

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Caracterización de los patrones de movimiento vertical y
termorregulación del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*)
en Isla Guadalupe, Baja California**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Daniel Alfonso Arellano Millán

Ensenada, Baja California, México
2020

Tesis defendida por
Daniel Alfonso Arellano Millán

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Codirector de tesis

M.C Omar Santana Morales
Codirector de tesis

Dr. Benjamín Barón Sevilla

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Daniel Alfonso Arellano Millán** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Caracterización de los patrones de movimiento vertical y termorregulación del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en Isla Guadalupe, Baja California

Resumen aprobado por:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Codirector de tesis

M.C Omar Santana Morales
Codirector de tesis

En el ecosistema marino, los peces se encuentran expuestos a cambios térmicos que son compensados a través de distintos mecanismos. En general, los tiburones mantienen una temperatura corporal similar a la del ambiente que los rodea y como resultado, su temperatura corporal refleja la temperatura ambiental del medio en que se encuentran (ectotermia). Sin embargo, algunos tiburones de la familia Lamnidae, como el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), son capaces de mantener su temperatura corporal de algunas partes del cuerpo por encima de la temperatura ambiental (endotermia regional). Esta forma de control térmico de ciertos tejidos u órganos es resultado de la estructura de su sistema circulatorio, ya que poseen una compleja red de vénulas y arteriolas llamada *retia mirabilia*. Con la finalidad de conocer los patrones de movimiento vertical y las tasas de transferencia de calor entre los tiburones blancos y el ambiente, se utilizó la técnica de biotelemedría para hacer seguimientos acústicos activos, que registraron temperatura de estómago y los movimientos en la columna de agua de 5 tiburones blancos en isla Guadalupe, Baja California. Se hicieron registros de la temperatura y profundidad en que se encontraban los tiburones con la ayuda de transmisores acústicos colocados en el estómago y en la base de la aleta dorsal. Los seguimientos acústicos duraron de 7.5 a 39.3 hrs y se observó que los tiburones marcados mostraron preferencias por las aguas superficiales y temperaturas de 19 a 23 °C. Así mismo, hubo inmersiones que alcanzaron profundidades de 345 m y que coincidieron con las horas de día con mayor intensidad de luz. Además, utilizando la Ley de enfriamiento de Newton se calculó el coeficiente de transferencia de calor (k) entre los organismos y el medio circundante y se encontró que cuando los organismos se encuentran a temperaturas cálidas la transferencia de calor es mayor (1.51×10^{-1}), en contraste, la transferencia de calor es menor cuando se encuentran a temperaturas frías (8.10×10^{-2}).

Palabras clave: tiburón blanco, biotelemedría, movimientos verticales, termorregulación, transferencia de calor

Abstract of the thesis presented by **Daniel Alfonso Arellano Millán** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

**Characterization of vertical movement patterns and thermoregulation of the white shark
(*Carcharodon carcharias*) in Guadalupe Island, Baja California**

Abstract approved by:

Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Codirector de tesis

M.C Omar Santana Morales
Codirector de tesis

In the marine ecosystem, the fishes are exposed to thermal changes and they have to compensate those changes through different mechanisms. In general, sharks maintain a body temperature similar to the environment around them and as a result, their body temperature reflects the temperature of the environment in which they are (ectothermy). However, there are certain sharks of the Lamnidae family, such as the great white shark (*Carcharodon carcharias*), who are capable of maintaining their body temperature in different parts of their body above the ambient temperature (regional endothermy). This thermal capacity in certain tissues or organs is due to the circulatory system that has a complex network of venules and arterioles called "*retia mirabilia*". In order to know the vertical movement patterns and heat transfer rates by white sharks to the environment, the biotelemetry technique was used to perform active acoustic monitoring that recorded stomach temperature and movements in the water column of 5 white sharks in Guadalupe Island, Baja California. Recordings of the temperature and depth of the sharks were made with the help of acoustic transmitters placed on the stomach and at the base of the dorsal fin. The acoustic monitoring lasted from 7.5 to 39.3 hrs and it was found that the marked sharks showed preferences for surface waters and temperatures of 19 to 23 °C. Likewise, there were dives that reached up to 345 m and that coincided with the hours of the day with the greatest intensity of light. In addition, using Newton's Law of cooling, the heat transfer coefficient (k) of the organisms to the surrounding environment was calculated and it was found that there is a greater heat transfer when the organisms are at warm temperatures (1.51×10^{-1}), in contrast, the heat transfer is lower when they are at cold temperatures (8.10×10^{-2}).

Keywords: white shark, biotelemetry, dives, thermoregulation, heat transfer

Dedicatoria

A mis padres por siempre estar incondicionalmente, por amarme, por escucharme y enseñarme que las cosas requieren de esfuerzo pero nada es imposible.

A mis hermanos por ser mis mejores amigos y por ser mis compañeros de vida. Los amo.

A mi querido abuelo “El Navolato” por ser un gran amigo, inculcarme valores y darme consejos. También, por esas llamadas exclusivamente para preguntarme cosas del tiburón blanco que vio en Discovery channel.

A Omar Santana Morales por darme la oportunidad de trabajar en su equipo y abrirme las puertas desde antes de quedar aprobado en el posgrado. También, por enseñarme que por más difícil que sea la situación siempre hay solución. Gracias por hacer este trabajo menos pesado con tu disponibilidad y amistad; y por cumplir el sueño de bucear con el tiburón blanco.

Al Dr. Oscar Sosa Nishizaki por abrirme las puertas del laboratorio, por ser tan paternal con todos los miembros del lab y fomentar esa convivencia y hermandad entre nosotros. Gracias por su amistad mi Doc.

Al Dr. Benjamín Barón Sevilla por su disponibilidad incondicional y por abrirme nuevos horizontes cuando llegaba a platicar con él con mil dudas en la cabeza. Sin todo ese apoyo brindado las cosas hubieran sido mucho más complicadas. ¡Muchas gracias!

Al Dr. Mario Pardo por todo el apoyo y sugerencias para tener un trabajo de mejor calidad.

A mis compañeros de generación que fueron pieza clave en esta travesía, sin ustedes todo hubiera sido aburrido y complicado. Me quedo con todos esos buenos momentos que compartimos y nos divertimos. Las risas, cascaritas y cheves con Abdiel, Alexis, Erick y Fer; las pláticas, cafecitos y chismes con mi parcera Salomé; apapachos, risas y pláticas con Clau, Miriam y Ángeles. Los voy a extrañar.

Al laboratorio de Ecología Pesquera por ser tan alivianados y hacerme sentir en casa. Por todo el apoyo académico y moral. Doc, Salo, Zuri, Masao, Kena, Meli, Emi, Carmencita, Rafa, Óscar, Luz y Christian. Siempre recibí su apoyo de alguna u otra manera y les doy las gracias por eso y por su amistad.

A los demás miembros del equipo que estuvimos trabajando en Guadalupe. Marc, mi mentor en el campo. Gracias por la paciencia, por enseñarme y por ayudarme a obtener los datos y trabajarlos. También, al capitán Pedro por todas sus pláticas y agilizar el trabajo con sus habilidades en el mar.

A David Ramírez por apoyarme y tomarse el tiempo de hablar cuando tenía dudas.

A todos mis carnales en Guerrero Negro y a los que ya se fueron.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) por el apoyo académico, administrativo y económico para la realización de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de maestría otorgada durante el periodo de agosto del 2018 a agosto del 2020.

A Ecología Cielo Mar y Tierra: Conservación sin fronteras (ECOCIMATI A.C.) por darme la oportunidad de colaborar, aprender e informar a las personas acerca del valor e importancia de la conservación del tiburón blanco.

A todas las organizaciones sin fines de lucro y empresas que se encuentran involucradas en el proyecto de monitoreo biológico del tiburón blanco en isla Guadalupe, que sin su colaboración esta labor sería casi imposible.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción	
1.1 Antecedentes.....	4
1.1.1 Movimientos verticales.....	4
1.1.2 Movimientos costeros y pelágicos.....	5
1.1.3 Patrones de movimiento diarios (diurno/nocturno).....	5
1.1.4 Sistema de termorregulación.....	6
1.2 Justificación.....	7
1.3 Hipótesis.....	8
1.4 Objetivos.....	8
1.4.1 Objetivo general	8
1.4.2 Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Metodología	
2.1 Área de estudio.....	9
2.2 Seguimiento acústico activo.....	10
2.3 Transmisores.....	11
2.4 Tamaño y marcaje de individuos.....	12
2.5 Registro de la información.....	13
2.6 Registro de las señales.....	14
2.7 Análisis de los datos acústicos.....	14
2.8 Cálculo del coeficiente de transferencia de calor (k).....	15
Capítulo 3. Resultados	
3.1 Tiburones marcados.....	16

3.2 Distribución en la columna de agua.....	17
3.2.1 Preferencia de profundidades.....	17
3.2.2 Preferencia de temperaturas.....	19
3.3 Capacidad termorreguladora.....	20
3.3.1 Diferencial de temperatura.....	21
3.4 Coeficiente de transferencia de calor (k).....	23
3.4.1 Enfriamiento y calentamiento.....	27
Capítulo 4. Discusión	
4.1 Distribución en la columna de agua.....	28
4.1.1 Profundidad y temperatura.....	28
4.2 Diferencial de temperatura (interna vs externa).....	29
4.3 Coeficiente de transferencia de calor (k).....	31
Capítulo 5. Conclusiones.....	34
Literatura citada.....	35

Lista de figuras

Figura		Página
1	Mapa de La Reserva de la biosfera isla Guadalupe (GI), Baja California (BC), México con el polígono delimitado para actividades turísticas “rada Norte”	10
2	A) Transmisor acústico externo. B) Transmisor acústico interno. Tomado de: https://www.vemco.com/products	11
3	A) Marca interna fijada a cabeza de atún antes de alimentar a tiburón. B) Marca externa montada en una hawaiana antes de fijarla al tiburón.....	13
4	A) Receptor VR100. B) Hidrófono uni-direccional fijado a una barra de acero galvanizado	13
5	Hidrófono omni-direccional VH165.....	14
6	Correlación entre la temperatura ambiental y la profundidad de los 5 tiburones marcados.....	17
7	Porcentaje de tiempo que los 5 tiburones permanecieron a distintas profundidades (barras blancas= día, barras negras= noche).....	18
8	Perfiles de distribución batimétrica y temperatura corporal de los 5 tiburones blancos marcados. Las flechas señalan las profundidades mayores alcanzadas por los tiburones TB-2016-5-M-2 (213 m) y TB-2019-5-H-4 (345 m).....	18
9	Temperatura ambiental a la que los tiburones estudiados estuvieron expuestos en isla Guadalupe los 3 años de estudio.....	19
10	Porcentaje de tiempo de permanencia de los 5 tiburones a distintas temperaturas del agua (barras blancas= día, barras negras= noche).....	20
11	Registros de la temperatura estomacal de los 5 ejemplares de tiburón blanco marcados en las costas de isla Guadalupe y su relación con la temperatura del agua.....	21
12	Diferencial de temperatura de los 5 tiburones blanco (las flechas señalan el diferencial de temperatura menor y el mayor).....	22
13	Diferencial de temperatura entre el medio circundante y el estómago de los 5 tiburones, expresado como el porcentaje de tiempo al que se presentó cada valor (barras blancas= día, barras negras= noche).....	22
14	Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2016-4-H-1. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.....	23

15	Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2016-5-M-2. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.....	24
16	Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2017-4-H-3. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.....	24
17	Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2019-5-H-4. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.....	25
18	Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2019-4.5-H-5. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.....	26

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Características de los tiburones sujetos al seguimiento acústico.....	16
2	Valores del coeficiente k constante para determinar TCAL2 en condiciones de enfriamiento y calentamiento.....	23
3	Valores de coeficiente de transferencia de calor (k) para todos los tiburones.....	26
4	Valores de coeficiente de transferencia de calor (k) de todos los individuos.....	27

Capítulo 1. Introducción

En el ecosistema marino se presentan fluctuaciones térmicas constantes relacionadas con la biología y los cambios oceanográficos que afectan la ganancia y pérdida de calor en la columna de agua, impactando la estratificación y la mezcla térmica del océano (Mann y Lazier, 2005). Los peces se encuentran expuestos a cambios térmicos y se ven obligados a compensarlos a través de distintos mecanismos conductuales, neuroendócrinos y bioquímicos (Angilleta *et al.*, 2002). Una gran mayoría de los tiburones mantienen una temperatura corporal que no es independiente del ambiente que los rodea (Bernal y Lowe, 2015). Como resultado, su temperatura corporal refleja la temperatura ambiental en que se encuentran (i.e. ectotermia). Lo anterior, se debe a que todo el calor metabólicamente producido es rápidamente perdido por transferencia convectiva, a través de la sangre en las branquias durante el intercambio de gases (O₂, CO₂ y otros productos residuales como el amonio), o por conducción térmica a través del cuerpo (Brill *et al.*, 1994). Sin embargo, algunos tiburones de la familia Lamnidae, como el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), son capaces de mantener su temperatura corporal por encima de la ambiental (i.e. endotermia). El tipo de termorregulación presente en este grupo de tiburones se caracteriza por su capacidad de elevar la temperatura de distintos tejidos corporales como las vísceras (Carey *et al.*, 1981; Tricas y McCosker, 1984; Carey *et al.*, 1985; McCosker, 1987; Goldman, 1997; Bernal *et al.*, 2001b), ciertas fibras musculares (Carey y Teal, 1969; Carey *et al.*, 1982; Carey *et al.*, 1985; Bernal *et al.*, 2001b), los ojos y el cerebro (Block y Carey, 1985). Esta adaptación les confiere una temperatura superior a la del medio en regiones corporales específicas y por lo tanto una tasa metabólica mayor (Dickson y Graham, 2004; Wegner *et al.*, 2015).

Las especies de la familia Lamnidae poseen una fisiología térmica particular que difiere de los verdaderos ectotermos y endotermos, por lo cual son llamados “endotermos regionales” y una de sus principales características es que pueden incrementar la temperatura de tejidos u órganos específicos (Dickson y Graham, 2004). Así mismo, debido a su fisiología térmica intermedia entre ectotermos y endotermos, algunos autores han propuesto el término “mesotermia” para estas especies (Grady *et al.*, 2014). Esta capacidad térmica en ciertos tejidos u órganos se da gracias al sistema circulatorio, ya que posee una compleja red de vénulas y arteriolas llamada “*retia mirabilia*” o “red maravillosa”, que intercambia el calor en contracorriente, donde la sangre venosa caliente transfiere calor a la sangre arterial fría (Stevens, 2011). Estas “*retia mirabilia*” están localizadas en el cerebro y ojos (*retia* orbital), músculos (*retia* subcutánea lateral) y vísceras (*retia* suprahepática) (Goldman, 1997); y permiten retener el calor generado metabólicamente por la actividad continua de los músculos durante el nado sostenido,

así como por la digestión y asimilación de los alimentos (Carey y Teal, 1969; Carey *et al.*, 1985; Wolf *et al.*, 1988).

Se han propuesto múltiples hipótesis en relación con las ventajas que la endotermia regional les podría conferir a estos peces (Carey *et al.*, 1982; Dickson y Graham, 2004). Una de las hipótesis que ha recibido mucha atención y apoyo es la que se refiere a la expansión del nicho térmico. Esta hipótesis plantea que el incremento de la temperatura corporal en distintas partes del cuerpo, producto de la endotermia regional, podría permitir el uso de distintos recursos alimentarios de aguas más frías ya sea a mayores profundidades o mayores latitudes (Bernal *et al.*, 2001a). Por otro lado, como consecuencia de la retención del calor metabólicamente generado, hay un incremento en las tasas metabólicas de importantes procesos fisiológicos (cinética enzimática, función proteica, metabolismo, etcétera) (Reynolds y Casterlin, 1980; Clarke y Fraser, 2004; Dickson y Graham, 2004; Wegner *et al.*, 2015). La tasa metabólica de los organismos juega un rol fundamental en su ecología a través del establecimiento de un “ritmo de vida” (Brown *et al.*, 2004). Es decir, los organismos ectotermos tienen generalmente una temperatura menor en sus cuerpos por lo que sus tasas metabólicas son menores comparado con endotermos del mismo tamaño (Watanabe *et al.*, 2019). De esta manera, el conocer las características biológicas y ecológicas de los organismos ectotermos y endotermos ha permitido comprender los estilos de vida de las distintas especies (Watanabe *et al.*, 2015; Watanabe *et al.*, 2019).

El tiburón blanco es una especie de gran interés ecológico (Carey *et al.*, 1982; Del Raye *et al.*, 2013; Domeier y Nasby-Lucas, 2008), turístico (Domeier y Nasby-Lucas, 2007) y científico. Por sus características fisiológicas se dispone de estudios de telemetría enfocados en sus características endotérmicas y de termorregulación (Carey *et al.*, 1982; Carey *et al.*, 1985; Goldman, 1997). Esta especie pertenece a la subclase *Elasmobranchii* y a su vez a la familia Lamnidae; es un depredador tope que se distribuye globalmente en los océanos templados y subtropicales, con hábitos tanto costeros como pelágicos (Compagno, 2001). Debido a que los tiburones blancos tienen la capacidad de viajar grandes distancias y utilizar ambientes lejanos de la costa (Bonfil *et al.*, 2005; Bruce *et al.*, 2006; Weng *et al.* 2007b), el estudio de sus características biológicas y ecológicas es una tarea compleja, lo que se refleja en la carencia de conocimientos (Lowe y Goldman, 2001; Watanabe *et al.*, 2019).

Gracias a las tecnologías biotelemétricas, es posible obtener datos de los animales y de su ambiente natural en tiempo real. El seguimiento acústico pasivo de individuos es uno de los métodos más comunes, ya que la recuperación de información de los animales marcados es relativamente fácil con el uso de estaciones receptoras sumergidas (Donaldson *et al.*, 2014; Hussey *et al.*, 2015). La marca es

usualmente un transmisor colocado en el animal, que emite señales acústicas en una frecuencia dada. La presencia del animal es grabada cuando las transmisiones son detectadas por un hidrófono receptor. Sin embargo, la eficiencia de la detección varía entre los distintos ambientes y las condiciones del agua, lo cual representa una de las principales limitaciones de este método (Donaldson *et al.*, 2014). Por otro lado, existe el seguimiento acústico activo, en el que se le coloca al individuo un transmisor equipado con sensores de temperatura, profundidad (presión), velocidad, salinidad y otros parámetros. El transmisor emite una señal ultrasónica captada por un equipo receptor a bordo de una embarcación que sigue al individuo en todo momento (Bernal y Lowe, 2015).

Esta aproximación de marcaje acústico, ha sido crucial en las investigaciones para comprender cómo se mueven los organismos en la columna de agua (Goldman, 1997; Klimley *et al.*, 2002) y ha permitido conocer sus preferencias de temperatura (Weng *et al.*, 2007a; Domeier y Nasby-Lucas, 2008), la profundidad de sus inmersiones o alguna otra asociación que pueda estar influyendo en su distribución (Carey *et al.*, 1985; Goldman, 1997; Domeier y Nasby-Lucas, 2008). Estas tecnologías también se han utilizado para conocer aspectos de la conducta de estos organismos (Weng *et al.*, 2007a; Bruce *et al.* 2006), así como las temperaturas corporales de distintas regiones del cuerpo y sus ajustes ante las distintas variables oceanográficas a las cuales están sometidos (Carey *et al.*, 1982; Goldman, 1997). De esta manera, se han hecho asociaciones entre la temperatura ambiental y los efectos que se producen en la temperatura corporal de los organismos en los diferentes estratos de agua, principalmente estableciendo escenarios de “enfriamiento” y “calentamiento” y por lo tanto de la transferencia de calor corporal hacia el medio circundante (Neill *et al.*, 1976; Holland *et al.*, 1992; Brill *et al.*, 1994; Bernal *et al.*, 2001b). De esta manera, la telemetría acústica, definida como la grabación remota del comportamiento, fisiología y datos ambientales por medio de transmisores electrónicos unidos al cuerpo de los animales, es una herramienta eficaz para evaluar el comportamiento de ciertas especies a través de sus movimientos (Hays *et al.*, 2016).

Uno de los métodos más comunes que se han utilizado para estimar la transferencia de calor corporal hacia el medio circundante es a través del uso del coeficiente de transferencia de calor (k), el cual se obtiene partiendo de la ley de enfriamiento de Newton, calculando el cambio del diferencial de temperatura entre el medio circundante y la temperatura corporal en el tiempo. Este método se ha implementado en peces con endotermia regional, principalmente túnidos, en condiciones controladas y en vida libre (Neill *et al.*, 1974; Neill *et al.*, 1976; Holland *et al.*, 1992; Brill *et al.*, 1994). También, se ha implementado en lámnidos (Bernal *et al.*, 2001b) con la finalidad de conocer las respuestas termorregulatorias y los cambios en la transferencia de calor (enfriamiento o calentamiento) que les permiten mantener un equilibrio óptimo en la temperatura corporal, y que son dependientes de la

temperatura ambiental a la cual se encuentran sometidos estos organismos. Esta capacidad termorreguladora, que depende del funcionamiento de estructuras especializadas como la “*retia mirabilia*” puede estar asociada con distintos tipos de comportamiento como la alimentación (Jorgensen *et al.*, 2009; Gaube *et al.*, 2018; Watanabe *et al.*, 2019), la reproducción (Del Raye *et al.*, 2013) y la migración (Jorgensen *et al.*, 2009; Del Raye *et al.*, 2013), entre otros (Carey *et al.*, 1982).

En esta tesis se estudiarán los movimientos estacionales del tiburón blanco en la columna de agua, así como la profundidad y la temperatura a la que se encuentran sometidos a lo largo del día en isla Guadalupe y la relación con su fisiología termorreguladora.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Movimientos verticales

Los movimientos del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) han sido un tópico de estudio con gran relevancia en las últimas décadas (e.g. Carey *et al.*, 1982; Goldman, 1997; Bonfil *et al.*, 2005; Gaube *et al.*, 2018). Se han generado estudios con distintos objetivos, principalmente por medio de tecnología electrónica de marcaje, que han permitido entender el comportamiento (Jorgensen *et al.*, 2009; Watanabe *et al.*, 2019), el uso del hábitat (Jorgensen *et al.*, 2009; Gaube *et al.*, 2018), la reproducción (Jorgensen *et al.*, 2009; Del Raye *et al.*, 2013) y la alimentación (Watanabe *et al.*, 2019; Gaube *et al.*, 2018), entre otros aspectos de su biología y ecología (Bonfil, *et al.*, 2005; Domeier y Nasby-Lucas, 2008; Del Raye *et al.*, 2013). Con respecto a los movimientos diarios en la columna de agua, la conducta es muy variable y depende de cada individuo. Se ha encontrado que en la plataforma continental tienen una distribución más superficial, que en algunos casos se ha relacionado con zonas donde se encuentran colonias de pinnípedos, este comportamiento se ha descrito como “patrullaje” (Carey *et al.*, 1982; Goldman, 1997; Goldman y Anderson, 1999; Klimley *et al.*, 2001). Sin embargo, en las zonas pelágicas, el tiburón blanco presenta distribuciones bimodales, asociadas con la alimentación y la orientación con fines migratorios (Le Boeuf, 2004; Bonfil *et al.*, 2005; Bonfil *et al.*, 2010). Durante los eventos de migración, el animal podría permanecer cerca de la superficie con la finalidad de percibir las señales cósmicas para orientarse, tales como las estrellas o el sol (Bonfil *et al.*, 2005; Weng *et al.*, 2007b). Así mismo, en las zonas profundas, podría realizar inmersiones con fines alimenticios o de orientación, ya sea mediante los campos magnéticos o la composición química de las masas de agua a través del olfato (Westerberg, 1982; Carey y

Scharold, 1990; Klimley *et al.* 2002; Bonfil *et al.*, 2005). No obstante, además de tener preferencias por algún estrato particular de la columna de agua, las inmersiones se realizan siguiendo patrones diarios o cíclicos de distribución vertical, de manera que las inmersiones más profundas son más frecuentes durante la fotofase (Weng *et al.*, 2007a; Gaube *et al.*, 2018).

1.1.2 Movimientos costeros y pelágicos

Los estudios sobre los movimientos de los tiburones blancos se han centrado tanto en sus movimientos costeros como en los transoceánicos. El conocimiento de sus comportamientos en la columna de agua y su permanencia en las distintas zonas del océano, han permitido entender su uso del hábitat. Los estudios que han utilizado tecnologías biotelemétricas se han concentrado en diferentes regiones del mundo, principalmente países como México (Domeier y Nasby-Lucas, 2007; Domeier y Nasby-Lucas, 2008), E.U.A (Le Boeuf, 2004; Weng *et al.*, 2007b), Sudáfrica (Bonfil *et al.*, 2005) y Nueva Zelanda (Bonfil *et al.*, 2010). Es importante mencionar que dichas regiones se caracterizan por la ocurrencia de agregaciones estacionales de estos individuos.

Se han colocado marcas satelitales y acústicas a tiburones blancos con la finalidad de encontrar patrones de movimiento en las distintas zonas a las que se encuentran. Se ha observado que cuando están sobre la plataforma continental, pasan la mayor parte del tiempo cerca de la superficie (~80-90%), sin exceder los 50 m de profundidad (Le Boeuf, 2004; Bonfil *et al.*, 2005; Weng *et al.*, 2007b; Bonfil *et al.*, 2010). Así mismo, cuando se encuentran en aguas pelágicas, también permanecen en profundidades superficiales. Sin embargo, hacen inmersiones a profundidades cercanas a los 1000 m de profundidad (Le Boeuf, 2005; Bonfil *et al.*, 2005; Weng *et al.*, 2007b; Bonfil *et al.*, 2010).

1.1.3 Patrones de movimiento diarios (diurno/nocturno)

Otro tópico de estudio relacionado con los tiburones blancos se ha centrado en los patrones diarios de movimiento. Es decir, los desplazamientos que los individuos realizan en la columna de agua a lo largo del día. Esto ha permitido comprender la relación entre esta conducta y las fases luminosas y oscuras del día, y de esta manera se han podido hacer asociaciones principalmente con la alimentación

(Weng *et al.*, 2007a; Jorgensen *et al.*, 2009; Gaube *et al.*, 2018) y la reproducción (Jorgensen *et al.*, 2009; Del Raye *et al.*, 2013).

Los estudios relacionados con los estadios de maduración del tiburón blanco han revelado un patrón marcado en los movimientos diarios, en los que se ha observado que tanto los juveniles como los adultos tienden a hacer inmersiones a mayor profundidad durante el día, mientras que durante la noche permanecen en la superficie (Weng *et al.*, 2007a; Gaube *et al.*, 2018). Por otro lado, se ha descrito una asociación entre factores astronómicos y oceanográficos, que puedan ejercer una influencia en los desplazamientos de los tiburones en la columna de agua, ya que los individuos juveniles alcanzan mayores profundidades en presencia de luna llena (Weng *et al.*, 2007a). Así mismo, los tiburones exhiben un uso extensivo de remolinos anticiclónicos para alcanzar mayores profundidades (Gaube *et al.*, 2018).

1.1.4 Sistema de termorregulación

Los lámnidos y atúnes se consideran grupos convergentes en términos evolutivos, debido a que poseen especializaciones anatómicas y fisiológicas que les proporcionan un mejor rendimiento natatorio, así como por la utilización de la *retia mirabilia* como un intercambiador de calor por contra corriente, con lo cual mantienen el calor metabólico en ciertas regiones del cuerpo (Carey y Teal, 1969; Carey *et al.*, 1985; Bernal *et al.*, 2001).

Los primeros estudios sobre la termorregulación de los túnidos resaltaron su capacidad para mantener las temperaturas corporales varios grados centígrados por encima de las temperaturas del medio (Barrett y Hester, 1964; Carey y Teal, 1966; Carey y Teal, 1969). Después, los estudios en atunes indicaron que la tasa de transferencia de calor entre el organismo y el medio circundante se modifica dependiendo de la temperatura del ambiente a la que los organismos se encuentran expuestos. De esta manera, la tasa de transferencia de calor se relacionó con los patrones de distribución de los individuos en la columna de agua y con su respuesta a los cambios en los gradientes de temperatura del medio (Neill *et al.*, 1974; Neill *et al.*, 1976; Holland *et al.*, 1992; Brill *et al.*, 1994).

Por otro lado, en uno de los primeros estudios sobre termorregulación en lámnidos, se colocaron sensores biotelemétricos en 12 tiburones mako (*Isurus oxyrinchus*) y 2 marrajos sardineros (*Lamna nasus*) y se midió la temperatura muscular de cada individuo (Carey y Teal, 1969). Se comprobó que gracias a la

compleja red de vénulas y arteriolas (*retia mirabilia*), los tiburones de estas especies pueden mantener temperaturas superiores a la del medio que los rodea (Carey y Teal, 1969). Los estudios en tiburones de esta familia de elasmobranquios (Lamnidae) se desarrollaron con la ayuda de termistores y artefactos electrónicos que se colocaron en los ejemplares, con la finalidad de obtener temperaturas de distintas partes corporales (músculo, vísceras y encéfalo). De esta manera se confirmó la capacidad termorreguladora de las especies *I. oxyrinchus*, *L. nasus* y *C. carcharias*, pertenecientes a esta familia (Carey y Teal, 1969; Carey *et al.*, 1981; Carey *et al.*, 1982; Tricas y McCosker, 1984; Block y Carey, 1985; Carey *et al.*, 1985; McCosker, 1987).

Los estudios más relevantes con respecto a la temperatura estomacal del tiburón blanco se realizaron en Australia y California (McCosker, 1987; Goldman, 1997). En estos estudios, por medio de la ingesta se les colocó un sensor interno a un total de 4 tiburones blancos y se llegó a la conclusión de que estos animales pueden mantener una temperatura estomacal entre 7.4 y 14.3 °C por encima de la temperatura a la que se encuentran nadando (18.1 y 13.9 °C, respectivamente). Sin embargo, es posible que los valores del diferencial de temperatura entre el estómago y agua oceánica consignados en este estudio sean imprecisos, debido a que se utilizó la temperatura superficial del mar y no la temperatura del ambiente en el que se encontraba el tiburón a cada momento. El estudio de la transferencia de calor entre los elasmobranquios y el medio circundante se han llevado a cabo tanto en organismos en vida libre como en cautiverio y se ha demostrado que la tasa de la transferencia de calor es distinta en temperaturas cálidas y frías (Bernal *et al.*, 2001b; Coffey *et al.*, 2020).

1.2 Justificación

El tiburón blanco está protegido por distintitos organismos internacionales y leyes mexicanas que lo catalogan como vulnerable y amenazado, respectivamente (IUCN, por sus siglas en inglés; DOF, 2010). En México, está prohibida su comercialización, captura y retención (DOF, 2007). Por otro lado, en isla Guadalupe se ha desarrollado una importante actividad económico-turística, que en los últimos años ha tenido un crecimiento exponencial y que se relaciona con los tiburones blancos. Sin embargo, hay una carencia de información científica de la especie, que sustente el desarrollo de planes de manejo eficaces, por lo que se requiere de mayores esfuerzos de investigación que conduzcan al conocimiento más profundo de la biología y ecología de esta especie.

El conocimiento de los patrones de movimiento en la columna de agua y de las capacidades de termorregulación del tiburón blanco, ayudarán a comprender la forma en que utiliza la columna de agua y sus implicaciones metabólicas. De esta manera, con los antecedentes conductuales de los movimientos verticales a lo largo del día y los aspectos termorregulatorios que están implicados, es posible aportar información relevante para el establecimiento de medidas de manejo de la especie, haciendo énfasis en los aspectos ecológicos, biológicos y turísticos.

1.3 Hipótesis

- Los patrones del **movimiento vertical** de los tiburones blancos están influenciados por la **profundidad, la temperatura y horas del día**.
- Las **tasas de transferencia de calor** corporal del tiburón blanco están influenciadas por las **temperaturas del agua**.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

- Caracterizar los patrones de movimiento vertical y termorregulación del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en la Reserva de la biosfera isla Guadalupe.

1.4.2. Objetivos específicos

- Caracterizar los patrones de movimiento vertical del tiburón blanco con relación a la profundidad, la temperatura oceánica y horas del día.
- Caracterizar las tasas de intercambio de calor del tiburón blanco con respecto a la temperatura del medio.

Capítulo 2. Metodología

Los datos del seguimiento acústico de tiburón blanco fueron generados en septiembre del 2016, noviembre del 2017 y septiembre-octubre del 2019 en la Reserva de la biósfera (RB) isla Guadalupe (29°01'42" N 118°17'30" O).

La información obtenida sobre los patrones de movimiento y temperatura ambiental e interna de los individuos se colectó mediante la técnica de telemetría acústica activa (descrito en el apartado 2.2) y proviene de 5 tiburones blancos adultos en vida libre de los cuales 4 son hembras con un tamaño entre los 4 y 5 m de longitud total (LT), y un macho de aproximadamente 5 m (LT) (Tabla 1). Es importante señalar que estos seguimientos acústicos forman parte de una investigación general que tiene como objetivo principal caracterizar el comportamiento del tiburón blanco durante la actividad turístico-recreativa de observación de la especie mediante el buceo en jaula.

2.1 Área de estudio

Isla Guadalupe es una isla volcánica localizada aproximadamente a 260 km de la costa del Pacífico de la Península de Baja California en el noroeste mexicano (29° 11' N y 118° 16'). Es la última frontera de México en su extremo más occidental y septentrional. La isla tiene una longitud de 41 km en dirección norte-sur y aproximadamente 15 km de ancho, y el océano que la rodea alcanza profundidades mayores a los 3500 m. La isla Guadalupe fue decretada Reserva de la biosfera el 25 de abril de 2005 por su riqueza biológica y endemismos (DOF, 2010). Las áreas oceánicas adyacentes a esta isla se han catalogado como una importante área de agregación del tiburón blanco, santuario de pinnípedos y área de crianza y reproducción para el elefante marino *Mirounga angustirostris*, el lobo fino de Guadalupe *Arctocephalus townsendi* y el lobo de California *Zalophus californianus* (Gallo-Reynoso; 1994; Domeier y Nasby-Lucas, 2007).

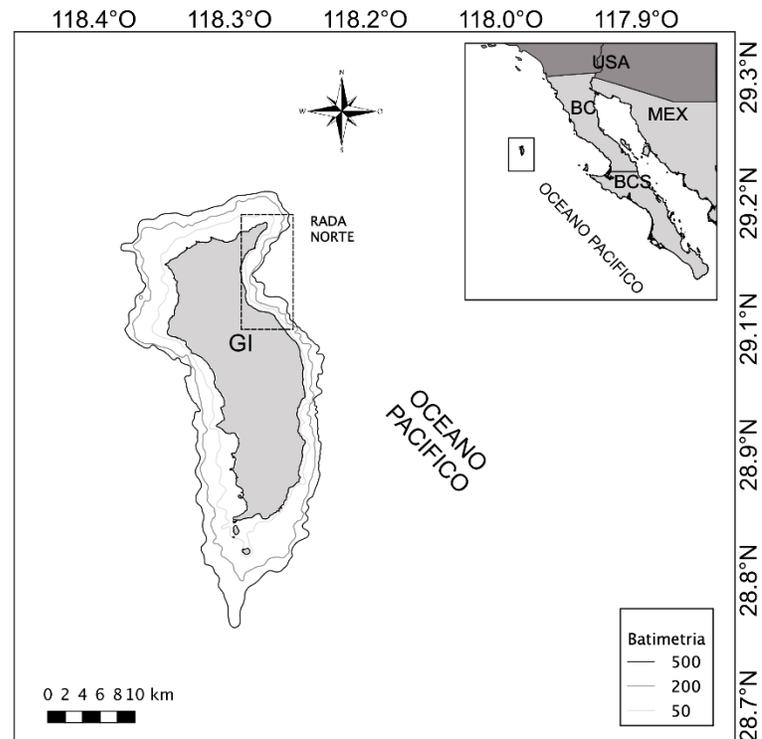


Figura 1. Mapa de La Reserva de la biosfera isla Guadalupe (GI), Baja California (BC), México con el polígono delimitado para actividades turísticas “rada Norte”.

2.2 Seguimiento acústico activo

El seguimiento acústico activo de individuos es uno de varios métodos de telemetría, se colocaron dos transmisores ultrasónicos en el cuerpo de un individuo, específicamente en la base de la aleta dorsal y el estómago. Los transmisores emitieron una señal ultrasónica captada por un equipo receptor (VEMCO-VR-100) a bordo de la embarcación que siguió al individuo en todo momento, a una distancia no mayor de 200 m, para evitar la pérdida de su seguimiento, pero a su vez para no modificar su comportamiento natural (Hussey *et al.*, 2015; Bernal y Lowe, 2015).

2.3 Transmisores

Los transmisores V16TP-6x y V16TP-5x utilizados en este proyecto fueron manufacturados por VEMCO (Bedford, Nova Scotia, Canada) y fueron equipados con sensores de temperatura y presión, este último para registrar la profundidad. Este tipo de transmisores acústicos emiten una señal ultrasónica continua (1 dato cada 3 segundos), por lo que son adecuados para seguir a bordo de una embarcación a los individuos marcados. Los principales datos emitidos por los transmisores fueron: fecha, hora, temperatura y profundidad (presión). La ubicación de cada tiburón se hizo mediante su seguimiento activo (a bordo de una embarcación), utilizando la fuerza de la señal y frecuencia (kHz).

Para este estudio, los transmisores fueron programados para registrar la temperatura con un intervalo de 0 a 40 °C y la profundidad con un intervalo de 0 a 680 m a frecuencias que van desde los 51 a 84 kHz. Por último, el sensor utilizado para registrar las variables ambientales o externas y que va anclado en la base de la aleta dorsal fue equipado con un “Shark Case” que lo protege de golpes y raspaduras; con respecto al sensor utilizado para registrar la temperatura interna de los individuos, a pesar de que no contó con el “Shark Case”, fue protegido con pintura de esmalte inerte para evitar corrosión en el estómago de los individuos sujetos al estudio (Figura 2).

En todos los seguimientos acústicos se colocaron marcas internas y externas con una diferencia de hasta 10 kHz entre ellas con el fin de que una vez colocadas en el individuo, las frecuencias no interfirieran entre si y generaran información incorrecta.

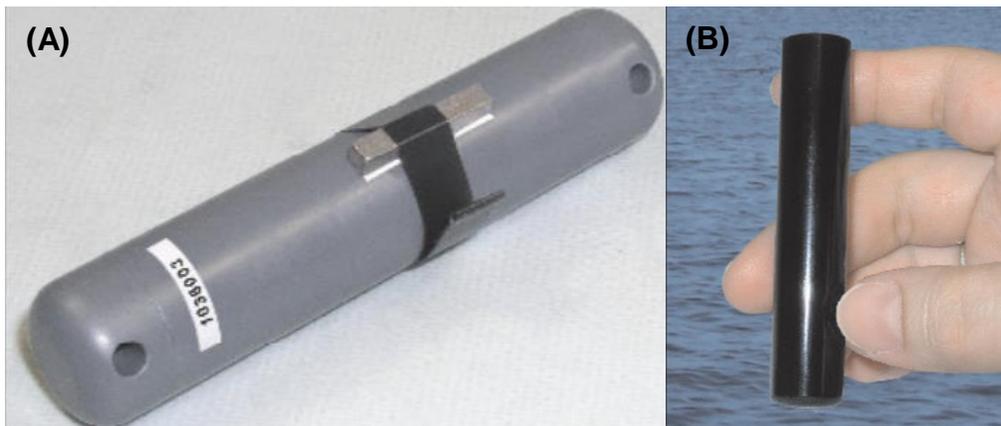


Figura 2. A) Transmisor acústico externo. B) Transmisor acústico interno. Tomado de: <https://www.vemco.com/products>

2.4 Tamaño y marcaje de individuos.

Debido a que el objetivo principal de la investigación fue caracterizar el comportamiento del tiburón blanco durante las actividades turísticas, los estudios de seguimiento acústico están dirigidos a individuos adultos (>3.5 m LT), que tienen una mayor interacción con las embarcaciones turísticas. En ese sentido, para este estudio se seleccionaron individuos de entre 3.5 y 5 m LT, los cuales fueron atraídos a una embarcación menor de fibra de vidrio tipo panga (motor fuera de borda) utilizando los atrayentes autorizados (carnada de pescado de la región) amarrados a una línea de material biodegradable y una boya. Una vez que el tiburón se encontraba cerca de la embarcación, se calculó la talla y se identificó el sexo. El sexo se determinó utilizando material de video y fotografía submarina generada mientras el tiburón era atraído para colocar las marcas acústicas. La longitud total (LT) fue estimada por comparación con la longitud de la embarcación (6.7 m) a partir de repetidas observaciones de los tiburones en posición paralela a la embarcación.

Una vez realizado lo anterior, se utilizaron dos métodos distintos de marcaje dependiendo de la marca: para registrar la temperatura interna (temperatura del estómago), se colocó un transmisor acústico atado con cuerda biodegradable a la carnada (cabeza de atún) que se les proporcionó a los tiburones para que pudieran ingerirlo (Figura 2B; 3A). Por otro lado, con la finalidad de conocer la temperatura del medio circundante y la profundidad a la que el animal se encontraba, se colocó externamente un transmisor acústico (Figura 2A). El transmisor se sujetó con un mono filamento de plástico a una punta tipo “dardo” de plástico quirúrgico, que es eliminado por el propio cuerpo del tiburón con el paso del tiempo. Así mismo, el anclaje contó con una boya pequeña de seguridad, con la finalidad de que el transmisor flotara en caso de que no se colocara exitosamente en el tiburón. Este transmisor se colocó en la base de la primera aleta dorsal con la ayuda de una “hawaiana”, adaptada con un dispositivo diseñado especialmente para el tipo de anclaje (Figura 3B).



Figura 3. A) Marca interna fijada a cabeza de atún antes de alimentar a tiburón. B) Marca externa montada en una hawaiana antes de fijarla al tiburón.

2.5 Registro de la información

Inmediatamente después de que la marca interna fuera ingerida por el tiburón y que se colocó la marca externa, comenzó el seguimiento y los datos generados por los transmisores acústicos fueron captados y decodificados por un receptor (VR100) con GPS incluido. Para captar la señal de las marcas en el agua, se utilizó un hidrófono uni-direccional (VH110) que se posicionó de acuerdo a la señal obtenida por la marca colocada en el tiburón (Figura 4A y 4B). Se procuró estar siempre cerca del tiburón (~200 m) hasta llegar al punto donde no variara la recepción de la señal al mover el hidrófono en cualquier dirección. Sin embargo, debido a las condiciones oceanográficas y el comportamiento de los individuos eso no siempre fue posible.



Figura 4. A) Receptor VR100. B) Hidrófono uni-direccional fijado a una barra de acero galvanizado.

2.6 Registro de las señales

Para el registro de las señales emitidas por los sensores colocados en cada tiburón, se siguió continuamente la trayectoria hasta por un periodo de 24 hrs o por el tiempo que las condiciones oceanográficas alrededor de la isla permitieron, tratando de obtener datos de comportamiento diurnos y nocturnos. Cuando el seguimiento se suspendía, durante los días siguientes se buscaba al individuo marcado, para verificar si tenía aún las dos marcas y poder comenzar un nuevo seguimiento acústico independiente. En este caso, las búsquedas fueron realizadas primeramente preguntando a las embarcaciones turísticas sobre su avistamiento y posteriormente haciendo un barrido general dentro de la rada Norte de la isla, partiendo desde el área donde fue avistado por última vez, haciendo un “zig-zag” paralelo a la costa y dirigiendo la embarcación hacia la dirección donde la señal acústica fuera más fuerte. Para esta búsqueda se utilizó el hidrófono omni-direccional VH165, el cual aumenta su capacidad de recepción a 400 m y 360° (Figura 5).



Figura 5. Hidrófono omni-direccional VH165.

2.7 Análisis de los datos acústicos

El procesamiento de datos consistió en un filtrado que se basó en eliminar aquellos datos que no pertenecían a los intervalos de valores que el sensor puede medir y para los cuales fue programado durante su fabricación (profundidad de 0-680 m y temperatura de 0-40 °C). Posteriormente se hizo otro filtrado, en el cual se tomaron 2 criterios: se eliminaron las lecturas en las cuales la tasa de cambio entre datos fuera mayor a $0.2 \text{ C}^\circ \text{ s}^{-1}$ (Marcineck *et al.*, 2001; Sepulveda *et al.*, 2004) y cuando se observaron inconsistencias de profundidad entre puntos consecutivos. Finalmente, las gráficas de perfiles de

temperatura, profundidad e histogramas se hicieron en la plataforma "R studio 3.5.1". Así mismo, el mapa de la ubicación de la isla se hizo con en el programa ArcMap.

2.8 Cálculo del coeficiente de transferencia de calor (k)

Para conocer la tasa de transferencia de calor del cuerpo hacia el medio circundante, se utilizó la ley de enfriamiento de Newton, donde es posible calcular dT_b/dt (Neill *et al.*, 1974; Neill *et al.*, 1976; Holland *et al.*, 1922; Holland y Sibert, 1995; Brill *et al.*, 1994; Bernal *et al.*, 2001b). Se calculó la tasa de transferencia de calor (k) a partir del cálculo del cambio de temperatura estomacal en el tiempo a las distintas temperaturas ambientales y después se obtuvo la temperatura calculada sustituyendo los valores previamente obtenidos, lo anterior con las fórmulas correspondientes:

$$\frac{dT_b}{dt} = -k(T_o - T_a) \quad (1)$$

$$T_b = T_a + (T_o - T_a)e^{-kt} \quad (2)$$

$$k = \frac{\ln\left(\frac{T_b - T_a}{T_o - T_a}\right)}{-t} \quad (3)$$

En donde: T_b = temperatura estomacal ($^{\circ}\text{C}$), t = tiempo (min), k = coeficiente de transferencia de calor ($^{\circ}\text{C min}^{-1}$), T_o = temperatura inicial ($^{\circ}\text{C}$), y T_a = temperatura ambiental ($^{\circ}\text{C}$).

Se promediaron las temperaturas observadas en periodos de un minuto (20 registros) y se hicieron los cálculos necesarios para obtener los valores de k por minuto (fórmula 3), la cual se definió como k variable. También se obtuvieron dos valores contrastantes de k , que se definieron como k constante (una k constante para enfriamiento y otra k constante para calentamiento) las cuales fueron obtenidas de los valores extremos de k variable previamente calculados. Así mismo, se utilizaron estos dos valores para calcular las temperaturas de los ejemplares (fórmula 2), con la finalidad de comparar las temperaturas observadas con las temperaturas calculadas utilizando las k variables y la k constante (para enfriamiento y calentamiento).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Tiburones marcados

Durante el periodo del 2016-2019, se realizó el seguimiento acústico de 5 tiburones blancos, 2 durante el 2016 (macho y hembra), 1 durante el 2017 (hembra) y los últimos 2 durante el 2019 (hembras). Para cada tiburón sujeto al estudio se registraron sus características individuales, longitud, duración de seguimiento, y promedios de temperatura y profundidad, las cuales se describen en la Tabla 1. Por otro lado, se observó una correlación inversa entre la temperatura ambiental y la profundidad en la columna de agua (Figura 6).

Tabla 1. Características de los tiburones sujetos al seguimiento acústico. El número representa el orden en el que tiburón fue marcado. LT indica la longitud total del tiburón en metros. Fecha representa los días, meses y años a los cuales los tiburones fueron seguidos acústicamente. La duración en horas representa la suma total del seguimiento acústico para cada tiburón. La profundidad promedio a la que cada tiburón nadó está representada por \bar{x} prof. y su desviación estándar (σ). La temperatura ambiental promedio a la que cada tiburón nadó está representada por \bar{x} temp1. y su desviación estándar (σ). La temperatura interna promedio a la que cada tiburón nadó está representada por \bar{x} temp2. y su desviación estándar (σ). La clave está compuesta por TB (tiburón blanco), año de marcaje, longitud total en metros, sexo y el número de cada tiburón.

Número	LT (m)	Sexo	Fecha	Duración (hr)	\bar{x} prof. $\pm\sigma$ (m)	\bar{x} temp1. $\pm\sigma$ (°C)	\bar{x} temp2. $\pm\sigma$ (°C)	Clave ID (TB-año-LT-sexo-#)
1	4	Hembra	4-Sep-2016	12:23	27.1 \pm 23.3	20.4 \pm 2.4	27.2 \pm 1	TB-2016-4-H-1
2	5	Macho	28-30-Sep-2016	39:23	45.8 \pm 34.5	18.5 \pm 3	27.1 \pm 0.4	TB-2016-5-M-2
3	4	Hembra	16-17-Oct-2017	7:32	20.2 \pm 10	21 \pm 0.3	25.3 \pm 0.3	TB-2017-4-H-3
4	5	Hembra	26-28-Sep-2019	17:49	95.1 \pm 91.4	15.7 \pm 4.6	28 \pm 0.4	TB-2019-5-H-4
5	4.5	Hembra	4,7-8-Oct-2019	24:17	16.1 \pm 10	20.2 \pm 0.6	26.4 \pm 0.9	TB-2019-4.5-H-5

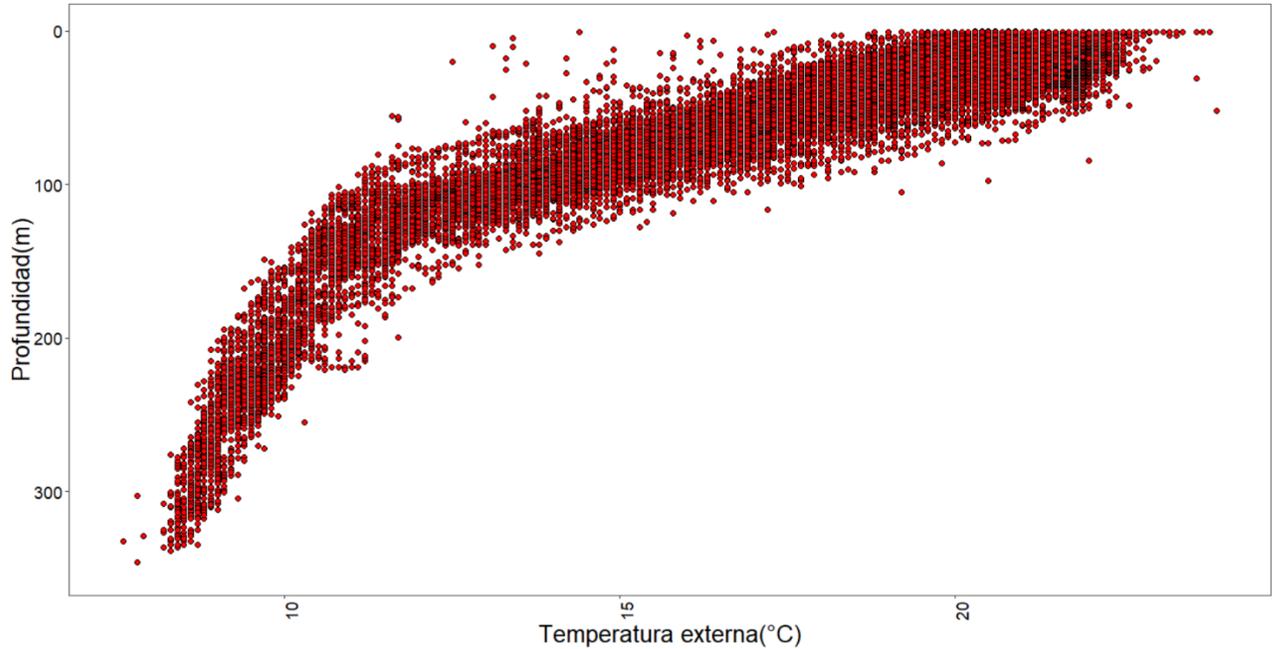


Figura 6. Correlación entre la temperatura ambiental y la profundidad de los 5 tiburones marcados.

3.2 Distribución en la columna de agua

3.2.1 Preferencia de profundidades

Los datos generados por los 5 tiburones muestran información que indica la individualidad de comportamiento entre ellos y que no existe ningún patrón cíclico a lo largo del día. Sin embargo, en general los tiburones blancos pasaron más del 70% del tiempo en aguas superficiales entre 0 y 50 m (Figura 7), con inmersiones que alcanzaron hasta 213 m y 345 m de profundidad en el caso del TB-2016-5-M-2 y TB-2019-5-H-4 respectivamente (Figura 8). Por otro lado, con la finalidad de conocer la profundidad de las inmersiones entre el día y la noche, se aplicó una prueba de Wilcoxon incluyendo los datos de todos los tiburones y se encontró que las inmersiones más profundas se hicieron durante el día ($p < 0.05$), específicamente entre las 11:00-18:30 hrs.

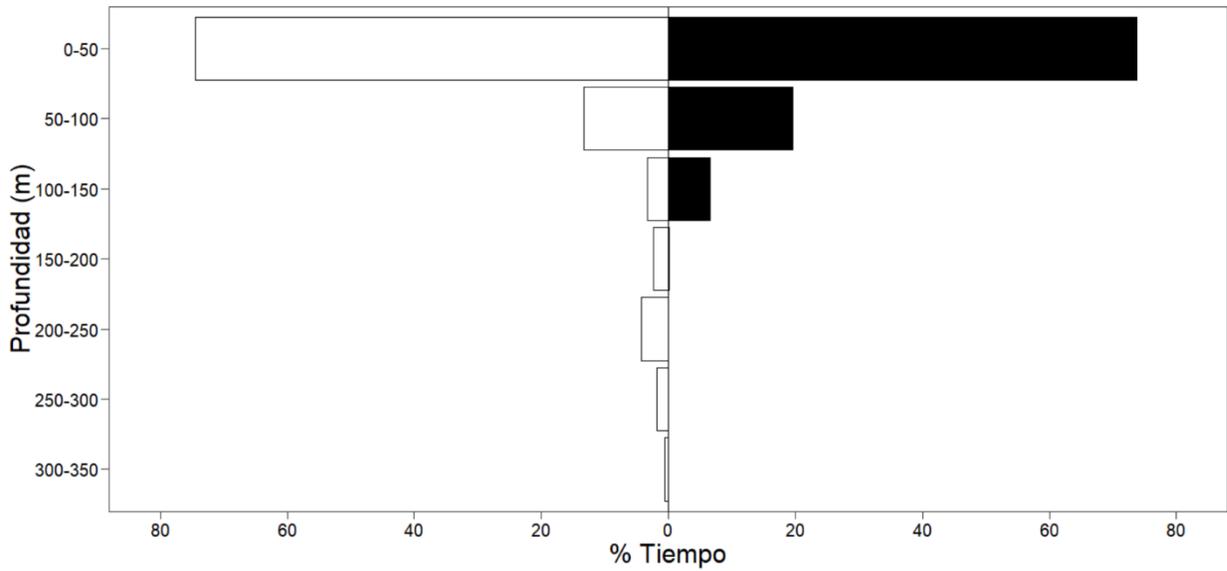


Figura 7. Porcentaje de tiempo que los 5 tiburones permanecieron a distintas profundidades (barras blancas= día, barras negras= noche).

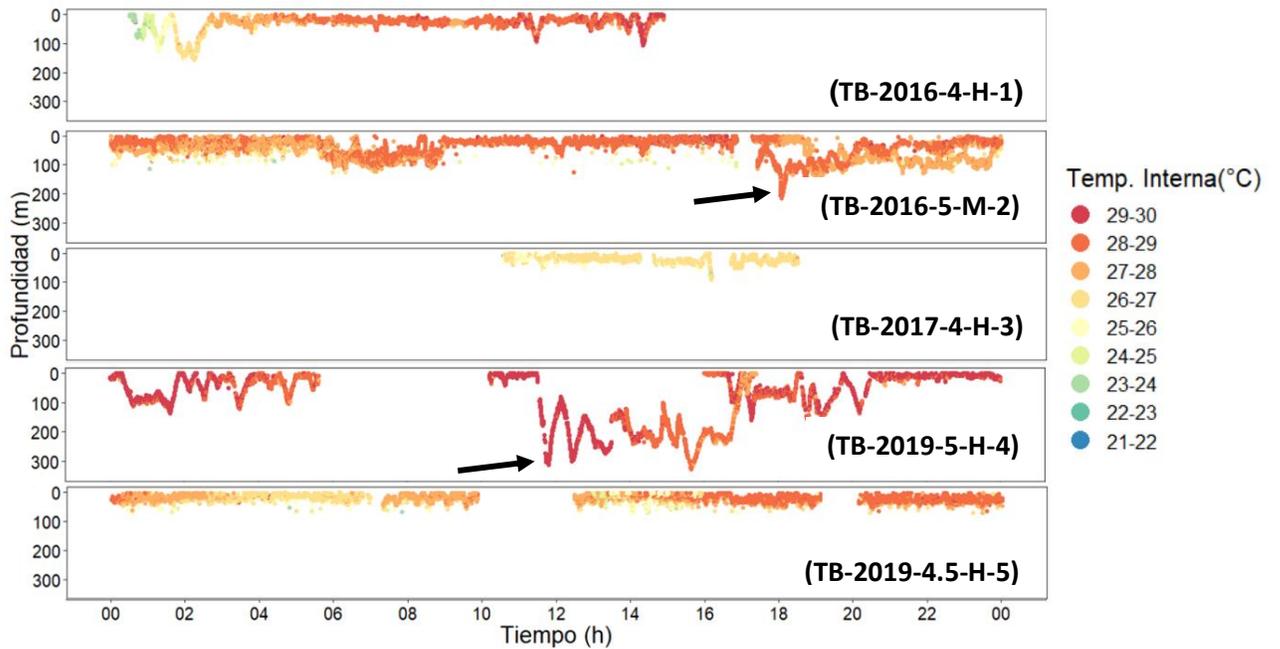


Figura 8. Perfiles de distribución batimétrica y temperatura corporal de los 5 tiburones blancos marcados. Las flechas señalan las profundidades mayores alcanzadas por los tiburones TB-2016-5-M-2 (213 m) y TB-2019-5-H-4 (345 m).

3.2.2 Preferencia de temperaturas

Las temperaturas en la columna de agua, registradas por el sensor externo colocado en cada tiburón, fueron estadísticamente distintas entre los 3 años de marcaje (Max= 23.9 °C, Min= 7.6 °C; \bar{x} = 18.9 °C; Kruskal-Wallis, $\rho < 0.05$; Figura 9). Sin embargo, los ejemplares mostraron una preferencia por temperaturas entre 19 y 23 °C, ya que permanecieron entre el 65 y 70% del tiempo de los seguimientos a estas temperaturas (Figura 10). En general, los tiburones experimentaron temperaturas que van entre los 7.8-23.9 °C.

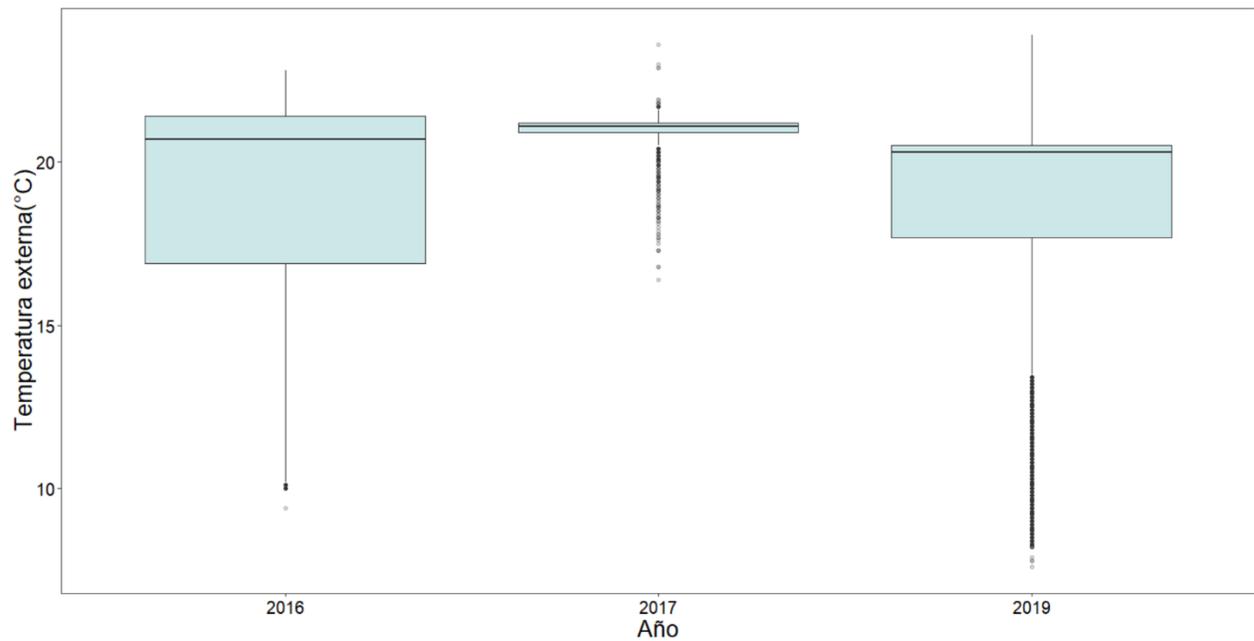


Figura 9. Temperatura ambiental a la que los tiburones estudiados estuvieron expuestos en isla Guadalupe los 3 años de estudio.

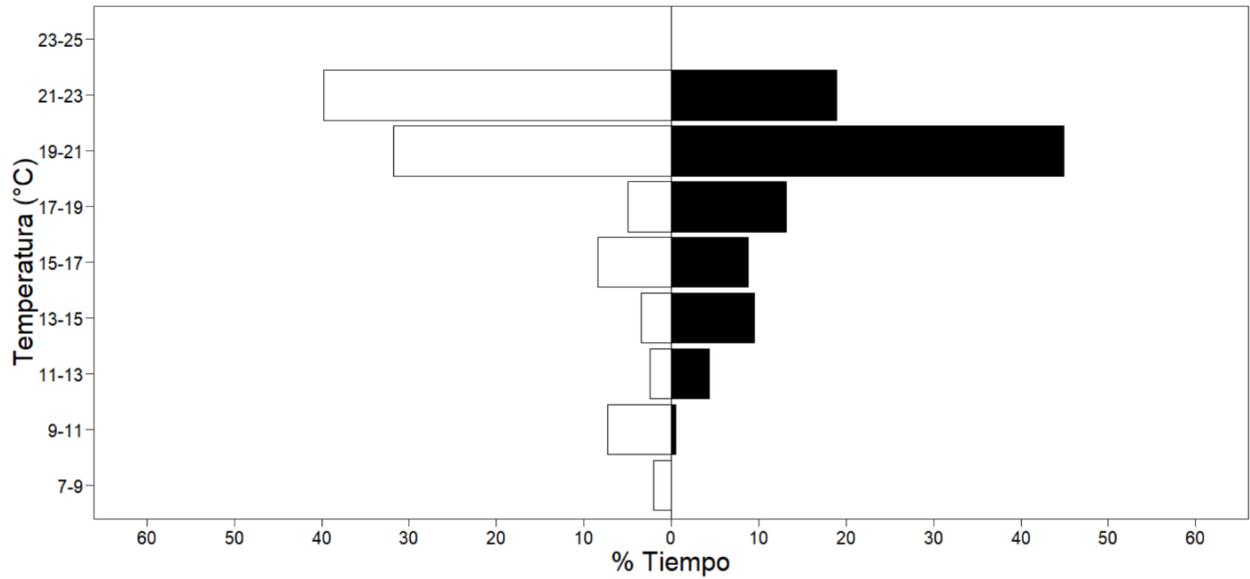


Figura 10. Porcentaje de tiempo de permanencia de los 5 tiburones a distintas temperaturas del agua (barras blancas= día, barras negras= noche).

3.3 Capacidad termorreguladora

Todos los tiburones mantuvieron relativamente constante su temperatura estomacal (Figura 11), con un promedio de temperatura por encima de los 25 °C (Tabla 1).

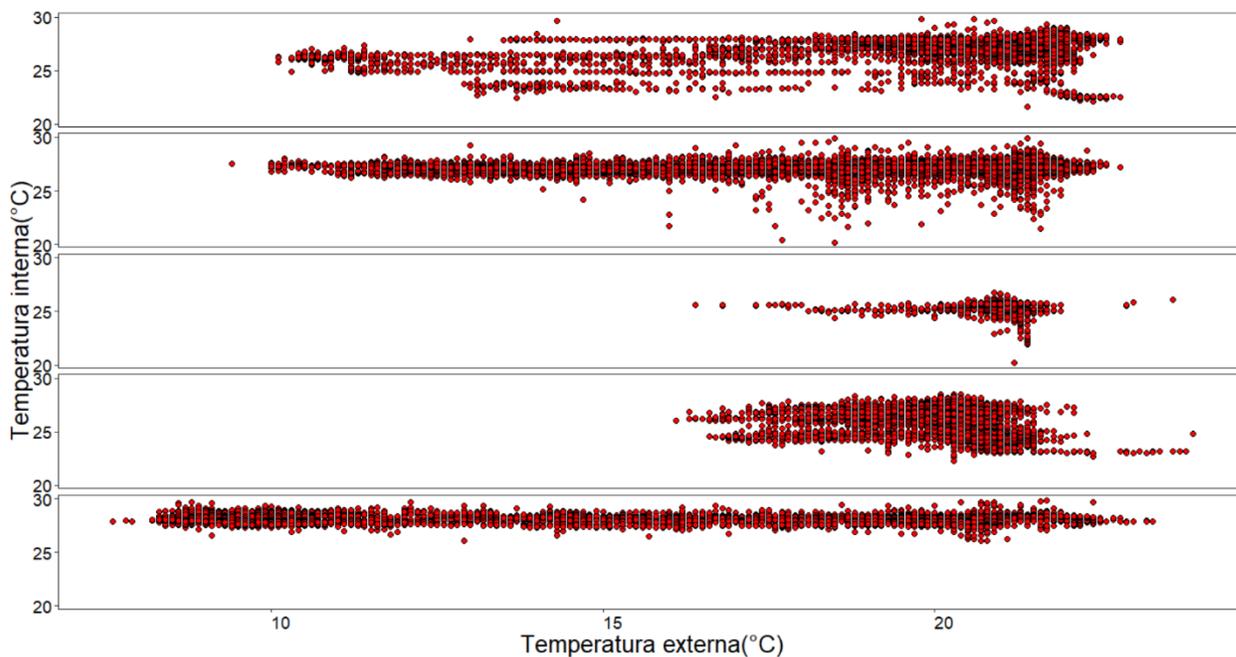


Figura 11. Registros de la temperatura estomacal de los 5 ejemplares de tiburón blanco marcados en las costas de isla Guadalupe y su relación con la temperatura del agua.

3.3.1 Diferencial de temperatura

La temperatura estomacal registrada en todos los individuos estuvo por encima de la temperatura del océano a lo largo de los seguimientos. Los 5 tiburones presentaron un diferencial de temperatura mínimo de 0 °C y máximo de 19.3 °C entre el medio circundante y estómago, solo en el TB-2016-4-H-1 se registró un diferencial de 0 °C (0 horas, Figura 12). Por otro lado, el resto de los tiburones presentaron una temperatura estomacal mayor que la temperatura del medio (Figura 12). No obstante, a pesar de que el diferencial de temperatura tuvo una variación entre los 0 °C y 19.3 °C, la mayor parte del tiempo (65-70%), el diferencial se mantuvo en el intervalo de 4 a 8 °C (Figura 13).

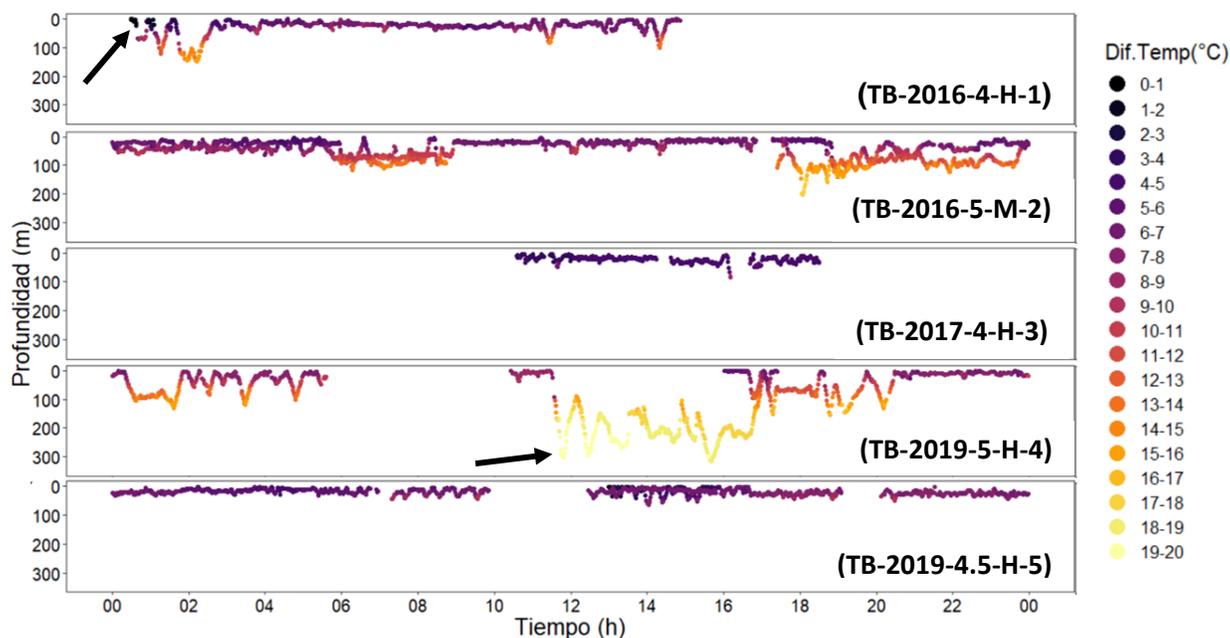


Figura 12. Diferencial de temperatura de los 5 tiburones blancos (las flechas señalan el diferencial de temperatura menor y el mayor).

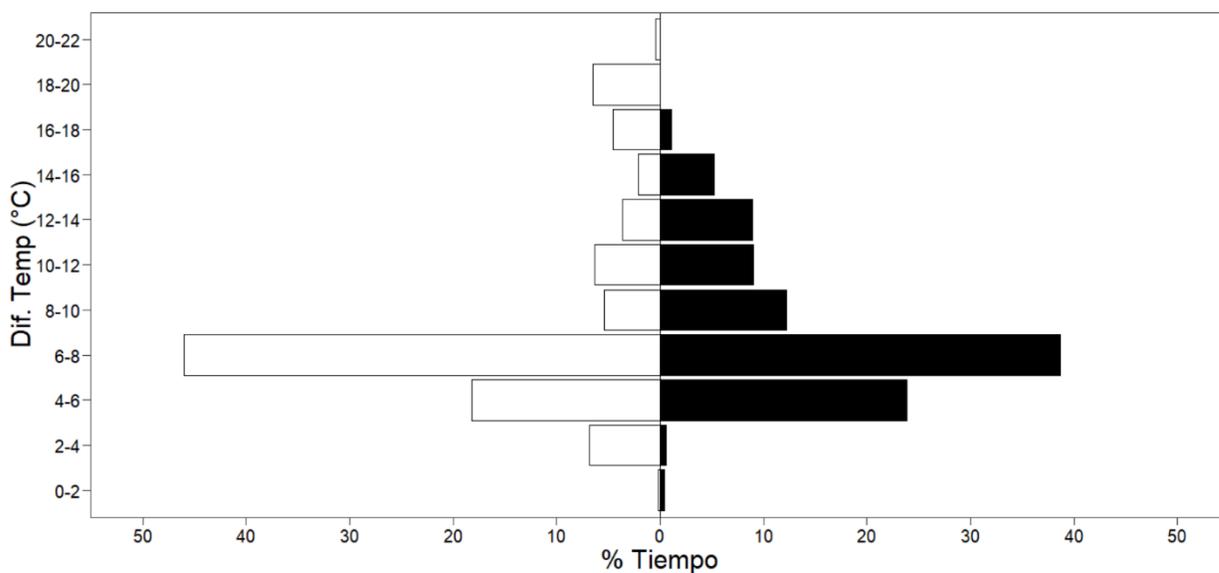


Figura 13. Diferencial de temperatura entre el medio circundante y del estómago de los 5 tiburones, expresado como el porcentaje de tiempo al que se presentó cada valor (barras blancas= día, barras negras= noche).

3.4 Coeficiente de transferencia de calor (k)

En general, todos los tiburones sujetos a este estudio presentaron una temperatura estomacal, calculada con una k variable (TCAL), similar a la temperatura estomacal observada (TB). En contraste, la temperatura estomacal calculada con una k constante (TCAL2) presenta fluctuaciones de acuerdo a las condiciones que se están presentando en el medio. En los procesos de enfriamiento la TCAL2 se incrementa y en procesos de calentamiento la TCAL2 desciende (Figura 12-16).

Tabla 2. Valores del coeficiente k constante para determinar TCAL2 en condiciones de enfriamiento y calentamiento.

Valores k constante	
Calentamiento	Enfriamiento
1.43×10^{-1}	5.58×10^{-4}

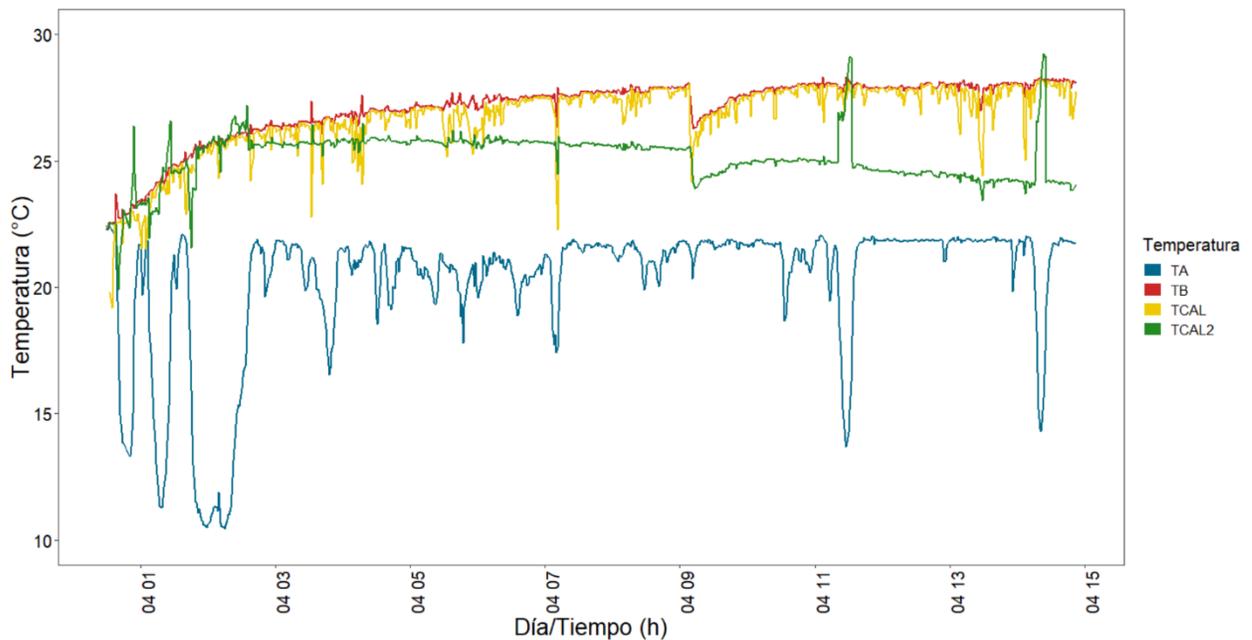


Figura 14. Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2016-4-H-1. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.

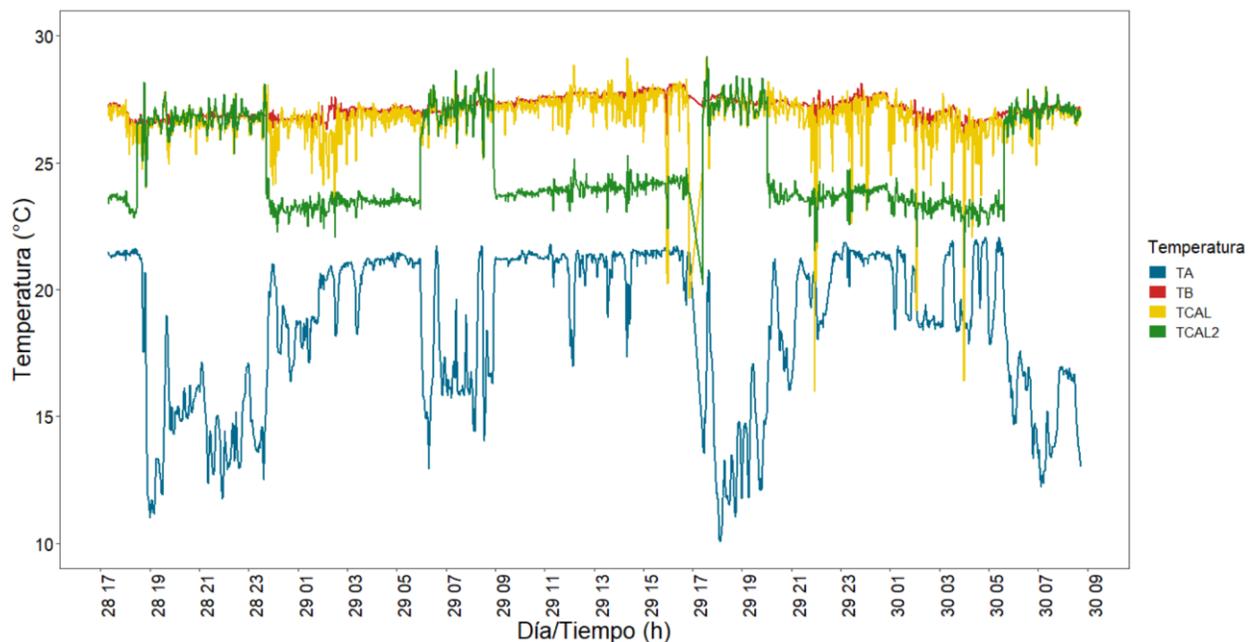


Figura 15. Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2016-5-M-2. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.

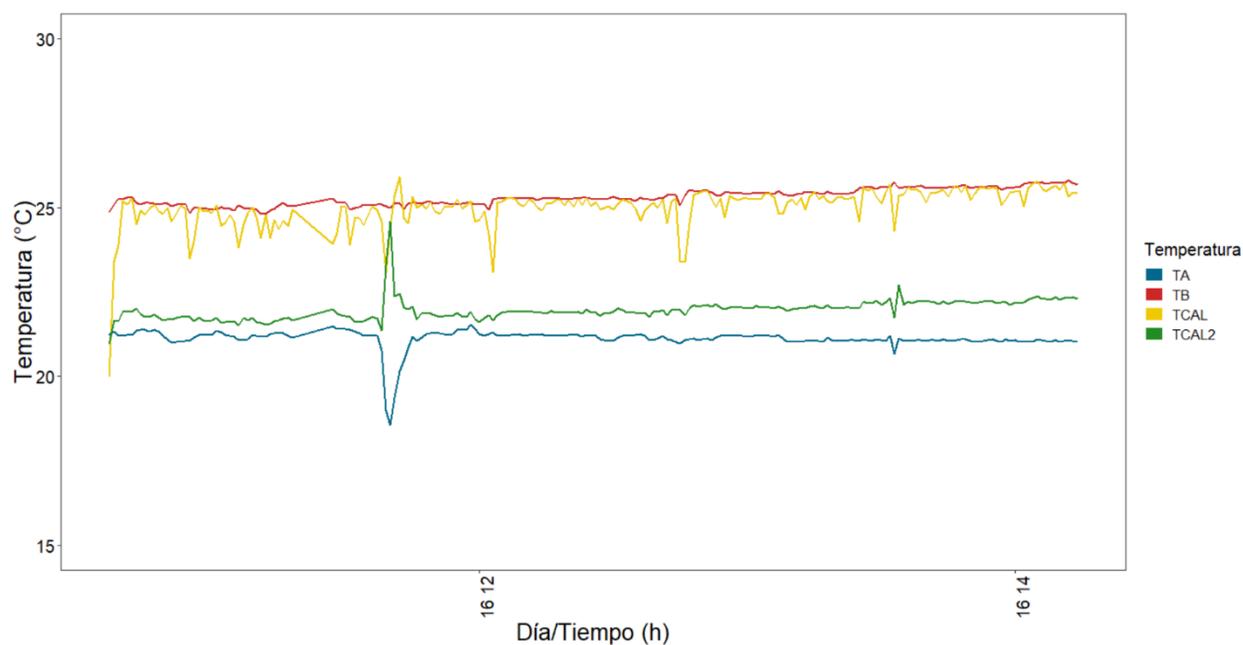


Figura 16. Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2017-4-H-3. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.

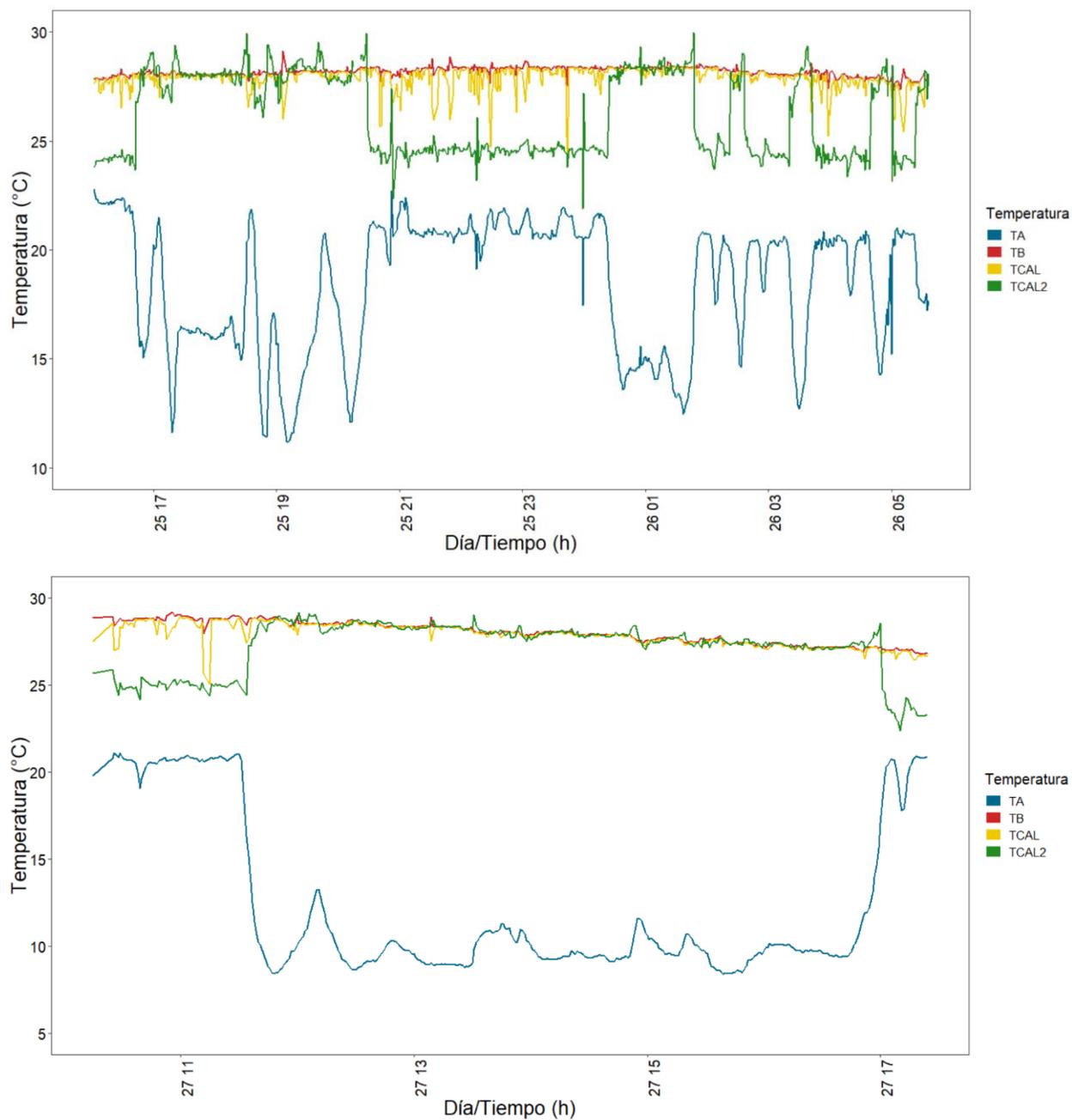


Figura 17. Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2019-5-H-4. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.

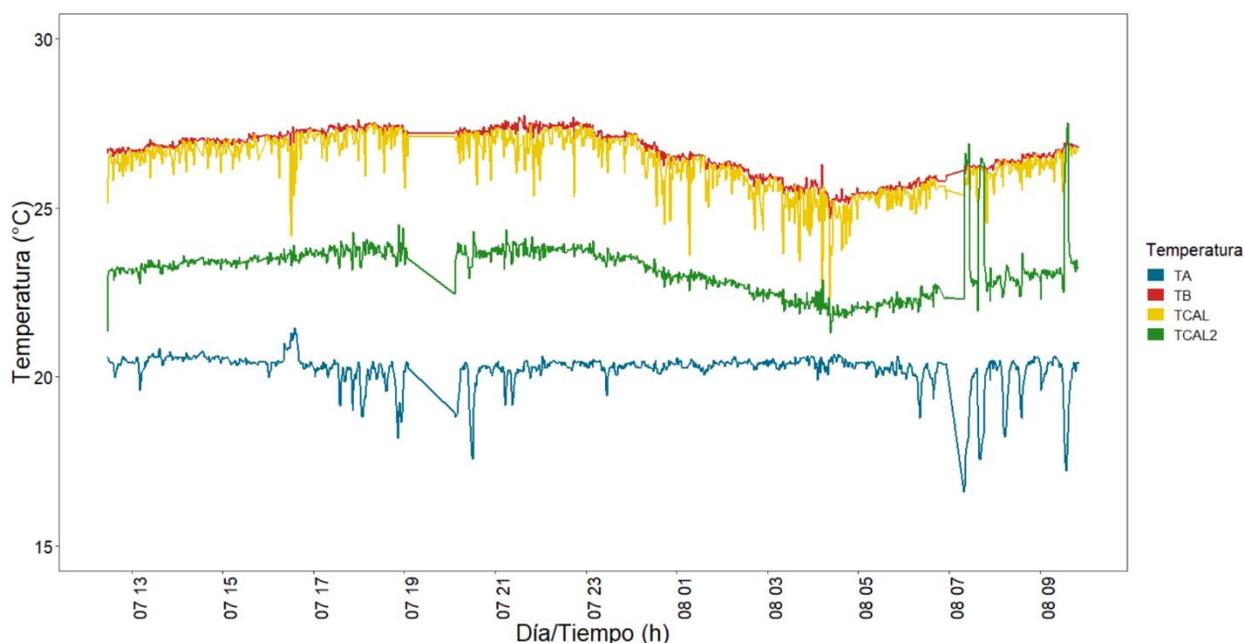


Figura 18. Perfil de temperaturas correspondientes a TB-2019-4.5-H-5. TA= temperatura del medio circundante, TB= temperatura estomacal observada, TCAL= temperatura estomacal calculada con k variable y TCAL2= temperatura estomacal calculada con k constante.

Por otro lado, los valores del coeficiente de transferencia de calor (k) para cada tiburón presentaron variaciones. Mediante la prueba Kruskal-Wallis se encontró que existen diferencias estadísticamente significativas en al menos uno de los tiburones (* indica diferencia, $\rho < 0.05$) y se observó que el TB-2019-5-H-4 fue el que presentó el coeficiente de transferencia de calor (k) más bajo (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de coeficiente de transferencia de calor (k) para todos los tiburones.

Clave	Valor k
TB-2016-4-H-1	1.66×10^{-2}
TB-2016-5-M-2	1.21×10^{-2}
TB-2017-4-H-3	1.38×10^{-2}
TB-2019-5-H-4*	8.12×10^{-3}
TB-2019-4.5-H-5	1.64×10^{-2}

3.4.1 Enfriamiento y calentamiento

Una prueba de Wilcoxon aplicada a los valores del coeficiente de transferencia de calor (k) de todos los ejemplares en conjunto indicó que cuando los tiburones se encuentran en condiciones de calentamiento, el valor del coeficiente es mayor, en comparación con el valor calculado para las condiciones de enfriamiento ($p=2.2 \times 10^{-16}$), esta diferencia es de una orden de magnitud (Tabla 4).

Tabla 4. Valores de coeficiente de transferencia de calor (k) de todos los individuos.

Valores k	
Calentamiento	Enfriamiento
1.51×10^{-1}	8.10×10^{-2}

Capítulo 4. Discusión

4.1 Distribución en la columna de agua

4.1.1 Profundidad y temperatura

En general, todos los tiburones se mantuvieron la mayor parte del tiempo (>70%) en aguas superficiales, en una profundidad menor de los 50 m. No obstante, también hubo incursiones a profundidades que excedieron los 300 m. El ejemplar TB-2019-5-H-4 tuvo una conducta diferente, ya que pasó la mayor parte del tiempo (~60%) en profundidades mayores (\bar{x} = 95 m). Esta preferencia por profundidades superficiales se ha relacionado a un comportamiento de patrullaje en zonas cercanas a colonias de pinnípedos (Strong *et al.*, 1992; Goldman y Anderson 1999; Klimley *et al.*, 2002; Boustany *et al.*, 2002; Bruce *et al.*, 2006; Hammerschlag *et al.*, 2006 y Weng *et al.*, 2007a). Así mismo, esta preferencia por profundidades superficiales podría encontrarse asociado a un hábitat térmico óptimo dado que especies como el tiburón blanco y tiburón mako exhiben movimientos verticales impulsados por preferencias de temperatura. Descienden a mayores profundidades para buscar alimento y después regresan a aguas cálidas superficiales donde pasan la mayor parte del tiempo (Dewar *et al.*, 2004; Sepulveda *et al.*, 2004; Weng *et al.*, 2007a). Este uso de aguas cálidas superficiales se asocia a la termorregulación conductual, una estrategia que optimiza procesos metabólicos y fisiológicos (Sims, 2003; Speed *et al.*, 2012; Vianna *et al.*, 2013)

Por otro lado, los tiburones en general mostraron una tendencia por hacer las incursiones más profundas durante el día con respecto a la noche (prueba de Wilcoxon, $p < 0.05$). Una conducta similar ya se había documentado en trabajos previos en distintas regiones, lo que sugiere que este comportamiento corresponde a actividades de alimentación en regiones de mayor profundidad, lo que es una pieza clave en los procesos alimentarios de los tiburones blancos (Weng *et al.*, 2007a; Weng *et al.*, 2007b; Jorgensen *et al.*, 2012; Gaube *et al.*, 2018). Este tipo de conducta alimentaría está restringida principalmente a las horas del día con mayor luz, posiblemente porque favorecen la visibilidad (Dewar *et al.*, 2004). Así mismo, esta conducta también se ha descrito en otros casos, sobre todo en procesos migratorios donde los tiburones blancos pudieran estar utilizando los campos magnéticos o buscando señales químicas para orientarse a profundidades mayores (Carey y Sharold, 1990; Klimley *et al.*, 2002).

En cuanto a las inmersiones profundas, se observó que los tiburones con longitudes mayores (TB-2016-5-M-2 y TB-2019-5-H-4) alcanzaron mayores profundidades, lo cual podría estar relacionado con la

capacidad para termorregular, que es mayor en los animales más grandes dado que producen más calor y poseen mayor inercia térmica (Dewar *et al.*, 2004). Sin embargo, el tiburón TB-2019-4.5-H-5 fue la excepción para esta generalización, ya que permaneció en profundidades menores a lo largo del seguimiento, en comparación con los dos ejemplares de menor LT (TB-2016-4-H-1 y TB-2017-4-H-3).

Este comportamiento se ha descrito para distintos grupos de tiburones pelágicos de la familia Lamnidae, particularmente para el tiburón mako. Sepulveda y colaboradores (2004), estudiaron 7 tiburones mako y observaron que permanecieron alrededor del 80% del tiempo a profundidades menores de 12 m LT y cuando hicieron inmersiones a profundidades mayores, estas fueron registradas durante el día. Así mismo, los tiburones más grandes fueron los que llevaron a cabo los desplazamientos a aguas más profundas, comparados con los ejemplares más pequeños. Del mismo modo, otros autores han encontrado un comportamiento similar en túnidos (*Thunnus albacares* y *Thunnus orientalis*) y han enfatizado la tendencia de estos peces de permanecer la mayor parte del tiempo en aguas superficiales, realizando inmersiones diurnas a mayores profundidades (Block *et al.*, 1997; Brill *et al.*, 1999; Itoh y Tsuji, 2003).

La presencia de estas especies de peces en aguas superficiales refleja su preferencia por permanecer en esta capa de mezcla, que se caracteriza por ser una zona cálida y cuyo gradiente de temperatura va de 19 a 23 °C. Sin embargo, los tiburones blancos también tienden a ocupar aguas más frías en la termoclina, de esta manera pueden tener un gradiente térmico que les permita termorregular conductualmente e incluso con fines de orientación. Esta preferencia de hábitat de los tiburones blancos se ha documentado en los estudios de Klimley *et al.* (2002), Dewar *et al.* (2004), Weng *et al.* (2007a) y Domeier y Nasby (2008), en los cuales se observó que los tiburones blancos presentan preferencias por temperaturas entre 15-22 °C, 16-22 °C, 16-20 °C y 15-20 °C respectivamente.

4.2 Diferencial de temperatura (interna vs externa)

El análisis de las temperaturas internas y ambiental para los tiburones observados en este estudio mostraron que hay un diferencial de temperatura en todo momento, con la excepción de TB-2016-4-H-1 que su temperatura interna descendió hasta el punto de igualarse con la temperatura del mar, para después incrementarse en forma gradual, recuperando su temperatura inicial en un lapso aproximado de 2.5 hrs. En este caso, esta condición del diferencial térmico se atribuye a un evento de alimentación.

En los trabajos con tiburones blancos en distintas regiones se han encontrado valores del diferencial de temperatura de 3 a 5 °C (Carey *et al.*, 1982; Tricas y McCosker, 1984), semejantes a los observados en este estudio. Sin embargo, a pesar de que las diferencias de temperatura registradas en estos y otros estudios (de 7 a 10 °C, en *I. oxyrinchus* y *L. nasus*, Carey *et al.*, 1969) corresponden a temperaturas de la musculatura, las medidas de la temperatura corporal derivados de registros estomacales, que pueden ser afectados temporalmente por la ingesta de alimento, también permiten conocer la capacidad termorreguladora de estos tiburones.

McCosker (1987) siguió a un tiburón blanco macho de 3.5 m LT al que le colocó un sensor de temperatura en el estómago y observó que podía mantener sus temperaturas estomacales hasta 7.4 °C por encima de la temperatura del medio circundante. Así mismo, Goldman (1997) estudió 3 tiburones blancos con sensores de temperatura en el estómago y encontró que el diferencial de temperatura puede ser de hasta 14.3 °C por encima de la temperatura del agua en la que se encuentran nadando. Sin embargo, en esos estudios las mediciones de la temperatura del medio fueron estimadas a través de la temperatura superficial, por lo que adolecen de una falta de precisión. En contraste, en otra especie de lámnidos como el tiburón mako, Sepúlveda y colaboradores (2004) encontraron un promedio de temperatura estomacal de 3.8 ± 1.5 °C por encima del medio que los rodea. Estas mediciones se obtuvieron con más precisión debido a que se utilizaron sensores que midieron temperaturas estomacales y ambientales. Sin embargo, los datos del diferencial de temperatura es menor comparado con los registrados en el tiburón blanco.

Las temperaturas estomacales registradas en este trabajo demuestran la capacidad que la *rete* suprahepática les confiere para controlar la temperatura de las vísceras y el estómago, específicamente a los tiburones blancos, que tienen la capacidad de alcanzar hasta ~20°C por encima del medio circundante. Así mismo, la elevación en la temperatura estomacal se encuentra asociada a efectos postprandiales, siendo la digestión y la asimilación en los órganos viscerales la principal fuente de calor (Carey *et al.*, 1984; Bernal *et al.*, 2001a, 2001b). Esta diferencia de temperatura es la mayor que se ha registrado para esta especie, en comparación con los trabajos más representativos donde se ha registrado una temperatura estomacal de 7.4 °C (McCosker, 1987) y 14.3 °C (Goldman, 1997). Esta capacidad de controlar la temperatura visceral, les confiere una ventaja para la búsqueda de alimento, expansión de hábitat y capacidad digestiva (Carey *et al.*, 1971; Carey *et al.* 1981; Goldman, 1997).

4.3 Coeficiente de transferencia de calor (k)

La comparación entre las temperaturas estomacales observadas (TB) en todos los tiburones y las TCAL, indica que a pesar de presentar variaciones, la mayor parte del tiempo son muy similares. Los valores de k para estas TCAL indican que cuando el tiburón se encuentra expuesto a una temperatura diferente de su temperatura estomacal, tiende a modificar la transferencia de calor de acuerdo a su necesidad, cambiando el flujo de sangre en la *retia mirabilia*, ya sea para perder o conservar calor (Neill *et al.*, 1976; Holland y Siber, 1994). En contraste, si se calcula la temperatura estomacal con una k constante (TCAL2), cuando el tiburón se encuentra en un ambiente con una temperatura superior a la suya (proceso de calentamiento), las temperaturas estomacales se reducen debido a que existe una mayor transferencia de calor hacia el medio circundante. Este ajuste en la temperatura estomacal es el resultado de una transferencia continua de calor de los tiburones hacia el medio, pero de diferente magnitud, dependiendo del proceso de enfriamiento o calentamiento.

Los coeficientes de transferencia de calor (k), para los tiburones estudiados, resultaron diferentes y en el tiburón TB-2019-5-H-4, se registró el valor más bajo. Esta diferencia se podría atribuir a que este tiburón estuvo expuesto a temperaturas más bajas por mayor tiempo, en comparación con los otros tiburones marcados, por lo que este valor de k significó una mayor conservación de calor. Por otro lado, las tasas de transferencia de calor registradas para los tiburones de distintas longitudes sujetos a este estudio, aparte de estar relacionadas con la temperatura del medio circundante, se podrían explicar mediante las reglas de Bergmann (1847) y Allen (1877), que relacionan la temperatura con el tamaño de los animales, que depende de la relación entre el volumen y superficie. De esta manera, establecen que cuando los animales son más grandes tienen una superficie menor en proporción al volumen, por lo tanto, se reduce la transferencia de calor entre el cuerpo y el medio circundante. Inversamente, los animales más pequeños tienen mayor superficie en proporción a su volumen corporal y transfieren más calor. Así mismo, esta situación se puede deber a la capacidad de mantener las temperaturas corporales elevadas cuando se incrementa el tamaño de los individuos, ya que los animales grandes, generalmente tienen mayor capacidad de incrementar la inercia térmica, resultando en un mayor aislamiento de su cuerpo (Dewar *et al.*, 2004). Además, el sistema de *retia* también se desarrolla con el crecimiento, lo cual podría incrementar su capacidad de conservar el calor (Funakoshi *et al.*, 1985; Carey *et al.*, 1985).

Del mismo modo, los valores para los coeficientes de transferencia de calor (k) en situaciones de calentamiento y enfriamiento variaron, mostrando que son mayores en situaciones de calentamiento.

Estos cambios en el coeficiente también se han registrado en túnidos (Holland *et al.*, 1992, Holland y Siber, 1994; Brill *et al.*, 1994, Teo *et al.*, 2007) y otros tiburones (Bernal *et al.*, 2001; Coffey *et al.*, 2020). El ajuste en los valores de k se podría relacionar con la homeostasis térmica, así, cuando los animales se exponen a temperaturas frías, reducen su transferencia de calor y lo retienen con la finalidad de no reducir su temperatura. Contrariamente, cuando los animales se encuentran en temperaturas cálidas, irradian calor corporal con la finalidad de no sobrecalentarse. Es decir, en situaciones de enfriamiento se maximiza la eficiencia reduciendo los valores de k y en situaciones de calentamiento se maximiza la eficiencia aumentando los valores de k (Holland *et al.*, 1992; Holland y Siber, 1994; Kitakawa, *et al.*, 2001).

El tiburón blanco presentó variaciones conductuales y fisiológicas relacionadas con los patrones de movimiento en la columna de agua, así como cambios en los coeficientes de transferencia de calor (k), que tienen implicaciones biológicas y ecológicas. Se han discutido distintas ventajas que la endotermia regional les confiere a los animales, las que más destacan son el incremento de la velocidad de crucero, la expansión del nicho térmico, el mejoramiento de funcionamiento cerebral y visual, así como el incremento en las tasas de digestión y asimilación de los alimentos (Carey *et al.*, 1981; Carey *et al.*, 1984; Goldman, 1997; Watanabe *et al.*, 2015). En conjunto, estas ventajas generan beneficios ecológicos en los tiburones blancos, ya que tienen una mayor capacidad para explorar ambientes lejanos y profundos y por lo tanto una mayor probabilidad de obtener alimento. En ese sentido, los pinnípedos son una de las presas primarias, que se caracterizan por ser muy activos en aguas frías y por poseer grandes cantidades de grasa, lo que conlleva una mayor disponibilidad de energía para sus depredadores (Carey *et al.*, 1985; Goldman *et al.*, 1996). Así mismo, dadas las ventajas de su capacidad digestiva, les permite digerir de manera más rápida grandes cantidades de grasa (en el caso de consumir pinnípedos) o de carne y por lo tanto pueden comer más y hacer mejor uso de la abundancia de los recursos alimenticios (Carey *et al.*, 1981; Carey *et al.*, 1982; Carey *et al.*, 1984; McCosker, 1987; Goldman, 1997). Finalmente, este rápido procesamiento de los alimentos podría permitir también una conversión más rápida de los alimentos en reservas lipídicas, las cuales son necesarias para las migraciones hacia los comederos y/o criaderos de esta especie (Newton *et al.*, 2015).

Desde una perspectiva ecológica, la conservación y el manejo de las poblaciones de tiburones son de suma importancia, ya que permiten proteger la biodiversidad, así como la función y estructura del ecosistema (Yokoi *et al.*, 2017). El conocimiento de los efectos que las actividades humanas tienen sobre las poblaciones de tiburones, son útiles para el establecimiento de medidas de regulación adecuadas y la toma de decisiones, con fundamentos científicos.

En la isla Guadalupe, el uso de la rada Norte con fines turísticos, debe sustentarse en información biológica, ecológica y conductual que asegure el bienestar de las poblaciones de la especie y la sustentabilidad de estas actividades recreativas. El movimiento de los tiburones muestra información acerca de las horas del día donde los tiburones hacen las inmersiones más profundas, los desplazamientos a través de la isla y los cambios metabólicos que todos estos comportamientos llevan consigo a lo largo del día (Carey *et al.*, 1982; Tricas y McCosker, 1984; Goldman, 1997; Weng *et al.*, 2007a; Watanabe *et al.*, 2019). Este trabajo, forma parte de un proyecto más ambicioso que tiene como principal objetivo caracterizar la conducta, las temperaturas estomacales y los movimientos tanto horizontales como verticales de los tiburones blancos al estar en contacto con las embarcaciones turísticas. Lo anterior, mediante la colocación de marcas internas y externas, así como observaciones directas a los individuos. De esta manera, tener datos del movimiento y la temperatura de los tiburones blancos bajo la influencia del sector turístico y sin la influencia de este, confiere la posibilidad de contrastar los movimientos y las implicaciones metabólicas que se presentan en los distintos escenarios con la finalidad tomar decisiones acertadas para generar el menor impacto posible en la biología, ecología y conducta de los tiburones.

Capítulo 5. Conclusiones

- Los tiburones blancos estudiados presentaron patrones de movimiento individuales en la columna de agua. Sin embargo, en general se presentó una preferencia por aguas superficiales de los 0 a 50 m, con aguas entre los 19 y 23 °C.
- Todos los tiburones estudiados hicieron más excursiones profundas durante las horas con luz de día, comparado con las horas de noche. Esto se podría asociar a comportamientos relacionados con la penetración de luz principalmente para el forrajeo.
- Se encontraron diferencias de temperatura entre el estómago de los tiburones blancos y el medio circundante, con un máximo de 19.3 °C y una duración de más de 5 horas. Sin embargo, en general las diferencias fueron entre los 4 y 8 °C por encima de la temperatura del agua, lo cual corrobora la capacidad que la *retia mirabilia* les confiere para termorregular según la temperatura y la profundidad del medio circundante.
- Los tiburones blancos sujetos al estudio presentaron una capacidad de modificar la transferencia de calor corporal hacia el medio circundante, mostrando valores de transferencia de calor (k) más altos durante procesos de calentamiento ($1.51 \times 10^{-1} \text{ °C min}^{-1}$) y valores de transferencia de calor (k) menores durante procesos de enfriamiento ($8.10 \times 10^{-2} \text{ °C min}^{-1}$).
- De los individuos sujetos al estudio, el TB-2019-5-H-4 presentó una k menor. Esto se puede atribuir principalmente a la exposición a temperaturas marinas bajas la mayor parte del tiempo, aunque podrían estar involucrados factores como el volumen-superficie del animal o el incremento en la capacidad termorreguladora que se adquiere conforme el animal crece.

Literatura citada

- Allen, J. A. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*. 1, 108–140.
- Angilletta, M., Niewiarowski, P. y Navas, C. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*. 27, 249-268. doi:10.1016/S0306-4565(01)00094-8.
- Barrett, I. y Hester, F. J. 1964. Body temperature of yellowfin and skipjack tunas in relation to sea surface temperature. *Nature*. 203, 96–97.
- Bergmann, C. 1847. Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Gottinger Studien*. 3, 595–708.
- Bernal, D., Dickson, K. A., Shadwick, R. E. y Graham, J. B. 2001a. Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. *Comparative Biochemistry Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 129, 695-726. doi: 10.1016/S1095-6433(01)00333-6.
- Bernal, D., Sepulveda, C. y Graham, J.B. 2001b. Water-tunnel studies of heat balance in swimming mako sharks. *Journal of Experimental Biology*. 204, 4043–4054. doi:10.1007/s00227-004-1356-0.
- Bernal, D., Carlson, J., Goldman, K. y Lowe, C. 2012. Energetics, metabolism, and endothermy in sharks and rays. En *Biology of Sharks and Their Relatives* (eds. J. Carrier, J. Musick and M. Heithaus), pp. 211–237. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Bernal, D. y Lowe, C. G. 2015. Field studies of elasmobranch physiology. En *Fish Physiology* (eds. R. E. Shadwick, A. P. Farrell y C. J. Brauner), pp. 311-377. Academic Press. doi: 10.1016/B978-0-12-801289-5.00008-0.
- Block, B. A. y Carey, F. G. 1985. Warm brain and eye temperatures in sharks. *Journal of Comparative Physiology B*. 156, 229-236.
- Block, B. A., Keen, J. E., Castillo, B., Dewar, H., Freund, E. V., Marcinek, D. J., Brill, R. W. y Farwell, C. 1997. Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extent of its range. *Marine biology*. 130, 119- 132.
- Bonfil, R., Scholl, M., Johnson, R., Brien, S. O., Oosthuizen, H., Swanson, S., Kotze, D., y Paterson, M. 2005. Transoceanic Migration , Spatial Dynamics , and Population Linkages of White Sharks. *Science*. 310, 100-103. doi:10.1126/science.1114898.
- Bonfil, R., Francis, M. P., Duffy, C., Manning, M. J. y Brien, S. O. 2010. Large-scale tropical movements and diving behavior of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged off New Zealand. *Aquatic Biology*. 8, 115–123. doi:10.3354/ab00217.
- Boustany, A. M., Davis, S. F., Pyle P., Anderson S. D., Le Boeuf B. J. y Block B. A. 2002. Expanded niche for white sharks. *Nature*. 415, 35–36. doi:10.1038/415035b.
- Brill, R.W., Dewar, H., y Graham, J.B. 1994. Basic concepts relevant to heat transfer in fishes, and their use in measuring the physiological thermoregulatory abilities of tunas. *Environmental Biology of Fishes*. 40, 109–124. doi:10.1007/BF00002538.

- Brill, R. W., Block, B. A., Boggs, C. H., Bigelow, K. A., Freund, E. V. y Marcinek, D. J. 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Marine biology*. 133, 395–408. doi:10.1007/s002270050478.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. y West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85, 1771-1789. doi:10.1890/03-9000.
- Bruce, B. D., Stevens, J. D. y Malcom H. 2006. Movements and swimming behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in Australian waters. *Marine Biology*. 150, 161–172. doi:10.1007/s00227-006-0325-1.
- Carey, F. G. y Teal, J. M. 1966. Heat conservation in tuna fish muscle. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*. 56, 1464-1469. doi:10.1073/pnas.56.5.1464.
- Carey, F. G. y Teal, J. M. 1969. Regulation of body temperature by the bluefin tuna. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 28, 205-213. doi:10.1016/0010-406X(69)91336-X.
- Carey, F. G., Teal, J. M., Kanwisher, J. W., Lawson, K. D. y Beckett, J. S. 1971. Warm bodied fish. *American Zoologist*. 11, 137–143. doi:10.1093/icb/11.1.137.
- Carey, F. C, Teal, J. M. y Kanwisher, J. W. 1981. The Visceral Temperatures of Mackerel Sharks (*Lamnidae*). *Physiological Zoology*, 54, 334-344. doi:10.1086/physzool.54.3.30159948.
- Carey, F. G., Kanwisher, J. W., Brazier, O., Gabrielson, G., Casey, J. G. y Pratt, H. L. 1982. Temperature and Activities of a White Shark, *Carcharodon carcharias*. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. 254–260. doi:10.2307/1444603.
- Carey, F.G., Kanwisher, J.W. y Stevens E.D. 1984. Bluefin tuna warm their viscera during digestion. *Journal of Experimental Biology*. 109, 1-20.
- Carey, F. G., Casey, J. G., Pratt, H. L., Urquhart, D. y McCosker, J. E. 1985. Temperature, heat production, and heat exchange in lamnid sharks. *Mem S Calif Acad Sci*. 9, 92-108.
- Carey, E. G., Scharold, J. V, Hole, W., Hole, W. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine biology*. 342, 329–342. doi:10.1007/BF01344309.
- Clarke, A. y Fraser, K. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*. 18, 243–251. doi:10.1111/j.0269-8463.2004.00841.x.
- Coffey, D. M., Royer, M. A., Meyer, C. G. y Holland, K. N. 2020. Diel patterns in swimming behavior of a vertically migrating deepwater shark, the bluntnose sixgill (*Hexanchus griseus*). *PloS one*. 15, 1–25. doi:10.1371/journal.pone.0228253.
- Compagno, L. J. V. 2001. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)*. *FAO Spec. Cat. Fish. Purp.* 1(2):269 p. FAO, Rome.
- Dewar, H., Domeier, M. y Nasby-Lucas, N. 2004. Insights into young of the year white shark, *Carcharodon carcharias*, behavior in the Southern California Bight. *Environmental Biology of Fishes*. 70, 133-143. doi:10.1023/B:EBFI.0000029343.54027.6a.

- Dickson, K. A., y Graham, J. B. 2005. Evolution and Consequences of Endothermy in Fishes. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77, 998–1018. doi:10.1086/423743.
- DOF. 2007. Norma Oficial mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas: Especificaciones para su aprovechamiento. SAGARPA. Diario Oficial de la Federación, 14 de febrero de 2007, primera sección.
- DOF. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. SEMARNAT. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010.
- Domeier, M. L. y Nasby-Lucas, N. 2007. Annual re-sightings of photographically identified white sharks (*Carcharodon carcharias*) at an eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Marine Biology*. 150, 977–984. doi:10.1007/s00227-006-0380-7.
- Domeier, M. L., y N. Nasby-Lucas. 2008. Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Marine Ecology Progress Series*. 370, 221–237. doi:10.3354/meps07628.
- Donaldson, M. R., Hinch, S. G., Suski, C. D., Fisk, A. T., Heupel, M. R. y Cooke, S. J. 2014. Making connections in aquatic ecosystems with acoustic telemetry monitoring. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 12, 565–573. doi:10.1890/130283.
- Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. V. J., Cortés, E., Domingo, A., Fordham, S., Fowler, S., Francis, M. P., Gibson, C., Martínez, J., Musick, J. A., Soldo, A., Stevens, J. D. y Valenti, S. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 18, 459–482. doi:10.1002/aqc.975.
- Funakoshi, S., Wada, K. y Suzuki, T. 1985. Development of the rete mirabile with growth and muscle temperature in the young bluefin tuna. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 51, 1971–1975. doi:10.2331/suisan.51.1971.
- Gallo-Reynoso JP. 1994. Factors affecting the population status of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897), at Isla de Guadalupe, Baja California, Mexico (PhD dissertation). Santa Cruz, California: University of California, Santa Cruz.
- Gaube, P., Braun, C. D., Lawson, G. L., McGillicuddy, D. J., Penna, A. Della, Skomal, G. B., Fischer, C. y Thorrold, S. R. 2018. Mesoscale eddies influence the movements of mature female white sharks in the Gulf Stream and Sargasso Sea. *Scientific Reports*. 8, 7363. doi:10.1038/s41598-018-25565-8.
- Goldman K.J., Anderson, S.D., McCosker, J.E. y Klimley, A.P. 1996. Temperature, swimming depth, and movements of a white shark at the South Farallon Islands, California. In: Klimley, A.P., Ainley, D.G. (eds) *Great white sharks: ecology and behavior*. Academic Press, San Diego, CA, 111-120.
- Goldman, K. J. 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. *Journal of Comparative Physiology B*. 167, 423–429. doi:10.1007/s003600050092.

- Goldman, K. J. y Anderson, S. D. 1999. Space utilization and swimming depth of white sharks , *Carcharodon carcharias* , at the South Farallon Islands , central California. *Environmental Biology of Fishes*. 56, 351–364. doi:10.1023/A:1007520931105.
- Grady, J. M., Enquist, B. J., Dettweiler-Robinson, E., Wright, N. A. y Smith, F. A. (2014). Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science*. 344, 1268-1272. doi:10.1126/science.1253143.
- Grant, M. I., Smart, J. J., White, W. T., Chin, A., Baje, L., y Simpfendorfer, C. A. 2018. Life history characteristics of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the central west Pacific. *Marine and Freshwater Research*. 69, 562–573. doi:10.1071/MF17163.
- Grogan, E. D. y Lund, R., 2004. The Origin and Relationships of Early Chondrichthyes. En *Biology of Sharks and Their Relatives*. Eds. J. Carrier, J. Musick y M. Heithaus. pp. 1–33. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Hammerschlag, N., Martin, R.A. y Fallows, C., 2006. Effects of environmental conditions on predator–prey interactions between white sharks (*Carcharodon carcharias*) and Cape fur seals (*Arctocephalus pusillus pusillus*) at Seal Island, South Africa. *Environmental Biology of Fishes*. 76, 341–350. doi:10.1007/s10641-006-9038-z.
- Hart, N. S. y Collin, S. P. 2015. Sharks senses and shark repellents. *Integrative zoology*. 10, 38–64. doi:10.1111/1749-4877.12095.
- Hays, G. C., Ferreira, L. C., Sequeira, A. M. M., Meekan, M. G., Duarte, C. M., Bailey, H., Bailleul, F., Bowen, W. D., Caley, M. J., Costa, D. P., Eguíluz, V. M., Fossette, S., Friedlaender, A. S., Gales, N., Gleiss, A. C., Gunn, J., Harcourt, R., Hazen, E. L. y Thums, M. 2016. Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends in ecology & evolution*. 31, 463– 475. doi:10.1016/j.tree.2016.02.015.
- Hilton, T. C. 2000. IUCN Red List of threatened species. IUCN, Gland and Cambridge.
- Holland, K. N., Brill, R. W., Chang, R. K. C., Sibert, J. R. y Fournier, D. A. 1992. Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature*. 358, 410–412. doi:10.1038/358410a0.
- Holland, K. N. y Sibert, J. R. 1994. Physiological thermoregulation in bigeye tuna, *Thunnus obesus*. *Environmental Biology of Fishes*. 40, 319–327. doi:10.1007/BF00002520.
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., Harcourt, R. G., Holland, K. N., Iverson, S. J., Kocik, J. F., Flemming, J. E. M. y Whoriskey, F. G. 2015. Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. *Science*. 348. doi:10.1126/science.1255642.
- Itoh, T. y Tsuji, S. 2003. Swimming depth, ambient water temperature preference, and feeding frequency of young Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) determined with archival tags. *Fishery Bulletin*. 101, 535-544.
- Jorgensen, S. J., Reeb, C. A., Chapple, T. K., Anderson, S., Perle, C., Sommeran, S. R. V., Cope C. F., Brown, A. C., Klimley, A. P. y Block, B. A. 2009. Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 277, 679–688. doi:10.1098/rspb.2009.1155.
- Jorgensen, S. J., Arnoldi, N. S., Estess, E. E., Chapple, T. K., Ru, M., Anderson, S. D. y Block, B. A. 2012. Eating or Meeting? Cluster Analysis Reveals Intricacies of White Shark (*Carcharodon carcharias*) Migration and Offshore Behavior. *PLoS one*. 7, 1–10. doi:10.1371/journal.pone.0047819.

- Kemp, N. E. y S. K. Westrin. 1979. Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks. *Journal of Morphology*. 160, 75–102. doi:10.1002/jmor.1051600106.
- Kitagawa, T., Nakata, H., Kimura, S. y Tsuji, S. 2001. Thermoconservation mechanism inferred from peritoneal cavity temperature recorded in free swimming Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*). *Marine Ecology Progress Series*. 220, 253–263. doi:10.3354/meps220253.
- Klimley, A. P., Le Boeuf, B. J., Cantara, K. M., Richert, J. E., Davis, S. F., Sommeran, S. V. y Kelly, J. T. 2001. The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony. *Marine Biology*. 138, 617–636. doi:10.1007/s002270000489.
- Klimley, A. P., Beavers, S. C., Curtis, T. H. y Jorgensen, S. J. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon , California. *Environmental biology of fishes*. 63, 117–135. doi:10.1023/A:1014200301213.
- Le Boeuf, B. J. 2004. Hunting and migratory movements of white sharks in the eastern North Pacific. *National Institute of Polar Research*. 58, 89–100.
- Lowe, C. G. y Goldman, K. J. 2001. Thermal and bioenergetics of elasmobranchs: bridging the gap. *Environmental Biology of Fishes*. 60, 251–266. doi:10.1023/A:1007650502269.
- Lyons, K., Jarvis ,E.T., Jorgensen, S.J., Weng K., O'Sullivan J., Winklere C., y Lowe, C.G. 2013. The degree and result of gillnet fishery interactions with juvenile white sharks in southern California assessed by fishery-independent and -dependent methods. *Fish. Res.*, 147: 370–380. doi:10.1016/j.fishres.2013.07.009.
- Malcolm, H., Bruce, B. D. y Stevens J.D. 2001. A review of the biology and status of white sharks in Australian waters. Report to Environment Australia, Marine Species Protection Program, CSIRO Marine Research, Hobart. doi:10.4225/08/585eb916877d8.
- Mann, K. H. y Lazier, J. R. N. 2005. *Dynamics of marine ecosystems: Biological-physical interactions in the oceans* (3rd ed). Blackwell.
- Marcinek, D. J., Dewar, H., Freund, V., Farwell, C., Dau, D., Seitz, C. y Block, B. A. 2001. Depth and muscle temperature of Pacific bluefin tuna examined with acoustic and pop-up satellite archival tags. *Marine Biology*. 138, 869–885. doi:10.1007/s002270000492.
- McCosker, J. E. 1987. The white shark, *Carcharodon carcharias*, has a warm stomach. *Copeia*. 1, 195–197. doi:10.2307/1446052.
- Musyl, M. K., Moyes, C. D., Brill, R. W. y Fragoso, N. 2009. Factors influencing mortality estimates in postrelease survival studies. *Marine Ecology Progress Series*. 396, 157–159. doi:10.3354/meps08432.
- Nasby, L. N., y Domeier M.L. 2012. Use of photo identification to describe a white shark aggregation at Guadalupe Island, Mexico. In *Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark*, (ed, Domeier, M. L.), Ch. 25. Boca Raton: CRC Press. 381–393.
- Neill, W. H., Stevens, E. D., Carey, F. G., Lawson, K. D., Mrosovsky, N. y Frair, W. 1974. Thermal inertia versus thermoregulation in warm turtles and tunas. *Science*. 184, 1008–1010.

- Neill, W.H., Chang, R. K. C. y Dizon, A. E. 1976. Magnitude and ecological implications of thermal inertia in skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus). *Environmental Biology of Fishes*. 1, 61–80. doi:10.1007/BF00761729.
- Newton, K.C., Wraith, J. y Dickson, K.A. Digestive enzyme activities are higher in the shortfin mako shark, *Isurus oxyrinchus*, than in ectothermic sharks as a result of visceral endothermy. *Fish Physiology and Biochemistry*. 41, 887–898. doi:10.1007/s10695-015-0055-8.
- Oñate, G.E.C., Sosa, N.O., Herzka, Z.S., Lowe, G.C., Lyons, K., Santana, M.O., Sepulveda, C., Guerrero, A.C., García, R.E., y O’Sullivan, J. 2017. Importance of Bahia Sebastian Vizcaino as a nursery area for white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the Northeastern Pacific: A fishery dependent analysis. *Fisheries Research*. 188, 125-137. doi:10.1016/j.fishres.2016.12.014.
- Reynolds, W. W. y Casterlin, M. E. 1980. The Role of Temperature in the Environmental Physiology of Fishes. In *Environmental Physiology of Fishes*. Springer, Boston, MA. 497-518. doi:10.1007/978-1-4899-3659-2_19.
- Sepulveda, C. A., Kohin S., Chan C., Vetter, R. y Graham, J. B. 2004. Movement patterns , depth preferences , and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks , *Isurus oxyrinchus* , in the Southern California Bight. *Marine Biology*. 145, 191–199. doi:10.1007/s00227-004-1356-0.
- Sims, D. 2003. Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behaviour and habitat selection of free-ranging sharks. *Journal of Fish Biology*. 63, 53–73. doi:10.1111/j.1095-8649.2003.00207.x.
- Soldo A. y Jardas I. 2002. Occurrence of great white shark, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) and basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunnerus 1765) in the Eastern Adriatic and their protection. *Period Biol* 104:195–201.
- Speed, C. W., Meekan, M. G., Field, I. C., McMahon, C. R. y Bradshaw, C. J. A. 2012. Heatseeking sharks: support for behavioural thermoregulation in reef sharks. *Marine Ecology Progress Series*. 463, 231–244. doi:10.3354/meps09864.
- Stevens, E. D. 2011. *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, A. P. Farrell, E. D. Stevens, J. J. Cech, J. G. Richards, Eds. (Academic Press, San Diego, CA, 2011), vol. 2, 1119–1131.
- Strong, W. R., Murphy, R. C., Bruce, B. D. y Nelson, D. R. 1992. Movements and Associated Observations of Bait-attracted White Sharks, *Carcharodon carcharias*: A Preliminary Report. *Marine and Freshwater Research*. 43, 13-20. doi:10.1071/MF9920013.
- Teo, S. L. H., Boustany, A., Dewar, H., Stokesbury, M. J. W., Weng, K. C., Beemer, S., Seitz, A. C., Farwell, C. J., Prince, E. D. y Block, B. A. 2007. Annual migrations, diving behavior, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, on their Gulf of Mexico breeding grounds. *Marine Biology*. 151, 1–18. doi:10.1007/s00227-006-0447-5.
- Tricas, T. C. y McCosker, J. E. 1984. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 43, 221-238.
- Vianna, G. M. S., Meekan, M. G., Meeuwig, J. J. y Speed, C. W. 2013. Environmental Influences on Patterns of Vertical Movement and Site Fidelity of Grey Reef Sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) at Aggregation Sites. *PloS one*. 8, e60331. doi:10.1371/journal.pone.0060331.

- Watanabe, Y. Y., Goldman, K. J., Caselle, J. E., Chapman, D. D., y Papastamatiou, Y. P. 2015. Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 112, 6104–6109. doi:10.1073/pnas.1500316112.
- Watanabe, Y. Y., Payne, N. L., Semmens, J. M., Fox, A., y Huveneers, C. 2019. Swimming strategies and energetics of endothermic white sharks during foraging. *Journal of Experimental Biology*. 222, jeb185603. doi:10.1242/jeb.185603.
- Wegner, N. C., Snodgrass, O. E., Dewar, H., y Hyde, J. R. 2015. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. *Science*. 348, 786–789. doi:10.1126/science.aaa8902.
- Weng, K. C., Sullivan, J. B. O., Lowe, C. G., Winkler, C. E., Dewar, H., y Block, B. A. 2007a. Movements, behavior and habitat preferences of juvenile white sharks *Carcharodon carcharias* in the eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 338, 211–224. doi:10.3354/meps338211.
- Weng, K. C., Boustany, A. M., Pyle, P., Anderson, S. D., Brown, A. y Block, B. A. 2007b. Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology*. 152, 877–894. doi:10.1007/s00227-007-0739-4.
- Westerberg, H. 1982. Ultrasonic tracking of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)-II. Swimming depth and temperature stratification. *Inst. Freshwater Research Drottningholm Rep.* 60, 102–120.
- Yokoi, H., Ijima, H., Ohshimo, S. y Yokawa, K. 2017. Impact of biology knowledge on the conservation and management of large pelagic sharks. *Scientific reports*. 7, 1-14. doi:10.1038/s41598-017-09427-3.