

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



ABUNDANCIA DE TIBURONES Y EL EFECTO DEL BUCEO RECREATIVO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

OLAIA CACHO MOVELLAN

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE 2022



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.**, siendo las **12:00** horas del día **28** del mes de **Noviembre** del **2022** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada: **"ABUNDANCIA DE TIBURONES Y EFECTO DEL BUCEO RECREATIVO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO"** del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	CACHO	Apellido Materno:	MOVELLAN	Nombre (s):	OLAIA
-------------------	-------	-------------------	----------	-------------	-------

Número de registro: **A 2 1 0 0 7 5**

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene **5 %** de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI NO SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: *(Por ejemplo, el % de similitud se localiza en metodologías adecuadamente referidas a fuente original)*

El porcentaje de similitud general reportado por el software antiplagio (turnitin) fue de 5%, lo que se relaciona

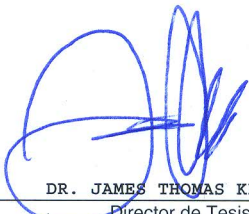
Principalmente con bases de datos de internet que se encuentran debidamente citadas en la tesis

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** ☒ **SUSPENDER** ☐ **NO APROBAR** ☐ la tesis por **UNANIMIDAD** ☒ o **MAYORÍA** ☐ en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS


DR. JAMES THOMAS KETCHUM
Director de Tesis
Nombre completo y firma


DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Nombre completo y firma


DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS
Nombre completo y firma


DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ
Director de Tesis
Nombre completo y firma


DR. CESAR RENET PEÑAHERRERA PALMA
Nombre completo y firma


DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES I.P.N.
CICIMAR DIRECCIÓN

NOMBRE DEL TRABAJO

ABUNDANCIA DE TIBURONES Y EL EFECTO DEL BUCEO RECREATIVO EN EL ARCTICO DE HIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO

AUTOR

OLAIA CACHO MOVELLAN

RECuento DE PALABRAS

20783 Words

RECuento DE CARACTERES

107393 Characters

RECuento DE PÁGINAS

73 Pages

TAMAÑO DEL ARCHIVO

5.0MB

FECHA DE ENTREGA

Nov 25, 2022 11:04 AM GMT-7

FECHA DEL INFORME

Nov 25, 2022 11:06 AM GMT-7**● 5% de similitud general**

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para cada base de datos

- 5% Base de datos de Internet
- Base de datos de Crossref
- 1% Base de datos de trabajos entregados
- 1% Base de datos de publicaciones
- Base de datos de contenido publicado de Crossref

● Excluir del Reporte de Similitud

- Material bibliográfico
- Material citado
- Material citado
- Coincidencia baja (menos de 10 palabras)



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACIÓN DE DIRECTOR DE TESIS

La Paz, B.C.S., a 23 de Junio del 2021

El Colegio de Profesores de Posgrado de CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS en su Sesión
(Unidad Académica)

Ordinaria No. 0-345- celebrada el día 21 del mes JUNIO de 2021 conoció la solicitud
presentada por el (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	CACHO	Apellido Materno:	MOVELLAN	Nombre (s):	OLAIA
-------------------	-------	-------------------	----------	-------------	-------

Número de registro: A 2 1 0 0 7 5

del Programa Académico de Posgrado: MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Referente al registro de su tema de tesis; acordando lo siguiente:

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:

"ABUNDANCIA DE TIBURONES Y EFECTO DEL BUCEO RECREATIVO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE REVILLAGIGEDO"

Objetivo general del trabajo de tesis:

Determinar la abundancia de las especies de tiburones en el ambiente insular del Archipiélago de Revillagigedo mediante el uso de estaciones de video con cebo y censos visuales, así como analizar el efecto del buceo recreativo y el ambiente sobre la abundancia de tiburones.

2.- Se designa como Directores de Tesis a los profesores:

Director: DR. JAMES THOMAS KETCHUM

2° Director: DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ

No aplica: ☐

3.- El Trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en:

EL CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS - IPN

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente, hasta la aprobación de la versión completa de la tesis por parte de la Comisión Revisora correspondiente.

Director(a) de Tesis

DR. JAMES THOMAS KETCHUM

2° Director de Tesis (en su caso)

DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ

Aspirante

LCM. OLAIA CACHO MOVELLAN

Presidente del Colegio

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA DE AUTORIZACIÓN DE USO DE OBRA PARA DIFUSIÓN

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 28 del mes de Noviembre del año 2022

El (la) que suscribe LCM. OLAIA CACHO MOVELLAN Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A210075 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. JAMES THOMAS KETCHUM y DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ABUNDANCIA DE TIBURONES Y EFECTO DEL BUCEO RECREATIVO EN EL ARCHIPIÉLAGO
DE REVILLAGIGEDO"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expresado del autor y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes dirección(es) de correo: olaiaacacho@gmail.com - hvillalo@ipn.mx -

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

LCM. OLAIA CACHO MOVELLAN

Nombre completo y firma autógrafa del (de la) estudiante

Agradecimientos

Al CICIMAR y al IPN por aceptarme en su programa de posgrado, y por darme la oportunidad de desarrollarme en el ambito de la investigación marina.

Al CONACyT y BEIFI por la beca otorgada, durante los dos años de maestría.

A mi director de tesis Dr. Hector Villalobos, por guiarme en el desarrollo de esta. Por su apoyo incondicional y su paciencia. Por ayudarme cada semana en los análisis estadísticos y por enseñarme amar R studio.

A mi director externo Dr. James Ketchum y A.C. Pelagios Kakunjá por permitirme realizar este proyecto brindandome los datos necesarios, además de apoyarme con la salida de campo al Parque Nacional de Revillagigedo.

A mi comité, Dr. Felipe Galván, Dr. Rogelio Armas y a Dr.Cesar Peñaherrera, por las sugerencias y revisiones a lo largo de estos años, además de la asesoria brindada para realizar la tesis.

Al B.M. Arturo Ayala Bocos por aceptarme en el proyecto “Monitoreo de Pelágicos en el Parque Nacional Revillagigedo”, perteneciente a la asociacion de Ecosistemas y Conservación, Proazul Terrestre AC (ECO). Gracias por prestarme los datos de censos visuales para desarrollar mi tesis y por darme la oportunidad de trabajar en uno de mis lugares más soñados.

A mis padres Susana y Jose Manuel, por su apoyo incondicional y emocional. Por darme siempre los mejores consejos y por apoyarme en cada uno de mis sueños. Gracias por ayudarme a conseguir mis metas, pero sobre todo por darme la oportunidad de seguir creciendo.

A mi hermano Asier, por ser siempre un ejemplo a seguir en cuento a constancia, trabajo y dedicación. Por que cada día me incitas a crecer y dar lo mejor de mi. Por que sé que a pesar de que tienes una hermana culo inquito siempre estas cuando te necesito.

A Clara, por ser la persona más importante que tengo en la Paz. A ti, en especial tengo muchas cosas que agradecerte y este pequeño texto nunca será suficiente. Gracias por enseñarme que las amistades buenas se pueden volver a cruzar en el camino, y que estas llegan para quedarse. Por ser mi hombro derecho en cada momento de bajón, pero sobre todo por ser mi mejor compañera en los momentos de felicidad. Por todas las risas, por todos los momentos increíbles vividos en el mar, por cada chupito de tequila, pero sin duda, por ser mi compi de buceo en las paradas de deco eternas. Te quiero.

A mi amigo madrileño Beto, por ser pura energía positiva. Por enseñarme a ver el lado positivo en los momentos de más estrés, pero sobre todo por no dejar que me rinda en ningún momento. Por todas y cada una de las charlas nocturnas y por las cervezas compartidas. Porque a pesar de que seas un pequeño desastre y un vecino reggaetonero, no me podría haber tocado un amigo mejor.

A mi familia paceña, “el pack”, por todos los momentos que he compartido a lo largo de este viaje. Por ser un apoyo incondicional, por las risas y sobre todo por estar siempre a mi lado en los momentos más duros.

Al “Team Ecuador” por ser mis mejores compañeros en el cubículo. Por ser un apoyo en los momentos de estrés y sacarme siempre una sonrisa.

Índice

Índice de figuras	III
Índice de tablas	V
Glosario	VII
Resumen	IX
Abstract	X
1. Introducción	1
2. Antecedentes	5
3. Hipótesis	7
4. Objetivos	7
5. Material y Métodos	8
5.1. Área de estudio	8
5.2. Variables ambientales	9
5.3. Trabajo de campo	9
5.3.1. Censos mediante BRUVS	9
5.3.2. Censos visuales (UVC)	11
5.4. Análisis estadísticos	11
5.4.1. Abundancia relativa de las especies de tiburón	12
5.4.2. Relación de la abundancia de tiburones entre el año y el sitio de buceo.	12
5.4.3. Relación de la abundancia de tiburones con el ambiente	13
5.4.4. Efecto del número de buceadores en la abundancia de tiburones	15
6. Resultados	16
6.1. Caracterización del ambiente	16
6.2. Abundancia relativa mediante BRUVS	17
6.3. Censos visuales (UVC)	20
6.3.1. Esfuerzo de muestreo	20
6.3.2. Abundancia relativa (UCV)	22
6.3.3. Relación de la abundancia de tiburones entre el año y el sitio de buceo	24
6.3.4. Efecto del ambiente en la abundancia relativa	25
6.4. Efecto del buceo recreativo en la abundancia de tiburones	34
7. Discusión	38
8. Conclusiones	46

9. Recomendaciones futuros estudios	47
Bibliografía	56
Apéndices	57
A. Resultados análisis de tablas de contingencia	57

Índice de figuras

1.	Sitios en México dedicados a la observación de tiburones, mostrando las especies clave para cada lugar. Obtenido de: Cisneros-Montemayor <i>et al.</i> (2020).	3
2.	Mapa del Parque Nacional de Revillagigedo. Obtenido de Aguirre-Muñoz <i>et al.</i> (2015).	8
3.	Esquema de las estaciones de cámara submarinas con carnada (BRUVS) bentónicas. A: boya de flotabilidad, B: cámara GoPro, C: marco de aluminio, D: brazo de cebo desmontable, E: contendor para la carnada, F: plomo de sujeción al fondo. Tomado de Tholan <i>et al.</i> (2020).	10
4.	Ciclos anuales durante el periodo 2015-2019 de (A) temperatura, (B) concentración de clorofila y (C) velocidad de corrientes en Isla San Benedicto, Socorro y Roca Partida.	16
5.	Algunas de las especies de tiburones registradas en las estaciones de video submarinas con carnada (BRUVS). A: tiburón puntas plateadas (<i>Carcharhinus albimarginatus</i>); B: Tiburón Galápagos (<i>Carcharhinus galapagensis</i>); C: Tiburón martillo (<i>Sphyrna lewini</i>) y D: tiburón tigre (<i>Galeocerdo cuvier</i>).	18
6.	Abundancia relativa por año (MaxN) de las seis especies de tiburones registradas en las estaciones de video submarinas con carnada (BRUVS) desplegadas en cuatro sitios del Parque Nacional Revillagigedo.	19
7.	Esfuerzo de muestreo relativo (%) realizado por mes y año en los sitios más visitados del Parque Nacional Revillagigedo. Los recuadros en color blanco corresponden con los meses donde no se llevó a cabo ningún buceo.	21
8.	Abundancia relativa, como porcentaje del total, de las cinco especies de tiburones más abundantes en los UVC por mes, año y sitio durante el periodo 2015-2019. Los recuadros en blanco corresponden a meses que no fueron muestreados, mientras que los grises representan cero individuos observados.	23
9.	Gráficos de mosaico para evaluar la independencia entre el año y el sitio de buceo de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (<i>Triaenodon obesus</i>), tiburón martillo (<i>Sphyrna lewini</i>) y tiburón puntas plateadas (<i>Carcharhinus albimarginatus</i>). Las celdas coloreadas en azul y las líneas continuas indican una relación de preferencia, mientras que las celdas de color rojo y líneas interrumpidas indican una relación de evitamiento. El área de cada mosaico es proporcional a la abundancia.	26
10.	Gráfica de efectos parciales de la temperatura en la abundancia relativa de <i>T. obesus</i> . En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.	28
11.	Gráficas de efectos parciales de las variables ambientales en la abundancia relativa conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>S. lewini</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>C. albimarginatus</i> y <i>C. galapagensis</i> de las cinco especies de tiburones. (A) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$); (B) Concentración de clorofila ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$); (C) Velocidad de corrientes ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$). En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.	31

12.	Gráficas de efectos parciales de las variables ambientales en la abundancia relativa conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>C. galapagensis</i> , <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>G. cuvier</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>C. obscurus</i> , <i>S. lewini</i> y <i>R. typus</i> . (A) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$); (B) Concentración de clorofila ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$); (C) Velocidad de corrientes ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$). En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.	33
13.	Gráfica de efectos parciales de la hora del buceo en la abundancia del tiburón puntas blancas (<i>Triacnodon obesus</i>). En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.	36
14.	Número de tiburones de las especies <i>T. obesus</i> , <i>C. galapagensis</i> , <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>G. cuvier</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>C. obscurus</i> , <i>S. lewini</i> y <i>R. typus</i> observados en función del número de buceadores. La cruz roja corresponde a buceos en los que no se registró ningún individuo.	37

Índice de tablas

1.	Coordenadas geográficas de los cuatro sitios de buceo seleccionados en las Islas San Benedicto, Socorro y Roca Partida dentro del Parque Nacional Revillagigedo.	11
2.	Número de buceos donde se realizaron censos visuales agregados por año en los sitios más visitados del Parque Nacional Revillagigedo.	20
3.	Especies de tiburones registradas en los censos visuales dentro del Parque Nacional de Revillagigedo durante el periodo de 2015-2019. El * denota las especies más abundantes.	22
4.	Pruebas de independencia entre el año y el sitio de la abundancia relativa de tres especies de tiburones. Además de la χ^2 de Pearson, se presenta el valor asociado de p	24
5.	Matriz de correlación de Pearson entre las abundancias de cinco especies de tiburón y las variables predictoras. C. gal = <i>Carcharhinus galapagensis</i> (tiburón Galápagos). S. lew = <i>Sphyrna lewini</i> (tiburón martillo). T. obe = <i>Triaenodon obesus</i> (tiburón puntas blancas de arrecife). C. alb = <i>Carcharhinus albimarginatus</i> (tiburón puntas plateadas). Chlp = Clorofila. PP= Productividad primaria. Temp = Temperatura. Co = Velocidad de corrientes.	25
6.	Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (<i>T. obesus</i>) con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes. gle: grados de libertad efectivos	27
7.	Importancia relativa de las variables predictoras en el modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (<i>T. obesus</i>) con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes.	28
8.	Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>S. lewini</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>C. albimarginatus</i> y <i>C. galapagensis</i> con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes. gle: grados de libertad efectivos.	29
9.	Importancia relativa de las variables predictoras en el modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>S. lewini</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>C. albimarginatus</i> y <i>C. galapagensis</i> con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes.	30
10.	Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>C. galapagensis</i> , <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>G. cuvier</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>C. obscurus</i> , <i>S. lewini</i> y <i>R. typus</i> con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes. gle: grados de libertad efectivos.	32

11.	Importancia relativa de las variables predictoras en el modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>C. galapagensis</i> , <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>G. cuvier</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>C. obscurus</i> , <i>S. lewini</i> y <i>R. typus</i> con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes.	32
12.	Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia conjunta de <i>T. obesus</i> , <i>C. galapagensis</i> , <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>G. cuvier</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>C. obscurus</i> , <i>S. lewini</i> y <i>R. typus</i> , con respecto al número de buzos, hora y sitio. gle: grados de libertad efectivos.	34
13.	Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (<i>T. obesus</i>) con respecto al número de buzos, hora, sitio, temperatura (Temp) y velocidad de corrientes (Co). gle: grados de libertad efectivos.	35

Glosario

Área Marina Protegida (AMP): Área de mar especialmente destinada a la protección y mantenimiento de la diversidad biológica y de los recursos naturales y culturales asociados y gestionados por la ley y otros medios efectivos de control, dando protección a todos o a parte de los recursos naturales que se encuentran en ella, con el fin de lograr objetivos específicos en materia de conservación, protección del hábitat, seguimiento del ecosistema u ordenación de las pesquerías ([Ansuategi *et al.*, 2006](#)).

BRUVS: Estaciones de video remotas con carnada (por las siglas en inglés de *Baited Remote Underwater Video System*). Son sistemas no invasivos para la recopilación de datos de abundancia relativa y distribución de la comunidad de fauna marina ([Harvey *et al.*, 2007](#)).

Censos visuales submarinos (UCV): Metodología destinada a cuantificar la abundancia de peces a través de la observación dentro de un área de superficie fija (es decir, hasta una distancia fija del observador, como transectos en franjas o puntos fijos).

Correlación: Valor cuantitativo que expresa el grado de relación o variación conjunta de dos variables, calculada a través de los coeficientes de correlación. En el caso del coeficiente de correlación de Pearson, 1 corresponde a una relación lineal positiva perfecta y -1 a una relación inversa.

Devianza: Es una medida de bondad de ajuste que proporciona información de la variabilidad explicada por los modelos, homologa a la varianza en los modelos lineales simples.

Ecoturismo: La Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza (UICN) define como ecoturismo a aquella modalidad turística ambientalmente responsable que consiste en viajar o visitar áreas naturales sin casi molestar, con el fin de disfrutar, apreciar y estudiar los atractivos naturales (paisaje, flora y fauna silvestre) de estas áreas, y también cualquier manifestación cultural del presente y del pasado que se pueda encontrar en ellas, mediante un proceso que promueva su conservación. El ecoturismo debe tener bajo impacto ambiental y cultural, y favorecer una participación socialmente activa y económicamente beneficiosa para las poblaciones locales ([CONANP, 2018](#)).

GAM: Modelos aditivos generalizados. Consisten en una extensión del modelo lineal generalizado en la que se introducen efectos (no lineales) de las covariables continuas

en la respuesta de interés (que tiene una distribución estadística de la familia exponencial). Las covariables se ajustan a través de la suma de funciones de suavizado y se relacionan con la variable de respuesta mediante una función de enlace.

Monitoreo: Proceso sistemático de evaluación de factores ambientales y parámetros biológicos ([CONANP, 2018](#)).

Resumen

El Archipiélago de Revillagigedo es de gran importancia ecológica y se considera relevante para la conservación de tiburones. La presencia de nueve especies de tiburones en la zona ha impulsado la actividad del buceo dentro del parque. En el presente estudio se pretende determinar la abundancia de tiburones mediante estaciones de video submarinas con carnada (BRUVS) y censos visuales (UVC), así como la evaluación del efecto del buceo recreativo en la abundancia de tiburones. Para los UVC se calcularon las abundancias relativas de las especies de tiburones por sitio de buceo y año de muestreo (2015-2019) y para los BRUVS (2014-2017) se determinó por medio del MaxN. En los UVC se encontraron nueve especies, siendo el *Triaenodon obesus* y *Sphyrna lewini* las más abundantes. En los BRUVS se registraron seis especies, de las cuales *Carcharhinus albimarginatus* y *Carcharhinus falciformis* presentaron la mayor abundancia. Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de las tres especies más abundantes en relación con el sitio y año. Roca Partida fue la localidad que presentó un mayor número de tiburones, seguido de El Cañón. Con el fin de analizar los cambios en la abundancia entre sitios, meses y variables ambientales, se ajustaron modelos aditivos generalizados (GAM). La temperatura fue significativa ($p = 0.011$) en el GAM para explicar la abundancia de *T. obesus*. En los modelos en los que se incluyó el número de buceadores en el medio no se encontró una relación significativa con la abundancia, sin embargo, no se puede descartar una mayor probabilidad de observar grupos de tiburones de mayor tamaño cuando el número de buceadores fue menor a siete.

Palabras clave : Censos visuales, BRUVS, efecto del buceo, Abundancia.

Abstract

The Revillagigedo Archipelago is a region of great ecological importance, and it is considered a hub for shark conservation. The presence of nine species of sharks in the area attracts diving activity within the park. The present study aims to determine the abundance of sharks using baited remote underwater video systems (BRUVS) and underwater visual censuses (UVC), as well as to evaluate the effect of recreational diving on abundance. For UVCs, relative abundances of shark species were calculated by dive site and sampling year (2015-2019), and for BRUVS (2014-2017) were determined by MaxN. In the UVCs, nine species were found, with *Trienodon obesus* and *Sphyrna lewini* being the most abundant. In BRUVS, six species were recorded, of which *Carcharhinus albimarginatus* and *Carcharhinus falciformis* presented the highest abundance. Significant differences were found in the abundance of the three most abundant species in relation to site and year. Roca Partida was the locality with the highest number of sharks, followed by Cañón. To analyze variations in abundance among sites, months and environmental variables, generalized additive models (GAM) were fitted. Temperature was significant ($p = 0.011$) in the GAM to explain the abundance of *T. obesus*. In the models in which the number of divers in the environment was included, no significant relationship with abundance was found; however, a greater probability of observing larger groups of sharks when the number of divers was less than seven cannot be ruled out.

Keywords : Visual censuses, BRUVS , scuba diving effect , abundance.

1. Introducción

Los tiburones desempeñan un papel importante en la salud de las redes alimentarias estuarinas, costeras y oceánicas en todo el mundo (Torres *et al.*, 2014). Son considerados uno de los depredadores ápice más diversos y abundantes (Ferretti *et al.*, 2010; Heithaus *et al.*, 2008), ocupando algunas de las especies el nivel trófico más alto. Estos animales tienen la capacidad de estructurar las redes tróficas de manera directa, regulando la dinámica de sus presas mediante la depredación, o indirecta, al modificar el comportamiento de estas (Heithaus *et al.*, 2008). Sin embargo, debido a sus características ecológicas y biológicas como maduración y reproducción más lenta, con periodos de gestación largos (Castro, 1983), baja fecundidad, crecimiento lento (Smith *et al.*, 2008) y patrones migratorios complejos (Maguire *et al.*, 2006), las especies de tiburones son altamente susceptibles a presiones antropogénicas, como la destrucción del hábitat y la sobrepesca (Harry *et al.*, 2011).

A lo largo de los últimos 60 años, las capturas de tiburones por las flotas pesqueras industrial, artesanal y deportiva han aumentado en todo el mundo (Freire *et al.*, 2021; Lack & Sant, 2006). Por ende, se han convertido en un recurso vulnerable y algunas de sus poblaciones están disminuyendo notablemente (Rose, 1996), lo que los coloca como uno de los animales marinos más amenazados (Dulvy *et al.*, 2014). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), de las 176 especies de tiburones monitoreadas, el 27.3 % se encuentran casi amenazadas (NT), el 22.7 % vulnerables (VU), 6.3 % en peligro (EN) y 5.7 % en peligro crítico (CR) (Molina & Cooke, 2012).

No obstante, las acciones de conservación se han incrementado en varios países a través de medidas legislativas con el objetivo de combatir la sobreexplotación generalizada (Davidson *et al.*, 2016), prohibiendo su captura y venta, así como la comercialización de productos derivados de ellos (Sybersma, 2015) y fomentando el turismo de observación de tiburones como una alternativa sostenible a la pesca (Dobson, 2006). Actualmente, se considera que los beneficios obtenidos del buceo con tiburones lo hacen la principal actividad para su conservación (Ferretti *et al.*, 2010). Estas medidas han permitido tanto la recuperación de ecosistemas vulnerables, como de algunas especies, aunque también se han observado posibles efectos negativos en individuos y poblaciones de tiburones. Gallagher *et al.* (2015), realizaron un estudio donde reportan problemas como el acondicionamiento al aprovisionamiento, incidencia de enfermedades transmitidas por cebos, aumento del gasto de energía al perseguir la carnada en lugar de a sus presas, estrés fisiológico y posible aumento de incidentes entre humanos y tiburones.

Según la Organización Mundial del Turismo¹, el ecoturismo se define como las actividades que minimizan los impactos en el medio ambiente natural y cultural y apoyan el mantenimiento de áreas naturales, siendo este uno de los sectores que más se están desarrollando. Además, cabe mencionar que este tipo de actividades pueden ser beneficiosas, ya que generan grandes incentivos económicos, por ejemplo ingresos anuales de más de la mitad de los generados por las pesquerías nacionales (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2013). Tales ingresos pueden ser empleados para la conservación, gestión y protección de los hábitats o de las áreas marinas protegidas, así como de las especies que en ellas habitan (Gallagher & Hammerschlag, 2011).

Actualmente, existen en México al menos 11 sitios que se dedican a esta actividad (Figura 1). En el estudio realizado por Cisneros-Montemayor *et al.* (2020), estimaron que el ingreso bruto anual específicamente atribuido a la observación de tiburones es de al menos \$12.4 millones de dólares estadounidenses (USD). El costo de las actividades varía dentro del país, por ejemplo, en el mar Caribe mexicano la actividad de snorkel con el tiburón ballena *Rhincodon typus* tiene con un costo de \$160 USD por persona y el buceo en jaula con tiburón mako *Isurus paucus*, \$1,600/pers. En el noroeste del país, en Isla Guadalupe del lado occidental de la península de Baja California, el buceo en jaulas en barcos vida a bordo (*liveaboard*) con el tiburón blanco *Carcharodon carcharias* se cotiza en \$3,200- 5,000/pers.; mientras que en Isla Espíritu Santo, en la Bahía de La Paz, el buceo con el tiburón martillo *Sphyrna lewini* cuesta \$150/pers. Finalmente, la actividad de buceo en vida a bordo en el Parque Nacional Revillagigedo es de \$3,400/pers.

Sin embargo, es importante destacar que la mayoría de los sitios de observación de tiburones en México carecen de información sobre aspectos operativos, beneficios económicos locales o posibles efectos negativos (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2020).

De acuerdo con la UICN, de las 15 especies de tiburones empleadas en el turismo, el 50 % presentan una tendencia decreciente en sus poblaciones, mientras que para el 50 % restante la información al respecto es desconocida o deficiente. En general, el 60 % de estas especies están catalogadas como amenazadas (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2020). Por el contrario, solo los tiburones *C. carcharias*, *R. typus* y *Cethorinus maximus* (tiburón peregrino) se mencionan como totalmente protegidos en las normas mexicanas de vida silvestre (DOF, 2006, 2010). Para todas las especies existe una veda anual de pesca con una duración aproximada de tres meses en el Pacífico mexicano (DOF, 2012), donde se prohíbe la pesca comercial de cualquier especie de tiburón en este litoral. Sin embargo, solo dos de quince (13 %) de las especies de tiburones que son utilizadas en México para el ecoturismo están protegidas por la legislación nacional, mientras que el resto (87 %)

¹<https://www.e-unwto.org/doi/pdf/10.18111/9789284420858>

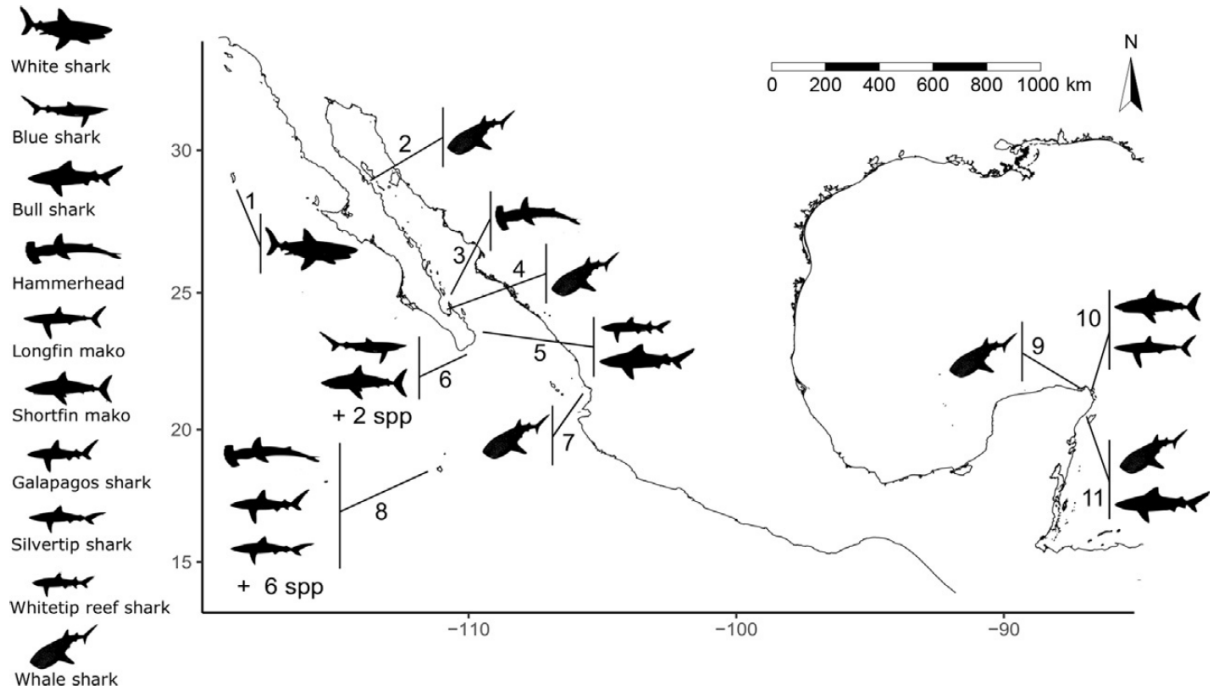


Figura 1. Sitios en México dedicados a la observación de tiburones, mostrando las especies clave para cada lugar. Obtenido de: [Cisneros-Montemayor et al. \(2020\)](#).

son especies comerciales que no tienen protección fuera de la veda anual establecida por NOM-029-PESC-2006 ([DOF, 2007](#)).

En el presente estudio nos centramos en analizar el efecto del buceo recreativo sobre los tiburones en el Parque Nacional Revillagigedo (PNR), considerada la reserva marina más grande de Norteamérica². Este archipiélago está constituido por cuatro islas volcánicas: Socorro, San Benedicto, Roca Partida y Clarión, abarcando un total de 148,000 km² ([CONANP, 2017](#)). Esta reserva, es de gran importancia ecológica y se considera un ecosistema crítico para la conservación de tiburones, rayas y quimeras ([DOF, 2018](#)), ya que contiene áreas de crianza de algunas especies como del tiburón punta plateada (*Carcharhinus albimarginatus*) ([Ketchum et al., 2020](#)), zonas de agregación de especies en peligro crítico de extinción como el tiburón martillo común (*Sphyrna lewini*) y otras amenazadas por la pesca como el tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*) ([Aldana-Moreno et al., 2020](#)). Además, la posibilidad de observar nueve especies de tiburones ([DOF, 2018](#)), durante los buceos, así como de otros elasmobranchios, principalmente la manta gigante (*Mobula birostris*), ha permitido el desarrollo de la industria del buceo dentro del parque ([Cisneros-Montemayor et al., 2020](#)), desde los años sesenta ([Baske, 2008](#)). Sin embargo, la investigación científica de las especies marinas vulnerables y el manejo de condriictios

²<https://climatechange.ucdavis.edu/climate/news/shark-park>

del archipiélago aún son escasas, lo que se deduce del bajo número de trabajos científicos relacionados con estas especies publicados a la fecha ([Aldana-Moreno *et al.*, 2020](#)).

2. Antecedentes

A pesar de que muchas poblaciones de tiburones se han visto drásticamente afectadas por la presión pesquera en todo el mundo, existen áreas remotas o bien protegidas, conocidas por su gran abundancia en tiburones, lo que las convierte en puntos clave para la industria del buceo y conservación (Salinas de León *et al.*, 2016). Por este mismo motivo, es importante realizar estudios relacionados con la abundancia, distribución y uso de hábitat de tiburones, con el objetivo de identificar áreas importantes, ya sean de reproducción, reclutamiento o alimentación (Speed *et al.*, 2011).

En cuanto a estudios en áreas marinas protegidas se tiene el trabajo realizado por Salinas de León *et al.* (2016) en las islas Darwin y Wolf, en el extremo norte de la Reserva Marina de las Galápagos (RMG), en Ecuador, quienes cuantificaron la abundancia de peces, especialmente de tiburones, mediante el uso de sistemas de estéreo video operado por buzos (DOVs, por sus siglas en inglés) y censos visuales submarinos (UCV). El estudio reveló la mayor biomasa de peces reportada en todo el mundo con valores de $17.5 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, de la cual el 75 % correspondió a depredadores tope.

White *et al.* (2015) examinaron los datos recolectados mediante buceo autónomo durante dos décadas en el Parque Nacional Isla del Coco (Costa Rica), donde mediante el uso de modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM) determinaron la abundancia relativa y la probabilidad de ocurrencia de doce especies de elasmobranquios. Reportando que el tiburón puntas blancas *Triaenodon obesus* y *S. lewini*, fueron las especies más afectadas en su abundancia relativa con una disminución del 77 % y 45 % respectivamente. Sin embargo, la probabilidad de ocurrencia de tiburones tigre (*Galeocerdo cuvier*), Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*), puntas negras (*Carcharhinus limbatus*) y ballena (*R. typus*) aumentó significativamente.

En el PNR, Cortés-Fuentes (2018) determinó la variación espacio-temporal de tiburones mediante censos visuales, registrando un total de nueve especies, siendo *T. obesus* y *S. lewini* las especies más abundantes con el 80 % de abundancia relativa. Además, analizó dicha variación a través de modelos aditivos generalizados, reportando diferencias significativas entre las islas que conforman el archipiélago, siendo Roca Partida la que presentó mayores abundancias, sin embargo, no se apreciaron diferencias significativas por temporada.

En la misma zona, Aburto-Oropeza *et al.* (2011) indicaron que la abundancia de tiburones determinada mediante estaciones de video remotas con carnada (BRUVS) es la mayor reportada hasta la fecha en Norteamérica, en comparación con otras áreas marinas protegidas a nivel global. Estos autores sugirieron que las islas del Parque Nacional Revi-

llagigedo pueden ser consideradas como áreas clave de crianza y reproducción, debido a la presencia de tiburones de distintos tamaños, así como de hembras preñadas y juveniles.

También se tiene el trabajo realizado por [Lara-Lizardi et al. \(2020\)](#), quienes determinaron los patrones de distribución y el uso del hábitat de las especies de tiburones en el archipiélago durante un periodo de 4 años. En ese trabajo se establecieron las asociaciones al hábitat mediante el uso BRUVS y se estimó la abundancia relativa en términos del número máximo de individuos por cuadro de imagen (MaxN). Los resultados arrojaron que la especie más abundante fue el tiburón puntas plateadas (*Carcharhinus albimarginatus*), seguido de tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*) y tiburón Galápagos (*C. galapagensis*), y finalmente *T. obesus*.

En cuanto al efecto del buceo sobre el comportamiento de los tiburones, un estudio realizado en las Islas Galápagos encontró que el tipo de reacción de los tiburones estuvo determinado por el comportamiento de los buzos, de su distancia respecto a los tiburones y, especialmente por su estrategia de observación. Las reacciones de los tiburones variaron dependiendo de las especies, reportando que el “acercamiento directo”, el “movimiento repentino”, la estrategia de observación de los buceadores “en movimiento” y las distancias inferiores a 4 m entre los tiburones y buceadores, causaron respuestas conductuales más fuertes ([Cubero-Pardo et al., 2011](#)). Por otro lado, se realizó una investigación en el Parque Nacional Cabo Pulmo, B.C.S. con el objetivo de estudiar y documentar el impacto de esta actividad sobre el tiburón toro (*Carcharhinus leucas*) ([Pasos Acuña, 2018](#)). Se observaron diferencias significativas en las interacciones cuando se empleaban estrategias con y sin protocolo, así como sin buzos en el agua. En las estrategias sin protocolo, los buceadores se encuentran dispersos en la columna de agua, mientras que, con protocolo, el método de observación consiste en efectuar buceos estáticos de fondo. Los resultados mostraron que el número de comportamientos en los tiburones era mayor cuando los buzos no presentaban protocolo de observación, sin embargo, con protocolo la mayoría de los tiburones no reaccionaban, sugiriendo que los buzos pueden causar cambios en el comportamiento de estos. Asimismo, observó una disminución en el tamaño de los grupos de tiburones a medida que aumentaba el número de buceadores presentes en el medio ([Pasos Acuña, 2018](#)). También se realizó un estudio de esta naturaleza en el PNR, donde se encontraron algunos efectos de los buceadores sobre el comportamiento de los tiburones ([Reyes-Bonilla et al., 2014](#)).

3. Hipótesis

El buceo recreativo puede modificar la abundancia de los tiburones, por lo tanto, se espera un mayor número de tiburones a menor presencia de buceadores en el Archipiélago de Revillagigedo.

4. Objetivos

Objetivo general

Determinar la abundancia de las especies de tiburones en el ambiente insular del Archipiélago de Revillagigedo mediante el uso de estaciones de video con cebo y censos visuales, así como analizar el efecto del buceo recreativo y el ambiente sobre la abundancia de tiburones.

Objetivos particulares

- Identificar a las especies de tiburones observadas mediante estaciones de video submarinas con carnada y censos visuales.
- Determinar las abundancias relativas de las especies identificadas y su relación con variables espaciales, temporales y ambientales.
- Evaluar el efecto del número de buceadores en el medio sobre la abundancia de tiburones.

5. Material y Métodos

5.1. Área de estudio

El Archipiélago de Revillagigedo, está constituido por un grupo de cuatro islas remotas de origen volcánico ([Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015](#)) que se encuentran en el Océano Pacífico Oriental, a 550 km al suroeste de Baja California Sur y a unos 700 km al oeste de Manzanillo, Colima, entre las coordenadas 17° 39' 19" N y 20° 00' 31" N; y 110° 04' 41" W y 115° 28' 17" W ([CONANP, 2004](#)). De este a oeste las islas son San Benedicto (554.4 km²), Socorro (913.4 km²), Roca Partida (455.8 km²) y Clarión (652.9 km²), abarcando una superficie total de 6,367.2 km², y corresponde a la porción más occidental del territorio insular mexicano (Fig. 2).

El Archipiélago de Revillagigedo fue declarado Área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biosfera en 1994 ([CONANP, 2004](#)). El 15 de julio del 2016 ingresó a la Lista del Patrimonio Mundial de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO), y se convirtió en el Parque Nacional Revillagigedo (PNR) en noviembre de 2017.

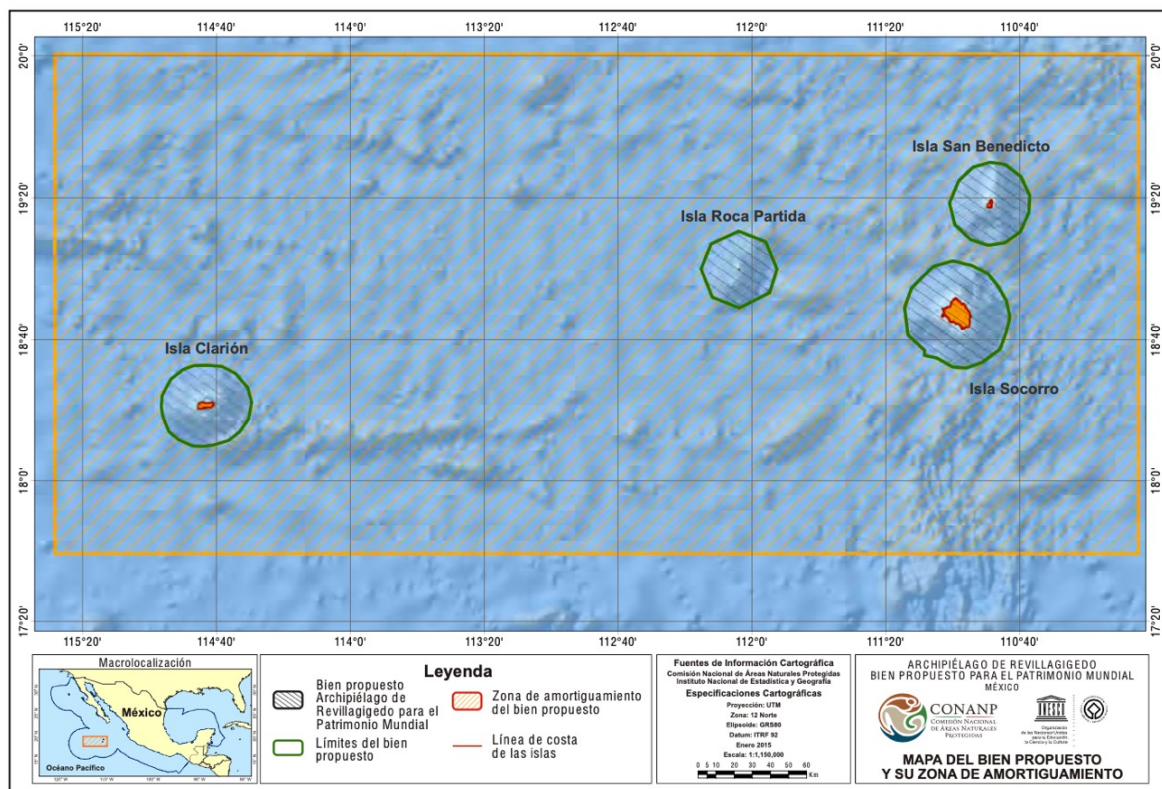


Figura 2. Mapa del Parque Nacional de Revillagigedo. Obtenido de [Aguirre-Muñoz *et al.* \(2015\)](#).

5.2. Variables ambientales

Para caracterizar el ambiente del área de estudio, se hizo uso de la plataforma *Copernicus Marine Environment Service* (CMEMS³) de la Agencia Espacial Europea, de donde se descargaron las variables oceánicas descritas abajo, mismas que fueron procesadas con ayuda del paquete **satin** (Villalobos & González-Rodríguez, 2022) en el entorno de R (v4.2.1 R Core Team, 2022).

Velocidades de corrientes ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$). Se obtuvieron valores diarios de las componentes zonales y meridionales de las corrientes con una resolución espacial de 9.2 km para los días en los que se llevaron a cabo los muestreos. Se descargaron valores superficiales y a 20 m de profundidad con el objetivo de lograr la mejor correlación con los puntos de buceo. A partir de ambas componentes se calculó la velocidad y dirección de las corrientes, mismas que fueron combinadas en una misma variable multiplicando el coseno de la dirección por la velocidad. De esta forma, los valores negativos de las corrientes corresponden a direcciones entre $90\text{-}270^\circ$, es decir, dirección sur, mientras que los valores positivos corresponden a direcciones norte de $0\text{-}90^\circ$ y de $270\text{-}360^\circ$.

Concentración de clorofila a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Se obtuvieron valores diarios de clorofila superficial para las fechas de los muestreos con una resolución espacial de 4.6 km. De igual manera, se descargaron datos mensuales de productividad primaria neta ($\text{mg C}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}^{-1}$) con la misma resolución espacial.

Finalmente, se descargaron datos de temperatura ($^\circ\text{C}$) de alta resolución espacial (1 km) del portal *Group for High Resolution Sea Surface Temperature* (GHRSSST, por sus siglas en inglés) para cada día de muestreo.

Con excepción de la productividad primaria, que presentó una correlación alta con la concentración de clorofila y que por lo tanto fue descartada, se construyeron gráficos de la variabilidad estacional en tres localidades (Tab. 1) de la zona de estudio y se utilizaron en los modelos que se describen más adelante.

5.3. Trabajo de campo

5.3.1. Censos mediante BRUVS

Los datos de estaciones de video submarinas con carnada utilizados en este trabajo fueron proporcionados por la organización Pelagios Kakunjá y comprenden información recolectada durante los años 2014–2017.

Las BRUVS están conformadas por un marco de aluminio de forma triangular, en las que se instaló en el punto medio una cámara submarina (GOPRO Hero 3+). Frente a

³<https://resources.marine.copernicus.eu/products>

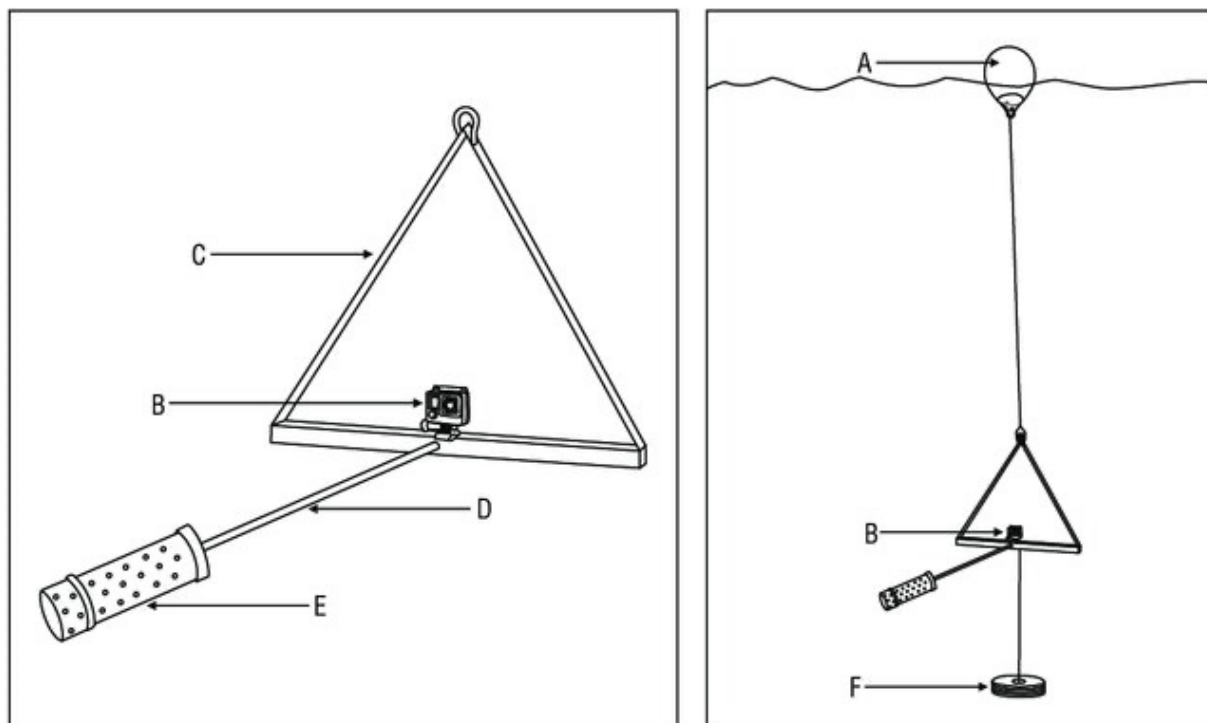


Figura 3. Esquema de las estaciones de cámara submarinas con carnada (BRUVS) bentónicas. A: boya de flotabilidad, B: cámara GoPro, C: marco de aluminio, D: brazo de cebo desmontable, E: contenedor para la carnada, F: plomo de sujeción al fondo. Tomado de [Tholan *et al.* \(2020\)](#).

la cámara se encuentra un brazo desmontable en cuyo extremo presenta un cilindro de plástico donde se coloca la carnada (0.3 kg de peces grasos triturados). También en la base se coloca un plomo mediante una cuerda de polipropileno de 8 mm que proporciona estabilidad a la estructura (Fig. 3).

Las BRUVS fueron colocadas en los puntos de mayor presencia de tiburones, en las tres islas más cercanas al continente (Roca Partida, San Benedicto y Socorro), a una profundidad entre los 12 y 25 metros y a 1 m sobre el fondo. Durante cada despliegue se realizaron grabaciones de 90 minutos ([Lara-Lizardi *et al.*, 2020](#)).

Una vez que se recuperan las grabaciones, se procede a identificar las especies de tiburones presentes (nivel taxonómico más bajo posible) y su abundancia. Las abundancias relativas obtenidas mediante el uso de BRUVS se expresan en términos del número máximo de individuos de una especie determinada contados en un solo cuadro de imagen (MaxN). Esta es una de las métricas más aceptadas para contar peces mediante estos dispositivos, ya que considera los recuentos del mismo individuo y está diseñada para eliminar el doble conteo y la sobreestimación de la abundancia ([Whitmarsh *et al.*, 2017](#)).

5.3.2. Censos visuales (UVC)

Los datos de censos visuales utilizados en este trabajo fueron proporcionados por ECO (Ecosistemas y Conservación), quienes siguieron los métodos descritos por [Cortés-Fuentes \(2018\)](#) y que se resumen a continuación.

Los UVC se realizaron mediante buceo autónomo durante las temporadas de buceo (noviembre a junio) del año 2015 hasta el 2019. Las inmersiones fueron realizadas entre los 20-30 m de profundidad en trece sitios que presentan mayor actividad de buceo alrededor de las tres islas mencionadas antes. Sin embargo, para el análisis se seleccionaron las siguientes localidades: Boiler y El Cañón en Isla San Benedicto; Cabo Pearce en Socorro; y Roca Partida (Tab. 1).

Tabla 1. Coordenadas geográficas de los cuatro sitios de buceo seleccionados en las Islas San Benedicto, Socorro y Roca Partida dentro del Parque Nacional Revillagigedo.

Isla	Sitio de buceo	Latitud	Longitud
San Benedicto	El Cañón	19° 17.7'	-110° 48.0'
	El Boiler	19° 19.2'	-110° 48.6'
Roca Partida	Roca Partida	18° 59.2'	-112° 03.9'
Socorro	Cabo Pearce	18° 46.2'	-111° 03.5'

El método de observación y recolecta de datos consiste en un buceo de aproximadamente 40 minutos, en el cual se registra el número de individuos de cada especie que atraviesa el área de visión del buzo. El registro de estos animales se realizó de dos maneras, para los grupos de gran tamaño, como por ejemplo cardúmenes de tiburón martillo común, se realizaron aproximaciones en el número, en cambio, para los de menor tamaño los conteos fueron exactos.

Por otro lado, para la temporada de buceo 2014 se cuenta con una base de datos recopilada por la organización Pelagios Kakunjá, en la que para cada inmersión se registraron los números de individuos de cada especie, de buzos y de barcos presentes.

5.4. Análisis estadísticos

Los datos recolectados por las BRUVS se organizaron en una base de datos estructurada en tablas donde se registró la fecha, ubicación (latitud, longitud), profundidad (m) y tiempo de remojó (horas).

De igual manera, los datos de censos visuales submarinos de las temporadas de buceo 2015-2019 se organizaron por fecha, sitio de buceo, número de inmersiones por punto de buceo, especies presentes y por el total de individuos observados. Todos los análisis

estadísticos se realizaron con ayuda de funciones y paquetes en el lenguaje de programación R citado previamente.

5.4.1. Abundancia relativa de las especies de tiburón

La abundancia de tiburones de cada especie observada en los censos visuales (UCV) se estandarizó dividiendo el número total de individuos observados de una especie (a) entre el número de buceos (n) realizados en el año (i) y el mes (j) en el sitio de buceo (z), quedando expresada como abundancia relativa (A_{ijz}), es decir el número de individuos por buceo durante el i -ésimo año del j -ésimo mes en el z -ésimo sitio:

$$A_{ijz} = \frac{\sum a_{ijz}}{\sum n_{ijz}}$$

Adicionalmente, los cocientes obtenidos se dividieron entre el gran total para todas las especies y se multiplicaron por 100 con el fin de lograr una representación gráfica comparable para todas las especies y sitios de buceo. Es decir, se obtuvo el porcentaje de tiburones de una especie, por sitio, mes y año, siendo la suma total de ellas el 100 %. De esta manera es posible saber cuál de todas las especies es la más abundante, en qué sitio y mes de muestreo. Por otro lado, se calculó el esfuerzo de muestreo de los censos visuales sumando el número de buceos realizados en cada localidad, por mes y año. Esto con la finalidad de identificar los sitios de buceo más visitados entre los cuatro considerados.

5.4.2. Relación de la abundancia de tiburones entre el año y el sitio de buceo.

Para determinar si existen diferencias significativas en la abundancia relativa de las especies de tiburones más abundantes con respecto al sitio de buceo y el año de muestreo se implementaron tablas de contingencia. Este análisis consiste en evaluar si dos variables categóricas o factoriales son independientes o no. Para ello, es necesario determinar el número de observaciones (frecuencias) para cada combinación de los niveles de los dos factores, estimar las frecuencias esperadas bajo la hipótesis nula (H_0) de independencia entre las dos variables, es decir que no existen diferencias significativas en la abundancia relativa de los tiburones respecto al sitio y el año. Dicha hipótesis de independencia se prueba mediante el estadístico χ^2 de Pearson. Cuando las frecuencias esperadas difieren significativamente de las observadas, se rechaza H_0 .

Para determinar el valor de χ^2 se calculan las frecuencias esperadas (E_i) para cada combinación sitio-año (i) a partir del producto de los totales marginales de las frecuencias observadas, O_i , (suma de las filas por la suma de las columnas) divididos entre el gran total de la tabla. Finalmente, la χ^2 de Pearson se obtiene sumando los cocientes de las

diferencias cuadráticas de las frecuencias observadas menos las esperadas divididas entre las frecuencias esperadas, para todas las celdas de la tabla.

$$\chi_p^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$$

donde n es el número de celdas que se determina multiplicando el número de filas por el de columnas. Este estadístico se evalúa como una χ^2 con $v = (r - 1)(c - 1)$ grados de libertad, donde r es el número de renglones de la tabla y c el de columnas. Si $p < 0.05$, se rechaza la hipótesis de independencia H_0 .

A continuación, para saber que celda o celdas de la tabla contribuyeron de manera significativa a la χ_p^2 de Pearson, es decir que presentaron mayores diferencias, se procede a calcular los valores de sus componentes, que representan las diferencias entre los valores observados y los esperados.

$$comp. \chi_p^2 = \frac{(O - E)}{\sqrt{E}}$$

El valor crítico contra el cual se deben comparar los valores de cada celda viene dado por:

$$\chi_p^2 \text{ crit.} = \frac{\sqrt{\chi_{x,v}^2}}{no. \text{ celdas}}$$

Esta prueba se realiza para las celdas donde $E_i > 5$. En el caso de que el valor absoluto de $comp. \chi_p^2$ en una celda sea superior al valor crítico ($\chi_p^2 \text{ crit.}$), la frecuencia observada difiere significativamente de la frecuencia esperada. Las diferencias negativas se interpretan como “evitamiento”, mientras que las positivas como “preferencia” ([Legendre & Legendre, 1998](#)).

5.4.3. Relación de la abundancia de tiburones con el ambiente

Se utilizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM, por sus siglas en inglés; [Hastie & Tibshirani, 1990](#)) con el objetivo de estudiar la variación en la abundancia de las especies de tiburones respecto a las variables ambientales. Los GAM son una extensión del Modelo Lineal Generalizado (GLM; [McCullagh & Nelder, 1989](#)), que incorpora la no linealidad y la regresión no paramétrica. El modelo está constituido por la suma de funciones de suavizado (*smoothers*) de las variables predictoras, que pueden ser continuas o categóricas. Al utilizar las funciones de suavizado es posible explorar tanto relaciones lineales como no lineales entre las variables predictoras y la variable respuesta ([Carlin et al., 2006](#)).

En términos generales, los GAM se expresan de la siguiente manera:

$$g(u_i) = \alpha + \sum_{j=1}^p f_j(x_i)$$

donde: g es una función de enlace, u_i es el valor esperado para la variable respuesta, α el intercepto, f_j las funciones de suavizado y x_i las variables predictoras.

Este tipo de modelos permiten usar diferentes distribuciones estadísticas, lo que depende de la naturaleza de la variable de respuesta. Las opciones comunes son las distribuciones gaussianas, de Poisson, binomial negativa, de Bernoulli, binomial, gamma y gaussiana inversa (Zuur *et al.*, 2009).

En este trabajo se tomó como variable de respuesta a la abundancia relativa calculada previamente para los censos visuales y como variables predictoras a las variables ambientales (temperatura, clorofila a y velocidad de corrientes), temporales (mes y año de muestreo) y espaciales (sitios de buceo). Además, como paso previo a la construcción de los modelos, se realizaron matrices de correlación de Pearson con el objetivo de detectar colinealidad entre las variables predictoras y evitar su inclusión en los modelos.

Al ajustar los primeros modelos se detectó sobre-dispersión, debido en parte a la presencia de una gran cantidad de ceros en la variable de respuesta, por ello se optó por usar la función de distribución binomial negativa con función de enlace logarítmica.

A pesar de haber realizado distintos modelos con el fin de responder los objetivos planteados en este trabajo, únicamente se muestran los modelos que presentaron mejor ajuste, teniendo en cuenta además el parámetro de dispersión, los residuales ajustados y la devianza explicada. Los GAM se construyeron utilizando las funciones del paquete de R **mgcv** versión 1.8-17 (Wood, 2017).

Para calcular la importancia relativa de las variables predictoras en cada modelo, se siguieron las recomendaciones de Aldrin & Haff (2005). Para ello, se comienza obteniendo la variación no explicada por el modelo ($\hat{\sigma}^2$), que es la suma de los residuales al cuadrado del modelo final, dividido entre n , que es el número de observaciones

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (z_t - \hat{z}_t)^2$$

donde $z_t = \log(y_t)$, es la respuesta observada en escala logarítmica y $\hat{z}_t$ la respuesta predicha por el modelo.

A continuación, se ajusta una serie de modelos dejando fuera a una de las variables predictoras a la vez y calculando nuevamente la variación no explicada, en este caso, cuando la i -ésima variable predictora es ignorada ($\hat{\sigma}_{(-i)}^2$).

$$\hat{\sigma}_{(-i)}^2 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (z_t - \hat{z}_{t,(-i)})^2$$

La variación de $\hat{\sigma}_{(-i)}^2$ va a ser mayor que $\hat{\sigma}^2$, y la diferencia entre ambas se interpreta como la variación explicada por la variable predictora i . Al expresarla en términos de porcentaje, corresponde a la importancia relativa de la variable:

$$100 \frac{\hat{\sigma}_{(-i)}^2 - \hat{\sigma}^2}{\sum_{i=1}^p \hat{\sigma}_{-i}^2 - p\hat{\sigma}^2}$$

donde p corresponde al número de variables predictoras en el modelo.

5.4.4. Efecto del número de buceadores en la abundancia de tiburones

De igual modo, se construyeron GAM con el objetivo de estudiar como varía la abundancia de los tiburones en relación con el número de buzos presentes en el medio. Para ello, se usaron los datos de conteos realizados durante la temporada del 2014. En estos modelos la variable de respuesta corresponde con el número de tiburones presentes, mientras que el sitio, el número de buzos y la hora del buceo fueron las variables predictoras. En este caso se empleó la distribución binomial negativa con función de enlace logarítmica.

6. Resultados

6.1. Caracterización del ambiente

En la Figura 4 se presentan los ciclos anuales (2015-2019) de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), concentración de clorofila ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y velocidad de corrientes ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) en las tres islas.

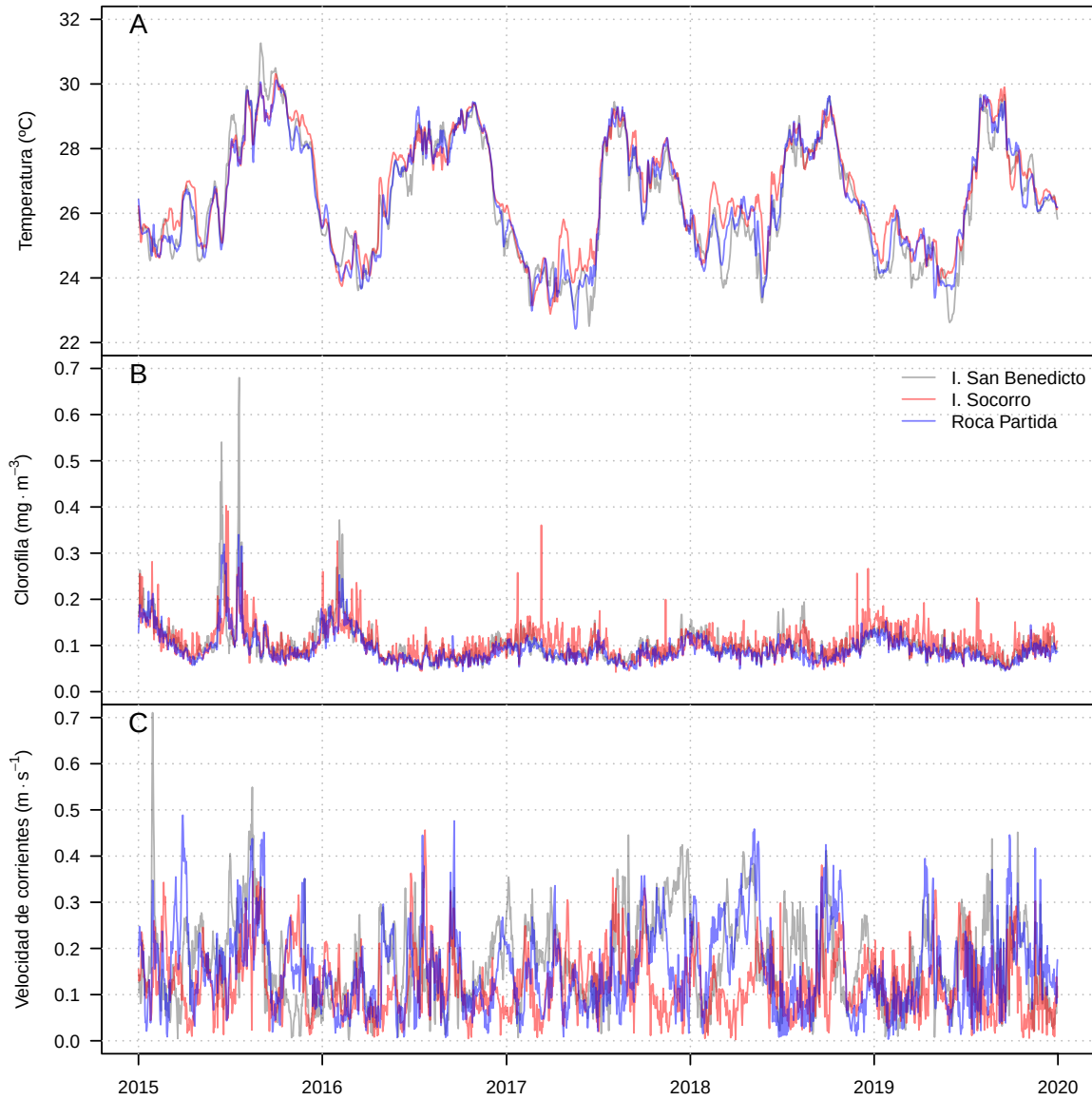


Figura 4. Ciclos anuales durante el periodo 2015-2019 de (A) temperatura, (B) concentración de clorofila y (C) velocidad de corrientes en Isla San Benedicto, Socorro y Roca Partida.

En el caso de las temperaturas, se aprecia una clara variabilidad estacional, con valores

entre 24 y 26 °C durante los primeros cinco meses del año, para posteriormente aumentar a entre 28 y 30 °C aproximadamente. Este comportamiento es muy similar para las tres islas a lo largo de todo el periodo de muestreo. Para los años 2017 y 2019, las temperaturas fueron más bajas, llegando casi hasta los 22 °C. Sin embargo, durante el periodo cálido las temperaturas más altas se registraron en el 2015 para Isla San Benedicto, con valores de temperatura mayores a los 30 °C (Fig. 4A).

La concentración de clorofila no presenta un ciclo estacional evidente, sin embargo, el comportamiento es similar para todas las islas, con la mayoría de los valores entre 0.1-0.2 mg·m⁻³. En términos generales, en Isla Socorro se presentaron valores ligeramente más altos y variables en comparación con San Benedicto y Roca Partida. No obstante, a mediados del primer año se presentaron los valores más altos hasta casi 0.7 mg·m⁻³ en San Benedicto, mientras que en Socorro llegó a 0.4 mg·m⁻³ y poco más de 0.3 en Roca Partida. A principios de 2016 se observan nuevamente valores más altos al promedio, entre 0.3 y 0.4 mg·m⁻³ en Isla Socorro y San Benedicto (Fig. 4B).

En cuanto a la velocidad de corrientes tampoco se distinguen ciclos estacionales. La mayoría de los valores rondan entre 0.1 – 0.5 m·s⁻¹ para las tres islas. Los valores más altos se registraron en el 2015 a principios de año en Isla San Benedicto con velocidades de 0.7 m·s⁻¹ (Fig. 4C).

6.2. Abundancia relativa mediante BRUVS

Se registraron un total de seis especies de tiburones pertenecientes a dos familias, Carcharhinidae (n=5) y Sphyrnidae (n=1). Dentro de la primera se tiene al tiburón Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*), tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*), tiburón sedoso (*C. falciformis*), tiburón puntas negras (*C. limbatus*) y tiburón tigre (*G. cuvier*), mientras que el tiburón martillo (*S. lewini*) representó a la familia Sphyrnidae. En relación con los sitios, en el Cañón y el Boiler se registraron un total de cinco especies de tiburones, mientras que en Roca Partida y Cabo Pearce se observaron tres especies. En la Figura 5 se muestran ejemplos de algunas especies observadas mediante BRUVS.

El tiburón sedoso (*C. falciformis*) y el tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*) fueron las especies más abundantes en el Cañón, en San Benedicto, seguidas del tiburón Galápagos (*C. galapagensis*) en Roca Partida. Las especies menos abundantes fueron el tiburón puntas negras (*C. limbatus*), el tiburón tigre (*G. cuvier*) y el tiburón martillo (*S. lewini*) (Fig. 6).

El tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*), fue la especie más abundante en el Cañón con 17 individuos por cuadro de imagen en 2016, seguido de Roca Partida con un total de 10 individuos en 2015. El resto de los registros estuvo entre 1 y 3 individuos, salvo

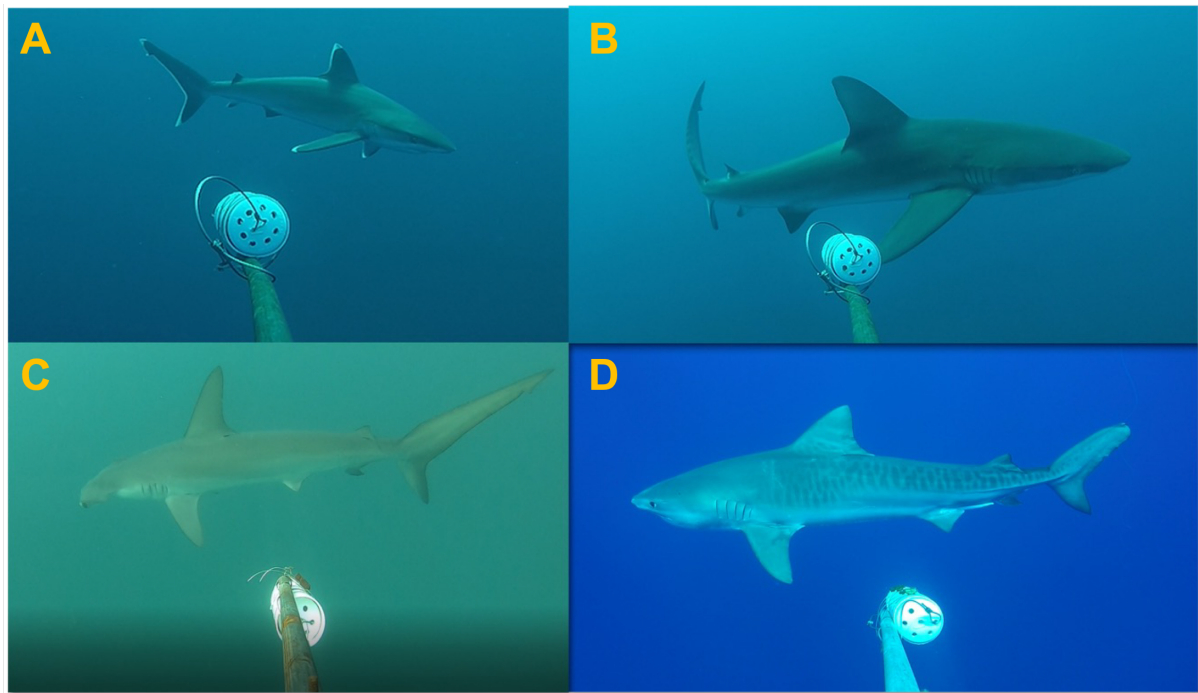


Figura 5. Algunas de las especies de tiburones registradas en las estaciones de video submarinas con carnada (BRUVS). A: tiburón puntas plateadas (*Carcharhinus albimarginatus*); B: Tiburón Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*); C: Tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) y D: tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*).

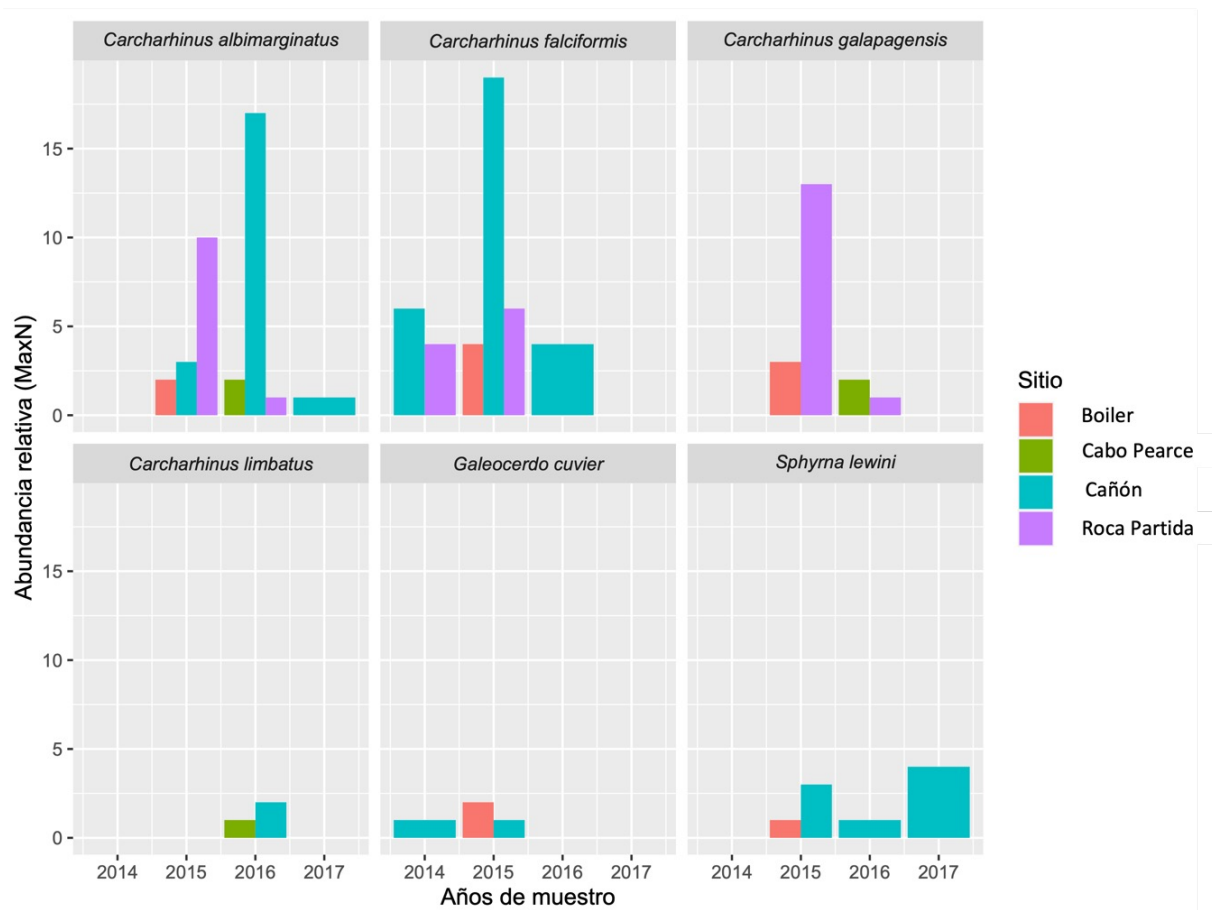


Figura 6. Abundancia relativa por año (MaxN) de las seis especies de tiburones registradas en las estaciones de video submarinas con carnada (BRUVS) desplegadas en cuatro sitios del Parque Nacional Revillagigedo.

en 2014 en que no hubo registros de esta especie. El tiburón sedoso (*C. falciformis*), fue la especie más abundante observada mediante BRUVS, presentando un máximo para el 2015 en el Cañón. El resto de las observaciones para esta especie estuvieron alrededor de 4-6 individuos por cuadro de imagen. El tiburón sedoso se pudo observar en todos los años de muestreo excepto durante el 2017. El tiburón Galápagos (*C. galapagensis*) fue la tercera especie más abundante, con 13 individuos observados en Roca Partida durante el 2015. En este mismo año en el Boiler únicamente se observaron 3 individuos, mientras que en 2016 se registraron 2 y 1 individuo en Cabo Pearce y Roca Partida, respectivamente. En cuanto a las especies menos abundantes, el tiburón puntas negras (*C. limbatus*) únicamente se observó durante 2016 en dos localidades: el Cañón con dos individuos y Cabo Pearce con un individuo. El tiburón tigre (*G. cuvier*) también se registró únicamente en dos años de muestreo. En el Cañón durante 2014 y 2015, con un registro y en el Boiler con dos individuos en 2015. Finalmente, el tiburón martillo (*S. lewini*) se registró en todos los años de muestreo excepto en 2014. Los registros se dieron en los dos puntos de buceo de Isla San Benedicto, el Boiler con un individuo en 2015 y el Cañón con un máximo de 4 individuos por cuadro de imagen en 2017 (Fig. 6).

6.3. Censos visuales (UVC)

6.3.1. Esfuerzo de muestreo

En total se realizaron 2427 buceos durante el periodo de 2015-2019 en los cuatro sitios más visitados por los turistas dentro del parque, alrededor de las Islas San Benedicto, Socorro y Roca Partida (Tab. 2). Los sitios, denominados puntos clave o *hot spots* son Roca Partida, Boiler, El Cañón y Cabo Pearce.

Tabla 2. Número de buceos donde se realizaron censos visuales agregados por año en los sitios más visitados del Parque Nacional Revillagigedo.

Isla	Sitio	2015	2016	2017	2018	2019	Total
San Benedicto	El Boiler	76	108	133	200	21	538
	El Cañón	23	73	184	99	47	426
Socorro	Cabo Pearce	66	129	152	103	22	472
Roca Partida	Roca Partida	111	226	388	234	32	991
Total		276	536	857	636	122	2427

Roca Partida fue el lugar más visitado durante el periodo de estudio con un total de 991 buceos, seguido del Boiler con 538 buceos. Cabo Parce y El Cañón presentaron un esfuerzo de muestreo similar con 472 y 426 buceos respectivamente. En cuanto a los años,

en 2017 se realizaron más censos dentro del parque, con un total 857, seguido del 2018 con 636 censos y 2016 con 536. El año con menor esfuerzo fue el 2019, con únicamente 122 censos (Tab. 2).

En la Figura 7 se muestra el esfuerzo de muestreo relativo por mes, año y sitio. Durante los meses de julio a octubre no se recolectaron datos debido a que durante la temporada de huracanes el parque permanece cerrado a los turistas.

Como ya se ha mencionado anteriormente, Roca Partida fue el lugar más muestreado en comparación al resto de los lugares, siendo los meses de junio ($n = 82$ buceos), noviembre ($n = 88$ buceos) y diciembre ($n = 92$ buceos) de 2017 cuando más censos se realizaron. También destacan los meses de junio y diciembre de 2016 con un total de 63 y 70 buceos, respectivamente. El segundo sitio de buceo con mayor esfuerzo corresponde al Boiler, ubicado en Isla San Benedicto. El 2018 los censos mensuales estuvieron en torno a los 20-40 buceos para todos los meses, excepto para enero cuando únicamente se realizaron 10 buceos. En 2017, los meses de junio, noviembre y diciembre fueron los meses de mayor esfuerzo.

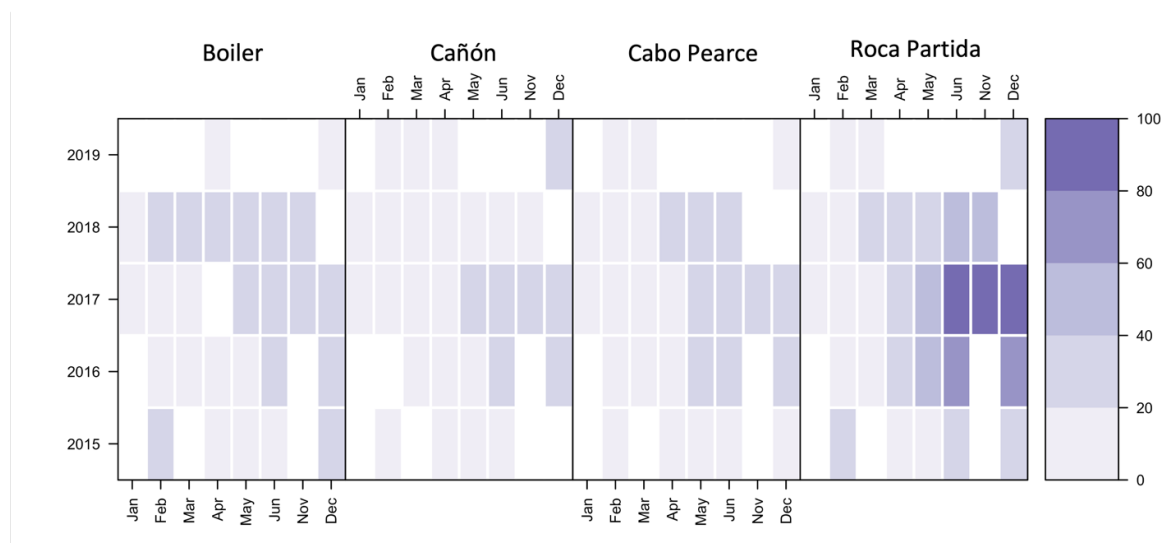


Figura 7. Esfuerzo de muestreo relativo (%) realizado por mes y año en los sitios más visitados del Parque Nacional Revillagigedo. Los recuadros en color blanco corresponden con los meses donde no se llevó a cabo ningún buceo.

El mayor esfuerzo de muestreo en Cabo Pearce, en Isla Socorro, se registró en el 2017, con un total de 8 meses de muestreo, seguido del 2016 y 2018, con 6 meses. En general, los meses de enero a abril presentaron una media menor a 20 buceos, mientras que de mayo a diciembre el esfuerzo aumentó para el 2016 y 2017 rondando los 20-40 buceos. Finalmente, el Cañón en Isla San Benedicto, fue el lugar menos muestreado. El 2015 y 2019 fueron los años de menor esfuerzo, únicamente se realizaron censos en 4 meses, seguido del 2016 con

5 meses de muestreo. Todos los años presentaron un total de buceos mensual muy similar en torno a los 0-20, excepto los meses de mayo (n= 25), junio (n=36), noviembre (n= 38) y diciembre (n= 39) de 2017. Para todos los sitios, el año menos muestreado fue el 2019 (Fig. 7).

6.3.2. Abundancia relativa (UCV)

En total se registraron nueve especies de tiburones pertenecientes a tres familias: Carcharhinidae (n=6), Sphyrnidae (n=1) y Rhincodontidae (n=1) (Tab. 3), siendo las más abundantes el tiburón puntas blancas de arrecife (*Triaenodon obesus*), tiburón galápagos (*C. galapagensis*), tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*), tiburón sedoso (*C. falciformis*) y el tiburón martillo (*S. lewini*).

Tabla 3. Especies de tiburones registradas en los censos visuales dentro del Parque Nacional de Revillagigedo durante el periodo de 2015-2019. El * denota las especies más abundantes.

Familia	Especie	Nombre común
Carcharhinidae	<i>Triaenodon obesus</i> *	Tiburón puntas blancas de arrecife
	<i>Carcharhinus galapagensis</i> *	Tiburón galápagos
	<i>Carcharhinus albimarginatus</i> *	Tiburón puntas plateadas
	<i>Carcharhinus falciformis</i> *	Tiburón sedoso
	<i>Galeocerdo cuvier</i>	Tiburón tigre
	<i>Carcharhinus limbatus</i>	Tiburón puntas negras
	<i>Carcharhinus obscurus</i>	Tiburón oscuro
Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i> *	Tiburón martillo
Rhincodontidae	<i>Rhincodon typus</i>	Tiburón ballena

La abundancia relativa de las especies más abundantes se presenta en la Figura 8. Los resultados muestran que la especie más abundante en todos los sitios de buceo es el tiburón puntas blancas de arrecife (*T. obesus*). Los porcentajes más altos se registraron en Roca Partida para todos los meses y todos los años de muestreo, con un máximo de 141 ind./buceo y 10 % en la abundancia relativa para enero del 2018. Esta especie mostró un número de individuos por buceo muy similar en el resto de las localidades, con predominancia de abundancias relativas en torno a 0.5 %, correspondiente a un total de 1 a 7 individuos por buceo.

El tiburón martillo (*S. lewini*) fue la segunda especie más abundante dentro del parque, presentando sus valores más altos también en Roca Partida, con un máximo de 42 ind./buceo (3 %) en enero del 2018, seguido de Cabo Pearce con 18 ind./buceo (1.28 %) en febrero del 2018 y Cañón con 6 ind./buceo (0.48 %) para febrero del 2017. Se puede apreciar que casi no hubo registros de esta especie en el Boiler y Cabo Pearce.



Figura 8. Abundancia relativa, como porcentaje del total, de las cinco especies de tiburones más abundantes en los UVC por mes, año y sitio durante el periodo 2015-2019. Los recuadros en blanco corresponden a meses que no fueron muestreados, mientras que los grises representan cero individuos observados.

Los registros para el tiburón sedoso (*C. falciformis*) fueron muy bajos en todas las localidades y los meses de muestreo. Los censos en los que se pudo observar esta especie son relativamente pocos. Las mayores abundancias se registraron en Roca Partida seguido del Cañón. Los lugares con menos registros para esta especie fueron Cabo Pearce y el Boiler, donde únicamente se observaron en 7 y 3 censos, respectivamente.

El tiburón puntas plateadas (*C. albigmarginatus*) también presentó un mayor registro en Roca Partida y en el Cañón. Los máximos para esta especie se observaron en el Cañón para los meses de marzo y diciembre del 2019, con un total de 8 y 9 ind./buceo respectivamente. Sin embargo, casi no hubo registros de esta especie en el Boiler para todos los años de muestreo, pues únicamente se observaron en dos censos. Ocurre algo similar en Cabo Pearce, del total de censos realizados para esta localidad solo se observó en 6.

Finalmente, para el tiburón Galápagos (*C. galapagensis*), su mayor abundancia relativa se registró en Roca Partida para todos los años de muestreo, con un máximo en enero del 2018 (38 ind./buceo) y en marzo del 2016 con 18 ind./buceo. El resto de las localidades presentaron registros bajos, con valores de porcentaje menores al 0.5 % (Fig. 8).

6.3.3. Relación de la abundancia de tiburones entre el año y el sitio de buceo

En la Tabla 4 se muestran los resultados de las pruebas de independencia entre el año y el sitio para las tres especies más abundantes. En todos los casos se rechazó la hipótesis de independencia entre ambas variables al resultar que el valor del estadístico χ^2 fue mayor que el valor crítico ($\chi_p^2 \text{crit} = 21.02$) y los valores de p asociados resultaron muy bajos. Esto implica que las tres especies no se distribuyeron de manera homogénea entre los sitios ni en los años de estudio.

Tabla 4. Pruebas de independencia entre el año y el sitio de la abundancia relativa de tres especies de tiburones. Además de la χ^2 de Pearson, se presenta el valor asociado de p .

Análisis	χ^2 Pearson	p
<i>Triaenodon obesus</i>	58.86	3.08×10^{-8}
<i>Sphyrna lewini</i>	58.86	3.62×10^{-8}
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	44.97	1.03×10^{-5}

A continuación, se muestran las gráficas de mosaico, que son una representación visual de las tablas de contingencia para las 3 especies más abundantes en los censos visuales. El tiburón puntas blancas (*T. obesus*) presenta valores residuales positivos para el Boiler (2015), el Cañón (2018) y Roca Partida (2019), es decir, para dichas localidades y año de muestreo se observaron más individuos de esta especie de lo que se esperaría bajo la hipótesis de independencia. Esto puede ser interpretado como relaciones de preferencia. Por otro lado, en el Boiler (2018), Cabo Pearce (2015) y el Cañón (2019), se obtuvieron residuales negativos, denotando menos individuos de lo esperado, es decir, una posible relación de evitamiento (Fig. 9).

El tiburón martillo (*S. lewini*) muestra valores residuales positivos para el Boiler (2018, 2019), Cabo Pearce (2015) y Roca Partida (2016), denotando más individuos de lo esperado. Sin embargo, ocurre lo contrario para el Boiler (2015), Cabo Pearce (2018) y Roca Partida (2019) que presentan valores residuales negativos.

Finalmente, el tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*), presenta residuales positivos para el año 2015 en dos puntos de muestreo, el Boiler y Roca Partida. Sin embargo, en el Cañón para ese mismo año de muestreo se observaron menos individuos de lo esperado

(Fig. 9).

Los valores de las frecuencias observadas (O), esperadas (E) y componentes de χ^2 de Pearson para cada celda de las tres tablas se presentan en el Apéndice A.

6.3.4. Efecto del ambiente en la abundancia relativa

Previo a la construcción de los GAM se revisaron las correlaciones entre las variables ambientales, descartando la productividad primaria que se encontró altamente correlacionada con la clorofila. Con base en las correlaciones de Pearson presentadas en la Tabla 5, se decidió trabajar únicamente con los valores en la superficie del mar de las corrientes, clorofila y temperatura.

Tabla 5. Matriz de correlación de Pearson entre las abundancias de cinco especies de tiburón y las variables predictoras. *C. gal* = *Carcharhinus galapagensis* (tiburón Galápagos). *S. lew* = *Sphyrna lewini* (tiburón martillo). *T. obe* = *Triaenodon obesus* (tiburón puntas blancas de arrecife). *C. alb* = *Carcharhinus albimarginatus* (tiburón puntas plateadas). Chlp = Clorofila. PP= Productividad primaria. Temp = Temperatura. Co = Velocidad de corrientes.

	<i>C. gal</i>	<i>S. lew</i>	<i>T. obe</i>	<i>C. alb</i>	<i>C. fal</i>	Chlp	PP	Temp.
<i>S. lew</i>	0.788	-						
<i>T. obe</i>	0.848	0.636	-					
<i>C. alb</i>	0.283	0.271	0.283	-				
<i>C. fal</i>	0.269	0.293	0.313	0.325	-			
Chlp	0.007	0.114	-0.021	-0.020	-0.033	-		
PP	-0.044	0.064	-0.110	-0.101	-0.033	0.777	-	
Temp	-0.063	-0.022	-0.121	-0.024	-0.135	-0.270	-0.322	-
Co	0.069	0.055	0.202	0.168	0.001	0.094	-0.018	-0.180

Para cumplir con el objetivo de ver cómo afectan las variables ambientales a la abundancia de los tiburones, se ajustaron distintos GAM. Entre ellos, se evaluó de manera individual cada especie de tiburón, sin embargo, solamente en el caso de *T. obesus* se logró ajustar un modelo, dado el exceso de ceros presentes en las demás especies. Como alternativa, se ajustaron otros dos modelos, en uno considerando la abundancia conjunta de las cinco especies mostradas en la Figura 8 (*T. obesus*, *S. lewini*, *C. falciformis*, *C. albimarginatus* y *C. galapagensis*), mientras que un tercer modelo incluyó la abundancia de las nueve especies registradas en los UVC (Tab. 3).

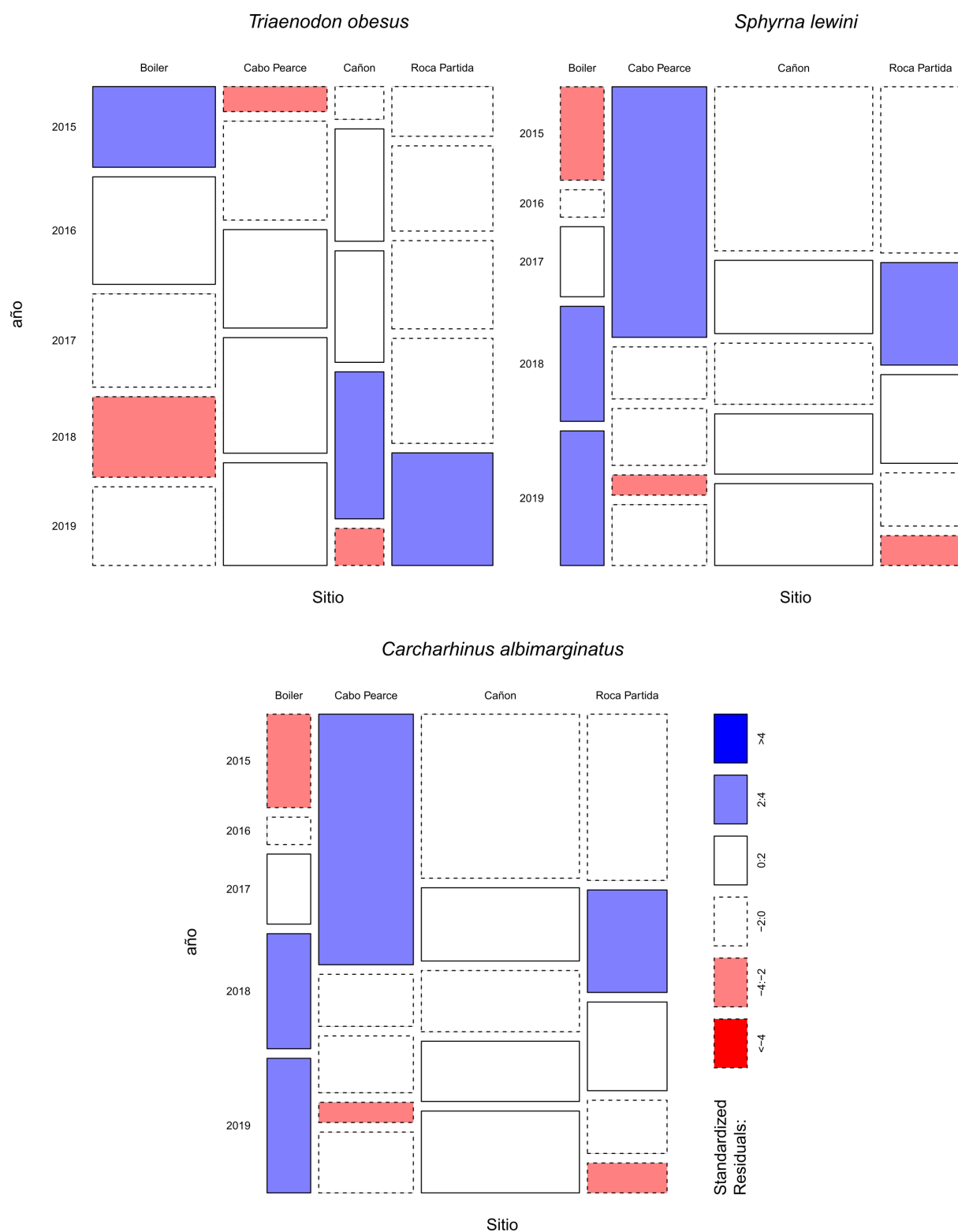


Figura 9. Gráficos de mosaico para evaluar la independencia entre el año y el sitio de buceo de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (*Triaenodon obesus*), tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) y tiburón puntas plateadas (*Carcharhinus albimarginatus*). Las celdas coloreadas en azul y las líneas continuas indican una relación de preferencia, mientras que las celdas de color rojo y líneas interrumpidas indican una relación de evitamiento. El área de cada mosaico es proporcional a la abundancia.

Modelo para *Triaenodon obesus*

En el GAM para el tiburón puntas blancas, además de las variables ambientales mencionadas se incluyeron el sitio y el mes, eliminándose el año que no fue significativo ($p = 0.182$) (Tab. 6).

$$T. obesus \sim s(Co, k = 5) + s(Temp, k = 5) + s(Chlp, k = 5) + Sitio + Mes$$

Tabla 6. Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (*T. obesus*) con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes. gle: grados de libertad efectivos

Coeficiente	Estimado	<i>p valor</i>
Intercepto	1.219	$1.28 \times 10^{-6*}$
Cabo Pearce	-0.243	0.34
Cañón	0.133	0.584
Roca Partida	1.755	$2 \times 10^{-14*}$
Mes	-0.079	0.0242*
Términos suavizados	gle	
s(Co)	1.00	0.167
s(Temp)	3.31	0.011*
s(Chlp)	2.44	0.082

El modelo explicó un 61.5 % de la devianza y tuvo un de R^2 -ajustado de 0.548. La abundancia relativa del tiburón puntas blancas (*T. obesus*) presentó diferencias significativas entre sitios y mes en el que se realizaron los censos. Finalmente, en cuanto a las variables ambientales, la abundancia de esta especie presentó una relación significativa con la temperatura ($p = 0.011$) (Tab. 6). En la Tabla 7 se muestra la importancia relativa de las variables predictoras en el modelo, siendo el sitio y la concentración de clorofila las más importantes, con 40.7 % y 31.56 %, respectivamente. La temperatura, que resultó significativa en el modelo, tuvo una importancia de 18 %. El orden de importancia para todas las variables es el siguiente: Sitio > Clorofila > Temperatura > Corriente > Mes.

De acuerdo con la gráfica de efectos parciales (Fig. 10), las menores abundancias para esta especie se registraron a temperaturas menores a 24 °C, estas aumentan casi hasta los 25 °C y posteriormente vuelven a disminuir. Se puede apreciar otro aumento a partir de los 26 °C, sin embargo, las bandas de confianza se amplían debido a la baja cantidad de observaciones a esas temperaturas.

Tabla 7. Importancia relativa de las variables predictoras en el modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (*T. obesus*) con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes.

Variable	IR	AIC
Co	5.09	523.98
Temp	18.02	531.66
Chlp	31.56	527.47
Sitio	40.70	593.15
Mes	4.60	526.33

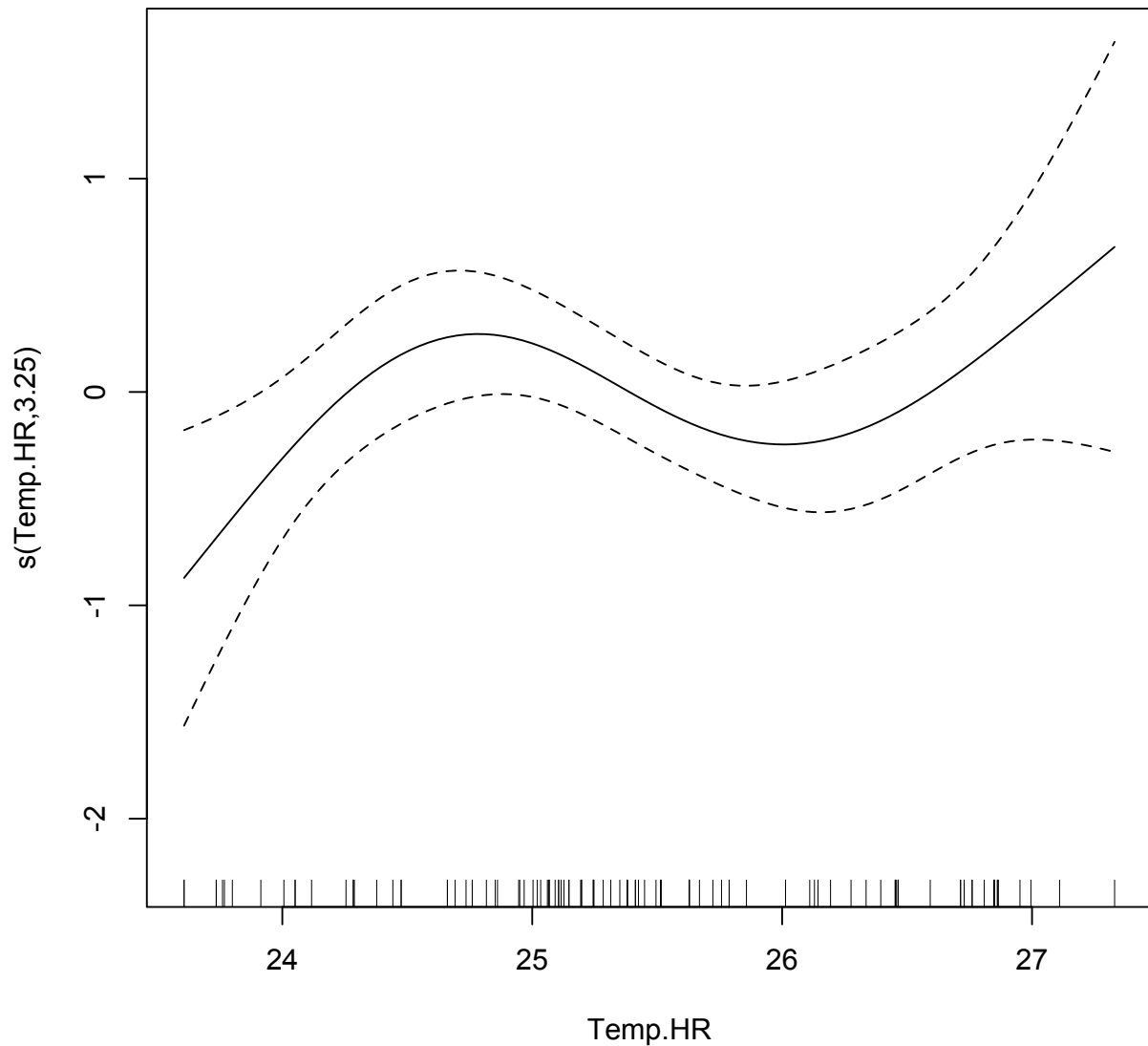


Figura 10. Gráfica de efectos parciales de la temperatura en la abundancia relativa de *T. obesus*. En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.

Modelo para las cinco especies de tiburones más abundantes

Para este modelo se tuvo en cuenta la abundancia relativa conjunta del tiburón puntas blancas de arrecife (*T. obesus*), el tiburón martillo (*S. lewini*), tiburón Galápagos (*C. galapagensis*), tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*) y tiburón sedoso (*C. falciformis*). En este caso también se quitó el año ya que no presentó diferencias significativas ($p = 0.212$).

El modelo quedó de la siguiente manera:

$$Abundancia\ (5\ spp.) \sim s(Co, k = 5) + s(Temp, k = 5) + s(Chlp, k = 5) + Sitio + Mes$$

En este caso, la devianza explicada fue de 64.7 %, y el R^2 -ajustado de 0.315. También se presentaron diferencias significativas entre sitios y mes, además de que las corrientes, temperatura y clorofila fueron significativas en el modelo (Tab. 8).

Tabla 8. Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de *T. obesus*, *S. lewini*, *C. falciformis*, *C. albimarginatus* y *C. galapagensis* con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes. gle: grados de libertad efectivos.

Coefficiente	Estimado	<i>p</i> valor
Intercepto	-1.406	$1.96 \times 10^{-8*}$
Cabo Pearce	-0.0197	0.941
Cañón	1.090	$1.33 \times 10^{-5*}$
Roca Partida	2.528	$2 \times 10^{-16*}$
Mes	-0.0841	0.0072*
Términos suavizados	gle	
s(Co)	1.00	0.015*
s(Temp)	1.00	0.023*
s(Chlp)	3.726	$1.8 \times 10^{-5*}$

La Tabla 9 muestra la importancia relativa para las variables predictoras dentro del modelo. En este caso, el sitio (56.4 %) y la clorofila (24.3 %) fueron las variables más importantes, seguidas del mes (10 %), la temperatura (5.8 %) y las corrientes (3.3 %).

En las gráficas de efectos parciales (Fig. 11) se aprecia que tanto la temperatura como la velocidad de las corrientes tienen una pendiente positiva, es decir que la abundancia relativa aumenta con valores más altos de ambas variables, sin embargo, la mayoría de las observaciones se concentran en valores intermedios (alrededor de 25 °C y velocidades $< |0.1|$

Tabla 9. Importancia relativa de las variables predictoras en el modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de *T. obesus*, *S. lewini*, *C. falciformis*, *C. albimarginatus* y *C. galapagensis* con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes.

Variable	IR	AIC
Co	3.32	682.52
Temp	5.81	682.11
Chlp	24.29	700.42
Sitio	56.42	772.99
Mes	10.14	684.91

$\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$). En el caso de la clorofila, se puede apreciar que la mayoría de las observaciones se concentran en los valores de clorofila más bajos ($< 0.15 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Se observa una tendencia creciente, llegando a un máximo de abundancia relativa cercano a $0.1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, para a partir de ahí disminuir a medida que la concentración de clorofila sigue aumentando.

Modelo para todas las especies de tiburones

En este modelo se incluyeron las abundancias relativas conjuntas del total de los tiburones observados independientemente de la especie (9 especies, ver Tab. 3). Al igual que en los modelos previos, se eliminó el año de muestreo por no ser significativo ($p = 0.218$).

El modelo final fue el siguiente:

$$\text{Abundancia total} \sim s(\text{Co}, k = 5) + s(\text{Temp}, k = 5) + s(\text{Chlp}, k = 5) + \text{Sitio} + \text{Mes}$$

En este caso la devianza explicada fue de 64.7%, y el R^2 -ajustado de 0.315. También se presentaron diferencias significativas entre sitios y mes, además de que las corrientes, temperatura y clorofila fueron significativas en el modelo (Tab. 10).

La devianza explicada del modelo fue del 64.4% con un valor de R^2 -ajustado de 0.314. Los resultados fueron muy similares a los del modelo con cinco especies, incluyendo el orden de importancia relativa de las variables en el modelo (Tab. 11).

En la Figura 12, al igual que para el caso del modelo con 5 especies, se observan tendencias lineales positivas para el aumento de la abundancia relativa con el incremento de temperatura y corrientes, mientras que con la clorofila es una curva con un máximo cercano a 0.1.

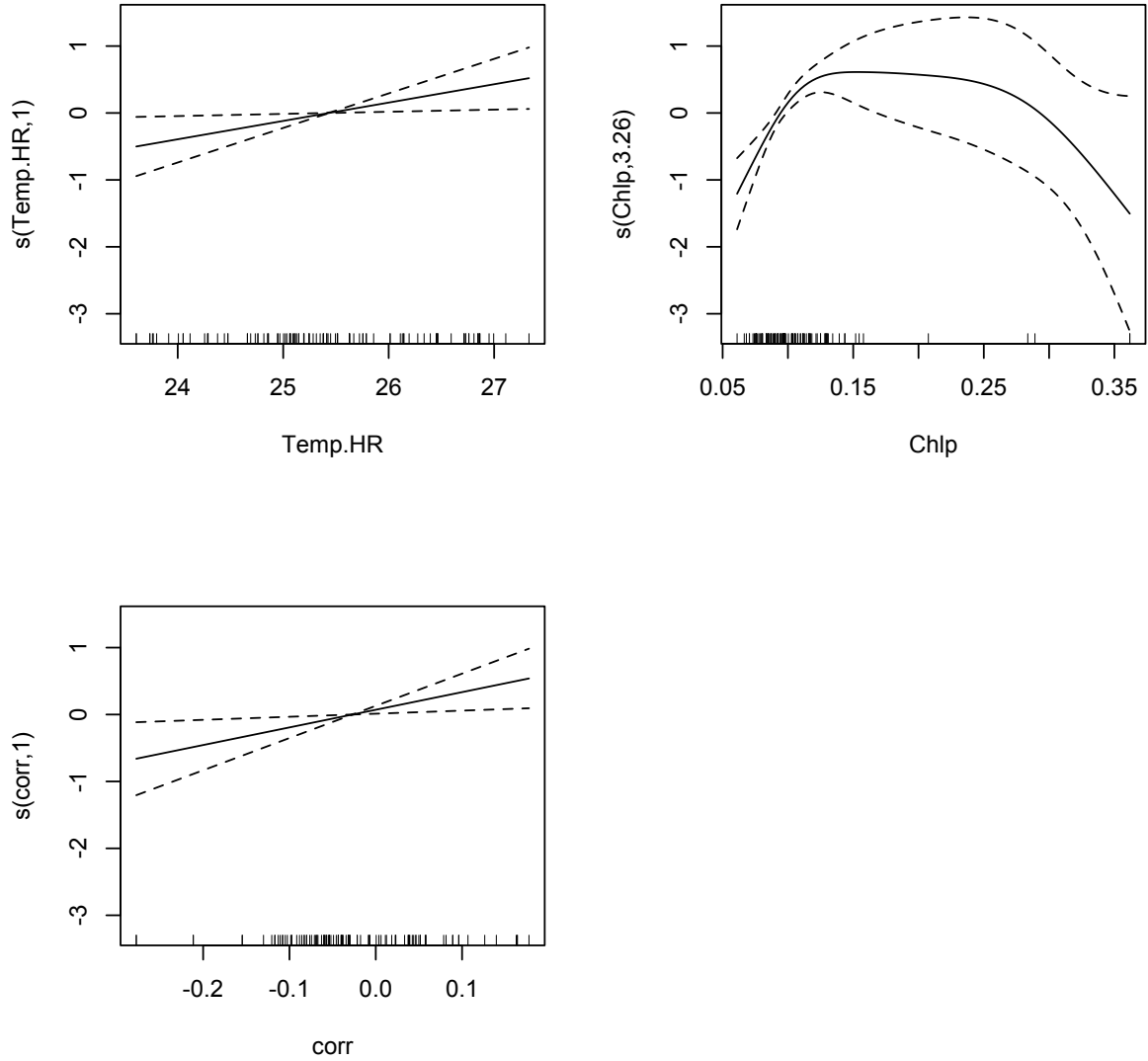


Figura 11. Gráficas de efectos parciales de las variables ambientales en la abundancia relativa conjunta de *T. obesus*, *S. lewini*, *C. falciformis*, *C. albimarginatus* y *C. galapagensis* de las cinco especies de tiburones. (A) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$); (B) Concentración de clorofila ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$); (C) Velocidad de corrientes ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$). En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.

Tabla 10. Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de *T. obesus*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *G. cuvier*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *S. lewini* y *R. typus* con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes. gle: grados de libertad efectivos.

Coefficiente	Estimado	<i>p</i> valor
Intercepto	1.420	$1.41 \times 10^{-8*}$
Cabo Pearce	-0.032	0.9275
Cañón	1.078	$1.63 \times 10^{-5*}$
Roca Partida	2.508	$2 \times 10^{-16*}$
Mes	-0.0825	0.00847*
Términos suavizados	gle	
s(Co)	1.00	0.015*
s(Temp)	1.00	0.025*
s(Chlp)	3.27	$1.76 \times 10^{-5*}$

Tabla 11. Importancia relativa de las variables predictoras en el modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa conjunta de *T. obesus*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *G. cuvier*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *S. lewini* y *R. typus* con respecto a la velocidad de corrientes (Co), temperatura (Temp), clorofila (Chlp), sitio y mes.

Variable	IR	AIC
Co	3.38	684.81
Temp	5.63	785.97
Chlp	24.55	788.19
Sitio	56.53	713.57
Mes	9.90	785.13

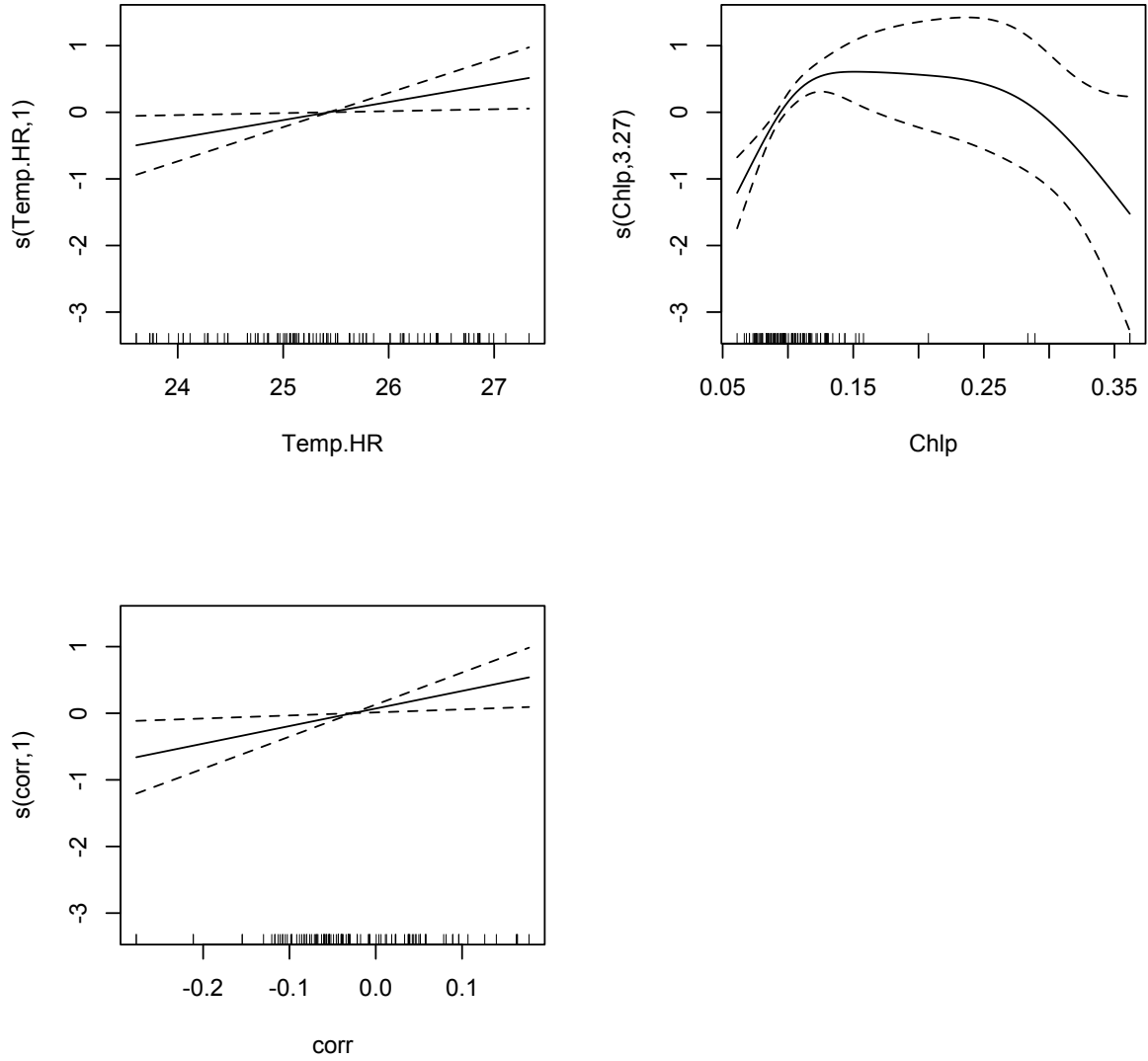


Figura 12. Gráficas de efectos parciales de las variables ambientales en la abundancia relativa conjunta de *T. obesus*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *G. cuvier*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *S. lewini* y *R. typus*. (A) Temperatura (°C); (B) Concentración de clorofila (mg·m⁻³); (C) Velocidad de corrientes (m·s⁻¹). En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.

6.4. Efecto del buceo recreativo en la abundancia de tiburones

En el caso de los censos realizados en 2014, en dónde se registró el número de buzos presentes en el agua, se ajustaron modelos aditivos generalizados con el objetivo de detectar su efecto en la abundancia de tiburones. En el primer modelo se tuvieron en cuenta todas las especies, mientras que en el segundo únicamente la especie más abundante, el tiburón puntas blancas (*T. obesus*).

Modelo para todas las especies de tiburones

La variable de respuesta fue el número total de organismos observados en cada buceo, independientemente de la especie, y como variables predictoras el número de buzos presentes, la hora y el sitio.

El modelo fue representado de la siguiente manera:

$$\text{Abundancia total de tiburones} \sim s(\text{No.Buzos}) + s(\text{Hora}) + \text{Sitio}$$

El modelo presentó una devianza explicada del 57.9% y un valor de R^2 -ajustada de 0.454. No se observaron diferencias significativas en la variación del número de tiburones presentes en el medio en relación con el número de buzos ni tampoco respecto a la hora de muestreo. Únicamente se encontraron diferencias en cuanto al sitio (Tab. 12).

Tabla 12. Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia conjunta de *T. obesus*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *G. cuvier*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *S. lewini* y *R. typus*, con respecto al número de buzos, hora y sitio. gle: grados de libertad efectivos.

Coficiente	Estimado	<i>p</i> valor
Intercepto	-1.982	1.92×10^{-15} *
Cabo Pearce	-0.101	0.843
Cañón	-0.6121	0.0499*
Roca Partida	1.756	7.4×10^{-9} *
Términos suavizados	gle	
s(Hora)	1.000	0.654
s(No.Buzos)	1.00	0.934

Modelo para el tiburón puntas blancas de arrecife (*Triaenodon obesus*)

En este modelo se tuvieron en cuenta únicamente a los individuos observados del tiburón puntas blancas (*T. obesus*). Además de las variables predictoras consideradas en el modelo anterior, se incluyeron la temperatura y la velocidad de corrientes. Se decidió incluir a las variables ambientales para tratar de discriminar si la variación en la abundancia de esta especie estaba relacionada con el número de buzos presentes o podía verse afectada por las condiciones ambientales del sitio de buceo.

El modelo fue representado de la siguiente manera:

$$T. obesus \sim s(No.Buzos) + s(Hora) + s(Temp) + s(Co) + Sitio$$

El modelo presentó una devianza explicada del 71.3 % con un valor de R^2 -ajustado de 0.504. No se encontraron relaciones significativas en la variación del número de individuos de esta especie con el número de buzos presentes, ni con respecto a las variables ambientales. Además de diferencias entre sitios, únicamente la hora del buceo fue significativa en el modelo ($p = 0.0344$) (Tab. 13).

Tabla 13. Resultados del modelo aditivo generalizado de la abundancia relativa del tiburón puntas blancas (*T. obesus*) con respecto al número de buzos, hora, sitio, temperatura (Temp) y velocidad de corrientes (Co). gle: grados de libertad efectivos.

Coficiente	Estimado	<i>p valor</i>
Intercepto	1.775	$6.58 \times 10^{-11}*$
Cabo Pearce	0.105	0.923
Cañón	-2.218	$1.56 \times 10^{-10}*$
Roca Partida	1.820	$8.6 \times 10^{-7}*$
Términos suavizados	gle	
s(Hora)	2.381	0.0344*
s(No.Buzos)	1.00	0.648
s(Temp)	2.01	0.152
s(Co)	1.00	0.419

El número de individuos de esta especie se mantuvo constante para los primeros muestreos del día hasta alrededor de las 14:00, cuando el número de tiburones aumenta ligeramente (Fig. 13).

A pesar de que los dos modelos estadísticos realizados no permitieron encontrar un efecto del buceo recreativo en la abundancia de los tiburones, en la Figura 14 se observa

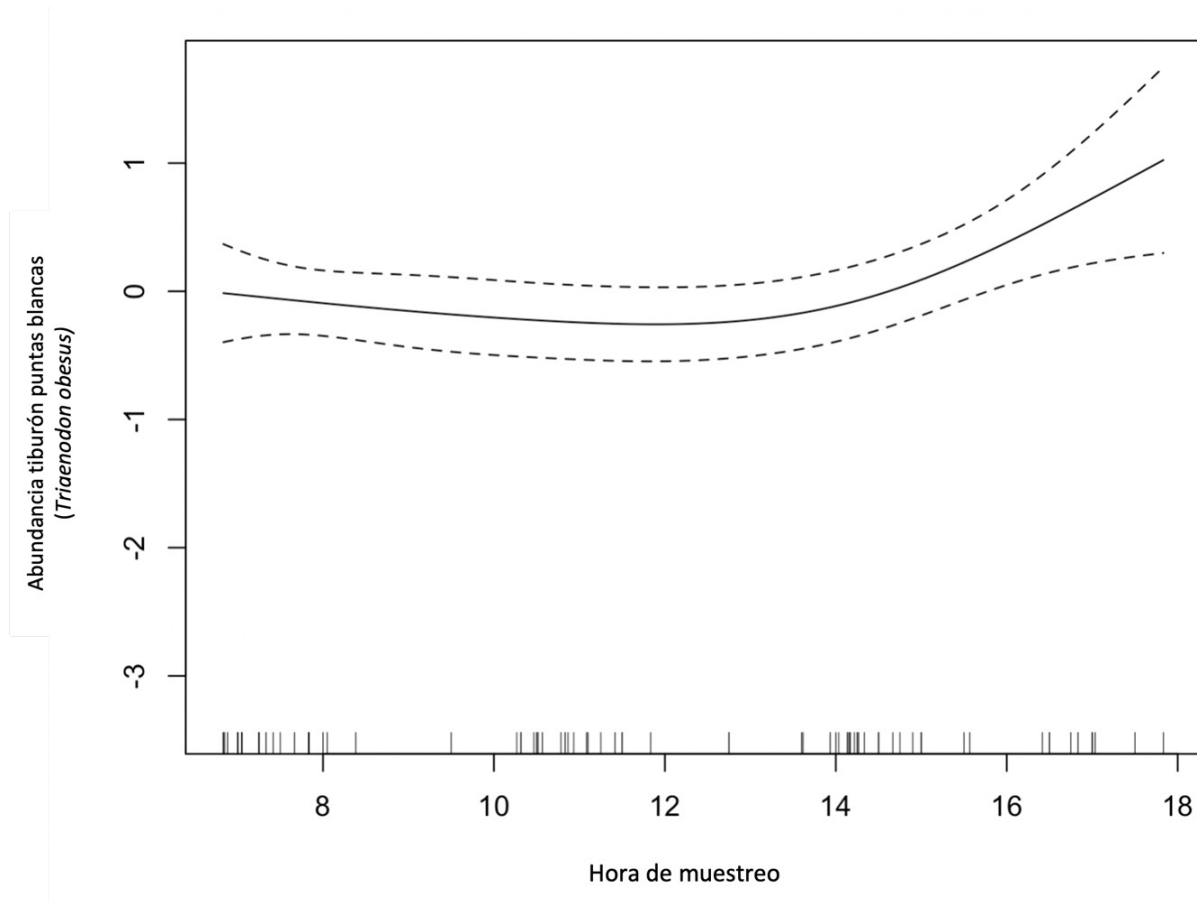


Figura 13. Gráfica de efectos parciales de la hora del buceo en la abundancia del tiburón puntas blancas (*Triaenodon obesus*). En el eje X se incluye la distribución marginal de las observaciones. Las líneas discontinuas representan las bandas de confianza.

como aparentemente existe una mayor posibilidad de observar un grupo de tiburones mayor cuando el número de buzos presentes en el medio es < 8 (Fig. 14). Si nos centramos en el valor resaltado en el círculo naranja, este registro corresponde a 70 individuos de tiburón puntas blancas de arrecife (*T. obesus*) observado por un grupo de 14 buzos en Roca Partida. Es importante mencionar que esto no es un inusual, ya que en este sitio esta especie de tiburón permanece inmóvil en cuevas durante el día, por lo tanto, la probabilidad de encontrar grupos de grandes para esta especie y en esa localidad es alta.

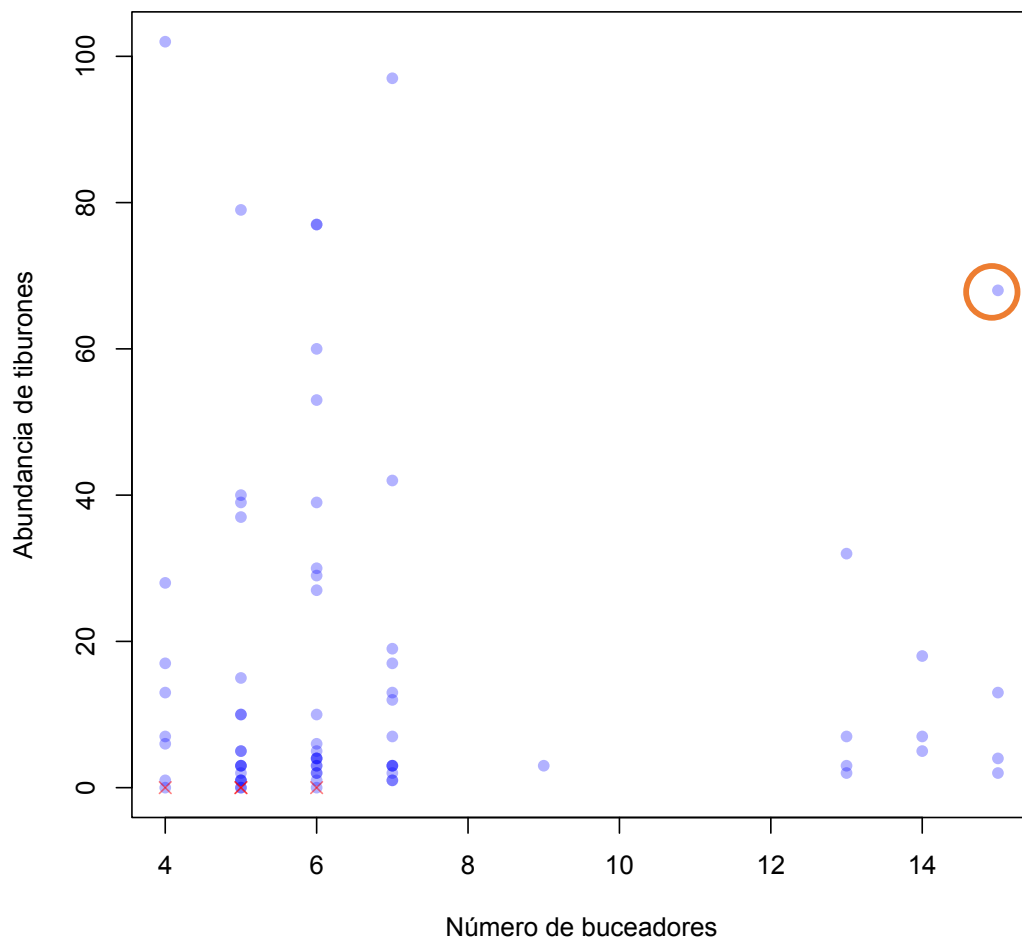


Figura 14. Número de tiburones de las especies *T. obesus*, *C. galapagensis*, *C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *G. cuvier*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *S. lewini* y *R. typus* observados en función del número de buceadores. La cruz roja corresponde a buceos en los que no se registró ningún individuo.

7. Discusión

En este estudio se registraron seis especies de tiburones mediante BRUVS y nueve en los censos visuales. Con ambos métodos se observó la presencia de especies con alta fidelidad al sitio, siendo estas las más abundantes, además de especies migratorias cuya presencia fue menor. También se encontró que los tiburones no se distribuyeron de manera homogénea en el PNR y que desde la ampliación del parque en 2017, no se apreciaron tendencias positivas en la abundancia de estos. La temperatura superficial del mar influyó en la abundancia de tiburones, sin embargo, debido a su resolución espacial y temporal no fue posible detallar su efecto. Por otro lado, a pesar de que en los modelos ajustados no se pudo determinar un efecto directo del buceo recreativo, no es posible descartar que entre menor sea el número de buzos es más probable observar grupos más grandes de tiburones. Estos resultados se discuten a continuación.

Abundancia mediante BRUVS

El uso de estaciones de video submarinas con carnada (BRUVS) representa una metodología eficiente y rentable para monitorear las poblaciones de tiburones, ya que permite recolectar datos de abundancia relativa (MaxN; número máximo de tiburones registrados en un cuadro de video) de manera no invasiva ([Harry *et al.*, 2011](#)). En el presente estudio, se registraron un total de seis especies de tiburones durante el periodo del 2014–2017 (Fig. 6). El tiburón sedoso (*C. falciformis*) fue la especie más abundante junto al puntas plateadas (*C. albimarginatus*) y al Galápagos (*C. galapagensis*). Esto corresponde de manera muy similar al estudio realizado en el Archipiélago de Revillagigedo por [Aburto-Oropeza *et al.* \(2017\)](#), quienes reportaron que *C. galapagensis* y *C. albimarginatus* fueron la segunda y tercera especies más abundantes después de *T. obesus*, aunque esta última no se observó en las BRUVS de este estudio. Otros tiburones registrados en menor medida fueron *C. limbatus*, *G. cuvier* y *S. lewini*, especies observadas también por [Lara-Lizardi *et al.* \(2020\)](#). El tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*) fue registrado en todos los sitios de buceo. Esta especie fue muy abundante en Roca Partida y en el Cañón, Isla San Benedicto. [Muntaner López *et al.* \(2016\)](#), determinaron también que los adultos estuvieron presentes en ambos sitios, donde realizan frecuentes movimientos insulares. También reportaron la presencia de neonatos y juveniles en San Benedicto y Socorro, ya que ambas islas podrían ser zonas de crianza para esta especie. El tiburón sedoso (*C. falciformis*) presentó sus mayores abundancias en el Cañón, lo que coincide con las observaciones de [Lara-Lizardi *et al.* \(2020\)](#), quienes determinaron que el mayor índice de residencia de esta especie se obtuvo en dicho sitio ($RI = 0.6 \pm 0.2$). El tiburón Galápagos (*C. galapagensis*)

presentó las abundancias más altas en Roca Partida, con un $RI = 0.45 \pm 0.15$, de acuerdo con [Lara-Lizardi et al. \(2020\)](#). El tiburón martillo (*S. lewini*), se registró en todos los años de muestreo en los dos sitios de Isla San Benedicto, excepto en 2014. Se ha reportado que esta especie presenta índices de residencia muy elevados en esta isla, principalmente en El Cañón ([CONANP, 2017](#)). Asimismo, es importante mencionar que estudios previos han demostrado que esta especie se observa más en BRUVS pelágicas, en comparación con las bentónicas, donde las abundancias son menores ([Lara-Lizardi et al., 2020](#)). Por lo tanto, es probable que las abundancias de esta especie reportadas aquí sean menores debido a que únicamente se analizaron BRUVS bentónicas. El tiburón tigre (*G. cuvier*) y el tiburón puntas negras (*C. limbatus*) fueron las especies menos abundantes, coincidiendo con registros obtenidos por [Lara-Lizardi et al. \(2020\)](#). *G. cuvier* se registró únicamente en los dos sitios de buceo de Isla San Benedicto durante 2014 y 2015. Sin embargo, *C. limbatus* únicamente se registró en el 2016 en el Cañón y en Cabo Pearce. Esto coincide con el estudio realizado por [Sánchez-Gómez \(2022\)](#), quien encontró que ambas especies fueron las menos frecuentes y abundantes en los registros de BRUVS en todo el archipiélago. Los pocos registros de ambas especies pueden deberse a sus patrones de distribución en la columna de agua o al hábitat al que se asocian. En el caso del tiburón tigre, esta especie se suele distribuir principalmente en fondos arenosos y está muy asociada al sustrato, estando así ausente en el medio pelágico ([Lara-Lizardi et al., 2020](#)). Además, los estudios de marcaje han demostrado que algunos individuos de esta especie se desplazan grandes distancias (hasta 8,000 km) ([Heithaus et al., 2007](#)), por lo que quizás por este motivo no sea tan común en los registros. En cuanto al tiburón puntas negras, se encuentra a lo largo de los desniveles en los arrecifes de coral, así como en altamar, no más profundo de 30 m ([Compagno, 1984](#)), se suele encontrar a menudo en la superficie saltando fuera del agua, por lo tanto, no es de extrañar que ambas especies sean las menos abundantes en las BRUVS bentónicas.

Finalmente, en cuanto a los sitios de muestreo, el Cañón y el Boiler fueron los lugares que presentaron un mayor registro de especies, dominado por tiburones pelágicos; mientras que sitios pelágicos como Roca Partida, presentaron menor número de especies ([Lara-Lizardi et al., 2020](#)).

Esfuerzo de muestreo censos visuales

Los UVC para recolectar datos de abundancia de tiburones se realizaron gracias al apoyo de barcos para turistas que acuden al Parque Nacional Revillagigedo durante la temporada de buceo. Como se mencionó antes, las principales zonas para el buceo turístico se encuentran en las Islas San Benedicto, Socorro y Roca Partida. En total, San Benedicto

registra siete zonas de buceo: El Fondeadero; Dos Hermanos; Cabo Pearce; Punta Norte; El Boiler; Las Cuevas; y El Cañón. Isla Socorro cuenta con 5 sitios: Los Morros del Norte; Roca O’Neil; Cabo Pearce; Acuario; y Punta Tosca (Reyes-Bonilla *et al.*, 2014), en cambio Isla Roca Partida solo cuenta con un sitio.

En el presente estudio, únicamente se tuvieron en cuenta los sitios que presentaron mayor esfuerzo durante el periodo 2015–2019. El 2017 presentó mayor esfuerzo, correspondiendo con el año en el que el Archipiélago de Revillagigedo se declaró área natural protegida con carácter de Parque Nacional (DOF, 2017). Los resultados muestran una tendencia positiva en el esfuerzo de muestreo desde el 2015 hasta el 2017, e incluso en 2018 para El Boiler. Esto coincide con lo reportado por Reyes-Bonilla *et al.* (2014), quienes apreciaron un incremento en las visitas al parque para las temporadas de 2012 a 2016. Sin embargo, 2019 fue el año con menos buceos. Esto puede deberse a que las salidas de campo dependen de la disponibilidad de espacio para los científicos en los barcos de turistas, por lo que si las plazas estuviesen ocupadas no sería posible salir a muestrear.

Por lo general, se registraron ocho meses de actividad, iniciando en el mes de noviembre y terminando en junio del siguiente año, dado que durante los meses de julio a septiembre el parque se encuentra cerrado debido a la presencia de huracanes (CONANP, 2017). En este trabajo se encontró que los meses que presentaron un mayor número de buceos fueron mayo, junio, noviembre y diciembre, a diferencia de Reyes-Bonilla *et al.* (2014), quienes registraron que los meses de enero a abril concentraron entre el 69 y 76 % de la actividad.

Abundancia mediante UVC

Las islas oceánicas son consideradas puntos importantes de biodiversidad pelágica (Worm *et al.*, 2003), especialmente de depredadores ápice (Stevenson *et al.*, 2007). Los tiburones tienden a agruparse en sitios específicos cerca de las islas y montes submarinos debido a que usan estas zonas para la alimentación, la reproducción, la termorregulación, así como refugio (Hearn *et al.*, 2010).

El Parque Nacional Revillagigedo alberga un gran número de especies de tiburones que pasan al menos parte de su vida asociados a estas islas. En este trabajo se registró la presencia de nueve especies, siendo las especies más abundantes el tiburón puntas blancas (*T. obesus*) y el tiburón martillo (*S. lewini*). Esto es muy similar al registro previamente realizado por Cortés-Fuentes (2018) durante 2015–2017, donde *T. obesus* y *S. lewini* fueron las especies dominantes, presentando un 83.3 % de la abundancia total y una ocurrencia del 87 % y 36 %, respectivamente.

También se registró la presencia del tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*), el tiburón sedoso (*C. falciformis*) y el tiburón galápagos (*C. galapagensis*), pero sus abun-

dancias fueron menores. Esto puede deberse a que ciertas especies permanecen en el archipiélago por periodos de tiempos largos, como en el caso de *T. obesus*, *S. lewini* y *C. albimarginatus* (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015). En cambio, los registros de *C. falciformis* y *C. galapagensis* son menos frecuentes debido a que son especies que realizan migraciones a escalas más amplias con el objetivo de alimentarse (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015).

Considerando cómo se comportan las abundancias de las especies más frecuentes dentro del parque, el tiburón puntas blancas de arrecife (*T. obesus*) se ha observado en todos los sitios de buceo durante todos los años de muestreo y para casi todos los meses, por lo tanto, no presenta una estacionalidad marcada (Fig. 8). Esto coincide con lo reportado por (Sibaja-Cordero, 2008) quien determinó que esta especie es la más abundante del Parque Nacional Isla del Coco y no presenta variaciones en la abundancia según la época del año. Además, esta especie no es migratoria y realiza movimientos limitados (Whitney *et al.*, 2012), permaneciendo en aguas del Parque Nacional Revillagigedo durante periodos de tiempos largos, presentando una alta fidelidad al sitio durante todo su ciclo de vida (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2015), por lo que es de esperar que sea la especie más abundante.

El tiburón martillo común (*S. lewini*) es una especie de aguas oceánicas, que forma cardúmenes de gran tamaño en islas y montes submarinos (Ketchum *et al.*, 2014; Klimley *et al.*, 1988; Klimley & Nelson, 1984). Es la segunda especie más abundante dentro del archipiélago, presentando las mayores abundancias en Roca Partida, seguido del Cañon en isla San Benedicto (Hoyos-Padilla & T., 2018), siendo un importante refugio y sitio de agregación para esta especie (Aldana-Moreno *et al.*, 2020). Por otro lado, se han observado movimientos interinsulares dentro del parque, entre Roca Partida e Isla San Benedicto (Aldana-Moreno *et al.*, 2020), siendo estas las localidades donde se observaron más individuos de esta especie en este estudio. Asimismo, se han reportado índices de residencia muy elevados en San Benedicto, principalmente en el Cañón (Aldana-Moreno *et al.*, 2020; CONANP, 2017), lo que sugiere que esta especie podría emplear estas localidades como estaciones de limpieza, ya que se encuentran grandes cardúmenes de peces limpiadores, como *Chaetodon clarionensis* y *Johnrandallia nigrirostris*.

El tiburón puntas plateadas (*C. albimarginatus*), presentó sus mayores abundancias en Roca Partida, para todos los años de muestreo. Muntaner López *et al.* (2016) encontraron adultos de esta especie con una alta fidelidad a este sitio, percibiendo la presencia de machos y hembras adultos formando cardúmenes, incluyendo hembras en una etapa tardía de gestación. También se han reportado eventos de depredación sobre jureles (*Uraspis helvola*) en esta localidad (Hoyos-Padilla, comunicación personal). Por lo tanto, Roca Partida podría ser considerada como un punto clave para la alimentación y apareamiento de esta especie. Asimismo, es importante mencionar que también se han reportado

migraciones de hembras preñadas desde Roca Partida a Isla San Benedicto, encontrando individuos juveniles de esta especie en el Cañón (Ketchum *et al.*, 2020; Muntaner López *et al.*, 2016), siendo esta la segunda localidad que ha presentado mayores abundancias en este estudio (Fig. 8).

El tiburón sedoso (*C. falciformis*) y el tiburón Galápagos (*C. galapagensis*) presentaron las mayores abundancias en Roca Partida, seguido del Cañón, sin embargo, casi no hubo registros de estas especies en el Boiler y Cabo Pearce. Lara-Lizardi *et al.* (2020) señalaron que los adultos de ambas especies presentaban una alta residencia en Roca Partida, mientras que los juveniles y neonatos mostraron sus mayores valores de residencia en el Cañón. El tiburón sedoso es una especie altamente migratoria, que se distribuye cerca de la costa en aguas poco profundas (18 m), sin embargo, en mar abierto ocurre desde la superficie hasta los 500 m de profundidad (Compagno, 1984). El tiburón galápagos también es una especie que puede realizar migraciones de gran escala (Ketchum *et al.*, 2020). Esta especie se distribuye desde aguas de 2 m de profundidad, pero se extiende hasta el mar abierto adyacente a las islas oceánicas, desde la superficie hasta al menos 180 m (Compagno, 1984). Por lo tanto, no es de extrañar que sean las especies que presentaron las menores abundancias en los censos visuales.

Relación de la abundancia de tiburones entre el año y el sitio de buceo

El análisis de las tablas de contingencia se implementó con el fin de detectar diferencias estadísticas en la abundancia relativa de los tiburones entre sitios y año de muestreo, en particular para determinar un posible efecto de la ampliación del parque en el 2017. En todos los casos se rechazó la hipótesis de independencia entre el sitio y el año, lo que implica que las especies no se distribuyeron de manera homogénea en el parque a lo largo del tiempo, en coincidencia con lo descrito en la sección anterior. No obstante, no se detectaron diferencias notables en la tendencia de las abundancias a partir de la ampliación del parque, aparte de más individuos de lo esperado en ciertos casos, por ejemplo el tiburón puntas blancas (*T. obesus*) presentó abundancias mayores a lo esperado en el Cañón (2018) y Roca Partida (2019). En el caso del tiburón martillo común (*S. lewini*) únicamente se observaron mayores abundancias en el Boiler para el 2018 y 2019.

Autores como Davidson & Dulvy (2017), indican que las áreas marinas protegidas son una herramienta para la protección de la biodiversidad y la gestión pesquera, que cada vez son más empleadas como estrategia para proteger y restaurar las poblaciones de tiburones (Davidson & Dulvy, 2017; Ketchum *et al.*, 2020). Sin embargo, en este trabajo no

se encontraron grandes incrementos en la abundancia de las especies analizadas, debido tal vez a que las características biológicas de los tiburones (baja fecundidad, madurez tardía, etc.) son tales que las tasas de recuperación de las poblaciones pueden ser lentas, especialmente en aquellas que ya se encuentren severamente mermadas (Simpfendorfer, 2000), como ha sido el caso del tiburón martillo común en el Pacífico Mexicano (Hoyos-Padilla *et al.*, 2014). Por otra parte, el periodo de muestreo de este estudio fue de tan solo cinco años (2015 a 2019), contando únicamente con dos años desde la creación del PNR, por lo que es posible que la escala de tiempo para evaluar la eficiencia sea insuficiente. Hay autores que señalan que puede ser inapropiado evaluar la efectividad de un AMP en función de si la abundancia aumenta o no después de su establecimiento, especialmente para periodos de tiempo cortos, por lo que recomiendan evaluar el mantenimiento de las poblaciones o incluso la desaceleración de su disminución (MacKeracher *et al.*, 2019).

Efecto del ambiente en la abundancia relativa

Los modelos aditivos generalizados implementados en este trabajo para analizar la dependencia de la abundancia con las variables ambientales obedecieron a la cantidad de observaciones disponibles para cada especie. Solo en el caso del tiburón puntas blancas (*T. obesus*) fue posible contar con suficiente información para ajustar un modelo individual, por lo que los otros dos modelos consideraron las abundancias conjuntas del total de especies o de las cinco más abundantes. Esta agrupación complica la interpretación de los resultados que se discuten a continuación.

Los factores bióticos como la densidad y disponibilidad de presas, así como los factores abióticos pueden ser los principales impulsores del movimiento de los tiburones en los ecosistemas marinos (Schlaff *et al.*, 2014). Estudios anteriores han señalado que la temperatura (Carlisle & Starr, 2009), la salinidad (Ubeda *et al.*, 2009), el oxígeno disuelto (Heithaus *et al.*, 2009), el fotoperiodo (Kneebone *et al.*, 2012) y la presión barométrica (Heupel *et al.*, 2003), entre otros, juegan un papel importante en la distribución y en el movimiento de tiburones (Schlaff *et al.*, 2014). En el presente estudio se encontró que la temperatura, la corriente y la clorofila son variables que modifican las abundancias de estos animales.

La temperatura juega un papel muy importante al influir en los procesos metabólicos y fisiológicos de los tiburones (Bernal *et al.*, 2012). Todas las especies registradas en este estudio son ectotermas, por lo que procesos como la digestión, crecimiento somático y la reproducción, están determinados por la temperatura central de los peces, que a su vez depende de la temperatura del entorno que los rodea (Donley *et al.*, 2007). Las abundancias más altas se registraron para valores de temperatura superficial cercanas a los 27 °C,

aunque también se pudieron observar abundancias elevadas a temperaturas entre 24 - 25 °C. A pesar de no poder detallar que especie es la que se ve afectada por esta variable en los modelos, hay estudios que evidencian una fuerte relación entre la temperatura del agua y la estacionalidad del tiburón martillo común (*Sphyrna lewini*), reportándose una preferencia a temperaturas de 23 a 26 °C (Ketchum *et al.*, 2014). A su vez White *et al.* (2015), indicaron que la abundancia de *S. lewini* aumenta cuando aumenta la temperatura del agua. Otro ejemplo es lo que sucede con el tiburón sedoso (*C. falciformis*), que presenta cambios en la abundancia según la estacionalidad, con mayores abundancias en los meses con aguas más frías (CONANP, 2017). Sin embargo, hay especies que presentan comportamientos contrarios, como el tiburón Galápagos (*C. galapagensis*), para el que Cortés-Fuentes (2018) registró que la abundancia relativa es menor cuando la temperatura del mar aumenta a 26 °C.

En cuanto al modelo para *T. obesus*, la temperatura presentó una relación no lineal con la abundancia, con un máximo cercano a los 25 °C. Para esta especie Cortés-Fuentes (2018) reportó mayores abundancias en el archipiélago cuando las anomalías de temperatura fueron negativas. A pesar de que esta especie no presenta una estacionalidad marcada en el Parque Nacional Revillagigedo, White *et al.* (2015) indicaron que esta especie en Isla del Coco, Costa Rica, presenta una tendencia estacional en sus abundancias, observando más animales cuando la temperatura superficial del mar era relativamente baja, correspondiendo con la estación húmeda.

Otra variable ambiental relevante en los modelos fue la concentración de clorofila-a, que es un indicador de la productividad primaria, la cual tiene un efecto, con cierto desfase temporal, en los niveles tróficos más elevados (Cortés-Fuentes, 2018). Nuestros resultados muestran que esta variable fue significativa en los GAM en los que se tuvo en cuenta al total de tiburones o las 5 especies más abundantes, sin embargo, en el modelo realizado para el tiburón puntas blancas (*T. obesus*) no lo fue ($p = 0.082$). Sin embargo, la falta de significancia estadística no implica que no exista una relación, por ejemplo Cortés-Fuentes (2018) reportó mayores abundancias de *T. obesus* cuando la concentración de clorofila-a fue baja.

La velocidad de la corriente también puede ser un factor limitante para ciertas especies de tiburones. Nuestros resultados muestran una relación prácticamente lineal con la abundancia, observándose un pequeño incremento en el número de tiburones cuando la corriente iba hacia el norte. Sin embargo, es importante mencionar que la resolución de los datos satelitales (9.2 km) no permite detallar de manera precisa la influencia de esta variable en la abundancia. No obstante, existen estudios que reportan cambios en los movimientos, así como en la abundancia de tiburones según la intensidad de la corriente. Cortés-Fuentes

(2018) encontró que el tiburón puntas blancas (*T. obesus*) era más abundante cuando aumentaba la intensidad de la corriente, al igual que el tiburón martillo común (*S. lewini*), ya que su abundancia aumentaba cuando la intensidad de la corriente pasaba de leve a fuerte. Por lo contrario, Schlaff *et al.* (2014) indica que para ciertas especies de tiburones nadar contra fuertes corrientes puede resultar energéticamente más costoso, por lo que su abundancia es menor cuando aumenta la intensidad de la corriente, como puede ser el caso del tiburón puntas plateadas cuyos individuos fueron observados en mayor medida para intensidades de corriente leves (Schlaff *et al.*, 2014; White *et al.*, 2015).

Otra limitante de los resultados de nuestros modelos, además de la cantidad de datos que no permitió estudiar la relación de la abundancia respecto a las variables ambientales por especie, es la resolución de los datos ambientales, que en el mejor de los casos (temperatura) fue de 1 km. Esto se refleja en que las variables ambientales consideradas se comportaron de manera similar para todas islas, lo cual es un problema a la hora de intentar explicar el efecto del ambiente sobre la abundancia de los tiburones. Idealmente, la recolección de datos *in situ* permitiría relacionar las abundancias observadas en cada buceo con las condiciones ambientales reales del momento.

Efectos del buceo recreativo en la abundancia

El efecto del buceo recreativo en la abundancia de los tiburones se estudió teniendo en cuenta todas las especies de tiburones y por separado para la especie más abundante dentro del parque, el tiburón puntas blancas (*T. obesus*). En ambos casos, en los resultados de los GAM no se observaron diferencias significativas en la abundancia de tiburones en relación con el número de buzos presentes en el medio. Esto puede ser debido en parte a que al considerar a los individuos independientemente de la especie dificulta el detectar cambios en la abundancia, lo que probablemente esté relacionado con el temperamento de cada especie y su comportamiento, por ejemplo, la tendencia a formar cardúmenes (e.g. *S. lewini*).

Existen trabajos, la mayoría centrados en el tiburón ballena (*R. typus*), que han reportado este tipo de efectos con anterioridad (Rowat & Engelhardt, 2007), siendo muy escasa la información respecto al efecto del buceo en otras especies (Laroche, 2006).

A pesar de que en nuestros modelos no se encontró un efecto del número de buzos en la abundancia, la Figura 14 sugiere que existe una mayor probabilidad de encontrar grupos de tiburones de mayor tamaño cuando el número de buzos no es mayor a 7. Esto coincide con lo reportado por Pasos Acuña (2018), quien encontró una disminución en el tamaño del grupo de tiburón toro (*C. leucas*) en consecuencia a una mayor presencia de buzos. Smith *et al.* (2010), detectaron una diferencia en los comportamientos de los tiburones

cuando están en presencia de una mayor cantidad de buzos en comparación con grupos pequeños. Además, también se ha observado que durante las interacciones sin protocolo, donde los buzos se desplazan de manera errática, moviendo los brazos o incluso liberando una mayor cantidad de burbujas, entre otros comportamientos, los tiburones presentan una respuesta más intensa, incrementando el número de evasiones (Cubero-Pardo *et al.*, 2011).

En el caso del tiburón puntas blancas (*T. obesus*), tampoco se encontró un efecto en la abundancia de esta especie debido a la presencia de buzos en el medio. Únicamente se observó una relación con la hora de muestreo, registrando un mayor número de individuos en las últimas horas de la tarde, lo que corresponde con los hábitos de la especie, ya que se encuentra descansando o desplazándose cerca de los arrecifes rocosos o coralinos durante el día, volviéndose más activo durante las últimas horas de la tarde o noche (Cubero-Pardo *et al.*, 2011).

Finalmente, es importante destacar que Bateman & Fleming (2017) han propuesto una posible habituación de los tiburones a los buzos en los sitios de buceo altamente frecuentados por los turistas, como puede ser en el Parque Nacional de Revillagigedo. Además de encontrar que el tiburón puntas blancas, es una de las especies comúnmente encontradas por los buzos, existiendo evidencias de que se habituó a los buzos con el tiempo (Fitzpatrick *et al.*, 2011).

8. Conclusiones

- El tiburón puntas plateadas (*C. albigmarginatus*) y el tiburón sedoso (*C. falciformis*) fueron las especies más abundantes en las BRUVS, ya que ambas presentan una alta fidelidad al sitio.
- El tiburón puntas blancas de arrecife (*T. obesus*) y el tiburón martillo común (*S. lewini*) fueron las especies más abundantes en los censos visuales, lo que puede deberse a que el primero no es una especie altamente migratoria y el tiburón martillo común se encuentra formando grandes cardúmenes en montañas submarinas e islas oceánicas.
- Roca Partida fue la localidad donde más especies de tiburones se observaron, es decir, es el sitio con la mayor riqueza.
- El Cañón es considerado un “punto clave” para el tiburón martillo común y el tiburón puntas plateadas.

- No se encontró una relación significativa entre la abundancia de los tiburones y el número de buzos en el medio, sin embargo, la evidencia no permite descartar que haya un efecto del buceo recreativo en el comportamiento de los tiburones.

9. Recomendaciones futuros estudios

- Es necesario mantener el esfuerzo de muestreo, para lo que recomiendo el empleo de BRUVS, tanto pelágicas como bentónicas. Las pelágicas al quedar derivando en el océano, permitirían registrar las especies de tiburones entre islas. Además, la combinación con las BRUVS bentónicas para estimar las especies presentes en los puntos de buceo de interés, permitirían lograr un mayor entendimiento de la presencia de tiburones en el Parque.
- El uso de técnicas complementarias para la recolecta de datos ambientales *in situ* también sería de suma importancia, para lo cual se podría utilizar una sonda CDT, correntímetro, etc. De esta manera se lograría obtener datos con una mayor precisión en los sitios de buceo y de despliegue de las BRUVS.
- Para evaluar el efecto del buceo en la abundancia de los tiburones, es de suma importancia establecer una metodología para la recolecta de datos. Esto incluiría el conteo sistemático de número de buzos presentes además del número de tiburones. Para ello se podrían utilizar sistemas de estéreo video operados por buzos (DOVs) lo que ayudaría a identificar, cuantificar e incluso medir a los organismos con mayor precisión, además de evaluar las interacciones tiburón-buzo.

Bibliografía

- 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. 2017. Archipiélago de Revillagigedo: Biodiversidad, Amenazas y Necesidades de Conservación. Informe técnico, UC San Diego: Aburto Lab.
- 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. ISSN 1932-6203. doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0023601.
- Aguirre-Muñoz, A., F. Méndez-Sánchez, A. Ortiz-Alcaraz, A. D. Mazo-Maza, L. F.-M. Donald, A. Rhodes-Espinoza, M. Bellot-Rojas, B. Bermúdez-Almada, M. Navarro-Sánchez, M. Gallina-Tessaro & S. G.-M. (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.
- Aldana-Moreno, A., E. M. Hoyos-Padilla, R. González-Armas, F. Galván-Magaña, A. Hearn, A. P. Klimley, W. Winram, E. E. Becerril-García & J. T. Ketchum. 2020. Residency and diel movement patterns of the endangered scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* in the Revillagigedo National Park. *Journal of Fish Biology*, 96:543–548. ISSN 10958649. doi:10.1111/jfb.14239.
- Aldrin, M. & I. H. Haff. 2005. Generalised additive modelling of air pollution, traffic volume and meteorology. *Atmospheric Environment*, 39:2145–2155. ISSN 13522310. doi:10.1016/j.atmosenv.2004.12.020.
- Ansuategi, A., M. Escapa & M. Termansen. 2006. Las áreas marinas protegidas como instrumento de política ambiental. *Cuadernos Económicos de ICE*, (71).
- Baske, A. 2008. Can Recreational Diver Surveys Lead to Conservation Action? A Case Study of the Revillagigedo Archipelgo. Tesis de maestría, Center for Marine Biodiversity and Conservation, Scripps Institution of Oceanography.
- Bateman, P. W. & P. A. Fleming. 2017. Are negative effects of tourist activities on wildlife over-reported? A review of assessment methods and empirical results. *Biological Conservation*, 211:10–19. ISSN 00063207. doi:10.1016/J.BIOCON.2017.05.003.

- Bernal, D., J. Carlos, K. Goldman & C. G. Lowe. 2012. Energetics, Metabolism, and Endothermy in Sharks and Rays. *Biology of Sharks and Their Relatives*, 211:237. doi: 10.1201/B11867-15.
- Carlin, B. P., C. Chatfield, M. Tanner, J. Zidek, P. J. Smith, D. J. Bartholomew, F. Steele, I. Moustaki & J. Galbraith. 2006. Generalized Additive Models : An Introduction with R. *Generalized Additive Models*. doi:10.1201/9781420010404.
- Carlisle, A. B. & R. M. Starr. 2009. Habitat use, residency, and seasonal distribution of female leopard sharks *Triakis semifasciata* in Elkhorn Slough, California. *Marine Ecology Progress Series*, 380:213–228. ISSN 01718630. doi:10.3354/MEPS07907.
- Castro, J. 1983. The Sharks of North American Waters. Texas A. & M. *A & M University Press, College Station*. 180p.
- Cisneros-Montemayor, A. M., M. Barnes-Mauthe, D. Al-Abdulrazzak, E. Navarro-Holm & U. R. Sumaila. 2013. Global economic value of shark ecotourism: implications for conservation. *Oryx*, 47:381–388. ISSN 0030-6053. doi:10.1017/S0030605312001718.
- Cisneros-Montemayor, A. M., E. E. Becerril-García, O. Berdeja-Zavala & A. Ayala-Bocos. 2020. Shark ecotourism in Mexico: Scientific research, conservation, and contribution to a Blue Economy. *Advances in Marine Biology*, 85:71–92. ISSN 21625875. doi: 10.1016/bs.amb.2019.08.003.
- Compagno, L. J. V. 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world: An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1: Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fisheries Synopsis 125, FAO.
- CONANP. 2004. Programa de conservación y manejo reserva de la biosfera Archipiélago de Revillagigedo. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas - Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. página 220. .
- 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. página 214p. .
- CONANP. 2018. Marco Estratégico de Turismo Sustentable en Áreas Protegidas de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Cortés-Fuentes, C. 2018. Distribución espacio-temporal y preferencias ambientales de tiburones en el área natural protegida Archipiélago de Revillagigedo. Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

- Cubero-Pardo, P., P. Herrón & F. González-Pérez. 2011. Shark reactions to scuba divers in two marine protected areas of the Eastern Tropical Pacific. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21:239–246. ISSN 1099-0755. doi:10.1002/AQC.1189.
- Davidson, L. N. & N. K. Dulvy. 2017. Global marine protected areas to prevent extinctions. *Nature Ecology and Evolution*, 1. ISSN 2397334X. doi:10.1038/S41559-016-0040.
- Davidson, L. N., M. A. Krawchuk & N. K. Dulvy. 2016. Why have global shark and ray landings declined: Improved management or overfishing? *Fish and Fisheries*, 17:438–458. ISSN 14672979. doi:10.1111/FAF.12119.
- Dobson, J. 2006. Sharks, wildlife tourism, and state regulation. *Tourism in Marine Environments*, 3:15–23. ISSN 1544273X. doi:10.3727/154427306779380275.
- DOF. 2006. Diario Oficial de la Federación. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesca y Alimentación, Mexico City, Mexico.
- DOF. 2007. Diario Oficial de la Federación. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. México.
- DOF. 2010. Diario Oficial de la Federación. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Mexico City, Mexico.
- DOF. 2012. Diario Oficial de la Federación. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Mexico City, Mexico.
- DOF. 2017. Diario Oficial de la Federación. 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.
- DOF. 2018. Diario Oficial de la Federación. Acuerdo por el que se da a conocer el resumen del Programa de Manejo del Área Natural Protegida con la categoría de Parque Nacional Revillagigedo.

- Donley, J. M., R. E. Shadwick, C. A. Sepulveda & D. A. Syme. 2007. Thermal dependence of contractile properties of the aerobic locomotor muscle in the leopard shark and shortfin mako shark. *Journal of Experimental Biology*, 210:1194–1203. ISSN 0022-0949. doi:10.1242/JEB.02730.
- Dulvy, N. K., S. L. Fowler, J. A. Musick, R. D. Cavanagh, P. M. Kyne, L. R. Harrison, J. K. Carlson, L. N. Davidson, S. V. Fordham, M. P. Francis, C. M. Pollock, C. A. Simpfendorfer, G. H. Burgess, K. E. Carpenter, L. J. Compagno, D. A. Ebert, C. Gibson, M. R. Heupel, S. R. Livingstone, J. C. Sanciangco, J. D. Stevens, S. Valenti & W. T. White. 2014. Extinction risk and conservation of the world’s sharks and rays. *eLife*, 3. ISSN 2050-084X. doi:10.7554/elife.00590.
- Ferretti, F., B. Worm, G. L. Britten, M. R. Heithaus & H. K. Lotze. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*, 13:1055–1071. ISSN 1461023X. doi:10.1111/J.1461-0248.2010.01489.X.
- Fitzpatrick, R., K. G. Abrantes, J. Seymour & A. Barnett. 2011. Variation in depth of whitetip reef sharks: Does provisioning ecotourism change their behaviour? *Coral Reefs*, 30:569–577. ISSN 07224028. doi:10.1007/S00338-011-0769-8/FIGURES/7.
- Freire, K. M. F., Z. da Silva de Almeida, J. R. E. T. Amador, J. A. Aragão, A. R. da Rocha Araújo, A. O. Ávila da Silva, B. Bentes, M. H. Carneiro, J. Chiquieri, C. A. Freire Fernandes, M. B. Figueiredo, M. Hostim-Silva, Érica Antunes Jimenez, K. A. Keunecke, P. F. Macedo Lopes, J. T. Mendonça, J. Musiello-Fernandes, G. Olavo, C. Primitivo, M. M. Rotundo, R. F. Santana, R. Sant’Ana, G. Scheidt, L. M. Abdon da Silva, I. Trindade-Santos, G. Velasco & M. Vianna. 2021. Reconstruction of Marine Commercial Landings for the Brazilian Industrial and Artisanal Fisheries From 1950 to 2015. *Frontiers in Marine Science*, 8. ISSN 22967745. doi:10.3389/fmars.2021.659110.
- Gallagher, A. J. & N. Hammerschlag. 2011. Global shark currency: the distribution, frequency, and economic value of shark ecotourism. *Current Issues in Tourism*, 14:797–812. ISSN 13683500. doi:http://dx.doi.org/10.1080/13683500.2011.58522.
- Gallagher, A. J., G. M. Vianna, Y. P. Papastamatiou, C. Macdonald, T. L. Guttridge & N. Hammerschlag. 2015. Biological effects, conservation potential, and research priorities of shark diving tourism. *Biological Conservation*, 184:365–379. ISSN 00063207. doi:10.1016/j.biocon.2015.02.007.
- Harry, A. V., A. J. Tobin, C. A. Simpfendorfer, D. J. Welch, Amos Mapleston, J. White, A. J. Williams, J. Stapley, A. V. Harry, A. J. Tobin, C. A. Simpfendorfer, D. J. Welch,

- A. Mapleston, J. White, A. J. Williams & J. Stapley. 2011. Evaluating catch and mitigating risk in a multispecies, tropical, inshore shark fishery within the Great Barrier Reef World Heritage Area. *Marine and Freshwater Research*, 62:710–721. ISSN 1448-6059. doi:10.1071/MF10155.
- Harvey, E. S., M. Cappel, J. J. Butler, N. Hall & G. A. Kendrick. 2007. Bait attraction affects the performance of remote underwater video stations in assessment of demersal fish community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 350:245–254. ISSN 01718630. doi:10.3354/meps07192.
- Hastie, T. J. & R. J. Tibshirani. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall / CRC.
- Hearn, A., J. Ketchum, A. P. Klimley, E. Espinoza & C. Peñaherrera. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology*, 157:1899–1915. ISSN 00253162. doi:10.1007/s00227-010-1460-2.
- Heithaus, M. R., D. Burkholder, R. E. Hueter, L. I. Heithaus, H. L. Pratt & J. C. Carrier. 2007. Spatial and temporal variation in shark communities of the lower Florida Keys and evidence for historical population declines. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64:1302–1313. ISSN 0706652X. doi:10.1139/F07-098.
- 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. *Limnology and Oceanography*, 54(2):472–482.
- Heithaus, M. R., A. Frid, A. J. Wirsing & B. Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in ecology & evolution*, 23(4):202–210. doi:10.1016/j.tree.2008.01.003.
- Heupel, M. R., C. A. Simpfendorfer & R. E. Hueter. 2003. Running before the storm: blacktip sharks respond to falling barometric pressure associated with Tropical Storm Gabrielle. *Journal of Fish Biology*, 63:1357–1363. ISSN 1095-8649. doi:10.1046/J.1095-8649.2003.00250.X.
- Hoyos-Padilla, E. M., J. T. Ketchum, A. P. Klimley & F. Galván-Magaña. 2014. Ontogenetic migration of a female scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* in the Gulf of California. *Animal Biotelemetry*, 2(1):1–9.

- Hoyos-Padilla, M. & K. J. T. 2018. Santuario de tiburones y mantas en el Pacífico Mexicano. Revillagigedo, refugio de gigantes. página 280 p.
- Ketchum, J. T., A. Hearn, A. P. Klimley, E. Espinoza, C. Peñaherrera & J. L. Largier. 2014. Seasonal changes in movements and habitat preferences of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) while refuging near an oceanic island. *Marine Biology*, 161:755–767. ISSN 00253162. doi:10.1007/s00227-013-2375-5.
- Ketchum, J. T., M. Hoyos-Padilla, A. Aldana-Moreno, K. Ayres, F. Galván-Magaña, A. Hearn, F. Lara-Lizardi, G. Muntaner-López, M. Grau, A. Trejo-Ramírez *et al.* 2020. Shark movement patterns in the Mexican Pacific: A conservation and management perspective. p. 1–37. En: *Advances in Marine Biology*, tomo 85. Elsevier.
- Klimley, A. P., S. B. Butler, D. R. Nelsons & A. T. Stulls. 1988. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California. *J. Fish Biol*, 33:751–761.
- Klimley, A. P. & D. R. Nelson. 1984. Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15(1):45–54.
- Kneebone, J., J. Chisholm & G. B. Skomal. 2012. Seasonal residency, habitat use, and site fidelity of juvenile sand tiger sharks *Carcharias taurus* in a Massachusetts estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 471:165–181. ISSN 01718630. doi:10.3354/MEPS09989.
- Lack, M. & G. Sant. 2006. World shark catch, production and trade 1990-2003. *Mawson, Australia: Department of the Environment and Heritag.*
- Lara-Lizardi, F., M. Hoyos-Padilla, A. Hearn, A. P. Klimley, F. Galván-Magaña, R. Arauz, S. Bessudo, E. Castro, E. Clua, E. Espinoza, C. Fischer, C. Peñaherrera-Palma, T. Steiner & J. T. Ketchum. 2020. Shark movements in the Revillagigedo Archipelago and connectivity with the Eastern Tropical Pacific. *bioRxiv*, página 2020.03.02.972844. doi: 10.1101/2020.03.02.972844.
- Laroche, R. K. 2006. Ecotourism effects on the interactions between white sharks and Cape Fur seals around a small island seal colony. Tesis de doctorado, Biological Sciences Department-Simon Fraser University.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, 2nd edición.

- MacKeracher, T., A. Diedrich & C. A. Simpfendorfer. 2019. Sharks, rays and marine protected areas: A critical evaluation of current perspectives. *Fish and Fisheries*, 20:255–267. ISSN 14672979. doi:10.1111/faf.12337.
- Maguire, J., M. Sissenwine, J. Csirke & S. Garcia. 2006. The state of world highly migratory, straddling and other high seas fishery resources and associated species. *Food & Agriculture Org*, (495).
- McCullagh, P. & J. A. Nelder. 1989. *Generalized linear models (Monographs on statistics and applied probability 37)*. Chapman and Hall, 2nd edición.
- Molina, J. M. & S. J. Cooke. 2012. Trends in shark bycatch research: Current status and research needs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22:719–737. ISSN 09603166. doi:10.1007/s11160-012-9269-3.
- Muntaner López, G., D. M. M. G. Cabrera & E. M. H. Padilla. 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.
- Pasos Acuña, C. 2018. Efecto del buceo en el comportamiento del tiburón toro *Carcharhinus leucas* y evaluación económica de la especie en el Parque Nacional Cabo Pulmo. Tesis de maestría, Centro de Investigación Biológicas del Noroeste, SC.
- R Core Team. 2022. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reyes-Bonilla, H., J. T. Ketchum, A. L. Cupul-Magaña & P. A. Álvarez del Castillo-Cárdenas. 2014. Evaluación de la capacidad de carga para buceo en la Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. Informe Final para la Dirección de la Reserva de la Biosfera, CONANP. Informe técnico, CONANP.
- Rose, D. 1996. An overview of world trade in sharks and other cartilaginous fishes.
- Rowat, D. & U. Engelhardt. 2007. Seychelles: A case study of community involvement in the development of whale shark ecotourism and its socio-economic impact. *Fisheries Research*, 84:109–113. ISSN 01657836. doi:10.1016/J.FISHRES.2006.11.018.
- 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 Galápagos Islands

- of Darwin and Wolf. *PeerJ*, 2016:e1911. ISSN 21678359. doi:10.7717/PEERJ.1911/SUPP-3.
- 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* 2014 24:4, 24:1089–1103. ISSN 1573-5184. doi:10.1007/S11160-014-9364-8.
- 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*, 56:113–132. ISSN 2215-2075. doi:10.15517/RBT.V56I2.27011.
- Simpfendorfer, C. A. 2000. Predicting Population Recovery Rates for Endangered Western Atlantic Sawfishes Using Demographic Analysis. *Environmental Biology of Fishes* 2000 58:4, 58:371–377. ISSN 1573-5133. doi:10.1023/A:1007675111597.
- Smith, K., M. Scarr & C. Scarpaci. 2010. Grey nurse shark (*Carcharias taurus*) diving tourism: Tourist compliance and shark behaviour at fish rock, Australia. *Environmental Management*, 46:699–710. ISSN 0364152X. doi:10.1007/S00267-010-9561-8.
- Smith, S. E., D. W. Au & C. Show. 2008. Intrinsic rates of increase in pelagic elasmobranchs. *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*, p. 288–297.
- Speed, C. W., M. G. Meekan, I. C. Field, C. R. McMahon, J. D. Stevens, F. McGregor, C. Huveneers, Y. Berger & C. J. Bradshaw. 2011. Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. *Marine Ecology Progress Series*, 429:261–275. ISSN 0171-8630. doi:10.3354/MEPS09080.
- Stevenson, C., L. S. Katz, F. Micheli, B. Block, K. W. Heiman, C. Perle, K. Weng, R. Dunbar & J. Witting. 2007. High apex predator biomass on remote Pacific islands. *Coral Reefs*, 26:47–51. ISSN 07224028. doi:10.1007/s00338-006-0158-x.
- Sybersma, S. 2015. Review of shark legislation in Canada as a conservation tool. *Marine Policy*, 61:121–126. ISSN 0308-597X. doi:10.1016/J.MARPOL.2015.07.008.
- Sánchez-Gómez, H. 2022. Uso de cámaras remotas para el estudio de comunidades de peces pelágicos en el suroeste del Golfo de California y el Archipiélago de Revillagigedo. Manejo y preservación de los recursos naturales con orientación en biología marina, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC.

- Tholan, B., P. Carlson, J. J. Tortolero-Langarica, J. T. Ketchum, A. Trejo-Ramírez, E. Aceves-Bueno & J. E. Caselle. 2020. The biodiversity of fishes at the islas marías biosphere reserve, Mexico, as determined by baited remote underwater video. *Ciencias Marinas*, 46:227–252. ISSN 23959053. doi:10.7773/CM.V46I4.3104.
- Torres, P., R. T. D. Cunha, R. Maia, A. Dos & S. Rodrigues. 2014. Trophic ecology and bioindicator potential of the North Atlantic tope shark. 481:574–581. doi:10.1016/j.scitotenv.2014.02.091.
- Ubeda, A. J., C. A. Simpfendorfer & M. R. Heupel. 2009. Movements of bonnetheads, *Sphyrna tiburo*, as a response to salinity change in a Florida estuary. *Environmental Biology of Fishes*, 84:293–303. ISSN 03781909. doi:10.1007/S10641-008-9436-5/FIGURES/5.
- Villalobos, H. & E. González-Rodríguez. 2022. *satin: Visualisation and Analysis of Ocean Data Derived from Satellites*. R package version 1.1.0.
- 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. *Conservation Biology*, 29:1186–1197. ISSN 1523-1739. doi:10.1111/COBI.12478.
- Whitmarsh, S. K., P. G. Fairweather & C. Huveneers. 2017. What is Big BRUVver up to? Methods and uses of baited underwater video. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27:53–73. ISSN 15735184. doi:10.1007/S11160-016-9450-1/FIGURES/3.
- Whitney, N. M., W. D. Robbins, J. K. Schultz, B. W. Bowen & K. N. Holland. 2012. Oceanic dispersal in a sedentary reef shark (*Triaenodon obesus*): genetic evidence for extensive connectivity without a pelagic larval stage. *Journal of Biogeography*, 39:1144–1156. ISSN 1365-2699. doi:10.1111/J.1365-2699.2011.02660.X.
- Wood, S. N. 2017. *Generalized additive models: an introduction with R*. Taylor & Francis Group, LLC, second edición. ISBN 978-1-4987-2833-1.
- Worm, B., H. K. Lotze & R. A. Myers. 2003. Predator diversity hotspots in the blue ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:9884. ISSN 00278424. doi:10.1073/PNAS.1333941100.
- Zuur, A., A. Mira, F. Carvalho, E. Ieno, A. Saveliev, G. Smith & N. Walker. 2009. Negative Binomial GAM and GAMM to Analyse Amphibian Roadkills. doi:10.1007/978-0-387-87458-6_16.

Apéndices

A. Resultados análisis de tablas de contingencia

Tabla A.1. Resultados de la tabla de contingencia para el tiburón puntas blancas (*Triacodon obesus*). Se muestran los valores obtenidos de la prueba χ^2 sobre la diferencia entre las frecuencias observadas (O) y esperadas (E) entre el año de muestreo y el sitio.

		Boiler	Cabo Pearce	Cañón Roca	Partida
2015	Fo	68.55	17.95	11.06	34.79
	Fe	43.16	36.47	17.17	35.55
	Pearson	3.86	-3.06	-1.47	-0.12
2016	Fo	91.30	71.01	37.98	59.60
	Fe	84.74	71.62	33.72	69.80
	Pearson	0.71	-0.07	0.73	-1.22
2017	Fo	79.20	70.64	37.68	61.70
	Fe	81.27	68.68	32.34	66.94
	Pearson	-0.22	0.23	0.93	-0.64
2018	Fo	68.37	82.98	49.67	73.43
	Fe	89.49	75.63	35.61	73.72
	Pearson	-2.23	0.84	2.36	-0.03
2019	Fo	66.84	73.72	12.53	78.77
	Fe	75.60	63.90	30.08	62.28
	Pearson	-1.00	1.22	-3.20	2.08

Tabla A.2. Resultados de la tabla de contingencia para el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*). Se muestran los valores obtenidos de la prueba χ^2 sobre la diferencia entre las frecuencias observadas (O) y esperadas (E) entre el año de muestreo y el sitio.

		Boiler	Cabo Pearce	Cañón Roca	Partida
	Fo	13.20	76.80	83.96	42.87
2015	Fe	25.17	54.58	91.16	45.93
	Pearson	-2.38	3.01	-0.75	-0.45
	Fo	3.86	15.95	37.5	26.43
2016	Fe	9.72	21.08	35.21	17.73
	Pearson	-1.88	-1.12	0.39	2.06
	Fo	9.90	17.64	31.29	22.86
2017	Fe	9.45	20.51	34.25	17.25
	Pearson	0.14	-0.68	-0.51	1.35
	Fo	16.25	6.18	30.83	13.71
2018	Fe	7.77	16.86	28.16	14.18
	Pearson	3.04	-2.60	0.50	-0.13
	Fo	19.02	18.64	41.88	7.70
2019	Fe	10.12	21.96	36.68	18.48
	Pearson	2.79	-0.71	0.86	-2.51

Tabla A.3. Resultados de la tabla de contingencia para el tiburón puntas plateadas (*Carcharhinus albimarginatus*). Se muestran los valores obtenidos de la prueba χ^2 sobre la diferencia entre las frecuencias observadas (O) y esperadas (E) entre el año de muestreo y el sitio.

		Boiler	Cabo Pearce	Cañón Roca	Partida
	Fo	5.66	0.49	1.52	10.80
2015	Fe	1.62	1.66	11.29	3.91
	Pearson	3.17	-0.90	-2.91	3.48
	Fo	0.48	3.45	11.68	2.17
2016	Fe	1.56	1.59	10.87	3.76
	Pearson	-0.86	1.47	0.25	-0.82
	Fo	NA	0.322	23.30	2.68
2017	Fe	2.30	2.36	16.07	5.57
	Pearson	NA	-1.33	1.80	-1.22
	Fo	1.11	3.09	10.49	1.322
2018	Fe	1.40	1.43	9.78	3.39
	Pearson	-0.25	1.38	0.23	-1.22
	Fo	3.26	3.38	26.18	8.38
2019	Fe	3.61	3.70	25.16	8.72
	Pearson	-0.19	-0.16	0.2	-0.12