiva de esta especie en la zona, tales como análisis hormonales tanto en organismos machos como hembras adultos.

Fases de Marea

No se observaron cambios significativos de la presencia del tiburón blanco con relación a la fase de marea. Este resultado difiere de lo registrado en otras partes del mundo donde se ha reportado un aumento significativo en los avistamientos durante condiciones de marea alta (Anderson *et al.*, 1996; Hammerschlag *et al.*, 2006; Robbins, 2007). Dichos estudios, concluyen que el aumento en la frecuencia de avistamientos está relacionado a un incremento de pinnípedos en el agua, debido a su alta densidad, comportamiento territorial y el espacio limitado en tierra. En el Pacífico Nororiental, diversas investigaciones han demostrado que el elefante marino del norte *M. angustirostris* es una de las presas más frecuentes en la dieta de los tiburones blancos. (Pyle *et al.*, 1994; Klimley *et al.*, 1992; Hoyos-Padilla, 2009; Jaime-Rivera, 2014). Sin embargo, durante el periodo del presente estudio no se observaron altas densidades de elefantes marinos debido a que su pico máximo de abundancia ocurre durante los meses de invierno y primavera (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005a). Por lo que se esperaría que las

fases de marea durante dicho periodo, sí pudieran generar un efecto significativo en la presencia de los tiburones.

Además de lo anterior, es importante recordar que la zona donde se realizó este estudio se encuentra protegida del Sistema de la Corriente de California, por lo que la intensidad es menor tanto en la fuerza del viento como en la energía del oleaje, y debido a esto, es probable que no se encontraron diferencias significativas con respecto a esta variable. Sin embargo, una evaluación de la fase de marea en las playas occidentales de la isla, donde la energía del viento y oleaje es mayor, podría arrojar resultados distintos a lo observado en este estudio. De realizarse tal investigación, sería posible evaluar el efecto de la fase de marea con un oleaje más alto y con una presencia más alta de elefantes marinos, ya que por ejemplo, la “Playa Elefante” expuesta al Oeste de la isla, presenta la mayor abundancia de esta especie durante la temporada reproductiva en la isla (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005a).

A su vez y de acuerdo a lo sugerido por Hoyos-Padilla (2009), los ataques de tiburón blanco hacia los elefantes marinos suceden a profundidades mayores a 100 m y hacia los meses de invierno. Por lo que dicho comportamiento podría ser una razón más por la cual no existieron diferencias significativas con respecto a la marea en esta zona, ya que el registro de avistamiento de los ataques queda limitado a aguas profundas mientras que el presente estudio consiste únicamente en observaciones en la superficie del mar y en los meses de agosto-noviembre. Asimismo, es importante mencionar que durante la presente investigación no fueron registrados ataques de tiburón blanco sobre ninguna de sus presas potenciales, por lo que concuerda con lo observado por dicho autor.

Finalmente, la extensión del litoral en el sitio de agregación es un punto importante a considerar. Isla Guadalupe mide 32 km de largo por 7 km de ancho, con un área de 243.98 km² (24, 400 ha) y un perímetro de 97.40 km donde se encuentran diferentes tipos de acantilados, playas y sustratos (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005a; INECC, 2015). Estas dimensiones hacen de Isla Guadalupe el sitio de agregación de tiburón blanco más grande del mundo, en comparación con otros sitios como Las Farallones, en California (26 ha, 7.8 km de litoral), Isla Foca en Sudáfrica (4 ha) o las islas Neptuno (450 ha) en Australia (SWRCB, 1979; Robinson *et al.*, 1996; Martin *et al.*, 2005). Por lo que al presentar una mayor cantidad de espacio disponible, la marea pudiera no ser un factor importante para la cantidad de pinnípedos en el agua y por lo tanto, para la frecuencia de los tiburones. No obstante, al ser Isla Guadalupe una de las principales colonias reproductivas de elefante marino, las densidades de esta especie deben ser consideradas al momento de realizar una evaluación del efecto de la marea durante invierno y primavera, así como al realizar comparaciones con otras poblaciones.

Porción Iluminada de la Luna

Aunque el conocimiento acerca del efecto de la luna sobre los tiburones blancos resulta escaso, algunos estudios han buscado describir la relación entre esta variable con la presencia de los tiburones en diferentes sitios de agregación (Pyle *et al.*, 1996; Robbins, 2004; Hammerschlag *et al.*, 2006; Towner *et al.*, 2013). La luminosidad lunar puede proveer de las condiciones necesarias de luz para favorecer las estrategias de caza del tiburón. Se ha observado que el efecto en su presencia persiste durante las horas del día, quizá ligado a la actividad de sus presas así como a una jerarquía de territorialidad temporal (Pyle *et al.*, 1996; Towner *et al.*, 2013).

En el presente estudio, no se observaron diferencias significativas con respecto a la porción iluminada de la luna y el número total de avistamientos. No obstante, los valores más bajos de presencia fueron registrados en los intervalos lunares menores a 0.5 y en el caso contrario, la frecuencia de aparición fue mayor durante condiciones que presentaron un aumento en la cantidad de iluminación lunar. Dicha tendencia puede ser explicada debido a los picos observados en los valores de adultos y hembras durante el intervalo 0.5-0.75 así como en los juveniles y machos durante la fracción de 0.76-1 de cobertura lunar. Los valores cercanos a la fase de luna llena propician un ambiente nocturno con gran cantidad de luz, altamente sensitiva a la retina de los elasmobranquios (Bres 1993; Lisney y Collin 2008). Debido a que el tiburón blanco se considera un depredador visual que requiere de la presencia de luz para detectar a sus presas (Gruber y Cohen, 1985), los valores de visibilidad presentes en Isla Guadalupe (9-39 m) pudieran representar una ventaja para la detección de alimento en condiciones de alta luminosidad lunar, como se ha observado en otras especies de tiburones (Clarke *et al.*, 2011). Sin embargo, tanto para las categorías de edad y sexo dicha variable tendría un efecto diferente de acuerdo a la conducta y necesidades fisiológicas de cada grupo, sugiriendo así una segregación de clase y por lo tanto, un uso distinto del hábitat. Por lo que para corroborar dicho efecto es necesario el desarrollo de futuras investigaciones enfocadas al tema y movimientos locales de los tiburones.

Aunque en el caso de la edad no se obtuvieron diferencias significativas con respecto a la luna, fue posible observar una mayor cantidad de adultos durante el intervalo de 0.5-0.75. Sin embargo, el número de adultos disminuyó al aumentar al intervalo 0.76-1; mientras que para los juveniles se registró el valor máximo en dicha luminosidad. Considerando que los avistamientos son realizados en superficie, es posible que la permanencia de los adultos durante la cobertura lunar en 0.5-0.75 se deba a una mayor facilidad para detectar a las presas que se encuentran en superficie, mientras que al acercarse la fase de luna llena y aumentar la luminosidad, es posible que su capacidad para detectar presas a mayor profundidad se incremente, reflejando dicho comportamiento al registrar una baja presencia en superficie

durante este intervalo. Dicha tendencia coincide con lo registrado para las hembras, las cuales fueron el único grupo que presentó una diferencia significativa entre los intervalos mencionados y que de acuerdo a un mayor requerimiento energético conforme a su tamaño y fisiología, podría haber sido seleccionado para extender su rango de caza a mayores profundidades durante las diferentes fases lunares. Esto a su vez, debido a que la baja presencia de hembras, coincide con el valor máximo de avistamientos observados para machos en superficie, por lo que una segregación sexual podría existir en respuesta a una demanda energética y hábitos distintos.

El incremento de los avistamientos de juveniles en superficie conforme al aumento en la porción iluminada de la luna, puede deberse a una mayor facilidad para detectar y cazar presas que se encuentren en ambientes someros o cercanos a la superficie. Hoyos-Padilla (2009) menciona que en Isla Guadalupe existen diversas presas potenciales entre cefalópodos, peces y otros elasmobranquios como la raya murciélago *Myliobatis californica*, que han sido reportados previamente en los estómagos de tiburones blancos juveniles capturados en costas baja californianas (Santana, 2012). A su vez, las migraciones verticales realizadas durante la noche han sido relacionadas con la captura de presas en los juveniles y se llevan a cabo generalmente en aguas someras de hasta 25 m de profundidad, donde la detección de siluetas “a contra luz” y su camuflaje favorecido en estas condiciones permite la detección óptima de las presas, y su captura mediante emboscada desde aguas profundas (Dewar *et al.*, 2004; Hoyos-Padilla, 2009), por lo que al aumentar el contraste de las siluetas, es factible que estos individuos se vean favorecidos por una alta luminosidad lunar y su presencia se vea reflejada en un aumento de la frecuencia de avistamientos en superficie.

Los resultados obtenidos de esta variable difieren con lo observado en otros estudios donde la presencia de los tiburones fue mayor durante bajas intensidades de luminosidad lunar, sugiriendo que dichas condiciones favorecen la captura de sus presas al evitar ser detectados durante la cacería (Pyle *et al.*, 1996; Robinson, 2007). Sin embargo, el ecosistema particular de Isla Guadalupe podría ser la razón por la cual se observan diferencias, ya que fundamentalmente, los valores altos de visibilidad podrían tener un efecto significativo en el comportamiento y hábitos de caza de los tiburones. Los cuales, no llevarían a cabo la detección y captura de sus presas en superficie, sino a grandes profundidades (Hoyos-Padilla, 2009), donde no pudieran ser detectados con facilidad y su estrategia de alimentación tuviera éxito. Por esta razón, es probable que las bajas frecuencias de aparición de tiburones blancos adultos en superficie durante las fases lunares, se deba a los hábitos de caza que aquí se presentan y que pudieran ser distintos a los demás sitios de agregación antes estudiados. De nueva cuenta, una mayor cantidad de investigaciones en este ámbito, y con respecto al movimiento detallado de los tiburones, podría generar información que permita corroborar dichas suposiciones.

Intensidad y Dirección del Viento

Diferencias significativas fueron observadas entre los diferentes intervalos de velocidad del viento y la frecuencia total de avistamientos. En la tendencia general así como de acuerdo a las categorías de edad y sexo, los valores más altos de avistamientos fueron registrados durante los días sin viento y en condiciones de viento ligero (Beaufort: 1-3). Por el contrario, los valores mínimos de la frecuencia de tiburones fueron observados durante condiciones de vientos moderados (Beaufort: 4-6) a fuertes (Beaufort: > 7). Dicha tendencia es inversa a lo observado en otros sitios de agregación donde ha sido evaluada esta variable ambiental. Dove (2011) registró una presencia significativamente mayor durante condiciones de vientos fuertes en distintos puntos de Mossel Bay, Sudáfrica. Dicho autor, concluye que esta condición favorece la capacidad del tiburón blanco para capturar sus presas, ya que durante vientos fuertes, la presencia de surgencias, baja visibilidad y un oleaje mayor, repercute en la habilidad de los pinnípedos para detectar y escapar de sus depredadores, aunque según la estrategia de caza, podría limitar a su vez las capacidades del tiburón. Sin embargo, de acuerdo a lo sugerido por Hoyos-Padilla (2009), los ataques de tiburón blanco sobre sus presas en Isla Guadalupe se presentan a mayores profundidades donde los tiburones blancos no pueden ser detectados; ya que los altos valores de visibilidad en la zona, permite la rápida detección por parte de sus presas y por lo tanto, los eventos de depredación del tiburón blanco en superficie son poco frecuentes. La baja frecuencia de tiburones blancos durante vientos fuertes puede explicarse por dos razones; la primera, a que estas condiciones provocarían un mayor oleaje y por lo tanto mayor dificultad para capturar la carnada, por lo que la energía invertida para la captura del trozo de pescado, podría no ser redituable de acuerdo al contenido energético del atrayente y esto dejaría de ser estímulo suficiente para generar el interés del tiburón ante estas condiciones desfavorables. La segunda razón, sería que posiblemente y ante eventos de surgencia, la mayor disponibilidad de presas con un mayor contenido calórico y proteico, como atunes o jureles de grandes tallas, beneficiaría la cacería e ingesta de estas presas a mayor profundidad (Janssen, 2004; Klimley, 2008; Garrison, 2011).

Dentro de la anatomía sensorial del tiburón blanco, los bulbos olfatorios comprenden 18% del total de la masa cerebral, siendo la proporción más grande encontrada en cualquier tiburón medido hasta la fecha, por lo que se considera que el sentido del olfato, es el principal para la detección de sus presas (Demski y Northcutt, 1996). La dirección del viento, está relacionada con el transporte a través del aire de partículas como heces fecales, sangre, grasa y pelo de los pinnípedos. Las cuales se cree, pueden ser detectadas por los tiburones blancos durante sus migraciones, al percibir estas sustancias químicas en la superficie del agua, y que les permite obtener información útil para su orientación. Por su parte, en estudios previos realizados en Seal Island, Sudáfrica, se ha registrado una mayor frecuencia de ataques de tiburones blancos con relación a cierta dirección del viento (Martin, 2003; Hammerschlag, 2006). Sin

embargo, en el presente estudio no fue posible determinar diferencias significativas con respecto a esta variable. Lo cual, puede ser explicado debido al gran número de pinnípedos que se congregan en Isla Foca (n= 64,000) en comparación con el pico de abundancia de elefantes marinos registrados durante su temporada de reproducción en una de las colonias más grandes de la Rada Norte (n=13,000) (Hammerschlag *et al.*, 2006; Gallo-Reynoso *et al.*, 2005a). Cabe recordar, que el periodo comprendido en la presente investigación no coincide con la temporada reproductiva de *M. angustirostris*, por lo que la densidad de esta especie fue menor al valor máximo antes mencionado. Debido a esto, es posible que durante la temporada reproductiva del elefante marino, sea factible observar diferencias significativas de acuerdo a la dirección del viento. En las cuales, un aumento en los avistamientos debería presentarse con vientos del Oeste y sus rumbos laterales (NW/SW), de acuerdo a la orientación de la isla y las colonias de pinnípedos en la Rada Norte.

Finalmente, los resultados obtenidos en esta investigación coinciden con las observaciones de Pyle *et al.* (1996) en Los Farallones, California, donde se menciona que no existieron diferencias significativas de acuerdo a la dirección del viento; mientras que con respecto a la velocidad del mismo, sí fue posible registrar un aumento en los avistamientos de tiburón blanco durante condiciones de poco viento. Sin embargo, este último resultado lo atribuyen a un sesgo en sus observaciones desde tierra, debido a la dificultad para detectar los organismos en condiciones de viento fuerte. En el presente estudio, los avistamientos fueron registrados con respecto a la embarcación turística, por lo que fue posible detectar a los tiburones desde la jaula de buceo, para confirmar la ausencia o presencia de los mismos.

Intensidad y Dirección de Corriente

Aunque se ha sugerido que la velocidad y dirección de corriente tienen gran importancia durante las migraciones transoceánicas de los tiburones (Bonfil *et al.*, 2005; Block *et al.*, 2011), el conocimiento acerca del efecto de esta variable sobre la presencia de organismos a una escala de movimientos locales, resulta escaso. En el presente estudio, se observaron diferencias significativas de acuerdo a la velocidad de la corriente y la totalidad de avistamientos de tiburón blanco. Los valores más altos se presentaron en condiciones sin corriente y con velocidades menores a 0.5 kn, mientras que los más bajos se registraron durante corrientes mayores a 0.6 kn.

Al recordar que los avistamientos fueron registrados con relación a la carnada utilizada por los barcos turísticos (comúnmente atún congelado), es posible que los valores de baja velocidad de corriente generen mejores condiciones para la captura de la carnada. En el caso de corrientes fuertes, la energía utilizada para capturar la carnada pudiera no ser redituable al contenido calórico a conseguir; ya que un mayor esfuerzo en el desplazamiento durante estas condiciones, pudiera no ser una estrategia favorable.

Esto sin olvidar, que el tiburón blanco presenta niveles tróficos altos (4.5 ± 0.4) propios de un depredador tope (Froese y Pauly, 2015), el cual y con base en el concepto del “depredador prudente”, sería capaz de discernir entre una presa u otra de acuerdo al costo-beneficio energético de la captura, manejo e ingesta del alimento (Slobodkin, 1961; Slobodkin, 1974).

A su vez, la dirección de la corriente no presentó diferencias significativas de acuerdo a los avistamientos de los tiburones. La falta de diferencias significativas no puede explicarse de una manera similar a lo acontecido con la dirección del viento, ya que forzosamente el efecto de la carnada tiene que ser considerado, debido a que podría ser la causante de que los tiburones blancos provenientes de diversas direcciones hayan sido registrados en esta investigación. Aunque pudiera parecer obvio, esto concuerda con la característica de ser organismos solitarios, donde aún al encontrarse en un sitio de agregación con alta densidad de tiburones blancos, se mantienen relativamente aislados y sin formar agrupaciones en cardúmenes (Compagno, 2002), por lo que al encontrarse disgregados en diferentes puntos de la bahía, la frecuencia de avistamientos sería la misma independientemente de la dirección de la corriente. En este punto, una evaluación de esta variable únicamente en barcos turísticos que utilicen (además de la carnada) otros atrayentes orgánicos como el “chum”, que consiste en una mezcla de sangre, grasa y trozos de pescado, podría generar resultados distintos debido a que el líquido arrojado se desplaza con mayor facilidad en la corriente, atrayendo tiburones de cierta dirección. Sin embargo, al no ser objetivo del presente estudio, el tipo de atrayente orgánico no fue considerado. Aunque la intensidad y dirección de la corriente podrían ser factores clave a considerar en las evaluaciones del efecto de los atrayentes orgánicos sobre el tiburón blanco.

Cobertura de Nubes y Turbidez del Agua

Los picos de abundancia registrados en los depredadores están relacionados con los periodos que presentan factores biológicos y ambientales óptimos para la captura de sus presas (Sundström *et al.* 2001; Heithaus 2004). En el tiburón blanco, se ha observado que sus hábitos alimenticios y comportamientos durante la cacería, se encuentran influenciados directamente por las condiciones ambientales locales (Pyle *et al.*, 1996; Martin *et al.*, 2005); las cuales, han permitido la selección de estrategias eficientes para la captura de sus presas a lo largo del tiempo. En investigaciones previas donde los eventos de depredación suceden en superficie, se ha observado que la mayor frecuencia de ataques es registrada durante condiciones de baja visibilidad y alta cobertura de nubes (Klimley *et al.*, 1992; Pyle *et al.*, 1996; Hammerschlag *et al.*, 2006).

En este trabajo, no fue posible observar diferencias significativas de acuerdo al total de avistamientos y la cobertura de nubes. No obstante, la mayor cantidad de avistamientos se registró

durante cielos despejados (0-20 %); mientras que una frecuencia menor fue observada bajo cielos que presentaron una cobertura mayor. Sin embargo, un efecto significativo de este aspecto fue observado únicamente en los machos, ya que las demás categorías no mostraron diferencias de acuerdo al número de avistamientos y esta variable. En este punto y considerando que las hembras mantienen la misma presencia sin importar la cantidad de nubes, tal efecto podría tener una explicación en la jerarquía observada en otras especies de tiburones (Bres, 1993), ya que es posible que los machos, al ser de menor tamaño que las hembras, requieran condiciones de alta luminosidad para detectar a otros tiburones más grandes, que pudieran presentar un riesgo para su integridad. Esto se debe principalmente, a que una mayor cantidad de luz favorece el contraste con el fondo y por lo tanto, la detección de tiburones a mayor profundidad. En caso contrario, una mayor cobertura de nubes favorece el camuflaje dorsal, por lo que esto podría repercutir en la habilidad de los machos para detectar a las hembras. Sin olvidar que en superficie y en condiciones de poca luz, el vientre blanco de los tiburones visto desde abajo es más evidente, por lo cual el riesgo de agresión podría ser mayor. De manera similar, esta explicación es factible para lo observado en los juveniles, ya que su presencia fue menor durante cielos nublados y la tendencia observada podría corresponder a un comportamiento de supervivencia debido a la vulnerabilidad de ser atacado (Peschak y Scholl, 2006; Hammerschlag *et al.*, 2006).

En el caso de la turbidez del agua, un valor significativamente menor en la frecuencia de avistamientos fue registrado durante condiciones de baja visibilidad (9-16 m). Dicha diferencia significativa fue obtenida para los adultos, los machos y el total de tiburones, aunque una tendencia similar fue observada en todas las categorías.

De manera general, una mayor cantidad de tiburones fueron detectados durante condiciones de alta visibilidad (>16 m) y cielos despejados (cobertura: 0-20 %). Mientras que los valores mínimos de la frecuencia de aparición, se registraron en condiciones de aguas turbias (<16 m) y en jornadas que presentaron cielos nublados (cobertura: >20%). Por lo que estos resultados, son distintos a los avistamientos registrados en superficie de otras poblaciones previamente estudiadas como en California o Sudáfrica, donde sí se llevan a cabo eventos de depredación en superficie (Klimley *et al.*, 1992; Pyle *et al.*, 1996; Hammerschlag *et al.*, 2006). Sin embargo, los hábitos de cacería observados en estos sitios de agregación, son diferentes a la estrategia de caza sugerida por Hoyos-Padilla (2009) para Isla Guadalupe. La cual, consiste en la captura de presas a grandes profundidades donde las condiciones favorecen el camuflaje y la capacidad del tiburón blanco para capturar su alimento. A diferencia de la superficie, donde los valores altos de visibilidad y cantidad de luz hacen evidente la presencia del tiburón. Considerando esto, es posible que la presencia de los tiburones en superficie disminuya, debido a que las condiciones para su cacería en este sitio favorecen la depredación de sus presas a una mayor

profundidad. Sin embargo y para confirmar dicho efecto, es necesaria la realización de más estudios que permitan estudiar a detalle el comportamiento de los tiburones durante sus movimientos locales en relación con los factores ambientales.

La turbidez del agua se encuentra relacionada directamente con la cantidad de materia suspendida, como arena, algas, sílice, lodos, bacterias y otras partículas; a su vez, la oxidación de la materia orgánica puede provocar una reducción de la cantidad de oxígeno disponible (Glynn y Heinke, 1999; Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo, 2008; Díaz y Rosenberg, 2008). Aunque en Isla Guadalupe la visibilidad promedio del agua es de 25 m, existen variaciones de acuerdo a la temporada del año, relacionadas a la fuerza del viento y del oleaje, eventos de surgencia, lluvia y otros factores ambientales (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005c). Por lo que otra explicación posible a los valores mínimos de la presencia del tiburón durante condiciones de baja visibilidad, puede relacionarse a que la cantidad de partículas presentes en el agua no permitirían la óptima oxigenación del tiburón, ya que durante la filtración a través de sus branquias, éstas podrían saturarse de dichas partículas y por lo tanto, limitar su respiración; sin mencionar que de existir una menor cantidad de oxígeno disponible, las condiciones para satisfacer su demanda de oxígeno no serían las ideales. Dicho enunciado concuerda con lo observado por Lyon (1925) en uno de los pocos estudios dedicados al tema, donde menciona que cualquier partícula extraña que haya sido filtrada, provocaba una serie de fuertes respiraciones que como un reflejo, permitirían una “limpieza” de las branquias del tiburón, por lo que su permanencia en aguas turbias se vería influenciada por la necesidad de llevar a cabo dicho comportamiento constantemente, utilizando energía para el mantenimiento óptimo de su respiración en un ambiente que no le fuera favorable para su rendimiento energético, por lo que su desplazamiento hacia aguas más claras sería factible. Sin embargo, las investigaciones para confirmar o comparar dicha aseveración son escasas, por lo que este aspecto de la fisiología en la respiración de los tiburones, podría ser abordado en futuros estudios que permitirán generar un mayor entendimiento, de la interacción entre dichas condiciones con la ecología de estos organismos.

Finalmente, es posible que no se hayan observado diferencias significativas de juveniles en superficie, debido a que altos valores de visibilidad permitirían la fácil detección de su silueta por otros tiburones de mayor tamaño. Por lo que los organismos juveniles se verían vulnerables ante alguna agresión debido a una competencia intraespecífica o jerarquía basada en el tamaño, con respecto a un recurso alimenticio (carnada) como se ha observado en otras especies de tiburones (Bres, 1993). Por otro lado, en condiciones de baja visibilidad la explicación puede ser similar a lo descrito en párrafos anteriores, donde dichas condiciones favorecerían la captura de presas a mayores profundidades no detectables debido a la metodología del presente estudio.

X. CONCLUSIONES

- La presencia de los tiburones con respecto al mes concuerda con lo observado por estudios previos en la zona. Mientras que los juveniles no presentan cambios en su abundancia, los machos adultos son particularmente numerosos al inicio de la temporada y las hembras a partir de septiembre.
- Se encontró evidencia del ciclo reproductivo bianual, ya que se registró una alternancia entre una mayor presencia de juveniles cada dos años.
- La disminución en la presencia de los machos, puede estar relacionada con un aumento en la cantidad de hembras en superficie, debido a una competencia intraespecífica basada en una jerarquía por el alimento y definida por el tamaño del tiburón.
- La presencia de los tiburones blancos en Isla Guadalupe está influenciada por los factores ambientales.
- La presencia del tiburón blanco es mayor cuando existen las siguientes condiciones: temperaturas templadas (20-23°C), poco viento (<16 kn), alta luminosidad lunar (>0.5), baja velocidad de corriente (<0.6 kn), cielos despejados (0-20 %) y buena visibilidad (>17m).
- Los avistamientos de tiburón blanco disminuyeron notablemente en condiciones de temperaturas cálidas (>23°C), vientos (<16 kn) y corrientes fuertes (>0.6 kn), cielos nublados (>20%) y masas de agua con poca visibilidad (<17 m).
- No existe una relación entre la presencia del tiburón y la fase de marea, dirección del viento, o dirección de la corriente. Lo cual, podría estar relacionado a las bajas densidades de elefante marino durante el periodo de muestreo y a la protección del Sistema de la Corriente de California en la “Rada Norte”.
- Las temperaturas cálidas limitan la presencia en superficie de individuos adultos, esto es atribuible a una termorregulación conductual, donde el desplazamiento hacia aguas más profundas con menor temperatura, favorece la disminución de su temperatura corporal.
- Aunque sólo se registraron diferencias significativas entra la presencia de las hembras y la cobertura lunar, fue posible observar una tendencia diferente para cada categoría de sexo y edad, debido posiblemente a una segregación de clase y uso distinto de hábitat.
- La presencia de hembras y adultos fue menor en condiciones de luna llena, debido a que esta cantidad de luz favorece la captura de presas con alto rendimiento energético a grandes profundidades. En caso contrario, los machos y juveniles permanecerían en superficie al encontrarse en búsqueda de presas con hábitos someros y al evitar competir con los tiburones de mayor talla presentes en aguas profundas.

- La baja frecuencia de avistamientos durante viento y corrientes fuerte, podría estar relacionada con la dificultad para la adquisición de la carnada en superficie, optando por moverse a mayor profundidad en busca de mejores condiciones para la captura de presas con un mayor rendimiento energético.
- En el caso de tiburones adultos, la baja presencia registrada en superficie durante condiciones de baja visibilidad y cielo nublado, se puede explicar debido a que tales circunstancias favorecen su estrategia de caza a mayores profundidades donde disminuye la capacidad de percepción de sus presas, beneficiando al tiburón.
- La presencia de los juveniles fue menor durante condiciones de alta visibilidad, debido a que pueden ser detectados más fácilmente por tiburones de talla mayor y por ende, ser más vulnerables a las agresiones de los mismos, en respuesta a una competencia por el alimento.
- Es posible que la cantidad de partículas y bajos niveles de oxígeno disuelto presentes en aguas turbias, repercutan de manera negativa en la respiración del tiburón y por lo tanto, afecten su presencia durante estas condiciones.

XI. RECOMENDACIONES

- Se recomienda extender las investigaciones futuras para abarcar los meses de invierno y primavera, con el fin de evaluar el efecto de los factores ambientales, durante la presencia más alta de elefante marino en la zona.
- A su vez, se sugiere la extensión de los sitios de muestreo hacia el lado occidental de la isla. Esto con el fin de evaluar los factores ambientales en costas con mayor energía y diferentes densidades de pinnípedos.
- Con el fin de hacer más precisas las observaciones, se recomienda el uso de utensilios e instrumentos para la medición de las variables ambientales tales como la intensidad del viento y de corriente.
- Realizar monitoreos submarinos de la presencia de tiburón blanco a más de 10 metros de profundidad, con el fin de hacer una comparación con las condiciones superficiales.
- Evaluar el efecto del ambiente a una escala más fina, mediante la combinación de estudios de telemetría y los movimientos locales del tiburón blanco en relación a los factores observados.
- Llevar a cabo análisis indirectos, por ejemplo de hormonas sexuales, que permitan generar información acerca de la biología reproductiva de los tiburones blancos en la zona.

- Generar información sobre la fisiología de la respiración en tiburones, comparando diferentes grados de turbidez y disponibilidad de oxígeno con el fin de realizar inferencias sobre su ecología.
- Resulta esencial la pronta adquisición de una boya oceanográfica por parte de la Reserva, con el fin de monitorear constantemente el lado Este de la isla y favorecer la generación de información precisa sobre las condiciones ambientales que afecten el ecosistema insular de Isla Guadalupe.

XII. LITERATURA CITADA

- Adams DH, Mitchell ME, Parsons GR (1994) Seasonal occurrence of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in waters off the Florida west coast, with notes on its life history. *Marine Fisheries Review* 56: 24
- Aguirre-Muñoz A, Bezaury-Creel J, Carranza E, Enkerlin-Hoeflich C, García-Gutiérrez LM, Luna-Mendoza B, Keitt JA, Sánchez-Pacheco, Tershy BR (2003) Propuesta para el establecimiento del Área Natural Protegida “Reserva de la Biosfera de Isla Guadalupe”. Estudio Técnico Justificativo. Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A. C., México. 98
- Alfaro V, Blasco J, Carbonell T, Gutiérrez J, Navarro I, Pagés T, Palacios L, Palomeque J, Planas J, Riera M, Puy-Sáiz M, Torrella JL, Viscor G (2005) Fisiología Animal. Universitat de Barcelona. Barcelona. 258
- Anderson SD, Klimley AP, Pyle P, Henderson RP (1996) Tidal height and white shark predation at the South Farallon Islands, California. 275–280. En: Klimley A.P y Ainley DG (eds) *The Ecology and Behavior of the White Shark*. Academic Press. San Diego.
- Anderson SD, Pyle P (2003) A temporal, sex specific occurrence pattern among white sharks at the South Farallon Islands, California. *California Fish and Game* 89 (2): 96–101
- Bass AJ, D’Aubrey D, Kistnasamy N (1973) Sharks of the east coast of southern Africa. *International Oceanographic Research Institute* 33, 1–168.
- Baum JK, Worm B (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78, 699–714. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01531.x
- Blagoderov AI (1994) Seasonal distribution and some notes on the biology of the salmon shark (*Lamna ditropis*) in the northwestern Pacific Ocean. *Journal of Ichthyology* 34, 115–121

- Block BA, Jonsen ID, Jorgensen SJ, Winship AJ, Shaffer SA, Bograd SJ, Hazen EL, Foley DG, Breed GA, Harrison AL, Ganong JE, Swithenbank A, Castleton M, Dewar H, Mate BR, Shillinger GL, Schaefer KM, Benson SR, Weise MJ, Henry RW, Costa DP (2011) Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* doi: 10.1038/nature10082.
- Berdegúe AJ (1957) La Isla Guadalupe, México: Contribución al conocimiento de los recursos naturales renovables. Secretaría de Marina. Dirección General de Pesca e Industrias Conexas. México. 67
- Bonfil R, Meyer M, Scholl MC, 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 AM, Davis SF, Pyle P, Anderson SD, Le Boeuf BJ, Block BA (2002) Expanded niche for white sharks. *Nature* 415, 35–36
- Bres M (1993) The behaviour of sharks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 3. 133–159
- Cárdenas-Palomo N, Herrera-Silveira J, Reyes O (2010) Spatial and temporal distribution of physicochemical features in the habitat of whale shark *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) in the north of Mexican Caribbean. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 58 (1): 399-412
- Casey JG, Pratt HL (1985) Distribution of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in the western North Atlantic. *South Calif. Acad. Sci. Mem.* 9: 2–14
- Castro JI (2012) A summary of observations on the maximum size attained by the white sharks. En: Domeier M. L. *Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark*. Boca Raton: CRC Press; 2012:85-90
- Compagno LJV (1999) Systematics and body form. En: Hamlett, W.C, editor. *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1–42
- Compagno LJV (2001) FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 1. *Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date*. Vol. 2. Bullhead, Mackerel and Carpet Sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO, Rome, Italy, 269
- Compagno LJV (2002) *Carcharodon carcharias*. En: Compagno, L.J.V. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species know to date*. 21st ed. Rome: FAO. 100-108

- Carey FG, Kanwisher JW, Brazier O, Gabrielson G, Casey JG, Pratt HL Jr (1982) Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*. *Copeia*. 1982: 254–260
- Carey FG, Casey JG, Pratt HL, Urquhart D, McCosker JE (1985) Temperature, heat production, and heat exchange in lamnid sharks. *Soc. Calif. Acad. Sci. Mem.* 9: 92-108
- Castro JI (2011) *The sharks of North America*. Oxford University Press. Estados Unidos. 640
- Chin A, Kyne PM, Walker TI, McAuley RB (2007). An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. *Global Change Biology* 16, 1936–1953. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02128.x
- Clarke C, Lea JSE y Ormond RFG (2011) Reef-use and residency patterns of a baited population of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in the Red Sea. *Marine and Fresh Water Research*. 2: 668-675
- Conrath CL, Musick JA (2012) Reproductive Biology of Elasmobranch. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (Eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives (Second Edition)*. Boca Raton: CRC Press. 291-310
- Cotton PA, Sims DW, Fanshawe S, Chadwick M (2005) The effects of climate variability of zooplankton and basking shark (*Cetorhinus maximus*) relative abundance off southwest Britain. *Fish. Oceanogr.* 14 (2): 151–155.
- Curtis TH, McCandless CT, Carlson JK, Skomal GB, Kohler NE (2014) Seasonal Distribution and Historic Trends in Abundance of White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Western North Atlantic Ocean. *PLoS ONE* 9(6): e99240. doi:10.1371/journal.pone.0099240
- Daniel WW (1991) *Bioestadística*. Limusa. Tercera edición. México. 664
- Delgado-Argote, LA, García-Abdeslem J, Mendoza-Borunda R (1993) Correlación geológica entre la batimetría y los rasgos estructurales del Oriente de la Isla Guadalupe, México. En: Delgado-Argote LA, Martín-Barajas A (eds) *Contribuciones a la tectónica de México*. Monografía No. 1 de la Unión Geofísica Mexicana, México. 1-11
- Demski LS, Wourms JP (2013) *The reproduction and development of sharks, skates, rays and ratfishes*. Springer. Nueva York. 301

- Dewar H, Domeier M, Nasby-Lucas N (2004) Insights into young of the year white shark, *Carcharodon carcharias*, behavior in the Southern California Bight. *Envir. Biol. Fishes.* 70: 133–143
- Díaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science.* 321, 926 DOI: 10.1126/science.1156401
- Dicken ML, Hosking SG (2009) Socio-economic aspects of the tiger shark diving industry within the Aliwal Shoal Marine Protected Area, South Africa. *Afr J Mar Sci*, 31: 227–232
- Dobson J (2006) Sharks, wildlife tourism, and state regulation. *Tour Mar Environ*, 3: 15–23
- DOF [Diario Oficial de la Federación] (2011) ACUERDO por el que se da a conocer el resumen del Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe. Publicada el 17 de junio de 2011
- Domeier M, Nasby-Lucas N (2007) Annual re-sightings of photographically identified white sharks (*Carcharodon carcharias*) at an eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Mar. Biol.* 150: 977–984
- Domeier ML, Nasby-Lucas N (2008) Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, México, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Marine Ecology Progress Series.* 370, 221-237
- Domeier ML, Nasby-Lucas N (2011) Guadalupe Island White Shark Photo-ID Book. MCSI.
- Domeier ML (2012) “A new life-history hypothesis for white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the Northeastern Pacific”. En: Domeier ML (ed) *Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark*, CRC Press, Estados Unidos. 199–224
- Dulvy NK, Forrest RE (2010) Life histories, population dynamics and extinction risks in chondrichthyans. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Sharks and Their Relatives*, Vol. II. CRC Press, Estados Unidos. 639–679
- Economakis, AE, Lobel PS (1998) Aggregation behaviour of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 51, 129–139

- Ezcurra JM, Lowe CG, Mollet HF, Ferry LA, O' Sullivan JB (2012) Oxygen Consumption Rate of Young-of-the-Year White Sharks, *Carcharodon carcharias*, during Transport to the Monterey Bay Aquarium. En: Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark, M. L. Domeier, Ed., pp. 199–224, CRC Press, Boca Raton, Fla, USA, 2012
- Fergusson IK (1994) Notes on the shark fauna of the Sicilian Channel, with reference to future in-situ studies by means of tagging. En: Fowler RC, Earll SL (eds) Proceedings of the 2nd European Shark and Ray Workshop. London: British Museum (Natural History). 83
- Fergusson IK (1996) Distribution and autecology of the White Shark in the Eastern North Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great White Shark, The Biology of *Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 321-345 p
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. Ecology Letters 13: 1055–1071 doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01489.x
- Ferreira C, Ferreira T (1996) Observations on white sharks along the South African coast. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 375–384
- Finch CE (1990) Longevity, Senescence and the Genome. Chicago: The University of Chicago Press.
- Francis MP (1996) Observations on a pregnant white shark with a review of reproductive biology. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 157–172
- Francis MP, Duffy CAJ, Bonfil R, Manning MJ (2012) The third dimension: vertical habitat use by white sharks, *Carcharodon carcharias*, in New Zealand and in oceanic and tropical waters of the Southwest Pacific ocean. En: Domeier ML (ed) Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark, CRC Press, Estados Unidos.147–158.
- Froese R, Pauly D (eds) (2015) FishBase. World Wide Web electronic publication. [26/05/2015] Disponible en: www.fishbase.org/summary/751
- Fry FEJ (1971) The effect of environmental factors on the physiology of fish. En: Hoar WS, Randall DJ (eds) Fish Physiology, Nueva York. 6: 1–98.

- Gallagher A, Hammerschlag N (2011) Global shark currency: the distribution, frequency and economic value of shark ecotourism. *Current Issues in Tourism*. 1: 1–6
- Gallo-Reynoso JP, Le Boeuf BJ, Figueroa AL, Maravilla MO a (2005) Los pinnípedos de Isla Guadalupe. En: Santos-del-Prado K, Peters E (eds) *Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México. 171-201
- Gallo-Reynoso JP, Figueroa-Carranza AL, Blanco-Parra Mdelp b (2005) Los tiburones de Isla Guadalupe. En: Santos-del-Prado K, Peters E (eds) *Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México. 143-169
- Gallo-Reynoso JP, Figueroa-Carranza AL c (2005) Los Cetáceos de Isla Guadalupe En: Santos-del-Prado K, Peters E (eds) *Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México. 203-217
- Galván-Magaña F (2009) La pesquería de tiburones en Baja California Sur. Pags. 227-244. En: Urciaga GJ, Beltrán MLF, Lluch BD (eds) *Recursos marinos y servicios ambientales en el desarrollo regional*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México. 351
- Galván-Magaña F, Hoyos-Padilla EM, Navarro-Serment CJ, Márquez-Farías F (2010) Records of white shark, *Carcharodon carcharias*, in the Gulf of California, Mexico. *Marine Biodiversity Records*, Reino Unido. 3: 1-6.
- Garrison T (2011) *Essentials of Oceanography*. Cengage Learning. Canadá. 496
- Glenn RP, Eric RH, Taylor CM (2005) Seasonal Changes in the Distribution and Relative Abundance of the Atlantic Sharpnose Shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the North Central Gulf of Mexico. *Copeia*. 4: 914-920
- Glynn HJ y Heinke GW (2008) *Ingeniería Ambiental*. Pearson. México. 800
- Goldman KJ, Anderson SD, McCosker JE, Klimley AP (1996) Temperature, swimming depth, and movements of a white shark at the South Farallon Islands, California. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) *Great White Shark, The Biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 111-120.

- Grubbs RB (2010) Ontogenic Shifts in Movements and Habitat Use. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (Eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives (Second Edition)*. Boca Raton: CRC Press. 603-634
- Gruber SH, Cohen JL (1985) Visual system of the white shark, *Carcharodon carcharias*, with emphasis on retinal structure. *S. Calif. Acad. Sci. Mem.* 9: 61–72
- Guerrero-Ávila C (2011) Efecto del ecoturismo sobre el comportamiento del tiburón blanco *Carcharodon carcharias* en la costa este de Isla Guadalupe: Establecimiento de la línea base. CICESE. Tesis de Maestría. 87
- Hacohen-Domené A, Martínez-Rincón RO, Galván-Magaña F, Cárdenas-Palomo N, de la Parra-Venegas R, Galván-Pastoriza B, Dove ADM (2015) Habitat suitability and environmental factors affecting whale shark (*Rhincodon typus*) aggregations in the Mexican Caribbean. *Environ Biol Fish* DOI 10.1007/s10641-015-0413-5
- Hamlett WC (ed) (1989) *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Johns Hopkins University Press. 1–42
- Hamlett WC, Eulitt AM, Jarrel RL, Kelly MA (1993) Uterogestation and Placentation in Elasmobranch. *The Journal of Experimental Zoology.* 266:347-367
- Hammerschlag N, Martin RA, Fallows C (2006) Effects of environmental conditions on predator-prey interactions between white sharks (*Carcharodon carcharias*) and Cape fur seals (*Arctocephalus pusillus pusillus*) at Seal Island, South Africa. *Environ Biol Fish* 76: 341–350
- Heithaus MR, Frid A, Vaudo JJ, Worm B, Wirsing AJ (2010) Unraveling the ecological importance of Elasmobranchs. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (Eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives (Second Edition)*. Boca Raton: CRC Press. 607-634
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE (2000) *The diversity of fishes*. Massachusetts: Blackwell Science.
- Helfman G, Burgess GH (2014) *Sharks: the animal answer guide*. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Hoogenboom JL, Wong SNP, Ronconi RA, Koopman HN, Murison LD, Westgate AJ (2015) Environmental predictors and temporal patterns of basking shark (*Cetorhinus maximus*)

- occurrence in the lower Bay of Fundy, Canada. *Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier. 465: 24-32
- Hopkins TE, Cech JJ (2003) The influence of environmental variables on the distribution and abundance of three elasmobranchs in Tomales Bay, California. *Environ Biol Fish* 66: 279–291.
- Hoyos-Padilla EM (2009) Patrones de movimiento del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en Isla Guadalupe, México. Tesis Doctoral. La Paz, Baja California: CICIMAR-IPN Instituto Politécnico Nacional: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 129
- Hoyos-Padilla EM, Ketchum J, Klimley PA, Galván-Magaña F (2014) Ontogenic migration of a female scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* in the Gulf of California. *Animal Biotelemetry*. 2: 17
- Hubbell G (1996) Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) *Great White Shark, The Biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 9-18.
- Hussey NE, McCann HM, Cliff G, Dudley SFJ, Wintner SP, et al. (2012) Sizebased analysis of diet and trophic position of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in South African waters. En: Domeier ML (ed) *Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark*, CRC Press, Estados Unidos. 27–49
- Huyer A (1983) Coastal upwelling in the California Current System. *Progress in Oceanography*. 12: 259-284
- Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. Islas del Pacífico. [21/05/2015] Disponible en: <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/536/islas.pdf>
- Iñiguez-Hernández L (2008) “Diagnóstico de la actividad turística desarrollada con tiburón blanco *Carcharodon carcharias* en Isla Guadalupe, Baja California. Tesis de Maestría. UABC. México. 132
- Jaime-Rivera M (2004) Captura de tiburones pelágicos en la costa occidental de Baja California Sur y su relación con cambios ambientales. Tesis de Maestría. CICIMAR. 125
- Jansen P (2004) *The interaction of Ocean Waves and Wind*. Cambridge. Reino Unido. 300

- Jorgensen SJ, Reeb CA, Chapple TK, Anderson S, Perle C, Van Sommeran SR, Fritz-Cope C, Brown AC, Klimley AP, Block BA (2010) Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 277: 679–688
- Ketchum JT, Galván-Magaña F, Klimley AP (2013) Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the southwestern Gulf of California. *Environ Biol Fish*, 96, 779-795
- Klimley AP (1985) The aerial distribution and autoecology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, off the West Coast of North America. En: Sibley G, Seigel JA, Swift CC (eds) *The Biology of the White Shark: a symposium*. Novena ed. *Memories of the Southern California Academy of Sciences*. 15-40
- Klimley AP (1993) Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry and geomagnetic field. *Marine Biology*, 117 (1): 1-22
- Klimley PA (2008) *The Secret Life of Sharks: A Leading Marine Biologist Reveals the Mysteries*. Simon and Schuster. Nueva York. 304
- Klimley PA (2013) *The Biology of sharks and rays*. University Chicago Press. China. 524
- Klimley AP, Butler SB (1988) Immigration and emigration of a pelagic fish assemblage to seamounts in the Gulf of California related to water mass movements using satellite imagery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49: 11-20
- Klimley AP, Anderson SD, Pyle P, Henderson RP (1992) Spatiotemporal Patterns of White Shark (*Carcharodon carcharias*) Predation at the South Farallon Islands, California. *Copeia* (3):680-690 p.
- Klimley AP, Pyle P, Anderson SD (1996) The Behavior of White Sharks and their pinniped prey during predatory attacks. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) *Great White Shark, The Biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 175-191 p.
- Knipp DM, Heupell MR, Simpfendorfer CA, Tobin AJ, Moloney J (2011) Ontogenetic shifts in movement and habitat use of juvenile pigeye sharks *Carcharhinus amboinensis* in a tropical nearshore region. *Marine Ecology Progress*. 425: 233-246
- Lombardi J (2012) *Comparative Vertebrate Reproduction*. Springer. Nueva York. 469

- Lowe CG, Wheterbee BM, Crow GL, Tester AL (1996) Ontogenic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Envir. Biol. Fish.* 47: 203-211
- Lynn RJ, Simpson JJ (1987) The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.* 92: 12,947 – 12,966
- Lyon EP (1925) A study of the circulation, blood pressure, and respiration of sharks. *J. Gen. Physiol.* 8: 279-290
- Lisney TJ, Collin SP (2008) Retinal ganglion cell distribution and spatial resolving power in elasmobranchs. *Brain, Behavior and Evolution.* 72: 59–77
- Martin RA (2003) Field Guide to the Great White Shark. Reef Quest Centre for Sharks Research. Vancouver. 185
- Martin RA, Hammerschlag N, Collier RS, Fallows C (2005) Predatory behaviour of White Sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island, South Africa. *J Mar Biol Assoc UK* 85: 1121–1135
- Mendizábal OD, Vélez R, Valdez F (1990) Relación de la captura con la temperatura y profundidad de la termoclina durante la pesca comercial de picudos, tiburones y dorados en la zona oceánica del Pacífico Central Mexicano. En: Dailey MYH, Bertsh (eds) *Mem. VIII Simp. Biol. Mar.* 127 – 144
- Mollet H, Cliff G, Pratt H, Stevens J (2000) Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fish. Bull.* 98: 299–318
- Montreal A, Tovar J (2002) Influencia de la temperatura del mar en la captura del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, en Veracruz y Tamaulipas, INP. Poster. II Semana del tiburón UNAM, Conjunto Amoxcalli-Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Myrberg Jr AA (1991) Distinctive markings of sharks: ethological considerations of visual function. *J. Exp. Zool.* 5: 156-66.
- Papastamatiou YP, Lowe CG (2012) An analytical and hypothesis-driven approach to elasmobranch movement studies. *J Fish Biol* 80: 1342–1360
- Peschak TP, Scholl MC (2006) South africa's great white shark. *Struik. Sudáfrica.* 96

- Pierson MO (1987) Breeding behavior of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi*. En: Croxall JP, Gentry RL (eds) Status, Biology, and Ecology of fur seals. NOAA Tech. Rep. NMFS. 51:83-94
- Pratt HL, Casey JG, Conklin RE (1982) Observations on large white sharks, *Carcharodon carcharias*, off Long Island, New York. Fishery Bulletin 80:153-156
- Pratt HL, JC Carrier (2001) A review of elasmobranch reproductive behaviour with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. Environ. Biol. Fish. 60: 157- 188.
- Pyle P, Klimley AP, Anderson SD, Henderson PR (1996) Environmental factors affecting the occurrence and behavior of white sharks at the Farallon Islands, California. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great White Shark, The Biology of *Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 281-291 p.
- Robbins RL (2007) Environmental variables affecting the sexual segregation of great white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the Neptune Islands, South Australia. Fish Biol 70: 1350–1364
- Robbins RL, Booth DJ (2012) Seasonal sexual and size segregation of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the Neptune Islands, South Australia. En: Domeier ML (ed) Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark, CRC Press, Estados Unidos. 287–299
- Robinson AC, Canty P, Mooney T, Rudduck P (1996) South Australia's offshore islands. Department of Environment and Natural Resources: Adelaide.
- Roldán-Pérez G, Ramírez-Restrepo JJ (2008) Fundamentos de limnología neotropical. Universidad de Antioquia. Colombia .440
- SAGARPA (2007) Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas: especificaciones para su aprovechamiento. Diario Oficial de la Federación, 14 de febrero de 2007, 32
- SAGARPA (2014) Acuerdo por el que se establece veda permanente para la pesca de tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos. Diario Oficial de la Federación, 27 de enero de 2014, 3
- SEMARNAT (2001) Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su

inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002, 85

SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010, 77

Salomón-Aguilar CA, Villavicencio-Garayzar CJ, Reyes-Bonilla H (2009) Shark breeding grounds and seasons in the Gulf of California: Fishery management and conservation strategy. *Ciencias Marinas*. Baja California. 35 (4): 369-388

Santana O (2012) Incidental Catch and Ecological Observations of Juvenile White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in Western Baja California, Mexico: Conservation Implications. En: Domeier ML (ed) *Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark*, CRC Press, Estados Unidos. 85-90.

Satyanand A (2007) Fisheries (White Pointer Shark—High Seas Protection) Regulations 2007. Orden del Consejo. Wellington, 5 de marzo de 2007. 6.

Slobodkin LB (1961) Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart & Winston. New York.

Slobodkin LB (1974) How to be a predator. *Amer. Zool. Estados Unidos*. 8: 43-51

Soria QAG (1996) Análisis descriptivo de la distribución espacial y temporal de algunos tiburones en aguas del Pacífico Mexicano y su relación con la temperatura del mar. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Campus Iztacala. UNAM. 79

Stewart JG, Stewart JR (1984) Algas marinas de Isla Guadalupe, México, incluyendo una lista de verificación. *Ciencias Marinas*. 10 (2): 135- 148

Strong WR, Murphy RC, Bruce BD, Nelson DR (1992) Movements and associated observations of bait-attracted White Sharks, *Carcharodon carcharias*: A preliminary report. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 43(1):13-20

- Strong WRJ, Bruce BD, Nelson DR, Murphy RD (1996) Population Dynamics of White Sharks in Spencer Gulf, South Australia. En: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great White Shark, The Biology of *Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego. 401-414
- Strub TS, James C (2002) Altimeter-derived surface circulation in the large-scale NE Pacific Gyres. Part 1. Seasonal variability. *Progress in Oceanography*. 53: 163-183
- Strub PT, Allen JS, Huyer A, Smith RL (1987) Seasonal Cycles of Currents, Temperatures, Winds, and Sea Level Over the Northeast Pacific Continental Shelf: 35°N to 48°N. *Journal of Geophysical Research*. 92(C2): 1507-1526
- State Water Resources Control Board (SWRCB) California EPA (1979) Areas of Special Biological Significance: Farallon Islands. [21/05/2015]. Disponible en:
http://www.waterboards.ca.gov/publications_forms/publications/general/docs/asbs_farallon.pdf
- Towner AV, Underhill LG, Jewell OJD, Smale MJ (2013) Environmental Influences on the Abundance and Sexual Composition of White Sharks *Carcharodon carcharias* in Gansbaai, South Africa. *PLoS ONE* 8(8): e71197. doi:10.1371/journal.pone.0071197
- Tricas TC, McCosker JE (1984) Predatory behavior of the white Shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 43(14): 221-238
- Tricas TC, Gruber HS (2013) The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson. Springer. Nueva York. 320
- Villavicencio-Garayzar, CJ (1996) Pesquería de tiburón y Cazón. In Casas-Valdez, M. y G. Ponce- Díaz (Eds), Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola en Baja California Sur. SEMARNAP, Gob. Del Estado de Baja California Sur, FAO, U.A.B.C.S., CIBNOR, CICIMAR, Inst. Nal. De la Pesca y CETMAR. 305-316
- Vögler R, Beier E, Ortega-García S, Santana-Hernández H. 2012. Ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in the tropical-subtropical transition zone the north-eastern Pacific. *Marine Environmental Research*. 73:37-52
- Ward-Paige CA, Keith DM, Worm B, Lotze HK (2012) Recovery potential and conservation options for elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*. 80. Reino Unido. 1844-1869

Weltz K, Kock AA, Winker H, Attwood C, Sikweyiya M (2013) The Influence of Environmental Variables on the Presence of White Sharks, *Carcharodon carcharias* at Two Popular Cape Town Bathing Beaches: A Generalized Additive Mixed Model. PLoS ONE 8 (7): e68554. doi:10.1371/journal.pone.0068554

Weihl D, Krcy RS, Stalls DM (1981) Voluntary swimming speeds of two species of large carcharid sharks. Copeia 1981(1), 219-22.

Weng K, Boustany A, Pyle P, Anderson S, Brown A, Block B (2007). Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. Marine Biology. 152(4):877-894 p.