



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL Y
PREFERENCIAS AMBIENTALES DE TIBURONES
EN EL ÁREA NATURAL PROTEGIDA
ARCHIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

Presenta

Christian Cortés Fuentes

La Paz, Baja California Sur, noviembre de 2018

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 21 del Mes de noviembre del 2018, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Distribución espacio-temporal y preferencias ambientales de tiburones en el área natural protegida Archipiélago de Revillagigedo"

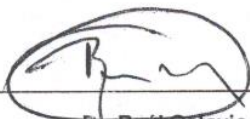
Presentada por el alumno:

Christian Cortés Fuentes

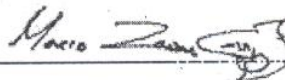
Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN BIOLOGÍA MARINA

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

LA COMISIÓN REVISORA



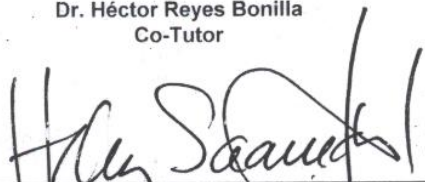
Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón
Co-Director de Tesis



Dr. Mario Jaime Rivera
Co-Director de Tesis



Dr. Héctor Reyes Bonilla
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

Comité tutorial

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Co-Director de Tesis

Dr. Mario Jaime Rivera

Universidad Veracruzana

Co-Director de Tesis

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Universidad Autónoma de Baja California Sur

Co-Tutor

Comité revisor de tesis

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Dr. Mario Jaime Rivera

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Jurado de examen de grado

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Dr. Mario Jaime Rivera

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Suplente

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez

Resumen

Se ha observado que diferentes especies de tiburones cohabitan en las mismas zonas, debido al uso diferencial del hábitat. Este puede estar relacionado con la disponibilidad de presas, el tipo de hábitat y las condiciones ambientales, entre otros factores. Además, las variaciones ambientales pueden influir en la distribución y abundancia de los tiburones dentro de los ecosistemas marinos. Es importante comprender cómo responden las especies a los cambios en su entorno, debido a los crecientes impactos antropogénicos en los ambientes marinos. Por lo tanto, realizar estudios en áreas naturales protegidas puede servir como un mejor modelo de estudio. En este trabajo se describe la variación espacial y temporal de los tiburones del Parque Nacional Revillagigedo. Para esto, se realizaron 380 censos visuales submarinos de tiburones en 6 sitios de buceo alrededor de 3 islas del archipiélago durante 2 temporadas (diciembre de 2015 a junio de 2016 y diciembre de 2016 a junio de 2017). Se registraron 13,921 tiburones pertenecientes a 9 especies y 3 familias. *Triaenodon obesus* y *Sphyrna lewini* fueron las especies dominantes (83.3% de la abundancia total y ocurrencia de 87% y 36%, respectivamente). Al analizar la variabilidad en la abundancia relativa de los tiburones, se encontraron diferencias significativas entre islas de las cuales Roca Partida presentó las mayores abundancias. También se encontraron diferencias significativas por especie por isla. No se encontraron diferencias significativas entre temporadas ni entre meses para ninguna de las islas. *T. obesus* fue la especie más abundante en todas las islas y fue 6 veces más abundante en Roca Partida (37.8 ind./buceo) que en San Benedicto y Socorro (6.6 y 6.2 ind./buceo, respectivamente). La estructura comunitaria se describió mediante un análisis de ordenación nMDS y un ANOSIM, en los que se obtuvieron diferencias significativas entre islas y sitios, pero no entre temporadas y meses. Se obtuvieron diferencias en la composición de tiburones en Roca Partida y El Cañón. Con un análisis SIMPER se definieron las especies representativas de cada sitio. Por último, se construyeron modelos aditivos generalizados para describir la abundancia relativa de las 5 especies más abundantes. Los modelos finales para cada especie explicaron el 90.5%, 67.4%, 76.3%, 78.3% y 75.2% de la variación total de los datos, respectivamente. Los modelos de *T. obesus* y *C. albimarginatus* sugieren que el sitio, las anomalías de temperatura y la intensidad de la corriente son las variables más importantes para describir la abundancia relativa de estas especies. Asimismo, la isla y la temperatura del mar son las variables que tienen un aporte mayor a los modelos finales de *S. lewini* y *C. galapagensis*.

Palabras clave: Uso del hábitat, distribución, abundancia, estructura comunitaria, modelos ecológicos.

Vo. Bo.


Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón


Dr. Mario Jaime Rivera

Summary

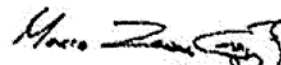
It has been observed that different shark species coexist in the same areas, due to the habitat partitioning, which may be related to the availability of prey, the habitat type and environmental conditions, among other factors. In addition, environmental fluctuations can influence the distribution and abundance of sharks within marine ecosystems. Understanding how species respond to changes in their environment is important due to the growing human impacts on marine environments. Therefore, conducting studies in natural protected areas can serve as a better study model. In this work, spatial and temporal variation of sharks of the Revillagigedo National Park is described. For this, 380 SCUBA surveys of sharks were carried out in 6 diving sites around 3 islands of the archipelago during 2 seasons (December 2015 to June 2016 and December 2016 to June 2017). There were 13,921 sharks belonging to 9 species and 3 families. *Triaenodon obesus* and *Sphyrna lewini* were the dominant species (83.3% of the total abundance and occurrence of 87% and 36%, respectively). When analyzing the variability in the relative abundance of sharks, significant differences were found between islands of which Roca Partida had the highest abundances. Significant differences were also found per species per island. No significant differences were found between seasons or between months for any of the islands. *T. obesus* was the most abundant species in all the islands and was 6 times more abundant in Roca Partida (37.8 ind./dive) than in San Benedito and Socorro (6.6 and 6.2 ind./dive, respectively). The community structure was described through a nMDS ordination analysis and an ANOSIM, in which significant differences were obtained between islands and sites, but not between seasons and months. Differences in shark composition were obtained in Roca Partida and El Cañón. With a SIMPER analysis, the representative species of each site were defined. Finally, generalized additive models were used to describe the relative abundance of the 5 most abundant species. The final models for each species explained 90.5%, 67.4%, 76.3%, 78.3% and 75.2% of the total data variation, respectively. The models of *T. obesus* and *C. albimarginatus* suggest that the site, temperature anomalies and current intensity are the most important variables to describe the relative abundance of these species. Likewise, the island and the sea temperature are the variables that have a greater contribution to the final models of *S. lewini* and *C. galapagensis*.

Keywords: Habitat use, distribution, abundance, community structure, ecological models.



Dr. Raul Octavio Martínez Rincón

Vo. Bo.



Dr. Mario Jaime Rivera

Dedicatoria

A mi familia...

*Mis 5 grandes, me faltarían muchas vidas para poder pagarles todo lo que han
hecho por mí.*

Agradecimientos

Al CIBNOR por aceptarme en su programa de posgrado, y por las facilidades otorgadas para utilizar sus instalaciones.

Al CONACyT por la beca otorgada (No. 608624), durante los dos años de maestría.

Al B.M. Arturo Ayala Bocos por aceptarme en el proyecto “*Monitoreo a largo plazo de tiburones y pelágicos en el Parque Nacional Revillagigedo*”, de *Ecosistemas y Conservación; Proazul Terrestre A.C.* en colaboración con *Nautilus Liveboards*. Así como a las donaciones de *Socorro Foundation*. Sin los cuales, este trabajo simplemente no se hubiera sido posible.

A mi co-director, el Dr. Mario Jaime Rivera, por apoyarme incondicionalmente desde el comienzo de este trabajo. Gracias por haberme dado la oportunidad de conocer uno de los mejores lugares del planeta y, en sus palabras: “disfrutar de lo sublime”.

A mi co-director, el Dr. Raúl O. Martínez Rincón, por todo el tiempo y dedicación invertido en mi trabajo. Gracias no sólo por todo lo aprendido, sino por haberme dirigirme con tanta paciencia. Espero algún día poder ser tan bueno para transmitir conocimiento.

A mi co-tutor, el Dr. Héctor Reyes Bonilla, por los consejos y sugerencias al trabajo. Gracias por formarme con un pensamiento siempre crítico hacia mis propios resultados.

Al personal de posgrado del CIBNOR (Dra. Norma Hernández, Leticia, Osvelia, Horacio, Tania), por ser tan accesibles y amables con cada trámite burocrático que involucraba la maestría.

Al Posgrado por el apoyo otorgado para participar en el “III Sharks International Conference” en el que presenté los resultados del presente trabajo.

Al Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez, por su tiempo y asesoría en los análisis multivariados.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
3. JUSTIFICACIÓN	6
4. HIPOTESIS	7
5. OBJETIVOS	7
5.1 Objetivo general.....	7
5.2 Objetivos particulares.....	7
6. MATERIAL Y MÉTODOS	7
6.1 Área de estudio.....	7
6.2 Trabajo de campo.....	9
6.3 Variabilidad espacial y temporal.....	11
6.4 Ensamblaje de la estructura comunitaria.....	12
6.4.1 Coeficiente de similitud de Bray-Curtis.....	12
6.4.2 Métodos de agrupación (Cluster) y ordenamiento (nMDS).....	12
6.4.3 Análisis de similitud (ANOSIM).....	13
6.4.4 Porcentaje de similitud (SIMPER).....	14
6.5 Efecto de las variables ambientales, espaciales y temporales.....	14
6.5.1 Variables ambientales.....	14
6.5.2 Variables espaciales y temporales.....	15
6.5.3 Modelos aditivos generalizados (MAG).....	16
7. RESULTADOS	18
7.1 Variabilidad espacial y temporal.....	20
7.2 Ensamblaje de la estructura comunitaria.....	27

7.2.1 Ensamblaje de tiburones por islas	27
7.2.2 Ensamblaje de tiburones por sitios de buceo	30
7.3 Efecto de las variables ambientales en la abundancia relativa de tiburones	33
7.3.1 Tiburón puntas blancas de arrecife <i>Triaenodon obesus</i>	34
7.3.2 Tiburón martillo <i>Sphyrna lewini</i>	35
7.3.3 Tiburón de Galápagos <i>Carcharhinus galapagensis</i>	37
7.3.4 Tiburón puntas plateadas <i>Carcharhinus albimarginatus</i>	38
7.3.5 Tiburón sedoso <i>Carcharhinus falciformis</i>	40
8. DISCUSIÓN	43
8.1 Variabilidad espacial y temporal.....	45
8.2 Ensamblaje de la estructura comunitaria	47
8.3 Efecto de las variables ambientales en la abundancia relativa de tiburones	49
8.3.1 Tiburón puntas blancas de arrecife <i>Triaenodon obesus</i>	50
8.3.2 Tiburón martillo <i>Sphyrna lewini</i>	51
8.3.3 Tiburón de Galápagos <i>Carcharhinus galapagensis</i>	54
8.3.4 Tiburón puntas plateadas <i>Carcharhinus albimarginatus</i>	55
8.3.5 Tiburón sedoso <i>Carcharhinus falciformis</i>	57
9. CONCLUSIONES	59
10. LITERATURA CITADA.....	61

Lista de figuras

Figura 1. Ubicación geográfica del Parque Nacional Revillagigedo (polígono punteado).	8
Figura 2. Abundancia relativa (ind./buceo) de las especies de tiburones en Roca Partida (RP), San Benedicto (SB) y Socorro (So).	23
Figura 3. Abundancia relativa (ind./buceo) de las especies de tiburones por temporada de avistamiento en Roca Partida (RP), San Benedicto (SB) y Socorro (So).	25
Figura 4. Abundancia relativa (ind./buceo) de las especies de tiburones por meses en Roca Partida (RP), San Benedicto (SB) y Socorro (So).	26
Figura 5. Dendrograma de agrupación jerárquica (utilizando un enlace de grupo por media-ponderada) y escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para las abundancias estandarizadas mensuales por isla del Parque Nacional Revillagigedo. Ambos basados en la matriz de similitud de Bray-Curtis.	28
Figura 6. Dendrograma de agrupación jerárquica (utilizando un enlace de grupo por media-ponderada) y escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para las abundancias estandarizadas mensuales por sitio del Parque Nacional Revillagigedo. Ambos basados en la matriz de similitud de Bray-Curtis.	32
Figura 7. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de <i>T. obesus</i>	35
Figura 8. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de <i>S. lewini</i>	36
Figura 9. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de <i>C. galapagensis</i>	38
Figura 10. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de <i>C. albimarginatus</i>	40
Figura 11. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de <i>C. falciformis</i>	42

Lista de tablas

Tabla I. Coordenadas geográficas en grados decimales de los sitios de buceo, utilizadas para extraer los valores de las imágenes satelitales.	16
Tabla II. Número de buceos mensuales por isla, sitio de buceo y temporada de avistamiento.	18
Tabla III. Abundancia relativa y porcentaje de ocurrencia de las 9 especies de tiburones en el Parque Nacional Revillagigedo.	19
Tabla IV. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de los tiburones entre islas. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).	20
Tabla V. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de las 5 especies de tiburones dentro de Roca Partida. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).	21
Tabla VI. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de las 5 especies de tiburones dentro de San Benedicto. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).	21
Tabla VII. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de las 5 especies de tiburones dentro de Socorro. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).	22
Tabla VIII. Valor del estadístico U de Mann-Whitney para la comparación de las abundancias relativas de cada especie entre las 2 temporadas de avistamiento por isla.	24
Tabla IX. Valores de χ^2 de la prueba de Kruskal-Wallis (H) para la comparación mensual ($n_t = 7$) de las abundancias relativas de cada especie, en cada isla.	25
Tabla X. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando Roca Partida y San Benedicto.	29
Tabla XI. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando Roca Partida y Socorro.	29
Tabla XII. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando San Benedicto y Socorro.	30
Tabla XIII. Comparaciones pareadas de ANOSIM entre sitios de buceo.	31
Tabla XIV. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando Roca Partida y El Cañón.	33

Tabla XV. Matriz de correlación de Pearson de las variables predictivas. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).	33
Tabla XVI. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de <i>T. obesus</i>	34
Tabla XVII. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de <i>S. lewini</i>	35
Tabla XVIII. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de <i>C. galapagensis</i>	37
Tabla XIX. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de <i>C. albimarginatus</i>	39
Tabla XX. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de <i>C. falciformis</i>	41

1. INTRODUCCIÓN

Los tiburones viven en todos los océanos del mundo, lo que muestra una radiación adaptativa que cubre diferentes hábitats; incluidas las zonas profundas, oceánicas, neríticas y estuarinas. Sin embargo, no utilizan todos los hábitats que se encuentran dentro de su rango de distribución; en cambio, seleccionan hábitats específicos en los cuales pasan la mayor parte de su tiempo (Simpfendorfer y Heupel, 2012). Esta diferenciación en el uso del hábitat, ocurre en algunas escalas espaciales y temporales (Speed *et al.*, 2011).

La información de la abundancia, distribución y el uso de hábitat de los tiburones, es importante para entender su función ecológica en los ecosistemas, así como para identificar áreas importantes (alimentación, reclutamiento, reproducción y/o limpieza) que faciliten el diseño de estrategias de manejo y conservación (Rizzari *et al.*, 2014; Simpfendorfer y Heupel, 2012; Speed *et al.*, 2011).

Se han observado agregaciones de tiburones de diferentes especies y tamaños que cohabitan en las mismas zonas, debido al uso diferencial del hábitat; por ejemplo, en algunas especies los juveniles y los adultos usan hábitats a distintas profundidades, temperaturas, salinidades o tipo de bentos (Chapman *et al.*, 2005; Pikitch *et al.*, 2005; Simpfendorfer *et al.*, 2005; Speed *et al.*, 2010; Yeiser *et al.*, 2008). Por otra parte, las variaciones en el uso interespecífico del hábitat, pueden estar relacionadas con la distribución de las presas, el tipo de hábitat y las estaciones del año (Speed *et al.*, 2010; White y Potter, 2004). Los procesos que determinan esta segregación, están relacionados a menudo con evitar a los depredadores y reducir de la competencia intra e interespecífica (Sims, 2003). También pueden estar relacionadas con eventos reproductivos y/o con el uso de un sitio como área de crianza (Heupel *et al.*, 2007; Rizzari *et al.*, 2014; Yates *et al.*, 2015)

Por otro lado, la sobrepesca ha disminuido drásticamente algunas poblaciones de tiburones y de otros grandes peces pelágicos en todo el mundo (Myers y Worm, 2003; Salinas de León *et al.*, 2016; Ward-Paige *et al.*, 2010). La

eliminación de depredadores tope de los ecosistemas marinos, puede tener efectos negativos que se propagan a través de toda la cadena alimentaria, causando un desequilibrio ecológico (Bascompte *et al.*, 2005; Heithaus *et al.*, 2012; Myers *et al.*, 2007; White *et al.*, 2012). No obstante, algunas pocas áreas mantienen grandes abundancias de depredadores tope; debido a que son localidades remotas (como las islas oceánicas) o reservas marinas que se han recuperado después de la plena protección de la pesca (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011; Graham *et al.*, 2010). De modo que los sitios donde existen agregaciones de múltiples especies de tiburones, brindan una oportunidad ideal para examinar el uso de hábitat y otras interacciones interespecíficas (Speed *et al.*, 2011).

El Archipiélago de Revillagigedo es un área natural protegida (ANP), con carácter de Parque Nacional, integrada por cuatro islas oceánicas (Socorro, Clarión, San Benedicto y Roca Partida) que albergan una gran diversidad biológica en buen estado de conservación (CONANP, 2004; DOF, 2017). Se distingue por presentar un alto número de peces inmigrantes provenientes del Océano Pacífico central, en comparación con las especies de peces marinos del continente (Castro-Aguirre y Balart, 2002; Robertson y Cramer, 2009). En el archipiélago, se han registrado 389 especies de peces, de las cuales 37 son elasmobranchios y de éstos, 29 son tiburones representados en 5 órdenes y 8 familias. De estas, la familia Carcharhinidae es la más abundante (Fourriére *et al.*, 2016). Entre algunas de las especies oceánicas registradas se encuentran el tiburón ballena *Rhincodon typus*, el tiburón tigre *Galeocerdo cuvier*, el tiburón puntas plateadas *Carcharhinus albimarginatus*, el tiburón sedoso *C. falciformis*, el tiburón de Galápagos *C. galapagensis*, el tiburón martillo *Sphyrna mokarran* y la cornuda común *S. lewini* (Castro-Aguirre y Balart, 2002; Fourriére *et al.*, 2016).

Debido a que no se ha estudiado con detalle la estructura de los ensamblajes de peces pelágicos como los tiburones en estos ecosistemas, el presente trabajo pretende describir la variación espacial y temporal en las comunidades de tiburones del Archipiélago de Revillagigedo, así como sus preferencias ambientales.

2. ANTECEDENTES

A pesar de la importancia de los tiburones en las comunidades marinas y de las preocupaciones recientes debidas a la disminución de sus poblaciones, los estudios cuantitativos realizados a nivel mundial sobre sus distribuciones y estructuras comunitarias son limitados (Heithaus, *et al.*, 2007).

Entre las agregaciones de tiburones bien documentadas se encuentra la de Heithaus *et al.* (2007), los cuales, analizaron la estructura comunitaria y las afinidades al hábitat de los tiburones en los Cayos de la Florida, EUA, y determinaron que la estructura comunitaria variaba entre hábitats, debido a que los tiburones más pequeños se encontraron en aguas someras protegidas, mientras que los tiburones más grandes fueron más abundantes en lugares alejados, profundos y protegidos; en comparación con hábitats similares cerca de cayos (islas) inhabitados.

Speed *et al.* (2011), estudiaron los patrones de movimiento espaciales y temporales de una agregación de 4 especies de tiburones de arrecife (*C. melanopterus*, *C. amblyrhynchos*, *N. acutidens* y *T. obesus*) en una bahía cerca de la costa norte de Australia Occidental. Utilizaron telemetría acústica y censos visuales, para conocer cómo se distribuían las especies en espacio y tiempo. Las mayores agregaciones para todas las especies de tiburones se registraron durante los meses cálidos, aunque algunos organismos mostraron residencia durante todo el año. Asimismo, se observó un traslapo espacial en el extremo norte de la bahía.

En una caracterizaron de la distribución espacial del ensamblaje de tiburones del norte del Golfo de México, Drymon *et al.* (2013), relacionaron las tendencias espaciales de los tiburones con variables bióticas y abióticas con el fin de detectar los factores que controlan sus poblaciones. Mediante análisis de componentes principales (PCA) y análisis de co-inercia (COIA), encontraron que los factores que influyen en la distribución de los tiburones en el norte del Golfo de México son específicos para cada especie. Entre las variables importantes, resaltan indicadores indirectos de presas potenciales como la biomasa de crustáceos y la concentración de clorofila-a, así como el oxígeno disuelto y la profundidad.

Rizzari *et al.* (2014), estudiaron la distribución y el uso de hábitat de los tiburones en los arrecifes de la Gran Barrera de Coral para determinar la diversidad, abundancia y distribución de los tiburones en tres tipos de hábitats de arrecife de coral (la pendiente, el arrecife posterior y la plataforma). Las variaciones espaciales de los tiburones se analizaron mediante modelos lineales generalizados mixtos y encontraron que el tipo de hábitat fue el principal factor que influyó en la distribución y abundancia de los tiburones. La densidad de tiburones fue mayor en la pendiente del arrecife y las diferencias las asociaron a los altos niveles de cobertura de coral vivo y a la complejidad estructural del arrecife. Por lo que, sugieren que las poblaciones de tiburones no se distribuyen homogéneamente a través de los arrecifes de coral.

Yates *et al.* (2015), utilizaron modelos lineales generalizados para identificar las variables que regulan la abundancia de los tiburones juveniles de la costa norte de Queensland. Las relaciones con la turbidez y la salinidad fueron similares en múltiples especies, destacando la importancia de estas variables en el funcionamiento de las áreas de crianza comunitarias de tiburones. En particular, los ambientes turbios fueron especialmente importantes para todas las especies en las salinidades oceánicas típicas. La proximidad a los manglares, la profundidad y la temperatura del agua también fueron importantes; sin embargo, su influencia varió entre las especies.

En cuanto a los estudios enfocados en islas oceánicas, se tiene el realizado en la Reserva Marina de Galápagos, Ecuador por Salinas de León *et al.* (2016) en el cual utilizaron video-censos (DOV) para estimar la abundancia y biomasa de los peces de las islas Darwin y Wolf durante 2 años consecutivos. Encontraron una biomasa promedio de peces arrecifales de 17.5 ton ha^{-1} , la cual, consistió en su mayor parte de tiburones. Además, utilizaron modelos lineales generalizados mixtos y técnicas multivariadas para analizar los patrones de biomasa y encontraron que la orientación (sureste y noroeste) y el año eran los factores que más contribuían a sus modelos.

En un estudio realizado por White *et al.* (2015), para evaluar la efectividad de una de las reservas marinas más viejas del mundo (Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica), se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos para describir las tendencias en la abundancia relativa o probabilidad de ocurrencia de 12 especies de elasmobranquios monitoreados por 21 años, mediante censos visuales submarinos. Ocho de las 12 especies declinaron significativamente a lo largo de las dos últimas décadas, entre ellas el tiburón martillo *S. lewini* (-45%) y el tiburón puntas blancas de arrecife *T. obesus* (-77%).

Con respecto a los estudios realizados en el Parque Nacional Revillagigedo, Fourriére *et al.* (2016), actualizaron el listado taxonómico de los peces del archipiélago. Por medio de censos visuales, revisiones bibliográficas y consultas a colecciones y bases de datos de museos; analizaron el elenco sistemático mediante modelos no paramétricos para la estimación de la riqueza. Desde la perspectiva de hábitat, 235 especies (60.41%) se consideran peces de arrecife y 154 (39.59%) peces de zonas pelágicas o profundas. Estos últimos fueron incluidos en el listado taxonómico debido a que suelen interactuar con los taxa arrecifales, ya sea en estaciones de limpieza o como recursos alimentarios. De las 389 especies, 37 son peces cartilaginosos y sólo 29 son tiburones.

También se tiene el trabajo de Muntaner (2016), en donde se utilizó telemetría acústica para estudiar los patrones de movimiento del tiburón puntas plateadas *C. albigmarginatus* en tres islas del archipiélago. Se encontró que los adultos tienen una alta residencia en Roca Partida, mientras que los juveniles y neonatos presentaron mayor fidelidad al sitio El Cañon; así como, movimientos migratorios entre San Benedicto y Socorro (separadas por 83.3 km). Por lo que, se sugiere que este tiburón utiliza estas dos islas como áreas de crianza.

Asimismo, mediante telemetría acústica y videos, se reportó el movimiento de un individuo de *Nasolamia velox* desde el Parque Nacional Cabo Pulmo al Archipiélago de Revillagigedo (Lara-Lizardi *et al.*, 2018). Lo que amplía el rango de distribución conocido para la especie y apoya la idea de la conectividad potencial de tiburones entre el Golfo de California y el archipiélago.

Por último, se sabe que las 4 islas de Revillagigedo son importantes para al menos 8 especies de tiburones. Destaca la fidelidad al sitio por parte de *T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus* y, se sugiere que la conectividad entre islas observada para algunas especies tales como, *G. cuvier*, *C. falciformis*, *C. galapagensis* y *S. lewini*, se relaciona con actividades de alimentación y reproducción; así como el uso de ciertos sitios someros, como áreas de crianza (Aburto-Oropeza *et al.*, 2016; Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015; CONANP, 2017).

3. JUSTIFICACIÓN

Los tiburones son organismos importantes desde el punto de vista ecológico, pesquero, alimentario, turístico y económico (CONAPESCA-INP, 2004; Sims, 2010). El conocimiento que se tiene actualmente sobre los ecosistemas relativamente prístinos limita nuestra capacidad para establecer líneas base de la abundancia de los tiburones y de otros depredadores tope y, esto restringe la capacidad de determinar objetivos realistas de recuperación de ecosistemas degradados (McClenachan *et al.*, 2012). Adicionalmente, la cuantificación de los patrones de movimiento (tanto espaciales como temporales) a largo plazo de los tiburones es importante para comprender su papel dentro de la estructura comunitaria, lo que a su vez, proporciona información de referencia para la conservación efectiva de sus poblaciones (Speed *et al.*, 2011).

Además, los estudios en el Parque Nacional Revillagigedo se han orientado hacia aspectos generales de la ictiofauna como las listas taxonómicas y los estudios biogeográficos (Brattstrom, 1990; Castro-Aguirre y Balart, 2002; Chávez-Comparán *et al.*, 2010; Fourrière *et al.*, 2016), pero ningún estudio ha examinado la estructura comunitaria y preferencias ambientales de los tiburones.

Este estudio permitirá determinar si existe un patrón espacial y/o temporal en la estructura comunitaria de los tiburones del Parque Nacional Revillagigedo y si las variaciones se encuentran relacionadas con las fluctuaciones del ambiente; esto con el fin de ayudar al mejor manejo y conservación de este recurso.

4. HIPOTESIS

Se ha observado que la abundancia, diversidad y distribución espacial de los tiburones están estrechamente relacionadas con las condiciones ambientales, por lo tanto, se espera que las especies de tiburones con preferencias ambientales similares presenten el mismo patrón de distribución espacio-temporal en el Parque Nacional Revillagigedo.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Describir los patrones de distribución espacio-temporal y preferencias ambientales de los tiburones del Parque Nacional Revillagigedo.

5.2 Objetivos particulares

1. Describir la variabilidad anual y mensual de la abundancia relativa de los tiburones en las diferentes islas.
2. Describir la estructura comunitaria de los tiburones por islas y sitios de buceo.
3. Evaluar el efecto del ambiente en la abundancia relativa de los tiburones.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El Archipiélago de Revillagigedo (Fig. 1), es un área natural protegida con carácter de Parque Nacional que fue reconocido el 17 de julio de 2016 como Sitio de Patrimonio Mundial Natural por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) (DOF, 2017). Está integrado por cuatro islas oceánicas, que de mayor a menor superficie son: Isla Socorro, Isla Clarión, Isla San Benedicto e Isla Roca Partida; que emergieron desde los 3,500 m de profundidad, producto de la actividad volcánica de los fondos marinos durante el Plioceno-Pleistoceno (Brattstrom, 1990; Ortega-Rubio y Castellanos, 1994). Se ubica dentro de la Zona Económica Exclusiva de México, a 386 km al sur de la

costa de Cabo San Lucas, Baja California Sur, y a 720 km al oeste de la costa de Manzanillo, Colima, entre las coordenadas geográficas 17°39'18.8" y 20°00'31.1" de latitud norte y los 110°04'41.1" y 115°28'17.1" de longitud oeste. En total el parque abarca una superficie de más de 140 km² (DOF, 2017).

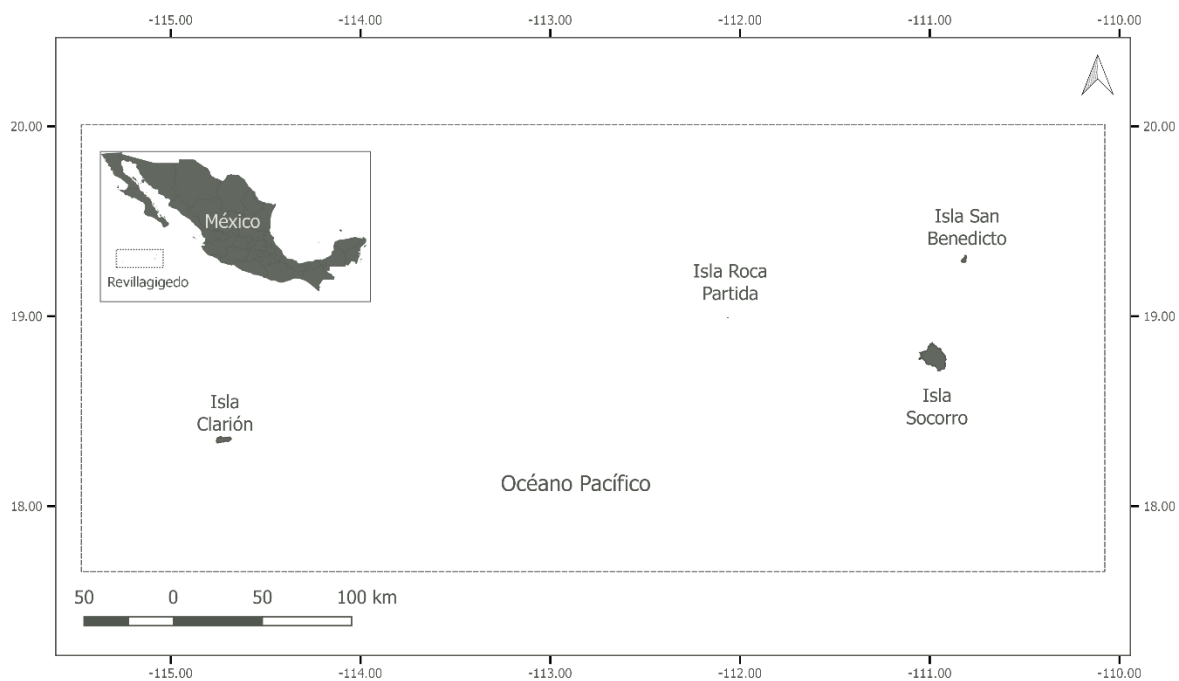


Figura 1. Ubicación geográfica del Parque Nacional Revillagigedo (polígono punteado).

El complejo insular está situado en un punto geográfico del Pacífico oriental tropical con una gran influencia de la Corriente Norecuatorial, por tanto, la variación térmica anual es baja (23 – 27 °C). Pese a ello, existe cierto efecto de la Corriente de California, que produce una ligera disminución en las temperaturas superficial y subsuperficial durante el primer trimestre del año. Esto, incide directamente en la composición de la ictiofauna costera, la cual puede clasificarse como subtropical-tropical (Castro-Aguirre y Balart, 2002). Esta región es influenciada también por la variabilidad ambiental ocasionada por El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) (Fiedler y Talley, 2006), lo que se ve reflejado en cambios en la abundancia y diversidad de especies de la región (Bessudo *et al.*, 2011; Lluch-Belda *et al.*, 2005).

El relieve del fondo oceánico del Pacífico mexicano presenta dos zonas distintivas: (a) Continental submarina; y (b) Transicional y del lecho oceánico (Lugo-Hubp, 1990). El Archipiélago de Revillagigedo yace dentro de la segunda. La Isla Clarión se localiza en la llanura abisal de la placa del Pacífico mientras que las islas Socorro, San Benedicto y Roca Partida yacen en la Dorsal del Pacífico Oriental. La Fractura de Clarión está localizada entre los 18° y 19° de latitud norte, representada por un sistema bien definido de fosas y montes submarinos. Estos han sido explotados recientemente por diferentes pesquerías, debido a la alta diversidad y abundancia de especies de interés comercial (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015; Amante y Eakins, 2009).

Al ser islas oceánicas, estas se caracterizan por tener una gran diversidad biológica y elevada tasa de endemidad debido a que se encuentran situadas lejos de los continentes y separadas de estos por grandes profundidades (Major 1988; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).

La ubicación particular de las islas Revillagigedo en una zona transicional donde convergen las corrientes de California y Costa Rica (Fiedler y Talley, 2006), hace al archipiélago un escenario interesante para la fauna marina debido a la combinación de especies de diferentes regiones biogeográficas (Fourrière *et al.*, 2016). El Archipiélago de Revillagigedo es catalogado como una ecorregión marina (“164. Revillagigedos”, Spalding *et al.*, 2007). Sin embargo, desde una perspectiva zoogeográfica marina, las islas son consideradas como parte de la Provincia de Islas Oceánicas (Robertson y Cramer, 2009), aunque la mayoría de las publicaciones sugieren que la fauna íctica del archipiélago está compuesta en su mayoría por especies de la Provincia Panámica (Castro-Aguirre y Balart, 2002; Chávez-Comparán *et al.*, 2010; Robertson y Cramer, 2009; Spalding *et al.*, 2007).

6.2 Trabajo de campo

En total se realizaron 380 censos visuales submarinos (UVC, por sus siglas en inglés) de tiburones, mediante buceo autónomo durante 2 temporadas de avistamiento turístico (de diciembre de 2015 a junio de 2016 y de diciembre de

2016 a junio de 2017), con el apoyo de la compañía de buceo Nautilus liveboards. Las inmersiones se realizaron en 6 sitios de buceo alrededor de 3 islas del Archipiélago de Revillagigedo (Tabla I). La profundidad de buceo varió de 20 a 30 m dependiendo del sitio, pero la profundidad fue consistente dentro de los sitios.

El método de observación consistió en un buceo errante de 50 minutos a lo largo del sitio, en el cual se registró el número de individuos de cada especie de tiburón que atravesó el área de visión del buzo. La identificación de las especies observadas se realizó con apoyo de publicaciones especializadas (Allen y Robertson, 1994; Compagno *et al.*, 1995; Humann y Deloach, 2004). Se registró el número exacto de individuos cuando había pocos tiburones, cuando se encontraron grupos grandes de tiburones (por ejemplo, más de 250 para tiburones martillo) se hicieron aproximaciones en el número de individuos. Se reconoce que el recuento de tiburones individuales pudo haber ocurrido durante una misma inmersión, especialmente cuando se vieron especies en cardúmenes grandes. Sin embargo, se asume que todos los registros de tiburones tienen el mismo sesgo, debido a que los UVC fueron realizados por sólo un buzo con mucha experiencia (> 5 años; Salinas-Pelayo *et al.*, 2016), además se considera que el margen de error de identificación de especies es bajo debido a que las especies estudiadas son grandes y de fácil identificación.

Asimismo, en cada UVC se midió la temperatura del mar con la consola de buceo (con un error de ± 1 °C), la intensidad de la corriente medida en una escala subjetiva de 4 categorías: donde 0 es intensidad nula; 1 es intensidad leve; 2 es intensidad moderada y 3 es intensidad fuerte. Se asume que todos los datos de temperatura registrados tienen el mismo sesgo, debido a que todos fueron tomados con la misma consola de buceo. Con respecto a la estimación de la intensidad de la corriente, se asume que todos los registros tienen el mismo sesgo, debido a que fueron estimados por sólo un buzo.

6.3 Variabilidad espacial y temporal

Para describir la variabilidad espacial y temporal de las diferentes especies de tiburones, se calcularon las abundancias relativas de cada especie agrupadas por isla, mes y temporada. De manera tal, que se estandarizaron las abundancias totales de cada especie de tiburón por buceo a lo largo del periodo de muestreo, dividiendo el número total de tiburones observados por cada mes entre el número de buceos realizados utilizando la ecuación:

$$A_{ij} = \frac{\sum Tiburones_{ij}}{\sum Buceo_{ij}} \quad (1)$$

Donde: A_{ij} es la abundancia relativa de tiburones del i -ésimo mes en el j -ésimo sitio.

Para decidir el tipo de estadísticos de prueba comparativos a utilizar, se evaluaron los supuestos estadísticos de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk y de homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett. Debido a que los datos de abundancia relativa no presentaron una distribución normal ($W_{344}=0.46021$, $p<0.05$) ni fueron homocedásticos ($K^2_{2,342}=397.86$, $p<0.05$), se utilizaron estadísticos no paramétricos para la comparación de grupos. Para determinar si existen diferencias significativas en las abundancias relativas de cada especie de tiburón entre las dos temporadas de avistamiento, se aplicó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Para determinar si existen diferencias significativas en las abundancias relativas de cada especie de tiburón en alguna de las tres islas, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis. En caso de haber encontrado diferencias, se aplicó la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples mediante el método de Dunn para los grupos que presentan dichas diferencias. Finalmente se calcularon las medianas para cada grupo y se realizaron diagramas de caja y bigotes para comparar la abundancia relativa entre las especies de tiburones por isla. Los diagramas de caja y bigotes representan estadísticos descriptivos del 50% de los datos (mediana, 1er cuartil y 3er cuartil), así como estadísticos descriptivos de dispersión (1.5 veces el rango intercuartilico y valores extremos).

Todos los análisis exploratorios y pruebas estadísticas se realizaron con el lenguaje de programación R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

6.4 Ensamblaje de la estructura comunitaria

6.4.1 Coeficiente de similitud de Bray-Curtis

A partir del ensamblaje de tiburones (abundancias relativas), se construyeron matrices de similitud de especies entre los pares de muestras utilizando el coeficiente de similitud de Bray–Curtis (Clarke y Warwick, 2001). Se escogió el coeficiente de Bray-Curtis debido a que: i) toma el valor de 100 cuando dos muestras son idénticas y el valor de 0 cuando dos muestras no tienen especies en común; ii) un cambio de unidad de medida no afecta su valor; iii) su valor no se modifica por la inclusión o exclusión de una especie que está conjuntamente ausente en las dos muestras (problema del doble cero); iv) la inclusión (o exclusión) de una tercera muestra, C, en el conjunto de datos no hace diferencia a la similitud entre las muestras A y B; v) tiene la flexibilidad de registrar diferencias en la abundancia total para dos muestras como una similitud menos que perfecta cuando las abundancias relativas para todas las especies son idénticas.

6.4.2 Métodos de agrupación (Cluster) y ordenamiento (nMDS)

Una vez obtenidos los coeficientes de similitud se aplicaron dos técnicas de ordenación para detectar patrones de similitud en las abundancias mensuales de cada sitio o isla: análisis de agrupamiento (cluster) y escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS, por sus siglas en inglés; Clarke y Warwick, 2001). Ambos se aplicaron en conjunto ya que ofrecen información complementaria (Warwick y Clarke, 1988). Para el cluster se utilizó el método de agrupamiento jerárquico mediante el aglomerado de las similitudes más altas utilizando el método de enlace con media grupal ponderada (Group-average link) y con este proceso se construyó el dendrograma de naturaleza jerárquica.

Para el análisis de ordenación nMDS, que expresa la “distancia relativa” entre los grupos con base en la abundancia y ocurrencia de las especies. El punto

de partida es la matriz de similitud entre las muestras y el análisis construye un espacio matemático “mapa” en un número específico de dimensiones (dos y/o tres) definido por los sitios de censo, que intenta satisfacer todas las condiciones impuestas por el rango de la matriz de (dis)similitud. El nMDS reconoce la arbitrariedad esencial de los valores de similitud absoluta y su interpretación es en términos de los valores relativos de similitud entre sí. Dado que es difícil ubicar la similitud de varios puntos en dos dimensiones existe cierta distorsión o “estrés” entre los grados de similitud y los grados correspondientes en el gráfico de ordenación. Esto motiva el principio del algoritmo nMDS a elegir una configuración de puntos que minimice este grado de estrés.

6.4.3 Análisis de similitud (ANOSIM)

Posteriormente, se utilizó un análisis de similitud (ANOSIM) de 1 vía para determinar si existen diferencias estadísticamente significativas en la composición de la estructura comunitaria de los tiburones entre las islas, sitios y temporadas. ANOSIM utiliza una matriz de similitud y lleva a cabo un análogo aproximado de las pruebas univariadas estándar de análisis de varianza (ANOVA) de 1 y 2 vías, permitiendo probar la hipótesis nula de que no hay diferencias en el ensamblaje entre grupos de muestras especificadas por los niveles de un solo factor (Clarke y Warwick, 2001). Ésta es una técnica basada en la aleatorización de la matriz de similitud y se calcula mediante la ecuación:

$$R = \frac{r_B - r_W}{\frac{n(n-1)}{2}} \quad (2)$$

Donde: R es el estadístico de ANOSIM, r_B es el promedio de las disimilitudes entre los diferentes grupos, r_W es el promedio de las disimilitudes dentro de los grupos, y n es el número total de muestras en consideración.

Un valor de R cercano a 1 sugiere disimilitud entre los grupos, mientras que un valor cercano a 0 sugiere que no hay disimilitud dentro y entre los grupos. Los valores por debajo de 0 sugieren que las diferencias son mayores dentro de los grupos que entre los grupos.

6.4.4 Porcentaje de similitud (SIMPER)

El siguiente paso fue la aplicación de un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER; Clarke y Warwick, 2001) para identificar las especies que discriminan entre las islas y los sitios. El procedimiento de SIMPER compara las abundancias promedio por grupo (p. ej. isla) y examina la contribución de cada especie a la disimilitud promedio de Bray–Curtis. SIMPER determina las especies responsables del patrón de agrupación observado en las ordenaciones y su relevancia en dicho arreglo, es decir, aquellas especies “típicas” de cada muestra determinadas con base en su abundancia local y la diferencia con respecto a las otras muestras (Clarke y Warwick, 2001). Todas las técnicas multivariadas se realizaron en el programa PRIMER-E 6

6.5 Efecto de las variables ambientales, espaciales y temporales

6.5.1 Variables ambientales

Las variables ambientales utilizadas fueron: i) promedios mensuales de las mediciones tomadas en campo (temperatura del mar [TM] e intensidad de la corriente), ii) promedios mensuales de la temperatura superficial del mar (TSM), anomalías de temperatura superficial del mar de 15 años (2003 a 2017) y concentración de clorofila-a (Chl-a) obtenidas de imágenes de satélite. Las variables ambientales obtenidas de imágenes de satélite se obtuvieron del programa de acceso de datos de la división de investigación ambiental (ERDDAP, por sus siglas en inglés) de la Administración Nacional Oceanográfica y Atmosférica (NOAA, por sus siglas en inglés). Estos datos están disponibles en la página web <https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>.

Los datos de temperatura superficial del mar (°C) y concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) fueron obtenidos de las bases de datos *erdMBsstmday_LonPM180* y *erdMBchlamday_LonPM180*, respectivamente. Estos datos fueron colectados con el espectroradiómetro de resolución moderada (MODIS, por sus siglas en inglés) abordo del satélite Aqua (EOS-PM1). Ambas

contienen imágenes promedio mensuales del Océano Pacífico con una resolución espacial de ~2km.

Para el cálculo de las anomalías estandarizadas de temperatura se utilizó la base de datos *erdMH1sstmday*, la cual contiene imágenes promedio mensuales de la temperatura superficial Global con una resolución espacial de ~4km. De ésta base se extrajeron 180 imágenes que corresponden a 15 años desde enero de 2003 hasta diciembre de 2017. El cálculo de las anomalías estandarizadas de temperatura implica dos pasos: i) el cálculo del promedio mensual de los 15 años y ii) el cálculo de la desviación estándar de las temperaturas. Esto puede ser representado de la siguiente manera:

$$aTSM_{ij} = \frac{TSM_{ij} - \overline{TSM}_i}{sd TSM_i} \quad (3)$$

Donde: $aTSM_{ij}$ son las anomalías de temperatura, TSM_{ij} la temperatura observada, \overline{TSM}_i el promedio de la temperatura y $sd TSM_i$ es la desviación estándar de la temperatura, del i ésimo mes y j ésimo año.

Para el caso de las 3 variables obtenidas de imágenes satelitales se extrajeron los valores correspondientes al pixel en el cual se encontraban los 6 sitios de buceo (Tabla I) y se igualaron con el periodo de muestreo en el cual se realizaron los UVC (diciembre de 2015 a junio de 2016 y diciembre de 2016 a junio de 2017). Debido a que los sitios de buceo se encuentran muy cercanos a la costa se calculó el promedio de todas las variables usando todos los pixeles con datos en un radio de 4 km.

6.5.2 Variables espaciales y temporales

Debido a que los registros de abundancia de tiburones se realizaron en puntos geográficos muy específicos (Tabla I), se utilizaron los nombres de las islas y sitios de buceo como variables espaciales. Esta limitación metodológica impidió realizar mapas de distribución de la abundancia relativa de las diferentes especies en los diferentes meses y temporadas. Los meses y temporadas fueron utilizados como variables temporales.

Tabla I. Coordenadas geográficas en grados decimales de los sitios de buceo, utilizadas para extraer los valores de las imágenes satelitales.

<i>Isla</i>	<i>Sitio de Buceo</i>	<i>Latitud</i>	<i>Longitud</i>
Roca Partida	Roca Partida	18.997500	-112.065833
San Benedicto	El Boiler	19.329500	-110.813333
	El Cañón	19.295000	-110.807167
	Las Cuevitas	19.322500	-110.808667
Socorro	Cabo Pearce	18.777333	-110.905833
	Punta Tosca	18.782167	-111.058000

6.5.3 Modelos aditivos generalizados (MAG)

Para evaluar las relaciones que existen entre las diferentes especies de tiburones y las variables ambientales, espaciales, temporales y biológicas, se aplicaron modelos aditivos generalizados (MAG). Este tipo de modelos son considerados como una variación de los modelos lineales generalizados (MLG), en donde en lugar del cálculo de un coeficiente para cada variable predictiva, se utilizan “funciones suavizadoras” por cada una de las variables predictivas. Este método al utilizar las funciones suavizadoras permite explorar tanto relaciones lineales como no lineales entre las variables predictivas y la variable respuesta (Wood, 2006). Los MAG al igual que los MLG pueden ser utilizados con datos que tengan algún tipo distribución de la familia exponencial (normal o Gaussiana [números continuos], Poisson [números enteros positivos], binomial [proporciones o datos de presencia/ausencia]) (Zuur *et al.*, 2009). La forma general de un MAG puede ser escrita como:

$$g(\mu_i) = \alpha + \sum_{j=1}^p f_j(X_i) \quad (4)$$

Dónde: g es una función de enlace, μ_i el valor esperado de la variable respuesta, α el intercepto, f_j las funciones suavizadoras y X_i las variables predictivas.

En este trabajo, se utilizó la abundancia relativa de cada especie de tiburón como variable respuesta y las variables ambientales (TM, corriente, TSM, aTSM y Chl-a), espaciales (isla y sitio) y temporales (mes y temporada) como variables predictivas, adicionalmente se incluyó como variable biológica la abundancia relativa de los otros tiburones, esto con la finalidad de encontrar alguna relación de tipo ecológica entre dos o más especies de tiburón. Con el fin de evitar la colinealidad (variables altamente correlacionadas) de las variables predictivas, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson de las variables y en caso de presentarse correlación alta ($R > 0.7$), se excluyó alguna de estas del modelo estadístico. La exclusión de la variable se realizó usando como criterio la relación empírica de una variable predictiva con la variable respuesta, de tal manera, que se retuvieron las variables que han sido descritas como más importantes para la especie.

Debido a que la variable respuesta es continua y estrictamente positiva, en los modelos se utilizó una variación de la familia de distribución Poisson y la función de enlace logaritmo. Se utilizó el principio de parsimonia para identificar el modelo mínimo adecuado. Este método implica la adición de las variables predictivas una por una y el revisar si la adición de la nueva variable contribuye “significativamente” al modelo. Este proceso de construcción de modelos se conoce con el nombre en inglés “forward stepwise”, e inicia con el modelo nulo (modelo de referencia que sólo contiene el promedio general de la variable respuesta). Se utilizó una tabla de análisis de devianza para decidir si estadísticamente se justifica la inclusión de una nueva variable. Este método sugiere que si el valor de probabilidad de X^2 es menor a 0.05 se mejora el modelo con la inclusión de la nueva variable y por lo tanto debe mantenerse, si el valor de probabilidad es mayor a 0.05 entonces la contribución no es importante y debe ser eliminada del modelo. El orden en el que se agregaron las variables al modelo fue determinado por el porcentaje de devianza explicada que aportó cada variable de manera independiente. Este procedimiento se resume en una tabla de análisis de devianza.

Como se mencionó anteriormente, este tipo de modelo permite describir la relación (lineal o no lineal) entre la variable respuesta y las variables predictivas, sin embargo, debido a la complejidad matemática de los modelos usualmente se describen las formas de las funciones suavizadoras. Para esto, es necesario graficar los efectos parciales de las variables y describir las formas de las funciones. Los modelos MAG se construyeron utilizando las funciones de la librería *mgcv* versión 1.8-17 (Wood, 2006) del lenguaje de programación R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

7. RESULTADOS

En total se realizaron 380 buceos durante el periodo diciembre 2015 – junio 2017, de los cuales 179 buceos se realizaron en la primera temporada de avistamiento (47.1%) y 201 en la segunda temporada (52.9%) (Tabla II). Los buceos se realizaron en 13 meses, siendo junio el mes en el que se realizaron más buceos (98), seguido por mayo (86) y marzo (55). Debido a cuestiones logísticas y de seguridad, la compañía de buceo no realiza viajes de julio a noviembre. Esto se debe principalmente al riesgo potencial de presencia de huracanes en la zona durante estos meses (CONANP, 2004).

Tabla II. Número de buceos mensuales por isla, sitio de buceo y temporada de avistamiento.

	Temporada 2015-2016 (n=179)								Temporada 2016-2017 (n=201)								Total
	D	E	F	M	A	M	J	T	D	E	F	M	A	M	J	T	
Roca Partida	8		3	17	7	16	20	71	7	10	4	4	3	25	27	80	151
San Benedicto								65								74	139
El Boiler	3		4	7	6	2	9		1	7	3	2		9	5		58
El Cañón				2	8	5	6		5	4	5	6	2	5	11		59
Las Cuevitas				4	2	4	3		1	2			1	3	2		22
Socorro								43								47	90
Cabo Pearce	3		7	6	7	5	4		6	3	3	3	3	9	9		68
Punta Tosca	3		3	2	2	1			1	1	3	2		2	2		22
Total	17	0	17	38	32	33	42		21	27	18	17	9	53	56		380

Del número total de buceos, 365 presentaron el registro de al menos un tiburón (96.1%). Roca Partida fue la isla que tuvo el mayor esfuerzo con 151 buceos (39.7%), seguido de San Benedicto con 139 buceos (36.6%) y Socorro con 90 buceos (23.7%).

Se registró un total de 13,921 tiburones (8,186 en la primera temporada y 5,735 en la segunda temporada), pertenecientes a 9 especies, incluidas en 3 familias (Tabla III). *Triaenodon obesus* y *Sphyrna lewini* fueron las especies dominantes (83.3% de la abundancia total, y ocurrencia de 87% y 36%, respectivamente). Por el contrario, 4 especies presentaron baja abundancia relativa, <1% de la abundancia total y un porcentaje de ocurrencia <5% del censo (*Galeocerdo cuvier*, *Rhincodon typus*, *Carcharhinus limbatus* y *C. obscurus*).

Tabla III. Abundancia relativa y porcentaje de ocurrencia de las 9 especies de tiburones en el Parque Nacional Revillagigedo

Especie	Familia	Abundancia Relativa (n = 13,921)	Porcentaje de ocurrencia (n = 380)
<i>Triaenodon obesus</i>	Carcharhinidae	0.58	87.11
<i>Sphyrna lewini</i>	Sphyrnidae	0.25	35.79
<i>Carcharhinus galapagensis</i>	Carcharhinidae	0.07	41.05
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	Carcharhinidae	0.05	33.95
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Carcharhinidae	0.04	28.95
<i>Galeocerdo cuvier</i>	Carcharhinidae	0.0011	3.95
<i>Rhincodon typus</i>	Rhincodontidae	0.0007	2.63
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Carcharhinidae	0.0004	1.05
<i>Carcharhinus obscurus</i>	Carcharhinidae	0.0004	1.05

A partir del porcentaje de ocurrencia (Tabla III), las especies se clasificaron arbitrariamente en 3 grupos: i) especies con frecuencia baja < 5%, ii) especies con frecuencia media 5% < x < 85% y iii) especies con frecuencia alta > 85%. Con esta información se decidió aplicar los modelos a las 5 especies más abundantes (*T.*

obesus, *S. lewini*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus* y *C. falciformis*), para asegurar que los modelos cuenten con una cantidad de datos suficientes y que los resultados derivados cuenten con la mayor certidumbre posible.

7.1 Variabilidad espacial y temporal

Para evaluar cambios espaciales en la abundancia relativa de los tiburones, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis agrupando todas las especies por islas. Los resultados muestran que existen diferencias significativas ($H_{2,342}=41.859$, $p<0.05$) en las abundancias relativas de tiburones por isla.

Las comparaciones pareadas (prueba de Dunn) entre islas (Tabla IV), muestran diferencias significativas únicamente en la isla Roca Partida con respecto a San Benedicto y Socorro; estas últimas no presentaron diferencias significativas entre sí.

Tabla IV. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de los tiburones entre islas. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p<0.05$).

	<i>Roca Partida</i>	<i>San Benedicto</i>	<i>Socorro</i>
<i>Roca Partida</i>	—		
<i>San Benedicto</i>	5.6399 *	—	
<i>Socorro</i>	6.1573 *	0.9829	—

Posteriormente, se compararon las abundancias relativas de las 5 especies separadas por isla mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Los resultados muestran que existen diferencias significativas entre las especies de tiburones, para las 3 islas: Roca partida ($H_{4,60}=34.618$; $p<0.05$), San Benedicto ($H_{4,155}=57.526$; $p<0.05$) y Socorro ($H_{4,115}=50.194$; $p<0.05$).

Las comparaciones pareadas (prueba de Dunn) entre especies de tiburones registrados en Roca Partida (Tabla V), muestran diferencias significativas principalmente entre 2 especies. *T. obesus* presentó diferencias significativas con

respecto a las abundancias relativas de las otras 4 especies; *S. lewini* presentó diferencias significativas con respecto a de las otras especies, excepto con *C. galapagensis*; y *C. galapagensis*, *C. albimarginatus* y *C. falciformis* no presentaron diferencias significativas entre sí.

Tabla V. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de las 5 especies de tiburones dentro de Roca Partida. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

	<i>T. obe</i>	<i>S. lew</i>	<i>C. gal</i>	<i>C. alb</i>	<i>C. fal</i>
<i>T. obesus</i>	—				
<i>S. lewini</i>	- 2.4594 *	—			
<i>C. galapagensis</i>	- 4.1456 *	- 1.6863	—		
<i>C. albimarginatus</i>	- 4.6749 *	- 2.2155 *	- 0.5292	—	
<i>C. falciformis</i>	- 5.0640 *	- 2.6046 *	- 0.9184	0.3891	—

Al realizar las comparaciones pareadas (prueba de Dunn) entre especies de tiburones observados en San Benedicto (Tabla VI), se encontraron diferencias significativas en 1 sola especie. *T. obesus* presentó diferencias significativas con respecto a las abundancias relativas de las otras 4 especies; *S. lewini*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus* y *C. falciformis* no presentaron diferencias significativas entre sí.

Tabla VI. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de las 5 especies de tiburones dentro de San Benedicto. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

	<i>T. obe</i>	<i>S. lew</i>	<i>C. gal</i>	<i>C. alb</i>	<i>C. fal</i>
<i>T. obesus</i>	—				
<i>S. lewini</i>	- 4.9511 ***	—			
<i>C. galapagensis</i>	- 6.5352 ***	- 1.5841	—		
<i>C. albimarginatus</i>	- 5.2259 ***	- 0.2748	1.3093	—	
<i>C. falciformis</i>	- 6.4295 ***	- 1.4784	0.1057	1.2036	—

Al realizar las comparaciones pareadas (prueba de Dunn) entre especies de tiburones observados en Socorro (Tabla VII), se encontraron diferencias significativas principalmente en 2 especies. *T. obesus* presentó diferencias significativas con respecto a las abundancias relativas de las otras 4 especies; *C. galapagensis* presentó diferencias significativas con respecto a las otras especies excepto con *S. lewini*. No se encontraron diferencias significativas entre las abundancias relativas de *S. lewini*, *C. albimarginatus* y *C. falciformis* en esta isla.

Tabla VII. Prueba Dunn para las comparaciones pareadas de la abundancia relativa de las 5 especies de tiburones dentro de Socorro. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

	<i>T. obe</i>	<i>S. lew</i>	<i>C. gal</i>	<i>C. alb</i>	<i>C. fal</i>
<i>T. obesus</i>	—				
<i>S. lewini</i>	- 5.0664 ***	—			
<i>C. galapagensis</i>	- 3.8797 ***	1.1867	—		
<i>C. albimarginatus</i>	- 6.1130 ***	- 1.0466	- 2.2333 ***	—	
<i>C. falciformis</i>	- 5.9159 ***	- 0.8495	- 2.0362 ***	- 0.1971	—

De todas las especies analizadas en este trabajo *T. obesus* fue la especie más abundante, seguida por *S. lewini* y *C. galapagensis*. Particularmente, se observó que la mediana de la abundancia relativa de *T. obesus* fue mayor en Roca Partida (37.8 ind./buceo) que en San Benedicto y Socorro (6.6 y 6.2 ind./buceo, respectivamente) (Fig. 2). En Roca Partida *S. lewini* y *C. galapagensis* presentaron medianas de 8.3 y 1.3 ind./buceo, respectivamente. En San Benedicto *S. lewini* y *C. albimarginatus* presentaron medianas de 0.2 y 0.1 ind./buceo, respectivamente. En Socorro las medianas de las abundancias relativas de las otras 4 especies fueron menores a 0.5 ind./buceo.

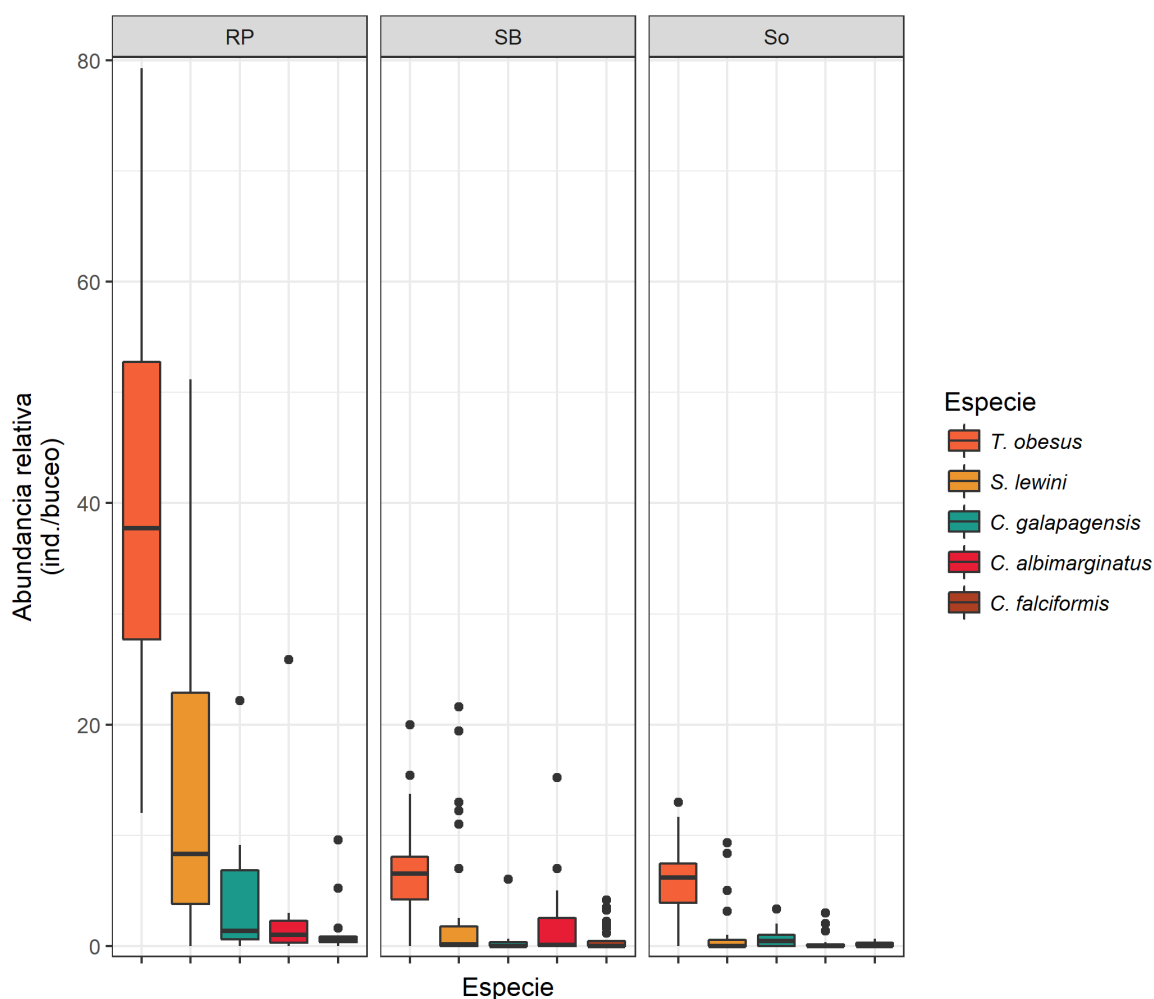


Figura 2. Abundancia relativa (ind./buceo) de las especies de tiburones en Roca Partida (RP), San Benedicto (SB) y Socorro (So).

Para comparar las abundancias relativas de cada especie registradas en las dos temporadas de avistamiento (diciembre 2015 – junio de 2016 y diciembre 2016 – junio de 2017), se aplicó la prueba de Mann-Whitney. Los resultados indican que no existen diferencias significativas ($U_{344}=13870$, $p>0.05$) en las abundancias relativas de tiburones por temporada. Adicionalmente, se aplicó la misma prueba separando los datos por temporada, isla y especies (Tabla VIII). Los resultados de estas pruebas indican no que existen diferencias significativas ($p>0.05$) en las abundancias relativas por temporada en ninguna de las especies.

Tabla VIII. Valor del estadístico U de Mann-Whitney para la comparación de las abundancias relativas de cada especie entre las 2 temporadas de avistamiento por isla.

	<i>Roca Partida (n=13)</i>	<i>San Benedicto (n=32)</i>	<i>Socorro (n=24)</i>
<i>T. obesus</i>	31	133.5	71
<i>S. lewini</i>	23.5	98.5	53.5
<i>C. galapagensis</i>	21	108	95.5
<i>C. albimarginatus</i>	31.5	109.5	80
<i>C. falciformis</i>	28.5	125	56

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas, la abundancia relativa de las 5 especies fue más grande en la primera temporada de avistamiento en Roca Partida (Fig. 3); la abundancia relativa de *T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus* fue más grande en la segunda temporada en San Benedicto; *T. obesus* y *S. lewini* fueron más abundantes en la primera y segunda temporada, respectivamente en Socorro.

Posteriormente se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para comparar las abundancias relativas de los tiburones entre meses, con la finalidad de detectar cambios relacionados con la estacionalidad. Los resultados indican que no existen diferencias significativas ($H_{6,338}= 3.578$, $p>0.05$) en las abundancias relativas de tiburones por meses. Adicionalmente, se aplicó la misma prueba separando las abundancias de los tiburones por islas. Los resultados de esta prueba indican que no existe una variación mensual significativa en la abundancia relativa de los tiburones en ninguna isla (Roca partida ($H_{6,58}=7.350$, $p>0.05$), San Benedicto ($H_{6,153}=2.107$; $p>0.05$) y Socorro ($H_{6,113}=3.291$, $p>0.05$)). Finalmente se hicieron comparaciones por meses de la variación de la abundancia relativa de tiburones por especie, por islas. Los resultados indican que ninguna especie presenta variaciones significativas por meses en ninguna isla (Tabla IX).

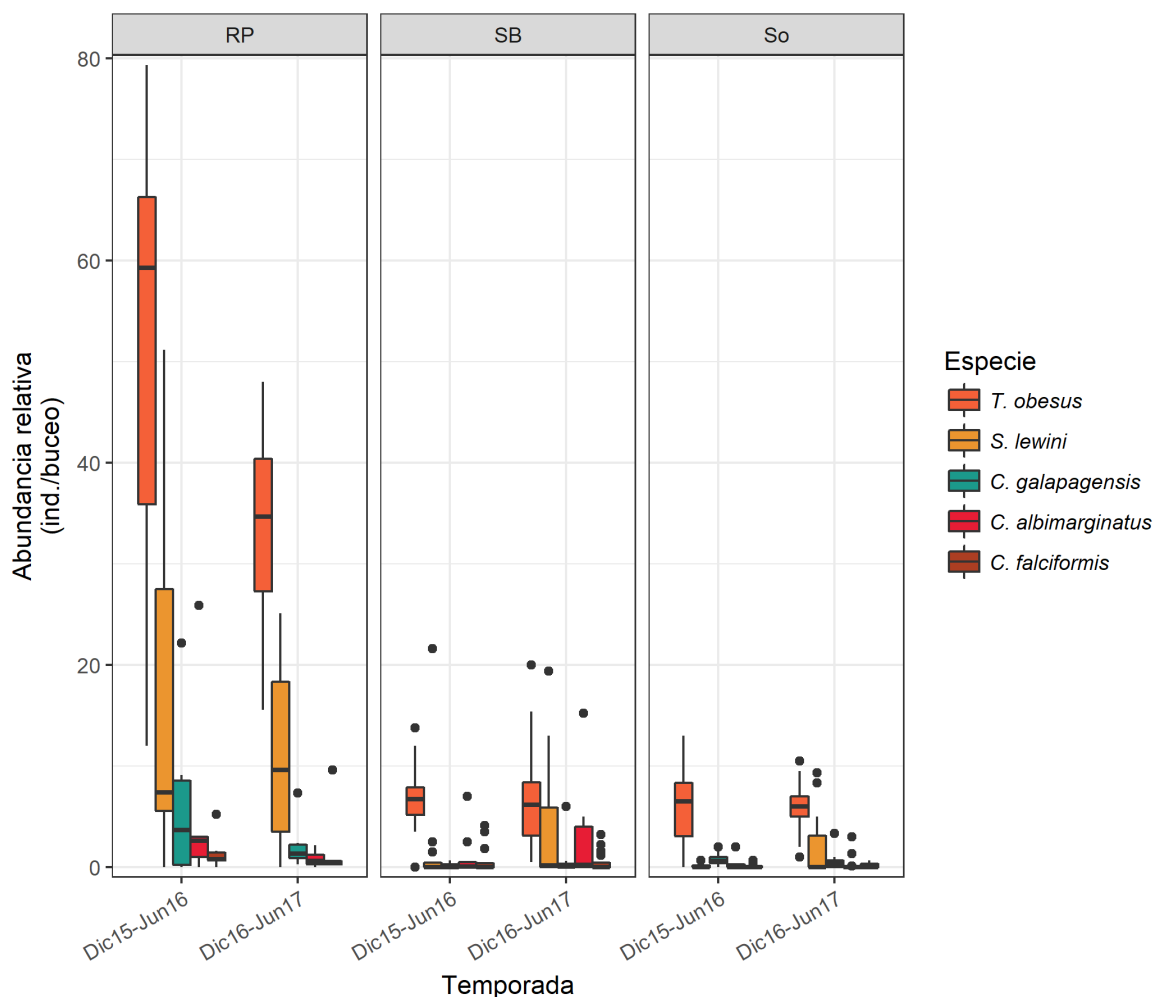


Figura 3. Abundancia relativa (ind./buceo) de las especies de tiburones por temporada de avistamiento en Roca Partida (RP), San Benedicto (SB) y Socorro (So).

Tabla IX. Valores de χ^2 de la prueba de Kruskal-Wallis (H) para la comparación mensual ($n_1=7$) de las abundancias relativas de cada especie, en cada isla.

	Roca Partida ($n_2=13$)	San Benedicto ($n_2=32$)	Socorro ($n_2=24$)
<i>T. obesus</i>	4.780	8.076	3.715
<i>S. lewini</i>	3.587	2.835	4.743
<i>C. galapagensis</i>	9.099	1.206	4.698
<i>C. albimarginatus</i>	4.612	2.023	8.026
<i>C. falciformis</i>	6.166	2.407	4.553

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas por meses, la abundancia relativa de *T. obesus* aumentó a partir de febrero y presentó su máximo en el mes de mayo en Roca Partida (Fig. 4); la mayor abundancia relativa de *S. lewini* se presentó en el mes de marzo en Roca Partida con dos picos de abundancia más pequeños en diciembre y junio; asimismo la mayor abundancia relativa de *C. albimarginatus* y *C. galapagensis* se presentó en diciembre y marzo, respectivamente, ambos en Roca Partida.

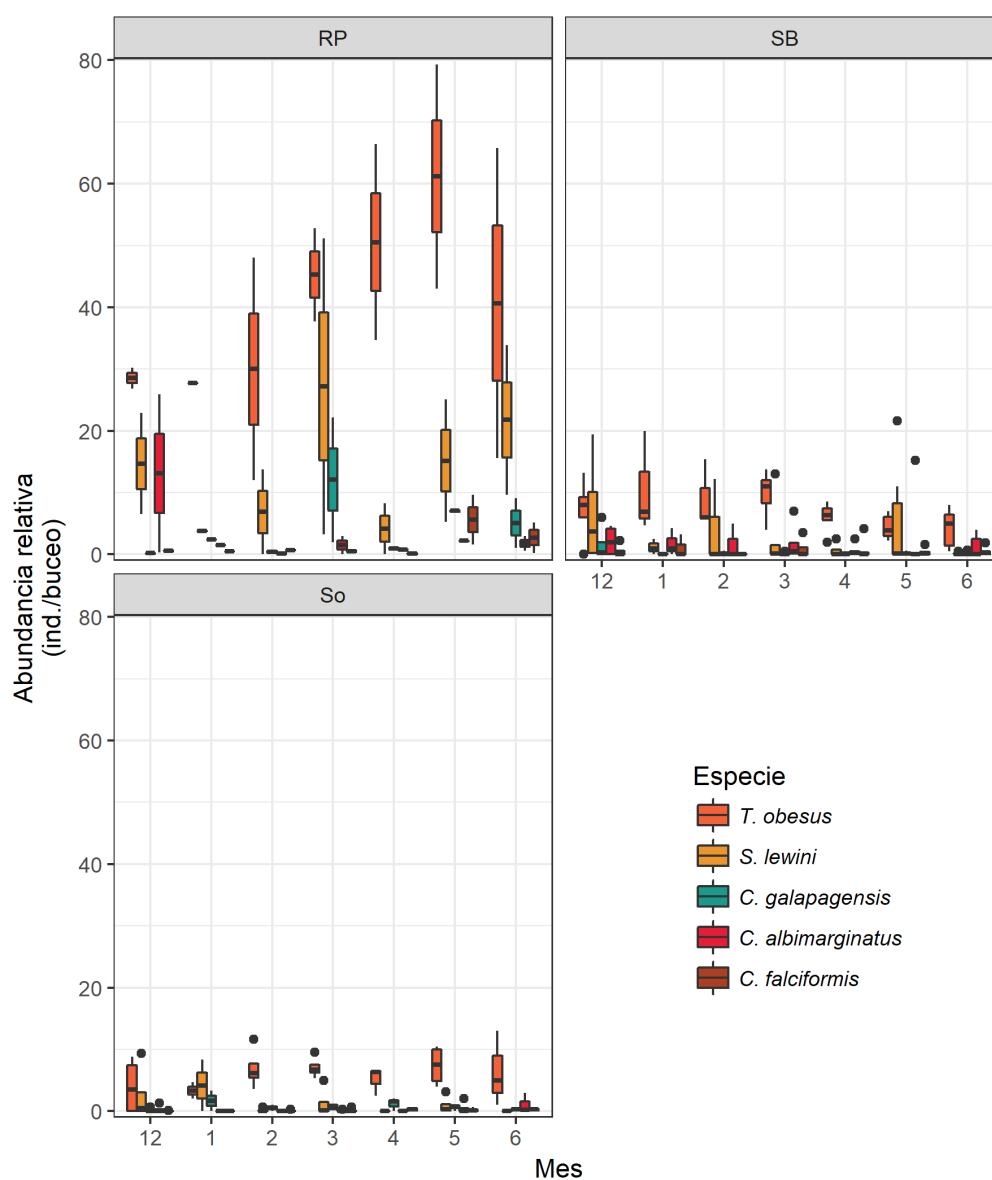


Figura 4. Abundancia relativa (ind./buceo) de las especies de tiburones por meses en Roca Partida (RP), San Benedicto (SB) y Socorro (So).

7.2 Ensamblaje de la estructura comunitaria

7.2.1 Ensamblaje de tiburones por islas

A partir de los métodos de agrupación y ordenación utilizados, se pueden resaltar inmediatamente dos muestras con los valores de similitud más bajos dentro de la matriz de similitud de Bray-Curtis que corresponden a las observaciones de diciembre de la primera temporada, tanto en San Benedicto, como en Socorro. Los valores tan bajos se deben a que sólo se encontró una especie y con abundancias muy bajas dentro de toda esa unidad de muestreo.

Por otro lado, para el caso del dendrograma de la agrupación jerárquica *cluster* (utilizando un enlace de media ponderada), se representaron 3 grupos principales (Fig. 5). Uno definido por la isla Roca Partida, y dos que engloban muestras tanto de San Benedicto, como de Socorro. En ninguno de los tres grupos se puede apreciar un patrón temporal claro entre los meses ni entre las dos temporadas de avistamiento. Estos grupos se aprecian en valores de similitud cercanos al 55%.

En el escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para las tres islas del archipiélago se presentó un estrés de 0.07 (Fig. 5). Se puede apreciar un grupo definido para Roca Partida, y al igual que en el *cluster*, a pesar de que las muestras de San Benedicto y Socorro parecen ser muy semejantes, el análisis de similitud (ANOSIM) confirmó que las tres islas presentaron diferencias significativas ($R=0.445$, $p<0.05$). En cuanto al análisis por pares de islas: Roca Partida-San Benedicto ($R=0.603$, $p<0.05$), Roca Partida-Socorro ($R=0.708$, $p<0.05$), San Benedicto-Socorro ($R=0.08$, $p<0.05$), las tres comparaciones presentaron diferencias significativas. Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre temporadas ($R=0.032$, $p>0.05$) ni entre meses ($R=-0.021$, $p>0.05$).

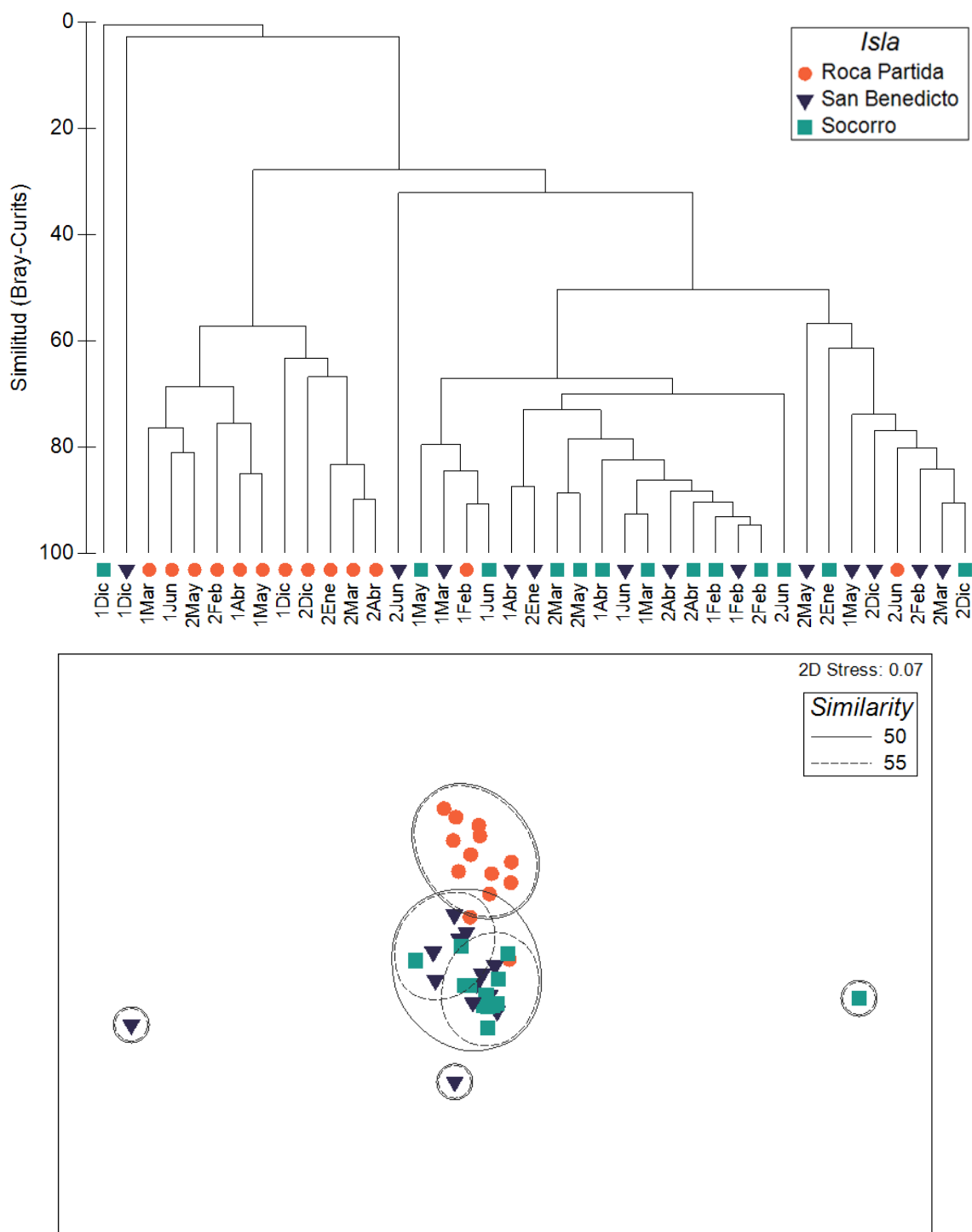


Figura 5. Dendrograma de agrupación jerárquica (utilizando un enlace de grupo por media-ponderada) y escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para las abundancias estandarizadas mensuales por isla del Parque Nacional Revillagigedo. Ambos basados en la matriz de similitud de Bray-Curtis.

Al realizar el índice de similitud porcentual (SIMPER) entre islas se observa un promedio de disimilitud del 69.5% entre Roca Partida y San Benedicto. Tres especies (*T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus*) fueron las más abundantes y representan el 91.46% del total de la estructura comunitaria (Tabla X).

Tabla X. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando Roca Partida y San Benedicto.

Especies	Abundancia Roca Partida	Abundancia San Benedicto	Disimilitud promedio	Disimilitud /DE	Contrib.¹ (%)	Acum.² (%)
<i>T. obesus</i>	41.55	6.86	44.3	2.34	63.71	63.71
<i>S. lewini</i>	14.11	3.81	14.79	1.26	21.27	84.98
<i>C. albimarginatus</i>	3.11	1.59	4.51	0.54	6.48	91.46
<i>C. galapagensis</i>	4.15	0.24	3.88	0.93	5.59	97.05

Notas: ¹Contribución, ²Acumulado

Por otra parte, se observa un promedio de disimilitud del 72.65% entre Roca Partida y Socorro. Tres especies (*T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus*) fueron las más abundantes y representan el 91.94% del total de la estructura comunitaria (Tabla XI).

Tabla XI. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando Roca Partida y Socorro.

Especies	Abundancia Roca Partida	Abundancia Socorro	Disimilitud promedio	Disimilitud /DE	Contrib.¹ (%)	Acum.² (%)
<i>T. obesus</i>	41.55	6.38	47.11	2.64	64.85	64.85
<i>S. lewini</i>	14.11	1.52	15.67	1.25	21.57	86.42
<i>C. albimarginatus</i>	3.11	0.22	4.01	0.44	5.52	91.94
<i>C. galapagensis</i>	4.15	0.69	3.94	0.95	5.43	97.37

Notas: ¹Contribución, ²Acumulado

Finalmente, se observa un promedio de disimilitud del 48.57% entre San Benedicto y Socorro. Cuatro especies (*T. obesus*, *S. lewini*, *C. albimarginatus* y *C.*

falciformis) fueron las más abundantes y representan el 92.84% del total de la estructura comunitaria (Tabla XII).

Tabla XII. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando San Benedicto y Socorro.

Especies	Abundancia San Benedicto	Abundancia Socorro	Disimilitud promedio	Disimilitud /DE	Contrib. ¹ (%)	Acum. ² (%)
<i>T. obesus</i>	6.86	6.38	19.93	0.89	41.03	41.03
<i>S. lewini</i>	3.81	1.52	15.43	1.05	31.77	72.8
<i>C. albimarginatus</i>	1.59	0.22	6.71	0.99	13.81	86.61
<i>C. galapagensis</i>	0.24	0.69	3.03	0.9	6.24	92.84
<i>C. falciformis</i>	0.61	0.21	2.63	0.99	5.42	98.26

Notas: ¹Contribución, ²Acumulado

7.2.2 Ensamblaje de tiburones por sitios de buceo

A partir de los métodos de agrupación y ordenación utilizados, se pueden resaltar inmediatamente dos muestras con los valores de similitud más bajos dentro de la matriz de similitud de Bray-Curtis que corresponden a las observaciones de diciembre de la primera temporada, tanto en El Boiler, como en La Cuevitas. Los valores tan bajos se deben a que sólo se encontró una especie y con abundancias muy bajas dentro de toda esa unidad de muestreo.

Por otro lado, con el dendrograma de agrupación jerárquica *cluster* (utilizando un enlace de media ponderada) (Fig. 6), sólo se observa uno bien definido por el sitio Roca Partida. Tampoco se observa un patrón temporal entre las dos temporadas de avistamiento ni entre los meses.

El escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para los seis sitios de buceo presentó un estrés de 0.1 (Fig. 6). Se puede apreciar un grupo definido para Roca Partida, al igual que en el *cluster*, y pesar de que las muestras del resto de los sitios parecen ser muy semejantes, el análisis de similitud (ANOSIM) confirmó que existen diferencias significativas entre los sitios ($R=0.328$, $p<0.05$). En cuanto

al análisis por pares de sitios (Tabla XIII), se puede observar que los únicos sitios que presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) fueron Roca Partida y El Cañón (en San Benedicto). Los valores de R más altos se presentaron con Roca Partida.

Tabla XIII. Comparaciones pareadas de ANOSIM entre sitios de buceo.

	Roca Partida	El Cañón	El Boiler	Las Cuevitas	Cabo Pearce	Punta Tosca
Roca Partida	—					
El Cañón	0.596 $p=0.001^*$	—				
El Boiler	0.757 $p=0.001^*$	0.481 $p=0.001^*$	—			
Las Cuevitas	0.690 $p=0.001^*$	0.370 $p=0.001^*$	0.044 $p=0.192$	—		
Cabo Pearce	0.693 $p=0.001^*$	0.354 $p=0.002^*$	-0.001 $p=0.427$	0.059 $p=0.201$	—	
Punta Tosca	0.639 $p=0.001^*$	0.272 $p=0.001^*$	0.044 $p=0.133$	-0.028 $p=0.636$	0.024 $p=0.237$	—

No se encontraron diferencias significativas por temporada ($R=0.009$, $p > 0.05$), ni entre meses ($R=0.006$, $p < 0.05$).

Al realizar el índice de similitud porcentual (SIMPER) entre sitios se observa un promedio de disimilitud del 63.95% entre Roca Partida y El Cañón. Tres especies (*T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus*) son las más abundantes y representan el 90.23% del total de la estructura comunitaria (Tabla XIV).

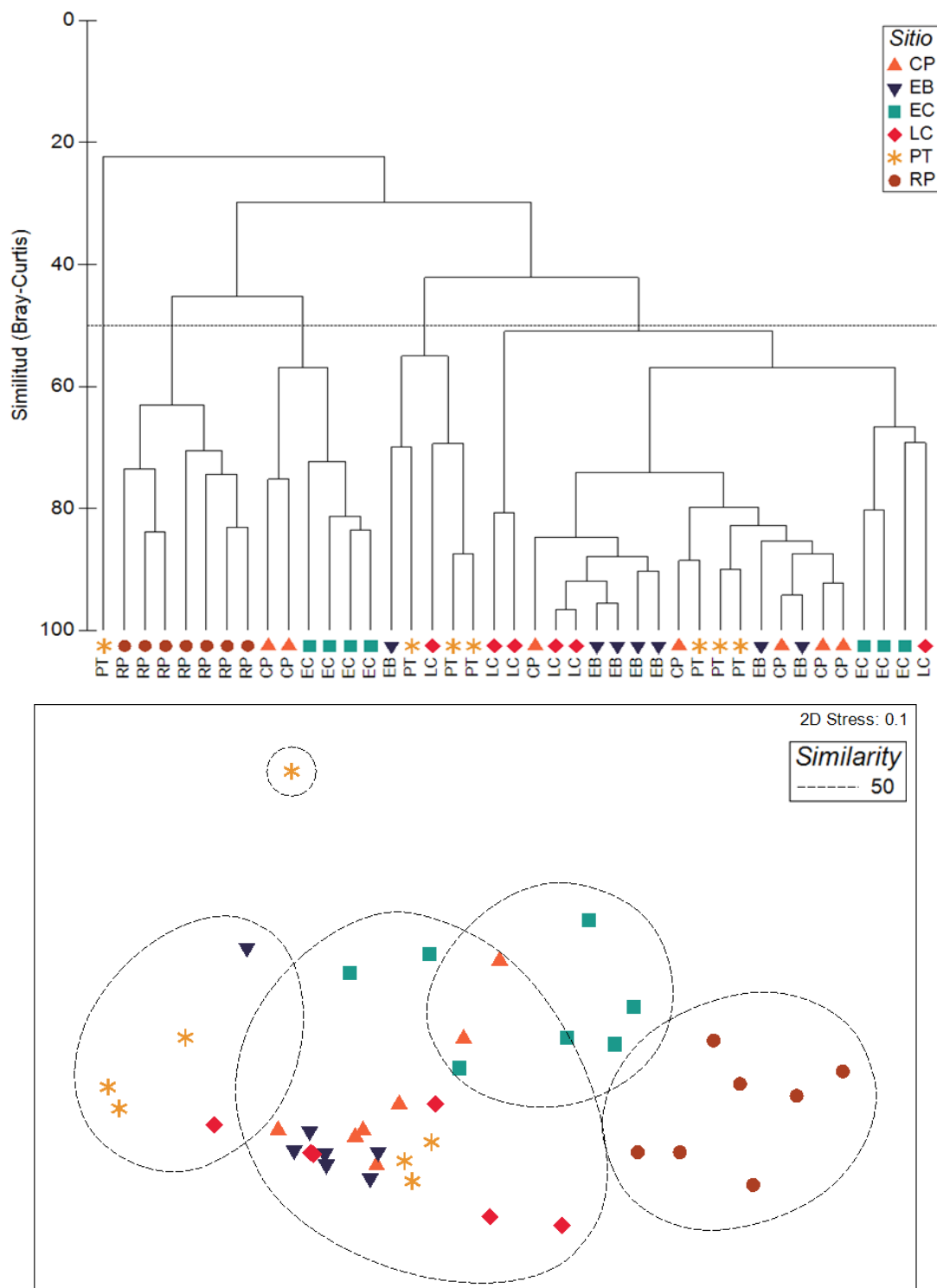


Figura 6. Dendrograma de agrupación jerárquica (utilizando un enlace de grupo por media-ponderada) y escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para las abundancias estandarizadas mensuales por sitio del Parque Nacional Revillagigedo. Ambos basados en la matriz de similitud de Bray-Curtis.

Tabla XIV. Valores de disimilitud de abundancia relativa de tiburones comparando Roca Partida y El Cañón.

Especies	Abundancia Roca Partida	Abundancia El Cañón	Disimilitud promedio	Disimilitud /DE	Contrib. ¹ (%)	Acum. ² (%)
<i>T. obesus</i>	41.55	8.34	37.11	2.14	58.04	58.04
<i>S. lewini</i>	14.11	7.76	14.05	1.31	21.97	80.01
<i>C. albimarginatus</i>	3.11	4.31	6.54	0.82	10.22	90.23

Notas: ¹Contribución, ²Acumulado

7.3 Efecto de las variables ambientales en la abundancia relativa de tiburones

Como se mencionó anteriormente en los métodos, antes de construir los MAG es importante identificar si existen variables predictivas que estén muy correlacionadas entre sí, por lo tanto, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson. En la tabla XV se observa que la temperatura superficial del mar (TSM) obtenida de satélites está muy correlacionada con la temperatura del mar *in situ* (TM) y con las anomalías de temperatura (aTSM). Debido a esto en los MAG se evitó la inclusión alguna de estas, dando prioridad a la que explica mejor la variabilidad de la abundancia relativa de alguna especie de tiburón en particular.

Tabla XV. Matriz de correlación de Pearson de las variables predictivas. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

	TSM	aTSM	Chl-a	TM	Co	<i>T. obe</i>	<i>S. lew</i>	<i>C. gal</i>	<i>C. alb</i>	<i>C. fal</i>
TSM	-									
aTSM	0.74*	-								
Chl-a	-0.15	-0.14	-							
TM	0.76*	0.47*	-0.0003	-						
Co	0.01	0.19	-0.06	-0.09	-					
<i>T. obe</i>	-0.11	-0.02	-0.42*	0.06	0.33*	-				
<i>S. lew</i>	0.11	0.07	-0.31*	0.20	0.11	0.57*	-			
<i>C. gal</i>	0.03	0.09	-0.28*	0.10	0.12	0.59*	0.77*	-		
<i>C. alb</i>	-0.18	-0.27*	0.007	-0.04	-0.11	0.07	0.27*	0.12	-	
<i>C. fal</i>	0.04	-0.003	-0.17	0.07	0.10	0.37*	0.44*	0.33*	0.37*	-

Notas: TSM = temperatura superficial del mar, aTSM = anomalías de temperatura, Chl-a = concentración de clorofila-a, TM = temperatura del mar (*in situ*), Co = intensidad de la corriente, *T. obe* = *Triaenodon obesus*, *S. lew* = *Sphyrna lewini*, *C. gal* = *Carcharhinus galapagensis*, *C. alb* = *Carcharhinus albimarginatus*, *C. fal* = *Carcharhinus falciformis*.

7.3.1 Tiburón puntas blancas de arrecife *Triacnodon obesus*

El modelo de abundancia relativa final de *T. obesus* explicó el 90.5% de la variación total de los datos. Las variables que tuvieron un aporte mayor en el MAG de esta especie fueron el sitio con el 76.4% de la devianza explicada, la concentración de la clorofila-a (6.6%), la abundancia relativa de *S. lewini* (1.2%), la intensidad de la corriente (3.4%) y las anomalías de la temperatura superficial del mar (3%) (Tabla XVI).

Tabla XVI. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de *T. obesus*.

	R ² ajustada	Devianza residual	Devianza explicada parcial (%)	Devianza explicada (%)	p (χ^2)
nulo		884.30			
sitio	0.665	208.93	76.4	76.4	<0.01
f_1 (Clorofila-a)	0.809	150.60	6.6	83.0	<0.01
f_2 (<i>S. lewini</i>)	0.824	140.26	1.2	84.1	<0.05
f_3 (Corriente)	0.870	110.34	3.4	87.5	<0.01
f_4 (Anom. TSM)	0.887	84.019	3.0	90.5	<0.01

El modelo final puede ser representado de la siguiente manera:

$$\text{Log} (T. obesus) = \mu + \text{sitio} + s(\text{Chl-a}) + s(S. lewini) + s(\text{Corriente}) + s(\text{Anom. TSM})$$

En la figura 7 se muestran los efectos parciales de estas variables predictivas sobre *T. obesus*. Este modelo explica que la abundancia relativa de *T. obesus* es mayor en Roca Partida, cuando la concentración de clorofila-a es baja (<0.10 mg m⁻³), cuando aumentan las abundancias relativas de *S. lewini*, cuando aumenta la intensidad de la corriente de leve a fuerte (>1) y cuando las anomalías de temperatura son negativas.

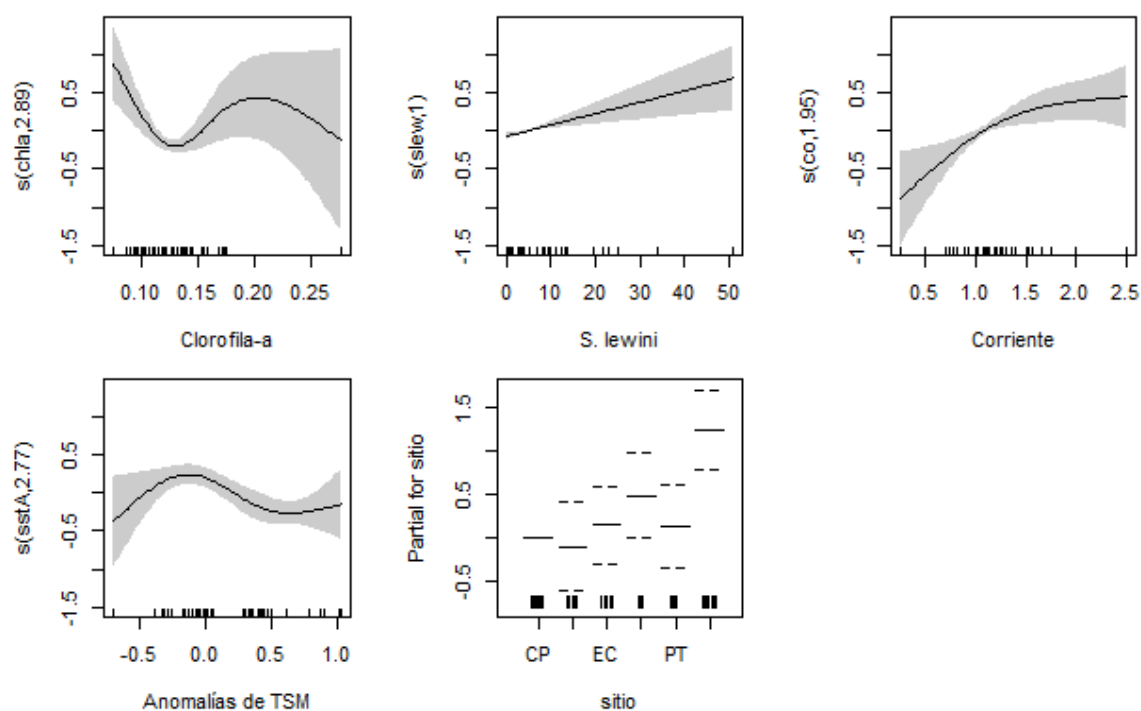


Figura 7. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de *T. obesus*.

7.3.2 Tiburón martillo *Sphyrna lewini*

El modelo de abundancia relativa final de *S. lewini* explicó el 67.4% de la variación total de los datos. Las variables que tuvieron un aporte mayor en el MAG fueron la isla con el 33.5% de la devianza explicada, la abundancia relativa de *T. obesus* (9.4%) y de *C. galapagensis* (8.3%) y la temperatura del mar *in situ* (16.2%) (Tabla XVII).

Tabla XVII. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de *S. lewini*.

	R ² ajustada	Devianza residual	Devianza explicada parcial (%)	Devianza explicada (%)	p (χ^2)
nulo		759.78			
isla	0.257	505.21	33.5	33.5	<0.01
$f_1(T. obesus)$	0.393	433.48	9.4	42.9	<0.05
$f_2(C. galapagensis)$	0.631	370.52	8.3	51.2	<0.05
$f_3(TM)$	0.748	247.80	16.2	67.4	<0.01

El modelo final puede ser representado de la siguiente manera:

$$\text{Log}(S. \text{lewini}) = \mu + \text{isla} + s(T. \text{obesus}) + s(C. \text{galapagensis}) + s(TM)$$

En la figura 8 se muestran los efectos parciales de estas variables predictivas sobre *S. lewini*. Este modelo explica que la abundancia relativa de *S. lewini* es mayor en San Benedicto, cuando aumentan las abundancias relativas de *T. obesus* y de *C. galapagensis* y cuando aumenta la temperatura del mar *in situ*.

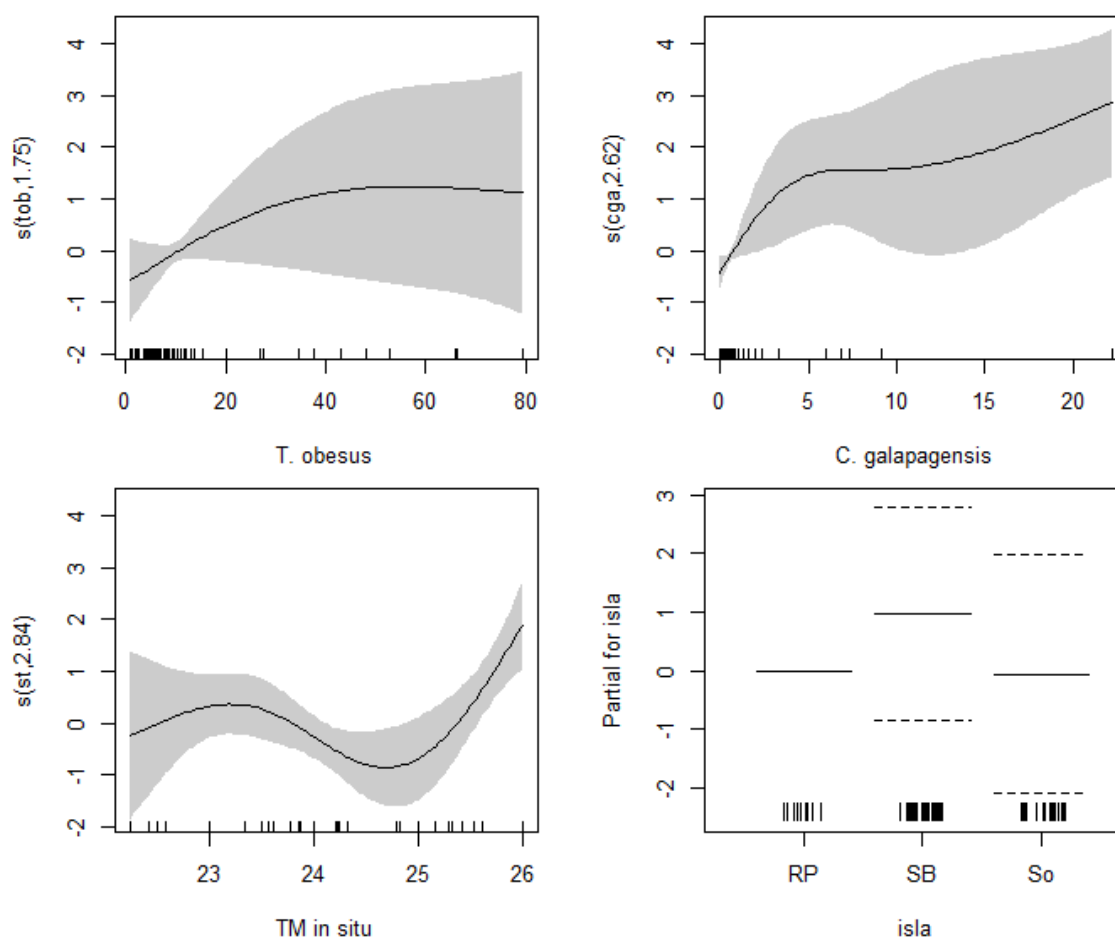


Figura 8. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de *S. lewini*.

7.3.3 Tiburón de Galápagos *Carcharhinus galapagensis*

El modelo de abundancia relativa final de *C. galapagensis* explicó el 76.3% de la variación total de los datos. Las variables que tuvieron un aporte mayor al MAG de la especie fueron la abundancia relativa de *S. lewini* con el 61% de la devianza explicada, la abundancia relativa de *T. obesus* (8.1%) y la temperatura del mar *in situ* (7.2%) (Tabla XVIII).

Tabla XVIII. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de *C. galapagensis*.

	R ² ajustada	Devianza residual	Devianza explicada parcial (%)	Devianza explicada (%)	p (<i>X</i> ²)
nulo		221.036			
<i>f</i> ₁ (<i>S. lewini</i>)	0.802	86.216	61.0	61.0	<0.01
<i>f</i> ₂ (<i>T. obesus</i>)	0.847	68.210	8.1	69.1	<0.01
<i>f</i> ₃ (TM)	0.906	52.358	7.2	76.3	<0.01

El modelo final puede ser representado de la siguiente manera:

$$\text{Log}(C. galapagensis) = \mu + s(S. lewini) + s(T. obesus) + s(TM)$$

En la figura 9 se muestran los efectos parciales de estas variables predictivas sobre *C. galapagensis*. Este modelo explica que la abundancia relativa de *C. galapagensis* es mayor cuando aumentan las abundancias relativas de *S. lewini* y de *T. obesus*. Por el contrario, se espera que la abundancia relativa de *C. galapagensis* sea menor cuando aumenta la temperatura del mar *in situ*.

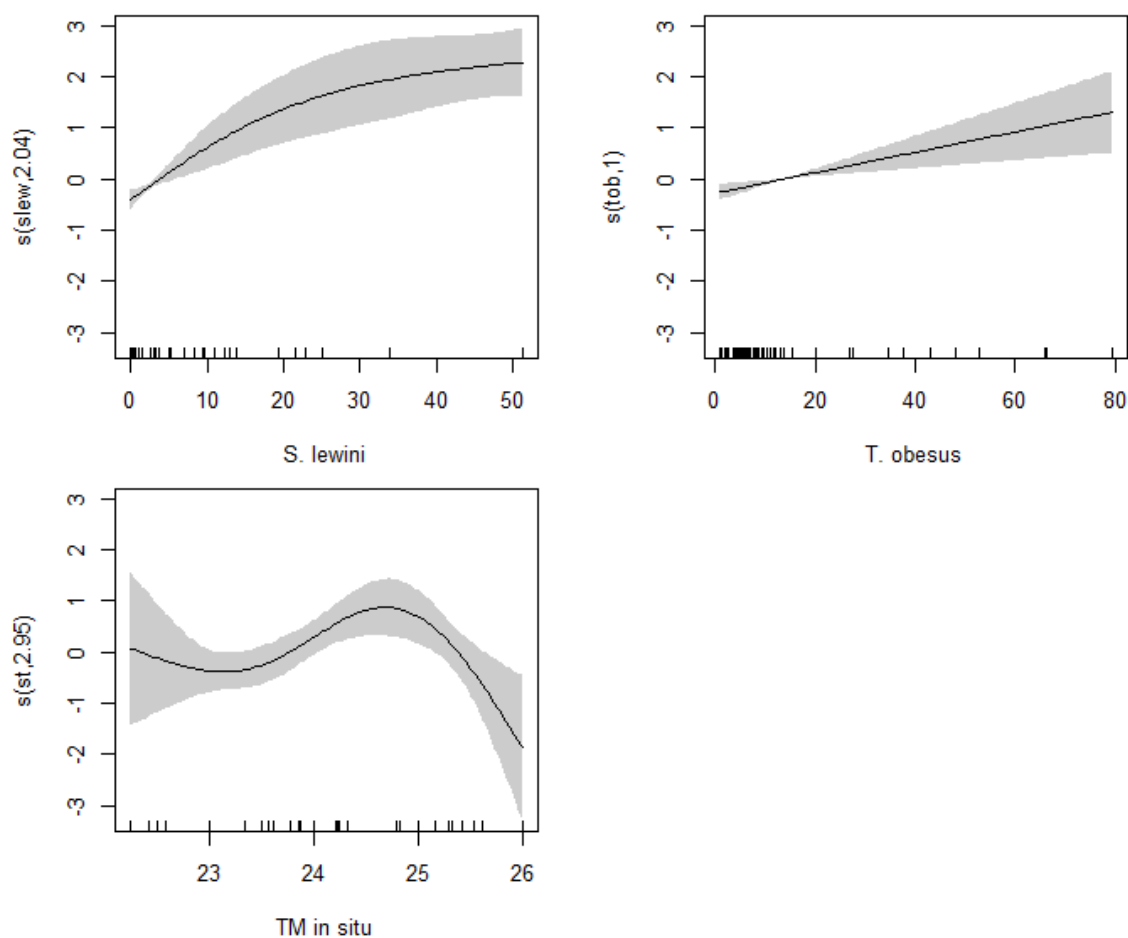


Figura 9. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de *C. galapagensis*.

7.3.4 Tiburón puntas plateadas *Carcharhinus albimarginatus*

El modelo de abundancia relativa final de *C. albimarginatus* explicó el 78.3% de la devianza total. Las variables que tuvieron un aporte mayor al MAG de la especie fueron el sitio de buceo con el 53.9% de la devianza explicada, las anomalías de la temperatura superficial del mar (11.4%), la intensidad de la corriente (7.0%) y la abundancia relativa de *C. galapagensis* (6.1%) (Tabla XIX).

Tabla XIX. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de *C. albimarginatus*.

	R ² ajustada	Devianza residual	Devianza explicada parcial (%)	Devianza explicada (%)	p (χ^2)
nulo		180.906			
sitio	0.344	83.412	53.9	53.9	<0.01
f_1 (Anom. TSM)	0.728	62.786	11.4	65.3	<0.01
f_2 (Corriente)	0.787	50.205	7.0	72.2	<0.05
f_3 (<i>C. galapagensis</i>)	0.843	39.238	6.1	78.3	<0.01

El modelo final puede ser representado de la siguiente manera:

$$\text{Log} (C. \text{albimarginatus}) = \mu + \text{sitio} + s(\text{Anom. TSM}) + s(\text{Corriente}) + s(C. \text{galapagensis})$$

En la figura 10 se muestran los efectos parciales de estas variables predictivas sobre *C. albimarginatus*. Este modelo explica que la abundancia relativa de *C. albimarginatus* es mayor en El Cañón, seguido de Las Cuevitas (ambos sitios de buceo dentro de San Benedicto), cuando las anomalías de temperatura son negativas y cuando aumenta la abundancia relativa de *C. galapagensis*. Por el contrario, se espera que la abundancia relativa de *C. albimarginatus* sea menor cuando aumenta la intensidad de la corriente de leve a fuerte (>1).

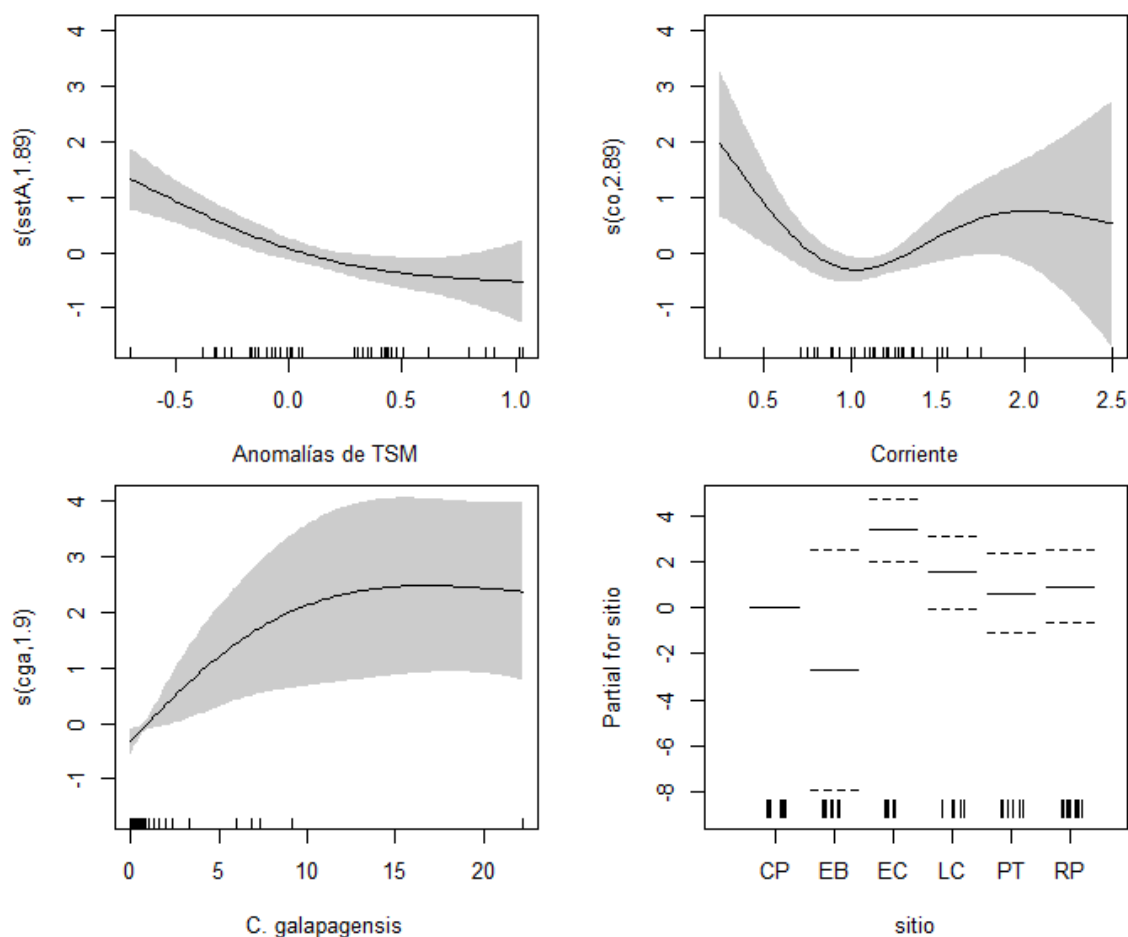


Figura 10. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de *C. albimarginatus*.

7.3.5 Tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis*

El modelo de abundancia relativa final de *C. falciformis* explicó el 75.2% de la devianza total. Las variables que tuvieron un aporte mayor al MAG de la especie fueron la abundancia relativa de *C. albimarginatus* con el 46.1% de la devianza explicada, la abundancia relativa de *S. lewini* (16.6%), y el mes (12.5%) (Tabla XX).

Tabla XX. Estadísticos descriptivos del MAG aplicado para describir la abundancia relativa de *C. falciformis*.

	R ² ajustada	Devianza residual	Devianza explicada parcial (%)	Devianza explicada (%)	p (X^2)
nulo		116.700			
$f_1(C. albimarginatus)$	0.212	62.950	46.1	46.1	<0.01
$f_2(S. lewini)$	0.507	43.629	16.6	62.6	<0.01
<i>mes</i>	0.873	28.988	12.5	75.2	<0.01

El modelo final puede ser representado de la siguiente manera:

$$\text{Log}(C. falciformis) = \mu + s(C. albimarginatus) + s(S. lewini) + mes$$

En la figura 11 se muestran los efectos parciales de estas variables predictivas sobre *C. falciformis*. Este modelo explica que la abundancia relativa de *C. falciformis* es mayor en el mes de abril, cuando aumentan las abundancias relativas de *C. albimarginatus* y de *S. lewini*.

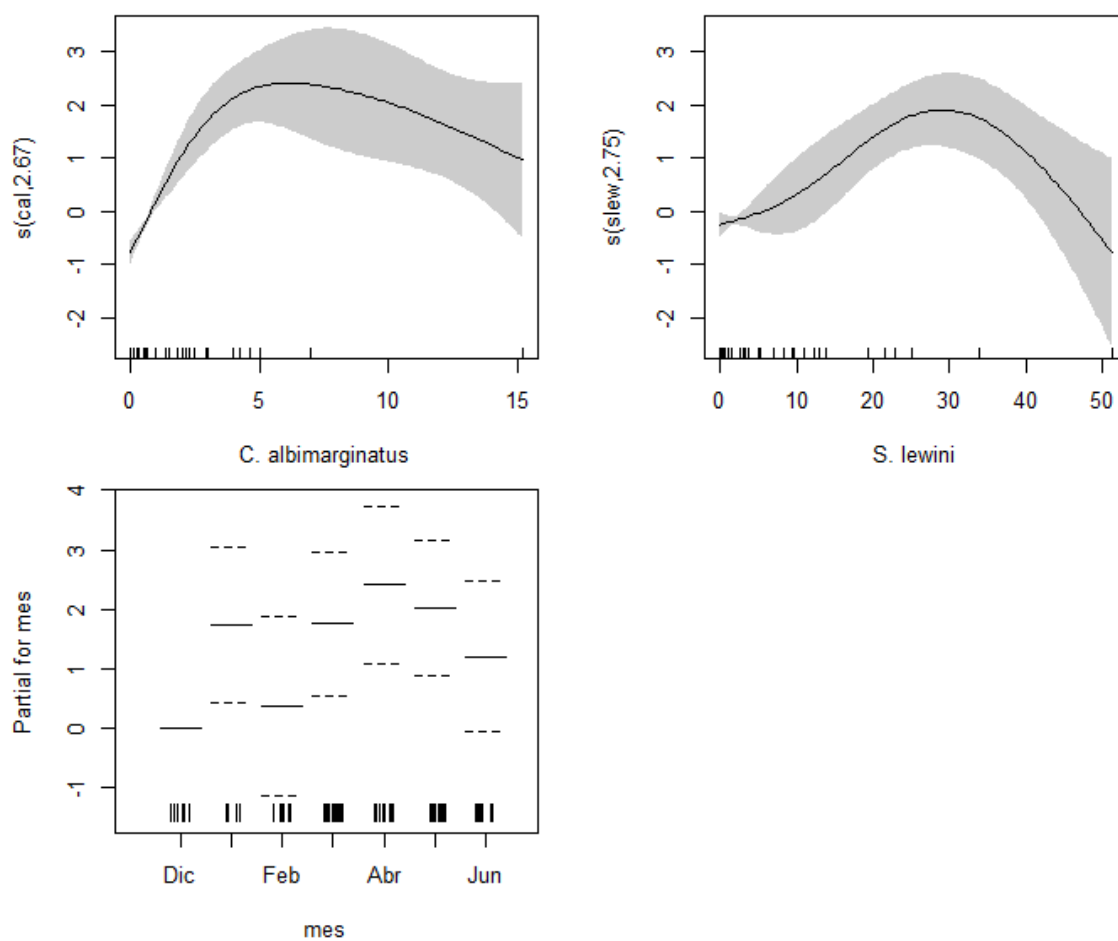


Figura 11. Efectos parciales de las variables predictivas sobre la abundancia relativa de *C. falciformis*.

8. DISCUSIÓN

El entendimiento de la distribución, abundancia y uso del hábitat de las especies, así como su variabilidad espacio-temporal, es fundamental para comprender su papel ecológico y establecer regímenes de conservación y gestión adecuados (Rizzari *et al.*, 2014; Schlaff *et al.*, 2014). Se ha sugerido que sitios de agregación (“hotspots”) con mayor diversidad y abundancia de tiburones, presentan un mayor grado de conservación (Rizzari *et al.*, 2014; Salinas de León *et al.*, 2016). Tal es el caso de las islas oceánicas, que debido a su aislamiento geográfico, así como a las medidas de protección que se han aplicado en algunas de ellas; se han convertido en hotspots que mantienen grandes abundancias de depredadores tope (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011; Graham *et al.*, 2010; Salinas de León *et al.*, 2016).

Particularmente, en los ecosistemas marinos, la diversidad y abundancia de depredadores tope, como los tiburones, han sido utilizados como indicadores del estado de equilibrio ecológico, debido a que algunas especies pueden influir en la diversidad, productividad y resiliencia de los ecosistemas (Bascompte *et al.*, 2005; Heithaus *et al.*, 2007; Rizzari *et al.*, 2014). En este trabajo, de los 380 buceos realizados, 365 presentaron el registro de al menos un tiburón (96%). Este porcentaje es similar al reportado para Isla del Coco, otra isla oceánica del Pacífico oriental (99% de las inmersiones; White *et al.*, 2015). Las pequeñas diferencias encontradas entre ambos trabajos, pueden estar asociadas principalmente a la inclusión de las rayas en sus censos.

Al conjunto de especies taxonómicamente cercanas, que no necesariamente interactúan entre sí, se le conoce como ensamblaje (Cooke, 1984; Fauth *et al.*, 1996). El ensamblaje de tiburones encontrado en Revillagigedo (Tabla III), fue prácticamente el mismo al registrado en Isla del Coco (White *et al.*, 2015), difiriendo únicamente por la ausencia de *C. obscurus*, así como al registrado en las islas de Darwin y Wolf, en Galápagos (Salinas de León *et al.*, 2016). La similitud en el ensamblaje de tiburones entre estas islas oceánicas del Pacífico oriental (que además son áreas naturales protegidas), pudiera ser un reflejo no

sólo de la complejidad estructural de sus ecosistemas, sino de un aislamiento geográfico que les permite mantener poblaciones que han sido más impactadas en la parte continental (Aburto-Oropeza *et al.*, 2016).

Algunas de las especies que conformaron el ensamblaje de tiburones en Revillagigedo, han sido clasificadas en otras islas del Océano Pacífico como: “tiburones pelágicos” (*S. lewini*, *G. cuvier*, *C. falciformis* y *R. typus*), debido a que tienen grandes áreas de distribución y realizan migraciones de distancias largas; y como “tiburones asociados al arrecife” (*T. obesus*, *C. limbatus*, *C. galapagensis* y *C. albimarginatus*), debido a que suelen interactuar con taxa arrecifales como fuentes de alimento o estaciones de limpieza (Costa *et al.* 2012; Fourriére *et al.*, 2016; Salinas de León, *et al.*, 2016; White *et al.*, 2015). Sin embargo, en el presente estudio se consideraron como un sólo ensamblaje para los análisis de la estructura comunitaria.

En este trabajo se observó que *T. obesus* y *S. lewini* fueron las especies dominantes (83.3% de la abundancia total, y ocurrencia de 87% y 36%, respectivamente). Esto es similar a lo registrado previamente para las islas Revillagigedo por Aburto-Oropeza *et al.* (2016) mediante cámaras con carnada (BRUVS, por sus siglas en inglés), en donde *T. obesus* fue la especie más común (87.5% de los lances), seguida de *C. galapagensis* (62%) y *C. albimarginatus* (56%). Esto también coincide con lo registrado mediante censos visuales (UVC) en Isla del Coco (White *et al.*, 2015), en la cual, *T. obesus* y *S. lewini* fueron los tiburones más comunes y presentaron una ocurrencia del 97% y 77%, respectivamente. Por su parte, Salinas de León *et al.* (2016), reportan que en la Reserva Marina de Galápagos, *S. lewini* se encontró en el 92% y 59% de los transectos realizados en las islas de Darwin y Wolf, respectivamente.

La similitud en las especies dominantes entre los diferentes estudios, puede deberse a que *T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus* permanecen en las aguas de estas islas por periodos de tiempo considerables (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015), además de que *T. obesus* presenta fidelidad a sitios específicos durante todo su ciclo de vida (Sibaja-Cordero, 2008; Zanella *et al.*, 2012). Por su parte, especies

como *G. cuvier*, *C. falciformis* y *C. galapagensis* realizan viajes de alimentación a escalas espaciales más amplias (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015; CONANP, 2017), por lo que su registro en los censos es menos constante. Adicionalmente, las similitudes pueden deberse a que desde una perspectiva zoogeográfica marina, estas islas son consideradas como parte de la Provincia de Islas Oceánicas (Robertson y Cramer, 2009).

8.1 Variabilidad espacial y temporal

Es importante conocer los patrones de distribución espacial y temporal de los tiburones para establecer líneas base de su abundancia, lo que a su vez, proporciona información de referencia para la conservación o recuperación efectiva de sus poblaciones (McClenachan *et al.*, 2012; Speed *et al.*, 2011). Las abundancias relativas de tiburones dentro del Parque Nacional Revillagigedo presentaron variaciones espaciales significativas al agrupar todas las especies por isla (Tabla IV). Roca Partida presentó diferencias significativas mayores con respecto a San Benedicto y Socorro.

Estas diferencias en la ictiofauna de Roca Partida con respecto a las otras islas del archipiélago, ya habían sido reportadas en otros trabajos en términos de una mayor abundancia, riqueza, densidad y biomasa (Aburto-Oropeza *et al.*, 2016; Fourriére *et al.*, 2016; Hull *et al.*, 2006). Las diferencias pueden estar dadas por diversos factores ambientales, tales como, la heterogeneidad estructural del hábitat (rugosidad y cobertura) y condiciones oceanográficas particulares. Estos se traducen en una alta productividad y disponibilidad de alimento, que influye en la composición y mayor abundancia de las posibles presas asociadas a los arrecifes rocosos (Álvarez-Filip, *et al.*, 2011; Hull *et al.*, 2006; Rizzari *et al.*, 2014; Speed *et al.*, 2010).

También se encontraron diferencias significativas en las abundancias relativas de las cinco especies separadas por isla (Tabla V, VI y VII). *T. obesus* presentó diferencias significativas con respecto a las otras 4 especies, en las tres islas examinadas y no sólo fue la especie más abundante en todas las islas, sino

que la mediana de su abundancia relativa fue casi 6 veces mayor en Roca Partida que en San Benedicto y Socorro (Fig. 2). Esta heterogeneidad de tiburones es similar a la encontrada en la Gran Barrera de Coral (Rizzari *et al.*, 2014), en el cual la riqueza y diversidad de tiburones fueron 6 veces mayores en la pendiente del arrecife que en los otros dos hábitats analizados. En este sentido, las diferencias en Roca Partida pueden estar relacionadas con aspectos ecológicos que influyen en mayores recursos, como espacio y alimento, para especies asociadas a éstos tipos de hábitats como *T. obesus* (Álvarez-Filip, *et al.*, 2011; Rizzari *et al.*, 2014; Speed *et al.*, 2010).

Además, las otras especies más abundantes en Roca Partida fueron *S. lewini* y *C. galapagensis* que presentaron medianas de 8.3 y 1.3 ind./buceo, respectivamente. En San Benedicto resalta la abundancia relativa de *S. lewini* y *C. albimarginatus* y en Socorro la abundancia relativa de *C. galapagensis*. Aburto-Oropeza *et al.* (2016), registraron la abundancia relativa de tiburones (número máximo de tiburones registrado por hora en un fotograma de video (MaxN)) en dos islas del Parque Nacional Revillagigedo mediante video grabado en cámaras remotas con carnada (BRUVS, por sus siglas en inglés). En sus resultados *T. obesus* fue la especie más abundante (1.9 MaxN), seguida de *C. galapagensis* y *C. albimarginatus*. Estas diferencias en las especies que dominan el ensamblaje de tiburones pueden deberse tanto al método de muestreo (BRUVS) como al hecho de que sus muestreos fueron realizados únicamente en Socorro y San Benedicto.

Estos autores también mencionan que varias especies de tiburones realizan movimientos estacionales entre las cuatro islas de Revillagigedo. También registran la presencia de hembras preñadas, por lo que sugieren la importancia del archipiélago como área de reproducción. Asimismo, señalan que los juveniles son registrados comúnmente alrededor de las islas de Socorro y San Benedicto, lo que resalta la importancia de estas islas también como área de crianza. Adicionalmente, Muntaner (2016) resalta la importancia de San Benedicto y Roca Partida para actividades de reproducción (cópula y alumbramiento) de *C.*

albimarginatus, lo que puede explicar las mayores abundancias relativas encontradas de esta especie en ambas islas.

Las agregaciones de tiburones dentro del Parque Nacional Revillagigedo no presentaron diferencias significativas en las abundancias relativas por temporadas de avistamiento. Al aplicar la prueba separando los datos por temporada, isla y especies tampoco se presentaron diferencias significativas en ninguna de las especies (Tabla VIII). Esto coincide con lo reportado por Aburto-Oropeza *et al.* (2016), quienes no encontraron diferencias significativas en riqueza de especies o abundancia promedio total entre las tres islas al comparar los datos de 2016 con datos de 2006 (Hull *et al.*, 2006). El hecho de no encontrar diferencias entre las dos temporadas analizadas, en ninguna de las islas, puede ser un reflejo de que ciertas especies con un alto grado de fidelidad al sitio, utilizan el archipiélago durante todo su ciclo de vida. Dado lo anterior, ciertas especies podrían ser más vulnerables a un declive local debido a presiones por pesca (Klimley y Anderson, 1996). Por otro lado, las bajas abundancias de *S. lewini* y *C. falciformis* registradas en diferentes meses, pudieran estar relacionadas a migraciones o cambios en la ocurrencia hacia otras zonas del Pacífico (CONANP, 2017; Jaime-Rivera, 2004; Klimley, 1987).

8.2 Ensamblaje de la estructura comunitaria

Analizar la estructura comunitaria de los tiburones nos permite conocer las especies más importantes que componen el ensamblaje y comprender el papel ecológico de las especies dentro de los ecosistemas (Álvarez-Filip *et al.*, 2011; Heithaus *et al.*, 2007).

A partir de los métodos de agrupación y ordenación para islas, se definieron dos grupos principales, uno compuesto únicamente por Roca Partida y otro conformado por San Benedicto y Socorro (Fig. 5). Al comparar entre sitios, se observó la misma agrupación con Roca Partida y se observó un tercer grupo compuesto únicamente por El Cañón (Fig. 6). Estos grupos fueron confirmados por el ANOSIM, por lo que se puede inferir que la composición de especies es

diferente en las tres islas y que dentro de San Benedicto, la composición de El Cañón también es diferente a la del resto de los sitios.

Las diferencias espaciales en los ensamblajes de tiburones, ya han sido reportadas para la Reserva Marina de Galápagos (Salinas de León *et al.*, 2016), y el norte del Golfo de México (Drymon *et al.*, 2013; Heithaus *et al.*, 2007). Al respecto Heithaus *et al.* (2007), encontraron que los ensamblajes de tiburones se agrupaban por el tipo de hábitat más que por la proximidad entre los sitios o por el método de muestreo. Esto podría explicar lo observado en este trabajo, donde los grupos formados reflejan hábitats con características similares, en lugar de sitios que se encuentran más cercanos geográficamente. En este sentido, las similitudes entre San Benedicto y Socorro pueden deberse a que presentan hábitats con una estructura física semejante (flujos de lava, montes submarinos, pináculos y/o plataformas), a diferencia de Roca Partida que es una isla más expuesta y que presenta sólo paredes verticales escarpadas (Hull *et al.*, 2006; CONANP, 2017).

De acuerdo con el SIMPER, la diferencias entre las agrupaciones están dadas por la ausencia de algunas especies entre sitios (*G. cuvier*, *R. typus* y *C. obscurus*), pero principalmente por las diferencias en las abundancias relativas registradas para cada especie. En este trabajo, *T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus* parecen ser las especies que están generando estas diferencias. Particularmente, a que *T. obesus* es seis veces más abundante en Roca Partida que en San Benedicto y Socorro y a la mayor presencia de *C. albimarginatus* en San Benedicto (Tablas X-XII).

Al respecto, Aburto-Oropeza *et al.* (2016), encontraron una mayor disimilitud entre Roca Partida y Socorro (72.7%), que con respecto a San Benedicto (69.5%). Estos autores, también reportan que la biomasa de peces en Roca Partida fue 5.4 veces más grande que en San Benedicto y 3.8 más grande que en Socorro. Esto podría indicar que hay una mayor disponibilidad de alimento para depredadores tope en esta isla. Asimismo, sus valores de disimilitud sugieren que las principales diferencias encontradas entre estas islas son causadas por las mismas especies (*T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus*), con porcentajes muy similares a los

encontrados en el presente trabajo (44.3%, 14.8% y 4.5% de la disimilitud, respectivamente). Tales valores, son similares a los reportados para la Reserva Marina de Galápagos (Salinas de León *et al.*, 2016), pero con diferentes especies (*S. lewini* con el 41.6%, *C. galapagensis* con el 12.8% y *C. limbatus* con el 3.4% de la disimilitud). Esto resalta el hecho de que las diferencias encontradas entre las islas se deben a la composición de las especies que conforman los ensamblajes.

De manera más particular, *T. obesus* es una especie con alta fidelidad al sitio y que pasa todo su ciclo de vida en las islas, a diferencia de otras especies que realizan grandes migraciones como *S. lewini* o *C. falciformis*. Asimismo, *S. lewini* generalmente forma cardúmenes de más de 100 individuos (Jaime-Rivera, 2004; Klimley, 1987; Zanella *et al.*, 2012), lo que puede incrementar los registros de ambas especies en los censos submarinos. Con respecto a *C. albimarginatus*, ya se han reportado movimientos migratorios por parte de juveniles entre sitios de San Benedicto y Socorro y se asocian a áreas de crianza, debido a que encuentran refugio contra depredadores en zonas someras alrededor de las islas, así como una gran abundancia de presas (Heupel *et al.*, 2007; Muntaner, 2016). Por lo tanto, esto pudiera explicar la agrupación de estas dos islas.

8.3 Efecto de las variables ambientales en la abundancia relativa de tiburones

Las variables abióticas influyen en el uso del hábitat de los tiburones, debido a que las especies tienen ciertas preferencias ambientales, lo que afecta directamente en su distribución y abundancia (Schlaff *et al.*, 2014). Por ejemplo, la temperatura del agua, la profundidad, la salinidad, la turbidez y el oxígeno disuelto se han identificado como factores importantes para múltiples especies (Drymon *et al.*, 2013; Heithaus *et al.*, 2009; Ward-Paige *et al.*, 2014). El efecto de las variables abióticas pueden estar condicionado por los requisitos fisiológicos de una especie (Schlaff *et al.*, 2014). Por ejemplo, se presume que los tiburones ectotérmicos

utilizan la termorregulación conductual para optimizar la absorción y el gasto energético (Bernal *et al.*, 2012).

Debido a que la relación entre las variables abióticas y las especies es compleja, se utilizan modelos matemáticos en lugar de modelos biológicos para definir este tipo de relaciones. Los modelos generalizados han sido utilizados para describir la distribución de tiburones, tanto en su enfoque lineal (Heithaus *et al.*, 2007; Rizzari *et al.*, 2014; Salinas de León *et al.*, 2016; Speed *et al.*, 2011), como en el no lineal (Bigelow *et al.*, 1999; Cruz-Cosío, 2018; Martínez-Rincón, 2012). En este trabajo, se utilizaron los MAG, debido a que exploran relaciones no lineales y complejas entre las variables predictoras (espaciales, temporales, ambientales y biológicas) y las variables respuesta (abundancia relativa de los tiburones).

8.3.1 Tiburón puntas blancas de arrecife *Trienodon obesus*

El modelo de abundancia relativa final de *T. obesus* explicó el 90.5% de la variación total de los datos y el sitio fue la variable que tuvo un aporte mayor en el modelo (76.4% de la devianza explicada). Aun cuando esta especie estuvo presente en todos los sitios, el modelo explica que la abundancia relativa de esta especie es mayor en Roca Partida. Ya se ha reportado que este tiburón es una especie con una fuerte fidelidad al sitio, incluidas otras islas oceánicas del Pacífico oriental, Isla del Coco y Galápagos (Salinas de León *et al.*, 2016; Sibaja-Cordero, 2008; White *et al.*, 2015; Zanella *et al.*, 2012). Esto coincide con lo reportado por Rizzari *et al.* (2014) en la Gran Barrera de Coral, los cuales a pesar de que observaron individuos de *T. obesus* ocupando diferentes hábitats (pendiente, planicie y arrecife posterior), encontraron una mayor cantidad de estos tiburones agregados en la pendiente del arrecife.

Con respecto a las variables ambientales, el modelo indica que *T. obesus* es más abundante cuando la concentración de clorofila-a es baja, cuando aumenta la intensidad de la corriente y cuando las anomalías de temperatura son negativas. *T. obesus* es la única especie que se relacionó significativamente con la concentración de clorofila-a. Entre las especies de tiburones cuya abundancia se

ha relacionado con la concentración de clorofila-a, se encuentra *R. terraenovae* en el norte del Golfo de México (Drymon *et al.*, 2013) y esta relación se asoció como una respuesta indirecta a las presas disponibles. Por lo tanto, si se considera a la clorofila-a como un indicador de la productividad primaria del sitio, esta pudiera reflejar un desfase temporal desde la producción primaria hasta los niveles tróficos más elevados (Cruz-Cosío, 2018; Jaime-Rivera, 2004; Martínez-Rincón, 2005; Marín-Enríquez, 2012).

Otra de las variables ambientales importantes para describir la abundancia relativa de *T. obesus* es la intensidad de la corriente, que, de acuerdo con los gráficos de efectos parciales, la abundancia relativa es mayor cuando aumenta la intensidad de leve a fuerte (>1). Esto se puede deber a que *T. obesus* puede permanecer inmóvil en el fondo debido a que, a diferencia de otros tiburones que deben nadar constantemente para respirar, este tiburón puede bombear agua a través de sus branquias (Randall, 1977; Whitney *et al.*, 2007). Además, en ciertas zonas, las corrientes mejoran la productividad que soporta comunidades bentónicas y un gran número de peces planctívoros que pueden servir como fuente de alimento para peces y tiburones carnívoros (Hearn *et al.*, 2010, Salinas de León *et al.*, 2016).

Por otra parte, el modelo sugiere que *T. obesus* prefiere anomalías de temperatura negativas. White *et al.* (2015), observaron menos puntas blancas de arrecife durante los eventos de El Niño, por lo que parece que la temperatura elevada puede ser un factor limitante de esta especie. Sin embargo, debido a que en este estudio no se cuenta muestreos en la estación cálida, se debe tener cuidado con la interpretación de esta variable.

8.3.2 Tiburón martillo *Sphyrna lewini*

El modelo de abundancia relativa final de *S. lewini* explicó el 67.4% de la variación total de los datos. Este valor es mayor al reportado por Cruz-Cosío (2018), para describir la distribución de *S. lewini* en el Pacífico oriental con el 20.5% de la devianza explicada. A pesar de que este autor también utilizó MAG, los modelos

no son comparables debido a que utilizó un enfoque de probabilidad de ocurrencia y no uno de abundancia relativa, así como datos de captura incidental por unidad de esfuerzo (CIPUE). Cabe señalar que en ambos modelos, la temperatura del mar fue una de las variables que tuvieron un aporte mayor al modelo.

En el presente trabajo, la variable que tuvo un aporte mayor en el modelo fue la isla (33.5% de la devianza explicada). *S. lewini* es un tiburón de aguas costeras, así como semioceánicas, que se encuentra en plataformas continentales e insulares, montes submarinos y aguas profundas cerca de ellos, desde la superficie intermareal hasta una profundidad de 275 m (Baum *et al.*, 2007; Compagno *et al.*, 1995; Klimley, 2005). Por lo que no sorprende que sea la segunda especie más abundante en Revillagigedo y que la isla sea la variable que tenga un mayor aporte al MAG.

S. lewini ha sido reportada como una especie que presenta índices de residencia muy elevados en San Benedicto, principalmente en el sitio de buceo El Cañón (CONANP, 2017). Esto coincide con lo explicado por el modelo, el cual sugiere que la abundancia relativa de *S. lewini* es mayor en San Benedicto que en las otras islas. Además, se sabe que este tiburón permanece en zonas relativamente someras alrededor de San Benedicto y que realiza migraciones hacia aguas más profundas durante la noche, posiblemente para buscar alimento (Aldana *et al.*, 2016; CONANP, 2017; Klimley, 1988).

Con respecto a las variables ambientales, la temperatura del mar *in situ* fue la segunda variable que tuvo un aporte mayor al MAG de este tiburón (16.2% de la devianza explicada). El modelo explica que la abundancia relativa de *S. lewini* es mayor cuando aumenta la temperatura del mar *in situ*. En otros estudios se señala que ésta especie tiene una fuerte relación con la temperatura del agua y la estacionalidad (Ketchum *et al.*, 2014), y, que la abundancia de esta especie aumenta cuando aumenta la temperatura del agua (Ward-Paige *et al.*, 2014; White *et al.*, 2015; Yates *et al.*, 2015). Esto corresponde con lo observado en la figura de efectos parciales, en la cual la mayor abundancia relativa se presentó cuando la temperatura del mar *in situ* aumentó a 26°C.

Es bien sabido que la temperatura tiene un efecto sobre la fisiología de los ectotermos debido a que las tasas metabólicas y fisiológicas de funciones importantes, como la digestión, el crecimiento somático y la reproducción, están determinadas por la temperatura corporal central de los peces que, a su vez, está directamente controlada por la temperatura del entorno que los rodea (Bernal *et al.*, 2012; Crawshaw, 1977; Fry, 1971). Dado que la temperatura del mar *in situ* es la segunda variable que tuvo un aporte mayor al MAG, las variaciones en la abundancia relativa de *S. lewini* pueden deberse a que esta especie utiliza la termorregulación conductual (donde los tiburones se mueven a otras zonas), como una respuesta a un límite fisiológico alcanzado. Esto se ha visto reflejado en tiburones martillo al cambiar su distribución hacia aguas más profundas (Bessudo *et al.*, 2011) o lejos del ecuador (Lea y Rosenblatt, 2000).

Ketchum *et al.* (2014), utilizando telemetría acústica con *S. lewini* en las islas Galápagos, encontraron que la actividad de los tiburones a diferentes profundidades variaba en respuesta a los cambios estacionales de la temperatura en la estructura vertical del agua. Los tiburones prefirieron temperaturas de 23 a 26 °C, y presentaron alta selectividad de la profundidad durante sus lapsos de reposo, en donde pueden realizar actividades esenciales tales como limpieza, termorregulación y movimientos exploratorios por debajo de la termoclina en búsqueda de alimento (CONANP, 2017). Este intervalo de temperatura coincide con el observado en las figuras de efectos parciales y resalta la importancia de un rango de temperatura en el los organismos pueden llevar a cabo su ciclo de vida.

Por otro lado, se ha sugerido que durante eventos La Niña, la abundancia de *S. lewini* aumenta (White *et al.*, 2015). Sin embargo, en este trabajo, las anomalías de la TSM no fue una variable que aportara significativamente al MAG. Esto pudiera estar relacionado con la limitación temporal de los datos, ya que sólo se analizaron dos años y posiblemente son insuficientes para encontrar un patrón relacionado a la variabilidad interanual de la temperatura u otras variables ambientales.

Con respecto a las variables biológicas, el MAG explica que la abundancia relativa de *S. lewini* es mayor cuando aumentan las abundancias relativas de *T. obesus* y de *C. galapagensis*. Posiblemente esta relación se debe a que no hay traslapeo de nicho (por el alto número de recursos como espacio o alimento) y/o a que no compiten por los mismos recursos alimenticios. Al respecto, se sabe que las tres especies tienen un espectro trófico amplio (Clarke, 1971; Compagno, 1984). *S. lewini* se alimenta principalmente de peces mesopelágicos, otros tiburones, rayas, langostas, camarones, cangrejos y calamares; con variaciones ontogénicas en las que los juveniles se alimentan principalmente de peces bentónicos, demersales y crustáceos (Branstetter, 1987; Clarke, 1971; Compagno, 1984; Compagno *et al.*, 1995), mientras que *C. galapagensis* se alimenta principalmente de presas demersales de las cuales, los peces y los cefalópodos son importantes para todas las clases de tallas. Este tiburón también presenta cambios ontogénicos en la dieta, en los cuales, los individuos más grandes (>200 cm TL) capturan tiburones y rayas (Compagno *et al.*, 1995; Cortés 1999). *T. obesus* está altamente especializado a alimentarse de presas tales como peces, pulpos, langostas y cangrejos que se refugian en agujeros profundos y grietas que son inalcanzables para otras especies (Compagno, 1984; Randall, 1977). Además, las tres especies no sólo se diferencian en el tipo de presas de sus dietas, sino que también en la forma de obtener el alimento. Se sabe que *S. lewini* puede realizar migraciones verticales que van desde los 100 hasta los 450 m de profundidad (Klimley, 1993), por el contrario, *C. galapagensis* está presente desde las aguas superficiales hasta profundidades de más de 280 m, aunque rara vez se aventuran a más de 40 m (Bennett *et al.*, 2003; Compagno *et al.*, 1995; Wetherbee *et al.*, 1996), mientras que, *T. obesus* está especializado en presas que se ocultan en grietas y cuevas (Randall, 1977; Smale, 2005; Whitney *et al.*, 2007).

8.3.3 Tiburón de Galápagos *Carcharhinus galapagensis*

Para el caso de *C. galapagensis*, el modelo final de la abundancia relativa explicó el 76.3% de la variación total de los datos. De las variables utilizadas en esta

especie, la abundancia relativa de *S. lewini* fue la que tuvo un aporte mayor en el modelo (61% de la devianza explicada). El modelo explica que la abundancia relativa de *C. galapagensis* es mayor cuando aumenta la abundancia relativa de *S. lewini*. Por lo tanto, se sugiere que, a pesar de la similitud en el nicho trófico de las especies, las diferencias se presentan en el uso diferencial de la columna de agua. A *C. galapagensis* se le atribuye un nivel trófico relativamente alto de 4.2 (Cortés, 1999), y se sabe que se alimenta de peces demersales como meros, róbalo, anguilas y lenguados; también de cefalópodos y bivalvos (Compagno *et al.*, 1995).

El modelo explica que la abundancia relativa de *C. galapagensis* es menor cuando la temperatura del mar aumenta a 26°C. Esta variable puede estar influyendo de forma directa en el comportamiento de este tiburón mediante la termorregulación conductual. En la cual, debido a una preferencia fisiológica de la especie, los individuos se mueven a otros espacios para localizar un rango de temperatura con niveles que les proporcionen algún tipo de ventaja en sus procesos metabólicos y fisiológicos clave en sus estrategias de alimentación y/o reproducción (Bernal *et al.*, 2012; Schlaff *et al.*, 2014; Sims *et al.*, 2006; Speed *et al.*, 2011; Thums *et al.*, 2013). A pesar de no contar con censos en la estación cálida, con estos resultados se esperaría que, al aumentar la temperatura en la zona, los tiburones de Galápagos se muevan a aguas más templadas en el fondo o a otras latitudes y que sus abundancias relativas observadas sean menores.

8.3.4 Tiburón puntas plateadas *Carcharhinus albimarginatus*

Para el caso de *C. albimarginatus*, el modelo final explicó el 78.3% de la variación total de los datos. Donde el sitio fue la variable que tuvo un aporte mayor al modelo (53.9% de la devianza explicada). El modelo explica que El Cañón y Las Cuevitas (ambos de San Benedicto) son los sitios en los que la abundancia relativa, de esta especie, fue mayor. Esto coincide con un estudio realizado en 30 individuos de *C. albimarginatus* monitoreados con marcas acústicas, en el cual se observó que los adultos tienen una alta residencia en Roca Partida, mientras que

los juveniles y neonatos mostraron una mayor residencia en El Cañón en la isla San Benedicto.

Con respecto a las variables ambientales, las anomalías de temperatura fue la que tuvo un aporte mayor al modelo de esta especie (11.4 % de la devianza explicada). El modelo explica que la abundancia relativa de *C. albimarginatus* es mayor cuando las anomalías son negativas. Esto puede ser un reflejo de un límite fisiológico alcanzado debido a que la temperatura tiene un efecto sobre las tasas metabólicas y otras funciones como la digestión, crecimiento y reproducción (Bernal *et al.*, 2012; Crawshaw, 1977; Fry, 1971). En este sentido, la menor relación superficie-volumen de este tiburón, pudiera acelerar el metabolismo de estos organismos a mayores temperaturas.

Otra de las variables ambientales importantes para describir la abundancia relativa de *C. albimarginatus* fue la intensidad de la corriente, que, de acuerdo con los gráficos de efectos parciales, se espera que la abundancia relativa sea menor cuando aumenta la intensidad de la corriente. Esto coincide con lo reportado para esta especie en la Isla del Coco, en donde, los tiburones puntas plateadas se observaron más frecuentemente a menores intensidades de corriente y cuando la visibilidad del agua era deficiente (White *et al.*, 2015). Schlaff *et al.* (2014), sugieren que nadar contra corrientes fuertes, resulta energéticamente más costoso para algunos tiburones.

Con respecto a las variables biológicas, el MAG explica que la abundancia relativa de *C. albimarginatus* es mayor cuando aumentan las abundancias relativas de *C. galapagensis*. Al igual que en las otras interacciones ecológicas antes mencionadas, la relación encontrada no fue negativa y podría estar reflejando un alto número de recursos para todas las especies. Se sabe que este tiburón se alimenta de peces demersales y pelágicos, así como, rayas y pulpos (Compagno *et al.*, 1995). Por lo que su espectro trófico es muy similar al de *C. galapagensis*, especie con la que se ha asociado en competencia directa (White *et al.*, 2015). Sin embargo, puede que en el archipiélago no exista traslapo de nicho

debido a que hay suficientes recursos alimentarios para ambas especies o a que los obtengan de diferentes zonas de la columna de agua.

8.3.5 Tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis*

El modelo de abundancia relativa de *C. falciformis* explicó el 75.2% de la variación de los datos. La variable que tuvo un aporte mayor al modelo fue la abundancia relativa de *C. albimarginatus* (46.1% de la devianza explicada), seguida de la abundancia relativa de *S. lewini* (16.6% de la devianza explicada). Las figuras de efectos parciales sugieren que la abundancia relativa de *C. falciformis* es mayor cuando aumenta la abundancia relativa de *C. albimarginatus* y de *S. lewini*.

A pesar de que las relaciones entre estas especies no han sido estudiadas, se sabe que *C. falciformis* vive en aguas oceánicas por encima del talud continental y más afuera, pero también en aguas costeras, generalmente cerca de la superficie. Se alimenta principalmente de peces, calamares y pulpos pelágicos (Compagno *et al.*, 1995). Lo anterior sugiere que el espectro trófico de este tiburón está más asociado a especies pelágicas, por lo que difiere al de *C. albimarginatus* que se alimenta más de presas demersales y al de *S. lewini* que se alimenta principalmente de peces mesopelágicos (Branstetter, 1987; Clarke, 1971; Compagno, 1984). Es por esto, que se sugiere que estas especies no presentan una competencia por alimento, y que comparten las mismas preferencias ambientales y geográficas. Esta idea se reafirma debido a que en una evaluación del ambiente pelágico mediante el uso de cámaras remotas alrededor de Roca Partida, Socorro y San Benedicto (Aburto-Oropeza *et al.*, 2016), se registró una mayor abundancia de *C. falciformis*, presente en el 92% de los censos; seguido de *S. lewini*, y *C. galapagensis*.

Adicionalmente, en un estudio llevado a cabo a bordo de un submarino tripulado hasta profundidades de más de 200 m en Revillagigedo, *C. falciformis* fue el tiburón más abundante con 56 avistamientos y con un porcentaje de ocurrencia en los censos del 73%. Le siguieron *C. galapagensis* con 56 avistamientos (43%) y *S. lewini* con 42 avistamientos (13%) (Aburto-Oropeza *et*

al., 2016). Con todo lo anterior, la preferencia por aguas pelágicas y profundas de esta especie puede ser la razón por la cual, ni la isla, ni el sitio fueron variables que aportaran significativamente al MAG de este tiburón. Además, el método de muestreo puede estar subestimando los registros de este tiburón en el archipiélago.

Otra de las variables importantes para describir la abundancia relativa de *C. falciformis* fue el mes. De acuerdo con los gráficos de efectos parciales, la abundancia relativa de este tiburón es mayor en el mes de abril seguido de mayo. Este patrón mensual es similar al reportado para la probabilidad de ocurrencia de este tiburón en el Pacífico oriental (Cruz-Cosío, 2018; Martínez-Rincón, 2012). En el cual, los máximos se presentan de febrero a mayo y los mínimos de junio a agosto. La estacionalidad de este tiburón, puede estar relacionada con las corrientes marinas que convergen en el archipiélago, en donde, de febrero a abril, la corriente de California presenta una mayor influencia en el área, mientras que de julio a agosto, se incrementa la influencia de la contracorriente Norecuatorial del Pacífico. De esta manera, *C. falciformis* pudiera estar respondiendo a este cambio estacional, en el que las mayores abundancias se registren en los meses con aguas más templadas y ricas en nutrientes de la corriente de California (CONANP, 2017; Fiedler y Talley, 2006; Kessler, 2006).

Es importante mencionar que existen diversas variables que no fueron analizadas en este trabajo pero que se han relacionado con el uso del hábitat de los tiburones. Por ejemplo, mareas (Ackerman *et al.*, 2000), oxígeno disuelto (Heithaus *et al.*, 2009), pH (Ortega *et al.*, 2009), tipo de sustrato (Kinney *et al.*, 2011), distribución de presas (Torres *et al.*, 2006), arrecifes de coral (Chin *et al.*, 2012) y fotoperiodo (Grubbs *et al.*, 2007). Por lo que, algunas de estas variables pueden ser importantes para la distribución de los tiburones en los ambientes insulares del Parque Nacional Revillagigedo. Sin embargo, este estudio representa la primera aproximación para identificar algunas de las variables asociadas a la abundancia relativa de tiburones en la región. Al identificar las variables más

asociadas con la abundancia de los tiburones, se brinda una base útil para futuros estudios (Yates *et al.*, 2015).

Finalmente, se recomienda que los estudios futuros utilicen una combinación de técnicas para evaluar la biodiversidad y el uso del hábitat de los tiburones en los arrecifes del archipiélago que tengan en cuenta la actividad diaria y los patrones de uso de la profundidad (Rizzari *et al.*, 2014).

9. CONCLUSIONES

- En total se registraron 8 especies de tiburones, pertenecientes a 3 familias, en el Parque Nacional Revillagigedo. De las cuales, *Triaenodon obesus* resultó ser la más abundante en las tres islas, lo que indica que esta especie tiene una alta fidelidad en este archipiélago.
- Roca Partida es la isla con mayor abundancia de tiburones del Parque Nacional Revillagigedo, debido a que presenta paredes verticales escarpadas que se encuentran influenciadas por aguas productivas que soportan una alta cantidad de alimento.
- La estructura del ensamblaje de tiburones de las tres islas presenta diferencias importantes, debido a que la composición de las especies difiere en la abundancia relativa entre los grupos. *T. obesus*, *S. lewini* y *C. galapagensis* son las principales especies que generan estas diferencias.
- *T. obesus* y *C. albimarginatus* tienen preferencias ambientales similares y ambas se relacionan con el sitio, las anomalías de temperatura y la intensidad de la corriente.
- Las abundancias de *S. lewini*, *C. galapagensis* y *C. falciformis* están estrechamente relacionadas y no presentan traslapeo trófico debido a que no

utilizan los mismos recursos alimentarios y los obtienen de diferentes zonas de la columna de agua.

10. LITERATURA CITADA

Aburto-Oropeza, O., B. Erisman, G.R. Galland, I. Mascareñas-Osorio, E. Sala, E. Ezcurra. 2011. Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PLoS ONE* 6:e23601.

Aburto-Oropeza, O., E. Ballesteros, E. Ezcurra, A. Friedlander, B. Henning, M. Hoyos, A.F. Johnson, I. Mascareñas-Osorio, J.S. Mayorga, A. Muñoz, P. Salinas de León, C. Sánchez-Ortiz, C. Thompson, E. Sala. 2016. Archipiélago de Revillagigedo: biodiversidad, amenazas y necesidades de conservación. Informe Técnico. National Geographic Pristine Seas/ Mares Mexicanos.

Ackerman, J.T., M.C. Kondratieff, S.A. Matern, J.J. Cech. 2000. Tidal influence on spatial dynamics of leopard sharks, *Triakis semifasciata*, in Tomales Bay, California. *Environ Biol Fishes*. 58:33–43.

Aguirre-Muñoz, A., F. Méndez-Sánchez, A. Ortiz-Alcaraz, A. Del Mazo-Maza, L. Fueyo-Mac Donald, A. Rhodes-Espinoza, M. Bellot-Rojas, B. Bermúdez-Almada, M.J. Navarro-Sánchez, M.P. Gallina-Tessaró, S.A. García-Martínez (Eds.). 2015. Formulario de Nominación del Bien Natural “Archipiélago de Revillagigedo” para su Inscripción en la Lista del Patrimonio Mundial, presentado al Centro de Patrimonio Mundial de la UNESCO. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. Ensenada, Baja California, México. 149 p.

Aldana, A., R. González, J. Ketchum, F. Galván, M. Hoyos. 2016. Residencia y movimientos del tiburón martillo en el Archipiélago de Revillagigedo. Poster presentado en la XVII Semana del Posgrado La Paz, B.C.S.

Allen, G.R., D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the tropical eastern Pacific*. University of Hawaii, Press, Honolulu. 322 p.

Álvarez-Filip, L., J.A. Gill, N.K. Dulvy. 2011. Complex reef architecture supports more small-bodied fishes and longer food chains on Caribbean reefs. *Ecosphere*. 2(10):1-17.

Amante, C., B.W. Eakins. 2009. ETOPO1 1 Arc-Minute Global Relief Model: Procedures, Data Sources and Analysis. NOAA Technical Memorandum NESDIS NGDC-24. National Geophysical Data Center, NOAA. doi: 10.7289/V5C8276M.

Bascompte, J., C.J. Melián, E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 102(15):5443_5447.

Baum, J., S. Clarke, A. Domingo, M. Ducrocq, A.F. Lamónaca, N. Gaibor, R. Graham, S. Jorgensen, J.E. Kotas, E. Medina, J. Martinez-Ortiz, J. Monzini Taccone di Sitizano, M.R. Morales, S.S. Navarro, J.C. Pérez-Jiménez, C. Ruiz, W. Smith, S.V. Valenti, C.M. Vooren. 2007. *Sphyrna lewini*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T39385A10190088. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T39385A10190088>.

Bennett, M.B., I. Gordon, P.M. Kyne. 2003. *Carcharhinus galapagensis*. La Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN 2003: e.T41736A10550977. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T41736A10550977>.

Bernal, D., J.K. Carlson, K.J. Goldman, C.G. Lowe. 2012. Energetics, metabolism, and endothermy in sharks and rays. En: Carrier, J.C., J.A. Musick, M.R. Heithaus (eds.). *Biology of sharks and their relatives*, 2nd ed. CRC Press, BocaRaton, pp 211–237.

Bessudo, S., G.A. Soler, A.P. Klimley, J.T. Ketchum, A. Hearn, R. Arauz. 2011. Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environmental Biology of Fishes*. 91:165–176.

Bigelow, K.A., C.H. Boggs, X.I. He. 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography*. 8(3), 178-198.

Blaber, S.J.M., T.G. Blaber. 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish. Biol.* 17:143–162.

Branstetter, S. 1987. Age, growth and reproductive biology of the Silky Shark, *Carcharhinus falciformis*, and the Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 19:161–173.

Brattstrom, B.H. 1990. Biogeography of the Islas Revillagigedo, Mexico. *Journal of Biogeography*, 177-183.

Castro-Aguirre, J.L., E.F. Balart. 2002. La ictiofauna de las Islas Revillagigedo y sus relaciones zoogeográficas, con comentarios acerca de su origen y evolución. *Libro Jubilar en Honor al Dr. Salvador Contreras Balderas*, 153.

Chapman, D.D., E.K. Pikitch, E. Babcock, M.S. Shivji. 2005. Marine reserve design and evaluation using automated acoustic telemetry: a case study involving coral reefassociated sharks in the Mesoamerican Caribbean. *Mar. Technol. Soc. J.* 39:42–55.

Chávez-Comparán, J.C., M. Patiño-Barragán, G. Calderón-Riveroll, C. Lezama-Cervantes, B. Lara-Chávez, M. Ibarra-Casillas, S. Bautista-Laureano. 2010. Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima, México. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 27(1):72-78.

Chin, A., A. Tobin, C. Simpfendorfer, M. Heupel. 2012. Reef sharks and inshore habitats: patterns of occurrence and implications for vulnerability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 460: 115–125.

Clarke, K.R., R.M. Warwick. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER – E: Plymouth. 171 p.

Clarke, T.A. 1971. Ecology of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Hawaii. *California Wild (formerly known as Pacific Science)* 25:133–144.

Compagno, L.J.V. 1984. Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fish Synop, (125)Vol.4, Pt.2: 251:655 p.

Compagno, L.J.V., F. Krupp, W. Schneider. 1995. Tiburones. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, V.H. Niem. (eds.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Volumen II, Pacífico Centro-Oriental, 647-743 pp.

CONANP. 2004. Programa de conservación y manejo reserva de la biósfera Archipiélago de Revillagigedo, SEMARNAT, México D. F., 220 pp.

CONANP. 2017. Estudio Previo Justificativo para la declaratoria del Parque Nacional Revillagigedo. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 214 p.

CONAPESCA-INP, 2004. Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Mazatlán, México. 85 p.

Cooke, J.G. 1984. Glossary of technical terms. En: May, R.M. (Ed.). *Exploitation of Marine Communities*. Springer-Verlag. Berlín. pp 341–348.

Cortes, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* 56:707-717.

Costa, D.P., G.A. Breed, P.W. Robinson. 2012. New insights into pelagic migrations: implications for ecology and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 43:73–96.

Crawshaw, L.I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *J. Fish. Board. Can.* 34(5):730–734.

Cruz-Cosío, R. 2018. Variación espacio-temporal de la captura incidental de tiburones pelágicos en el Océano Pacífico oriental tropical y su relación con factores oceanográficos. Tesis de maestría. La Paz, B.C.S. CICIMAR-IPN. 95 p.

DOF. 2017. Decreto por el que se declara como área natural protegida, con el carácter de parque nacional, la región conocida como Revillagigedo, localizada en el Pacífico Mexicano. 27 de noviembre de 2017. 18 p.

Drymon, J.M., L. Carassou, S.P. Powers, M. Grace, J. Dindo, B. Dzwonkowski. 2013. Multiscale analysis of factors that affect the distribution of sharks throughout the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 111(4):370–380.

Fauth, J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits, J. Van Buskirk Jr., S.A. McCollum. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist.* 147:282-286.

Fiedler, P.C., L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 143-180.

Fourrière, M., H. Reyes-Bonilla, A. Ayala-Bocos, J.T. Ketchum, J.C. Chávez-Comaran. 2016. Checklist and analysis of completeness of the reef fish fauna of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Zootaxa*, 4150(4), 436-466.

Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. En: Hoar, W.S., D.J. Randall (eds.). *Fish physiology: environmental relations and behavior.* Academic Press, New York, pp 1–98.

Graham, N.A., M.D. Spalding, C.R. Sheppard. 2010. Reef shark declines in remote atolls highlight the need for multi-faceted conservation action. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems*, 20(5), 543-548.

Grubbs, R.D., J.A. Musick, C.L. Conrath, J.G. Romine. 2007. Long-term movements, migration, and temporal delineation of a summer nursery for juvenile sandbar sharks in the Chesapeake Bay region. *Am. Fish. Soc. Symp.* 50: 87–108.

Hearn, A., J. Ketchum, A.P. Klimley, E. Espinoza, C. Peña-Herrera. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology.* 157(9):1899-1915.

Heithaus, M.R., D. Burkholder, R.E. Heuter, L.I. Heithaus, H.R. Pratt Jr., J.C. Carrier. 2007. Spatial and temporal variation in shark communities of the lower

Florida Keys and evidence for historical population declines. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64:1302–1313.

Heithaus, M.R., A.J. Wirsing, L.M. Dill. 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. *Marine and Freshwater Research*. 63:1039_1050.

Heithaus, M.R., B.K. Delius, A.J. Wirsing, M.M. Dunphy-Daly. 2009. Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. *Limnol. Oceanogr.* 54(2):472–482.

Hull, P., O. Aburto, Y. Bedolla, F. Tomas-Nash, K. Cramer, J. Murray, K. Hanson, M. Roth, K. Marhaver, S. Walsh, M. Damon, E. Sala, C.A. Sánchez-Ortiz, S. Sandin. 2006. An Ecological And Economic Baseline For The Revillagigedo Archipelago Biosphere Reserve, Mexico. Center for Marine Conservation and Biodiversity, Scripps Institution of Oceanography, y Universidad Autónoma de Baja California Sur. 45 pp.

Humann, P., N. Deloach. 2004. Reef Fish Identification; Baja to Panama. New World Publication, Jacksonville. 364p.

Heupel, M.R., J.K. Carlson, C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*. 337, 287-297.

Jaime-Rivera, M. 2004. Captura de tiburones pelágicos en la costa occidental de Baja California Sur y su relación con cambios ambientales. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. 121 pp.

Kessler, W.S. 2006. The circulation of the Eastern Tropical Pacific: a review. NOAA/ Pacific Marine Environmental Laboratory, Seattle, Washington. *Prog. Oceanogr.* 181- 217, 2006.

Ketchum, J.T., A. Hearn, A.P. Klimley, C. Peña-Herrera, E. Espinoza, S. Bessudo, R. Arauz. 2014. Inter-island movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) and seasonal connectivity in a marine protected area of the eastern tropical Pacific. *Marine Biology* 161(4):939-951.

Kinney, M.J., N.E. Hussey, A.T. Fisk, A.J. Tobin, C.A. Simpfendorfer. 2011. Communal or competitive? Stable isotope analysis provides evidence of resource partitioning within a communal shark nursery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 439:263–276.

Klimley, A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes* 18(1):27–40.

Klimley, A.P., S.D. Anderson. 1996. Residency patterns of White sharks at the South Farallon Islands, California. *En: Klimley, A.P., D.G. Ainley (eds.). Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. Academic, San Diego, pp 365-373.*

Klimley, A.P., S.B. Butler, D.R. Nelson, A.T. Stull. 1988. Movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini* Griffith and Smith) to and from a seamount in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology* 33: 751-761.

Klimley, A.P. 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology*, 117(1), 1-22.

Klimley, A.P., J.E. Richert, S.J. Jorgensen. 2005. The Home of Blue Water Fish: Rather than singly inhabiting the trackless ocean, pelagic fish species travel together in groups, which migrate between hidden, productive oases. *American Scientist*. 93(1):2-49.

Lara-Lizardi, F., M. Hoyos-Padilla, J.T. Ketchum, F. Galván-Magaña. 2018. Range expansion of the whitenose shark, *Nasolamia velox*, and migratory movements to the oceanic Revillagigedo Archipelago (west Mexico). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(4):949-953.

Lea, R.N., R.H. Rosenblatt. 2000. Observations on fishes associated with the 1997-98 El Niño off California. *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations* 41:117-129.

Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, S.E. Lluch-Cota, 2005. Changes in marine faunal distributions and ENSO events in the California Current. *Fisheries Oceanography* 14:458–467.

Lugo-Hubp, J. 1990. El Relieve de la República Mexicana. *Boletín del Instituto de Geología de la UNAM*, 9(1):82-111.

Major, J. 1988. Endemism: a botanical perspective. *En: Myers, A.A., P.S. Giller (eds.). Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman & Hall, Londres. 117-146 pp.*

Marín-Enríquez, E. 2012. Variabilidad de las tasas de captura de marlín azul *Makaira nigricans* (Lacepède, 1802) en la entrada del Golfo de California, y su relación con algunas variables oceanográficas. Tesis de maestría. CICIMAR IPN. 67 pp.

Martínez-Rincón, R.O. 2005. Distribución espacio-temporal de la captura por unidad de esfuerzo del pez vela (*Istiophorus platypterus*) en el Golfo de

Tehuantepec y su relación con la temperatura superficial del mar y la concentración de pigmentos fotosintéticos. Tesis de Licenciatura. UNICACH. 77 pp.

Martínez-Rincón, R.O. 2012. Efecto de la variabilidad ambiental en la distribución de las capturas incidentales de pelágicos mayores en el Océano Pacífico Oriental. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 100 pp.

McClenachan, L., F. Ferretti, J.K. Baum. 2012. From archives to conservation: why historical data are needed to set baselines for marine animals and ecosystems: from archives to conservation. *Conservation Letters*. 5:349_359.

Muntaner, G. 2016. Movement patterns and habitat use of the silver tip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) at the Revillagigedo Archipelago. Tesis de licenciatura. Ciencias del Mar, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, España, 24 pp.

Myers, R.A., J.K Baum, T.D. Shepherd, S.P. Powers, C.H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*. 315:1846–1850.

Myers, R.A., B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423(6937):280-283.

Ortega-Rubio, A., A. Castellanos. 1994. La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, B. C. S., México. 359 pp. ISBN: 968-6837-06-X.

Ortega, L.A., M.R. Heupel, P. Van Beynen, P.J. Motta. 2009. Movement patterns and water quality preferences of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a Florida estuary. *Environ. Biol. Fishes*. 84:361–373.

Pikitch, E.K., D.D. Chapman, E.A. Babcock, M.S. Shivji. 2005. Habitat use and demographic population structure of elasmobranchs at a Caribbean atoll (Glover's Reef, Belize). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302:187–197.

Randall, J.E. 1977. Contribution to the biology of the whitetip reef shark (*Triaenodon obesus*). *California Wild (formerly known as Pacific Science)* 31(2): 143–164.

Rizzari, J.R., A.J. Frisch, K.A. Magnenat. 2014. Diversity, abundance, and distribution of reef sharks on outer-shelf reefs of the Great Barrier Reef, Australia. *Marine biology*. 161(12):2847-2855.

Robertson, D.R., K.L. Cramer. 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 380:1-17.

Salinas de León, P., D. Acuña-Marrero, E. Rastoin, A.M. Friedlander, M.K. Donovan, E. Sala. 2016. Largest global shark biomass found in the northern Galapagos Islands of Darwin and Wolf. *PeerJ*, 4:e1911.

Schlaff, A.M., M.R. Heupel, C.A. Simpfendorfer. 2014. Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(4):1089-1103.

Sibaja-Cordero, J.A. 2008. Tendencias espacio-temporales de los avistamientos de fauna marina en los buceos turísticos (Isla del Coco, Costa Rica). *Revista de Biología Tropical*, 56(2):113-132.

Simpfendorfer, C.A., G.G. Freitas, T.R. Wiley, M.R. Heupel. 2005. Distribution and habitat partitioning of immature bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a southwest Florida estuary. *Estuaries*. 28(1):78–85.

Simpfendorfer, C.A., M.R. Heupel. 2012. *Assessing habitat use and movement*. En: Carrier, J.C., J.A. Musick, M.R. Heithaus (eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Marine Biology Series. CRC Press, London, UK, pp. 579-601.

Sims, D.W., V.J. Wearmouth, E.J. Southall, J.M. Hill, P. Moore, K. Rawlinson, N. Hutchinson, G.C. Budd, D. Righton, J. Metcalfe, J.P. Nash, D. Morritt. 2006. Hunt warm, rest cool: bioenergetic strategy underlying diel vertical migration of a benthic shark. *J. Anim. Ecol.* 75(1):176–190.

Sims, D.W. 2010. Tracking and analysis techniques for understanding free-ranging shark movements and behavior. *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 351-392.

Sims, D.W. 2003. Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behaviour and habitat selection of free-ranging sharks. *J. Fish. Biol.* 63:53–73.

Smale, M.J. 2005. *Triaenodon obesus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2005:e.T39384A10188990.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2005.RLTS.T39384A10188990>.

Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A Ferdaña, M.A. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia, J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *AIBS Bulletin*, 57(7):573-583.

Speed, C.W., I.C. Field, M.G. Meekan, C.J. Bradshaw. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series*, 408:275-293.

Speed, C.W., M.G. Meekan, I.C. Field, C.R. McMahon, J.D. Stevens, F. McGregor, C. Huvaneers, Y. Berger, C.J.A. Bradshaw. 2011. Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. *Marine Ecology Progress Series*, 429:261-275.

Thums, M., M. Meekan, J. Stevens, S. Wilson, J. Polovina. 2013. Evidence for behavioural thermoregulation by the world's largest fish. *J. R. Soc. Interface*. 10(78):20120477.

Torres, L.G., M.R. Heithaus, B. Delius. 2006. Influence of teleost abundance on the distribution and abundance of sharks in Florida Bay, USA. *Hydrobiologia* 569:449–455.

Ward-Paige, C.A., C. Mora, H.K. Lotze, C. Pattengill-Semmens, L. McClenachan, E. Arias-Castro, R.A. Myers. 2010. Large-scale absence of sharks on reefs in the greater-Caribbean: a footprint of human pressures. *PloS one* 5(8):e11968.

Ward-Paige, C.A., G.L. Britten, D.M. Bethea, J.K. Carlson. 2014. Characterizing and predicting essential habitat features for juvenile coastal sharks. *Marine Ecology* 36(3):419-431.

Warwick, R.M., K.R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology* 35: 532-543.

Wetherbee, B.M., G.L. Crow, C.G. Lowe. 1996. Biology of the Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, in Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes*. 45:299-310.

White, W.T., I.C. Potter. 2004. Habitat partitioning among four elasmobranch species in nearshore, shallow waters of a subtropical embayment in Western Australia. *Mar. Biol.* 145:1023–1032.

White, W.T., S.J.M. Blaber, J.F. Craig. 2012. The current status of elasmobranchs: biology, fisheries and conservation. *Journal of Fish Biology*, 80(5):897-900.

White, E.R., M.C. Myers, J.M. Flemming, J.K. Baum. 2015. Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island-an isolated marine protected area: elasmobranch community shifts. *Conservation Biology*. 29:1186_1197.

Whitney, N.M., Y.P. Papastamatiou, K.N. Holland, C.G. Lowe. 2007. Use of an acceleration data logger to measure diel activity patterns in captive whitetip reef sharks, *Triaenodon obesus*. *Aquatic Living Resources*. 20(4):299-305.

Whittaker, R.J., J.M. Fernández-Palacios. 2007. Island biogeography: ecology, evolution, and conservation. Oxford University Press.

Wood, S. 2006. Generalized Additive Models. An Introduction with R. Chapman & Hall/CRC. 392 p.

Yates, P.M., M.R. Heupel, A.J. Tobin, C.A. Simpfendorfer. 2015. Ecological drivers of shark distributions along a tropical coastline. *PLoS One*. 10(4):e0121346.

Yeiser, B.G., M.R. Heupel, C.A. Simpfendorfer. 2008. Occurrence, home range and movement patterns of juvenile bull (*Carcharhinus leucas*) and lemon (*Negaprion brevirostris*) sharks within a Florida estuary. *Mar. Freshw. Res.* 59:489–501.

Zanella, I., A. López-Garro, G. Golfín-Duarte, J.C. Saenz. 2012. Abundancia, tamaño y estructura poblacional del tiburón punta blanca de arrecife, *Triaenodon obesus* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae), en Bahía Chatham, Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*, 60(3):339-346.

Zuur, A.F., E.N. Ieno, N.J. Walker, A.A., Saveliev, G.M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York. 209-243.