



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS
MARINAS**



**"PATRONES DE MOVIMIENTO DEL TIBURÓN
BLANCO (*Carcharodon carcharias*) EN ISLA
GUADALUPE, MÉXICO"**

TESIS

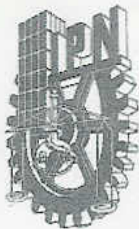
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

**DOCTOR
EN
CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

M. C. EDGAR MAURICIO HOYOS PADILLA

LA PAZ, B.C.S., MÉXICO, 2009



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 24 del mes de Noviembre del 2008 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"PATRONES DE MOVIMIENTO DEL TIBURÓN BLANCO
(*Carcharodon carcharias*) EN ISLA GUADALUPE, MÉXICO)"

Presentada por el alumno:

HOYOS

Apellido paterno

PADILLA

materno

EDGAR MAURICIO

nombre(s)

Con registro:

B	0	4	1	2	1	1
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

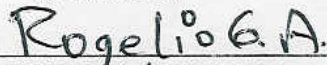
Director de tesis
PRIMER VOCAL


DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

PRESIDENTE


DR. DAVID AURIOL GAMBIA

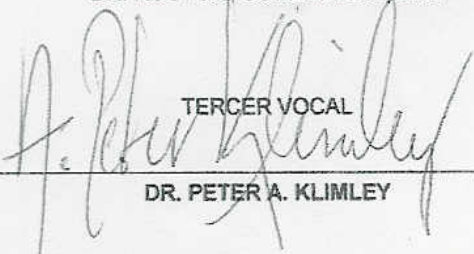
SECRETARIO


DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS

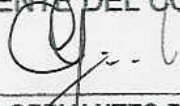
SEGUNDO VOCAL


DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

TERCER VOCAL

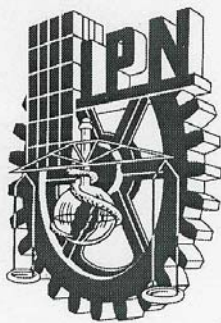

DR. PETER A. KLIMLEY

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 23 del mes Marzo del año 2009, el (la) que suscribe MC. EDGAR MAURICIO HOYOS PADILLA alumno(a) del

Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B041211 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de:

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

y cede los derechos del trabajo titulado:

“PATRONES DE MOVIMIENTO DEL TIBURÓN BLANCO

(*Carcharodon carcharias*) EN ISLA GUADALUPE, MÉXICO”

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

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

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

Hoyos Padilla Mauricio

MC. EDGAR MAURICIO HOYOS PADILLA

nombre y firma

Nunca desistas de un sueño...



Sólo trata de ver las señales que te lleven a él.

Paulo Coelho

Dedicatoria

Guadalupe, cuando te vi por primera vez no estaba preparado. Eras solo tú, en medio de la nada, como esperando ser descubierta. Te busqué una vez más ya con la idea de conocerte pero nunca fue fácil. A veces tu carácter cambiante hacía pensar que no querías que nadie se te acercara. En ocasiones pensé que preferías tu soledad y la privacidad de tu espacio. No fue hasta que viví contigo que comenzaste a abrir un poco ese velo de misterio y comenzaste a compartir conmigo lo extraordinario de tu naturaleza, a veces tierna y a veces cruel. Terminé conociendo hasta lo más profundo de tu ser y aún así regreso a ti año tras año para conocerte aún más. Te amo Lupita.

A mis padres por conocerse, amarse y darnos la oportunidad de tener vida, valorarla y saber vivirla. A mis hermanos por ser mis compañeros de travesuras, logros, adversidades y todo lo que venga de más.

A Christianne Mares por demostrarme de lo que es capaz una mujer cuando ama a alguien, por estar ahí siempre que la necesité, por compartir conmigo existencia, hábitat y por hacerme ver todo lo bueno y lo malo que soy. Si así son los mares...que me ahogue! Espero encontrarte de nuevo en otra vida cuando esté listo para un nivel de mujer como tú. Te adoro chapulina.

Al Dr. Felipe Galván por confundirme con su hijo por teléfono satelital, por preguntarme si ya había comido y dormido bien en vez de ¿Cuántos tiburones marcaste? ó ¿cuantos datos llevas registrados? Por hacer mí sueño realidad.

To Peter Klimley because you believed in me when I told you about my plan for Guadalupe Island. Thanks for giving me a second chance when the sharks disappeared in 2005. Thank you for putting my picture with your other students on that special wall in your laboratory.

To Patric Douglas for introducing me to my first white shark ever and for believing in me during all these years. Without your support and that initial spark this would not been possible.

To Greg, Dina, Martin, Mike and Cory... Thank you for being my family while I was in the middle of nowhere. Thank you for checking on me while I was tracking sharks during the night and for letting me be part of the crew. Love you guys!

To John, Shane and Paul... Thank you so much for helping me every time I asked for a favor. Thank you for your support, supplies and assistance in the field.

James Ketchum, Karina y Romina Busto. Les agradezco infinitamente el permitirme estar con ustedes mientras estaba en Davis y hacerme sentir siempre bienvenido. Doc le agradezco todo su apoyo en miles de ocasiones, desde llevar una lancha hasta Ensenada hasta escucharme cuando me iba muy mal en la isla.

Alicia Hermosillo y Roberto Chávez, les agradezco de todo Corazón haberme apoyado en todos los sentidos. Son una pieza clave de mi investigación y sin su apoyo nunca hubiera sido igual. Sin ustedes no me hubiera sido posible realizar una investigación independiente, exitosa y fácil de llevar.

A los dos mejores capitanes de Isla Guadalupe: Jorge Rangel e Ismael Aguilar. Juntos vivimos el sueño y son sin lugar a duda los que más saben cuánto me costó. Los aprecio bastante y hubiera sido un placer morir a su lado en esas dos situaciones que nos hicieron brindar por estar vivos.

Al personal de Conservación de Islas por apoyarnos durante nuestra estancia en la isla. Un agradecimiento especial para Luciana Luna por darnos posada, alimento y por compartir vivencias en nuestra isla favorita.

A Manuel Lazcano por invitarme a la expedición JATAY y por permitirme realizar mi segundo sueño más grande en la vida: estar en un submarino en el mejor escenario del mundo.

To David Hamlin and Mike Hoover for inviting me to the National Geographic expedition and believed in my theories about white shark behavior. Together we witnessed something that I theorized for years. Now we have the proofs!

A Marco, Lili, Oscar y Syl: por estar siempre, por malcriarme y hacerme sentir siempre que tengo una familia en La Paz cada vez que me meto en problemas o necesito compañía. Los adoro.

Deni, Felipe, María José y Agnes: son un ejemplo para mí en el sentido profesional y espiritual. Gracias por sus consejos y las vivencias compartidas. Hemos vivido tantas cosas que difícilmente podré olvidarnos alguna vez.

A todas las personas que dudaron de mí, que dijeron que iba a fracasar y que me tuvieron mala fe. Sin ese estímulo me hubiera sido imposible llegar hasta aquí, les agradezco de corazón el haber hecho más interesante la realización de mi sueño y permitirme merecerlo.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de doctorado otorgada durante el periodo Agosto 2004 - Junio 2008.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) por el apoyo académico, administrativo y logístico en la realización de esta tesis de grado. A la Universidad de California (Campus Davis) por las facilidades de estancia, el préstamo y entrenamiento para el uso del equipo científico utilizado durante el trabajo de campo.

A los organismos gubernamentales que nos apoyaron con la expedición de permisos y nos facilitaron el trabajo en campo: Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Comisión de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), Secretaría de Gobernación (SEGOB), y Secretaría de Marina-Armada de México.

A todas las organizaciones sin fines de lucro, empresas y compañías de buceo por las aportaciones hacia el proyecto sin las cuales hubiera sido imposible la realización del mismo: Pflieger Institute of Environmental Research, International Community Foundation, Iemanya Oceanica, PADI Project Aware, Guadalupe Island Conservation Fund, Shark Diver, Horizon Charters, Islander Charters, Nautilus Explorer, Vallartech, Diventure, Dive Encounters, y Shark Trust Wines.

ÍNDICE

Lista de tablas.....	4.
Lista de figuras	5.
GLOSARIO	13.
RESUMEN	17.
ABSTRACT	18.
I. INTRODUCCIÓN	19.
2. ANTECEDENTES	21.
2.1 Distribución	21.
2.2 Movimientos locales (juveniles).....	21.
2.3 Movimientos locales (adultos)	22.
2.4 Migraciones	24.
2.5 Fidelidad al sitio	27.
2.6 Estudios previos realizados en Isla Guadalupe.....	28.
3. JUSTIFICACIÓN	29.
4. OBJETIVOS.....	31.
5. ÁREA DE ESTUDIO	32.
6. MATERIAL Y MÉTODO	37.
6.1 Identificación de los tiburones.....	37.
6.2 Transmisores.....	37.
6.3 Marcaje.	38.
6.4 Registro de la información	38.

6.5 Depredación.....	39.
6.6 Análisis de la información.....	39.
6.6.1 Movimientos en el plano horizontal.....	39.
6.6.2 Movimientos en el plano vertical	44.
7. RESULTADOS	46.
7.1 Marcaje 2006.	46.
7.1.1 TB 1.....	46.
7.1.2 TB 2.....	57.
7.1.3 TB 3.....	60.
7.1.4 Temperatura interna.....	76.
7.2 Marcaje 2007.	77.
7.2.1 TB 4.....	77.
7.2.2 TB 5.....	85.
7.2.3 TB 6.....	91.
7.3 Juveniles –vs- adultos (Movimientos en sentido horizontal)	100.
7.3.1 Tasa de movimiento	100.
7.3.2 Rango de hábitat	101.
7.4 Juveniles –vs- adultos (Movimientos en sentido vertical).....	102.
7.4.1 Profundidad	102.
7.4.2 Temperatura.....	104.
7.5 Depredación.....	106.
7.5.1 Presas potenciales.....	106.
7.5.2 Depredación en pinnípedos.....	107.
7.5.3 Interacciones sociales	108.

8. DISCUSIÓN	112.
8.1 Movimientos horizontales	112.
8.1.1 Tasa de movimiento	112.
8.1.2 Rango de hábitat	113.
8.2 Movimientos verticales.....	118.
8.2.1 Profundidad y temperatura.....	118.
8.3 Depredación.....	123.
8.3.1. Presas potenciales	129.
8.3.2. Depredación en pinnípedos.....	125.
8.3.3. Temperatura interna.....	127.
8.3.4. Interacciones sociales.....	129.
9. CONCLUSIONES.....	130.
10. RECOMENDACIONES	132.
11. BIBLIOGRAFÍA.....	133.
12. ANEXOS	145.

Lista de Tablas

Tabla 1. Datos de los periodos de seguimiento de TB 1	46.
Tabla 2. Datos del periodo de seguimiento de TB 2.....	57.
Tabla 3. Datos de los periodos de seguimiento de TB 3.....	61.
Tabla 4. Valores térmicos de la temperatura interna de los tiburones TB 2 y TB 3. T_e = Temperatura del estómago; T_a = Temperatura promedio del agua circundante.....	76.
Tabla 5. Datos de los periodos de seguimiento de TB 4.....	77.
Tabla 6. Datos de los periodos de seguimiento de TB 5.....	85.
Tabla 7. Datos de los periodos de seguimiento de TB 6.....	91.
Tabla 8. Comparación entre la longitud total de los tiburones que presentaron fidelidad al sitio con su rango de hábitat en km^2	101.
Tabla 9. Presas potenciales registradas para los tiburones blancos juveniles. (*) Han sido registradas como presas en otras partes del mundo (Compagno, 2001). PP, Playa Norte; CG, Cañones Gemelos.	106.
Tabla 10. Presas potenciales registradas para tiburones blancos adultos. (*) Han sido registradas como presas en otras partes del mundo (Compagno, 2001). PP, Playa Norte; CG, Cañones Gemelos; PP, Playa Palmas.	106.
Tabla 11. Registros de pinnípedos atacados en Isla Guadalupe. Ma, <i>Mirounga angustirostris</i> ; At, <i>Arctocephalus townsendi</i> ; Sa, Subadulto; A, adulto; ?, Indeterminado.	107.

Lista de Figuras

Figura 1. Localización de Isla Guadalupe.....	32.
Figura 2. Mapa de Isla Guadalupe mostrando algunas de las localidades más importantes. Localidades y localización de las colonias de elefantes marinos tomadas de (Gallo-Reynoso <i>et al.</i> 2005 b). Imagen de la isla facilitada por Alejandro Espinosa Corona.....	34.
Figura 3. Especificaciones de los dos sumergibles utilizados en Isla Guadalupe.....	40.
Figura 4. Mapa de Isla Guadalupe mostrando la localización de cañones submarinos (barras azules) y las zonas de inmersión de cada sumergible (Triumph y Ocean Pearl).....	41.
Figura 5. Coeficiente de Raleigh de concentración angular (r) para los vectores determinados entre posiciones del fragmento seleccionado para TB 6.	42.
Figura 6. Fotografía de TB 1.....	46.
Figura 7. Mapa del seguimiento de TB 1 durante el periodo 10-11 de noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.....	47.
Figura 8. a) Tasa de movimiento de TB 1 registrada para el periodo 10-11 de noviembre del 2006; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).....	48.
Figura 9. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 1. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 1; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).....	49.
Figura 10. Mapa del seguimiento de TB 1 durante el periodo 16-17 noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.....	50.

Figura 11. a) Tasa de movimiento de TB 1 registrada para el periodo 16-17 de noviembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).....51.

Figura 12. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 1. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 1; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).....52.

Figura 13. Mapa del seguimiento de TB 1 durante el periodo 2-3 de diciembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.....53.

Figura 14. a) Tasa de movimiento de TB 1 registrada para el periodo 2-3 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).....54.

Figura 15. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 1 registrado el periodo 2-3 de diciembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....55.

Figura 16. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 1. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 1, c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).56.

Figura 17. Fotografía de TB 2.....57.

Figura 18. Mapa del seguimiento de TB 2 durante el día 21 de noviembre 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos en color rojo.58.

Figura 19. a) Tasa de movimiento de TB 2 registrada para el día 21 de noviembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día)59.

Figura 20. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 2 registrado el día 21 de noviembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....	59.
Figura 21. Temperatura interna del estómago de TB 2.....	60.
Figura 22. Fotografía de TB 3.....	61.
Figura 23. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el día 23 de noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.	62.
Figura 24. a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para día periodo 23 de noviembre del 2006; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).	63.
Figura 25. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 3 registrado el día 23 de noviembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....	64.
Figura 26. a) Movimientos verticales, temperatura de agua en la que se movió y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).	65.
Figura 27. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el periodo 5-6 de diciembre 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.....	66.
Figura 28. a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el periodo 5-6 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.....	67.

Figura 29. a) Movimientos verticales, temperatura del agua y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas.....68.

Figura 30. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el día 8 de diciembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.....69.

Figura 31. a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el día 8 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.70.

Figura 32. a) Movimientos verticales, temperatura del agua y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, grises = día).71.

Figura 33. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el día 9 de diciembre del 2006.....72.

Figura 34. a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el día 9 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.73.

Figura 35. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 3 registrado el día 9 de diciembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....74.

Figura 36. a) Movimientos verticales, temperatura del agua y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas.....75.

Figura 37. Fotografía de TB 4.	77.
Figura 38. Mapa del seguimiento de TB 4 durante el periodo 3-4 de octubre 2007. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.	78.
Figura 39. a) Tasa de movimiento de TB 4 registrada para el periodo 3-4 de octubre del 2007. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.....	79.
Figura 40. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 4. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 4; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).	80.
Figura 41. Mapa del seguimiento de TB 4 durante el periodo 7-8 de octubre 2007. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.	81.
Figura 42. a) Tasa de movimiento de TB 4 registrada para el periodo 7-8 de octubre del 2007. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.	82.
Figura 43. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 4 registrado el periodo 7-8 de octubre del 2007. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....	83.
Figura 44. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 4. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 4; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).....	84.
Figura 45. Dibujo de TB 5.	85.

Figura 46. Mapa del seguimiento de TB 4 durante el periodo 3-4 de noviembre del 2007 antes del atardecer y después del amanecer del día siguiente. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.....	86.
Figura 47. Mapa del seguimiento de TB 4 durante el periodo 3-4 de noviembre del 2007 durante la noche. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.	87.
Figura 48. a) Tasa de movimiento de TB 5 registrada para el periodo 3-4 de noviembre del 2007. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.	88.
Figura 49. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 5 registrado el periodo 3-4 de noviembre del 2007. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....	89.
Figura 50. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 5. La línea continua delgada representa la profundidad de buceo, la gruesa el fondo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 5; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).....	90.
Figura 51. Fotografía de TB 6.	91.
Figura 52. Mapa del seguimiento de TB 6 durante el periodo 10-11 de noviembre del 2007 antes del atardecer y después del amanecer del día siguiente.....	92.
Figura 53. Mapa del seguimiento de TB 6 durante el periodo 10-11 de noviembre del 2007 durante la noche. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.....	93.
Figura 54. a) Tasa de movimiento de TB 6 registrada para el periodo 10-11 de noviembre del 2007; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.....	94.

Figura 55. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 6 registrado el periodo 10-11 de noviembre del 2007. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.....	95.
Figura 56. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 6. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura del agua. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 6; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).....	96.
Figura 57. Mapa del seguimiento de TB 6 durante el día 13 de noviembre del 2007.....	97.
Figura 58. a) Tasa de movimiento de TB 6 registrada para el día 13 de noviembre del 2007; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.	98.
Figura 59. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 6. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura del agua. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 6; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).....	99.
Figura 60. Comparación de velocidades experimentadas por los juveniles y los adultos.....	100.
Figura 61. Comparación de velocidades experimentadas por los juveniles durante el día y la noche.....	100.
Figura 62. Comparación de velocidades experimentadas por los adultos durante el día y la noche.....	101.
Figura 63. Regresión lineal de la longitud total –vs- el rango de hábitat de los tiburones blancos que presentaron fidelidad al sitio en Isla Guadalupe.....	102.
Figura 64. Comparación de las diferentes profundidades experimentadas durante día y noche	102.

Figura 65. Comparación de las diferentes profundidades experimentadas entre juveniles y adultos.....	103.
Figura 66. Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas por los juveniles durante día y noche	103.
Figura 67. Comparación de las diferentes profundidades experimentadas por los adultos....	104.
Figura 68. Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas durante día y noche para todos los tiburones en conjunto.....	104.
Figura 69. Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas entre juveniles y adultos.....	105.
Figura 70. Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas por los juveniles durante día y noche	105.
Figura 71. Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas por los adultos.....	106.
Figura 72. Nado paralelo.....	108.
Figura 73. Seguimiento.....	108.
Figura 74. Embestir en falso.....	109.
Figura 75. Nado cercano.....	109.
Figura 76. Bostezo de mandíbula.....	110.
Figura 77. Depresión de aletas pectorales.....	110.
Figura 78. Palmada de cola.....	111.
Figura 79. Salto cuerpo completo fuera del agua.....	110.
Figura 80. Temperaturas internas del estómago de tiburones blancos en diferentes partes del mundo y su comparación con el presente estudio.....	128.

GLOSARIO

Adaptación. Proceso evolutivo, determinado genéticamente, que aumenta la habilidad de un organismo para responder a su ambiente.

Ámpula de Lorenzini. Receptores celulares especializados de los elasmobranquios, sensibles a pequeños campos eléctricos.

Basalto. Roca ígnea de grano fino y composición máfica, es decir, con un alto contenido de hierro.

Caloría. Unidad utilizada para medir el valor energético del alimento. Equivale a la cantidad de energía que se necesita para elevar un gramo de agua un grado Celsius (4.18 joules). En nutrición, se representa con una letra C para indicar la unidad de 1000 calorías (kilocaloría).

Carroñero. Que se alimenta de organismos muertos por depredación o por causas naturales.

Competencia intraespecífica. Competencia entre individuos de la misma especie.

Cono. Célula de la retina sensible a la luz que permite la percepción visual fina y a color en condiciones de luz.

Cortejo. Conjunto de estrategias que realizan un animal macho y una hembra que conducen al apareamiento.

Críptico. Que se confunde con la coloración del medio que lo rodea.

Demersal. Animal asociado a los fondos marinos.

Depredador. Animal que se alimenta de otro (animal o planta) causándoles daños, generalmente la muerte inmediata. A los organismos que mueren por este acto se les denomina presas.

Distribución bimodal. En estadística, una distribución bimodal es una distribución con dos modos diferentes.

Dominante. El individuo con el rango más alto en una estructura social.

Ectotermo. Organismos que no disponen de suficientes mecanismos fisiológicos productores de calor para asegurar una temperatura corporal idónea para realizar sus funciones metabólicas y depende por lo tanto de fuentes externas de calor.

Endotermo. Organismos cuya temperatura corporal depende básicamente de su energía metabólica, ya que dispone de un metabolismo activo que libera una cantidad de calor proporcionalmente elevada.

Elasmobranquio. Los elasmobranquios (Elasmobranchii) conforman una subclase dentro de los peces cartilagosos o condriktios (clase Chondrichthyes). Comprende, entre otros, los tiburones (superorden Selachimorpha) y las rayas (superorden Batoidea).

Filopatría. En comportamiento animal se llama filopatría a la tendencia de un animal migratorio a regresar a una localidad específica a reproducirse o alimentarse.

Gonopterigio. Órgano sexual masculino de los elasmobranquios, utilizado para la intromisión del semen en la cloaca de la hembra.

Hábitat. Es un área medioambiental o ecológica habitada por una especie en particular.

Inercia Térmica. Propiedad que indica la cantidad de calor que puede conservar un cuerpo y la velocidad con que la cede o absorbe del entorno. Depende de la masa, del calor específico de sus materiales y del coeficiente de conductividad térmica de éstos.

Latitud. Distancia que separa a un punto del Ecuador Terrestre. Se mide en grados, minutos y segundos, a partir del Ecuador hasta los polos, es decir de cero a noventa grados.

Longitud. Es la medida geográfica coordinada este-oeste más comúnmente utilizada en cartografía y navegación global.

Marea semidiurna. Es el tipo de mareas que presentan dos pleamares y dos bajamares en el transcurso de un día lunar.

Migración. Movimiento periódico o estacional de animales en respuesta a cambios medioambientales, la disponibilidad de alimento o para asegurar su reproducción. La migración tiene que ver comúnmente con el movimiento de un área a otra y regresar a la misma de nuevo.

Nado tipo escómbrido. La amplitud del movimiento corporal está confinada al pedúnculo caudal y cola, nado característico de especies con nado poderoso.

Nicho ecológico. Función que una especie desempeña en un ecosistema, generalmente definida por sus relaciones con otras especies y por su forma de alimentación. Dos especies que viven en el mismo espacio geográfico no pueden ocupar el mismo nicho ecológico, pues compiten por el mismo alimento y una siempre desplaza a la otra.

Ontogénico. Relativo a Ontogenia. La ontogenia (también llamada morfogénesis u ontogénesis) describe el desarrollo de un organismo, desde el óvulo fertilizado hasta su forma adulta.

Pinnípedos. Animales con aletas en las extremidades. Son un diverso grupo de animales semi-acuáticos ampliamente distribuidos que viven la mayor parte del tiempo en el agua pero pasan cierta parte de su vida en tierra o hielo para reproducirse o descansar. Los pinnípedos incluyen a las focas (Phocidae), leones marinos (Otaridae) y las morsas (Odobenidae).

Población. Grupo de individuos de una sola especie que viven en un área o región particular y se reproducen entre sí. Número total de individuos del taxón. Por razones funcionales, fundamentalmente debido a las diferencias entre formas de vida, los números poblacionales se expresan sólo como números de individuos maduros.

Regurgitación. Expulsión del contenido del estómago. Muchas especies de tiburones tienen la habilidad de sacar el estómago completo por la boca, con el fin de deshacerse del contenido estomacal no digerible.

Sociobiología. Campo científico en desarrollo que investiga las bases biológicas de las conductas sociales de los animales como la cooperación, la agresión, la territorialidad, los sistemas sociales y la elección de pareja.

Telemetría Acústica. Es una de las principales herramientas para determinar los movimientos en sistemas acuáticos a través de seguimiento manual o el establecimiento de estaciones fijas.

Volcán cinerítico. Volcán pequeño cuyo edificio está formado por cenizas y fragmentos volcánicos.

RESUMEN

En la Isla Guadalupe, Baja California, se ha registrado una gran población de tiburones blancos (*Carcharodon carcharias*). La presente tesis tiene como objetivo conocer el comportamiento del tiburón blanco en Isla Guadalupe con el fin de proveer información biológica para el desarrollo de un futuro plan de manejo y conservación de esta especie en México. Se utilizó telemetría acústica durante los meses de otoño del 2004 al 2007 para conocer los patrones de movimiento y la profundidades de nado de los tiburones blancos con tallas desde 1.8 m LT hasta 5 m LT. Los resultados indican lo siguiente: 1) los movimientos horizontales en los juveniles son similares, permaneciendo cerca de la costa durante todo el día; 2) los adultos se alejan de la costa durante el día para buscar presas y se mantienen cerca de la costa durante la noche; 3) la tasa de movimiento de los adultos fue mayor que la de los juveniles debido a que pueden mantener una temperatura fisiológica de operación óptima; 4) existe una relación exponencial entre la longitud total del tiburón y su intervalo de amplitud de hábitat, debido posiblemente a su talla y la distribución de sus presas potenciales; 5) los registros de temperatura y profundidad indican un comportamiento diurno debido probablemente a las capacidades de termorregulación y preferencias alimenticias; 6) se registraron diez especies de presas potenciales para los tiburones blancos juveniles y cuatro para los adultos; 7) por primera vez se tiene el registro fidedigno de diez eventos de depredación de tiburones blancos sobre pinnípedos en la isla; 8) se obtuvo el registro más alto de la diferencia de temperatura del estómago de un tiburón blanco en comparación con el agua circundante (16 °C), confirmando la hipótesis de termorregulación en esta especie; 9) en los eventos de depredación se forman estructuras sociales temporales con una jerarquía de dominancia basada principalmente en el tamaño; si los tiburones son similares en talla tratan de disuadir al competidor de alimentarse de su presa a través de desplantes (movimientos exagerados) antes de realizar un ataque directo.

ABSTRACT

Guadalupe Island is an important white shark (*Carcharodon carcharias*) aggregation site in the eastern Pacific. The present thesis focuses on the behavior of white sharks at Guadalupe Island and provides information that will help in the development of future management and conservation plans for this species in Mexico. Acoustic telemetry techniques provided preliminary data on the movement patterns and swimming depths of juveniles and adults white sharks ranging from 1.8 m TL to 5 m TL. These data have revealed the following: 1) horizontal movements are similar in the juveniles staying close to shore during all day; 2) adults move farther during the day while searching for prey and stay close to shore at night; 3) the rate of movement of adults exceeded that of the juveniles due to their capacity to maintain an optimal physiological operating temperature; 4) there is an exponential relation between total length and habitat range possibly related to their size and the distribution of their prey; 5) depth and temperature records indicate a number of interesting behaviors, including a strong diurnal pattern, and behavioral differences across age classes, possibly due to different thermoregulation capabilities and prey preferences; 6) ten potential preys were identified for juveniles and four for the adults; 7) the first well-documented record of ten predation events by white sharks on pinnipeds on the island; 8) we recorded the maximum difference between the internal temperature of the stomach of a white shark and the surrounding water (16 °C) in the world, confirming the hypothesis of thermoregulation in this species; 9) temporary social structures are formed with a dominance hierarchy based on size during predation events; similarly sized sharks can dissuade the competitor from eating its prey through displays (exaggerated swimming style) before a direct attack.

I. INTRODUCCIÓN

Debido a la idea general de que los tiburones eran de poca importancia, los estudios para entender su comportamiento eran casi inexistentes hasta la década de los 50's. El interés en el comportamiento de los tiburones comenzó a crecer a finales de los 50's y continuó a través de los 60's y 70's, debido en gran parte a los esfuerzos del panel de investigación de tiburones del *American Institute of Biological Sciences* y al soporte financiero de la Oficina de Investigaciones del ejército Naval de los Estados Unidos de Norteamérica. Durante más de 20 años se generó información importante acerca de numerosos aspectos acerca de la biología de los tiburones, con un énfasis particular en los aspectos sensoriales de estos peces (Myrberg y Nelson, 1991).

Aunque el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) es uno de los animales marinos más reconocidos, hasta hace algunos años se conocía muy poco acerca de su comportamiento. Como la mayoría de los peces pelágicos, los tiburones blancos son difíciles de estudiar debido a su gran tamaño, la complejidad de mantenerlos en cautiverio y a las limitantes de conducir investigación en el mar. Aunado a lo anterior, esta especie representa un problema único en cuanto a comunicación con sus congéneres, compartido quizá con todos los tiburones en general. La manera en que pueden emitir señales está limitada por su fisiología y morfología. Hasta el momento, se desconoce si pueden emitir sonidos aunque se sabe que pueden oír bien (Barlow, 1996).

A diferencia de los peces teleósteos, no pueden cambiar de color, por lo que las señales cromáticas están descartadas. Sus aletas dorsales son casi inmóviles por lo que son incapaces de extenderlas para cambiar de perfil. No pueden mover sus arcos branquiales para transformar la forma de su cabeza y su columna vertebral es relativamente rígida limitando el tipo de posturas que pueden realizar. Por todo lo anterior, se creía que el tiburón blanco es incapaz de comunicarse; sin embargo los estudios de etología intraespecífica y sociobiología acerca de esta especie, están recibiendo cada vez más atención y han demostrado que su comportamiento es considerablemente más complejo que lo previamente relacionado a la imagen arquetípica de este tiburón como un depredador solitario (Barlow, 1996).

Diversas aproximaciones han sido utilizadas para estudiar el comportamiento de esta especie. La morfología funcional por ejemplo, es utilizada para estudiar la forma y función de un organismo, proporcionando información importante acerca de sus adaptaciones, selección natural y evolución (Tricas, 2001). Como parte de esta rama, la Morfología Ecológica, se basa en la premisa de que el diseño morfológico de un organismo está asociado con su ecología y comportamiento (Motta *et al.* 1991, Wainwright y Reilly, 1994).

En el tiburón blanco, se ha encontrado que todos los sistemas sensoriales mayores que tienen que ver con la detección de las presas (oído, línea lateral, ámpulas de Lorenzini, olfato y visión), están bien representados con base en los nervios craneales y las estructuras cerebrales asociadas. Sin embargo, se considera que solo el olfato y tal vez la visión, parecen ser más especializadas. Se ha registrado que el tiburón blanco posee los lóbulos olfativos más grandes de todos los elasmobranquios estudiados hasta el momento, sugiriendo que los estímulos químicos son importantes en su alimentación, reproducción (cortejo), comportamiento social y tal vez en otros tipos de comportamiento (Demski y Northcutt, 1999).

El análisis histológico de la retina del tiburón blanco realizado por Gruber y Cohen (1985), indica que posee fotorreceptores (bastones) que le permiten ver bien bajo condiciones de luz. Los hallazgos de Demski y Northcutt (1999) acerca del aparato visual periférico, también soportan la importancia de la visión en el comportamiento de esta especie. Tricas y McCosker (1984) sugirieron que después de un evento de depredación, el sistema electrosensorial (ámpulas de Lorenzini) del tiburón blanco, podría detectar información acerca de la posición de la presa, su manipulación o persecución posterior al ataque. Asimismo el descubrimiento de que el tiburón blanco poseía intercambiadores de calor por contracorriente, que permiten a los individuos retener el calor metabólicamente generado (Carey *et al.* 1981), hizo sugerir a diversos autores que los tiburones blancos tenían la capacidad de vivir en hábitats fríos y permanecer como depredadores activos de presas ágiles y rápidas (Carey *et al.* 1985; Goldman *et al.* 1997).

A pesar de todas estas aproximaciones, nuestro conocimiento acerca de los tiburones blancos en las diversas localidades donde se distribuyen, permanece incompleto, debido a las dificultades inherentes de realizar investigación en su medio. En años recientes, los resultados de estudios de telemetría y monitoreo acústico han sido una herramienta esencial para describir el comportamiento de los tiburones blancos en diferentes partes del mundo (Goldman y Anderson, 1999; Klimley *et al.* 1996, 2001).

2. ANTECEDENTES

2.1 Distribución

El tiburón blanco se distribuye comúnmente en zonas frías y templadas, aunque existen registros en aguas continentales tropicales y oceánicas, que sugieren que al menos los individuos más grandes se adaptan a un intervalo de temperatura más amplio que les permite incluso penetrar en los trópicos. Los individuos menores a 3 m podrían estar más restringidos a mares continentales templados y la distribución de individuos recién nacidos entre los 100 a 160 cm de longitud total, sugiere que las áreas de crianza y nacimiento para la especie se encuentran también en áreas templadas a subtropicales en su mayoría continentales. Los centros de abundancia conocidos (incluyendo áreas de nacimiento y probablemente de reproducción) incluyen: la costa oeste (California) y este (Nueva Inglaterra a los estados medios del Atlántico) de los Estados Unidos, México (Baja California y Golfo de California), Mar Mediterráneo, costa este de Sudáfrica, sur de Australia, Nueva Zelanda y Japón (Compagno, 2001).

2.2 Movimientos locales (juveniles)

En aguas de California y México, la abundancia de los tiburones blancos varía estacionalmente, sin embargo en una gran porción de la costa del Pacífico se encuentran todo el año. En el verano se cree que las hembras se mueven hacia áreas de crianza para parir durante el verano y otoño al sur de Punta Concepción. En esta región, tanto hembras grávidas como individuos de un año han sido capturados incidentalmente (Klimley, 1985). Esta captura incidental ha permitido la realización de estudios de contenido estomacal y se ha encontrado que mientras los adultos se alimentan

principalmente de mamíferos marinos (Tricas y McCosker, 1984; Klimley, 1985; Casey y Pratt, 1985), los juveniles lo hacen de invertebrados, peces teleósteos demersales y tiburones, aunque los calamares y peces epipelágicos son también ingeridos en menor proporción. Al parecer este cambio en la dieta está relacionado con un cambio ontogénico en la dentición (Tricas y McCosker, 1984; Hubbell, 1996) por lo que Dewar et al. (2004) sugirieron que las inferencias en el comportamiento de los juveniles con base en el comportamiento de los adultos eran cuestionables.

En el año 2000 se colocó una marca satelital en una hembra de tiburón blanco de 1.4 m de longitud furcal (juvenil de un año de edad) en Long Beach, California. La marca fue recuperada 28 días después y los registros de su temperatura, profundidad e intensidad de nado, fueron recuperados y analizados, indicando un comportamiento interesante que incluye un patrón de movimientos diurno. En la noche, el tiburón permaneció por arriba de los 50 m, haciendo excursiones verticales repetitivas de manera consistente. La mayoría de sus inmersiones por debajo de la capa de mezcla fueron observadas durante el día, alcanzando profundidades de hasta 240 m. Muchas de las inmersiones exhibieron movimientos secundarios verticales, que demostraron que nadaba cerca del fondo (a profundidades de 9-165 m) aparentemente en busca de alimento. El tiburón experimentó cambios rápidos en la temperatura y demostró una considerable tolerancia a las aguas frías. La información de los movimientos demostró que la hembra permaneció los 28 días en la Costa Sur de California, sugiriendo que esta podría ser un área de crianza ideal para los tiburones blancos debido a la abundancia y diversidad de presas, las aguas templadas y su separación de la distribución común de los adultos (Dewar et al. 2004).

2.3 Movimientos locales (adultos)

Con respecto al comportamiento de los adultos, se ha encontrado en la costa de California, que su presencia está comúnmente relacionada a colonias de pinnípedos, particularmente en las islas Año Nuevo y las Islas Farallones (Klimley, 1985). En Islas Farallones, Klimley et al. (1996 a), registraron la temperatura interna y movimientos de un macho adulto de manera continua por ocho días mediante telemetría acústica. Se encontró que el tiburón permaneció preferentemente en sitios donde habían ocurrido

numerosos ataques a sus presas preferenciales (pinnípedos). Registraron una temperatura máxima del estómago con respecto a la del mar de 13.7 °C, comentando el papel de la regulación de la temperatura en la ecología de esta especie. En un estudio posterior realizado por Goldman (1997), se generó la hipótesis de que los tiburones blancos podían mantener una temperatura fisiológica óptima para operar con efectos mínimos de la temperatura del agua.

Posteriormente los estudios de Goldman y Anderson (1999), proporcionaron una perspectiva tridimensional de los movimientos de tiburones blancos adultos en cuanto a su utilización del espacio durante el día, patrones de movimiento y profundidades de nado en las Islas Farallones. Encontraron que los individuos más grandes nadan en sitios definidos; mientras que los más pequeños no, sugiriendo la hipótesis de que los individuos grandes presentan fidelidad al sitio en cuanto a su búsqueda de pinnípedos. Esos resultados mostraron evidencias de que los tiburones blancos en Islas Farallones podrían buscar a sus presas en sitios específicos, combinando movimientos a lo largo de la costa por varios días o semanas, maximizando el área de cobertura y nadando cerca del fondo para permanecer crípticos ante sus presas.

En la misma zona, Klimley et al. (2001 a) utilizaron un arreglo de sonoboyas para registrar los movimientos y comportamiento de tiburones blancos frente a una colonia de pinnípedos. Sus resultados principales fueron los siguientes: (1) los tiburones pasan gran parte del día patrullando el área; (2) ningún tiburón se aleja demasiado de la colonia de pinnípedos; (3) invierten la misma cantidad de tiempo y actividad en el campo de recepción durante el día, el atardecer y la noche; (4) sus movimientos con respecto a la colonia de pinnípedos son realizados en “zig-zag” de manera paralela a la costa; (5) la trayectoria de tres tiburones, marcados al mismo tiempo y en el mismo lugar, se traslapó más comúnmente que la de los otros tiburones; y (6) que algunos tiburones patrullan ciertas áreas de manera preferencial sin existir evidencia alguna de que las defendieran territorialmente. Concluyeron que el comportamiento y los movimientos de los tiburones blancos fueron consistentes con la estrategia de depredación, en la cual los individuos buscan a sus presas independientemente pero a la vez se mantienen cerca para participar de algún evento de depredación exitoso.

En el Cañón de la Jolla en la costa de California, Klimley et al. (2002) marcaron tiburones de tres diferentes especies: mako (*Isurus oxyrinchus*), blanco (*Carcharodon carcharias*), y azul (*Prionace glauca*) y siguieron sus movimientos mediante telemetría acústica. Encontraron que la tasa de movimiento de los tiburones endotérmicos excedió aquella de los ectotérmicos y que las tres especies presentaron similitudes en su comportamiento nadando de manera direccional, moviéndose hacia arriba y abajo de manera oscilatoria y nadando en superficie por periodos prolongados. Asimismo, encontraron que los movimientos del tiburón blanco y el mako estuvieron en algunas ocasiones asociados a la topografía del fondo.

2.4 Migraciones

Con el uso de la tecnología de las marcas satelitales, se ha demostrado que esta especie presenta movimientos migratorios, intervalos ambientales y de profundidad mucho más amplios de los que se conocía anteriormente. Boustany et al. (2002), marcaron 6 tiburones blancos en la costa Central de California y registraron su comportamiento por periodos de 0.5 a 6 meses. Los patrones de nado y preferencias medioambientales, durante el periodo de residencia cercano a la costa, fueron similares para todos los tiburones permaneciendo entre la superficie y profundidades de hasta 30 m con los máximos buceos a 75 m. Durante este periodo, los tiburones experimentaron un intervalo corto de temperaturas (10-14 °C). Los movimientos de cuatro tiburones, fueron seguidos de 4 a 6 meses, llegando a aguas exclusivamente pelágicas. Uno de los tiburones viajó 3, 800 km hacia la costa oeste de Hawaii; mientras que los otros tres viajaron a una región subtropical del Pacífico oriental. Todos los tiburones mostraron una distribución bimodal con profundidades de 0-5 m y 300-500 m, permaneciendo más del 90 % del día en estos intervalos de profundidad. A medida que los tiburones se movieron al suroeste, incrementaron su actividad de buceo y experimentaron un intervalo más amplio de temperaturas ambientales (superficial 20-26 ° C y en profundidades máximas de hasta 680 m a 4.8 ° C), sugiriendo que toleran un amplio rango de temperaturas. El tiburón que viajó a Hawaii, se desplazó 32° de longitud (3382.4 km) en 40 días a una velocidad promedio de 71 km por día.

Este era el registro de la distancia recorrida más larga para un tiburón blanco hasta el momento, indicando que su rango era más pelágico de lo que se conocía, comprendiendo una fase cercana a la costa en la plataforma continental, y una fase de viajes oceánicos extensos (con una duración de al menos 5 meses) considerada como muy relevante en su historia de vida.

Bonfil et al. (2005), encontraron que los tiburones blancos realizan migraciones largas de ida y vuelta en la costa sudafricana de manera frecuente relacionadas con su alimentación. Encontraron que viajan de sitios de gran abundancia en Western Cape hacia aguas tan lejanas como KwaZulu-natal a 2000 km, utilizando rutas submarinas a lo largo de la plataforma continental, para regresar después a los sitios donde fueron marcados 6 meses antes. Durante el mismo estudio, marcaron una hembra de 3.8 m LT en Gansbaai, Sudáfrica que viajó durante 99 días a una localidad a 37 km al sur del Exmouth Gula, al Oeste de Australia. La hembra viajó a una velocidad mínima de 4.7 km/h durante su migración, la cual es la velocidad sostenida más rápida de larga distancia registrada para un tiburón hasta el momento (Eckert y Stewart, 2001). Durante su migración, esta misma hembra realizó buceos con profundidades máximas de hasta 980 m, y temperaturas mínimas de 3.4° C, pasando el 18 % del tiempo a profundidades de 500 a 750 m. Asimismo, permaneció más tiempo en superficie (0-0.5m); mientras permanecía en aguas oceánicas, que mientras estaba en aguas costeras (23%). Este tipo de comportamiento nunca había sido registrado para los tiburones blancos y llevó a los autores a especular que al igual que otros vertebrados, los tiburones blancos podrían usar estímulos visuales, como señales celestiales (posición de las estrellas, puesta del sol, etc.), como un método importante de navegación.

Por medio de foto-identificación se encontró que el tiburón regresó al lugar donde fue marcado en agosto del 2004, evidenciando fidelidad al sitio y una gran habilidad de navegación. Esta hembra realizó la migración transoceánica de ida y vuelta más rápida registrada para la fauna marina, tomándole únicamente 9 meses para recorrer 20,000 km. Sus resultados proveen evidencia directa de que existe relación entre dos de las poblaciones más importantes de tiburones blancos en el mundo y que esta especie presenta filopatría. Asimismo, demostraron que las hembras también son capaces de migraciones transoceánicas y no solo locales como se pensaba anteriormente (Pardini et al. 2001).

Bruce et al. (2006), descubrieron mediante marcas satelitales, de archivo y convencionales, que los tiburones blancos de Australia realizan movimientos de larga distancia hacia la costa oeste, sur y este del continente, demostrando la relación entre estas poblaciones. Reportaron el movimiento de un tiburón que se movió del sur de Australia hasta Nueva Zelanda (3,550 m), confirmando que los tiburones blancos se mueven hacia aguas abiertas y cruzan cuencas oceánicas profundas. En un caso particular, encontraron que su comportamiento cambia cuando se mueve entre hábitats, sugiriendo un cambio de estrategias de caza según las presas de cada hábitat. Estos datos junto con la información obtenida de capturas incidentales en Australia, sugieren un movimiento al norte de este continente durante otoño-invierno y hacia el sur en primavera y principios de verano. La consistencia de las trayectorias seguidas por los tiburones en aguas de Australia, sugiere el tránsito a lo largo de rutas comunes o “camino” en ciertas áreas.

Weng et al. (2007) colocaron marcas satelitales a 20 tiburones blancos adultos en la costa de California, revelando migraciones de larga distancia a dos sitios en particular: un área focal a 2,500 km al oeste de la península de Baja California y la otra en las islas de Hawai. Tres marcas fueron recuperadas permitiéndoles un análisis más preciso del comportamiento, incluyendo el ciclo de migración de un individuo en particular. Mientras se encontraban cerca de colonias de pinnípedos en otoño e invierno, los tiburones evitaban la superficie y utilizaban aguas de 50 m de profundidad probablemente como estrategia de caza. Las migraciones hacia aguas abiertas iniciaron de noviembre a Marzo, que coincidieron con los periodos de decremento en la abundancia de pinnípedos. Las migraciones fueron muy direccionales, tomando 23 ± 5 días para llegar al área focal en aguas abiertas. Los tiburones exhibieron una amplia distribución de profundidades (0-644 m) en el área focal, permaneciendo por hasta 167 días durante primavera y verano, a pesar de que los datos acerca de productividad primaria y pesquería, sugieren que los recursos alimenticios son menores que en otras regiones del Pacífico Norte. El comportamiento de un tiburón en esta área, demostró movimientos oscilatorios intensos lo cual podría estar relacionado con alimentación y/o reproducción. Los tiburones que viajaron hasta Hawai permanecieron en las islas hasta por 122 días, alimentándose potencialmente de peces pelágicos y mamíferos marinos.

2.5 Fidelidad al sitio

En las Islas Farallones, a partir de observaciones realizadas en eventos de depredación y el uso de señuelos, se han identificado más de 20 diferentes individuos. Muchos de estos individuos han sido observados por varias semanas en las islas demostrando fidelidad al sitio. Dos individuos en particular, fueron reportados en la misma área alimentándose en años sucesivos, indicando no sólo fidelidad a las islas sino a sitios particulares de la mismas (Klimley y Anderson, 1996; Anderson y Goldman, 1996). Goldman y Anderson (1999) reportaron que sus observaciones y datos de telemetría en las Islas Farallones, concordaron con las de Klimley y Anderson (1996), dando más soporte a la hipótesis sobre la fidelidad al sitio por parte de los tiburones grandes ($> 4\text{m}$) en zonas particulares de las Islas Farallones; esto es, para el mismo año y en años diferentes. En el área del Golfo de Spencer, al sur de Australia, el 36 % de los tiburones observados, fueron vistos repetidamente en los mismos sitios (Strong *et al.* 1992).

En un estudio en Sudáfrica se encontró que de 147 tiburones marcados, 30 fueron re-avistados 59 veces (20.4 %); uno de los cuales fue vuelto a ver en diez ocasiones. De los 147 tiburones, 145 se volvieron a observar en el área donde fueron originalmente vistos (Ferreira y Ferreira, 1996). Este tipo de avistamientos en localidades específicas también ha sido documentado en otras partes de Sudáfrica como Western Cape (Cliff *et al.* 1996). Pero el caso más interesante fue el de una hembra marcada en Sudáfrica que viajó hasta Australia y en 9 meses regresó al mismo sitio. Mediante foto-identificación, encontraron que esta hembra es un visitante regular de Gansbaai (de junio a diciembre), ya que ha sido avistada 38 días diferentes durante los años 1999-2004, sugiriendo que es un tiburón Sudafricano y que su migración transoceánica de regreso podría no ser un hecho raro (Bonfil *et al.* 2005).

En conclusión, a pesar de que en varios estudios enfocados a tiburones blancos en zonas de colonias de pinnípedos, se indicaba que al parecer los tiburones en su mayoría eran transeúntes, avistamientos de tiburones blancos, cuya identidad ha sido registrada previamente por varios años en diferentes regiones del mundo, concuerda con el hecho de que los tiburones blancos visitan estas áreas periódicamente demostrando fidelidad al sitio.

2.6 Estudios previos realizados en Isla Guadalupe

Hasta 1989 el tiburón blanco era considerado como raro en costas mexicanas, sin embargo; existían reportes de su presencia alrededor de las islas Cedros, San Benito y Guadalupe. Asimismo, existían registros de su captura en la costa oeste de la Península de Baja California y Golfo de California (Kato, 1965; Galván *et al.* 1989). Hasta el momento solo existen tres reportes de ataques de tiburones blancos a humanos en la costa occidental de México y todos ocurrieron en Isla Guadalupe. El primero sucedió en 1955 y fue hacia una embarcación en la que viajaban dos científicos realizando censos de pinnípedos. Los dos últimos fueron a pescadores deportivos mientras realizaban buceo libre, uno en 1973 con resultado fatal y el otro en 1984 sin consecuencias fatales (McCosker y Lea, 1996).

Durante una investigación sobre pinnípedos durante invierno y verano de 1992 y 1993 en Isla Guadalupe, se registró la presencia de mordidas de diferentes especies de tiburones (entre estos *Carcharodon carcharias*) en las tres especies de pinnípedos presentes en la isla. El 86 % de los pinnípedos con cicatrices eran adultos y la especie más afectada fue el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*). Aunque la mayoría de las cicatrices de mordidas fueron atribuidas al tiburón cigarro *Isistius brasiliensis*, el 24 % correspondió al tiburón blanco (Gallo *et al.* 2004).

Desde enero del 2000, miembros del Instituto Pflieger (PIER) han colocado más de 58 marcas satelitales en tiburones blancos en Isla Guadalupe. Han encontrado que los tiburones permanecen en el área de estudio por una gran proporción del periodo del marcaje, pero que dejan la isla por más de la mitad del año viajando grandes distancias hacia montañas submarinas en la mitad del Océano Pacífico. Lo anterior sugiere que aún lejos de la costa, los tiburones podrían seguir características del relieve topográfico del fondo oceánico para guiarse (http://www.pier.org/sharks_rays_white_sharks.shtml). Aunado a la investigación anterior, Domeier y Nasby (2007) desarrollaron un método sistemático y confiable de foto-identificación de tiburones blancos con el fin de medir la fidelidad al sitio. Encontraron como las características más confiables para la identificación, los patrones de coloración de las branquias, aletas pélvicas y aleta caudal. Identificaron 73 individuos entre 2001 y 2005. La fidelidad al sitio fue comprobada a través de avistamientos de individuos en varios años con el 78 % de los

tiburones observados en al menos dos años. Se encontró que los machos llegan a la isla en julio y las hembras en septiembre. Los picos de abundancia se dieron en agosto-diciembre. La técnica de monitoreo demostró que Isla Guadalupe es un importante sitio de agregación de tiburones blancos en el Pacífico oriental.

Posteriormente Domeier y Nasby (2008) publicaron un estudio acerca de la migración de 56 tiburones blancos marcados en Isla Guadalupe con marcas satelitales entre el año 2000 y el 2008. Encontraron que los tiburones realizan migraciones desde Isla Guadalupe hacia un hábitat pelágico viajando en ocasiones tan lejos como Hawai. Dicha región pelágica es también frecuentada por los tiburones blancos que han marcado en California, por lo cual la han nombrado (SOFA) por sus siglas en Inglés que significan Shared Offshore Foraging Area (área de forrajeo compartida lejos de la costa). Los tiburones pasan al menos 5 meses en Isla Guadalupe antes de comenzar su migración aproximadamente alrededor del 15 de febrero. Viajan por el corredor migratorio en un promedio de 16 días a una velocidad promedio de 3.2 km y permanecen en la SOFA alrededor de 140 días. Los machos y hembras comienzan sus migraciones mar adentro alrededor del mismo tiempo, pero los machos regresan a Isla Guadalupe alrededor del 22 de julio mientras que las hembras permanecen en la región hasta el otoño. Los perfiles de buceo en esta área sugieren actividad alimenticia, sin embargo, las especies de las cuales se podrían estar alimentando son desconocidas.

3. JUSTIFICACIÓN

En respuesta a la captura dirigida e incidental de esta especie en las pesquerías a nivel mundial, su madurez tardía, baja fecundidad y varias evidencias de declive poblacional, el tiburón blanco se ha convertido en uno de los tiburones con necesidad de protección internacional. La especie se encuentra enlistada en el apéndice III de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres) y se registra como vulnerable en la lista roja de especies de la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (Compagno *et al.* 1997). Como resultado, la captura de tiburones blancos y la venta de sus productos derivados (mandíbulas, dientes, aletas, etc.) está prohibida en Australia, Sudáfrica, Namibia,

Israel, Malta, California y los estados del Atlántico en Estados Unidos de Norteamérica (Compagno, 2001); sin embargo, el tiburón blanco es una especie altamente migratoria que no respeta fronteras por lo que su protección debería ser internacional.

En México existen ciertas regulaciones limitadas para la pesquería de los tiburones (NOM-029) entre los cuales se encuentra el tiburón blanco; sin embargo es necesario ayudar a su conservación, desarrollando planes de manejo específicos para cada especie. El problema para diseñar medidas efectivas a favor del tiburón blanco es la carencia de datos biológicos. En México la información existente acerca de esta especie esta basada en anécdotas o en organismos muertos, proporcionando muy poca información acerca del comportamiento de los tiburones vivos (Kato, 1965). Aunque era considerada una especie rara en costas mexicanas, recientemente Isla Guadalupe ha sido considerada como uno de los sitios de agregación de tiburones blancos más importantes del Pacífico oriental (Domeier y Nasby, 2007). Estudios realizados en sitios de agregación del tiburón blanco, indican que ciertas poblaciones han resultado ser pequeñas y altamente localizadas con un alto grado de fidelidad al sitio (Klimley y Anderson, 1996). La presencia de tiburones blancos en estos sitios de agregación, constituye un periodo de vulnerabilidad local y su captura podría llevar al declive local o regional de la población. Estos lugares de agregación, tienen el potencial de convertirse en importantes sitios de monitoreo de poblaciones, particularmente si los individuos pueden ser reconocidos fácilmente y si las condiciones permiten el desarrollo de investigación científica (Domeiere y Nasby, 2007). El conocimiento de los patrones de movimiento de los tiburones blancos en estos “sitios específicos” permanece incompleto debido a que los tiburones blancos son difíciles de estudiar en su medio.

Debido a lo anterior, ha existido un gran esfuerzo por desarrollar nuevos métodos para monitorear de manera remota los movimientos y el comportamiento de las especies marinas. Varios de estos han sido desarrollados en las últimas tres décadas para estudiar animales marinos grandes, donde cada técnica sirve para contestar preguntas específicas. Uno de estos métodos, conocido como telemetría acústica, ha sido una herramienta esencial para describir los movimientos de los tiburones blancos a corta escala y sobre el uso de su hábitat en diferentes partes del mundo (Klimley *et al.* 2001 b). Por esta razón se escogió esta tecnología para estudiar el comportamiento de esta especie en los alrededores de Isla Guadalupe, México.

4. OBJETIVOS

- Determinar los movimientos en el plano horizontal de los tiburones blancos juveniles y adultos de Isla Guadalupe, y su posible relación con la hora del día.
- Comparar las tasas de movimiento de ambos estadios de madurez y determinar la causa probable de estas diferencias.
- Medir el nivel de fidelidad y la amplitud espacial de los tiburones juveniles y adultos en el uso de sitios particulares alrededor de Isla Guadalupe.
- Determinar los movimientos en el plano vertical de los tiburones blancos juveniles y adultos de Isla Guadalupe, y su posible relación con la hora del día.
- Identificar las presas potenciales de los tiburones blancos juveniles y adultos en las zonas donde se distribuyen preferencialmente.
- Medir y comparar la temperatura interna de los tiburones blancos adultos en Isla Guadalupe con otros trabajos en otras partes del mundo, para comprobar la teoría de termorregulación de esta especie en la zona.
- Determinar la potencial depredación de tiburones blancos adultos sobre pinnípedos de Isla Guadalupe y las posibles interacciones sociales en eventos de depredación.

5. ÁREA DE ESTUDIO

Isla Guadalupe es la última frontera de México en su extremo más occidental y septentrional, dando una amplia extensión de la zona económica exclusiva. Es una isla oceánica localizada aproximadamente a 260 km de la costa del Pacífico de la Península de Baja California en el noroeste mexicano (Fig. 1). Sus coordenadas geográficas son 29° 11' N y 118° 16' W (Anónimo, 1979).



Fig. 1 Localización de Isla Guadalupe.

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. Presenta al norte una caldera cuyo diámetro aproximado es de 10 km y tiene en su porción meridional una zona de fracturamiento a partir de la cual, aparecen con mayor frecuencia centros volcánicos y una estructura de caldera similar a la parte norte cuya actividad es aparentemente más reciente (Delgado-Argote *et al.* 1993).

Isla Guadalupe se sitúa en la región sur del sistema de la Corriente de California, la cual acarrea aguas que se caracterizan por salinidades y temperaturas bajas desde altas latitudes hacia el ecuador durante la mayor parte del año (Lynn y Simpson, 1987). Este flujo superficial 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).

Durante eventos de variabilidad interanual relacionada con condiciones de El Niño, se reduce la migración y expansión del centro de alta presión del Pacífico. Esto favorece la generación de anomalías de viento sobre la mayor parte del Pacífico oriental, que facilitan a su vez, la intrusión de aguas de origen meridional (tropical o subtropical) hacia las costas de Baja California y California (Strub y James, 2002; Durazo y Baumgartner, 2002). La temperatura promedio superficial anual del mar es de 18 ° C, con un rango de 16 ° C en primavera y 20 ° C en verano (Lynn y Simpson, 1987). Las mareas son semidiurnas y presentan una amplitud de casi tres metros durante los meses de invierno (Stewart y Stewart, 1984).

La extensión de Isla Guadalupe es de aproximadamente 36 km en su eje N-S y 12 km en su eje E-W, con una superficie aproximada de 250 km². Existen tres islotes al sur de la isla principal: Islote Negro, El Toro y El Zapato (Fig. 2), cada uno con una superficie aproximada de 1 km² (León de la Luz *et al.* 2003). No posee una plataforma costera a su alrededor, con excepción de la punta sur donde existe una plataforma de 4 km de ancho por 200 m de profundidad y se encuentra entre Isla Guadalupe, el Islote Zapato y el Islote Toro. La fisiografía de la zona costera está compuesta por rocas basálticas sueltas y bloques, diques y acantilados (Pierson, 1987).

La zona costera submareal está compuesta por bloques basálticos, hoyos, hendiduras, cuevas y cavernas, diques de basalto, pilares basálticos, caídas verticales de basalto, taludes basálticos, fondos de canto rodado y arena gris–negra con canto rodado. En todas estas zonas hay una gran diversidad de plantas, con más de 180 especies entre algas y macroalgas en la zona entre mareas y las zonas submareales, en donde la visibilidad horizontal excede los 30 m (Stewart y Stewart, 1984). El agua del mar en la isla es muy clara, alcanzando 25 a 30 m de visibilidad vertical (disco de secchi) y más de 30 m de visibilidad horizontal (Gallo-Reynoso, observación personal, 1993 citado por Gallo-Reynoso *et al.* 2005 a).

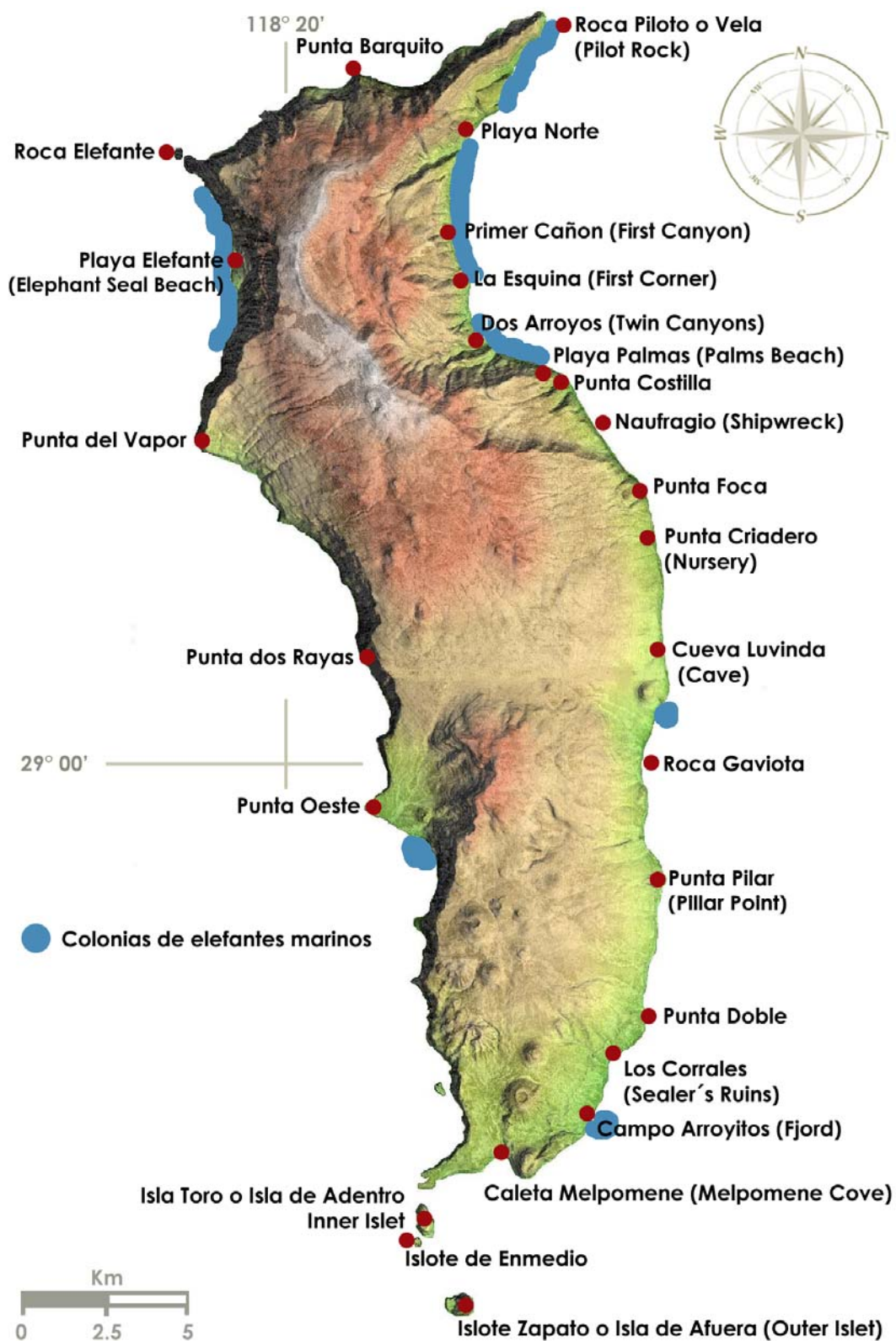


Fig. 2 Mapa de Isla Guadalupe mostrando algunas de las localidades más importantes. Localidades y ubicación de las colonias de elefantes marinos tomadas de (Gallo-Reynoso *et al.* 2005 b); imagen de la isla facilitada por Alejandro Espinosa Corona.

En cuanto a la batimetría, se sabe que existe una serie de cañones profundos en diferentes partes de la costa oriental, tal como la gran bahía de Campo Norte, que es parte de la gran caldera que existió en el noreste de la isla y que abarca desde la Punta Costilla y Dos Arroyos en donde nace el cañón, hasta Playa Norte. También hay cañones que se encuentran en otras zonas situadas en la porción media de la isla por Campo Lima y hacia la zona sureste, en el área de los Corrales (Gallo-Reynoso y Figueroa, 2005 c). El lado oeste de la isla, al igual que el lado norte, son constantemente golpeados por el oleaje y los vientos dominantes del noroeste que vienen sin obstáculos del Océano Pacífico (a excepción de la Caleta del Oeste). En la costa oriental el mar es más tranquilo, protegido de los vientos y oleajes dominantes del noroeste por el alta cordillera montañosa que recorre la isla (Berdegú, 1957). La isla tiene una orientación norte-sur y actúa como una barrera contra la Corriente de California por lo que se produce una serie de corrientes ascendentes o surgencias y remolinos en diferentes áreas, aportando aguas frías y ricas en nutrientes lo cual explica la riqueza biológica de la región (Berdegú, 1957).

Existe una gran variedad de fauna en la Isla Guadalupe. En cuanto a mamíferos marinos, existen tres poblaciones de pinnípedos que se reproducen en la isla: 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.* 2005 b). La fauna de cetáceos de Isla Guadalupe está compuesta por 17 especies cuya diversidad está dominada por el grupo de las ballenas picudas (29.4%) con cinco especies (Ziphiidae), seguida por un grupo conformado por cuatro especies de delfines mayores (Delphinidae: Globicephalinae) con 23.6%, una especie de cachalote (Physeteridae) representando el 5.9%, una especie de cachalote enano o pigmeo (Kogiidae) con 5.9%, tres especies de delfines (Delphinidae) con 17.6%, y tres especies de ballenas filtradoras de zooplancton (Balaenopteridae) también con 17.6%. En cuanto a peces óseos se han identificado cuatro especies de atunes (*Thunnus alalunga*, *Thunnus albacares*, *Euthynnus lineatus* y *Katsuwonus pelamis*), cabrillas (*Paralabrax* sp.), blanco de Guadalupe (*Caulolatilus affinis*), jurel aleta amarilla (*Seriola lalandi*), palometas, curvinas, roncacho (*Umbrina roncadore*), roncadore blanco (*Genyonemus lineatus*), macarelas (*Scomber japonicus* y *Auxis thazard*), sardinas, anchovetas, y peces voladores (*Cypselurus californicus*) (Gallo-Reynoso y Figueroa, 2005 c).

De acuerdo con Gallo-Reynoso et al. (2005 a) las especies de elasmobranquios registradas para la isla son once: 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 Tiburón mako (*Isurus oxyrinchus*) (Gallo-Reynoso, 1994). Las especies de rayas incluyen al tecolote (*Myliobatis californica*), la raya torpedo del Pacífico (*Torpedo californica*) y la raya narigona (*Raja rhina*). Sólo una especie de quimera ha sido reportada y es conocida como quimera manchada (*Hydrolagus coliei*) (Hoyos et al. 2009 b).

Asimismo existen diferentes especies de invertebrados como langostillas de los géneros Munida y Chirostylidae, nudibranquios (*Tritonia diomedea*), pulpos (*Octopus rubescens*), corales (*Desmophyllum dianthus*), ofiuros (*Gorgonocephalus eucnemis* y *Florometra serratissima*) y medusas (*Phacellophora camtschatica*) (Hoyos et al. 2009 b). Entre los invertebrados explotados comercialmente se tienen: la langosta roja (*Panulirus interruptus*), tres especies de abulón: abulón verde (*Haliotis fulgens*), abulón negro (*H. cracherodii californiensis*) y abulón rojo (*Haliotis rufescens*). También se han detectado varias especies de calamar, como el calamar de uña (*Onychoteuthis banksi* y *O. boreali japonica*), y el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) (Gallo-Reynoso, 1994).

6. MATERIAL Y MÉTODO

El trabajo de campo se realizó a bordo de una embarcación de fibra de vidrio tipo panga con 22 pies de eslora y un motor fuera de borda de 45 hp. La base de operaciones se instaló en la isla a manera de campamento para el abastecimiento de alimento, energía y combustible. Así mismo la presencia de barcos turísticos para observación de tiburones blancos en la isla fue aprovechada para obtención de fotografías, retroalimentación de información acerca de las observaciones de los tiburones, marcaje de organismos desde sus jaulas, observaciones de comportamiento, suministro de agua dulce, energía y alimentos.

6.1 Identificación de los tiburones.

El sexo y las características conspicuas de cada animal fueron registrados mediante videos y fotografías submarinas. La longitud total se estimó a partir de observaciones repetidas comparando la talla del animal con la de la embarcación de fibra de vidrio, cuyos costados estaban graduados en metros para facilitar la medición (Anexo I).

6.2 Transmisores.

Para la realización de este estudio se utilizaron transmisores acústicos continuos (VEMCO Ltd.), necesarios cuando se pretende seguir a los animales marcados a bordo de una embarcación utilizando receptores portátiles. Dichos transmisores emiten una señal continuamente hasta que se acaba la batería o son desactivados por el usuario. Estos transmisores se identifican por la frecuencia operacional y su periodo. Existen diferentes tamaños, frecuencias y duración de batería.

Los transmisores elegidos para este proyecto fueron del tipo V-22 (Vemco Ltd.), debido a que están diseñados para seguir a animales en estudios con periodos cortos pero que requieren que la emisión de la señal sea poderosa. Las aplicaciones comunes de estos transmisores incluyen el monitoreo de especies de nado rápido como atunes o ballenas. Los transmisores tipo V-22 tienen un tamaño de 10 cm x 2.2 cm de diámetro.

Vienen en un rango de frecuencias de 34 a 50 kHz y se adquirieron con espaciamiento de 3 kHz entre transmisor, con el fin de evitar colapso de señales entre los transmisores aplicados durante la misma temporada. Los transmisores V-22 pueden medir temperatura (V22 T), profundidad (V22 P) o ambas (V22 TP). Para este estudio utilizamos los que tienen sensores de profundidad y temperatura (V22 TP) para su colocación externa y los que tienen sensores de temperatura (V22 T) para colocarlos de manera interna. Los tiburones fueron atraídos a la superficie por medio de un trozo de carnada amarrada a una línea de material biodegradable y una boya. Una vez en superficie y después de ser previamente identificado, el tiburón fue atraído lentamente hacia algún costado de la embarcación para marcarlo mediante dos métodos distintos:

6.3 Marcaje.

- **Colocación Externa.** Los transmisores (V22 TP) se colocaron de manera externa para lo cual fue necesario montarlos en un aplicador especial, por medio de un filamento de plástico unido a un dardo de acero inoxidable. El dardo se colocó en el dorso del tiburón del lado izquierdo (en la base de la primer aleta dorsal) con la ayuda de un arpón para pesca deportiva o hawaiana.
- **Colocación Interna.** El método de aplicación consistió en inducir al tiburón a alimentarse de un trozo de carnada (cabeza de atún o barrilete completo) con el transmisor en su interior. El transmisor (V22 T) estaba unido a un anzuelo tipo trébol de (6/0) colocado para prevenir regurgitación inmediata. El objetivo de colocar este transmisor fue el de determinar si los tiburones se estaban alimentando de alguna de las especies de pinnípedos de la isla, mediante la detección de un incremento en la temperatura interna del estómago asociada a la ingestión de animales de sangre caliente (Klimley *et al.* 2001a).

6.4 Registro de la Información

Las señales emitidas por los transmisores fueron monitoreadas a bordo de la embarcación de fibra de vidrio utilizando un hidrófono direccional (VEMCO modelo VH 110) debido a que tiene una mayor sensibilidad hacia un sitio en particular.

Se utilizó un receptor (VEMCO modelo VR100) con GPS incluido, para amplificar y convertir las señales acústicas emitidas por los transmisores a una forma detectable para el oído humano y para el almacén de la información. La temperatura superficial del agua fue registrada con un termómetro digital marca *Norcross Marine DF 220 PX*. La profundidad fue registrada mediante una sonda *Lowrance LMS-337C DF Fishfinder Chartplotter* únicamente durante el último año de muestreo. Los tiburones fueron seguidos a bordo de la embarcación por periodos intermitentes (4-24 horas) dependiendo de las condiciones medioambientales.

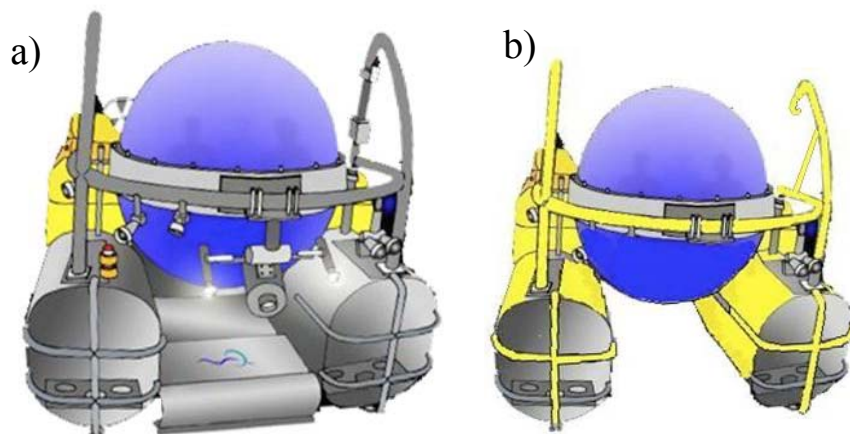
6.5 Depredación

Con el fin de realizar buceos de prospección para conocer el tipo de presas potenciales que existen en los sitios donde se distribuyen los tiburones blancos en la isla, así como para realizar observaciones de su comportamiento a diferentes profundidades, se utilizaron dos vehículos sumergibles de la marca SEAMACHINE (Anexo II). El modelo *Triumph* (Fig. 3 a) se utilizó para registrar el tipo de presas potenciales que existen en el fondo marino y para realizar observaciones de los tiburones blancos a profundidades de hasta 300 m. El modelo *Sea Pearl* (Fig. 3 b) se utilizó para realizar observaciones del comportamiento de los tiburones blancos en aguas superficiales y para registrar sus presas potenciales en aguas someras. En el modelo *Triumph* se realizaron 13 inmersiones en 4 zonas distintas en septiembre y octubre de 2008. En el modelo *Sea Pearl* se realizaron 6 inmersiones en dos zonas en particular durante diciembre de 2008 (Fig. 4).

6.6 Análisis de la información

6.6.1 Movimientos en el plano horizontal

Los datos se filtraron siguiendo el criterio de (Klimley *et al.* 2005): Debido al viento y la marea así como al movimiento de los tiburones blancos en sí, es imposible mantener el bote directamente por arriba del animal todo el tiempo. Esto aunado a las limitaciones de resolución espacial del GPS, introduce un error en la determinación de las posiciones, lo cual produce limitantes en la resolución espacial de los seguimientos.



Modelo: ***Triumph*** ***Ocean Pearl***

ESPECIFICACIONES GENERALES:

Ocupantes	3	2
Ambiente en Cabina:	Seco, 1 atmósfera	Seco, 1 atmósfera
Largo:	5.33 m	4.53
Ancho:	3.11 m	2.44
Alto:	3.05 m	2.34
Peso:	6,800 Kg	3,200 Kg

FUNCIONAMIENTO:

Máxima Profundidad:	457 m	153 m
Batería:	6 horas	6 horas
Energía de Reserva:	>72 horas	>72 horas

Fig. 3 Especificaciones de los dos sumergibles utilizados en Isla Guadalupe.

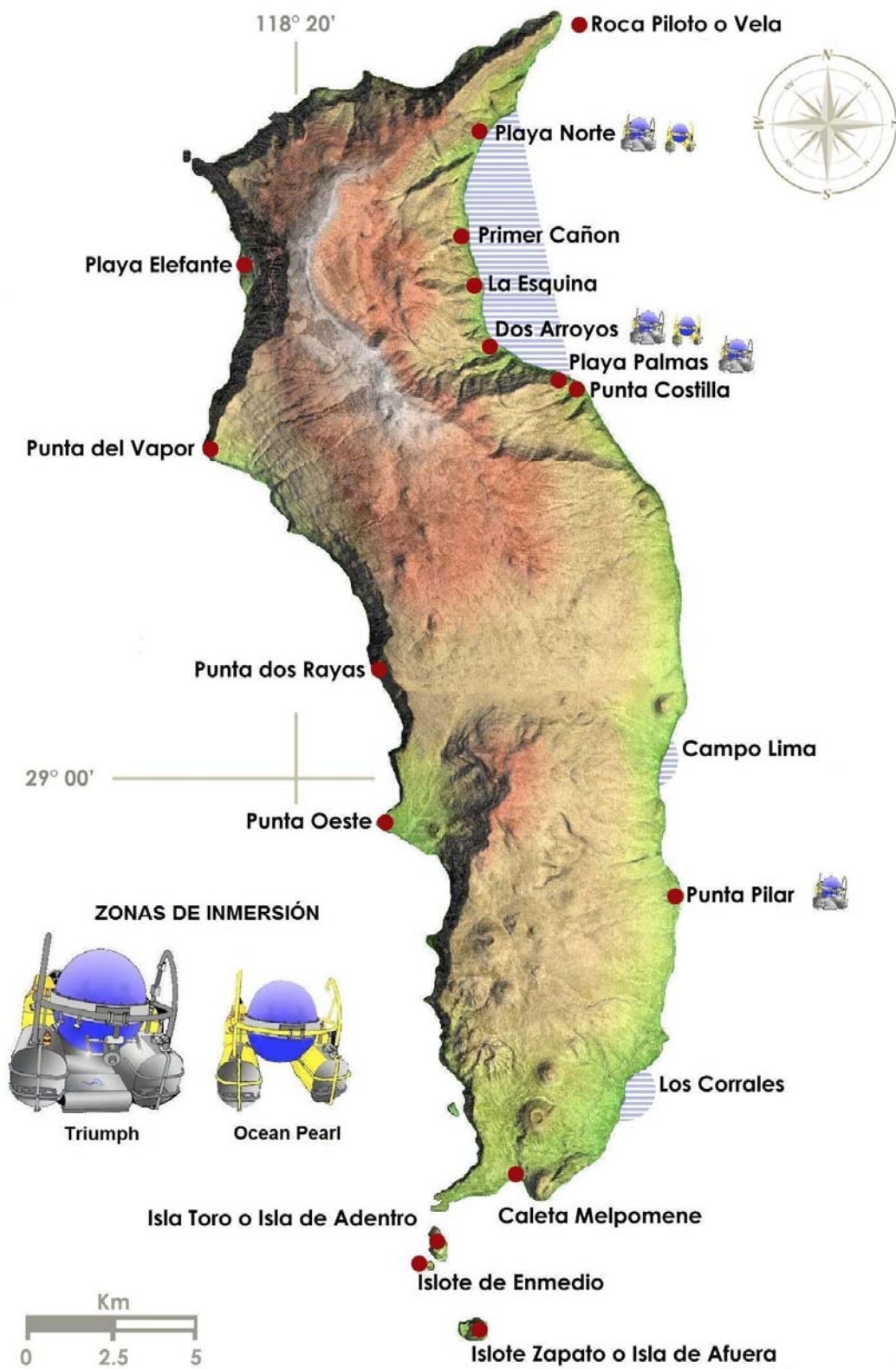


Fig. 4 Mapa de Isla Guadalupe mostrando la localización de cañones submarinos (barras azules) y las zonas de inmersión de cada sumergible (Triumph y Ocean Pearl).

Si se graficara cada posición registrada, el error compuesto podría implicar un problema al aparentar mayor movimiento del que ocurrió en realidad mientras que la resolución espacial se perdería si se utilizaran demasiados datos por intervalo de tiempo entre puntos. Para corregir esto y determinar la resolución espacial de nuestro método, seleccionamos una porción del seguimiento en la cual el movimiento del tiburón fuera altamente direccional y tuviera una gran duración.

El fragmento seleccionado corresponde al seguimiento del tiburón número 6, del día 10 al 11 de noviembre del 2007, durante el periodo de tiempo de 18:00 a 04:17 hrs. Los datos crudos registrados fueron filtrados a intervalos de 1 a 15 minutos. A cada intervalo se obtuvo la direccionalidad (ángulo entre los puntos sucesivos) mediante un comando de adición a Excel conocido por su nombre en inglés como “*Bearing*” (<http://nmml.afsc.noaa.gov/Software/ExcelGeoFunctions/excelgeofunc.htm>). Dicho comando es utilizado para realizar ecuaciones geométricas relacionadas particularmente con geometría esférica. Posteriormente, el coeficiente “*r*” de *Raleigh* fue calculado para los valores de direccionalidad de cada intervalo de tiempo mediante el programa Oriana 2.0. El valor de ‘*r*’ va de ‘0’, cuando la dirección de los movimientos está uniformemente distribuida, a ‘1’, cuando todos los movimientos van en la misma dirección. Para el caso particular de Isla Guadalupe, el valor de “*r*” del seguimiento seleccionado, se incrementó a medida que el intervalo de tiempo aumentaba. Después del intervalo del minuto 7 ($r = .082$), la tasa de incremento disminuye y la línea se vuelve asintótica (Fig. 5).

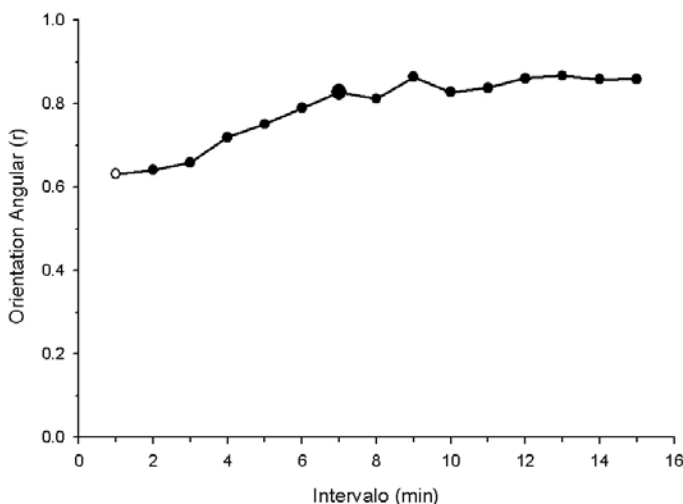


Fig. 5. Coeficiente de Raleigh de concentración angular (*r*) para los vectores determinados entre posiciones del fragmento seleccionado para TB 6. La asíntota se alcanza en el intervalo de tiempo de los 7 minutos (círculo negro más grande).

La tasa de incremento entre los minutos 1-7 es de $.03 \text{ r min}^{-1}$ mientras que para el intervalo 8-15 es de $.006 \text{ r min}^{-1}$. Con base en este análisis, un intervalo de 7 minutos fue seleccionado como de máxima resolución y utilizado en los análisis subsecuentes en el sentido horizontal.

Los mapas de los movimientos de los tiburones en el sentido horizontal, los análisis de Fidelidad al Sitio y de Rango de Hábitat, así como las distancias sucesivas entre los diferentes puntos de latitud y longitud, fueron realizados con el Programa Arc View GIS 3.2. mediante diferentes extensiones:

Mediante la extensión Animal Movement SA v 2.04, se determinó el rango de hábitat. Para que exista un rango de hábitat, el animal debe exhibir primero fidelidad al sitio (Spencer *et al.* 1990; Hooze, 1995). En el Programa *Animal Movement* se utilizó una extensión de la prueba de movimientos al azar (*random walks*) de Montecarlo desarrollada por Spencer *et al.* (1990). La prueba ha sido modificada para utilizar la secuencia real de distancias viajadas por el animal durante cada intervalo y también ha sido extendida para trabajar dentro de un escenario más real (Hooze, 1995). Después de haber generado el número especificado de movimientos al azar, el programa calcula para cada movimiento la distancia cuadrada promedio a partir del centro de actividad y la linealidad del movimiento; estos dos valores son medidas de la dispersión de los datos y de movimiento dirigido respectivamente. Los valores reales son entonces comparados con los valores generados para determinar significancia. Para ser fiel al sitio los movimientos del animal no deben exhibir ni dispersión significativa ni linealidad significativa (Hooze *et al.* 2000).

Una vez comprobada la existencia de fidelidad al sitio, el siguiente paso fue analizar el rango de hábitat. Las técnicas de rango de hábitat probabilísticas son una herramienta útil para describir como utilizan los animales sus rangos de hábitat (Jennrich y Turner, 1969; Ford y Krumme, 1979; Anderson, 1982; Worton, 1989). Estas son llamadas comúnmente distribuciones de utilización; cada contorno con un rango de hábitat probabilístico tiene una probabilidad asociada de que el animal se encuentre en esa localización. Para este estudio utilizamos el Rango de hábitat *Kernel* debido a que es una de las técnicas probabilísticas más robustas (Worton, 1989). Este análisis calcula la distribución de utilización del hábitat mediante una prueba

probabilística conocida como *kernel* (Worton, 1989), la cual consiste en una serie de núcleos de densidad probabilística sobre cada punto observado en la muestra. Una red rectangular es sobrepuesta en los datos y un estimado de densidad se obtiene en cada intersección de la red utilizando información de la muestra completa. La densidad estimada en cada intersección es esencialmente el promedio de las densidades de todos los *Kernels* que se sobreponen en ese punto.

Las observaciones que se encuentran más cerca del punto en evaluación contribuirán más al estimado que los que se encuentran lejos. Por lo anterior el estimado de la densidad será mayor en áreas con muchas observaciones y menor en aquellas con pocas observaciones. La probabilidad de uso de hábitat se graficó a manera de polígonos de cobertura con cinco distintos intervalos de probabilidad: 5, 25, 50, 75 y 95%. El intervalo de probabilidad del 95 % es considerado el área que el animal utiliza y el de 50 % es considerado el núcleo de actividad. Las comparaciones estadísticas entre individuos se realizaron con el intervalo de probabilidad del 50 % debido a que es menos afectado por desviaciones generadas a partir de suposiciones de los modelos de rango de hábitat (Hooge *et al.* 2000).

Para determinar la velocidad de cada tiburón en el sentido horizontal, se calcularon las distancias sucesivas entre los diferentes puntos de latitud y longitud mediante las extensiones: *Geoprocessing* y *Spatial Analyst*. El valor obtenido se dividió entre el tiempo transcurrido entre cada intervalo de tiempo y se transformó a metros por segundo (m/s).

6.6.2 Movimientos en el sentido vertical

El tipo de transmisores utilizados (VTP 22 y V T 22) envían la información registrada con el sensor cada segundo. Sin embargo, la presencia de ruido acústico provocado por cetáceos, otros sensores, ecosondas de embarcaciones e interrupciones en la transmisión de la señal, provocaron datos erróneos en los registros de temperatura y profundidad. Los datos crudos obtenidos del receptor fueron filtrados para eliminar datos erróneos mediante dos criterios principales: 1) Si los valores no se encontraban dentro de los valores especificados para el transmisor [profundidad (0-680 m) y

temperatura (5 a 35 ° C)] (Sepúlveda *et al.* 2004); y 2) se calculó la tasa de cambio entre dos lecturas consecutivas y se eliminaron las lecturas en las cuales la tasa de cambio fuera mayor a 6 m s⁻¹ en el caso de la profundidad y de más de 0.2 ° C s⁻¹ en el caso de la temperatura (Marcinek *et al.* 2001). Una vez filtrados todos los registros de profundidad y temperatura fueron incluidos en el análisis.

Las gráficas de los movimientos verticales, distribución en las diferentes profundidades durante el día y la noche, y los intervalos de temperatura del agua a la que se encontraron los tiburones durante el día y la noche, fueron realizadas con el Programa Sigma Plot 8.0. La determinación de la hora exacta del atardecer y el amanecer para cada fecha en particular, fue calculada mediante el programa Sunrise/Sunset Calculator de la NOAA ESRL del Earth System Research lab (<http://www.srrb.noaa.gov/highlights/sunrise/sunrise.html>).

Los movimientos para cada tiburón en el sentido vertical y las temperaturas preferenciales de los juveniles y adultos fueron analizados con base en las diferencias promedio de ambos valores utilizando una prueba de T de dos vías. Para analizar las diferencias entre los distintos estadios con respecto a su velocidad, temperatura y profundidad se realizaron pruebas paramétricas. La aplicación de un contraste paramétrico requiere la normalidad de las observaciones para cada uno de los grupos. La comprobación de esta hipótesis se realizó mediante la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov. Una vez comprobada la normalidad se realizó la prueba T de Student para muestras independientes verificando los supuestos requeridos.

En el caso de las marcas internas, tres términos se utilizaron para describir las temperaturas registradas en el estudio mediante las marcas internas: T_e es la temperatura estomacal observada; T_a es la temperatura promedio del agua circundante y con el fin de comparar nuestros resultados con los de trabajos previos (Carey *et al.* 1981 y Sepúlveda *et al.* 2004) también se calculó T_x la cual es la diferencia entre la temperatura del agua superficial y la temperatura del estómago.

Tanto las presas potenciales como el comportamiento de los tiburones observados en los sumergibles fueron registrados por medio de videocámaras de alta definición y fotografías digitales para su análisis.

7. RESULTADOS

7.1 Marcaje 2006.

En el año 2006 se marcaron tres tiburones (un macho y dos hembras) en la bahía noreste de la isla. A continuación se describe la información de cada individuo y los resultados individuales obtenidos:

7.1.1 TB 1.

Este tiburón fue marcado con un transmisor externo tipo V22 TP el día 10 de octubre del 2006, frente a la localidad conocida como Primer Cañón (Fig. 2). TB 1 fue seguido por períodos intermitentes durante los meses de noviembre y diciembre del 2006 (Tabla 1).

Fecha	Periodo	Duración (horas)
10/Nov/06 - 11/Nov/06	12:52-11:45	22:23
16/ Nov /06 - 17/ Nov /06	09:22-09:31	24:09
2/Dic/06 - 3/Dic/06	11:39-06:35	18:47
Total		65:19

Tabla 1. Datos de los periodos de seguimiento de TB 1.

TB 1 es un macho juvenil y al momento de ser marcado tenía una talla aproximada de 3 m de longitud total (LT). Como señas particulares, tiene una cicatriz en el ápice de la primera aleta dorsal fácilmente apreciable desde ambos costados y el lóbulo inferior de la aleta caudal muestra una pequeña hendidura (Fig. 6).



Fig. 6. Fotografía de TB 1.

El 11 de noviembre del 2006 TB 1 fue detectado al noreste de la isla. Sus movimientos se mantuvieron paralelos a la costa durante el periodo de seguimiento entre las localidades Playa Norte y Playa Palmas. TB 1 se mantuvo en la parte norte de la bahía durante el día, alcanzando profundidades de más de 70 m (Fig. 7a) y en toda la bahía después del atardecer y antes del amanecer, permaneciendo dentro del contorno de los 100 m a profundidades menores a los 50 m la mayor parte del tiempo (Fig. 7 b).

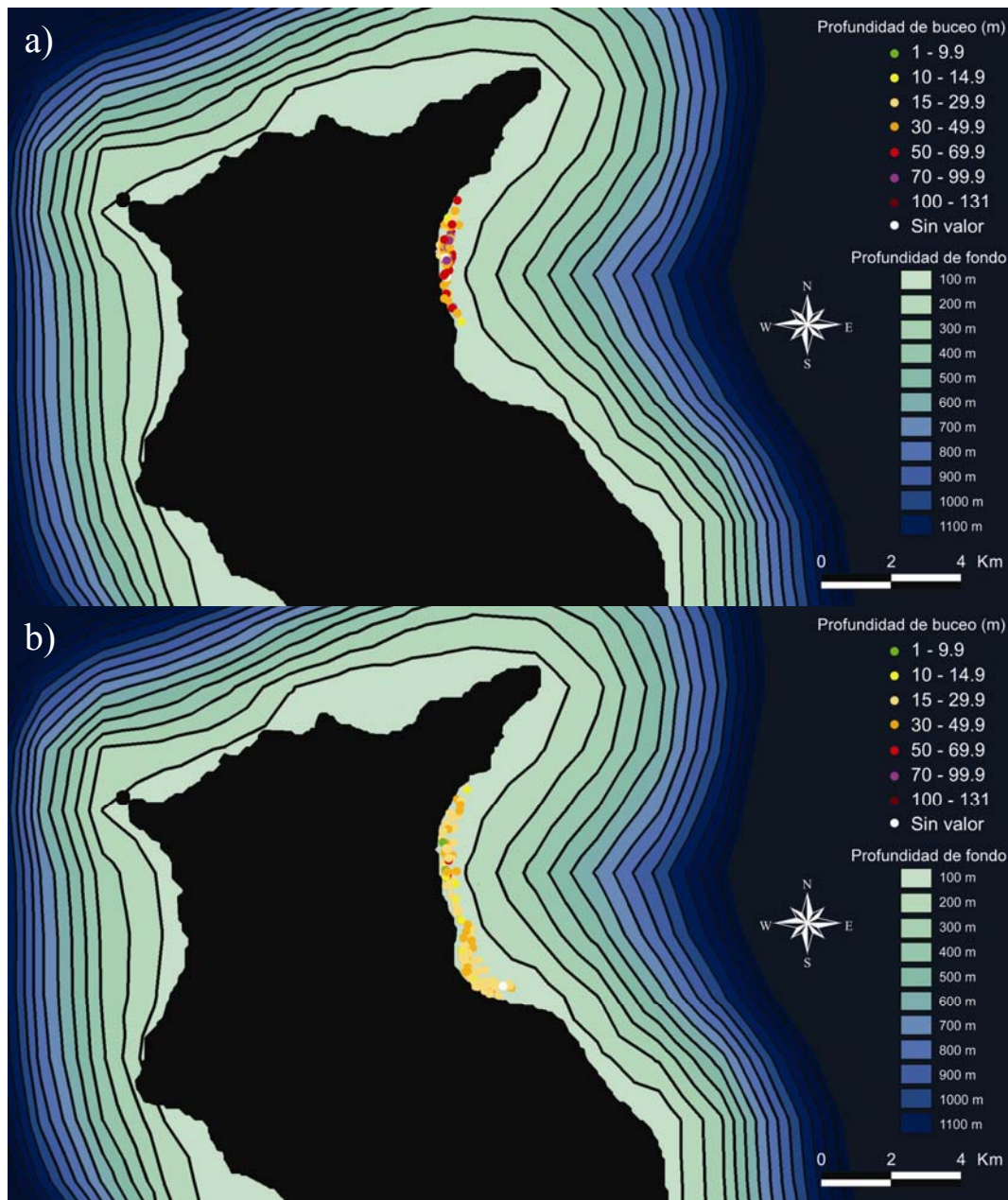


Fig. 7. Mapa del seguimiento de TB 1 durante el periodo 10-11 de noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

TB1 nadó una distancia de 45.7 km a una velocidad promedio de 0.56 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada en el sentido horizontal fue de 1.3 m s^{-1} (Fig. 8 a). Demostró una actividad ligeramente mayor en la noche presentando el pico de actividad en el intervalo de 0.50 a 0.74 m s^{-1} y una velocidad promedio de 0.6 m s^{-1} . Durante el día, presentó un pico en el intervalo 0 - 0.24 m s^{-1} y una tasa de movimiento promedio de 0.49 m s^{-1} (Fig. 8 b).

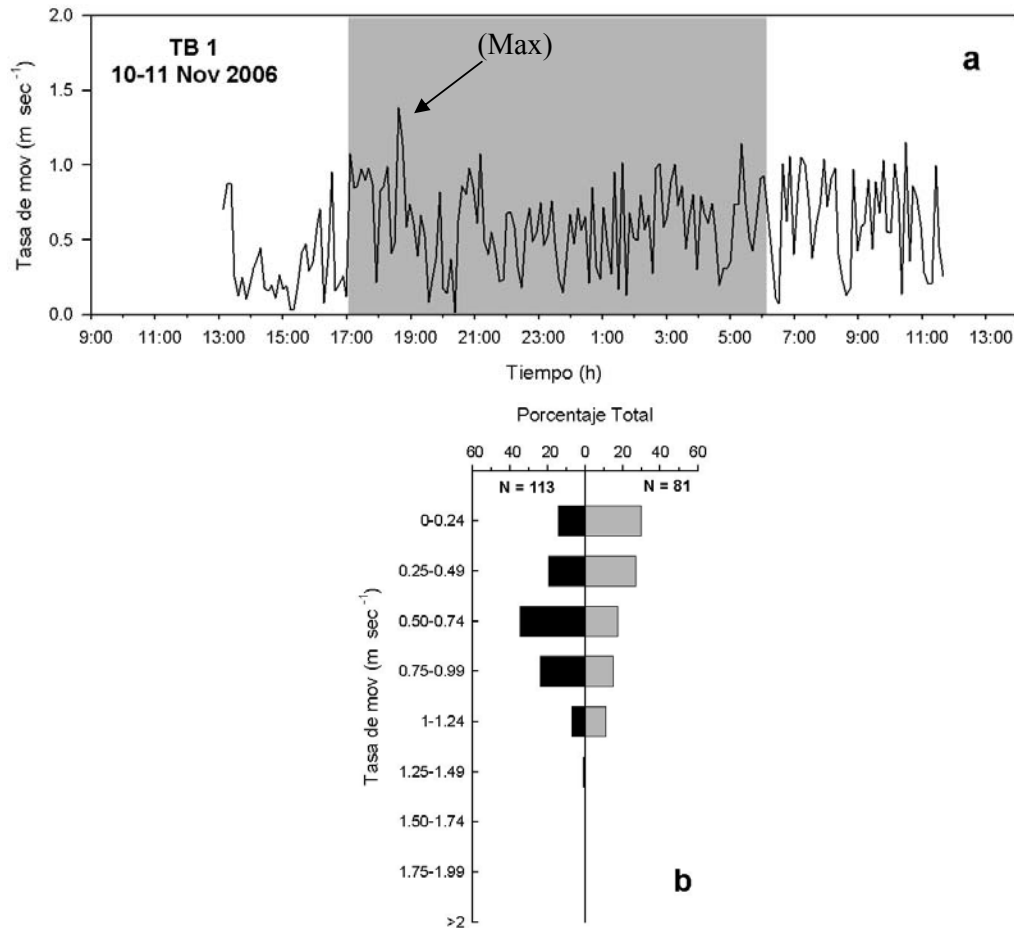


Fig. 8 a) Tasa de movimiento de TB 1 registrada para el periodo 10-11 de noviembre del 2006; **b)** Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).

Mediante el análisis de fidelidad al sitio se obtuvo una $p > 0.05$ por lo cual la dispersión y linealidad de los datos del seguimiento fueron significativas. Debido a lo anterior, se demostró que no existió fidelidad al sitio y por lo tanto el rango de hábitat no se determinó.

Al comienzo del seguimiento (12:52 hrs), TB1 se encontraba cerca de la superficie (18 m) y entre 13:18-15:58 h, comenzó una serie de oscilaciones entre los 37-80 m. A las 15:59 h, el tiburón realizó otra serie de oscilaciones entre los 45 m y superficie por un periodo de 9 h. Para la 01:58 h, TB1 hizo numerosas excursiones verticales entre los 2-90 m que continuaron hasta el final del seguimiento (Fig. 9 a). TB1 se mantuvo a profundidades entre 0-91.3 m con un promedio de 36.6 m y en aguas con temperaturas entre los 11.5-21.4 °C con un promedio de 18.1 °C. TB1 pasó más tiempo a profundidades mayores durante el día, con un pico en 60-69.9 m (27.5 %) y a profundidades menores durante la noche con un pico entre 20-29.9 m (40 %) (Fig. 9 b). TB1 presentó una clara preferencia por temperaturas entre 13-13.9 °C y 19-21°C durante el día y de 19-21°C durante la noche (Fig. 9 c).

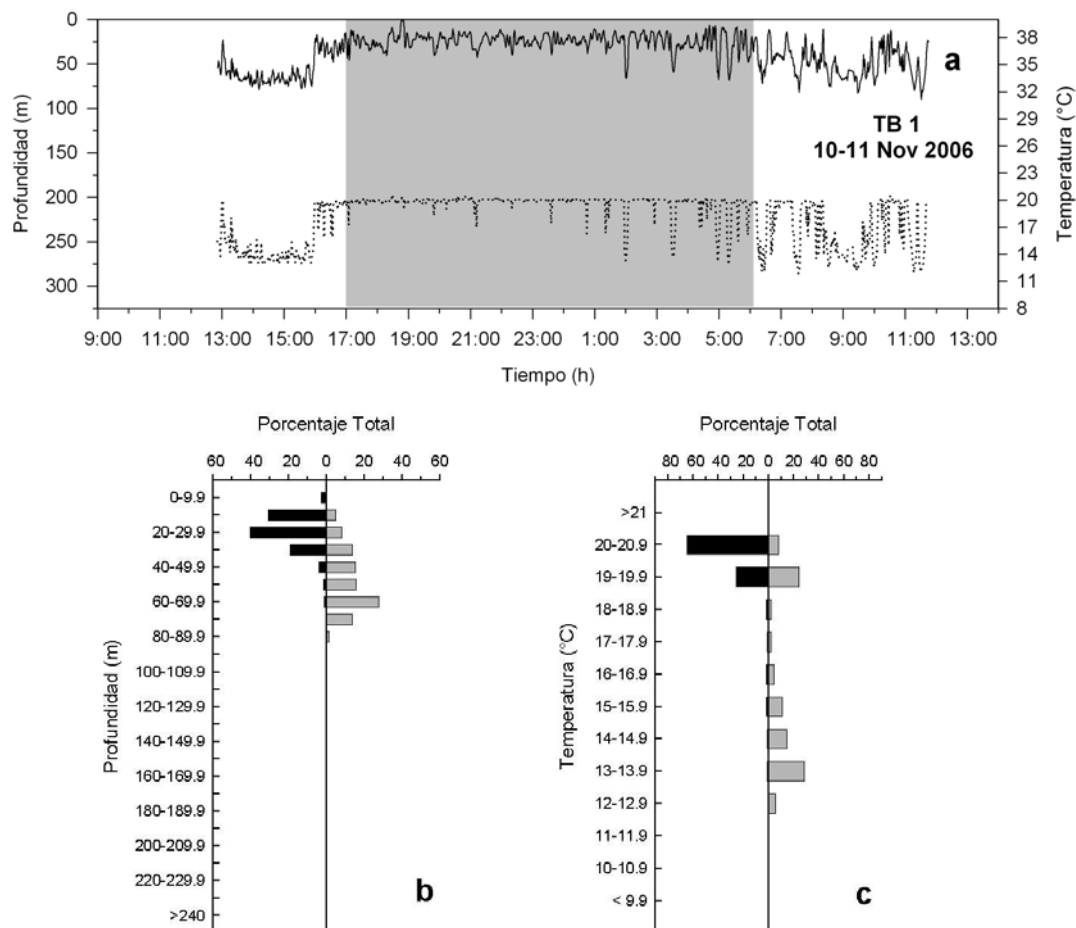


Fig. 9 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 1. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 1; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

El 16 noviembre del 2006, TB1 se mantuvo nadando continuamente cercano a la costa en la Bahía Noreste durante 24 hrs. En este caso, el tiburón se mantuvo cercano a la costa y al norte de la bahía durante las horas en que fue seguido durante el día (Fig.10 a), alcanzando profundidades de más de 100 m. Durante la noche se mantuvo al sur de la bahía a profundidades menores de 50 m (Fig. 10 b). TB1 se mantuvo dentro del contorno de los 100 m durante todo el seguimiento en esta fecha.

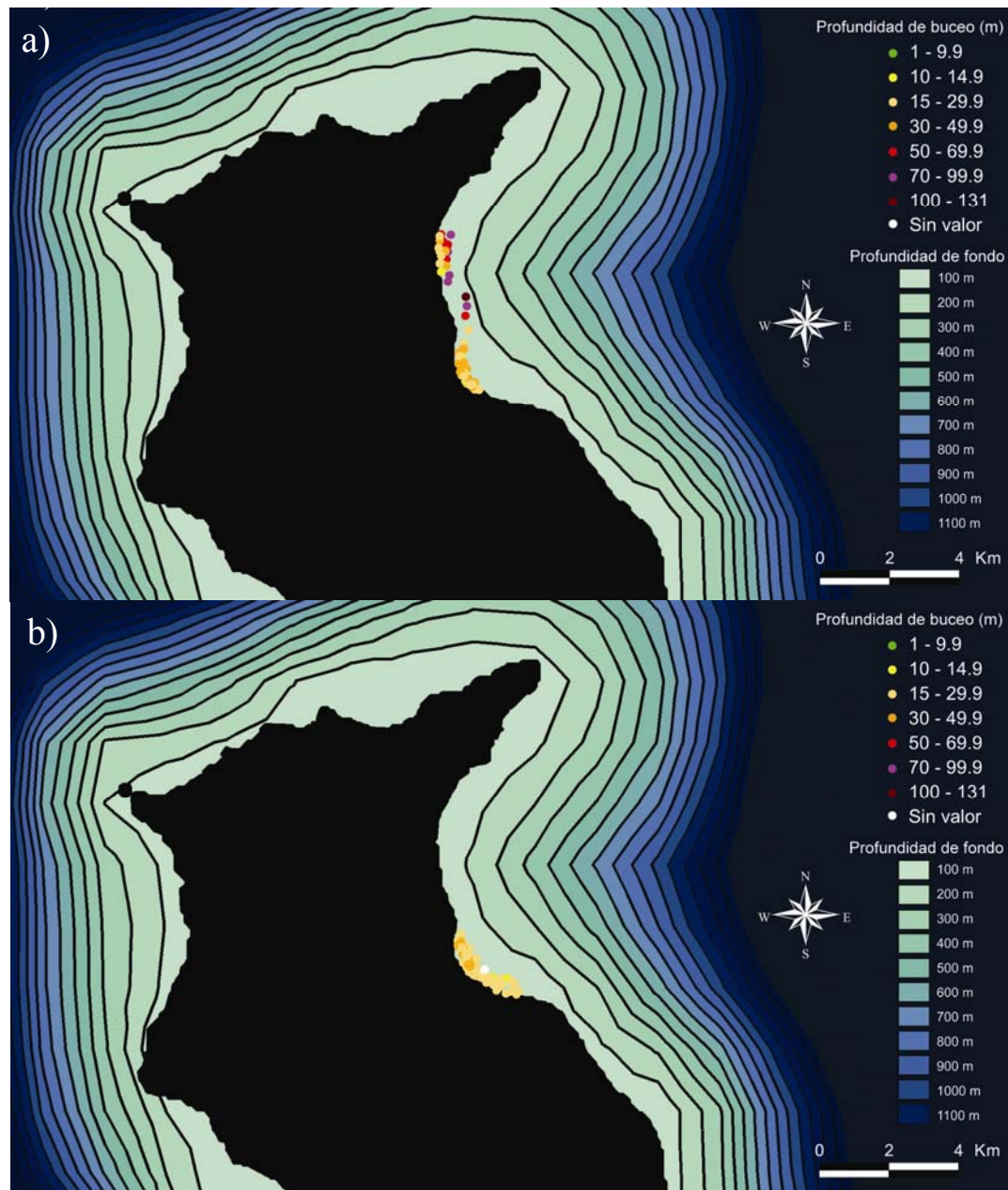


Fig. 10. Mapa del seguimiento de TB 1 durante el periodo 16-17 noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

TB1 nadó una distancia de 41.8 km a una velocidad promedio de 0.48 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.08 m s^{-1} (Fig. 11 a). TB1 demostró una actividad ligeramente mayor en el día, con una velocidad promedio de 0.49 m s^{-1} y el pico en el intervalo $0.5-0.74 \text{ m s}^{-1}$, en comparación a la velocidad promedio presentada durante la noche de 0.47 m s^{-1} y un pico en el intervalo $0.25-0.49 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 11 b).

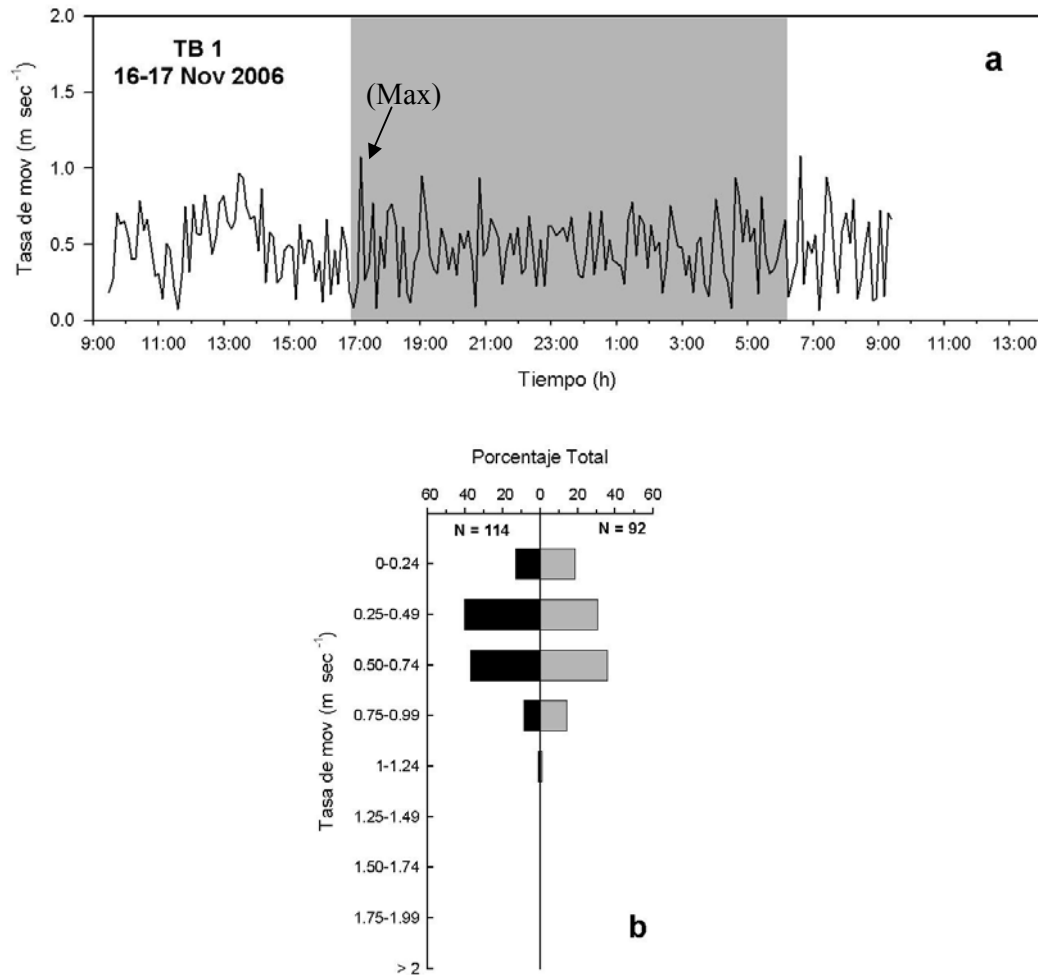


Fig. 11 a) Tasa de movimiento de TB 1 registrada para el periodo 16-17 de noviembre del 2006. **b)** Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).

Mediante el análisis de Fidelidad al sitio se obtuvo una $p > 0.05$ implicando que el movimiento registrado fue al azar, y por lo tanto no existió fidelidad al sitio. El 16 de noviembre del 2006, TB 1 fue detectado a las 09:20 h realizando una serie de movimientos entre los 22-85 m. Después de las 12:45 h, TB1 bajó a la máxima profundidad registrada para ese periodo (138.5 m) y a continuación subió lentamente

hasta los 20 m de profundidad. A las 13:44 h, permaneció a una profundidad de 9 m y comenzó una serie de movimientos de superficie a los 50 m hasta las 09:30 h del día siguiente, con excepción de dos buceos más profundos antes del amanecer. Durante el amanecer, sus movimientos fueron un poco más profundos rebasando los 50 m (Fig. 12 a). TB1 se mantuvo a profundidades entre 1 y 140 m con un promedio de 30 m y en aguas con temperaturas entre 9.9-20.5 °C con un promedio de 18.7 °C. TB1 nadó a mayores profundidades durante el día, llegando a rebasar los 130 m sin embargo; el mayor porcentaje del tiempo lo pasó en aguas entre 10 a 39.9 m con un pico entre 20-29.9 m (34.7 %). Durante la noche se mantuvo por arriba de los 40 m, pasando el 60 % del tiempo entre 20-29.9 m (Fig. 12 b). Las preferencias de temperatura se mantuvieron claramente entre 19-19.9 °C durante el día y la noche (Fig. 12 c).

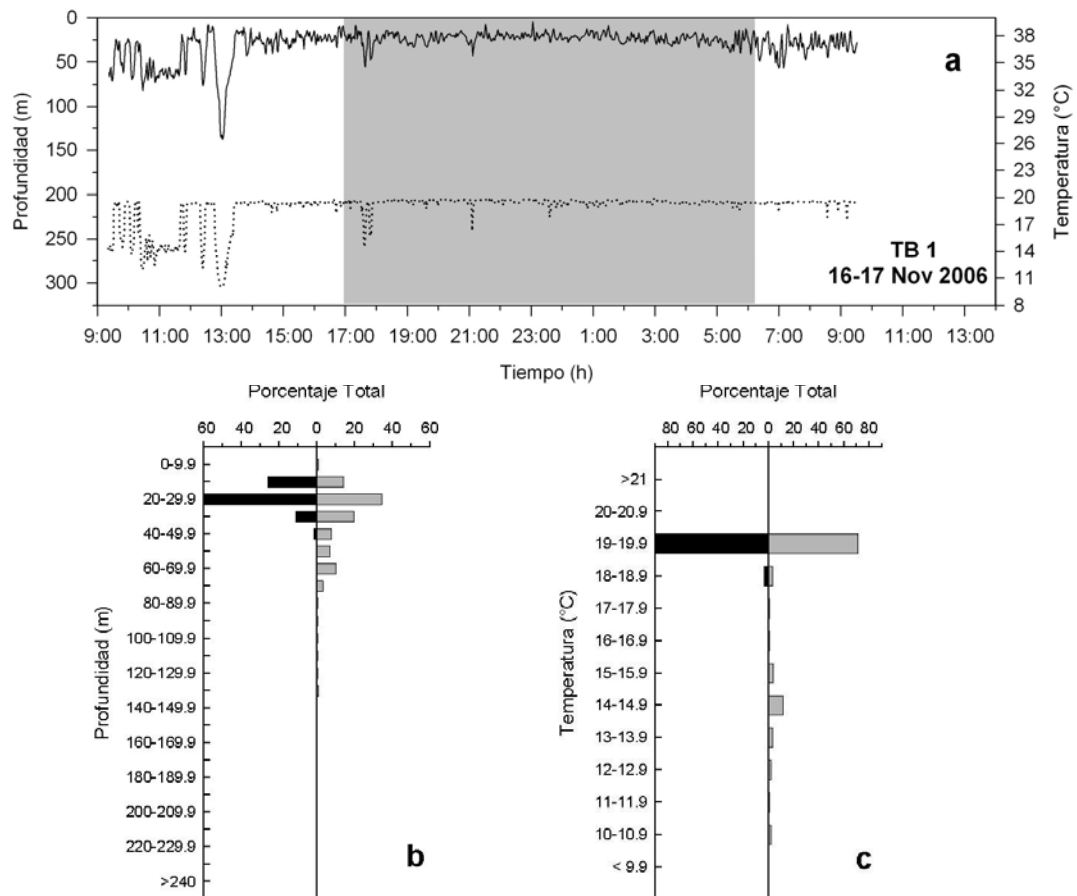


Fig. 12 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 1. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; **b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 1;** **c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).**

El 2 de diciembre TB1 fue encontrado frente a Cañones Gemelos y permaneció frente a la zona comprendida entre La Esquina y Playa Palmas por todo el periodo de seguimiento de casi 19 h, a profundidades menores a los 50 m la mayor parte del tiempo (Figs. 13 a y b).

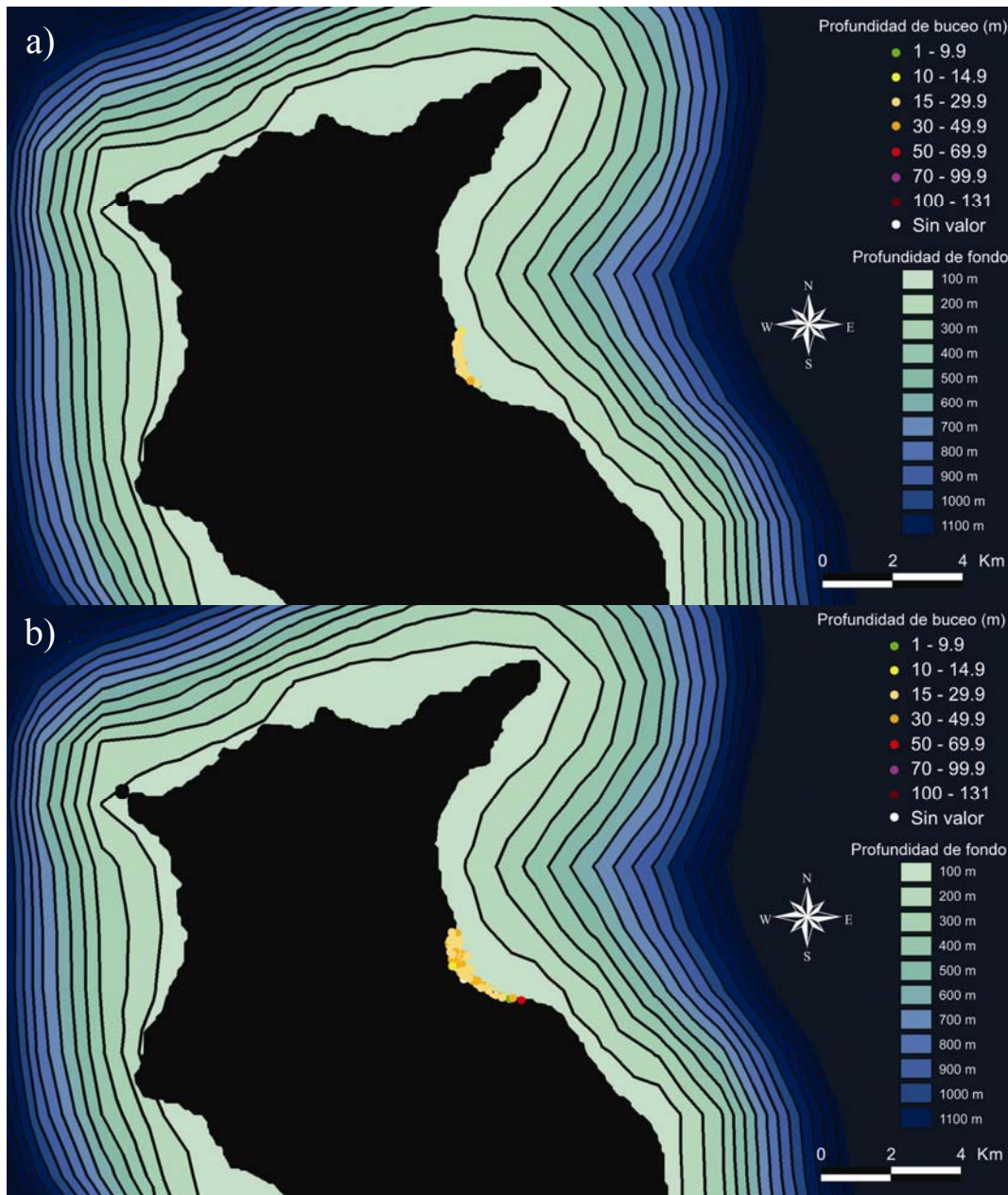


Fig. 13. Mapa del seguimiento de TB 1 durante el periodo 2-3 de diciembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

Durante este periodo, TB1 nadó una distancia de 29.2 km a una velocidad promedio de 0.48 m s^{-1} . La máxima velocidad fue de 1.09 m s^{-1} (Fig. 14 a). Demostró una actividad ligeramente mayor en el día, presentando una velocidad promedio de 0.49 m s^{-1} en comparación a la presentada durante la noche de 0.47 m s^{-1} . El pico se presentó en el intervalo $0.25\text{-}0.49 \text{ m s}^{-1}$ en ambos casos; sin embargo, durante la noche el 30 % del tiempo se movió a velocidades de $0.50\text{-}0.74 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 14 b).

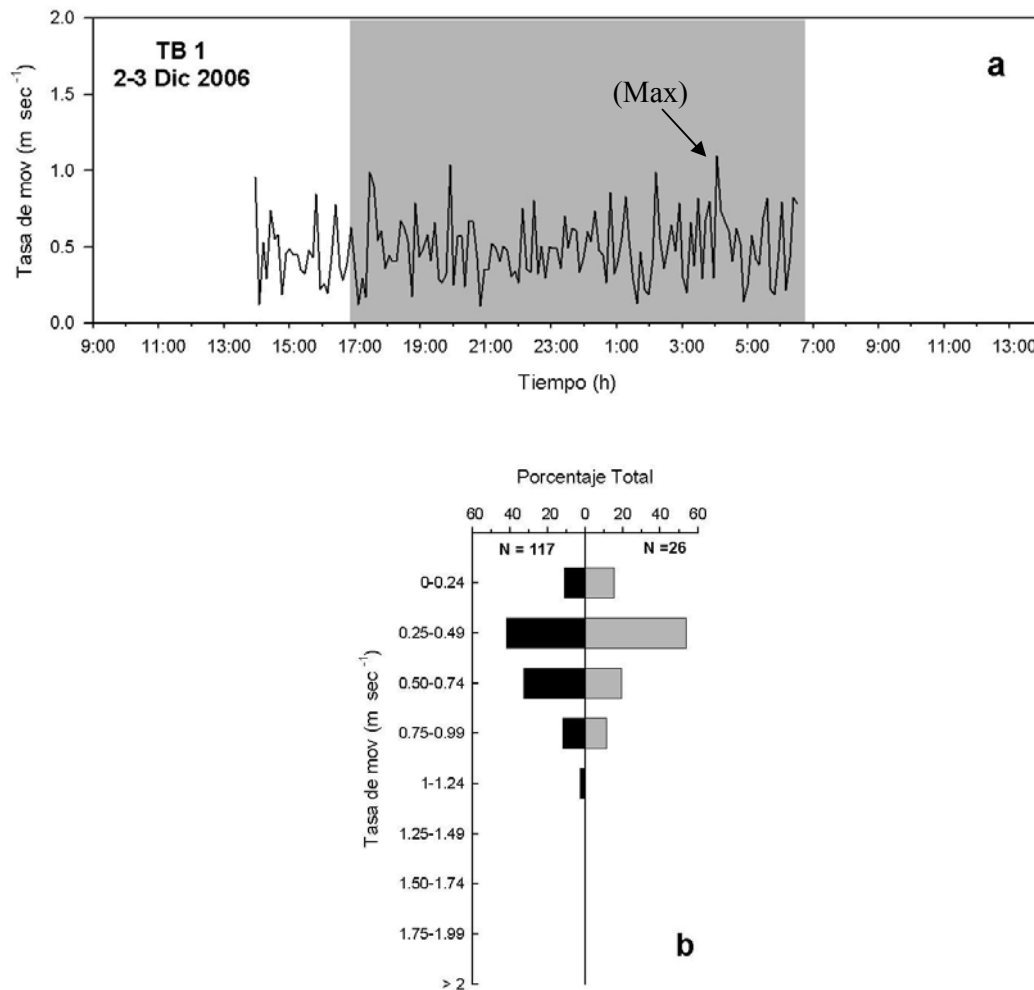


Fig. 14 a) Tasa de movimiento de TB 1 registrada para el periodo 2-3 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < .05$ (0.001238) indicando que el movimiento registrado no fue al azar y por lo tanto existió fidelidad al sitio. Debido al resultado anterior, se realizó el análisis de Rango de Hábitat mediante el método *Kernel* con los intervalos de probabilidad de aparición de 5, 25, 50, 75 y 95 % (Fig. 15).

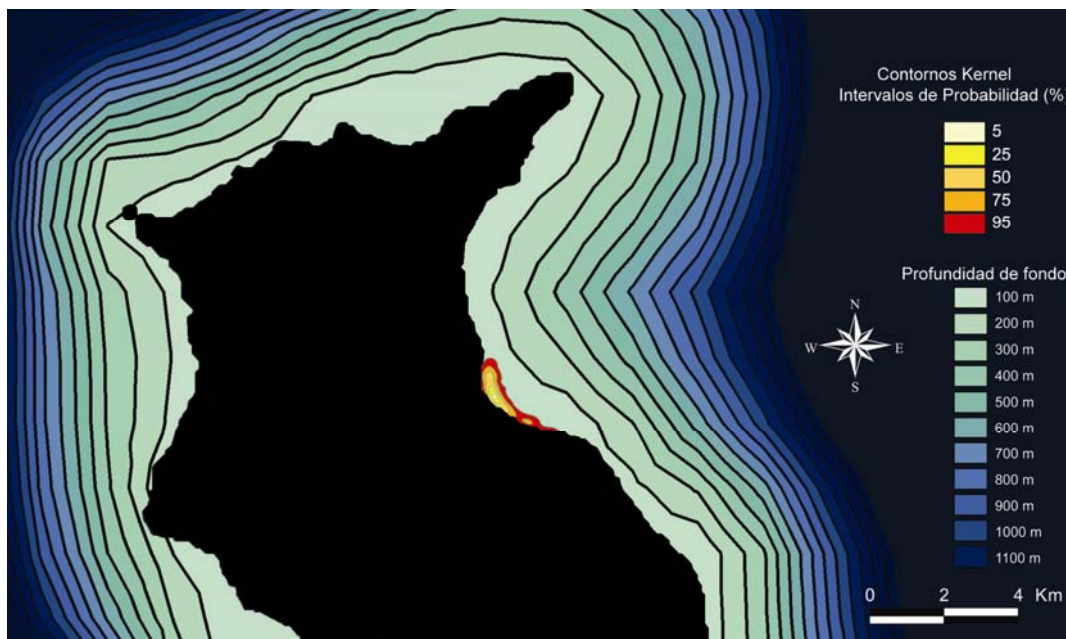


Fig. 15. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 1 registrado el periodo 2-3 de diciembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

El Rango de Hábitat abarcó la zona comprendida entre La Esquina y Playa Palmas con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta zona de 1 km². La zona núcleo de actividad (0.29 km²) se presentó frente a la localidad conocida como Dos Arroyos.

Después de encontrado, TB1 comenzó una serie de movimientos verticales por arriba de los 50 m entre 42 m y superficie hasta las 17:15 h. A las 17:20 h el tiburón descendió alcanzando los 73 m en menos de 30 minutos y repitió el mismo patrón minutos después. El tiburón ascendió por arriba de la isobata de los 50 m de nuevo a las 18:20 h y continuó así hasta el final del seguimiento con dos buceos profundos que excedieron dicha profundidad a las 22:23 y 05:41 h (Fig. 16 a). TB 1 se mantuvo en aguas de 1.4 a 73.8 m con un promedio de 27.1 m y en aguas con temperaturas entre 13.4-19.9 °C con un promedio de 18.6 °C. Durante el día TB1 se mantuvo entre superficie y 39.9 m con un pico en el intervalo de 20-29.9 m, permaneciendo 41 % del tiempo nadando en estas profundidades. Durante la noche, el pico se presentó en el mismo intervalo 20-29.9 m (46%), sin embargo; el segundo pico (33%) se presentó en aguas con profundidades entre 30-39.9 m (Fig. 16 b).

El rango de temperaturas experimentadas por TB1 durante el día presentó un pico en el intervalo de 19-19.9 ° C (80%). Durante la noche, el pico (70%) se registró en el intervalo de 18-18.9 ° C (Fig. 14 c).

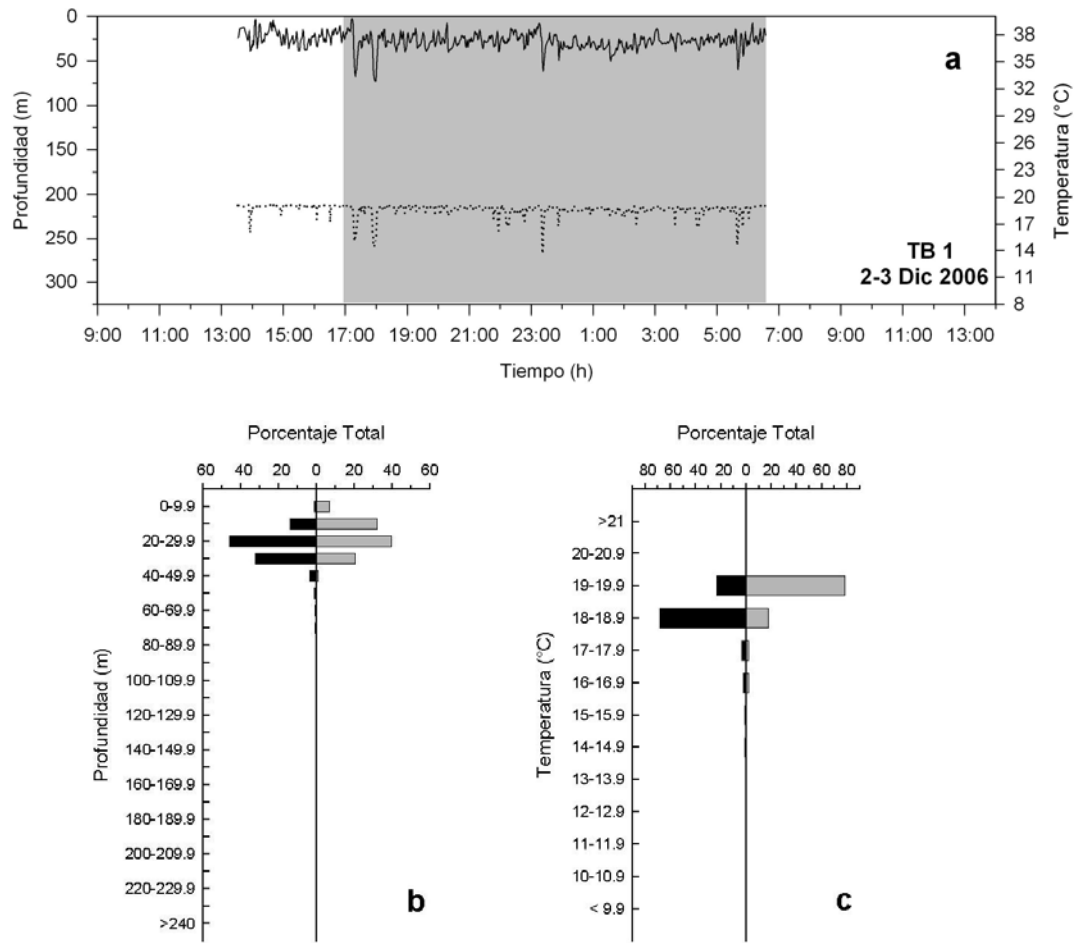


Fig. 16. a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 1. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 1, c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

7.1.2 TB 2.

Este tiburón fue marcado con un transmisor interno tipo V22 T el día 21 de noviembre del 2006 frente a la localidad conocida como Primer Cañón. Fue seguido únicamente por un periodo de 8:29 h (Tabla 2) debido a que tomó una dirección norte hacia la parte desprotegida de la isla, haciendo muy difícil conducir la embarcación de manera segura.

Fecha	Periodo	Duración (horas)
21/Nov/06	15:08-23:37	8:29

Tabla 2. Datos del periodo de seguimiento de TB 2.

Esta hembra con una talla aproximada de 4.5 m al momento del marcaje, tenía como características representativas varias cicatrices en el costado derecho, producto de encuentros con otros tiburones. Esta hembra ha sido observada en distintos años en Isla Guadalupe y siempre se encuentra rodeada de peces piloto (Fig. 17).

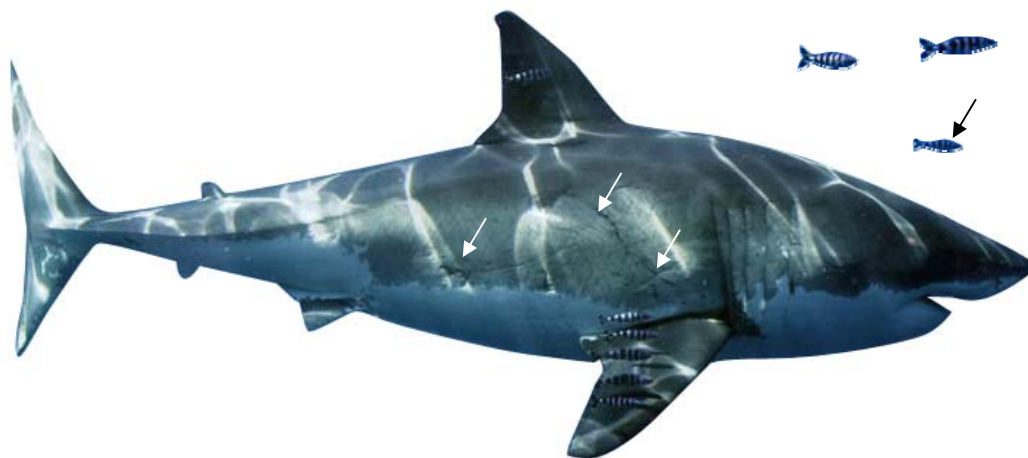


Figura 17. Fotografía de TB 2.

TB 2 permaneció la mayoría del tiempo cerca de la costa, desde La Esquina hasta Punta Norte donde la perdimos. El tiburón permaneció todo el tiempo sobre aguas de 100 m de profundidad hasta el final del seguimiento, sin embargo; la tendencia de sus movimientos pareció indicar que se dirigía hacia aguas más profundas (Fig. 18).

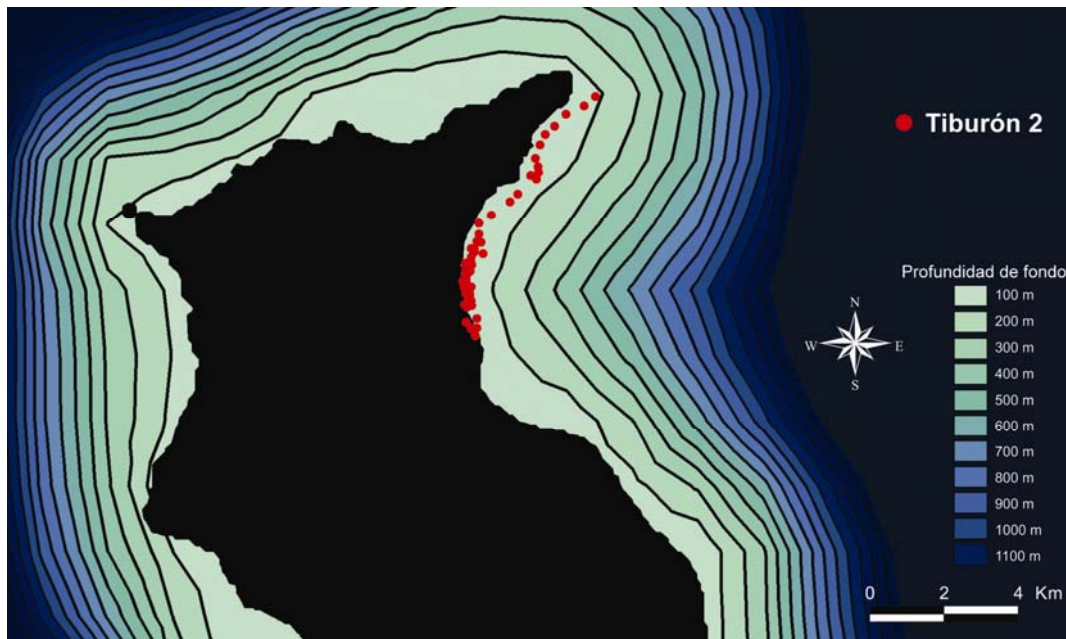


Fig. 18. Mapa del seguimiento de TB 2 durante el día 21 de noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos en color rojo.

Durante este periodo, TB 2 nadó una distancia de 18.9 km a una velocidad promedio de 0.65 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.5 m s^{-1} registrada justo al final del seguimiento cuando se estaba alejando de la isla hacia el norte. (Fig. 19 a). A pesar de que TB 2 mostró un pico en la velocidad dentro del intervalo $0.75\text{-}0.99 \text{ m s}^{-1}$ durante el día, su velocidad promedio fue ligeramente menor (0.55 m s^{-1}) que a la presentada durante la noche (0.68 m s^{-1}), cuando los dos picos máximos se dieron en velocidades de $0.50\text{-}0.99 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 19 b).

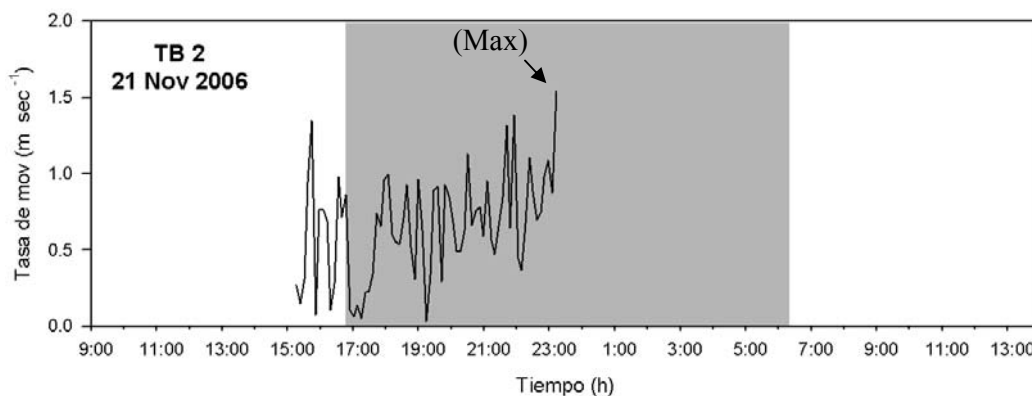


Fig. 19 a) Tasa de movimiento de TB 2 registrada para el día 21 de noviembre del 2006.

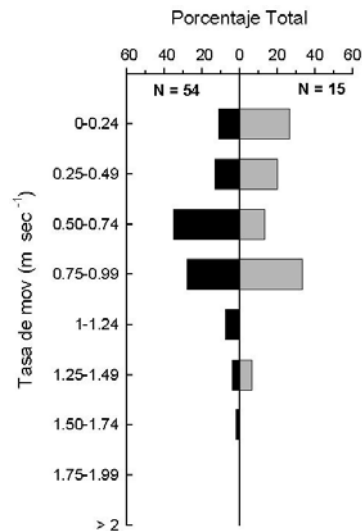


Fig. 19 b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < .05$ (0.004103) lo cual indica que el movimiento registrado no fue al azar y por lo tanto existió fidelidad al sitio. Debido al resultado anterior se hizo un análisis de *Kernel* para determinar el rango de hábitat de TB 2 (Fig. 20).

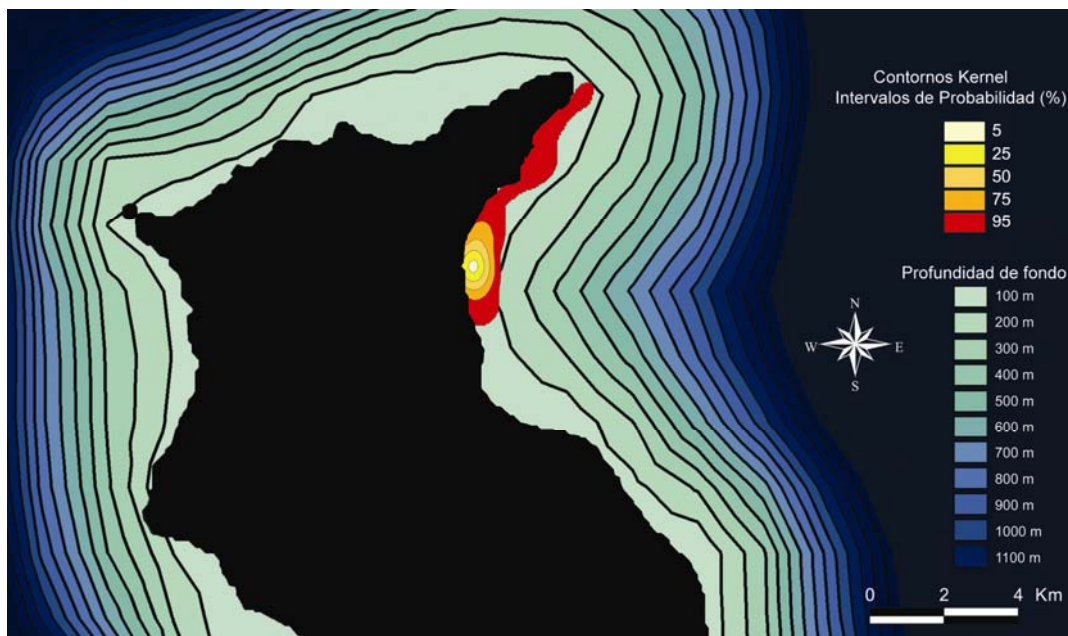


Fig. 20. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 2 registrado el día 21 de noviembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

El Rango de Hábitat abarcó la zona comprendida entre La Esquina y Punta Norte con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta zona con un área de 5.50 km². La zona núcleo de actividad (1.03 km²) se presentó al sur de Campo Norte.

Un total de 8 h de datos fueron obtenidos a partir del tiburón # 2 el día 21 de noviembre del 2006. La temperatura estomacal (T_e) para el periodo de seguimiento varió de 23.7 a 26.9 °C con un promedio de $25.8\text{ °C} \pm 0.6$ sin mostrar un cambio en la temperatura interna que pudiera sugerir un evento de depredación (Fig. 21). La temperatura del agua superficial (T_x) varió de 20-22 °C con un promedio de 20.3 °C.

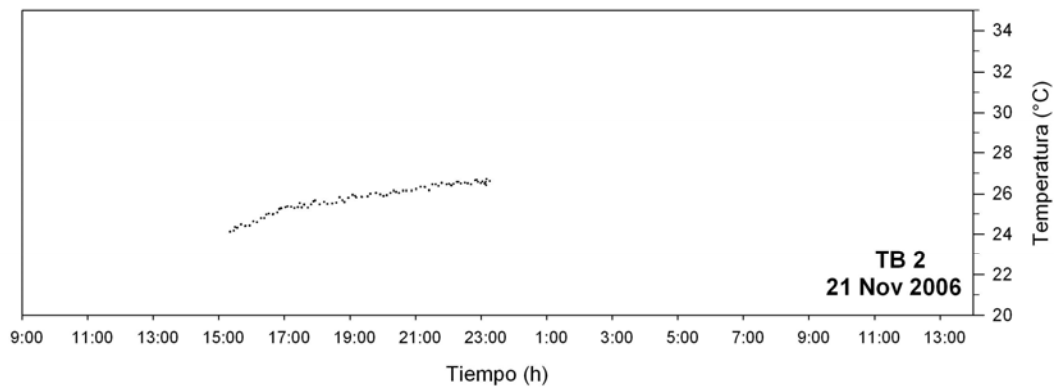


Fig. 21. Temperatura interna del estómago de TB 2 representada con la línea punteada.

7.1.3 TB 3.

Este tiburón fue marcado con dos transmisores: un transmisor externo tipo V22 TP y un transmisor interno tipo V22 T el día 23 de noviembre del 2006 frente a Primer Cañón. TB 3 fue seguido por periodos intermitentes durante los meses de noviembre y diciembre del 2006 (Tabla 3).

Fecha	Periodo	Duración (horas)
23/Nov/06	13:11 -23:05	9:54
5/Dic/06-6/Dic/06	09:14 -09:15	24:01
8/Dic/06	08:35 -15:41	7:06
9/Dic/06	09:23 -13:05	3:42
Total		44:03

Tabla 3. Datos de los periodos de seguimiento de TB 3.

Con una talla aproximada de 4 m al momento del marcaje, esta hembra tenía como características conspicuas la punta de la aleta pectoral derecha cercenada y el borde posterior de la primera aleta dorsal con pequeñas hendiduras (Fig. 22).

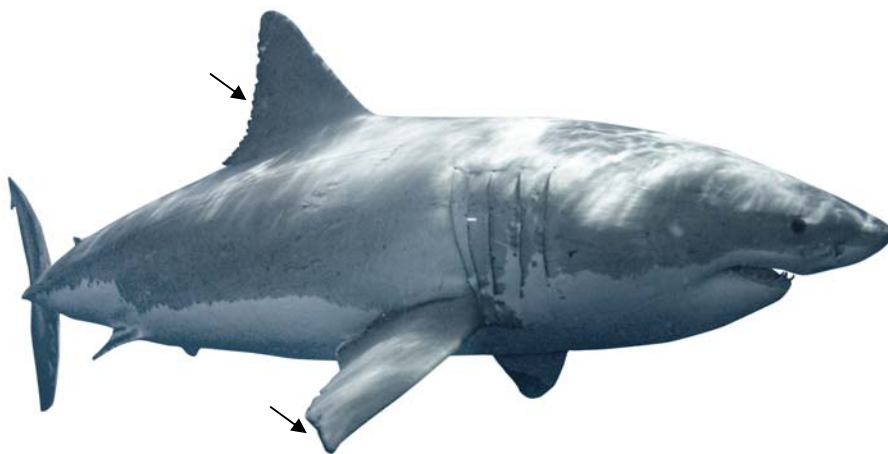


Fig. 22. Fotografía de TB 3.

A partir del sitio de marcaje, la hembra se movió hacia el noreste alejándose 0.97 km de la costa. Unos minutos después tomó una dirección sur y para las 18:00 h, se encontraba 0.69 km al sur de La Esquina, permaneciendo entre esta zona y Cañones

Gemelos por un periodo corto. Posteriormente se dirigió hacia el sureste en dirección a Punta Costilla y al alcanzar este punto regresó al noroeste donde perdimos contacto a las 23:05 h al sur de La Esquina. Durante el día, la hembra permaneció sobre aguas de 100 m de profundidad a menos de 70 m la mayor parte del tiempo (Fig. 23 a). Durante la noche, se mantuvo en el área comprendida entre el norte de La Esquina y Punta Costilla en aguas superficiales (10-29 m) la mayor parte del tiempo (Fig. 23b).

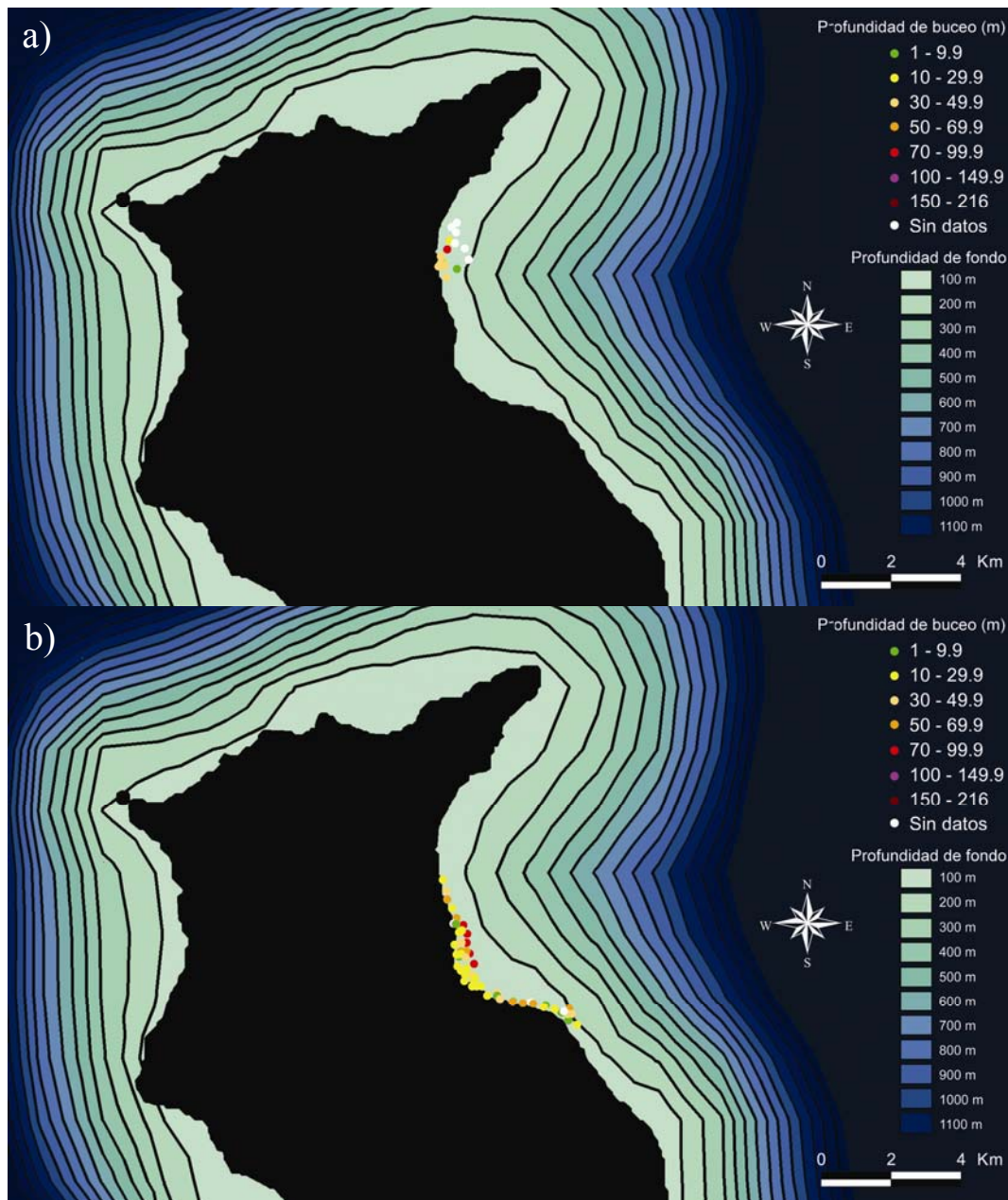


Fig. 23. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el día 23 de noviembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de nado. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

Durante este periodo, TB3 nadó una distancia de 19.7 km a una velocidad promedio de 0.58 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.21 m s^{-1} antes del anoecer (Fig. 24 a). Demostró una actividad ligeramente menor en el día presentando una velocidad promedio de 0.39 m s^{-1} y encontrándose el grueso de los datos dentro del intervalo de $0-0.24 \text{ m s}^{-1}$. Durante la noche la velocidad promedio fue de 0.68 m s^{-1} y el 41 % del tiempo se mantuvo entre 0.50 y 0.74 m s^{-1} (Fig. 24 b).

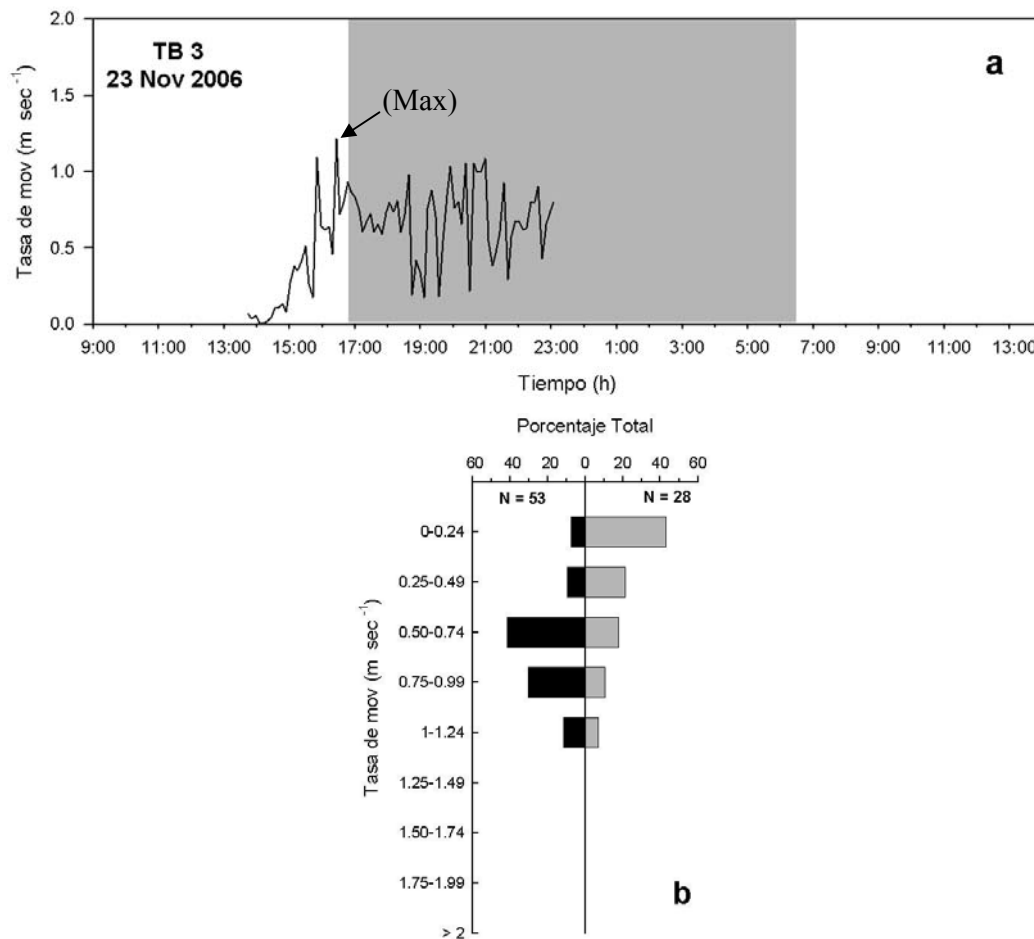


Fig. 24 a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el día 23 de noviembre del 2006; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados (barras negras = noche, barras grises = día).

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < .05$ (.004759) lo cual indica que el movimiento registrado no fue al azar y por lo tanto existió fidelidad al sitio. Debido al resultado anterior se hizo un análisis de *Kernel* para determinar el Rango de hábitat de TB 3 durante este periodo de tiempo.

El Rango de Hábitat abarcó la zona entre Playa Norte y Punta Costilla con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta área de 9.72 km² (Fig. 25). Las zonas núcleo se presentaron al sur de Playa Norte (1.18 km²) y frente a la Esquina (1.02 km²).

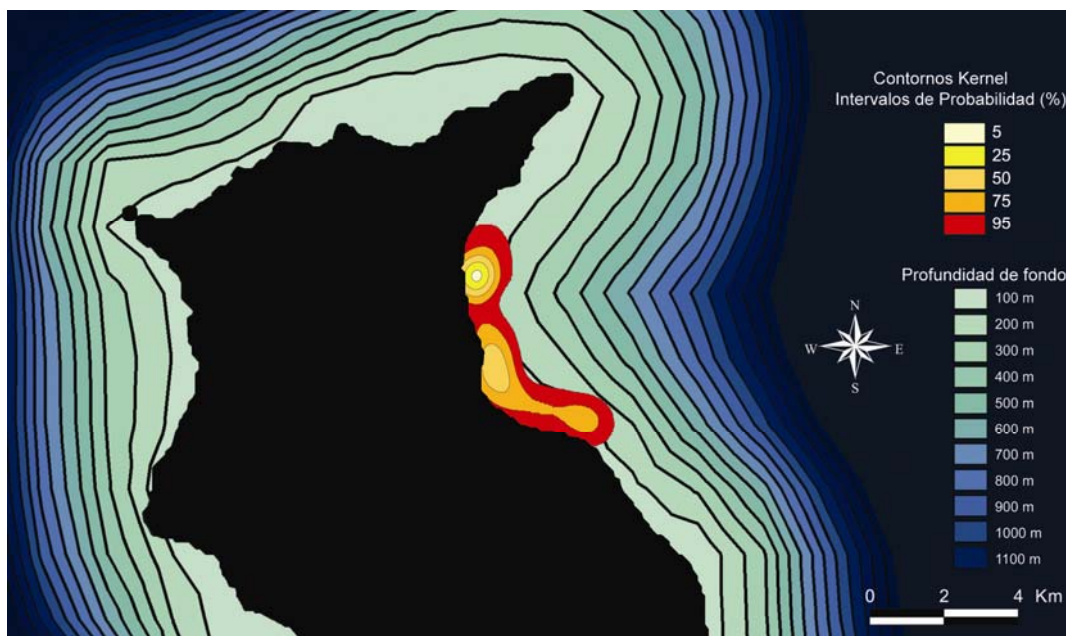


Fig. 25. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 3 registrado el día 23 de noviembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

En el sentido vertical, TB 3 descendió inmediatamente después del marcaje. Comenzó una serie de oscilaciones por arriba de los 80 m que continuaron así durante todo el periodo de seguimiento con excepción de un buceo profundo que realizó a las 15:53 h hasta los 214.5 m. TB 3 se movió en aguas desde 0.2 hasta 214.8 m con un promedio de 30.4 m y nadó en aguas con temperaturas entre 9.2-21.3 ° C con un promedio de 18.6 ° C. La T_e del tiburón se mantuvo entre los 21.8 °C y 27.3 ° C con un promedio de 25.6 °C $\pm$ 0.6 (Fig. 26 a). Las profundidades a las que se encontró durante el día se mantuvieron entre los intervalos de 0-59.9 m con un pico (24.1 %) entre 30-39.9 m. Durante la noche se mantuvo la mayor parte del tiempo en aguas con menor profundidad, permaneciendo el 30.4 % en el intervalo 10-19.9 m (Fig. 26 b). TB 3 mostró una clara preferencia por aguas más templadas durante la noche, permaneciendo el 57.2 % del tiempo en aguas dentro del intervalo 20-20.9 ° C. Durante el día, la mayor parte de tiempo (52%) se encontró en aguas con temperaturas de 19-21 ° C (Fig. 26 c).

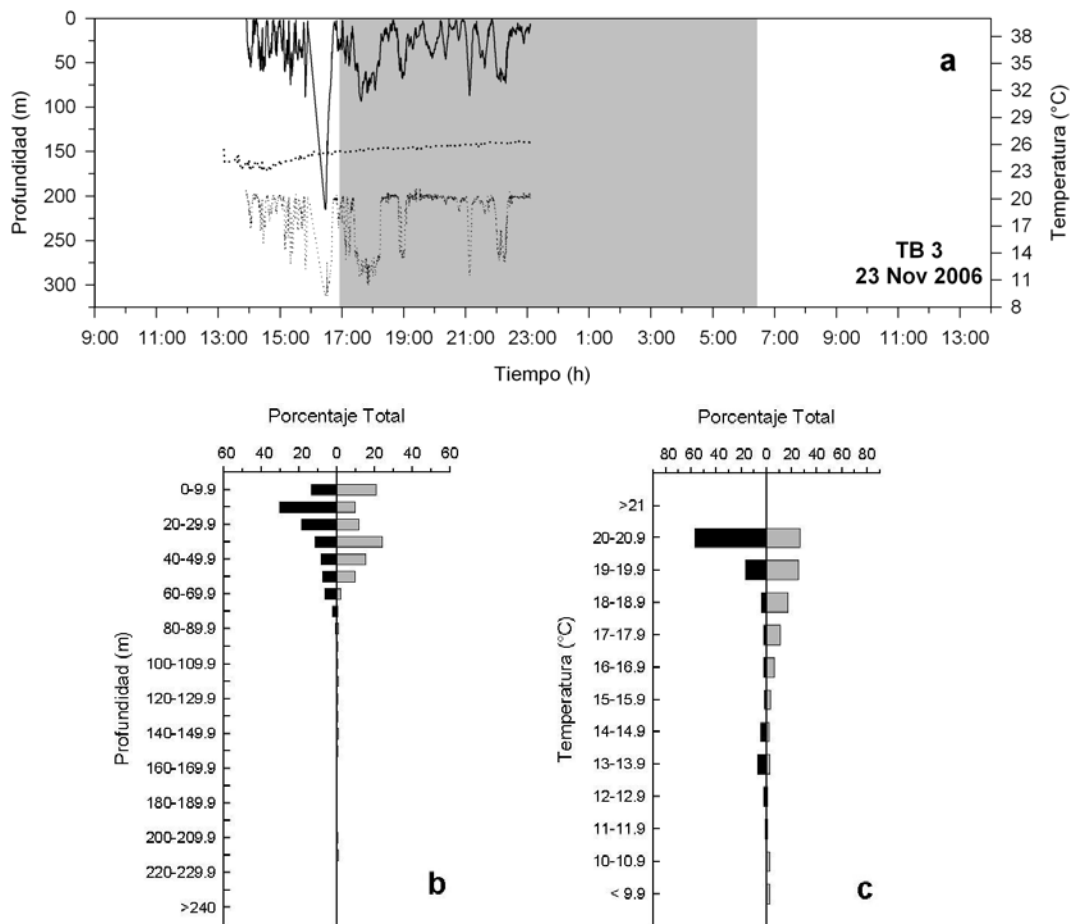


Fig. 26 a) Movimientos verticales, temperatura de agua en la que se movió y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

El 5 de diciembre TB 3 se detectó en Punta Costilla dirigiéndose hacia el este. Cuando estaba a 1.5 km al este de la costa se dirigió hacia el sur llegando a Punta Foca. Posteriormente se movió en dirección norte a 4 km al este de Cañones Gemelos para dirigirse hacia Playa Palmas y mantener un curso paralelo a la costa hacia el norte. Permaneció 2.5 km al este, frente de la zona comprendida entre Primer Cañón y Playa Norte (Fig.24 a). Para las 18:00 hrs se movió a Punta Foca de nuevo y comenzó a nadar hacia Playa Palmas donde permaneció por un tiempo. Para las 05:00 hrs. se encontraba a 1.6 km al este de Primer Cañón (Fig. 24 b) y permaneció por un tiempo considerable lejos de la costa entre Primer Cañón y Cañones Gemelos hasta el final del seguimiento. Durante el día se mantuvo la mayor parte del tiempo a profundidades mayores a los 100 m, mientras que en la noche fue a profundidades menores a los 99 m (Fig. 27 a y b).

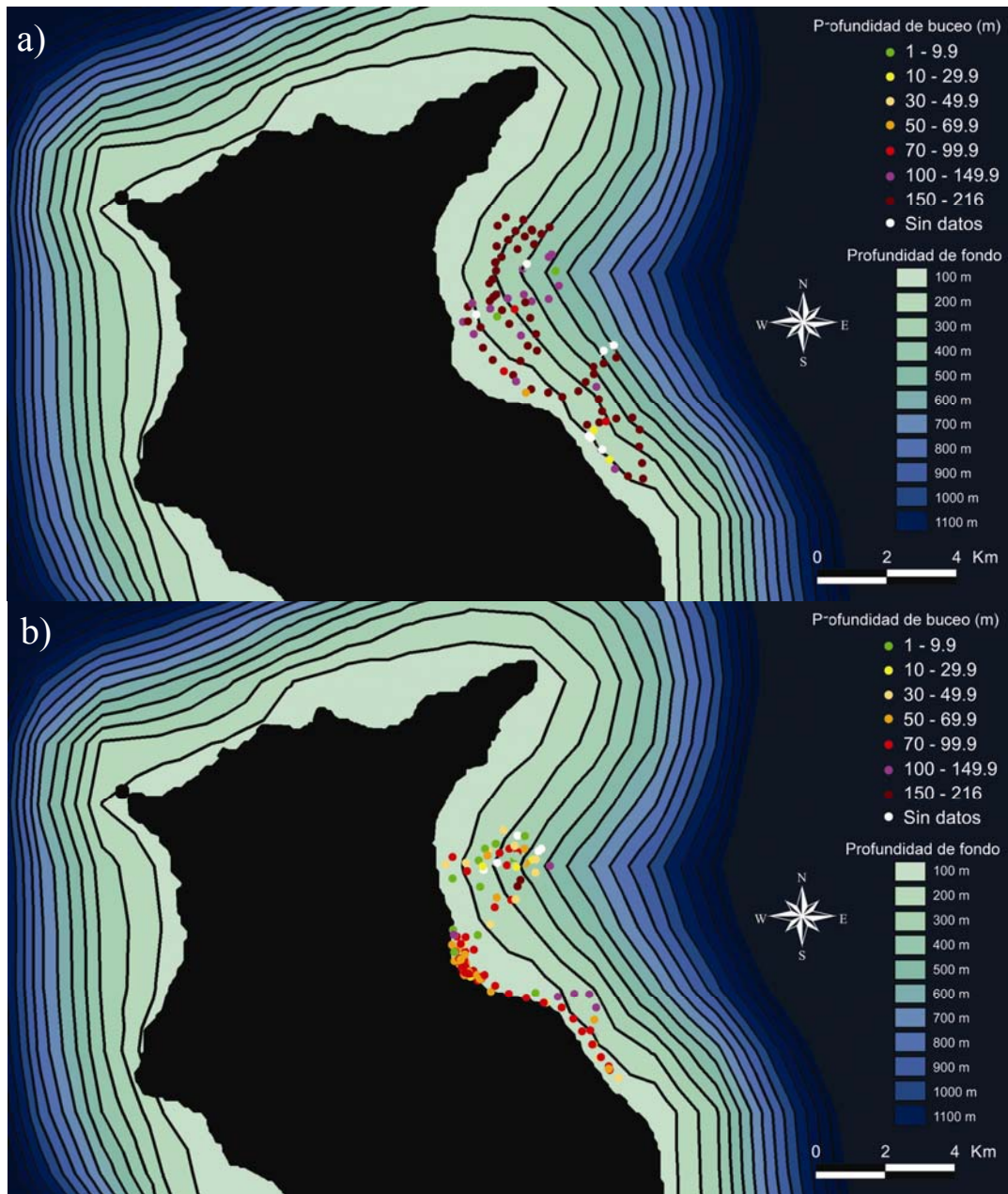


Fig. 27. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el periodo 5-6 de diciembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

Durante este periodo, TB3 nadó una distancia de 76.8 km a una velocidad promedio de 0.89 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.5 m s^{-1} antes de la una de la tarde (Fig. 28 a). Demostró una actividad ligeramente mayor en el día, presentando una velocidad promedio de 0.95 m s^{-1} y encontrándose el 50 % del tiempo en el intervalo de $1-1.24 \text{ s}^{-1}$. Durante la noche la velocidad promedio fue de 0.85 m s^{-1} y la mayoría del tiempo (42 %) se mantuvo en el mismo intervalo que de día (Fig. 28 b).

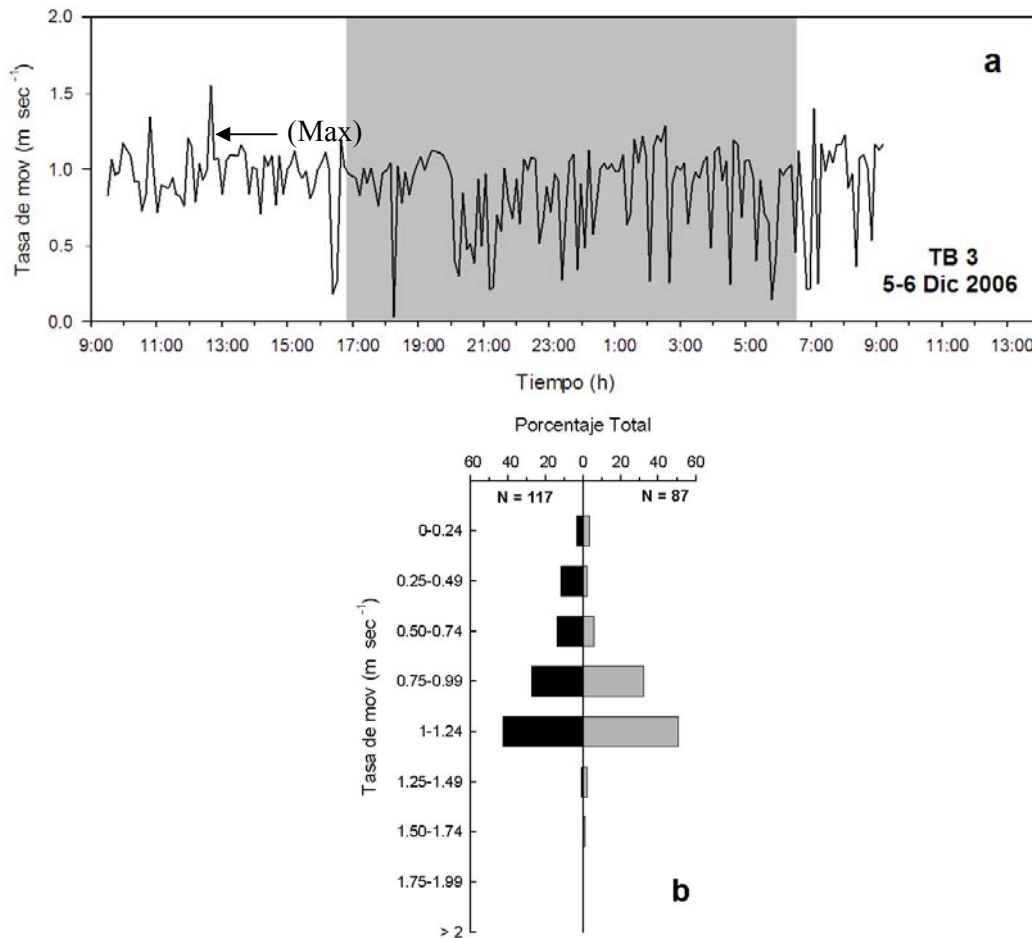


Fig. 28 a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el periodo 5-6 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

Mediante el análisis de Fidelidad al sitio se obtuvo una $p > 0.5$ lo cual indica que el movimiento registrado fue al azar, y por lo tanto no existió fidelidad al sitio.

Cuando se detectó la señal de TB3, se encontraba a una profundidad de 188 m. Entre 10:31- 15:33 hrs. comenzó una serie de oscilaciones entre 138 m a 214 m. A las 15:46 h TB3 comenzó a realizar movimientos verticales entre superficie y los 150 m hasta la puesta del sol. A partir de las 18:00 h TB3 comenzó a nadar en aguas menos profundas (50-100 m) hasta la 01:00 h. A partir de la 01:37 h comenzó una serie de oscilaciones entre superficie y los 200 m, permaneciendo en aguas menos profundas en la noche y más profundas a partir de las 06:00 h. A partir de las 08:00 h, la hembra permaneció entre 111 y 215 m de profundidad hasta el final del seguimiento. Nótese el patrón de movimientos diurnos y nocturnos tan marcado. Los datos registrados con el transmisor interno demostraron que T_e permaneció entre los 23.6-26.2 ° C con un

promedio de $25^{\circ}\text{C} \pm 0.7$, incluso cuando la hembra permaneció en aguas con temperaturas de 8.6°C al principio y al final del seguimiento (Fig. 29 a). TB 3 mostró un interesante patrón de movimientos durante el día y la noche en las diferentes profundidades. Durante el día se mantuvo a mayor profundidad, permaneciendo la mayor parte del tiempo entre los intervalos 160-210 m con un pico entre 180-189.9 m (14.7 %). Durante la noche, la mayor parte del tiempo (24.6 %) se mantuvo entre los 70-79.9 m de profundidad (Fig. 29 b). Durante el día, sus preferencias térmicas se vieron más afines hacia temperaturas más bajas, presentando un pico de más del 50% de permanencia en aguas con temperaturas de menos de 10°C . Durante la noche, sus preferencias térmicas estuvieron distribuidas de los 11 - 20°C (Fig. 27 c).

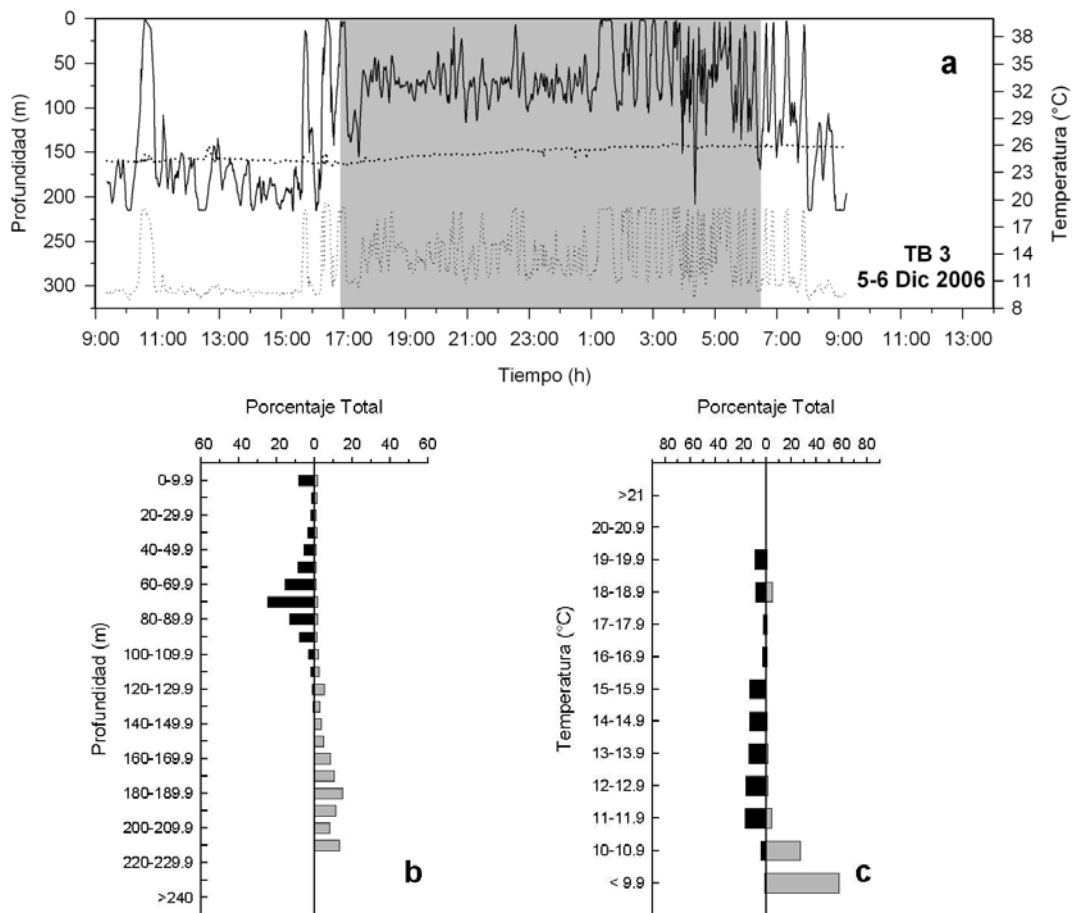


Fig. 29 a) Movimientos verticales, temperatura del agua y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, grises = día).

El 8 de diciembre TB 3 fue detectada a 1.4 km al este de Punta Costilla a las 08:35 h. TB 3 nadó paralela a la costa con una dirección noroeste hasta que llegó a La Esquina. A partir de este punto se movió hacia el este 1 km y después al noreste. Posteriormente tomó una dirección sureste en dirección a Punta Costilla y estando a 2.07 km al este de la costa, tomó una dirección oeste al norte de Cañones Gemelos para después dirigirse hacia el este a 2.76 km de la costa. A partir de este punto se dirigió hacia el sur en Playa Palmas y después de un gran círculo frente a la zona entre Playa Palmas y Cañones Gemelos se perdió su señal. Los movimientos de TB 3 durante este día se extendieron desde la zona de los 100 m de profundidad hasta la de los 400 m. Las profundidades a las que bajó comprendieron desde superficie hasta profundidades entre 150 y 216 m cuando se encontraba alejada de la costa hacia el este de la isla (Fig. 30).

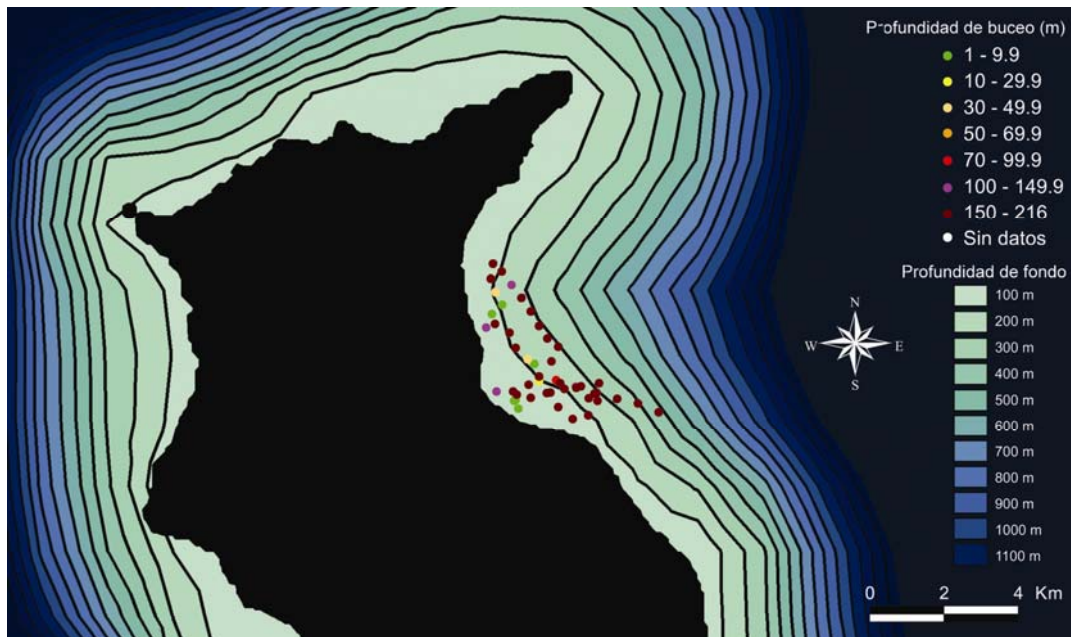


Fig. 30. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el día 8 de diciembre del 2006. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

Durante este periodo, TB3 nadó una distancia de 21.6 km a una velocidad promedio de 0.9 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.59 m s^{-1} a las 13:14 h (Fig. 31 a). Este seguimiento se llevó a cabo únicamente durante el día, registrándose el pico en el intervalo de $0.75\text{-}0.99 \text{ m s}^{-1}$ con un segundo pico en el intervalo $1\text{-}1.24 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 31 b).

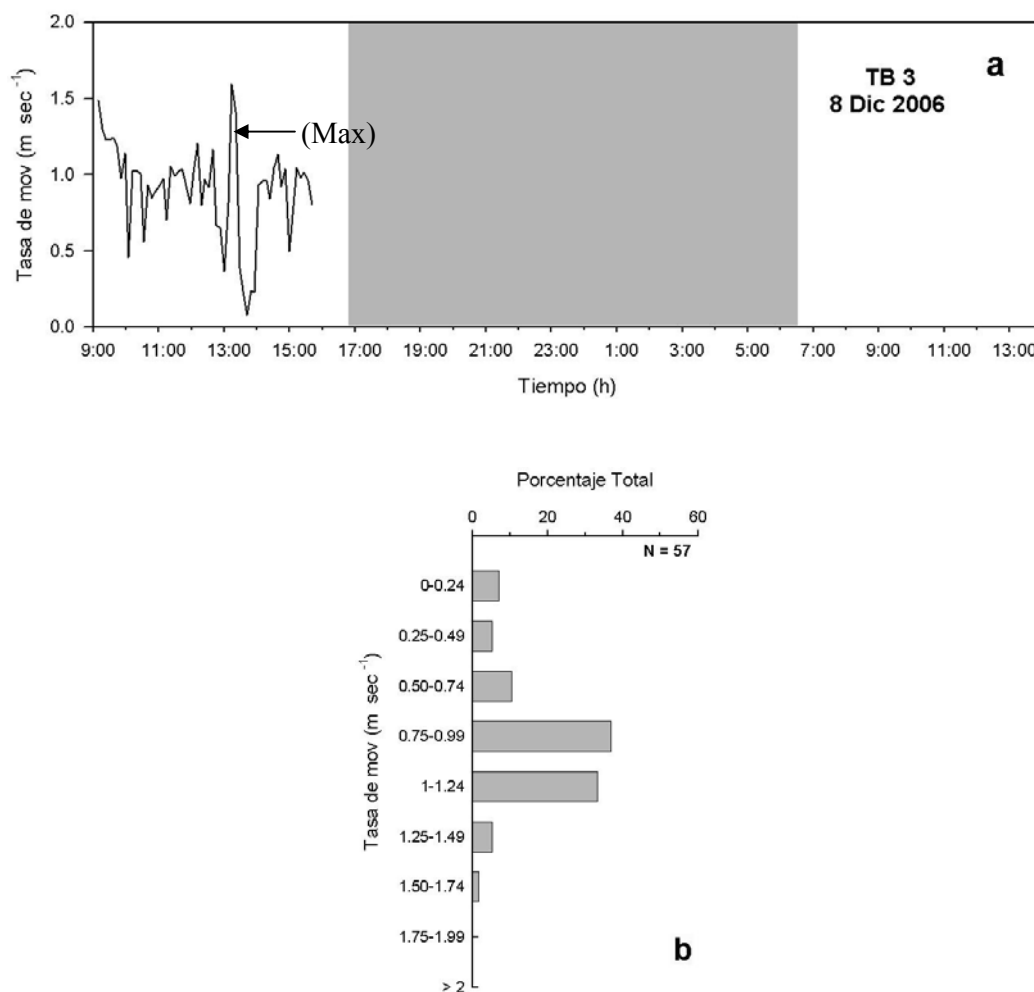


Fig. 31 a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el día 8 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

Mediante el análisis de Fidelidad al sitio se obtuvo una $p > 0.05$ lo cual indica que el movimiento registrado fue al azar, y por lo tanto no existió fidelidad al sitio.

Al comienzo del seguimiento el tiburón se encontraba a 162 m y para las 09:22 h comenzó a ascender lentamente alcanzando la superficie a las 09:54 h. A las 10:02 h comenzó a descender de nuevo alcanzando 215 m a las 10:14 hrs. Después de 10 minutos subió a superficie de nuevo y permaneció ahí por diez minutos antes de bajar de nuevo a 214.5 m. De 11:30 a 12:23 h, TB3 permaneció entre los 150-200 m. Después de otra visita a superficie con una duración de 30 minutos, el tiburón permaneció entre los 180-200 m por el resto del periodo de seguimiento. Cabe señalar que dos de las veces que el tiburón subió a superficie lo hizo frente a colonias de elefantes marinos en

La Esquina y Cañones Gemelos respectivamente. El tiburón se mantuvo a profundidades entre 0-219 m con un promedio de 163.6 m y en aguas con temperaturas de 8.2-20 °C con un promedio de 11.1 °C. Los datos registrados con el transmisor interno demostraron que T_e permaneció entre los 25.5-27.1 °C con un promedio de $26^{\circ}\text{C} \pm 0.3$ aún cuando el tiburón se mantuvo en aguas con un promedio de 11.1 °C (Fig. 32 a). Este seguimiento únicamente se hizo durante el día y es interesante el hecho de que la mayor parte del tiempo (49 %), TB 3 se mantuvo a profundidades mayores a los 200 m (Fig. 32 b). Lo anterior se vio reflejado en las preferencias térmicas observadas, manteniéndose el 67.7 % del tiempo en aguas con temperaturas menores a los 9.9 °C (Fig. 32 c).

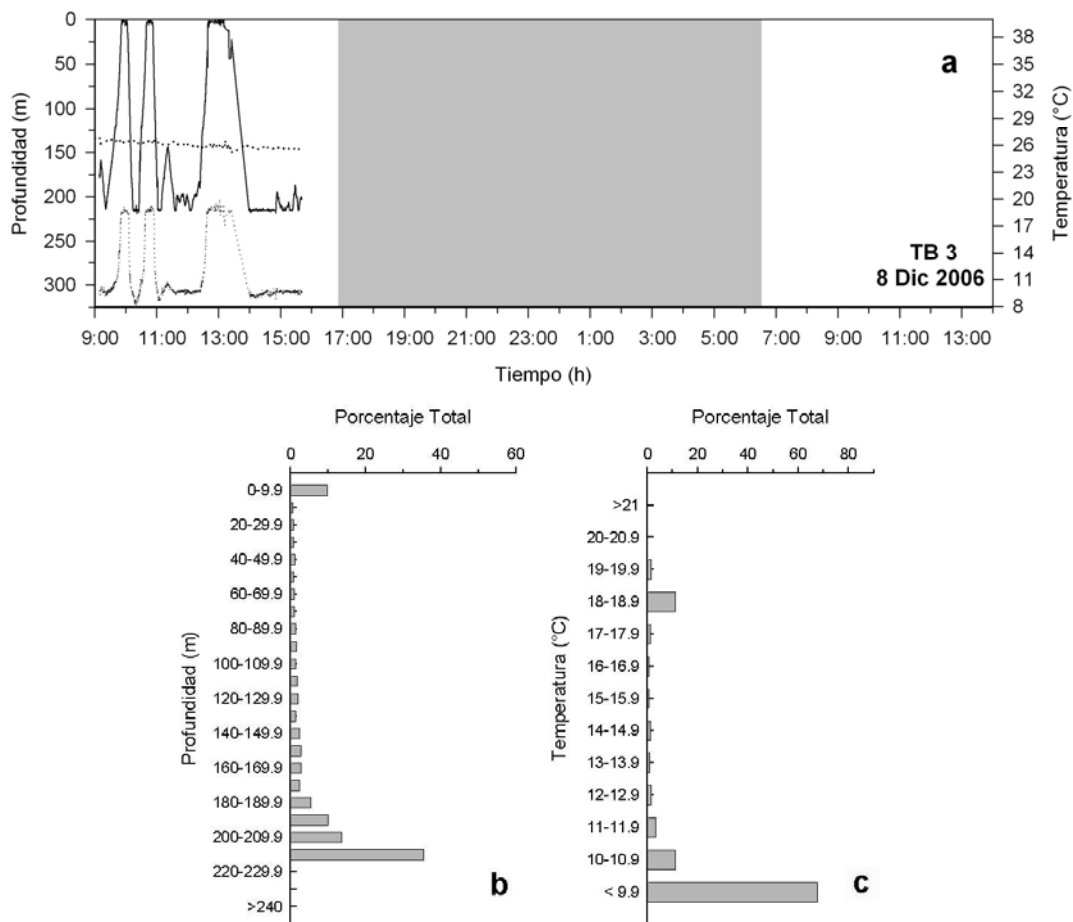


Fig. 32 a) Movimientos verticales, temperatura del agua y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; **b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3;** **c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, grises = día).**

El 9 de diciembre TB 3 se detectó 3 km al este de La Esquina nadando en dirección este. Cuando estaba a 4.8 km al este de la costa, cambió su dirección al oeste hasta 1.69 km al este de Primer Cañón. Posteriormente tomó una dirección norte y se acercó a la costa al norte de Cantil Blanco. A las 15:42 h se dejó de seguir al tiburón debido a una tormenta. Este es el único seguimiento en el que el tiburón se alejó tanto de la costa. Cuando estaba a 4.8 km al este, se encontraba sobre aguas de 800 m de profundidad. La mayor parte del tiempo TB3 se mantuvo a profundidades mayores a los 150 m sin embargo, frente a Cantil Blanco subió a superficie por un momento (Fig. 33).

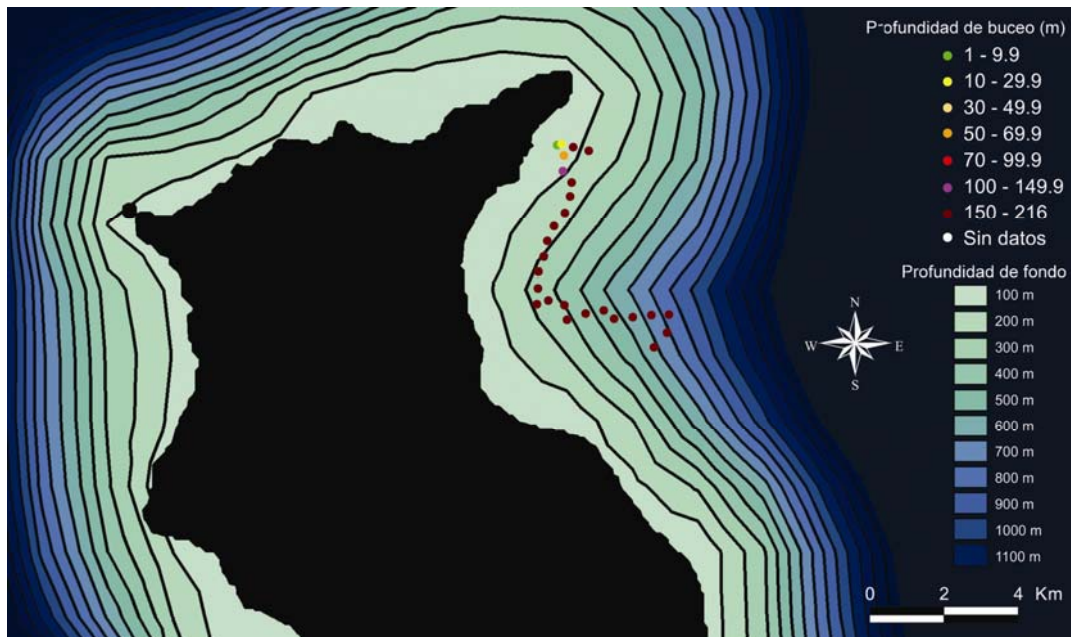


Fig. 33. Mapa del seguimiento de TB 3 durante el día 9 de diciembre del 06. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

Durante este día, TB 3 nadó una distancia de 11.1 km a una velocidad promedio de 0.94 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.21 m s^{-1} a las 10:14 h (Fig. 34 a). Este seguimiento como el del día anterior, se llevó a cabo únicamente durante el día, registrándose el pico en el intervalo de $1\text{-}1.24 \text{ m s}^{-1}$ con un segundo pico en el intervalo $0.75\text{-}0.99 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 34 b).

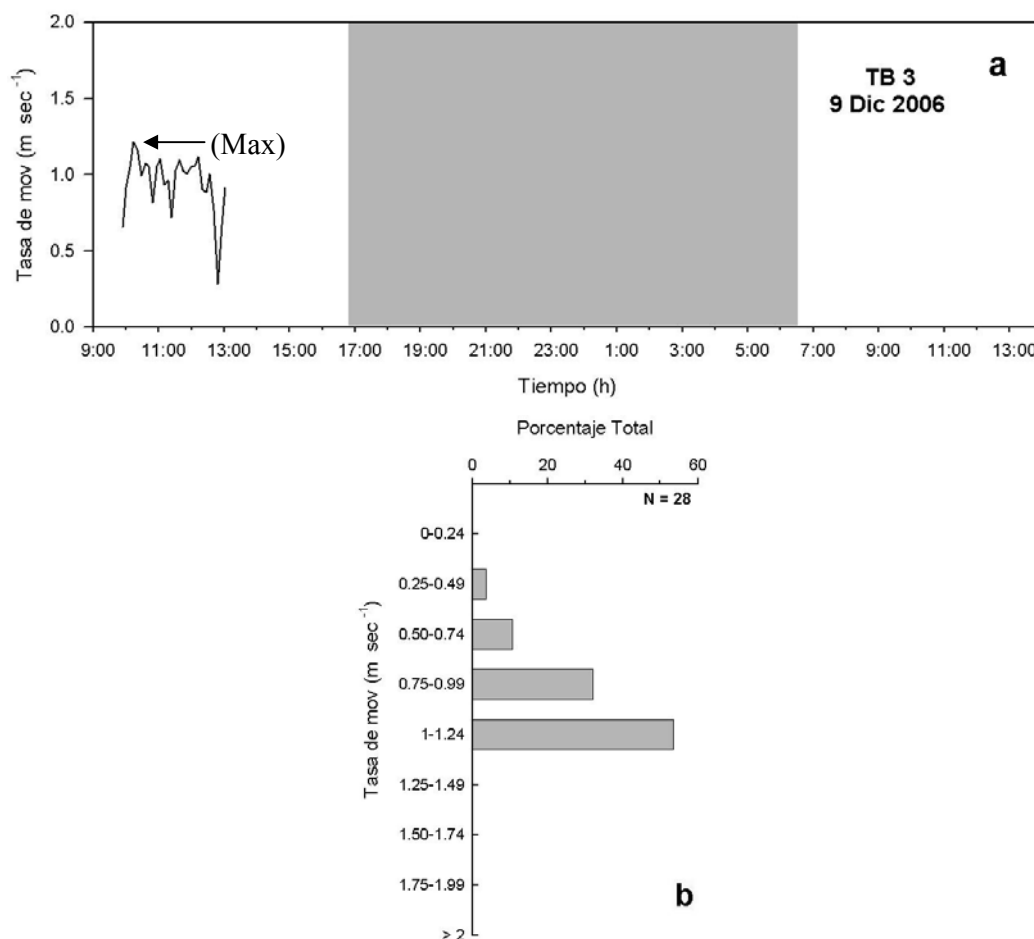


Fig. 34 a) Tasa de movimiento de TB 3 registrada para el día 9 de diciembre del 2006. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < .05$ (0.005983) lo cual indica que el movimiento registrado no fue al azar y por lo tanto existió fidelidad al sitio. Debido al resultado anterior se hizo un análisis de *Kernel* para determinar el Rango de hábitat de TB 3 durante este periodo de tiempo. El Rango de Hábitat abarcó la zona comprendida entre Playa Norte y Dos Arroyos con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta zona de 23.21 km². La zona núcleo de actividad (8.41 km²) se presentó desde Cantil Blanco al sur de La Esquina (Fig. 35).

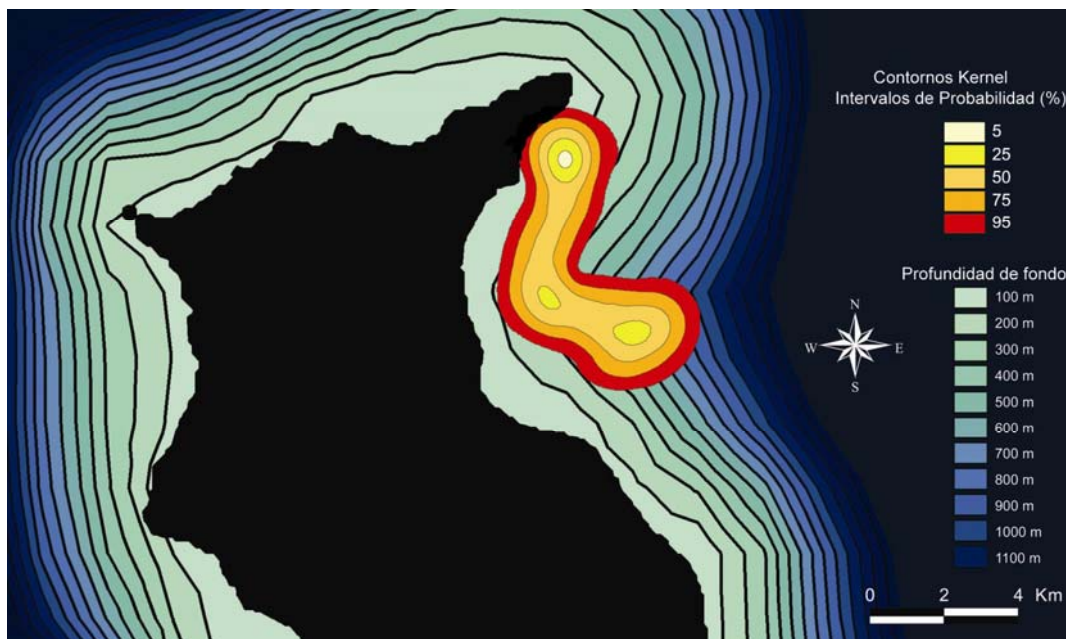


Fig. 35. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 3 registrado el día 9 de diciembre del 2006. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

Cuando se detectó, TB 3 estaba a una profundidad de 213 m y se mantuvo realizando oscilaciones frecuentes entre los 150 y 200 m. A las 12:13 h, el tiburón comenzó a ascender y después de alcanzar superficie, bajó de nuevo a más de 200 m. Cabe señalar que como en el día anterior, cuando TB 3 subió a superficie lo hizo frente a una colonia de elefantes marinos, en este caso frente a Cantil Blanco.

El tiburón experimentó un rango de temperaturas entre 8.4-19.8 ° C con un promedio de 10.05 ° C. Los datos registrados con el transmisor interno demostraron que T_e permaneció entre los 25.1- 26.6 ° C con un promedio de 25.8 ° C $\pm$ 0.3 (Fig. 36 a). Durante este día TB 3 se mantuvo a profundidades mayores a los 150 m con un pico (23%) en el intervalo de los 210-229.9 m (Fig. 36 b). Aunado a lo anterior, la temperatura en la que se mantuvo el 74.4 % del tiempo permaneció dentro del intervalo de 9-9.9 ° C (Fig. 36 c).

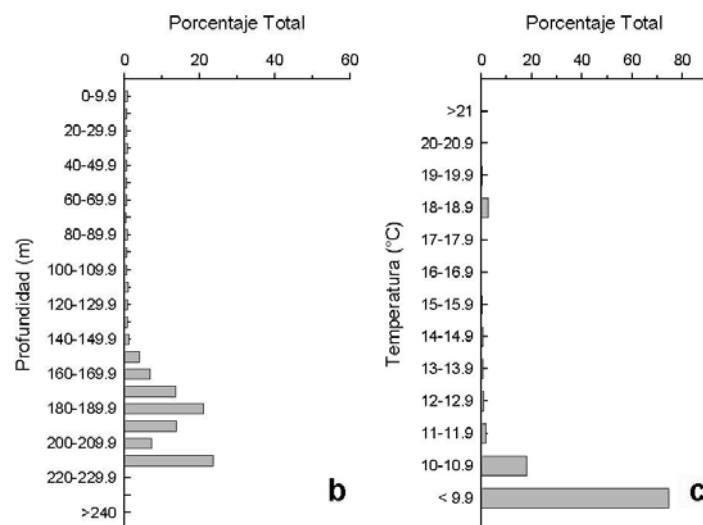
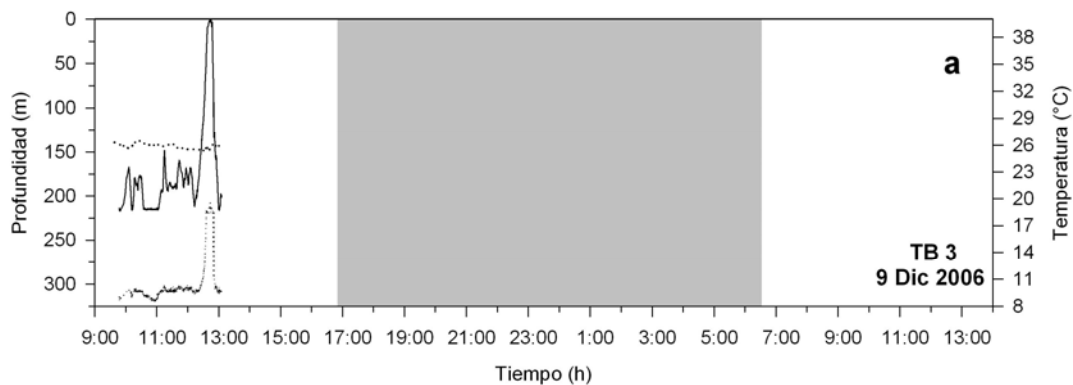


Fig. 36 a) Movimientos verticales, temperatura del agua y temperatura interna de TB 3. La línea continua representa la profundidad de buceo, la punteada delgada la temperatura del agua y la punteada más gruesa la temperatura interna. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 3; c) Porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, grises = día).

7.1.4 Temperatura Interna

Un total de 52 h de datos de temperatura interna fueron obtenidos a partir de los tiburones 2 y 3 durante cinco días de seguimiento dentro del periodo 23 de noviembre al 9 de diciembre del 2006. La temperatura estomacal para el periodo de seguimiento varió de 21.8 a 27.3 °C. Las temperaturas promedio del estómago variaron de 25- 25.8 °C. Únicamente para TB 3 se registró la temperatura del agua a la que se encontraba y esta varió de 10-18.6 °C. Las diferencias entre temperatura media del estómago y la del agua circundante variaron de 7 a 15.8 °C (Tabla 4).

Tiburón #	Rango	T_e	T_a	Diferencia
2		25.7 ± 0.6	-	-
3	21.8-27.3	25.6 ± 0.6	18.6	7
3	23.6-26.2	25 ± 0.7	12.9	12.1
3	25.5-27.1	25.8 ± 0.3	11.1	14.7
3	25.1-26.6	25.8 ± 0.3	10	15.8

Tabla 4. Valores térmicos de la temperatura interna de los tiburones TB 2 y TB 3. Te = Temperatura del estómago; Ta= Temperatura promedio del agua circundante.

7.2 Marcaje 2007.

Durante la temporada septiembre-noviembre del 2007 fueron colocados tres transmisores acústicos con dos sensores (V22 TP) en tres diferentes tiburones (dos machos y una hembra).

7.2.1 TB 4. Este tiburón fue marcado con un transmisor externo tipo V22 TP el día 3 de octubre del 2007 frente a la localidad conocida como Primer Cañón y fue seguido por dos periodos de más de 18 horas en el mes de octubre del 2007 (Tabla 5).

Fecha	Periodo	Duración (horas)
3/10/07 - 4/10/07	14:58 -13:22	22:24
7/10/07 - 8/10/07	15:26 -10:05	18:34
Total		40:58

Tabla 5. Datos de los periodos de seguimiento de TB 4.

Como señas particulares, este macho tenía una talla aproximada de 1.8 m (LT), sus gonopterigios estaban subdesarrollados (rebasando por muy poco el pliegue de las aletas pélvicas) y presentaba dos cicatrices paralelas en el costado derecho frente al primer arco branquial (Fig. 37).

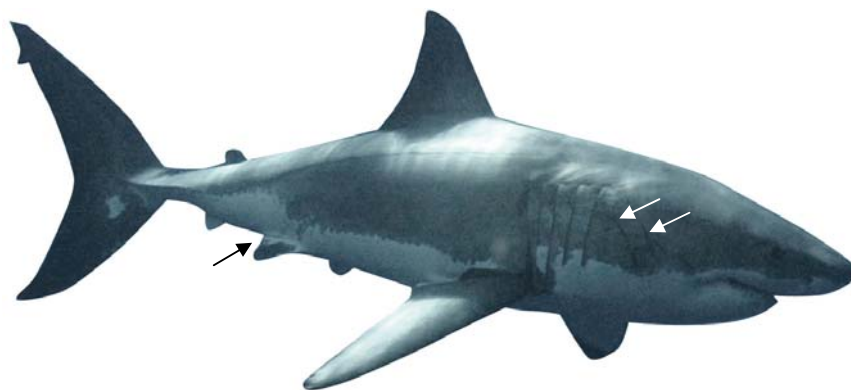


Figura 37. Fotografía de TB 4.

TB 4 fue marcado el 3 de octubre del 2007 al sur de Campo Norte e inmediatamente después se le siguió por un periodo de 22 h. Durante este periodo TB 4 permaneció cerca de la costa en la zona de los 100 m de profundidad frente a Playa Norte. Durante el día se mantuvo a profundidades menores a los 70 m la mayor parte del tiempo (Fig. 38 a).

Durante la noche, su rango de movimiento se amplió desde Playa Norte hasta Punta Costilla, permaneciendo a profundidades menores a los 50 m la mayor parte del tiempo (Fig. 38 b).

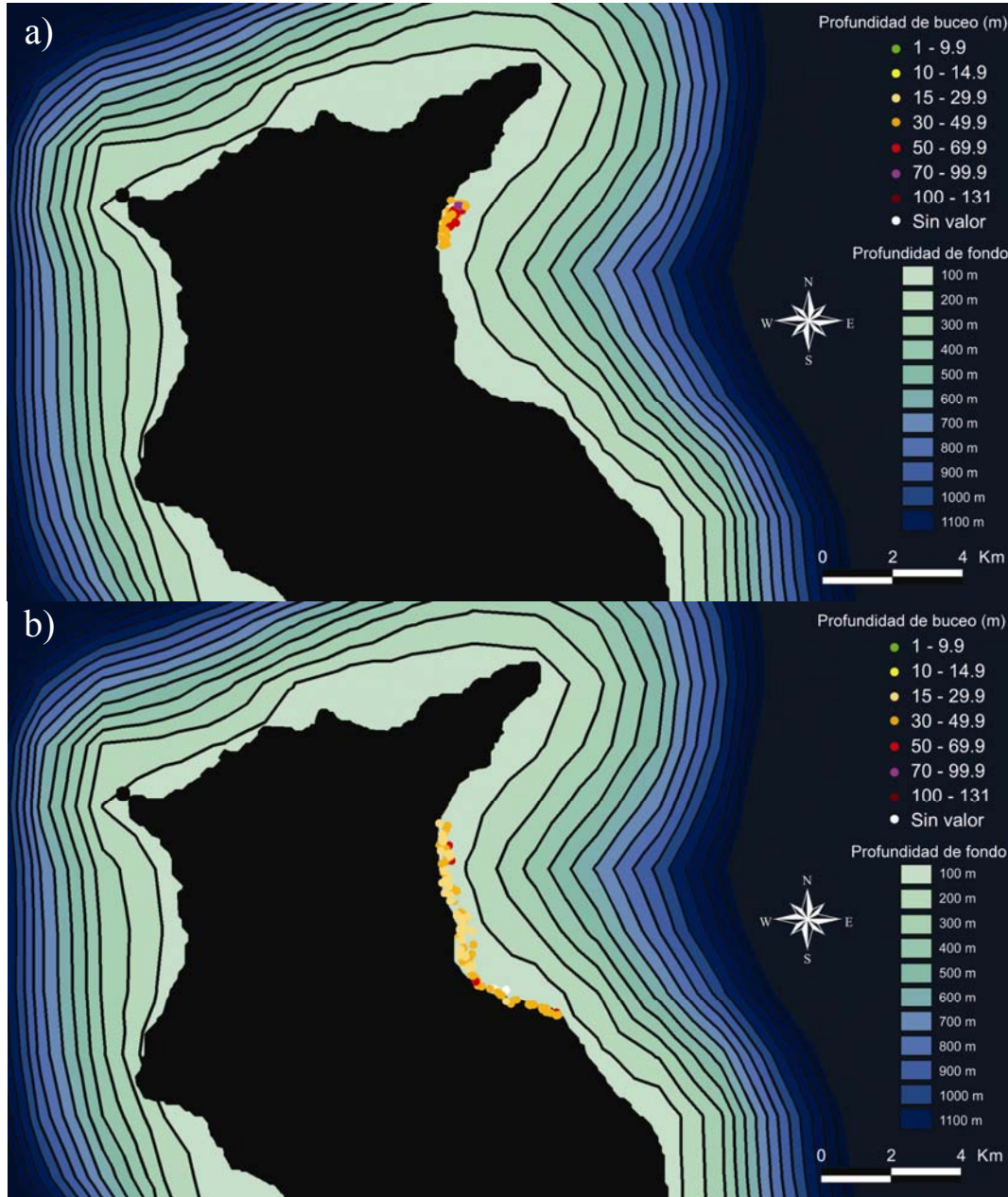


Fig. 38. Mapa del seguimiento de TB 4 durante el periodo 3-4 de octubre del 2007. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

Durante este periodo, TB 4 nadó una distancia de 40.6 km a una velocidad promedio de 0.50 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.34 m s^{-1} (Fig. 39 a). Aunque TB4 demostró una tasa promedio de movimiento similar (0.50 m s^{-1}) durante el día y la noche, durante el día el pico se presentó en el intervalo $0.25\text{-}0.49 \text{ m s}^{-1}$ mientras que durante la noche, se presentó en el intervalo $0\text{-}0.24 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 39 b).

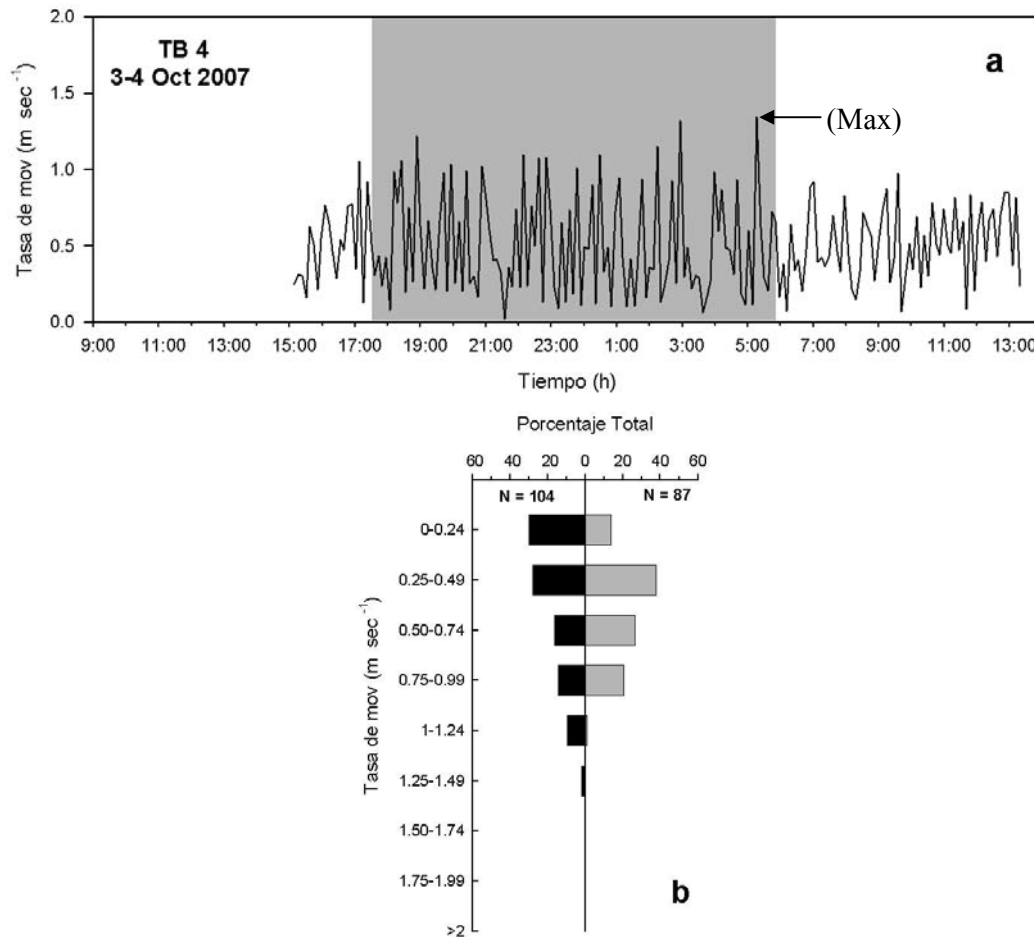


Fig. 39 a) Tasa de movimiento de TB 4 registrada para el periodo 3-4 de octubre del 2007. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

Mediante el análisis de Fidelidad al sitio se obtuvo una $p > 0.05$ por lo cual no se hizo el análisis de Rango de Hábitat.

Después de marcado, TB 4 bajó a una profundidad de 50 m y se mantuvo entre los 75 m y superficie hasta las 10:00 h. Posteriormente a esta hora se mantuvo en el mismo intervalo rebasando únicamente dos veces los 75 m. Durante el día se mantuvo más cerca del fondo que durante la noche. Sus preferencias de temperatura

permanecieron entre los 13.6 y 21.5 ° C con un promedio de 19.3 ° C (Fig. 40 a). Sus preferencias de profundidad durante el día permanecieron muy homogéneas pasando del 10-18 % del tiempo en cada intervalo dentro de los 10-59 m. Durante la noche sus preferencias de profundidad se mantuvieron entre los 30-50 m con un pico entre los 30-39.9 m representando el 30 % (Fig. 40 b). Las preferencias de temperatura de TB 4 se mantuvieron el mayor porcentaje del tiempo dentro del intervalo 20-20.9 ° C tanto en el día como en la noche, sin embargo; durante el día se movió hacia aguas más frías que durante la noche (Fig. 40 c).

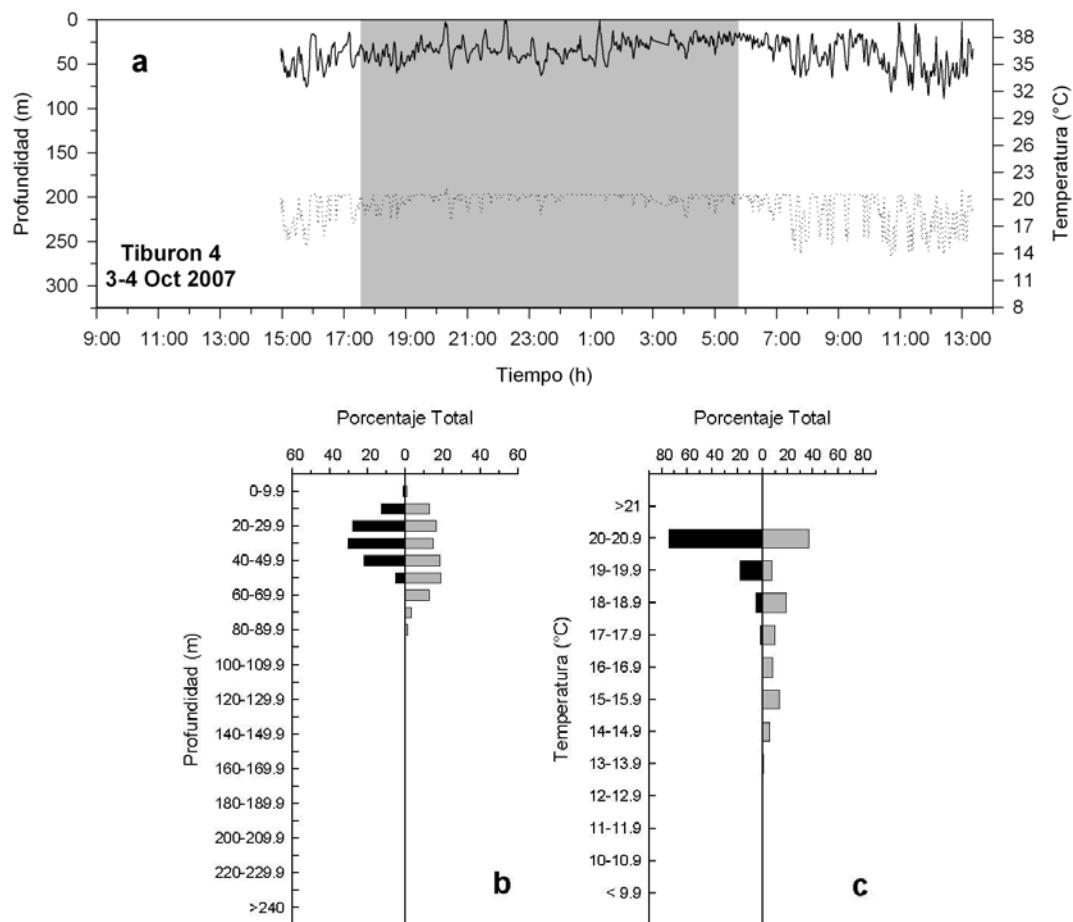


Fig. 40 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 4. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; **b)** Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 4; **c)** porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

El tiburón fue detectado de nuevo frente a Cañones Gemelos el día 7 de octubre del 2007 y fue seguido por un periodo de 18 h. Durante el seguimiento el tiburón se movió en un área confinada cercana a la costa en la bahía Noreste, entre La Esquina y Playa Palmas. Durante el día realizó buceos más profundos llegando a alcanzar profundidades de hasta 70-99.9 m (Fig. 41 a); mientras que en la noche, la mayoría del tiempo lo pasó en profundidades menores a los 30 m (Fig. 41 b).

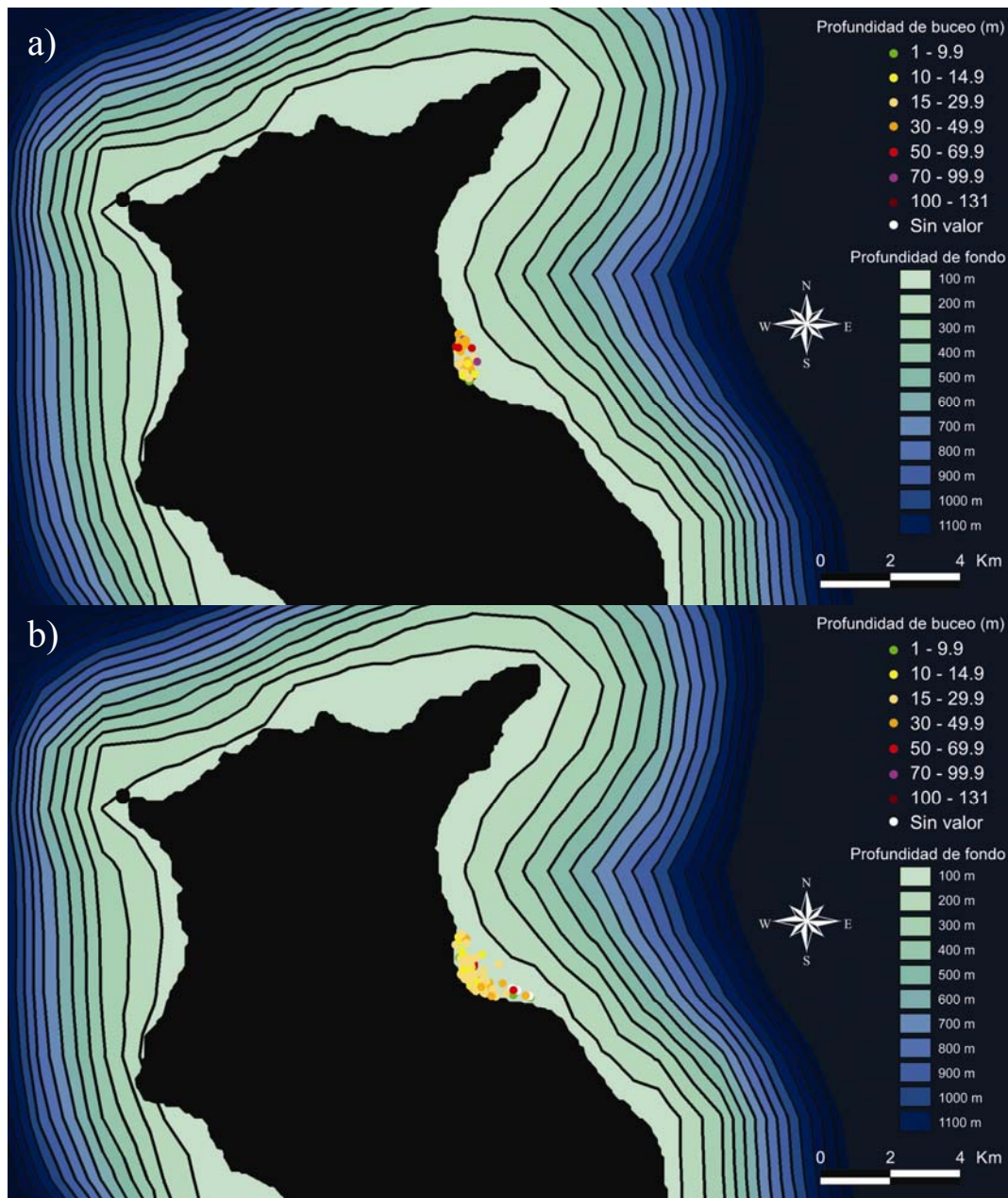


Fig. 41. Mapa del seguimiento de TB 4 durante el periodo 7-8 de octubre del 2007. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo. a) Movimientos durante el día; b) Movimientos durante la noche.

Durante este periodo, TB 4 nadó una distancia de 34.5 km a una velocidad promedio de 0.51 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.26 m s^{-1} (Fig. 42 a). TB 4 demostró una tasa promedio de movimiento menor durante el día de 0.48 m s^{-1} que la registrada durante la noche de 0.53 m s^{-1} . Durante el día, el pico se presentó en el intervalo $0.25\text{-}0.49 \text{ m s}^{-1}$ con un 44.4 %. Durante la noche, el pico también se presentó en el intervalo $0.25\text{-}0.49 \text{ m s}^{-1}$ sin embargo; mostró mayores tasas de movimiento que las registradas durante el día, teniendo importantes porcentajes en los intervalos de 0.5 a 0.99 m s^{-1} (Fig. 42 b).

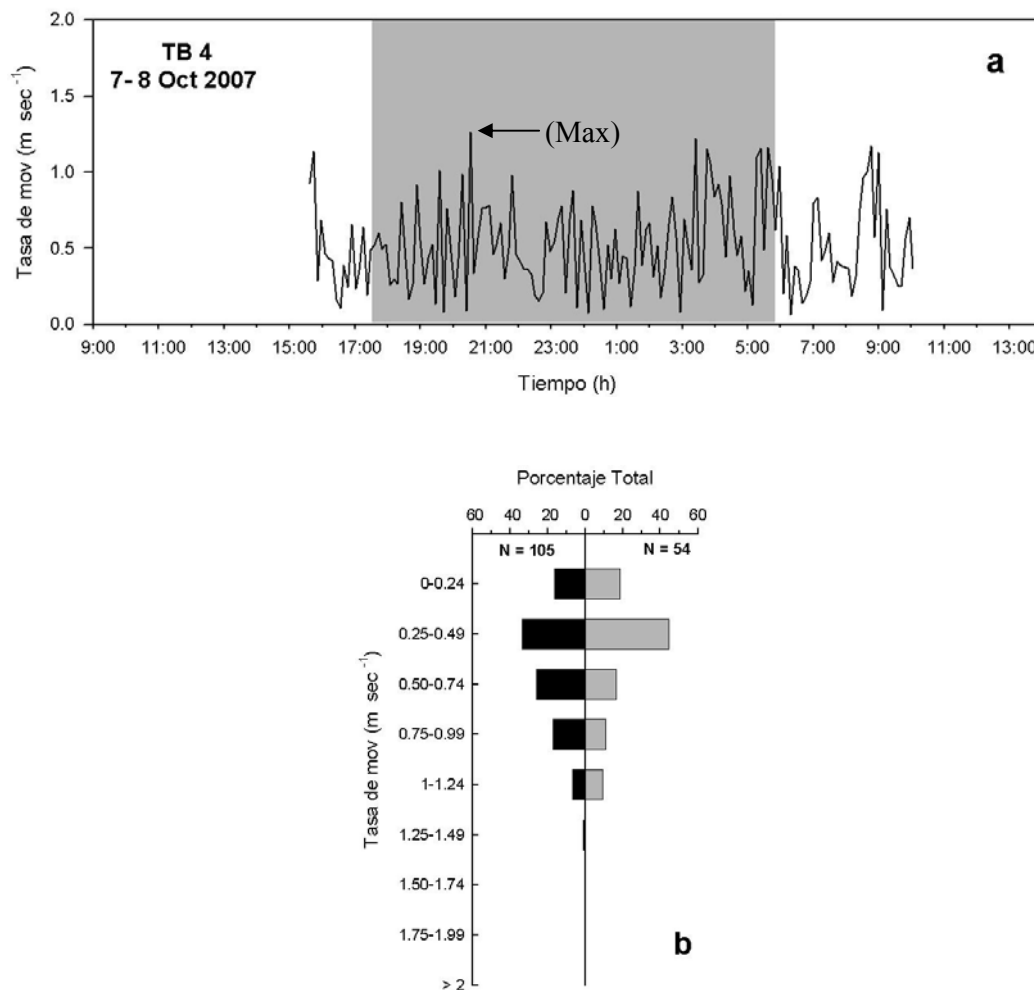


Fig. 42 a) Tasa de movimiento de TB 4 registrada para el periodo 7-8 de octubre del 2007. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < .05$ (0.001104) lo cual indica que el movimiento registrado no fue al azar y por lo tanto existió fidelidad al sitio. El Rango de Hábitat abarcó la zona comprendida entre La Esquina y Playa Palmas con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta área de 1.37 km². Las zonas núcleo de actividad (Fig. 43) se presentaron al sur de La Esquina (0.03 km²) y frente a Dos Arroyos (0.17 km²).

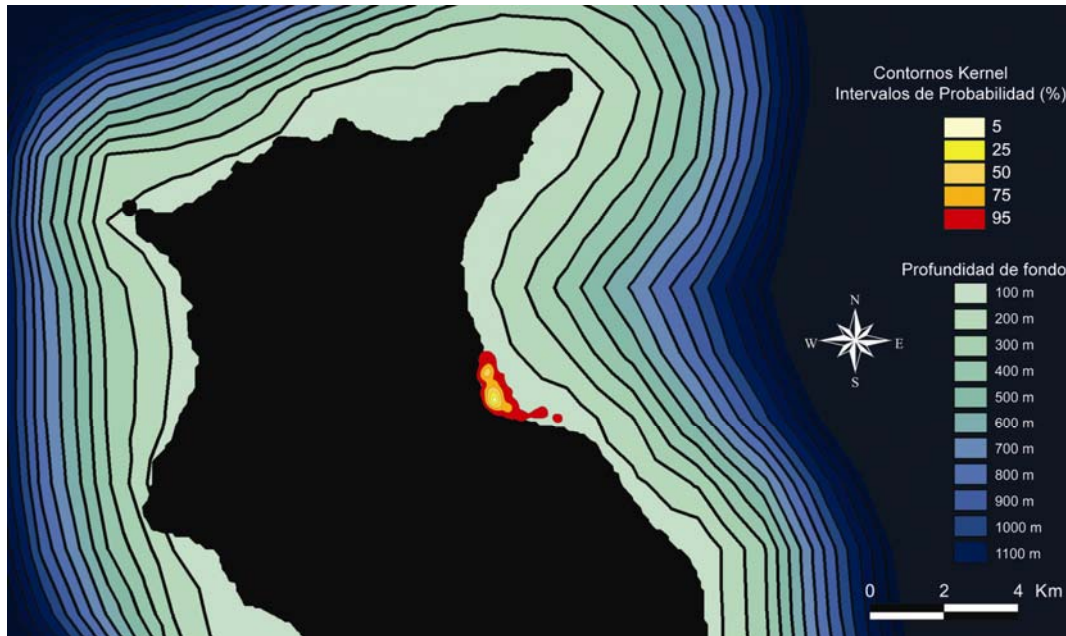


Fig. 43. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 4 registrado el periodo 7-8 de octubre del 2007. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

Cuando fue detectado, TB4 se encontraba a 22 m de profundidad y en la hora siguiente realizó movimientos verticales regulares entre 11 y 32 m. A las 17:25 h descendió hasta los 70 m, permaneciendo entre los 27 m y 70 m hasta las 19:20 hrs. Posteriormente subió a superficie y se mantuvo en aguas superficiales hasta las 20:30 h para después descender de nuevo a 70 m. De las 21:00 a 01:05, TB 4 se mantuvo en aguas entre los 7 m y 47 m de profundidad. A las 02:05 h bajó a 60 m y subió de nuevo para permanecer en el mismo intervalo en el que estaba hasta las 06:30 h. Entre 06:30 h y 8:45 h permaneció entre 40 y 80 m. A las 08:47 h subió a superficie y se mantuvo en aguas entre 5 y 27 m hasta el final del seguimiento. Las preferencias de temperatura del agua experimentadas por TB 4 se mantuvieron entre 13.8 y 21.2 ° C con un promedio de 19.1 ° C (Fig. 44 a). En cuanto a la profundidad, TB 4 presentó dos picos dentro de

los intervalos 10-19.9 m (24.6 %) y 40-49.9 m (15.5 %) durante el día. En la noche, su preferencia por aguas menos profundas, se vio reflejada claramente ya que permaneció el 48.1 % del tiempo en aguas de 10-19.9 m (Fig. 44 b). En cuanto a sus preferencias térmicas, durante el día se mantuvo la mayor parte del tiempo en aguas de 19-21 °C, con un pico en el intervalo 19-19.9 °C (37.2 %). Durante la noche se mantuvo en aguas con temperaturas entre los 20-20.9 °C el 64 % del tiempo (Fig. 44 c).

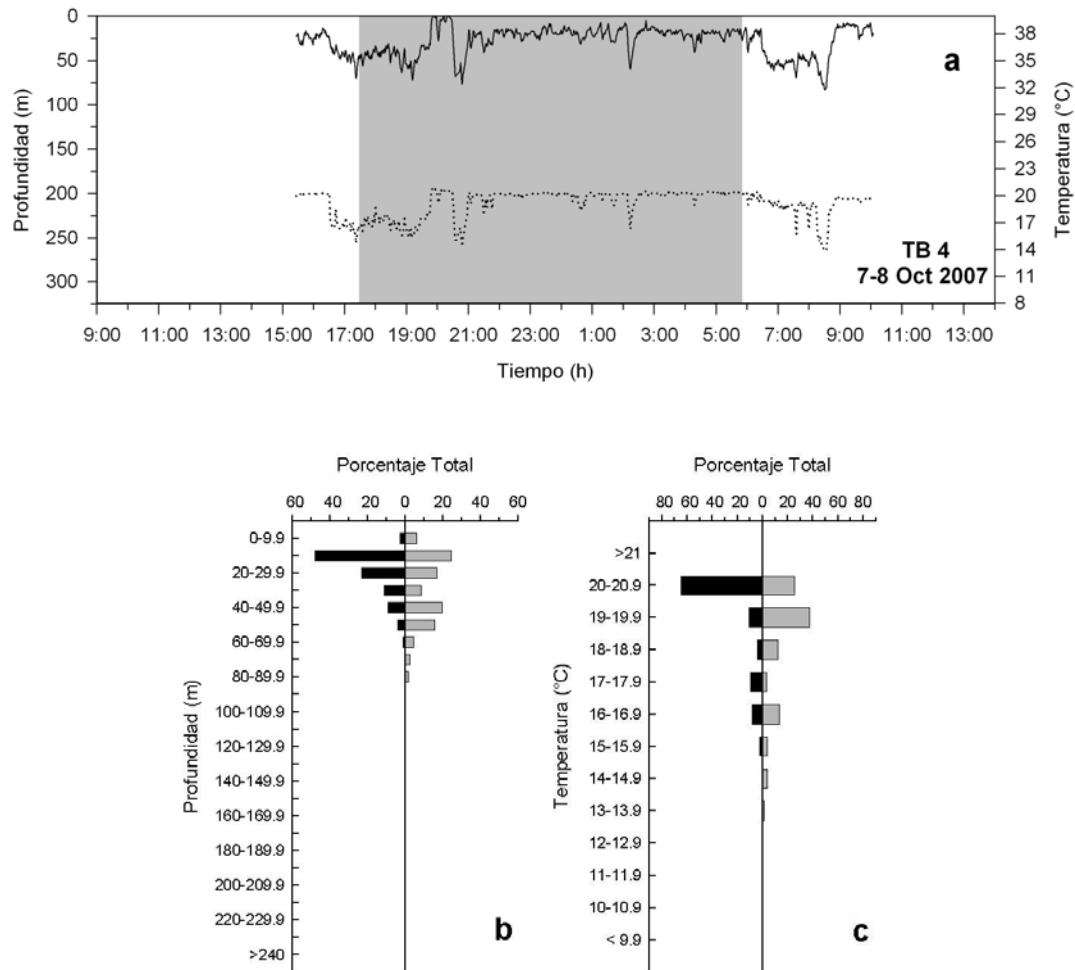


Fig. 44 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 4. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 4; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

7.2.2 TB 5. Este tiburón fue marcado con un transmisor externo tipo V22 TP el día 3 de noviembre del 2007, frente a la localidad conocida como Playa Norte y fue seguido por 20:14 h (Tabla 6).

Fecha	Periodo	Duración (horas)
3/Nov/07-4/Nov/07	13:46-10:08	20:14

Tabla 6. Datos de los periodos de seguimiento de TB 5.

Con una talla aproximada de 4.5 m, este macho tenía como características conspicuas, múltiples cicatrices en ambos costados de la cabeza frente a las aberturas branquiales y en ambos costados por arriba de las aletas pectorales (Fig. 45).

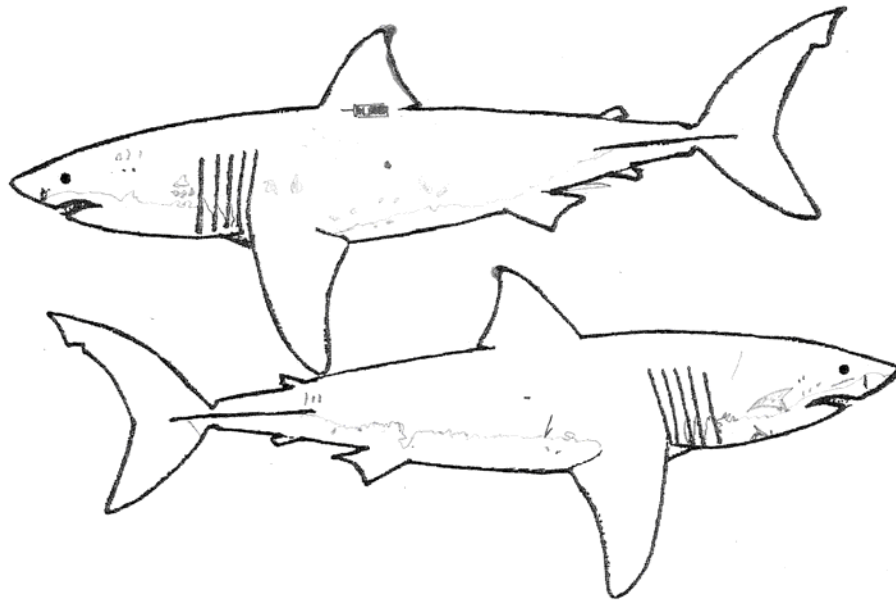


Figura 45. Dibujo de TB 5.

Posteriormente al marcaje frente a Playa Norte, TB 5 se mantuvo cercano a la costa hasta la puesta del sol (17:06 hrs.) La mayor parte del tiempo se mantuvo a profundidades menores a los 30 m, sin embargo; se llegaron a registrar profundidades dentro del intervalo 60-99.9 m. Al amanecer del día siguiente se encontraba al sur de Punta Pilar y siguió su trayecto hasta la parte sur de la isla, perdiéndose aproximadamente a 3.4 Km al oeste del Islote Zapato. Después del amanecer, las profundidades registradas variaron desde 100 m a superficie en la parte sur de la isla, hasta más de 250 cuando se perdió al oeste del islote Zapato (Fig. 46).

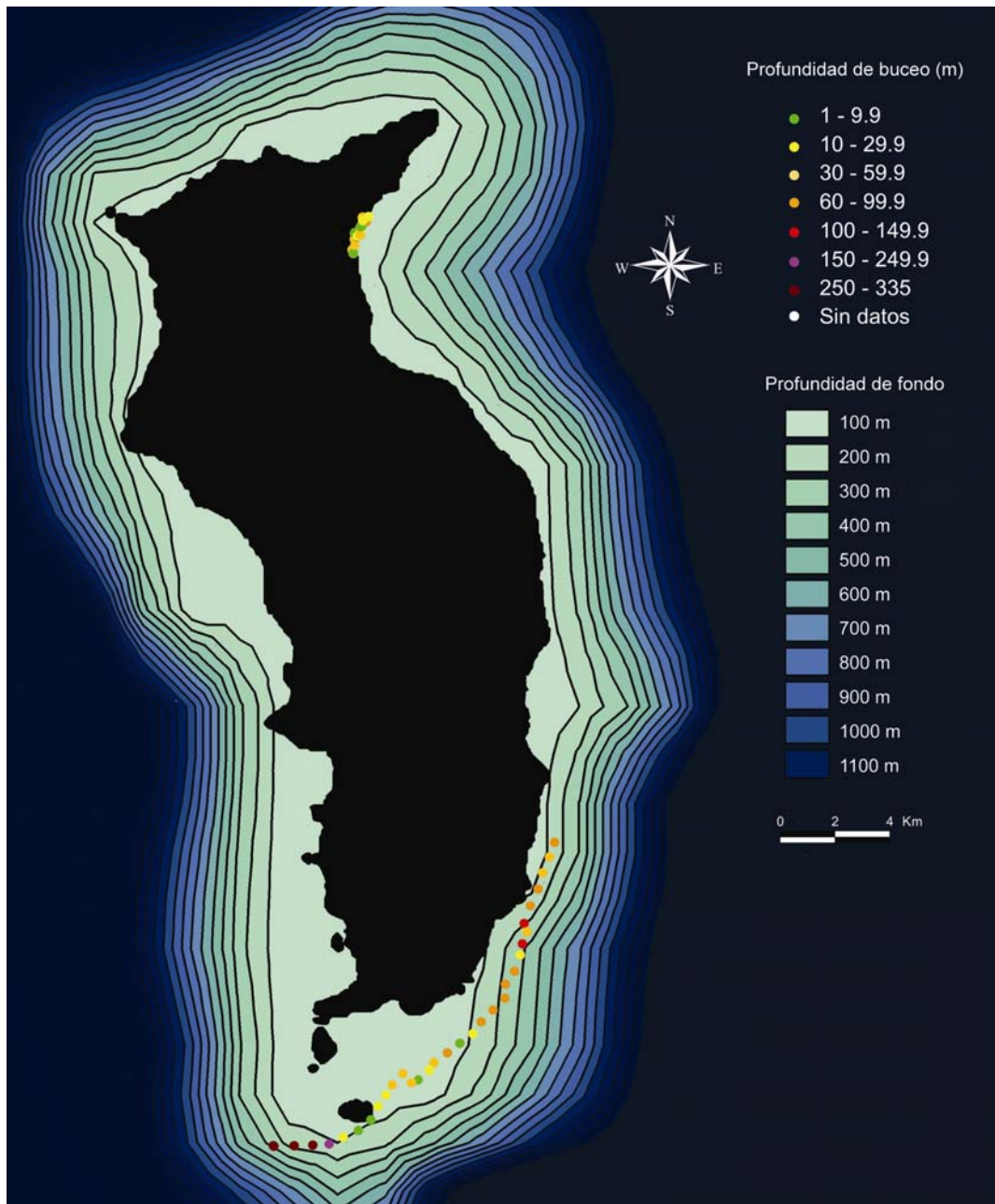


Fig. 46. Mapa del seguimiento de TB 5 durante el periodo 3-4 de noviembre del 2007 antes del atardecer y después del amanecer del día siguiente. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

Durante la noche, TB 5 se movió hacia Punta Norte donde cambió de rumbo hacia el sur, dirigiéndose de nuevo hacia la zona del marcaje a profundidades de 100-250 m. Minutos después se movió cercano a la costa de manera constante en dirección sur hasta el amanecer del día siguiente, llegando a la zona intermedia entre Punta Pilar y Punta Doble. Durante este trayecto se mantuvo a profundidades entre 1- 149.9 m (Fig. 47).

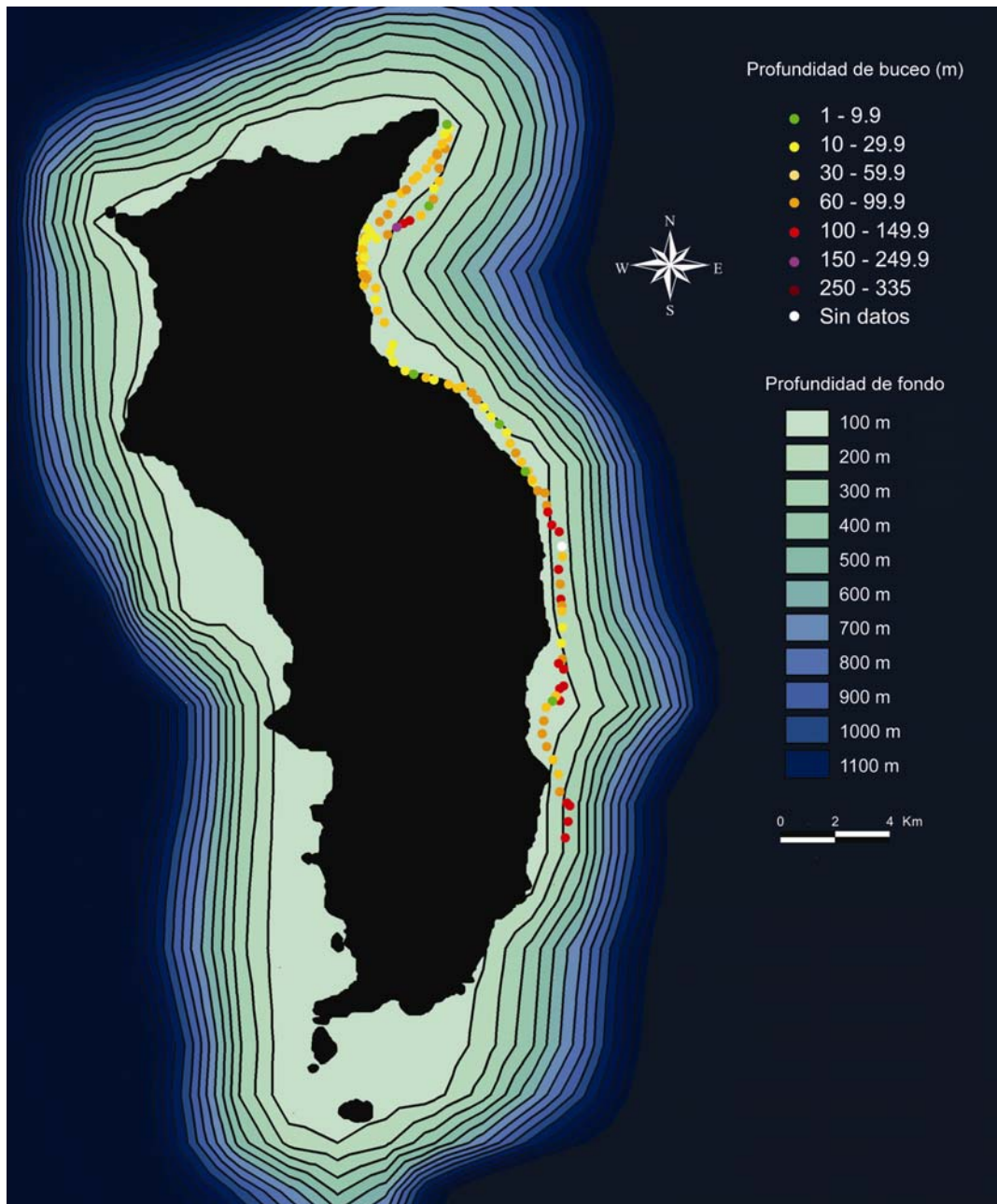


Fig. 47. Mapa del seguimiento de TB 5 durante el periodo 3-4 de noviembre del 2007 durante la noche. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

Durante este periodo, TB 5 nadó una distancia de 66.4 km a una velocidad promedio de 0.91 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 1.69 m s^{-1} (Fig. 48 a). TB5 demostró una tasa promedio de movimiento menor durante el día (0.89 m s^{-1}) que la registrada durante la noche (0.91 m s^{-1}). Durante el día, el pico se presentó en el intervalo $1.25\text{-}1.49 \text{ m s}^{-1}$ permaneciendo un 24.1 % del tiempo a estas profundidades.

Durante la noche, el pico se presentó en el intervalo $0.75-0.99 \text{ m s}^{-1}$ con un segundo pico en el intervalo $1-1.24 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 48 b).

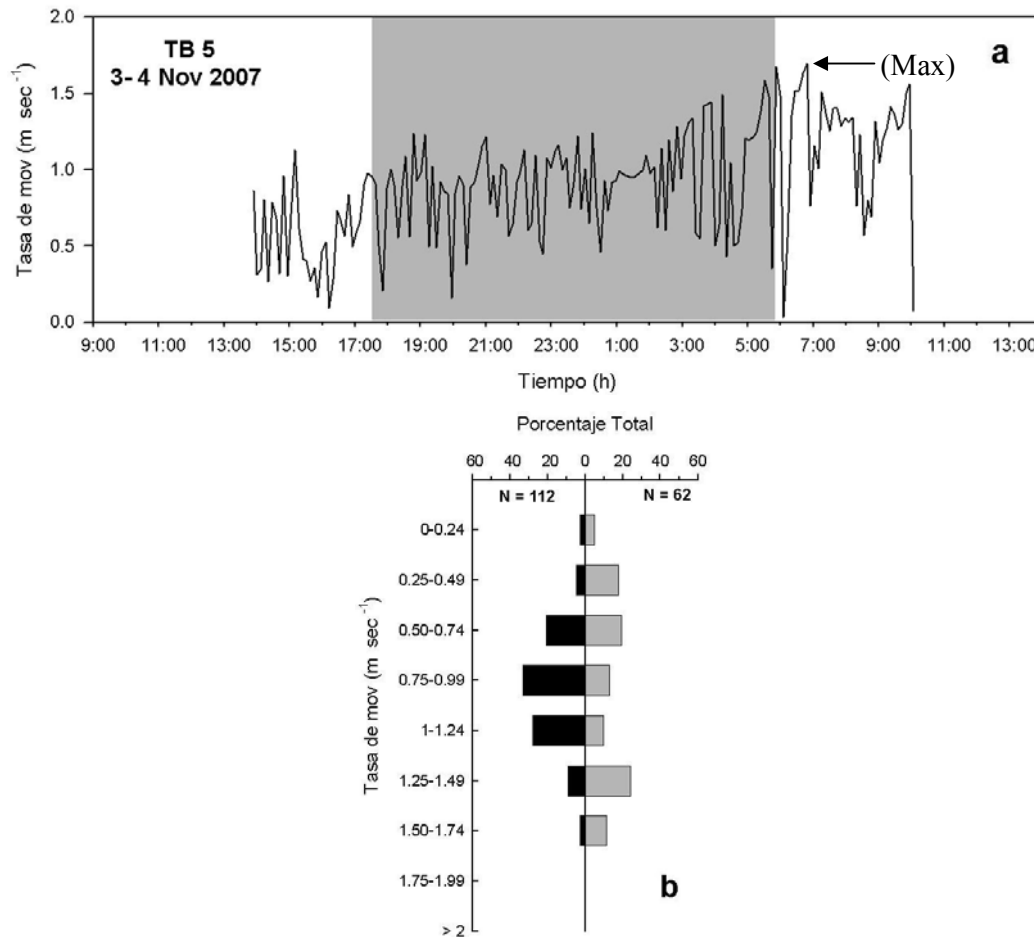


Fig. 48 a) Tasa de movimiento de TB 5 registrada para el periodo 3-4 de noviembre del 2007. b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < .05$ (0.023837) lo cual indica que el movimiento registrado no fue al azar y por lo tanto existió fidelidad al sitio. El Rango de Hábitat abarcó desde Punta Barquito hasta el suroeste de los islotes Toro y Zapato con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta zona que fue la más grande registrada para el estudio (233.67 km^2). La zona núcleo de actividad se presentó en la bahía noreste con una extensión de 17.36 km^2 (Fig. 49).

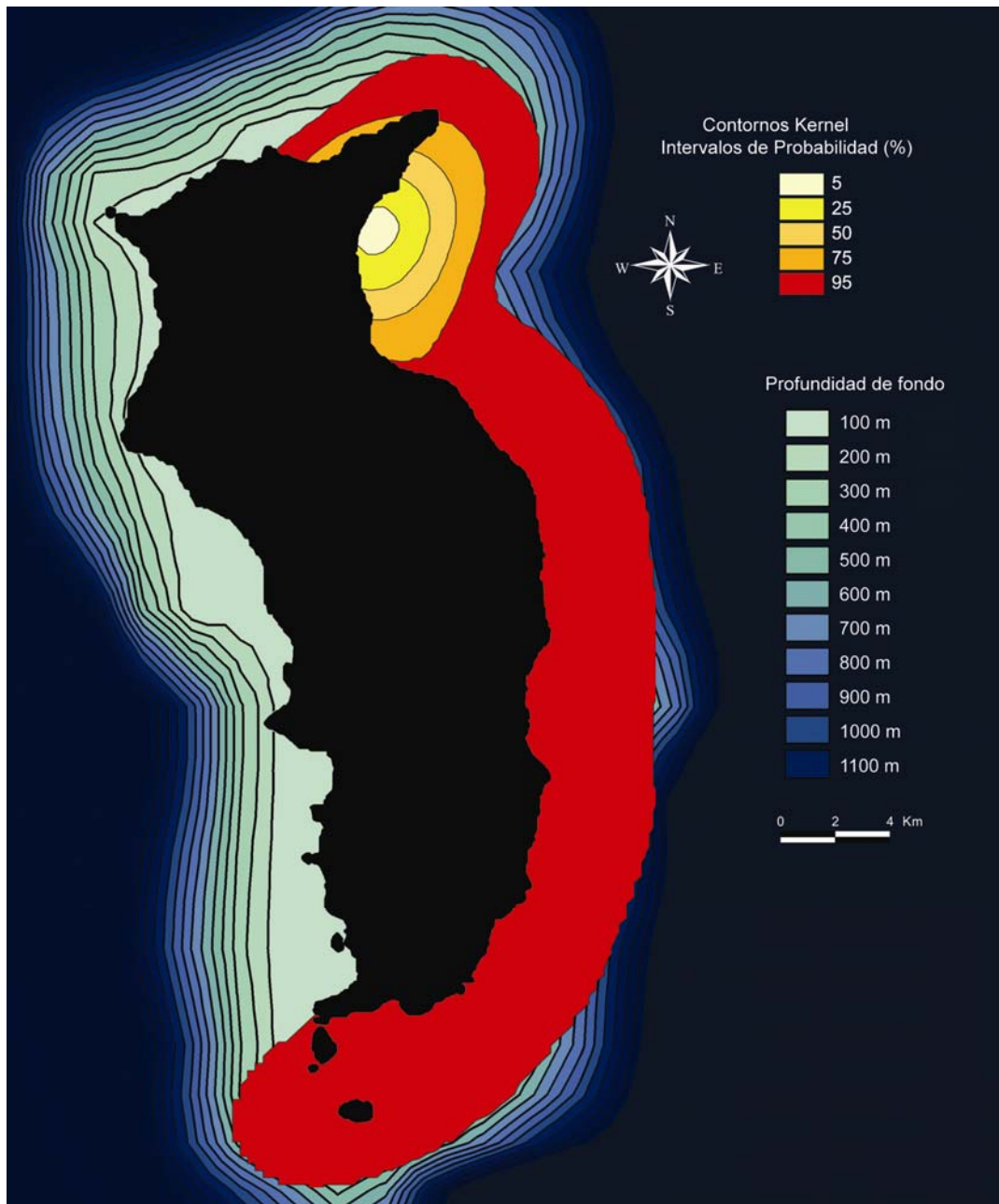


Fig. 49. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 5 registrado el periodo 3-4 de noviembre del 2007. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

Después del marcaje, el tiburón comenzó una serie de oscilaciones regulares entre la superficie y los 115 m. A las 09:28 el tiburón realizó el buceo más profundo registrado para este periodo (311 m) y posteriormente permaneció entre 237 y 283 m por el resto del seguimiento. Durante este rastreo, fue posible registrar la profundidad de la zona sobre la cual se estaba desplazando el tiburón. Durante la noche se pudo observar que el tiburón nadó mucho más alejado del fondo, acercándose a la superficie

incluso más cuando la profundidad se incrementaba. Durante el día, se pudo observar que estuvo mucho más cercano al fondo incluso en la parte final del seguimiento en la cual el fondo baja abruptamente y el tiburón sigue el relieve de manera continua (Fig. 50 a). Las preferencias de temperatura del agua experimentadas por el tiburón, se mantuvieron entre 7.8 a 20.5 ° C con un promedio de 16.4 ° C. Los movimientos verticales oscilaron entre los 0.3 – 314.2 m con un promedio de 60.1 m. A diferencia de los movimientos registrados para los otros tiburones, el tiempo que pasó TB 5 a las distintas profundidades fue relativamente homogéneo, pasando menos del 15 % en los intervalos de 1-110 m durante el día y durante la noche, presentando los picos en profundidades entre los 40 y 49.9 m (11.6 % y 14.1 % respectivamente) en ambos casos (Fig. 50 b). En el caso de la temperatura del agua, TB5 se mantuvo la mayor parte del tiempo en aguas con temperaturas entre los intervalos 19-19.9 ° C en el día y 15-15.9 ° C en la noche (Fig. 48 c).

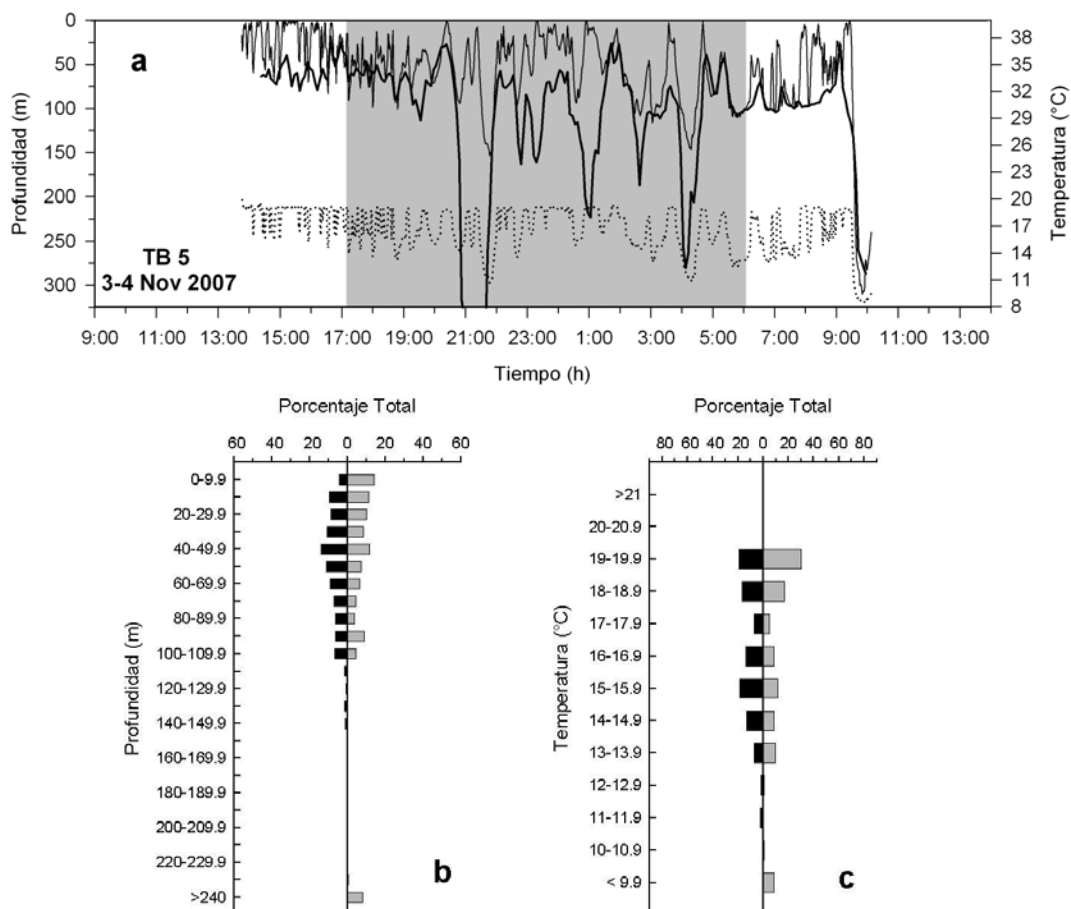


Fig. 50 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 5. La línea continua delgada representa la profundidad de buceo, la gruesa el fondo y la punteada la temperatura. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; **b)** Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 5; **c)** porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

7.2.3 TB 6. Este tiburón fue marcado con un transmisor externo tipo V22 TP el día 10 de noviembre del 2007 frente a la localidad conocida como Playa Norte y fue seguido por 25 h en dos periodos diferentes durante el mes de noviembre (Tabla 7).

Fecha	Periodo	Duración (horas)
10/Nov/07 - 11/Nov/07	12:58 -12:34	23:36
13/Nov/07	13:36 -17:00	3:24
Total		25:00

Tabla 7. Datos de los periodos de seguimiento de TB 6.

Como señas particulares, esta hembra tenía una talla aproximada de 5 m (LT). Presentaba varias cicatrices causadas por mordidas de otros congéneres en la cabeza del lado derecho, dos hendiduras en la aleta pectoral derecha y la aleta caudal cercenada en su lóbulo superior (Fig. 51).

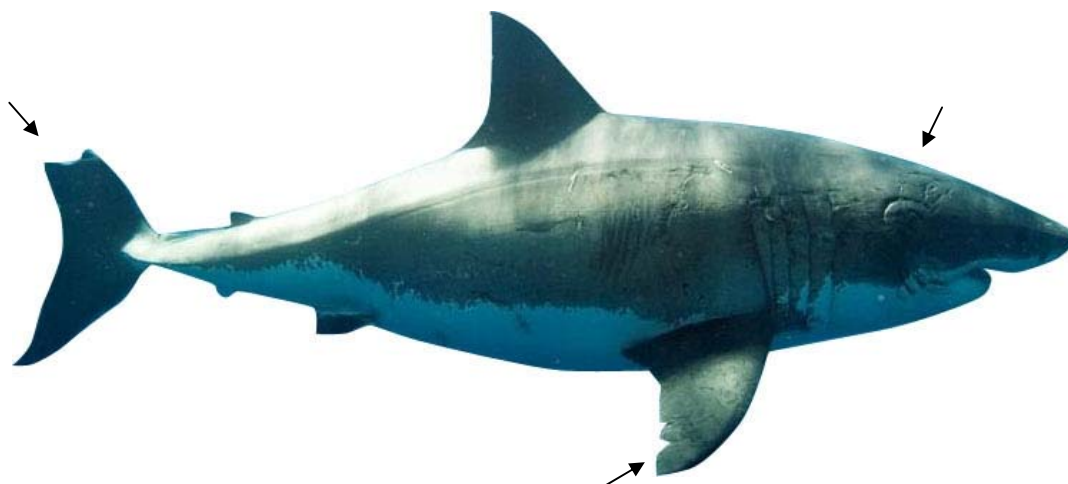


Figura 51. Fotografía de TB 6.

Después del marcaje, la hembra permaneció en la zona por algún tiempo y posteriormente comenzó a moverse hacia el sur. Al amanecer del día siguiente, TB 6 se encontraba a 1.83 km al este de Campo Arroyitos sobre el contorno de los 500 m de profundidad nadando en dirección sur. Minutos después tomó una dirección este hasta alcanzar el contorno de los 1000 m a 3.45 km al este de la isla. Durante este trayecto nadó a una profundidad entre 150 y 249.9 m para regresar después hacia la costa y subir a superficie en Punta Doble. Posteriormente tomó una dirección noreste, nadando sobre el contorno de los 400 m a profundidades entre 150 y 250 m de profundidad (Fig. 52).

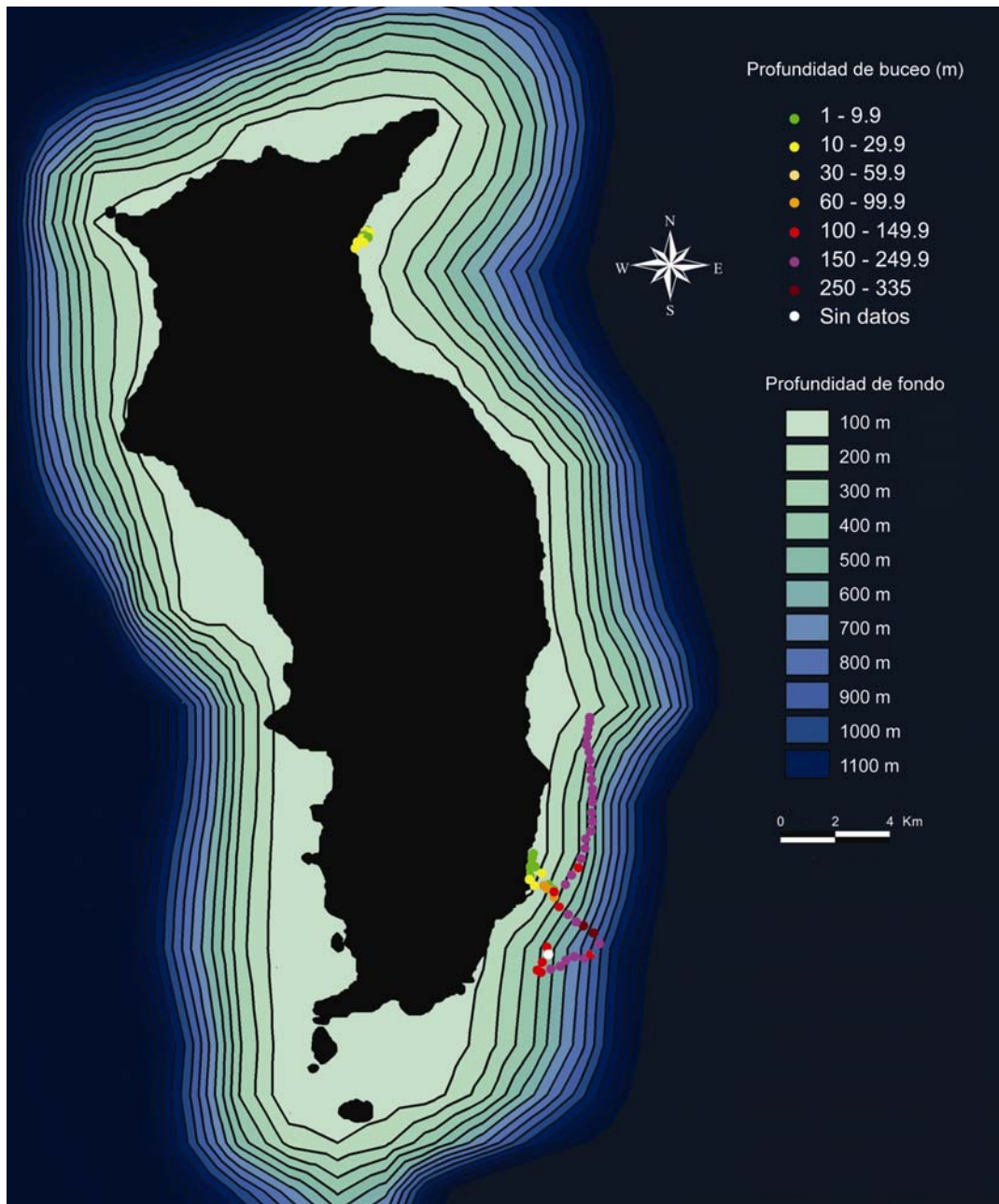


Fig. 52. Mapa del seguimiento de TB 6 durante el periodo 10-11 de noviembre del 2007 antes del atardecer y después del amanecer del día siguiente. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

A partir del sitio del marcaje, TB 6 tomó una dirección sur bordeando la costa a profundidades menores a los 30 m hasta que llegó a Punta Foca donde bajó a mayores profundidades, en su mayoría entre los 60-99.9 m de profundidad. Antes del amanecer, bajó a más de 100 m a 2.10 km al este de Los Corrales (Fig. 53).

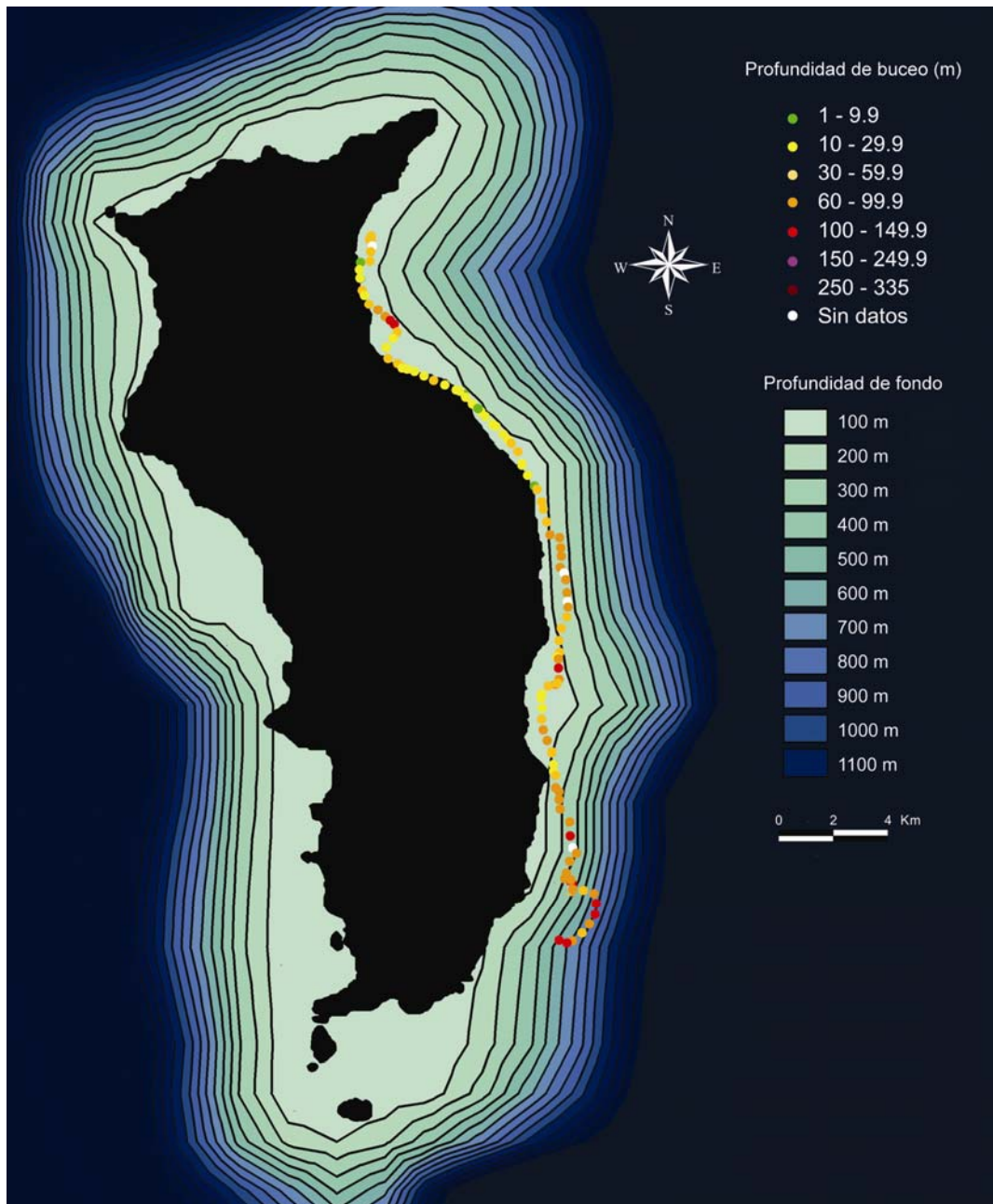


Fig. 53. Mapa del seguimiento de TB 6 durante el periodo 10-11 de noviembre del 07 durante la noche. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

Durante este periodo, TB 6 recorrió 54.9 km a una velocidad promedio de 0.6 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue 1.4 m s^{-1} (Fig. 54 a). Su tasa promedio de movimiento fue menor durante el día (0.56 m s^{-1}) que durante la noche (0.71 m s^{-1}). En el día, el pico se presentó en el intervalo $0-0.24 \text{ m s}^{-1}$, permaneciendo un 31.8 % del tiempo a estas velocidades. En la noche, el pico se presentó en el intervalo $0.75-0.99 \text{ m s}^{-1}$ con un segundo pico a una mayor velocidad entre $1-1.24 \text{ m s}^{-1}$ (Fig. 54 b).

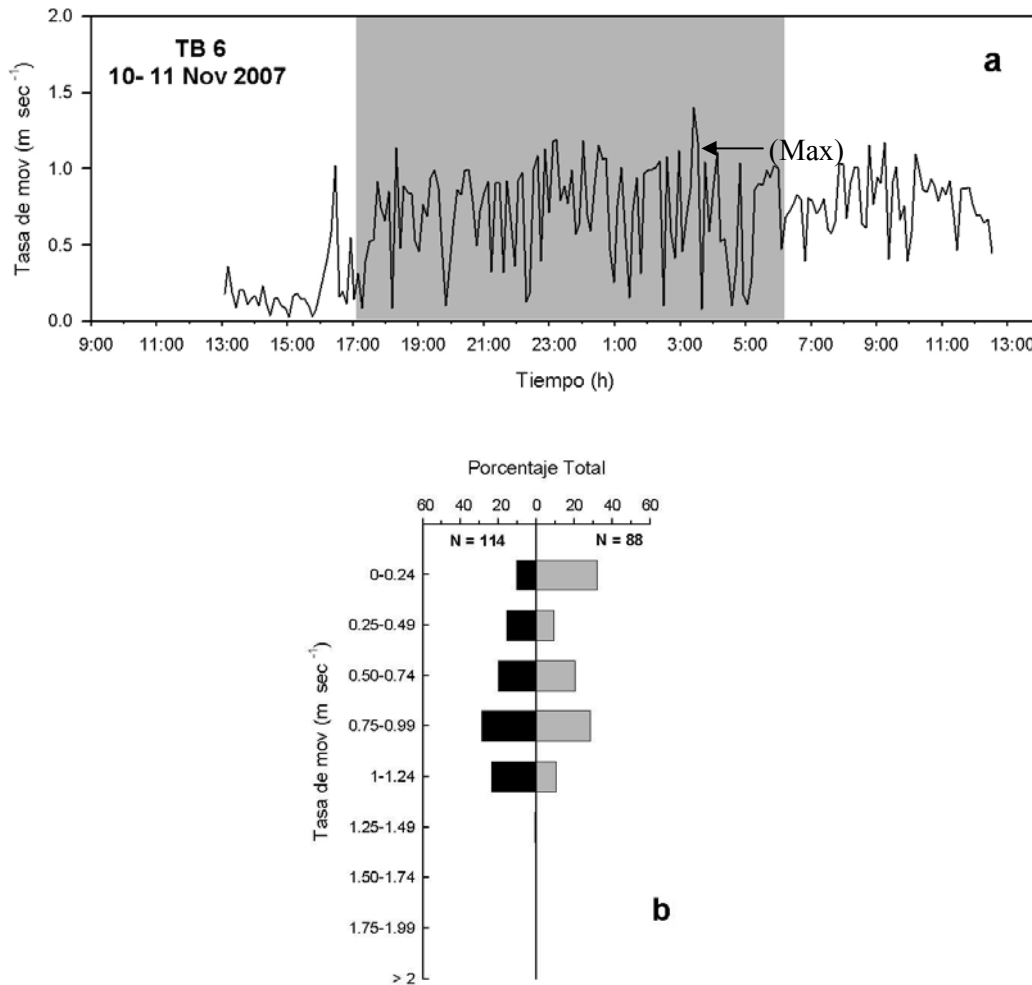


Fig. 54 a) Tasa de movimiento de TB 6 registrada para el periodo 10-11 de noviembre del 2007; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

El resultado del análisis de Fidelidad al sitio arrojó una $p < 0.5$ (0.019916) lo cual indica que existió fidelidad al sitio. El Rango de Hábitat abarcó desde Punta Barquito hasta Campo Arroyitos con un 95 % de probabilidad de que se encontrara en esta área de 154.70 km². Se presentaron dos zonas núcleo de actividad (Fig. 55). La primer zona abarcó de Cantil Blanco a la Esquina (9.71 km²); y la segunda del norte de Punta Pilar al sur de Punta Doble (23.25 km²).

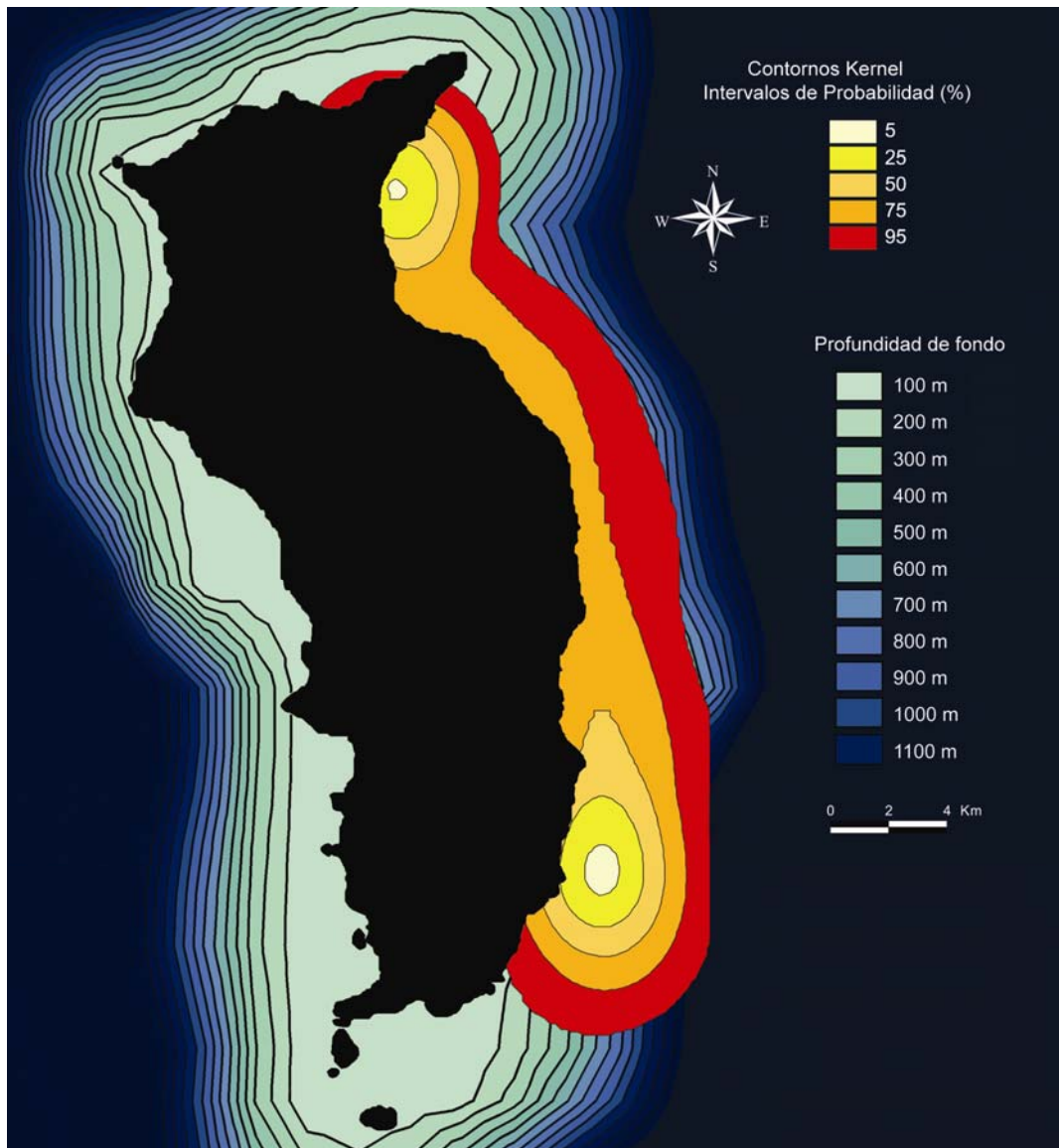


Fig. 55. Mapa de la bahía noreste de Isla Guadalupe mostrando el rango de hábitat de TB 6 registrado el periodo 10-11 de noviembre del 2007. Los contornos equivalen a intervalos de probabilidad de presencia en porcentajes de 5-95 %.

Después del marcaje a las 12:50 h, el tiburón descendió a 50 m y comenzó una serie de oscilaciones entre 0-50 m por las cinco horas siguientes. A las 18:25 h, el tiburón comenzó a descender a 138 m, y después de subir a superficie comenzó otra serie de oscilaciones entre 0-50 m hasta las 21:51 h. De 23:19 a 04:18 h se mantuvo a profundidades entre los 15 m y los 86 m. Entre las 04:19 y las 07:43 h, el intervalo de profundidades se mantuvo entre 29 y 145 m. Posteriormente nadó hasta la máxima profundidad registrada para este animal (269.2 m) y subió de nuevo a superficie manteniéndose alrededor de una hora en superficie. A las 9:45 comenzó a descender y

se mantuvo entre los 100 y 224 m hasta el final del seguimiento. Las preferencias de temperatura del agua experimentadas por el tiburón, se mantuvieron entre 9.2 y 19.4 °C con un promedio de 15.5 °C (Fig. 56 a). En cuanto al tiempo en que pasó en las distintas profundidades, TB 6 presentó los picos en los intervalos de menores profundidades. Durante el día, el 30.2 % del tiempo lo pasó en los intervalos de 0-19.9 m, sin embargo; pasó el 49 % del tiempo en aguas con profundidades de 140 a 210 m. Durante la noche, no pasó tiempo en aguas con profundidades mayores a los 139 m. La mayor parte del tiempo la pasó en profundidades menores a los 50 m con el pico representando el 15.9 % en el intervalo de 10–19.9 m (Fig. 56 b). Sus preferencias térmicas se vieron claramente relacionadas hacia temperaturas más altas, permaneciendo más del 30 % en el intervalo de 18-18.9 °C en ambos casos (Fig. 56 c).

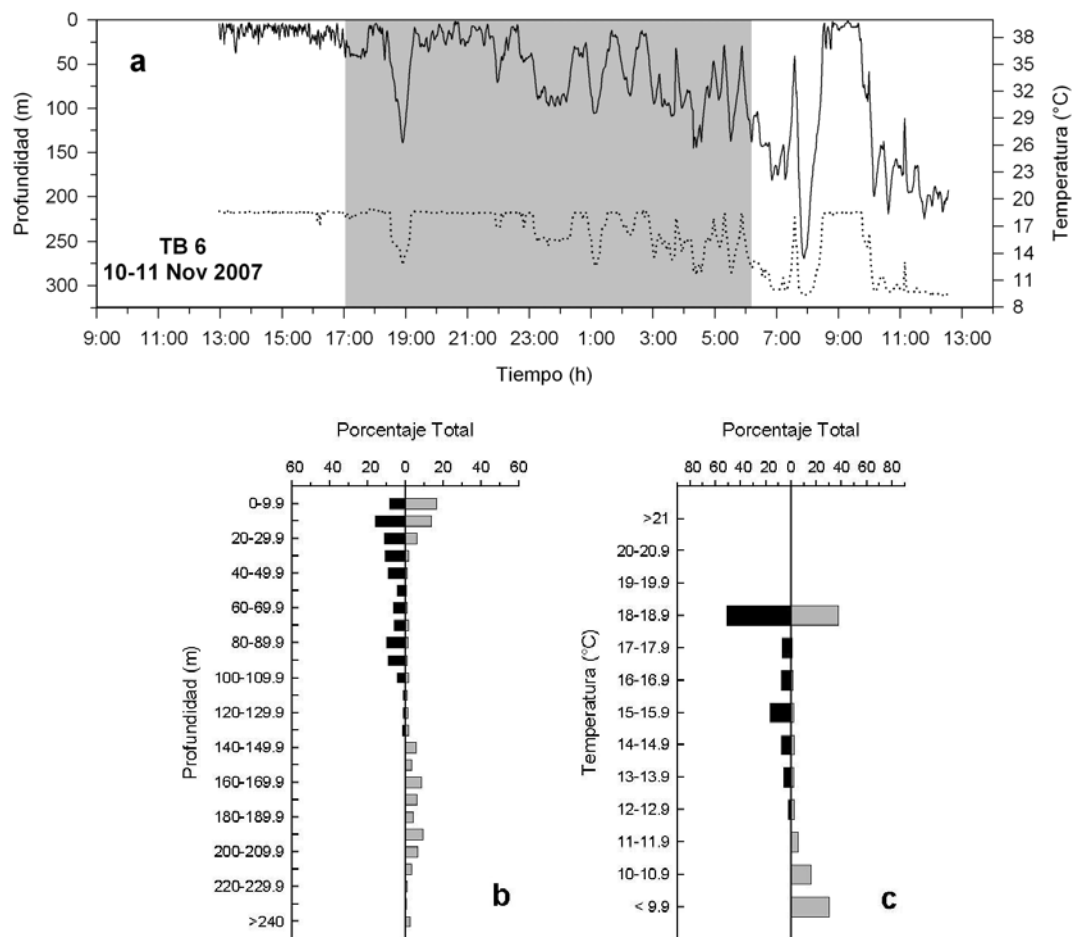


Fig. 56 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 6. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura del agua. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 6; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

El 13 de noviembre del 2007 TB 6 fue detectado por segunda vez a 1.76 km al este de Primer Cañón a profundidades de más de 250 m sobre el contorno de 500 m. Al llegar al contorno de los 200 m, tomó una dirección norte nadando a menor profundidad (150-249.9 m) para acercarse 0.65 km al este de Playa Norte donde subió a superficie. Posteriormente bajó de nuevo en dirección suroeste acercándose a la costa para después seguir con su trayecto hacia el sureste a 2.95 km de la esquina donde lo perdimos (Fig. 57).

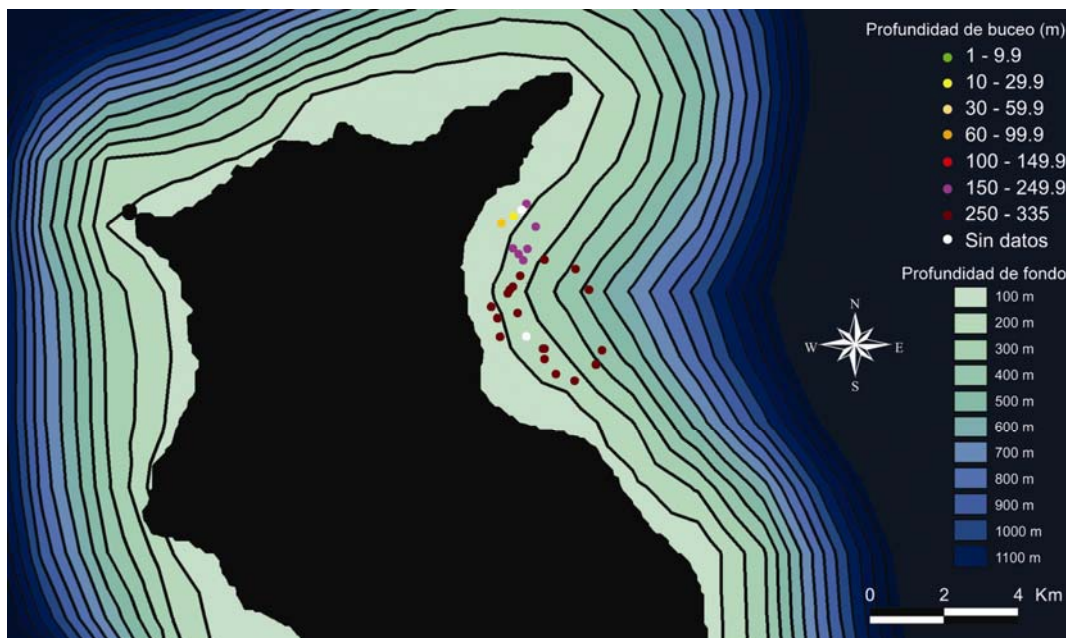


Fig. 57. Mapa del seguimiento de TB 6 durante el día 13 de noviembre del 2007. Las posiciones fueron graficadas cada 7 minutos con códigos de color de acuerdo a la profundidad de buceo.

Durante este periodo, TB 6 nadó una distancia de 14.6 km a una velocidad promedio de 1.25 m s^{-1} . La máxima velocidad registrada fue de 2.06 m s^{-1} (Fig. 58 a). El pico se presentó en el intervalo $1.50\text{-}1.74 \text{ m s}^{-1}$, permaneciendo un 28.5 % del tiempo nadando a estas velocidades (Fig. 58 b).

Mediante el análisis de Fidelidad al sitio se obtuvo una $p > 0.05$ lo cual indica que el movimiento registrado fue al azar, y por lo tanto no existió fidelidad al sitio.

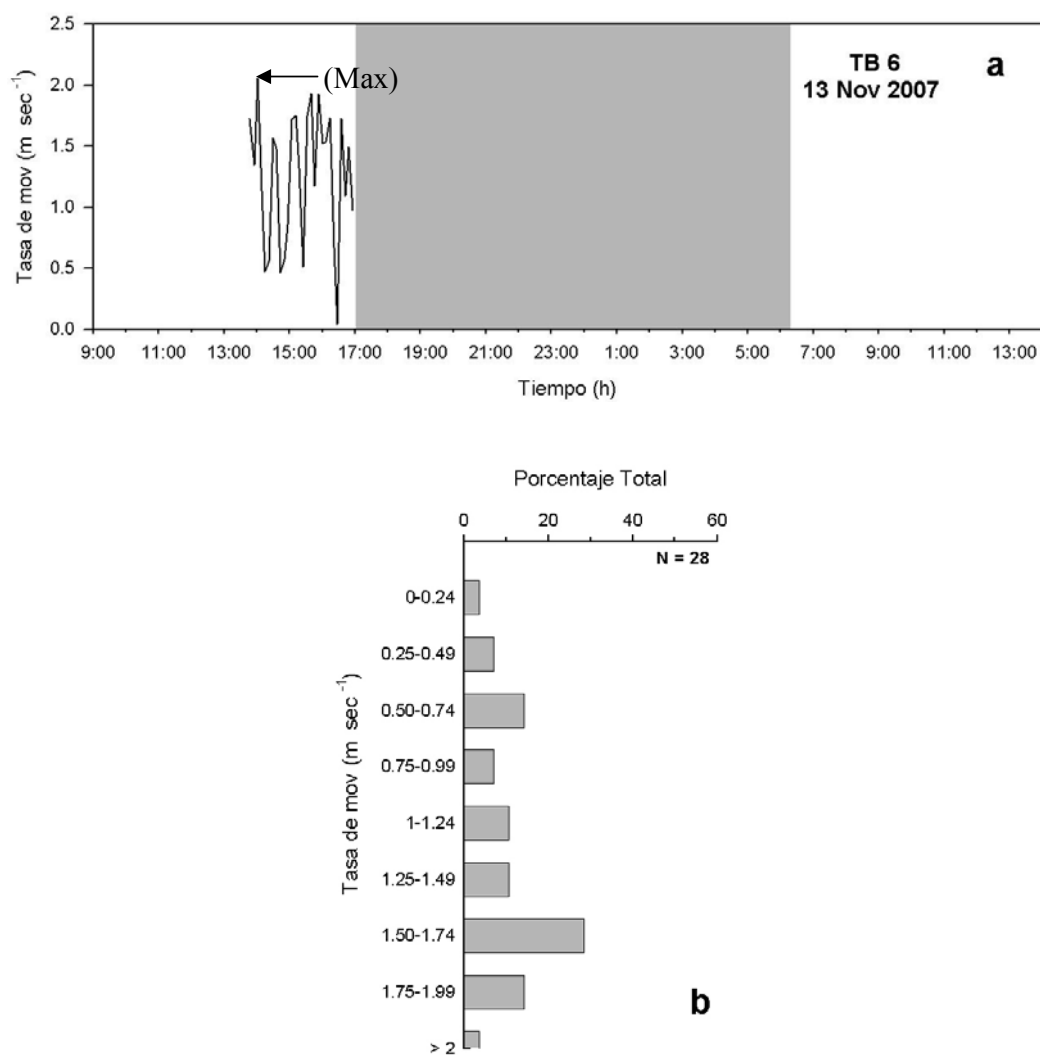


Fig. 58 a) Tasa de movimiento de TB 6 registrada para el día 13 de noviembre del 2007; b) Porcentaje del número total de movimientos para los distintos intervalos de velocidad registrados.

Al detectar la señal este día, TB 6 se encontraba a la mayor profundidad registrada para cualquier tiburón seguido durante este estudio (339.5 m de profundidad). A las 13:55 h comenzó a ascender alcanzando los 175 m. Minutos después siguió ascendiendo para alcanzar la superficie a las 14:49 h. A las 14:55 h comenzó a descender de nuevo hasta alcanzar los 320 m a las 15:13 h y se mantuvo a una profundidad entre los 250 y 320 m por el resto del seguimiento.

Durante este rastreo, sus preferencias de profundidad variaron desde superficie hasta 339.5 m con un promedio de 262.7 m. Las preferencias de temperatura del agua experimentadas por el tiburón se mantuvieron entre los 8.1 y 19.1 ° C con un promedio de 9.4 ° C (Fig. 59 a). La profundidad a la que se encontró la mayoría del tiempo (75.7 %) fue a profundidades de más de 240 m (Fig. 59 b) y por consiguiente a temperaturas de menos de 9.9 ° C (Fig. 59 c).

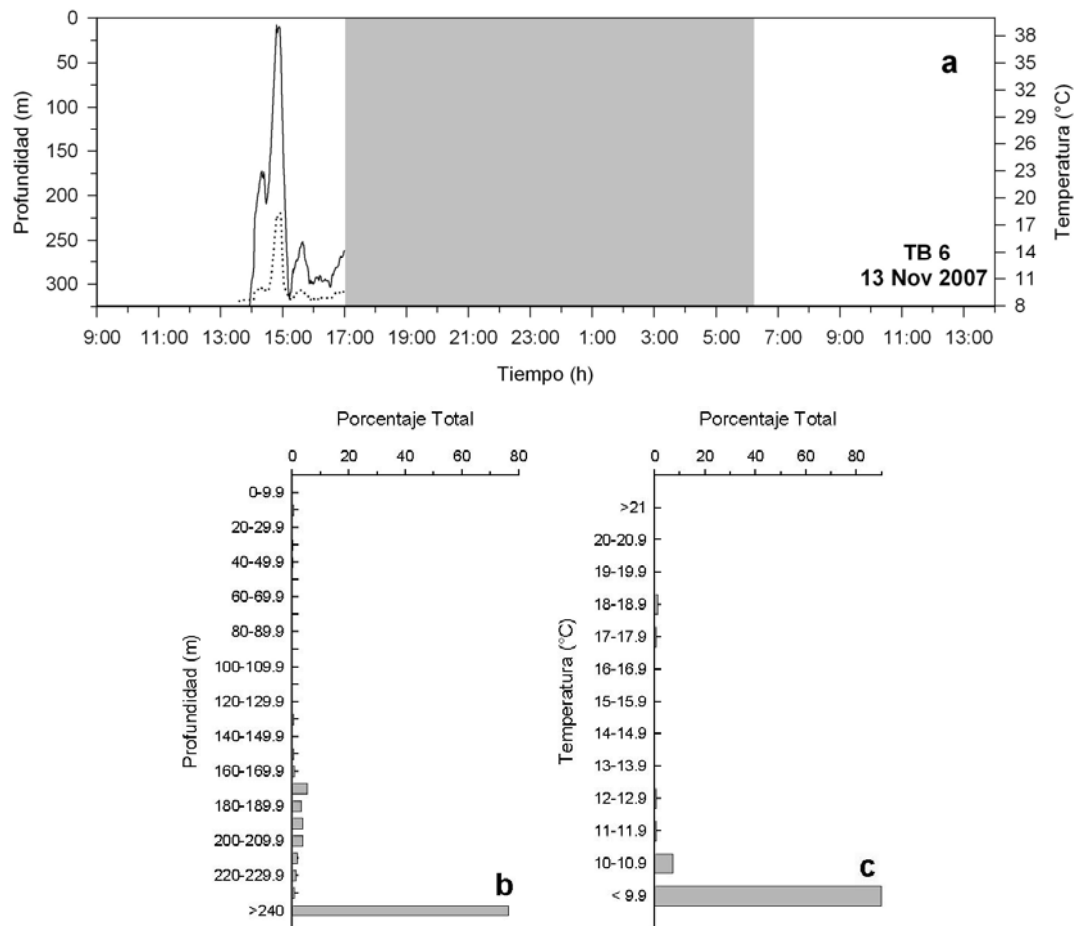


Fig. 59 a) Movimientos verticales y temperatura del agua en la que se movió TB 6. La línea continua representa la profundidad de buceo y la punteada la temperatura del agua. La zona gris representa el tiempo entre atardecer y amanecer; b) Porcentajes del número total de profundidades en las que se mantuvo TB 6; c) porcentajes del número total de temperaturas registradas (barras negras = noche, barras grises = día).

Debido a los objetivos planteados en esta tesis, se dividieron los datos de los tiburones de acuerdo a su estadio en juveniles y adultos. Juveniles son los individuos menores a 4.6 m (LT) en el caso de las hembras y menores a 3.5 m (LT) en el caso de los machos (Compagno, 2001). Siguiendo la talla de primera madurez estipulada TB 1 y TB 4 fueron considerados como juveniles y el resto de los tiburones como adultos.

7.3 Juveniles –vs- adultos (Movimientos en sentido horizontal)

7.3.1 Tasa de movimiento

Con el fin de comparar de manera gráfica las diferencias entre las velocidades presentadas por ambos estadios se hicieron gráficas de caja (Fig. 60). Mediante la prueba de T de Student se encontraron diferencias significativas entre las velocidades de los juveniles con respecto a las de los adultos ($p = .001$).

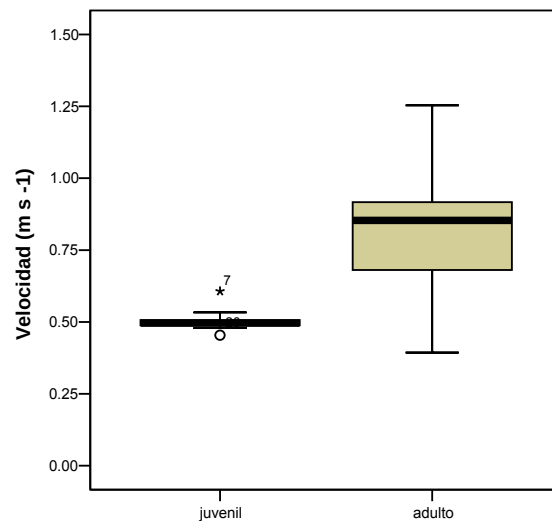


Fig. 60 Comparación de velocidades experimentadas por los juveniles y los adultos.

En el caso de las velocidades experimentadas por los juveniles durante el día y la noche (Fig. 61) no se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .2$).

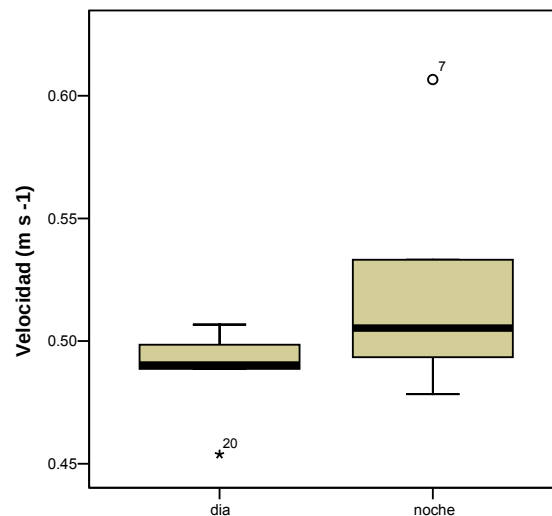


Fig. 61 Comparación de velocidades experimentadas por los juveniles durante el día y la noche.

En el caso de los adultos (Fig. 62) tampoco se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .7$).

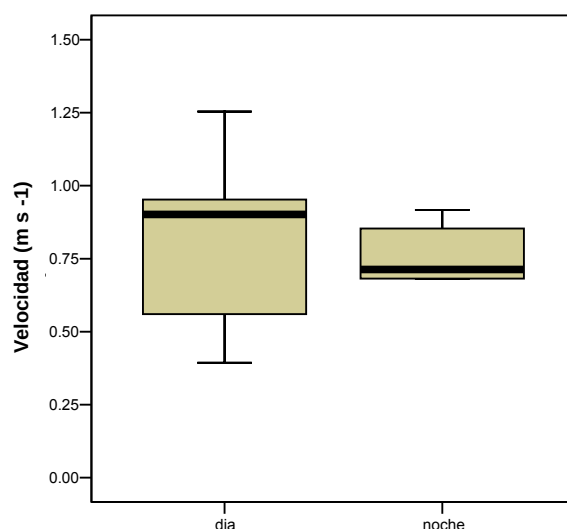


Fig. 62 Comparación de velocidades experimentadas por los adultos durante el día y la noche.

7.3.2 Rango de hábitat

Con el fin de comparar los espacios de actividad entre los diferentes estadios se utilizaron los rangos de hábitat en km^2 correspondientes a los intervalos de probabilidad del 50 % (Tabla 8), debido a que dicho intervalo es menos afectado por desviaciones generadas a partir de suposiciones de los modelos del rango de hábitat (Hooge *et al.* 2000).

Tiburón	Longitud Total (m)	Rango (km^2) al 50 %
1	3	0.29
2	4	1.03
3	4	8.41
4	1.8	0.17
5	4.5	17.36
6	5	23.25

Tabla 8. Comparación entre la longitud total de los tiburones que presentaron fidelidad al sitio con su rango de hábitat en km^2 .

Analizando los datos anteriores se encontró una relación exponencial entre la longitud total del animal y el rango de hábitat que presentó (Fig. 63).

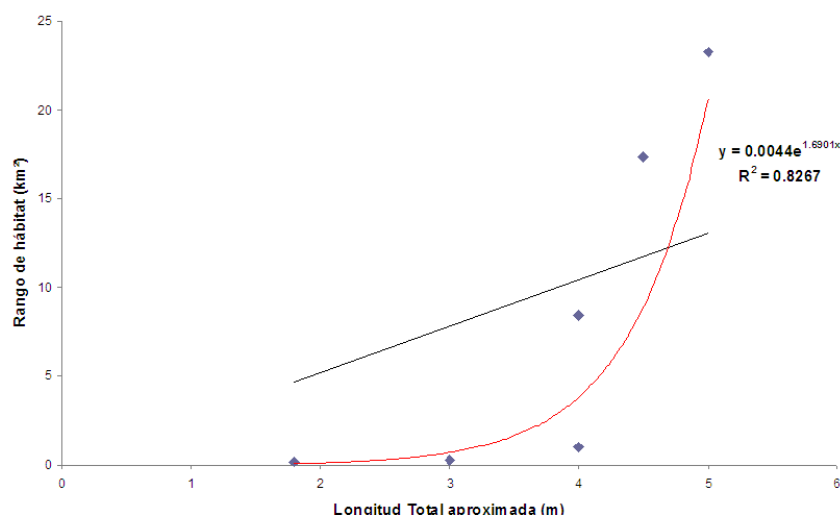


Fig. 63. Regresión lineal de la longitud total –vs- el rango de hábitat de los tiburones blancos que presentaron fidelidad al sitio en Isla Guadalupe.

7.4 Juveniles –vs- adultos (Movimientos en sentido vertical)

7.4.1 Profundidad

Con el fin de observar las diferencias entre el día y la noche se hicieron gráficas de caja comparando los datos de profundidad en conjunto durante el día y durante la noche (Fig. 64). Se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .023$).

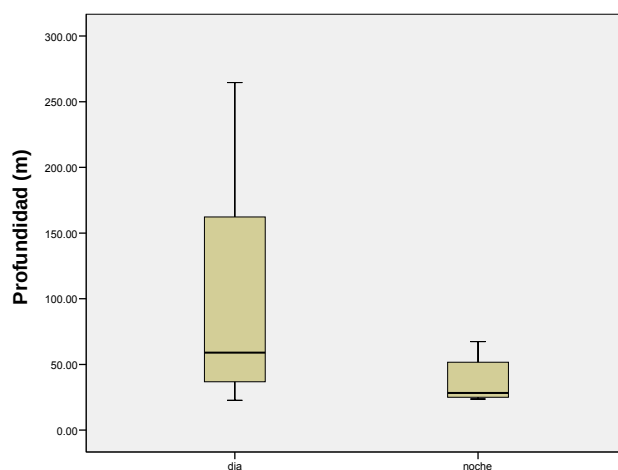


Fig. 64 Comparación de las diferentes profundidades experimentadas durante día y noche.

Para comparar las diferencias entre estadios se graficó la profundidad a la que se mantuvieron los juveniles y los adultos (Fig. 65). Se encontraron diferencias significativas entre las profundidades experimentadas por ambos estadios ($p = .008$).

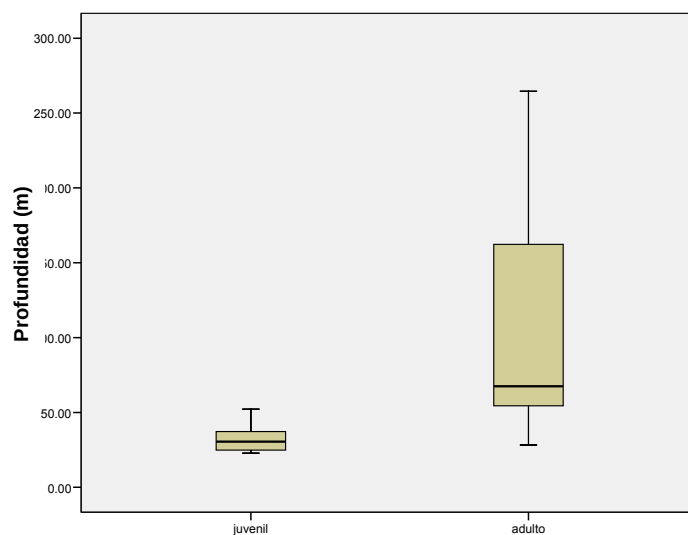


Fig. 65 Comparación de las diferentes profundidades experimentadas entre juveniles y adultos.

Para el caso de la profundidad experimentada por los juveniles (Fig. 66), no se encontraron diferencias significativas entre día y noche ($p = .065$).

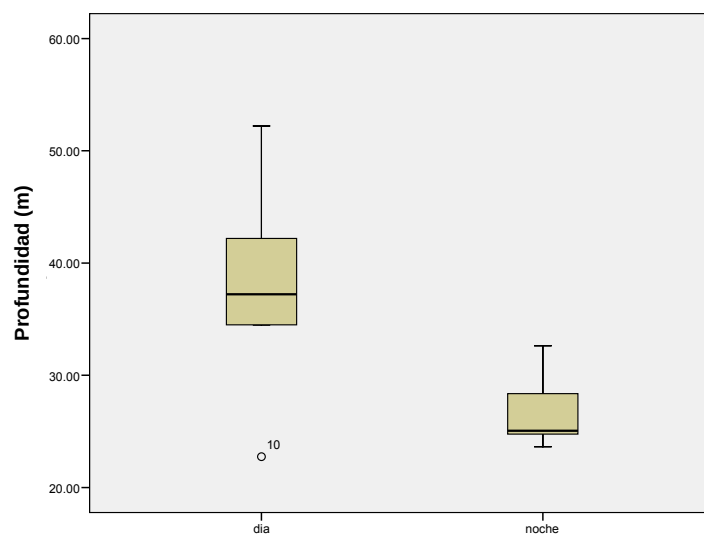


Fig. 66 Comparación de las diferentes profundidades experimentadas por los juveniles durante día y noche.

Con el fin de observar las diferencias en la profundidad experimentada entre el día y la noche se hicieron gráficas de caja comparando los datos de los adultos (Fig. 67). Se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .022$).

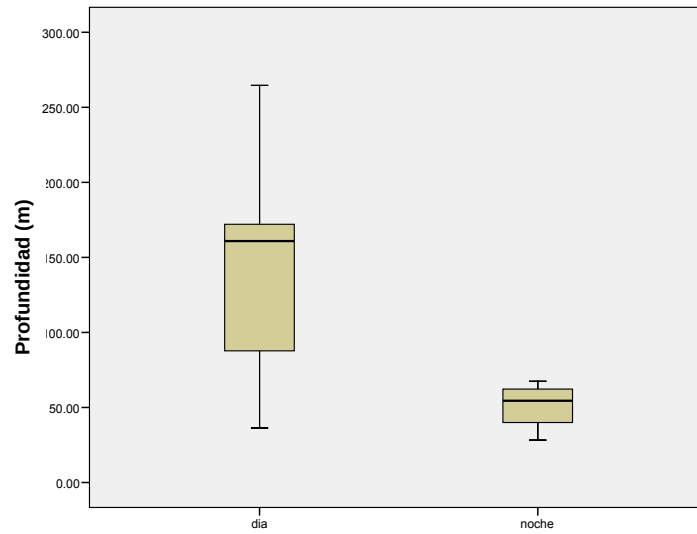


Fig. 67 Comparación de las diferentes profundidades experimentadas por los adultos.

7.4.2 Temperatura

Con el fin de observar las diferencias en las preferencias térmicas de los tiburones entre el día y la noche se hicieron gráficas de caja comparando los datos en conjunto (Fig. 68). Se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .020$).

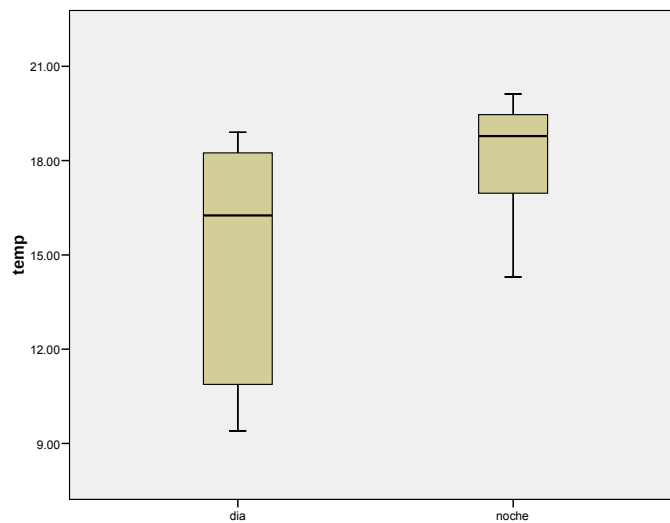


Fig. 68 Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas durante día y noche para todos los tiburones en conjunto.

Para comparar las diferencias entre estadios se graficó la temperatura a la que se mantuvieron los juveniles y las temperaturas a las que se mantuvieron los adultos (Fig. 69). Se encontraron diferencias significativas entre las preferencias térmicas de ambos estadios ($p = .001$).

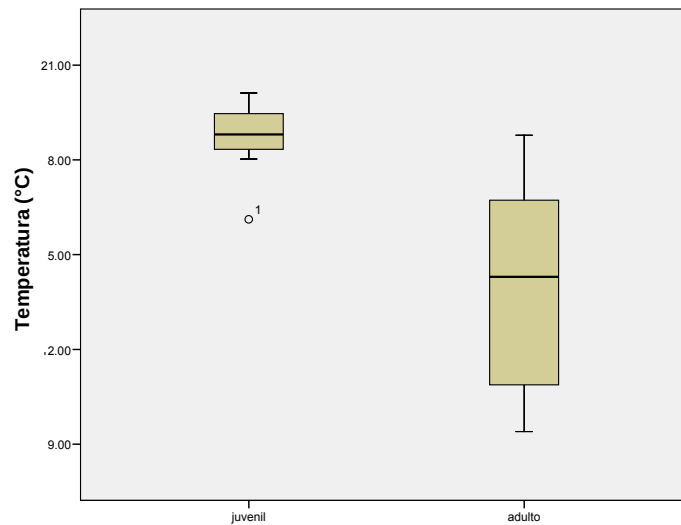


Fig. 69 Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas entre juveniles y adultos.

Con el fin de observar las diferencias en la temperatura experimentada entre el día y la noche se hicieron gráficas de caja comparando los datos de los juveniles (Fig. 70). Se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .035$).

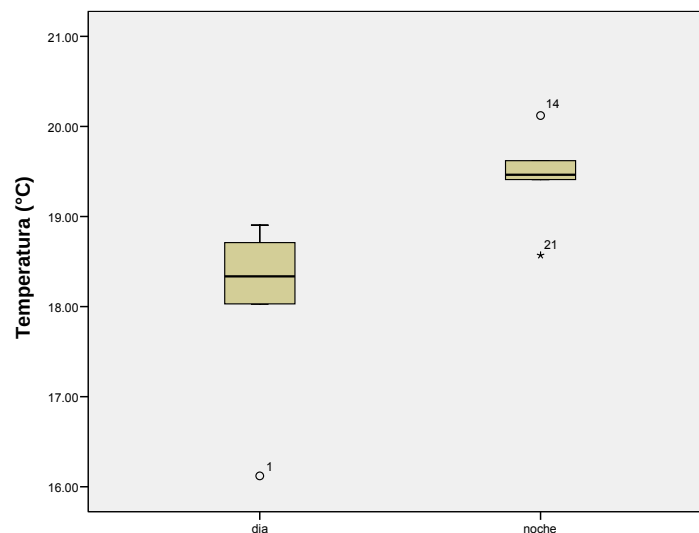


Fig. 70 Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas por los juveniles durante noche y día.

Con el fin de observar las diferencias en la temperatura experimentada entre el día y la noche se hicieron gráficas de caja comparando los datos de los adultos (Fig. 71). No se encontraron diferencias significativas entre ambos periodos ($p = .068$).

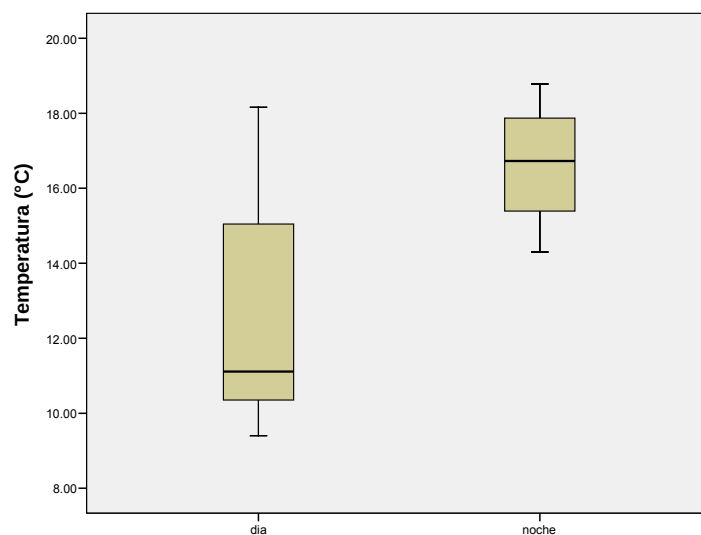


Fig. 71 Comparación de las diferentes temperaturas experimentadas por los adultos.

7.5 Depredación

7.5.1. Presas Potenciales

Juveniles

En las inmersiones realizadas en aguas someras, fueron observadas diferentes presas potenciales para los tiburones blancos juveniles (Tabla 9 y Anexo III).

Nombre Común	Especie	Localidad	Profundidad (m)
Lenguado de California*	<i>Paralichthys californica</i>	CG y PN	62
Raya Murciélago*	<i>Myliobatis californica</i>	CG y PN	15-40
Chopa medialuna	<i>Medialuna californiensis</i>	CG	40
Cabrilla sargacera	<i>Paralabrax clathratus</i>	CG y PN	3-21
Pez Luna*	<i>Mola mola</i>	PN	2
Pez Diablo*	<i>Scorpaena mystes</i>	PN	38-60
Macarela*	<i>Scomber japonicus</i>	PN	0-20
Sardina*	<i>Sardinops sagax</i>	PN	0-20
Mero pescada	<i>Stereolepis gigas</i>	CG	46
Atún aleta amarilla*	<i>Thunnus albacares</i>	PN	0-20

Tabla 9. Presas potenciales registradas para los tiburones blancos juveniles. (*) Han sido registradas como presas en otras partes del mundo (Compagno, 2001). PN, Playa Norte; CG, Cañones Gemelos.

Además de las presas anteriores, otras que podrían ser presas potenciales de los adultos, debido a las profundidades a las que se encontraron, incluyen las registradas en Playa Palmas, Cañones Gemelos y Playa Norte (Tabla 10 y Anexo III).

Nombre Común	Especie	Localidad	Profundidad (m)
Quimera moteada*	<i>Hydrolagus coliei</i>	PP	289.3
Raya narigona	<i>Raja rhina</i>	PP	262
Raya eléctrica	<i>Torpedo californica</i>	CG	77.4-200
Elefante Marino del Norte*	<i>Mirounga angustirostris</i>	PN y CG	0-200

Tabla 10. Presas potenciales registradas para tiburones blancos adultos. (*) Han sido registradas como presas en otras partes del mundo (Compagno, 2001). PN, Playa Norte; CG, Cañones Gemelos; PP, Playa Palmas.

7.5.2 Depredación en pinnípedos

Durante la investigación se registraron diez eventos de depredación de tiburones blancos sobre pinnípedos en Isla Guadalupe (Tabla 11 y Anexo IV).

Fecha	Hora	Localidad y Coordenadas	Presa	Tiburón
4/Oct/05	17:00	Playa Norte (N 29°08.990' W118°16.949')	Ma (Sa ♀)	♂ (4 m)
3/Oct/07	13:20	Playa Norte (N 29°08.987' W118°17.172')	Ma (Sa ♀)	♂ (4.5 m)
10/Dic/08	17:45	Noreste de la Bahía a 2 km aproximadamente	Ma (?)	♂ (5 m)
11/Dic/08	6:30	Noreste de la Bahía a 300 m aproximadamente	Ma (?)	?
12/Dic/08	9:30	Noreste de la Bahía (N 29°08.694' W118°15.437')	Ma (?)	?
14/Dic/08	12:14	Playa Norte (animal que sobrevivió ataque)	Ma (A ♂)	?
14/Dic/08	13:45	Este de Cañones Gemelos (N 29°06.724' W118°16.187')	Ma (Sa ♀)	♀ (5 m)
14/Dic/08	14:01	Este de Cañones Gemelos (N 29°06.455' W118°15.393')	Ma (Sa ♀)	♂ (4.5 m)
14/Dic/08	16:16	Este de Cañones Gemelos (N 29°06.404' W118°16.501')	Ma (Sa ♀)	♀ (6 m)
15/Dic/08	16:07	Este de Cañones Gemelos (N 29°06.356' W118°16.712')	At (Sa ♀)	♂ (4 m)

Tabla 11. Registros de pinnípedos atacados en Isla Guadalupe. Ma, *Mirounga angustirostris*; At, *Arctocephalus townsendi*; Sa, Subadulto; A, adulto; ?, Indeterminado.

7.5.3 Interacciones sociales

Durante los eventos de depredación de los tiburones blancos sobre pinnípedos en Isla Guadalupe, se registraron diferentes interacciones intraespecíficas entre los tiburones que a continuación se describen:

Nado paralelo. Dos tiburones nadan muy cerca manteniendo un curso paralelo. Se considera que es para que los competidores se comparen en tamaño y fuerza. La interacción comúnmente termina cuando uno de los tiburones se marcha (Fig. 72).



Figura 72. Nado paralelo

Seguimiento. Un tiburón sigue a otro repitiendo sus movimientos. Este comportamiento podría ser para intimidar o tratar de determinar su tamaño, fuerza o voluntad de pelear (Fig. 73).



Figura 73. Seguimiento

Embestir en falso. Sucede cuando dos tiburones blancos están en curso de colisión frontal y ambos se mueven simultáneamente antes de chocar. Es posible que al igual que en el caso anterior, se trate de una prueba de superioridad y termina cuando ambos individuos se alejan (Fig. 74).



Figura 74. Embestida en falso.

Nado cercano. Sucede cuando dos tiburones nadan de forma paralela en direcciones opuestas, realizando una inspección visual mutua. Podría ser utilizado para reconocimiento mutuo (Fig. 75).



Figura 75. Nado cercano.

Bostezo de mandíbula. Durante este comportamiento el tiburón enseña su mandíbula inferior sin enseñar los dientes superiores. La acción puede repetirse de manera rítmica. Comúnmente el tiburón se acerca a su rival a dos cuerpos de distancia, muestra la mandíbula, la cierra una o dos veces y se aleja. Puede tratarse de una forma de amenaza entre individuos (Fig. 76).



Figura 76. Bostezo de mandíbula.

Depresión de aletas pectorales. El tiburón responde a situaciones de confrontación bajando sus aletas pectorales al mismo nivel y las mantiene rígidas en esa posición. Esta es una respuesta gradual, y el grado de depresión de las aletas es proporcional a la gravedad de la amenaza. Generalmente un tiburón blanco en esta postura terminará por alejarse (Fig. 77).



Figura 77. Depresión de las aletas pectorales.

Palmada de cola. Consiste en levantar la aleta caudal y salpicar agua en dirección del oponente. Al tiburón intruso sólo se le permite alimentarse de la presa si el vigor y la frecuencia de su palmada son mayores que las de su oponente (Fig. 78).



Figura 78. Palmada de cola.

Salto fuera del agua. Consisten en propulsar todo el cuerpo o gran parte del mismo fuera del agua. En varias partes del mundo los saltos son efectuados comúnmente cuando el tiburón se encuentra persiguiendo a una presa en superficie (Martin *et al.* 2005). En Isla Guadalupe parecen no estar relacionadas con la depredación, sino para demostrar su tamaño y fuerza por el sonido generado al caer al agua (Fig. 79).



Figura 79. Salto cuerpo completo fuera del agua.

8. DISCUSIÓN

8.1 Movimientos Horizontales

8.1.1 Tasa de Movimiento

La tasa media de movimiento para los juveniles fue de 0.50 ± 0.04 . Durante 24 hrs fueron similares, manteniéndose en un intervalo de $0.48 \text{ m s}^{-1} \pm 0.02$ durante el día y de $0.52 \text{ m s}^{-1} \pm 0.05$ durante la noche, sin encontrarse diferencias significativas ($p = 0.18$).

Las tasas medias de movimiento de los adultos fueron mayores que las registradas para los juveniles, permaneciendo en $0.80 \text{ m s}^{-1} \pm 0.28$ durante el día y $0.76 \text{ m s}^{-1} \pm 0.10$ durante la noche, sin encontrarse diferencias significativas entre ambos periodos ($p = 0.76$). Cabe destacar que las velocidades registradas para los juveniles y los adultos (Fig. 60) tuvieron diferencias significativas ($p = 0.001$). Esta diferencia de velocidades podría estar relacionada con la capacidad de termorregulación entre ambos estadios de madurez ya que según Dewar et al. (2004), esta capacidad de termorregulación parece ser menor en los juveniles. Se ha observado que los tiburones que presentan endotermia tienen tasas de movimiento mayores que las registradas para especies de tiburones que no termo regulan. En un estudio realizado en la Jolla Canyon, California, Klimley et al. (2002), descubrieron que los tiburones mako (*Isurus oxyrinchus*) y blanco presentaban tasas de movimiento más rápidas que las de especies ectotérmicas como el tiburón azul (*Prionace glauca*). Además de lo anterior, Goldman (1997) estableció que existen varios beneficios de la endotermia entre los cuales se encontraban tasas incrementadas de actividad cerebral, digestiva y muscular.

La tasa de movimiento promedio para los adultos en Isla Guadalupe fue de $0.79 \text{ m s}^{-1} \pm .22$. Esta tasa de movimiento es menor a la reportada en otros estudios realizados en diferentes partes del mundo. Para la costa este de Estados Unidos, Carey et al. (1982) reportaron una velocidad de 3.2 m s^{-1} durante el trayecto de un tiburón blanco desde la costa de New York a Hudson Canyon, recorriendo alrededor de 190 km. Strong et al. (1992) reportaron la misma velocidad para tiburones que viajaron entre diferentes islas al sur de Australia. En ambos casos, los movimientos de los tiburones fueron relativamente direccionales y recorriendo distancias grandes.

Goldman y Anderson (1999), reportaron una velocidad menor a la de los estudios anteriores (2.3 m s^{-1}) en Islas Farallón y atribuyeron esta diferencia a que los movimientos de los tiburones se realizaron en un área pequeña de desplazamiento entre las islas. Para el caso particular de Isla Guadalupe, no existen otras islas cercanas y la distancia a la costa de Baja California es alrededor de 230 km, por lo que la menor velocidad registrada, podría deberse a que los tiburones restringen sus movimientos a diferentes partes de la isla sin alejarse demasiado de la misma.

Es importante mencionar que aún cuando los adultos presentaron velocidades mayores que los juveniles, cuando se encontraban cerca de la costa sus velocidades fueron mucho más bajas, con excepción de TB 5. Para el caso de TB 2, sus movimientos estuvieron restringidos a la zona costera de la parte norte de la isla y su velocidad promedio fue de 0.6 m s^{-1} . TB 3 presentó una velocidad de 0.58 m s^{-1} el primer día del seguimiento y TB 6 presentó una velocidad de 0.6 m s^{-1} durante su trayecto hacia la parte sur de la isla. Aunque el trayecto recorrido por TB 6 fue muy similar al de TB 5, su tasa menor de movimiento y su regreso a la bahía noreste (como se comprobó dos días después), son indicativos de un comportamiento distinto. El TB 5 se dirigió constantemente hacia el sur a una velocidad promedio mucho mayor (0.9 m s^{-1}) para perderse a 300 m de profundidad en dirección suroeste, probablemente en su migración hacia el oeste. Este patrón de movimientos de forma lenta mientras se encuentran cercanos de la costa podría estar relacionado con movimientos de patrullaje en busca de presas, principalmente pinnípedos.

8.1.2 Rango de hábitat

Los movimientos horizontales de los juveniles (TB 1 y TB 4) estuvieron restringidos únicamente a la zona costera de la isla, tanto de día como de noche, no pasaban de la isobata de 100 m, lo cual indica que los juveniles tienen una distribución diferente a la de los adultos (segregación por tamaño), como ha sido observado en otras especies de tiburones en el mundo (Springer, 1967). En la costa oriental de Estados Unidos, los juveniles del tiburón blanco tienen una distribución nerítica, ya que se ha registrado la captura de un gran número de individuos durante torneos de pesca deportiva, cerca de la costa en la zona de New York y New Jersey. Asimismo, no se han observado tiburones blancos juveniles en aguas oceánicas en esta zona del Atlántico

(Casey y Pratt, 1985). En Isla Guadalupe, los juveniles pasaron la mayor parte del tiempo moviéndose cerca de la costa en la región nororiental de la isla; sin embargo durante la noche sus movimientos se restringieron más en la zona comprendida entre La Esquina y Playa Palmas. Mediante la prueba de movimientos al azar (*Random walks*) se determinó que los juveniles presentaron fidelidad al sitio en esta zona. Mediante el análisis de *Kernel*, se determinaron los intervalos de amplitud de hábitat con áreas núcleo de actividad desde 0.03 km² hasta 0.29 km². En otro estudio dirigido al tiburón blanco en las Islas Farallones, Goldman y Anderson (1999), descubrieron que los individuos menores a 4 m (LT) no presentaron fidelidad al sitio. Mencionan que sus movimientos no tenían un patrón determinado y que estos movimientos se debían más a un cambio de dieta de piscívoros a alimentarse de pinnípedos, por lo que probablemente se encontraban buscando lugares nuevos y métodos de captura para alimentarse exitosamente de este tipo de presas. Klimley (1985), encontró que las hembras paren a sus crías en otoño al sur de Punta Concepción, California y que las crías permanecen ahí por un tiempo, hasta que crecen más y se mueven al norte para vivir cerca de la costa y en los alrededores de las islas.

Según Compagno (2001), los individuos menores a 3 m podrían estar restringidos a zonas costeras; mientras que los tiburones blancos recién nacidos entre 100 y 160 cm se mantienen en las áreas de expulsión y crianza en aguas costeras de zonas templadas y tropicales. Dewar et al. (2004), encontraron este tipo de áreas de crianza en la costa occidental de Estados Unidos. Utilizaron una marca satelital colocada en una hembra juvenil de un año de edad, la cual permaneció por 28 días en South California Bight. Esta zona tiene profundidades entre 9-165 m a una distancia entre 2 y 22 km de la costa sobre la plataforma continental. Sugirieron que en estas zonas los tiburones juveniles encuentran abundancia y diversidad de presas, aguas templadas y sitios que los adultos no frecuentan.

La presencia de un individuo de 1.8 m (LT) en Isla Guadalupe, representa el primer registro de un tiburón blanco pequeño en esta zona, ya que anteriormente la talla más pequeña registrada para la isla correspondía a 2.5 m (Domeier y Nasby, 2007). El comportamiento de los juveniles en Isla Guadalupe fue similar ya que ambos tiburones rastreados presentaron fidelidad al sitio en la misma zona. En el caso del juvenil rastreado en South California Bight, zona continental donde se tienen profundidades

menores a 200 metros a 22 km de la costa, no se encontró que se presentara fidelidad al sitio. Isla Guadalupe no posee una plataforma costera a su alrededor y a un kilómetro de la costa se pueden alcanzar profundidades mayores a los 200 m. Su aislamiento del continente y características batimétricas, podrían hacer de esta zona, un lugar más restringido para los juveniles. La zona donde ambos juveniles presentaron fidelidad al sitio, conocida como Cañones Gemelos, es un cañón submarino (Gallo-Reynoso y Figueroa, 2005 c) donde se han observado distintos tipos de mamíferos marinos como lobos finos de Guadalupe y delfines, alimentándose en superficie de peces (Hoyos 2006 y 2007 observación personal). El hecho de que ambos tiburones juveniles hayan presentado fidelidad al sitio en un rango de hábitat tan pequeño, podría sugerir que utilizan esta zona como un área de crianza; sin embargo faltaría determinar a qué tipo de área de crianza pertenecen, ya que existen distintos tipos de áreas de crianza dependiendo de sus características particulares. Las áreas de crianza primarias son aquellas donde ocurre el parto y las crías viven por un corto tiempo; mientras que en las secundarias los juveniles se encuentran después de haber dejado las áreas de crianza primarias y antes de alcanzar la madurez (Bass, 1978). También se les clasifica de acuerdo al grado de exposición a depredadores en áreas de crianzas protegidas y áreas de crianza no protegidas (Branstetter, 1990).

Se ha demostrado que los juveniles de tiburón blanco de un año de edad, pueden realizar migraciones extensas hacia aguas oceánicas de hasta más de 300 km alejados de la costa (Jorgensen, comunicación personal). Debido a lo anterior, no podríamos asegurar que el nacimiento de estos juveniles ocurrió en Isla Guadalupe. Sin embargo, ambos juveniles permanecieron en esta zona por periodos de hasta 24 horas consecutivas debido a alguna característica en particular, posiblemente la abundancia de alimento.

Durante los seguimientos realizados en tiburones juveniles, se observaron también tiburones adultos en la misma área. En el caso particular del juvenil TB 3, permaneció por un tiempo considerable frente a Cañones Gemelos a profundidades de 70 m en la noche y a profundidades entre 20 y 30 m durante el día (Figs. 23 b y 27 b). Considerando que no se tienen reportes de individuos recién nacidos, y al hecho de que existen tiburones blancos adultos en las zonas frecuentadas por los juveniles, se podría sugerir que la zona es un área de crianza secundaria no protegida.

Se observaron dos tipos de movimientos horizontales de los tiburones adultos: movimientos de barrido cerca de la costa y excursiones, alejándose y regresando a la isla. A diferencia de otros estudios de telemetría realizados únicamente durante el día en otras partes del mundo (Goldman y Anderson, 1999; Goldman *et al.* 1996), en Isla Guadalupe se pudieron realizar seguimientos de cuatro tiburones por periodos de hasta 24 hrs. En el caso de los tiburones que permanecieron en la bahía noreste, durante el día realizaron movimientos alejados de la costa hasta más de 3 km hacia el este. Durante la noche, sus movimientos estuvieron más restringidos a la parte costera de la bahía sin alejarse más de un kilómetro. Este tipo de movimientos de barrido cercanos a la costa, en combinación con excursiones alejadas de la isla, han sido reportados por otros autores que han realizado investigación con esta especie, particularmente en el Golfo de Spencer al sur de Australia y en las Islas Farallones y Año Nuevo en la costa occidental de Estados Unidos (Goldman y Anderson, 1999; Klimley, 2001 a).

En las Islas Farallón y Año Nuevo, el tiempo de estancia en zonas específicas fue grande y se atribuyó a que estaban más asociados a la presencia de las distintas colonias de pinnípedos. De hecho, en el estudio realizado en Año Nuevo, California, se encontró que los tiburones pasan gran parte del día patrullando el área, y ningún tiburón se alejó demasiado de la colonia de pinnípedos, manteniéndose la misma cantidad de tiempo y actividad frente a las colonias durante el día, el atardecer y la noche (Klimley *et al.* 2001 a). En la Isla Guadalupe, los tiburones no restringieron sus movimientos de la misma forma que en Año Nuevo y llegaron a moverse desde 3 km hasta más de 30 km en dirección sur a partir del sitio de marcaje. Sin embargo, presentaron fidelidad al sitio en zonas donde existe una mayor cantidad de colonias de pinnípedos. Las áreas núcleo de actividad en Isla Guadalupe abarcaron de 1.02 a 23.25 km², superando el tamaño de las zonas registradas para Islas Farallón (1.8 a 9.15 km²).

Asimismo, Goldman y Anderson (1999), encontraron que existía una relación indirecta entre la longitud total del tiburón y el espacio de actividad en Islas Farallones, lo cual indica que los tiburones presentaban un menor espacio de actividad mientras mayor era su longitud total. Por el contrario, en Isla Guadalupe se encontró una relación directa (exponencial) entre la longitud total del animal y la amplitud del hábitat (Fig. 63).

El hecho de que la amplitud del hábitat sea mucho mayor para los tiburones más grandes en Isla Guadalupe en comparación con los registrados en Islas Farallones, puede deberse a diferentes factores. El primer factor a considerar podría ser la dimensión de ambos lugares. Las Islas Farallones del sur comprenden una zona de 38,768 km²; mientras que Isla Guadalupe tiene una extensión seis veces mayor (243,988 km²). Aunado a lo anterior, aunque está reportado que las densidades de pinnípedos por área son grandes en Islas Farallones (Goldman y Anderson, 1999), el tamaño de las islas permite a los tiburones nadar menor distancia para patrullarlas.

Es interesante que en Islas Farallones, los adultos permanezcan en sitios específicos que podrían representar lugares donde previamente han sido exitosos en la captura de pinnípedos y por lo tanto son más frecuentados (Goldman y Anderson, 1999). En Isla Guadalupe gran parte de los núcleos de actividad de los adultos se presentaron frente a colonias de elefantes marinos; sin embargo algunos de estos núcleos se presentaron en la bahía noreste, representando zonas más amplias no solo de la costa sino también de la zona oceánica. Las zonas núcleo de los tiburones TB 3 y TB 6, seguidos el 9 de diciembre del 2006 y del 10 al 11 de noviembre del 2007 respectivamente, coincidieron con lugares en los cuales los tiburones permanecieron la mayor parte del tiempo a grandes profundidades (Figs. 35 y 55). En el caso de TB 3, esta hembra se mantuvo cerca de tres horas a más de 150 m en dicha zona, probablemente buscando presas en el fondo. El TB 6 presentó dos zonas núcleo, una frente a la bahía noreste (zona importante por su gran número de colonias de pinnípedos) y otra frente a la zona comprendida entre Los Corrales y Punta Pilar, donde permaneció a más 150 m de profundidad. Esta última zona es un sitio importante para la captura deportiva de atunes (Hoyos, observación personal 2003-2007). Lo anterior podría sugerir que los movimientos de los tiburones blancos en Isla Guadalupe podrían estar relacionados no solo con la búsqueda de pinnípedos a profundidad y frente a las colonias, sino también a la de otras presas potenciales. De acuerdo con Compagno (2001), los tiburones blancos son depredadores de varias especies de peces óseos tanto demersales como pelágicos.

8.2 Movimientos Verticales

8.2.1 Profundidad y temperatura

Los movimientos verticales de los juveniles son interesantes, debido a que existe información limitada acerca de la biología de tiburones blancos durante este estadio. Mediante el análisis de la información de los movimientos verticales, se pudo determinar que existe una preferencia por aguas menos profundas que las registradas para los adultos (Fig. 65). Se encontraron diferencias significativas entre las profundidades preferenciales de ambos estadios ($p = .008$). El TB1 se mantuvo a una profundidad promedio de 31 m durante los tres periodos de seguimiento. El TB 4 también presentó un patrón similar, manteniéndose a profundidades promedio de 32.4 m. Aunado a las preferencias de profundidad, se encontró una marcada preferencia por aguas con temperatura más templada que las experimentadas por los adultos. La temperatura promedio a la que se mantuvieron los adultos fue de 14.1 ± 3.4 °C; mientras que los juveniles se mantuvieron a una temperatura promedio de 18.7 ± 1.11 °C. Al hacer una comparación entre las preferencias térmicas de ambos estadios se encontraron diferencias significativas (Fig. 69).

En el caso de los tiburones juveniles, las preferencias térmicas durante el día se mantuvieron en un promedio de 18.0 ± 1.11 °C; mientras que en la noche se mantuvieron en aguas con temperatura promedio de 19.4 ± 0.56 °C. Aunque sus preferencias térmicas estuvieron relacionadas con aguas más templadas, también se registraron temperaturas muy bajas relacionadas con movimientos verticales a mayores profundidades. En el caso de TB 1 la máxima profundidad registrada fue de 140 m y para TB 4 fue de 92.4 m. La temperatura más baja registrada para los juveniles fue de 9.9 °C y se registró durante el día. Durante la noche la temperatura más baja fue de 12.4 °C. La temperatura más baja registrada para los juveniles (9.9 °C) es similar a la temperatura registrada para un juvenil (9 °C) marcado en la costa sur de California por Dewar et al. (2004). Durante dicho estudio encontraron que el juvenil pudo mantenerse en aguas a esta temperatura hasta por 80 minutos. Este último registro se considera de gran importancia debido a que hasta antes de este trabajo, no se sabía que los tiburones blancos juveniles podían tolerar grandes cambios en la temperatura.

En Isla Guadalupe se registró esta temperatura (9 °C) cuando TB 1 bajó a 140 m y permaneció por un corto periodo de tiempo. Para el caso de TB 4 (tiburón más pequeño) la temperatura más baja registrada fue de 13.6 ° C. En comparación con el trabajo de Dewar et al. (2004), en el cual se registraron 28 días de seguimiento, el comportamiento de los juveniles registrado en este trabajo se limitó a tres días para TB 1 y dos días para TB 4; sin embargo a pesar del intervalo de tiempo tan limitado, se registraron temperaturas bastante bajas, reforzando la teoría de la capacidad térmica de los juveniles, permitiéndoles soportar diferencias de temperatura de hasta 10 °C con respecto a la temperatura superficial del agua. Esta capacidad de termorregulación excede a la de distintas especies de peces pelágicos como el atún aleta amarilla, marlin rayado y marlin azul, los cuales han demostrado una limitante de temperaturas de 8 °C por debajo de la temperatura superficial (Brill *et al.* 1993, 1999; Block *et al.* 1997). Esta diferencia de temperatura excede también a la de juveniles de algunas especies de tiburones de la misma familia como el mako de aleta corta, cuyo límite térmico ha sido reportado en 11 °C (Sepúlveda *et al.* 2004). Aunque su capacidad térmica es bastante grande, al compararla con la de los tiburones blancos adultos fue menor. Lo anterior podría deberse a que la inercia térmica y producción absoluta de calor podrían ser menores para tiburones blancos más pequeños (Dewar *et al.* 2004).

En juveniles de diferentes especies de tiburones del mismo orden (Lamniformes), se han encontrado diferencias en cuanto a las profundidades que frecuentan y por consiguiente a las temperaturas a las cuales son susceptibles. Sepúlveda et al. (2004) marcaron varios juveniles del mako de aleta corta en la costa de California y encontraron que el 80% del tiempo se mantenían en aguas a menor profundidad de 12 m a temperaturas entre 18 °C y 19 °C. Nakano et al. (2003) marcaron dos juveniles del tiburón zorro de ojo grande (*Alopias superciliosus*), y encontraron que permanecían entre 200-500 m de profundidad durante el día (6-11° C) y entre 80 y 130 m de profundidad durante la noche. Estas diferencias en capacidades térmicas entre los juveniles de las distintas especies, pueden estar asociadas a las diferencias de nicho trófico como ha sido comprobado de acuerdo a su dieta y comportamiento (Dewar *et al.* 2004).

En cuanto a sus movimientos verticales, se encontró que los juveniles se mantuvieron más cercanos a la superficie durante la noche que durante el día. Asimismo, las mayores profundidades que alcanzaron fueron durante el día. La profundidad promedio durante el día para TB 1 fue de 37.3 m; mientras que durante la noche fue de 25.6 m. Para TB 4 la profundidad promedio durante el día fue de 38.2 m y en la noche de 28.6 m. Este patrón de movimiento ha sido registrado para diferentes especies pelágicas como atunes, marlin azul y pez espada (Carey & Robison, 1981; Holland *et al.* 1990; Cayré, 1991). Asimismo también ha sido documentada para otras especies de tiburones como el azul, mako de aleta corta, peregrino y zorro de ojo grande por mencionar algunos (Carey & Scharold, 1990; Holts & Bedford, 1993; Nelson *et al.* 1997 y Nakano *et al.* 2003).

Aunado a lo anterior, se registraron movimientos oscilatorios durante estos movimientos cercanos a superficie durante la noche. Un patrón similar fue registrado por Dewar *et al.* (2004) y fue atribuido a movimientos por alimentación. De acuerdo con estos autores, el tiburón podría bajar y después subir lentamente para buscar siluetas a contra luz. Este patrón de movimientos, además de permitir una búsqueda de alimento óptima en la columna de agua (Scharold, 1990), podría permitirles usar su velocidad y camuflaje de contra-sombra (mayor pigmentación en la parte superior) para capturar a sus presas desde abajo como ha sido demostrado para los adultos (Klimey, 1994).

Aunque el comportamiento de los adultos fue similar al de los juveniles en relación a permanecer en aguas menos profundas y temperaturas más templadas durante la noche, las diferencias entre la profundidad y temperatura a las que se mantuvieron ambos estadios durante el día fueron diferentes. Los adultos se mantuvieron a mayor profundidad durante el día con una media de 140 ± 76.7 m y una máxima de 339.5 m, permaneciendo el 50.9 % del tiempo en aguas con profundidades entre 100 y 250 m. Aunado a lo anterior, la temperatura promedio registrada durante el día fue de 12.7 ± 3.3 °C con un mínimo de 7.8 °C, permaneciendo en aguas a temperaturas entre 8 y 10 °C el 46.6 % del tiempo. Durante la noche la profundidad promedio fue de 51.1 ± 16.5 m, permaneciendo el 43.4 % del tiempo a profundidades entre 50-100 m. La temperatura promedio registrada durante la noche fue de 16.6 ± 1.8 °C con un mínimo de 8.7 °C, manteniéndose la mayor parte del tiempo (35.3 %) a temperaturas entre 18-20 °C.

Los tiburones TB 5 y TB 6 realizaron un desplazamiento de más de 20 km hacia el sur de Isla Guadalupe y se mantuvieron cercanos a la costa sin detenerse. Aunque la profundidad máxima también se registró durante el día, durante la noche alcanzaron profundidades de hasta 140 m. Durante su trayecto hacia el sur, ambos tiburones presentaron un patrón de movimientos conocido como tipo “yo-yo” (subiendo y bajando) en la columna del agua. Para el caso del TB 5 se pudo registrar el relieve del fondo marino y se observó un patrón de comportamiento durante el cual si el tiburón se acercaba al fondo en una zona profunda, subía después a menor profundidad y se mantenía en aguas someras al menos hasta pasar dicha zona. Este hecho sugiere que el tiburón podría seguir algún rasgo de la fisiografía del relieve marino para guiarse en su recorrido y al encontrarse con profundidades mayores, optara por dirigirse a zonas bajas para después seguir el contorno topográfico. Una de las funciones que han sido atribuidas a este tipo de nado oscilatorio, es que podría facilitar la detección de campos magnéticos en el fondo oceánico (Klimley *et al.* 2002).

Los minerales magnéticos como titanio y óxido de hierro en la corteza terrestre, producen distorsiones mínimas en el campo magnético de la tierra. Estos forman patrones como los momentos dipolo, asociados con montañas submarinas y bandas de magnetización del suelo marino. Los momentos dipolo son causados por extrusión de material basáltico durante erupciones volcánicas que contienen partículas magnéticas (magnetita). Las partículas son paralelas y anti-paralelas al campo magnético presente, debido a que las erupciones ocurrieron durante diferentes reversiones del campo magnético de la tierra. Otro patrón común de todas las bahías oceánicas, son los mosaicos de bandas con dirección norte-sur dirigidas hacia ambos lados de los centros del océano, donde las placas continentales se encuentran constantemente divergiendo. Ambos fenómenos (la naturaleza bipolar del campo magnético de la tierra y las distorsiones locales en el mismo), podrían ser de gran valor para que los animales migratorios se puedan guiar. Mientras que el campo magnético podría ser una referencia direccional ideal, las distorsiones locales podrían ser una referencia espacial (Klimley *et al.* 2002).

Isla Guadalupe es una isla oceánica de origen volcánico, producto de múltiples derrames basálticos intercalados con volcanes cineríticos (Delgado-Argote *et al.* 1993). Su plataforma continental es casi inexistente y a escasos metros de la costa, se pueden

alcanzar más de 200 m de profundidad. Los tiburones blancos podrían utilizar estos movimientos oscilatorios durante sus desplazamientos a las distintas partes de la isla, con el fin de detectar estas distorsiones en el campo magnético de la tierra y tener una referencia espacial que los guíe. Klimley (1993) encontró que el tiburón martillo nada en forma de yo-yo, probablemente para orientarse con una alineación magnética. Si se observan los mapas de los trayectos de TB 5 y TB 6 en su desplazamiento hacia el sur, se puede ver que ambos mostraron una trayectoria en el sentido horizontal bastante similar, al menos hasta Punta Pilar (más de 25 km). Lo anterior podría sugerir que los dos tiburones siguieron una ruta específica delineada por características topográficas particulares de la zona. En Australia Bruce et al. (2006) reportaron que la consistencia de las trayectorias seguidas por los tiburones, sugiere el tránsito a lo largo de rutas comunes o “caminos” en ciertas áreas. Asimismo, durante la parte final del seguimiento de TB 5, se observa que el tiburón bajó a más de 300 m siguiendo exactamente la topografía del fondo marino en su desplazamiento lejos de la isla (Fig. 46). Este comportamiento corrobora la teoría propuesta por Klimley et al. (2002), acerca de que los tiburones descienden a donde los gradientes magnéticos son más marcados, perceptibles y útiles para sus movimientos migratorios. De acuerdo con Domeiere y Nasby (2007), los machos llegan a la isla durante el mes de Julio, por lo cual tal vez después de 4 meses de estancia en la isla (julio-noviembre), el tiburón macho que se siguió estaba realizando su migración hacia el oeste. Asimismo, mediante receptores subacuáticos tipo VR2 (Vemco. Ltd) colocados en Islas Revillagigedo, se detectó el día 5 de noviembre del 2008 la presencia de un tiburón blanco marcado en Isla Guadalupe el día 23 de octubre del mismo año (Alex Antoniou, comunicación personal). Lo anterior podría sugerir que los machos comienzan su migración meses antes que las hembras.

A diferencia de TB 5 y TB 6, el tiburón TB 3 permaneció en la bahía noreste de la isla por un período de tiempo prolongado (al menos del 23 de noviembre al 9 de diciembre). Sus movimientos demuestran que el tiburón se mantuvo nadando cerca del fondo por periodos prolongados posiblemente buscando presas demersales durante el día a profundidades cercanas a 200 m.

8.3 Depredación

8.3.1 Presas Potenciales

En el caso de Isla Guadalupe, existen varias presas potenciales registradas para los tiburones blancos juveniles que realizaron migraciones nocturnas hacia la superficie: Tres especies de calamar (*Onychoteuthis banksi*, *O. borealijaponica* y *Dosidicus gigas*), dos de macarela (*Scomber japonicus*, y *Auxis thazard*), sardina (*Sardinops sagax*), pez volador (*Cypselurus californicus*) y anchovetas (Gallo-Reynoso, 1994). De hecho la zona en la cual ambos tiburones juveniles demostraron fidelidad al sitio, es considerada como un área importante de la distribución del Zifido de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y se le ha observado en superficie alimentándose de calamares de la especie *Onychoteuthis banksi* durante la noche (Hoyos y Cárdenas, 2009 a).

De acuerdo con Casey y Pratt (1985), la presencia de juveniles cerca de la costa podría estar influenciada por la distribución de sus presas preferenciales. Durante el presente estudio se registraron varias especies de presas potenciales para los tiburones blancos juveniles que no habían sido registradas para la isla y que fueron encontradas en las zonas someras donde los juveniles se distribuyeron más preferencialmente. Entre estas especies se encuentran la chopa medialuna (*Medialuna californiensis*), la cabrilla sargacera (*Paralabrax clathratus*) y el mero pescada (*Stereolepis gigas*). Asimismo fueron reportadas varias especies que han sido registradas como parte del contenido estomacal de tiburones blancos en otras partes del mundo (Compagno, 2001) como son: lenguado de California (*Paralichthys californica*), pez luna (*Mola mola*), pez escorpión (*Scorpaena mistes*) y la raya murciélago (*Myliobatis californica*). La raya murciélago en particular, ha sido registrada como parte importante del contenido estomacal de tiburones blancos juveniles capturados incidentalmente en la costa occidental de Baja California (Galván, comunicación personal).

En el caso de los adultos, existen diferentes especies previamente registradas en Isla Guadalupe, que podrían ser presas potenciales de los tiburones blancos a las profundidades en las que fueron detectados como son: lenguados (*Paralichthyidae*), peces rocote (*Sebastes* spp., *Scorpaenidae*), tiburón mamón (*Mustelus* spp.), tiburón globo (*Cephaloscyllium ventriosum*) y tiburón perro (*Heterodontus francisci*) (Gallo-Reynoso *et al.* 2005 a).

Además de las especies mencionadas, durante el presente estudio se registraron otras presas potenciales a profundidades de más de 200 m entre las que se encuentran: la raya narigona (*Raja rhina*), la quimera manchada (*Hydrolagus colliei*), y la raya torpedo del Pacífico (*Torpedo californica*). Las dos primeras han sido reportadas como parte del contenido estomacal de tiburones blancos en otras partes del mundo (Compagno, 2001).

El hecho de que los tiburones realicen estas inmersiones hacia aguas profundas únicamente durante el día, podría deberse a sus hábitos alimenticios y las características de su visión. De acuerdo con los tiempos de arribo y partida de los tiburones blancos en estaciones de alimentación al sur de Australia, Strong (1996) estableció que los eventos de alimentación de los tiburones blancos son diurnos. De acuerdo con Gilbert (1963) los ojos del tiburón blanco son relativamente grandes con respecto a su tamaño y los músculos extrínsecos oculares están bien desarrollados, lo cual es indicativo de que la visión es importante para esta especie. Con base en las características de las neuronas retinales y la organización espacial de los fotorreceptores, Gruber y Cohen (1985) hicieron un énfasis en la visión diurna del tiburón blanco. De manera más específica, determinaron que tienen una visión fototópica a color y sugirieron que la retina está dividida en áreas especializadas para visión nocturna y diurna, enfatizando la última con base en la presencia de concentraciones centralizadas de fotorreceptores tipo cono. Estos autores sugirieron que aunque el ojo del tiburón blanco estaba bien adaptado para visión diurna, no estaba tan especializado para la visión en condiciones de poca luz como otras especies de hábitos nocturnos como el tiburón limón (*Negaprion brevirostris*). Lo anterior podría sugerir que los tiburones blancos en Isla Guadalupe aprovechan las características físicas de la zona para realizar inmersiones profundas. Isla Guadalupe es reconocida por la gran visibilidad de sus aguas que en ocasiones alcanza de 25 a 30 m de visibilidad vertical (disco de secchi) y más de 30 m de visibilidad horizontal (Gallo-Reynoso, observación personal, 1993; citado por Gallo-Reynoso *et al.* 2005 a). Durante las inmersiones realizadas en el sumergible *Triumph*, se encontró que gracias a estas características de transparencia, la luz es aun visible a una profundidad de 200 m. Debido a lo anterior se sugiere que aunque su visión es aguda, los tiburones blancos bajan a estas profundidades únicamente durante el día, debido a que necesitan de al menos una cantidad suficiente de luz para distinguir a sus presas en el fondo. En la bahía noreste se registró un patrón de nado de los tiburones blancos que podría estar relacionado con la búsqueda de otro tipo de presas diferentes a las especies

de hábitos demersales. En tres diferentes periodos de seguimiento, TB 3 se mantuvo a una profundidad de alrededor de 200 m durante varias horas y subió a superficie en sitios específicos donde existen colonias de elefantes marinos del norte (*Mirounga angustirostris*) frente a la Esquina, Cañones Gemelos y Cantil Blanco (Figs. 23, 30 y 33). Asimismo todos los tiburones adultos presentaron zonas núcleo de actividad frente a colonias importantes de elefantes marinos.

8.3.2 Depredación en pinnípedos

Hasta antes de esta investigación no se contaba con registros fidedignos de depredación de tiburones blancos sobre este tipo de presas. De acuerdo con los prestadores de servicios de buceo en jaula con tiburones blancos, son escasos los eventos de depredación avistados en Isla Guadalupe sobre pinnípedos. Domeier y Nasby (2007), no reportan eventos de ataques a pinnípedos por parte de tiburones blancos durante 1999 a 2005. Sin embargo, en el presente estudio se registraron dos eventos de depredación durante octubre de los años de 2005 y 2007 y ocho en diciembre de 2008. El hecho de que los eventos de depredación hayan sido tan escasamente registrados por los prestadores de servicios, podría estar relacionado con el corto tiempo que los prestadores están en la isla (agosto a noviembre), ya que en diciembre el clima no es favorable para realizar sus actividades. Domeier y Nasby (2007), también permanecían en la isla durante poco tiempo (alrededor de tres semanas de estancia por periodo), debido a que únicamente colocaban marcas satelitales en los tiburones y dejaban la isla. Durante el presente estudio la permanencia fue mayor a tres meses consecutivos en la isla durante el periodo agosto-noviembre. Además en 2006 y 2008 se permaneció en la isla hasta el mes de diciembre. Durante diciembre del 2006 se registró lo que podría sugerir un patrón de búsqueda de elefantes marinos por parte de TB 3 y en diciembre del 2008 se observaron ocho eventos de depredación en cinco días, lo cual representa más del 400 % de los eventos registrados anteriormente. El 90% de los eventos fueron dirigidos a elefantes marinos del norte. Los eventos de depredación al este de Campo Norte se realizaron en zonas muy alejadas de la isla donde se encuentran mayores profundidades. El mayor porcentaje de los ataques registrados ocurrió cerca de la costa de Cañones Gemelos donde existe un cañón submarino.

Este comportamiento de depredación durante diciembre podría sugerir que los tiburones blancos aprovechan la claridad del agua durante el día, para patrullar en zonas profundas con el fin de emboscar a los elefantes marinos mientras llegan de su migración del norte desde el Golfo de Alaska a reproducirse a la isla (Gallo, 2005). De acuerdo con Le Boeuf y Crocker (1996), el patrón de nado del elefante marino del norte cuando se acerca a islas con tiburones blancos, es una adaptación para evitar encuentros con estos depredadores. Los elefantes marinos nadan más rápido cerca de la plataforma continental de las islas, saliendo a la superficie por cortos intervalos de tiempo y haciendo buceos de larga duración a profundidades entre 200 a 600 m.

Aunado a lo anterior, otro hecho que podría reforzar esta teoría de emboscar a los elefantes marinos a profundidad, es el hecho de que los eventos de depredación observados en el 2008 al noreste de la bahía, fueron registrados en su mayoría bastante lejos de la costa, a diferencia de los registrados al este de Cañones Gemelos (Tabla 11). Debido a la presencia de un cañón submarino al este de Cañones Gemelos, los tiburones blancos podrían estar asechando en aguas profundas cerca de las colonias, incrementando sus posibilidades de captura.

Strong (1996), reporta que la visión es utilizada para orientar al tiburón blanco durante la aproximación final a su presa, ya que mediante observaciones de discriminación de siluetas realizadas al sur de Australia se ha encontrado que los tiburones blancos efectúan los ataques dependiendo de la presa objetivo. La gran mayoría de los eventos de depredación registrados en Isla Guadalupe fueron hacia elefantes marinos sub adultos (Tabla II) y el ataque inicial estuvo dirigido en todas las ocasiones a la parte posterior del cuerpo (Anexo IV). De acuerdo con Ainley et al. (1981) durante un ataque de este tipo, es menos probable que un fócido pueda escapar si se compara con un otárido, debido a que los fócidos impulsan su cuerpo con las aletas posteriores. En las Islas Farallones, los mismos autores concluyeron que los elefantes del norte eran más vulnerables que los lobos de California y que sin importar la especie, los animales sub-adultos eran más vulnerables que los adultos, quizás debido a su escasa experiencia para evadir depredadores. Además, los pinnípedos juveniles son de un tamaño menor para ser consumidos fácilmente por los tiburones, porque la talla podría ser un factor decisivo en la selección de presas de este tipo.

8.3.3 Temperatura Interna

A pesar de que no se registró un evento de depredación sobre mamíferos marinos cuando se utilizaron las marcas internas, los resultados de la temperatura del estómago incluyeron datos interesantes acerca de la capacidad de los tiburones blancos para regular su temperatura interna. La temperatura interna de TB 2 permaneció con un promedio de $25.7^{\circ}\text{C} \pm 0.6$ durante las 8 horas del seguimiento. No se pudo comparar su temperatura interna con la temperatura del agua a la que se encontraba debido a que solo se le pudo colocar la marca interna. En el caso de TB 3, la colocación de ambos tipos de marcas (externa e interna) permitió hacer esta comparación. Durante un periodo de 24 horas la temperatura interna promedio del tiburón se mantuvo en 25°C , a diferencia del promedio de la temperatura del agua circundante en la que se mantuvo de 12.9°C . Durante los dos últimos días del seguimiento (Tabla 3), TB 3 se mantuvo en aguas más frías con un promedio de temperaturas de 10 a 11°C respectivamente. Es importante señalar que mientras el tiburón blanco permanecía en aguas a bajas temperaturas, su temperatura interna se mantuvo cerca de 26°C en ambas ocasiones. La diferencia de temperatura (16°C) registrada en el tiburón blanco con respecto a la temperatura del agua, es la más grande registrada hasta la fecha. En estudios previos se ha comprobado que los tiburones de la familia Lamnidae pueden mantener temperaturas más altas que el agua circundante no solo en el estómago sino también en el músculo, cerebro y ojos (Carey *et al.* 1982; Tricas y McCosker 1984; Block y Carey 1985; Carey *et al.* 1985; McCosker, 1987; Wolf *et al.* 1988; Goldman *et al.* 1996; y Goldman 1997).

Se ha demostrado que estas partes del cuerpo son más susceptibles a los cambios de temperatura del agua circundante (Carey *et al.* 1982). La localización del estómago en la parte ventral a la red lateral subcutánea y ligeramente posterior a la red supra-hepática, parecen influir poco en estas variaciones de temperatura corporal (Goldman *et al.* 1996). Durante el estudio realizado en Isla Guadalupe, los resultados de la temperatura interna fueron similares a los encontrados por Goldman (1997) en las Islas Farallones del sur. Cabe mencionar que las temperaturas internas registradas en ambos estudios fueron similares, pese a que la diferencia en la temperatura del agua superficial en el estudio de Goldman de 12.9 - 15.3°C , fue menor de la temperatura registrada en el presente estudio de 19 - 22°C (Fig. 80).

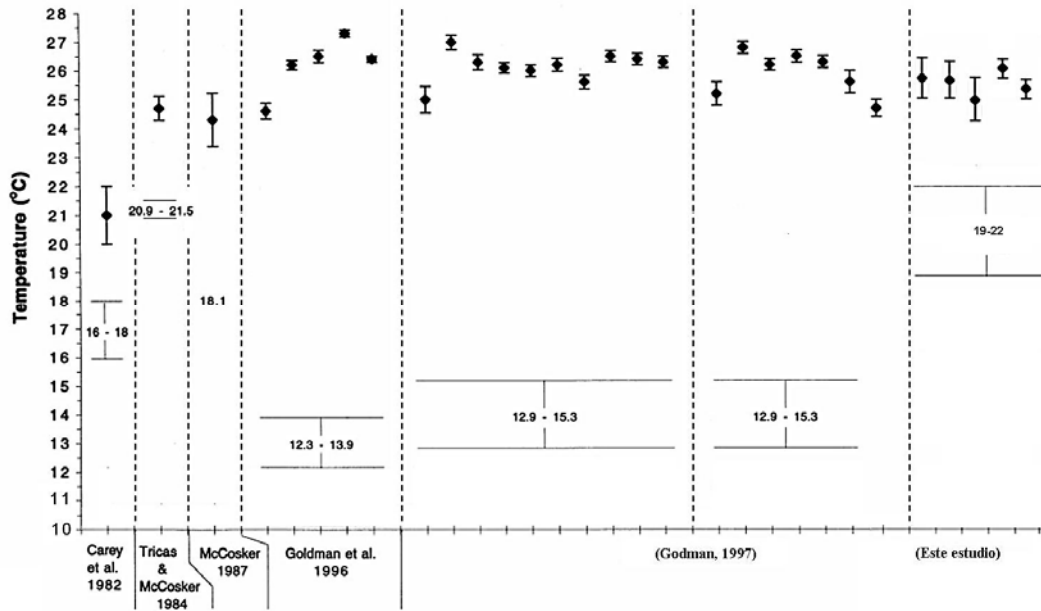


Fig. 80. Temperatura interna del estómago de tiburones blancos en diferentes partes del mundo y su comparación con el presente estudio. Las desviaciones estándar se muestran para todas las temperaturas. Las líneas punteadas separan estudios o individuos (Modificado de Goldman, 1997) y las temperaturas del agua se indican debajo de cada sección.

Los datos registrados durante el presente estudio, apoyan la hipótesis propuesta por Goldman (1997), acerca de que el tiburón blanco puede mantener su temperatura interna independientemente de los cambios de la temperatura del agua circundante. De acuerdo con el mismo autor, los tiburones blancos aparentemente funcionan ecológica y fisiológicamente de manera similar a sus posibles competidores (Orcas) y presas preferenciales (pinnípedos), por lo cual se podría inferir que han evolucionado para competir a su mismo nivel mediante mecanismos fisiológicos y anatómicos resultantes en la termorregulación y la endotermia.

8.3.4 Interacciones sociales

Durante los eventos de depredación dirigidos a pinnípedos en Isla Guadalupe, fueron observados distintos comportamientos intraespecíficos de competencia entre tiburones blancos, los cuales suceden cuando dos individuos de la misma especie demandan el uso de un recurso limitado (Wilson, 1975). El acceso a este recurso es comúnmente establecido a través de comportamientos agonísticos que raramente acaban en un ataque directo. Durante este estudio se registraron ocho diferentes comportamientos agonísticos. Estas posturas son formas exageradas de movimientos realizados comúnmente, que demuestran la incomodidad del individuo con respecto a la presencia del trasgresor, así como su capacidad de infringir daño si es que éste permanece (Bughardt, 1970). En la mayoría de los casos se observó que cuando un tiburón era más grande o agresivo que el otro, este se alimentaba primero de la presa. En las situaciones en que ambos tiburones eran de tallas similares es cuando se presentaban estos comportamientos agonísticos de manera más común.

De acuerdo con Bughardt (1970), el animal que emite las señales tendría una ventaja si el recipiente entiende el mensaje y desiste. No sería ventajoso para un tiburón blanco el tratar de desalentar a su oponente infringiéndole una mordida, debido a que la situación es recíproca (el agresor podría recibir la próxima mordida). Tal herida podría reducir su habilidad futura de conseguir presas y es por eso que realizan este comportamiento de prevención (Martín, 2003). Sin embargo, cuando el recipiente no desiste ocurre una agresión directa. En estos casos, los tiburones hacen una llamada de atención mucho más agresiva y dirigida a partes vulnerables como la cabeza, las branquias o las aletas. Evidencia de lo anterior es la presencia de cicatrices múltiples en la hembra TB 6 en la zona de la cabeza, las branquias y el lóbulo superior de la aleta caudal (Fig. 51). Domeier y Nasby (2007), también reportaron tiburones de ambos sexos con heridas causadas por otros tiburones blancos en Isla Guadalupe.

Aunque al parecer los tiburones blancos permanecen solitarios la mayor parte del tiempo, suelen formar agregaciones en eventos de depredación durante los cuales se forma una jerarquía de dominancia que se basa en su tamaño y posiblemente en su temperamento.

9. CONCLUSIONES

- Los movimientos horizontales de los juveniles estuvieron restringidos a la zona costera de la isla (segregación por tamaño), mientras que los adultos realizaron movimientos de barrido cercanos a la costa en combinación con excursiones alejadas únicamente durante el día.
- Las tasas medias de movimiento de los adultos fueron mayores que las registradas para los juveniles, probablemente debido a que poseen una temperatura fisiológica óptima que les permite una actividad muscular más eficiente. El patrón de movimientos de los adultos de forma lenta mientras se encuentran cercanos a la costa, podría estar relacionado con movimientos de patrullaje en busca de pinnípedos.
- Se observó una relación directa (exponencial) entre la longitud total de los tiburones blancos y su rango de hábitat. Los juveniles se mantienen en zonas más restringidas de la costa que utilizan como áreas de crianza secundarias no protegidas; mientras que los adultos frecuentan zonas más amplias en búsqueda de presas como pinnípedos o peces demersales.
- Los movimientos verticales de los tiburones juveniles presentaron un patrón de excursiones más profundas durante el día que durante la noche. Las excursiones nocturnas fueron más someras y podrían estar relacionadas con la búsqueda de presas que migran durante la noche a superficie como los calamares, macarelas y sardinas.
- Los movimientos verticales de los adultos fueron alternados durante el día, probablemente para la búsqueda de presas demersales en zonas profundas y para capturar a los pinnípedos por emboscada tanto en zonas profundas como en superficie. Cuando se mueven grandes distancias, descienden a donde los gradientes magnéticos son más marcados, perceptibles y útiles para su orientación.

- La preferencia de los tiburones blancos juveniles de permanecer en aguas menos profundas con respecto a los adultos, puede ser función de las distintas capacidades de termorregulación de ambos estadios.
- Las presas potenciales registradas para tiburones blancos juveniles en las zonas donde se distribuyeron preferencialmente incluyen: lenguado de California (*Paralichthys californica*), raya murciélago (*Myliobatis californica*), chopo medialuna (*Medialuna californiensis*), cabrilla sargacera (*Paralabrax clathratus*), pez luna (*Mola mola*), pez diablo (*Scorpaena mystes*), macarela (*Scomber japonicus*), sardina (*Sardinops sagax*), mero pescada (*Stereolepis gigas*) y atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*).
- Las presas potenciales registradas para los tiburones blancos adultos en las zonas donde se distribuyeron preferencialmente incluyen: quimera moteada (*Hydrolagus collieli*), raya narigona (*Raja rhina*), raya eléctrica (*Torpedo californica*), y elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*).
- Los ataques de los tiburones blancos a pinnípedos en la Isla Guadalupe fueron dirigidos principalmente a sub-adultos de la especie *Mirounga angustirostris* durante diciembre cuando llegan de su migración del norte. La aproximación inicial se da principalmente por la parte posterior del cuerpo, deshabilitándolos de su modo de propulsión.
- Se registró la mayor diferencia entre la temperatura interna del estómago de un tiburón blanco con respecto a la del agua circundante (16 °C). Los datos de la temperatura corporal de los tiburones blancos apoyan la hipótesis de que el tiburón blanco puede mantener su temperatura interna independientemente de los cambios de temperatura del agua circundante.
- En los eventos de depredación sobre pinnípedos se forman estructuras sociales temporales de dos o más individuos que compiten por la presa en común. El acceso a este recurso es comúnmente establecido a través de comportamientos agonísticos, que de no ser efectivos terminan en un ataque directo. Se presenta una jerarquía de dominancia basada principalmente en el tamaño.

10. RECOMENDACIONES

- I. Se recomienda generar un mapa batimétrico actualizado de Isla Guadalupe que permita hacer correlaciones más precisas de los movimientos de los tiburones con respecto al fondo oceánico.
- II. Es importante la colocación de monitores sub acuáticos permanentes y transmisores codificados para registrar el comportamiento de los tiburones blancos en la isla por periodos más extensos.
- III. Se exhorta a relacionar los factores abióticos como mareas, vientos, temperatura, corrientes, fases lunares y surgencias con el comportamiento de los tiburones blancos en la isla.
- IV. La realización de estudios de isótopos estables de Nitrógeno y Carbono, permitiría conocer la señal isotópica de los tiburones blancos e indicaría el hábitat trófico entre sexos y estadios de madurez.
- V. El uso de marcas ultrasónicas internas con sensores de temperatura en tiburones juveniles, permitiría conocer si la capacidad térmica es similar a la de los adultos, o si se presenta algún cambio ontogénico o tendencia a termorregular con mayor eficiencia, una vez que cambia su dieta hacia presas de ambientes más fríos.
- VI. Se propone la realización de un estudio sobre el impacto de las actividades de buceo en jaula con tiburón blanco, con el fin de determinar si su presencia afecta el comportamiento natural de esta especie en la isla de manera negativa.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Ainley, D.G., C.S. Strong, H.R. Huber, T.J. Lewis & S.J. Morrell. 1981. Predation by sharks on pinnipeds at the Farallon Islands. *Fisheries Bulletin*. 78: 941-945.
- Anderson, D.J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology*. 63:103-112.
- Anderson S.D. & K.J. Goldman. 1996. Photographic evidence of white shark movements in California waters. *Calif Fish Game*. 82:182–186.
- Anónimo. 1979. Derrotero de las costas del Océano Pacífico de México, América Central y Colombia. Secretaría de Marina. Dirección General de Oceanografía Naval. 30 pp.
- Barlow, G.W., 1996. Behavior of the White Shark: An emerging picture. In: Klimley AP, Ainley DG (eds.) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. Academic, San Diego, pp. 257-260.
- Bass, A.J. 1978. Problems in studies of sharks in the southwest Indian Ocean. In: E.S. Hodgson & R.F. Mathewson (ed.) Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays, Office of Naval Research, Department of the Navy, Arlington. pp. 545–594
- Berdegú, A.J. 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 pp.
- Block, B.A. & J.R. Finnerty. 1994. Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. *Env. Biol. Fish.* 40: 283–302.

- Block, B.A., J.E. Keen, B. Castillo, H. Dewar, E.V. Freund, D.J. Marcinek, R.W. Brill & C. Farwell. 1997. Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extent of its range. *Mar. Biol.* 130: 119–132.
- Bonfil, R., M. Meyer, M.C. Scholl, R. Johnson, S. O'Brien, H. Oosthuizen, S. Swanson, D. Kotze, & M. Paterson. 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science*. 310: 100–103.
- Boustany, A. M., S. F. Davis, P. Pyle, S. D. Anderson, B. J. Le Boeuf & B. A. Block. 2002. Expanded niche for white sharks. *Nature*. 415: 35-36.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the northwest Atlantic. NOAA Tech. Rep. NMFS 90: 17–28.
- Brill, R.W., D.B. Holts, R.K.C. Chang, S. Sullivan, H. Dewar & F.G. Carey. 1993. Vertical and horizontal movements of striped marlin (*Tetrapturus audax*) near the Hawaiian Islands, determined by ultrasonic telemetry, with simultaneous measurements of oceanic currents. *Mar. Biol.* 117: 567–574.
- Brill, R.W., B.A. Block, C.H. Boggs, K.A. Bigelow, E.V. Freund & D.J. Marcinek. 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: Implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Mar. Biol.* 133: 395–408.
- Bruce, B.D., J.D. Stevens & H. Malcolm. 2006. Movements and swimming behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in Australian waters. *Mar Biol.* DOI 10.1007/s00227-006-0325-1:1–12.
- Burghardt, G.M. Defining communication. 1970. En: Communication by chemical signals (J.W. Johnson, Jr., D.G. Mouldon, and A. Turk, eds.), pp. 5-18. New Apleton-Century-Crofts, New York.

- Carey, F.G. & B.H. Robison. 1981. Daily patterns in the activities of swordfish *Xiphias gladius*, observed by acoustic telemetry. *Fish. Bull.* 79: 277–292.
- Carey F.G. & J.V. Scharold. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar Biol.* 106: 329–342.
- Carey F.G., J.M. Teal & J.W. Kanwisher. 1981. The visceral temperatures of mackerel sharks (Lamnidae). *Physiol. Zool.* 54: 334–344.
- Carey, F.G., J.W. Kanwisher, O. Brazier, G. Gabrielson, J.G. Casey & H.L. Pratt, Jr. 1982. Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*. *Copeia*. 1982: 254–260.
- Carey F.G., J.G. Casey, H.L. Pratt, D. Urquhart & J.E. McCosker. 1985. Temperature, heat production, and heat exchange in lamnid sharks. *Soc. Calif. Acad. Sci. Mem.* 9: 92–108.
- Casey J.G & H.L. Pratt. 1985. Distribution of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in the western North Atlantic. *South Calif. Acad. Sci. Mem.* 9: 2–14.
- Cayre, P. 1991. Behaviour of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and slupjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) around fish aggregating devices (FADS) in the Comoros Islands as determined by ultrasonic tagging. *Aquat. Living Resour.* 4: 1–12.
- Cliff, G., R.P. Van Der Elst, A. Govender, T.K. Witthuhn & E.M. Bullen. 1996. First estimates of mortality and population size of white sharks on the South African coast. In: A.P. Klimley & D.G. Ainley (ed.) *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias*, Academic Press, San Diego. pp. 393–400.
- Compagno L.J.V, M.A. Marks & I.K. Fergusson. 1997. Threatened fishes of the world: *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) (Lamnidae). *Environ. Biol. Fishes.* 50: 61–62.

- Compagno, L.J.V. 2001. 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 Species Catalogue for Fishery Purposes, no. 1, vol. 2. Rome: FAO. 269 pp.
- Delgado-Argote, L.A., J. García-Abdeslem & R. Mendoza-Borunda. 1993. Correlación geológica entre la batimetría y los rasgos estructurales del Oriente de la Isla Guadalupe, México. En: L.A. Delgado-Argote y A. Martín-Barajas (eds.). Contribuciones a la tectónica de México. Monografía No. 1 de la Unión Geofísica Mexicana, México. pp. 1-11.
- Demski L.S. & R.G. Northcutt. 1999. The brain and cranial nerves of the white shark: an evolutionary prespective. In Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias* (ed. A.P. Klimley & D.G. Ainley). San Diego: Academic Press. pp. 121-130.
- Dewar H., M. Domeier & N. Nasby-Lucas. 2004. Insights into young of the year white shark, *Carcharodon carcharias*, behavior in the Southern California Bight. *Envir. Biol. Fishes.* 70: 133–143.
- Domeier, M. & N. Nasby-Lucas. 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, M. & N. Nasby-Lucas. 2008. Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 370: 221–237.
- Durazo, R. & T.R. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Progress in Oceanography.* 54: 7-31.
- Ford, R.G. & D.W. Krumme. 1979. The analysis of space use patterns. *J. Theor. Biol.* 76: 125-155.

- Gallo-Reynoso, J.P. 1994. Factors affecting the population status of Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897), at Isla de Guadalupe, Baja California, México. Ph.D. dissert., University of California, Santa Cruz. 199 pp.
- Gallo-Reynoso, J.P. 2005. El elefante marino del norte. *Biodiversitas*. 59: 2-6.
- Gallo-Reynoso, J.P., A.L. Figueroa-Carranza & M.P. Blanco-Parra. 2004. Shark wounds in the seals of Guadalupe Island, México. American Elasmobranch Society Annual Meeting, Norman, Oklahoma.
- A Gallo-Reynoso, J.P., A.L. Figueroa-Carranza & M.P. Blanco-Parra. 2005 a. Los tiburones de Isla Guadalupe. En: K. Santos-del-Prado y E. Peters (comps.). *Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. pp. 143-169.
- Gallo-Reynoso, J.P., B.J. Le Boeuf, A.L. Figueroa & M.O. Maravilla. 2005 b. Los pinnípedos de Isla Guadalupe. En: K. Santos-del-Prado y E. Peters (comps.). *Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. pp. 171-201.
- Gallo-Reynoso, J.P. & A.L. Figueroa-Carranza. 2005 c. Los Cetáceos de Isla Guadalupe. En: K. Santos-del-Prado y E. Peters (comps.). *Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. pp. 203-217.
- Galván, F., H. Nienhuis & P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California, Mexico. *California Fish and Game*. 75: 74-84.
- Goldman, K.J. 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. *J. Comp. Physiol. B* 167: 423–429.

- Goldman, K.J., S.D. Anderson, J.E. McCosker & A.P. Klimley. 1996. Temperature, swimming depth, and movements of a white shark at the South Farallon Islands, California. In: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great white sharks: ecology and behavior. Academic Press, San Diego, CA, pp. 111-120.
- Goldman, K.J. & S.D. Anderson. 1999. Space utilization and swimming depth of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon Islands, central California. *Environmental Biology of Fishes*. 56: 351-364.
- Gruber, S.H. & J.L. Cohen. 1985. Visual system of the white shark, *Carcharodon carcharias*, with emphasis on retinal structure. *Memoirs of the Southern California Academy of Sciences*. 9: 61-72.
- Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California Current System. *Progress in Oceanography*. 12: 259-284.
- Holland, K.N., R.W. Brill & R.K.C. Chang. 1990. Horizontal and vertical movements of pacific blue marlin captured and released using sportfishing gear. *Fish. Bull.* 88: 397-402.
- Holts, D.B. & D.W. Bedford. 1993. Horizontal and vertical movement of the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, in the southern California bight. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 44: 901-909.
- Hooe, P.N. 1995. Dispersal Dynamics of the Cooperatively Breeding Acorn Woodpecker. Unpubl. Ph.D. dissertation, University of California at Berkeley.
- Hooe, P.N. & S.J. Taggart. 1998. Pacific halibut in Glacier Bay National Park, Alaska. In: Mac, M.J., P.A. Opler, C.E. Puckett Haecker and P.D. Doran (eds). Status and Trends of the Nation's Biological Resources. Vol. 2. U.S. Department of the Interior, United States Geological Survey, Reston, Virginia. pp. 712-714.

- Hooge, P.N, W.M. Eichenlaub & E.K. Solomon. 2000. Using GIS to analyse animals movements in the marine environment. Alaska Biological Science Centre. US Geological Survey, Gustavus, AK.
- Hoyos-Padilla, E.M. & G.C. Cárdenas. (2009 a). Ocurrence of Cuvier's Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*) in Guadalupe Island, Mexico. En: K. Santos-del-Prado y E. Peters (comps.). Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. (en prensa)
- Hoyos-Padilla, E.M. M. Lazcano y H. Reyes. (2009 b) First records of deep-sea and shallow water species from Guadalupe Island. En: K. Santos-del-Prado y E. Peters (comps.). Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. (en prensa)
- Hubbell, G. 1996. Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark. In Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias* (ed. A.P. Klimley and D.G. Ainley). San Diego: Academic Press. pp. 9-18.
- Jennrich, R.I. & F.B. Turner. 1969. Measurement of non-circular home range. *J. Theor. Biol.* 22: 227-237.
- Kato, S. 1965. White shark *Carcharodon carcharias* from the Gulf of California with a list of sharks in Mazatlán, Mexico. *Copeia*. 3: 384.
- Klimley, A.P. 1985. The areal distribution and autoecology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, on the West Coast of North America. *South Calif. Acad. Sci. Mem.* 9:15-40.
- Klimley, A.P. 1993. Highly directional swimming by the scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Mar. Biol.* 117: 1-22.
- Klimley A.P. 1994. The predatory behavior of the white shark. *Am. Sci.* 82: 122-133.

- Klimley, A.P., P. Pyle & S.D. Anderson. 1996 a. The behavior of white sharks and their pinniped prey during predatory attacks. In *Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias** (ed. A.P. Klimley and D.G. Ainley). San Diego: Academic Press. pp. 175-191.
- Klimley, A. P., K. J. Goldman, S.D. Anderson & J. E. McCosker. 1996 b. Temperature, swimming depth, and movements of a White Shark at the South Farallon Islands, California. In: Klimley, P. and D. G. Ainley (eds). *Great White Sharks: the biology of *Carcharodon carcharias**. Academic press. USA: 111-120.
- Klimley, A.P. & S.D. Anderson. 1996 d. Residency Patterns of White Sharks at the South Farallon Islands, California. In “*Great White Sharks: The biology of *Carcharodon carcharias** (Klimley, A.P. and Ainley, D.G. Eds.). Academic Press Inc., California. pp. 365-373.
- Klimley, A.P., B.J. Le Boeuf, K.M., Cantara, J.E. Richert, S.F. Davis., S. Van Sommeran & J.T. Kelly. 2001 a. The hunting strategy of white sharks at a pinniped colony. *Marine Biology*. 13: 617-636.
- Klimley, A.P., B.J. Le Boeuf, K.M. Cantara, J.E. Richert, S.F. Davis & S. Van Sommeran. 2001 b. Radio-acoustic positioning: a tool for studying site-specific behavior of the white shark and large marine vertebrates. *Marine Biology*. 138: 429-446.
- Klimley, A.P., S. C. Beavers, T.H. Curtis & S.J. Jorgensen. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes*. 63: 117-135.
- Klimley, A.P., R.L. Kihlslinger & J.T. Kelly. 2005. Directional and non-directional movements of bat rays (*Myliobatis californica*) in Tomales Bay, California. *Environmental Biology of Fishes*. 74(1): 79-88.

- Le Boeuf, B. J. & D. E. Crocker. 1996. Diving behavior of northern elephant seals: Implications for predator avoidance. Great White Sharks, The Biology of *Carcharodon carcharias*, A. P. Klimley and D. G. Ainley, Eds., Academic Press. pp. 193–206.
- León de La Luz, J.L., J.P. Rebman & T. Oberbauer. 2003. On the urgency of conservation on Guadalupe Island, Mexico: is it a lost paradise? *Biodiversity and Conservation*. 12:1073-1082.
- Lynn, R.J. & J.J. Simpson. 1987. The California Current system: the seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*. 92(c12): 12,947-12,966.
- Marcinek, D.J, S.B. Blackwell, H. Dewar, E.V. Freund, C. Farwell, D. Dau, A.C. Seitz & B.A. Block. 2001. Depth and muscle temperature of Pacific bluefin tuna examined with acoustic and pop-up satellite archival tags. *Mar. Biol.* 138: 869–885.
- Margalef, R. 1974. Ecología. Ed. Omega. Barcelona. 951 pp.
- Martin, R.A. 2003. Field Guide to the Great White Shark. ReefQuest Centre for Shark Research, Vancouver, 192 pp.
- McCosker, J.E. 1987. The White Shark, *Carcharodon carcharias*, has a Warm Stomach. *Copeia*. 1: 195-197.
- McCosker, J.E. & R.N. Lea. 1996. White shark attacks in the eastern Pacific Ocean: an update and analysis. In: A.P. Klimley & D.G. Ainley (ed.) Great White Sharks: Ecology and Behavior, Academic Press, San Diego. pp. 419–434.
- Motta, P.J., R.E. Hueter & T.C. Tricas. 1991. An electromyographic analysis of the biting mechanism of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*: functional and evolutionary implications. *Journal of Morphology*. 210: 55-69.

- Myrberg, A.A. Jr. & D.R. Nelson. 1991. The behavior of sharks: what have we learned? In: Discovering sharks (S.H. Gruber, ed.). American Littoral Society, Highlands, New Jersey. Spec. Publ. 14, pp. 92-100.
- Nakano, H., H. Matsunaga, H. Okamoto & M. Okazaki. 2003. Acoustic tracking of bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* in the eastern Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser.* 265: 255–261.
- Nelson D.R, J.N. McKibben, W.R. Jr. Strong, C.G. Lowe, J.A. Sisneros, D.M. Schroeder & R.J. Lavenberg. 1997. An acoustic tracking of a megamouth shark, *Megachasma pelagios*: a crepuscular vertical migrator. *Environ. Biol. Fish.* 49: 389–399.
- Pardini, A.T., C. S. Jones, L.R. Noble, B. Kreiser, H. Malcolm, B.D. Bruce, J.D. Sevens, G. Cliff, M.C. Schroll, M. Francis, C.A.J. Duffy & A.P. Martin. 2001. Sex-biased dispersal of great white sharks. *Nature.* 412: 139–140.
- Pierson, M.O. 1987. Breeding behavior of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi*. En: J. P. Croxall y R.L. Gentry (eds.). Status, Biology, and Ecology of fur seals. NOAA Tech. Rep. NMFS. 51: 83-94.
- Pflieger Institute of Environmental Research (PIER). Recuperado el 15 de diciembre de 2006, de: (http://www.pier.org/sharks_rays_white_sharks.shtml).
- Sepulveda, C.A., S. Kohin, C. Chan, R. Vetter & J.B. Graham. 2004. Movement patterns, depth preferences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. *Mar Biol.* 145: 191–199.
- Spencer, S.R., G.N. Cameron & R.K. Swihart. 1990. Operationally defining home range: temporal dependence exhibited by hispid cotton rats. *Ecology.* 71: 1817-1822.

- Springer, S. 1967. Social organization of shark populations. *In*: P.W. Gilbert, R.F. Mathewson & D.P. Rall (ed.) *Sharks, Skates and Rays*, Johns Hopkins Press, Baltimore. pp. 149–174.
- Stewart, J.G. & J.R. Stewart. 1984. Algas marinas de Isla Guadalupe, México, incluyendo una lista de verificación. *Ciencias Marinas*. 10(2): 135- 148.
- Strong, W.R.J, Murphy R.C., Bruce B.D., Nelson D.R. 1992. Movements and associated observations of bait-attracted white sharks *Carcharodon carcharias*: a preliminary report. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 43:13–20.
- Strong, W.R.J. 1996. Shape discrimination and visual tactics in white sharks. *Great White Sharks, The Biology of Carcharodon carcharias*, A. P. Klimley and D. G. Ainley, Eds., Academic Press, 229–240.
- Strub, P.T., J.S. Allen, A. Huyer y R.L. Smith. 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.
- Strub, T.S. y C. James. 2002. Altimeter-derived surface circulation in the large-scale NE Pacific Gyres. Part 1. Seasonal variability. *Progress in Oceanography* 53: 163-183.
- Tricas, T.C. & J.E McCosker. 1984. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 43: 221-238.
- Tricas, T.C . 2001. The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior. *Environmental Biology of Fishes* 60: 77–92.
- Wainwright, P.C. & S.M. Reilly. 1994. *Ecological morphology*. University of Chicago Press, Chicago. 367 pp.

- Wilson, E.O. 1975. Sociobiology. Belknap, Cambridge.
- Weng K.C., A.M. Boustany, P. Pyle., S. D. Anderson., A. Brown, B. and A. Block. 2007. Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific. *Ocean. Mar. Biol.* 152:877–894.
- Wolf N.G., P.R Swift., and F.G. Carey. 1988. Swimming muscle helps warm the brain of lamnid sharks. *J. Comp. Physiol. B.* 157: 709-715.
- Worton, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology.* 70:164-168.

ANEXO I

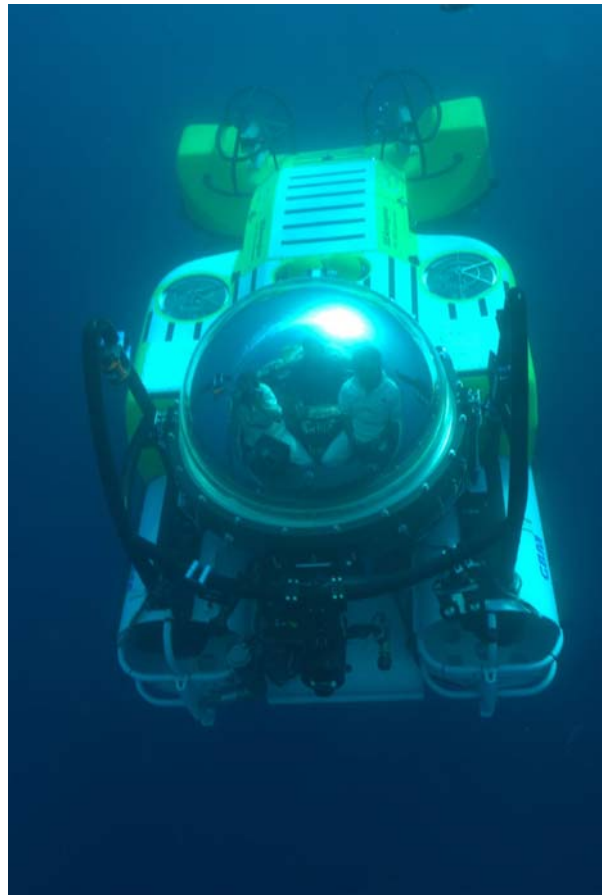
EMBARCACIÓN



Embarcación graduada en metros en ambos costados para la medición de los tiburones en isla Guadalupe.

ANEXO II

SUMERGIBLES



Sumergible modelo Triumph



Sumergible modelo Ocean Pearl

ANEXO III

PRESAS POTENCIALES



Lenguado de California



Macarela



Raya Murciélago



Mero pescada

Algunas de las presas potenciales registradas abordo del sumergible para los tiburones blancos juveniles en Isla Guadalupe.



Raya Narigona



Raya torpedo del Pacifico



Quimera Moteada



Elefante marino del norte

Presas potenciales registradas abordo del sumergible para los tiburones blancos adultos en Isla Guadalupe.

ANEXO IV
DEPREDACIÓN SOBRE PINNÍPEDOS



Ataque inicial en la parte posterior del cuerpo.



Tiburón blanco alimentándose de elefante marino en superficie frente a Cañones Gemelos.



Elefante Marino que sobrevivió un ataque de tiburón blanco en Playa Norte (nótese la herida en la parte ventral izquierda de su cuerpo).