

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



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Estimación del tamaño de la agregación de tiburón ballena (*Rhincodon  
typus*) en Bahía de los Ángeles, Baja California, con base en foto-  
identificaciones**

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

Presenta:

**Salomé Jaramillo Gil**

Ensenada, Baja California, México  
2020

Tesis defendida por  
**Salomé Jaramillo Gil**  
y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dr. Oscar Sosa Nishizaki**  
Director de tesis

Miembros del comité

**Dr. Mario Andrés Pardo Rueda**

**Dra. Fadia Sara Ceccarelli**



---

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

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**  
Directora de Estudios de Posgrado

*Salomé Jaramillo-Gil © 2020*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **Salomé Jaramillo Gil** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

**Estimación del tamaño de la agregación de tiburón ballena (*Rhincodon typus*), en Bahía de los Ángeles, Baja California, con base en foto-identificaciones**

Resumen aprobado por:

---

Dr. Oscar Sosa Nishizaki  
**Director de tesis**

El tiburón ballena (*Rhincodon typus*) se agrega de manera temporal en Bahía de los Ángeles (BLA) entre junio y noviembre, lo que ha permitido el desarrollo del ecoturismo dirigido a la especie, generando un ingreso importante a la economía local. Debido a que existe poca información sobre los parámetros demográficos de esta especie en Bahía de los Ángeles, es fundamental evaluar la agregación para tomar decisiones efectivas sobre la regulación de su ecoturismo, dado que esto puede afectar el comportamiento de los animales y su tasa de retorno a la zona. Los datos de este trabajo fueron tomados por el grupo comunitario PEJESAPO, entre el 2008 al 2019. Se analizaron las fotografías de 12 temporadas de avistamientos y el patrón de coloración único permitió la distinción entre individuos, que fue verificada usando el software I3S. Para estimar la abundancia y los parámetros demográficos se utilizó el software MARK bajo la parametrización POPAN, en donde se construyeron dos tipos de modelos, uno donde se incluye los animales transitorios y residentes y otro donde sólo se utilizaron los animales residentes. De 3,241 encuentros con tiburones ballena en 357 días de muestreo a lo largo de las 12 temporadas, se foto-identificaron 706 individuos, de los cuales el 63% fueron transitorios (vistos una sola vez), el 37% fueron re-avistados (más de una temporada) y solo 2 tiburones fueron vistos durante 9 años. De estos, el 68% fueron machos, 26% fueron hembras y 6% no fue posible determinar el sexo, por lo que, la proporción de sexos fue de 2.6 machos por cada hembra. La longitud tuvo un rango tallas entre los 2.7m y 10m, con una media de  $5.7m \pm 1.0m$ , es decir que la agregación se compone principalmente de organismos juveniles. Las abundancias y los parámetros demográficos se estimaron a partir de la selección del mejor modelo (Criterio de Información de Akaike). La probabilidad de supervivencia ( $\varphi$ ) y la probabilidad de captura ( $p$ ) fueron del 59%, al eliminar los animales transitorios ambas probabilidades aumentaron al 97% y 68% respectivamente. La probabilidad de entrar ( $pent$ ) a la agregación aumenta, pero en menor medida de 30% a un 37%. El tamaño de la súper-población se estimó en  $1,163.66 \pm 34.19$  individuos (IC 95% = 1,098.54 - 1,232.63) y el tamaño de la súper-población de residentes se estimó en  $278.54 \pm 5.83$  individuos (IC 95% = 267.35 - 290.21). Los años que presentaron una mayor abundancia fueron 2014, 2015 y 2016, y los que presentaron una menor abundancia fueron 2008 y 2018. Los años con mayor abundancia concuerdan con anomalías cálidas en la temperatura del agua del Pacífico oriental. Este fenómeno no parece tener un efecto en la bahía por las características oceanográficas que tienen la zona.

**Palabras clave:** Modelo Jolly-Seber, POPAN, Súper-población, captura-recaptura

Abstract of the thesis presented by **Salomé Jaramillo Gil** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

## **Aggregation size estimation of whale sharks (*Rhincodon typus*) at Bahía de Los Ángeles, Baja California, based on photo-identifications**

Abstract approved by:

---

Dr. Oscar Sosa Nishisaki  
Thesis Director

Whale sharks (*Rhincodon typus*) are regularly seen in Bahía De Los Ángeles (BLA) between June to November. Allowed the development of ecotourism with the species generating an important income to the local economy. Due to there is little information on the demographic parameters of this species in BLA it, is essential to evaluate the aggregation to make effective decisions on the regulation of ecotourism since this can affect the behavior of the animal and the rate of return to the area. The data of this work was taken by the PEJESAPO community group, between 2008 and 2019. The photographs of 12 sighting seasons were analyzed, and the unique coloration pattern allowed the distinction between individuals and verified in time using the I3S software. Mark-recapture abundance estimates and demographic parameters were produce using the MARK software under the POPAN parameterization; two types of models were constructed; one where transient and resident animals were included and the other where only resident animals were used. Of 3,241 encounters with *R. typus* observed in 357 days of sampling, 706 individuals were photo-identified, of which 63% were transitory (only capture once), 37% were re-sighted (more than one season), and only to 2 sharks were re-sighted during 9 yr. From the total whale sharks (n=706), 68% were males, 26% were females, and 6% could not be classified, therefore, the sex ratio was 2.6 males: 1 female. Length ranged from 2.7 to 10 m of total length, with an average of 5.6 m  $\pm$  1.0m. Thus the aggregation is mainly composed of juvenile organisms. The abundances and demographic parameters were estimated from the selection of the best model (Akaike's criterion). The survival probability ( $\phi$ ) and the capture probability ( $p$ ) were 59% when eliminating the transient animals, both probabilities increased to 97% and 68%, respectively. The probability of entering (pent) the aggregation increases, but to a lesser extent, from 30% to 37%. The size of the super-population was estimated in 1,163.66  $\pm$  34.19 individuals (95% CI = 1,098.54-1,232.63) and the size of the super-population of residents was estimated in 278.54  $\pm$  5.83 individuals (95% CI = 267.35-290.21). The years with the highest abundance were 2014, 2015, and 2016, and those with the lowest abundance were 2008 and 2018. The years with the highest abundance are consistent with warm anomalies in the eastern Pacific water temperature. This phenomenon does not seem to have an effect in the bay due to the oceanographic characteristics of the area.

**Keywords:** Jolly-Seber Model, POPAN, Super-population, capture-recapture

## **Dedicatoria**

A mis padres por inspirarme a realizar lo que me gusta y por su apoyo incondicional

A mi hermana, por su motivación desde el primer momento y por estar siempre a mi lado incluso en los momentos más frustrantes.

Especialmente a mi negra.

## Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por haberme permitido realizar la Maestría en Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por proporcionarme el apoyo financiero para realizar mis estudios de maestría a través de la beca 942276.

A mi director de tesis Oscar Sosa Nishizaki, por haberme dado la oportunidad de trabajar bajo su supervisión, por hacerme analizar más las cosas, por obligarme a pensar y tener un pensamiento más crítico y, sobre todo, por no ponerme fácil.

A mis sinodales, el Dr. Mario Pardo por sus incontables horas de explicaciones sobre modelos, mapas y sus opiniones con alto criterio y a la Dra. Sara Ceccarelli, que leyó con el mayor detenimiento el manuscrito y cada uno de sus comentarios ayudaron a enriquecer el trabajo.

A Abraham Vásquez y el grupo comunitario PEJESAPO, por acogerme en BLA y enseñarme como realizar el muestreo con el tiburón, como procesar los datos y realizar la foto-identificación.

A Kena, que siempre estuvo pendiente y me ayudó con mi mala redacción desde el manuscrito del anteproyecto hasta el final de la tesis, además del apoyo moral en tiempos de cuarentena.

Al Dr. Jaime Bolaños, por su ayuda con el modelo y la pronta respuesta a todas mis preguntas.

A Frida y Zury, por la ayuda que me brindaron con los mapas, los modelos, las clases, las sugerencias, la base de dato. Por su disposición y amabilidad todo el tiempo.

A mis compañeros de maestría, Abdiel por estar conmigo en cada momento, a Daniel por todas las risas y a Claudia, por tener una amiga en quien contar en cada momento. Gracias a cada uno de ellos por hacer esté intercambio cultural inolvidable y el tiempo lejos de casa más llevadero.

## Tabla de contenido

<b>Resumen en español .....</b>	<b>iii</b>
<b>Resumen en inglés .....</b>	<b>iv</b>
<b>Dedicatoria.....</b>	<b>v</b>
<b>Agradecimientos .....</b>	<b>vi</b>
<b>Lista de figuras .....</b>	<b>ix</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>x</b>
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	4
1.2 Justificación .....	5
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivo General .....	7
1.5 Objetivos Específicos.....	7
<b>Capítulo 2. Materiales y métodos.....</b>	<b>8</b>
2.1 Área de estudio .....	8
2.2 Origen de los datos .....	9
2.3 Foto-identificación .....	11
2.4 Esfuerzo de muestreo .....	11
2.5 Historial de encuentro.....	12
2.6 Estimación de abundancia .....	12
2.7 Prueba de bondad de ajuste .....	16
2.8 Modelo transitorio .....	17
2.9 Selección del mejor modelo .....	18
<b>Capítulo 3. Resultados .....</b>	<b>20</b>
3.1 Esfuerzo de muestreo .....	20
3.2 Foto-identificación .....	21
3.3 Estructura de la agregación.....	23
3.4 Prueba de bondad de ajuste .....	25
3.5 Selección del mejor modelo.....	26
<b>Capítulo 4. Discusión .....</b>	<b>29</b>
4.1 Foto-identificación .....	29
4.2 Transitoriedad .....	30
4.3 Estructura de la agregación.....	31

4.4 Estimación de abundancia .....	33
4.4.1 Parámetros demográficos .....	33
4.4.2 Abundancias anuales.....	34
4.4.3 Estimación de la súper-población .....	36
<b>Capítulo 5. Conclusiones .....</b>	<b>38</b>
5.1 Recomendaciones .....	38
<b>Anexos .....</b>	<b>51</b>
Anexo A .....	51
Anexo B .....	52

## Lista de figuras

- Figura 1.** Ubicación de Bahía de los Ángeles en el golfo de California. 1) Bahía de La paz, 2) Isla Espíritu Santo, 3) Banco Gorda.....9
- Figura 2.** Área utilizada para la foto-identificación de los tiburones ballena en Bahía de los Ángeles. Se muestra la ubicación de los puntos de referencias (puntos con círculos) y el patrón de pigmentación en forma de manchas (puntos).....10
- Figura 3.** Reconocimiento del sexo de tiburón ballena en Bahía de los Ángeles. a) Macho, con presencia de gonapterigios y b) Hembra.....10
- Figura 4.** Esfuerzo de muestreo de tiburón ballena realizado en Bahía de los Ángeles entre el 2008 y el 2019. Esfuerzo máximo y mínimo realizado en cada temporada (barras), cuartil superior e inferior (cajas) y la mediana (división de la caja).....20
- Figura 5.** Número de tiburones ballena foto-identificados como nuevos y recapturados para cada temporada de muestreo. ....22
- Figura 6.** Porcentaje de frecuencia (N=706) de sexos de tiburones ballena avistados en Bahía de los Ángeles por temporada. M= machos, H= hembras e I= indeterminado. ....23
- Figura 7.** Distribución de tallas del tiburón ballena observado en BLA por temporada. Longitud total máxima y mínima en cada temporada (línea punteada), cuartil superior e inferior (cajas), la mediana (división de la caja) y valores atípicos (círculos). ....24
- Figura 8.** Porcentaje de frecuencia para todos los tiburones ballena que visitaron BLA, divididos en dos grupos grandes y pequeños. El valor de referencia es la media de la LT.....25
- Figura 9.** Abundancia estimada de tiburones ballena observados en Bahía de los Ángeles para 12 temporadas de muestreo, con base en el modelo de Jolly-Seber (residentes + transitorios)  $\phi(.)p(.)pent(t)$  y en el modelo Jolly-Seber (solo residentes)  $\phi(t)p(.)pent(t)$ .....28
- Figura 10.** Estimaciones de la súper-población de tiburón ballena en diferentes agregaciones a través del modelo Jolly-Seber, en la parametrización POPAN en el software MARK. Se muestra el intervalo superior e inferior. ....37

## Lista de tablas

- Tabla 1.** Esfuerzo de muestreo en Bahía de los Ángeles para el avistamiento de tiburón ballena durante las temporadas 2008 al 2019. Número de horas (H) y minutos (M). .....21
- Tabla 2.** Resultado de la prueba estadística a posteriori (Wilcox) donde se observan las diferencias en el esfuerzo de muestreo durante las 12 temporadas. Los números en negritas y con un \* indican los valores significativos. ....21
- Tabla 3.** Número de individuos (N) y porcentaje de tiburones ballena avistados en Bahía de los Ángeles conforme a al número de recapturas en temporadas posteriores a su captura .....23
- Tabla 4.** Resultados de la prueba de bondad de ajuste realizada para el modelo Jolly-Seber ( $\hat{c}= 3.79$ ), donde se consideran los animales transitorios y residentes.....26
- Tabla 5.** Resultados de la prueba de bondad de ajuste utilizando la variante del modelo Jolly-Seber ( $\hat{c}= 2.93$ ) propuesto por Pradel et al., 1997, donde se consideran solamente los animales residentes .....26
- Tabla 6.** Resultados obtenidos del modelo Jolly-Seber (transitorios + residentes,  $\hat{c}= 3.79$ ) a través de la opción POPAN. Parámetros, supervivencia ( $\phi$ ), probabilidad de captura ( $p$ ) y probabilidad de entrar a la agregación ( $pent$ ). Constantes (.) o dependientes del tiempo (t).  $\Delta QAIC_c$  = es la diferencia del  $QAIC_c$  entre el mejor y el modelo con el más bajo  $QAIC_c$ ,  $Peso AIC_c$ = es la evidencia a favor del modelo, Verosimilitud= se calcula para un determinado modelo relativo al modelo con el  $QAIC_c$  más bajo .....27
- Tabla 7.** Resultados obtenidos del modelo Jolly-Seber (solo residentes,  $\hat{c}= 2.93$ ) a través de la opción POPAN. Parámetros, supervivencia ( $\phi$ ), probabilidad de captura ( $p$ ) y probabilidad de entrar a la agregación ( $pent$ ). Constantes (.) o dependientes del tiempo (t).  $\Delta QAIC_c$  = es la diferencia del  $QAIC_c$  entre el mejor y el modelo con el más bajo  $QAIC_c$ ,  $Peso AIC_c$ = es la evidencia a favor del modelo, Verosimilitud= se calcula para un determinado modelo relativo al modelo con el  $QAIC_c$  más bajo. ....27
- Tabla 8.** Parámetros demográficos obtenidos a través del mejor modelo  $\phi (.)p(.)pent(t)$  donde se consideran los animales transitorios y residentes. Datos que no fueron posibles estimar (--).51
- Tabla 9.** Parámetros demográficos obtenidos a través del mejor modelo  $\phi (t)p(.)pent(t)$  donde se consideran solo los animales residentes. Datos que no fueron posibles estimar (--). ....52

## Capítulo 1. Introducción

---

El tiburón ballena (*Rhincodon typus*) puede alcanzar hasta 18.8 m de longitud total y pesar 34 toneladas, por lo que es considerado como el pez más grande del mundo (McClain et al., 2015). Esta especie tiene una distribución cosmopolita, habitando zonas tropicales y subtropicales tanto de aguas oceánicas como costeras entre los 30°N y 35°S, (Compagno, 2001), incluyendo el Mar Mediterráneo (Rowat y Brooks, 2012). Existen algunos avistamientos esporádicos fuera de su distribución habitual, alcanzando los 44°N en la costa occidental de Canadá (Turnbull et al., 2006), entre los 34° y 38° S en Nueva Zelanda (Duffy, 2002) y entre los 35° y 40°N en las Islas Azores, Portugal (Afonso et al., 2014). Es una especie altamente migratoria (Rowat y Brooks, 2012), cuya distribución y abundancia están influenciadas por procesos oceanográficos como, surgencias, corrientes costeras y frentes térmicos, que incrementan la productividad primaria a nivel local, lo que favorece su alimentación (de la Parra Venegas et al., 2011; Hacohe-Domené et al., 2015).

En el océano Índico, el 90% de los avistamientos de tiburón ballena se han realizado en sitios con una temperatura superficial del mar entre 26.5 y 30°C, evitando temperaturas más altas que pueden elevar sus tasas metabólicas y sus requerimientos de alimento, así como las temperaturas excesivamente bajas, que limitan su función metabólica (Sequeira et al., 2012). Por lo general se presentan en aguas someras (Gonzalez-Pestana et al., 2020) y costeras con pendiente pronunciada (Sequeira et al., 2012), en fondo con baja complejidad, así como en cercanías a ambientes meso-pelágicos (Copping et al., 2018).

La mayoría de estudios dirigidos a tiburones ballena se han realizado sobre agregaciones costeras (Graham y Roberts, 2007; Meekan et al., 2006), en donde típicamente se alimentan cerca de la superficie, donde se concentran en altas abundancias plancton y necton (Nelson y Eckert, 2007). El tiburón ballena es uno de los 3 tiburones filtradores, junto con el tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*) y el tiburón boquiancho (*Megachasma pelagios*). Estos tiburones no capturan presas con sus dientes, sino que filtran grandes cantidades de agua con sus branquias adaptadas para atrapar principalmente organismos planctónicos (Compagno, 1984). La dieta del tiburón ballena incluye copépodos, eufáusidos, camarones, larvas de cangrejo y huevos de peces (Clark y Nelson, 1997; de la Parra Venegas et al., 2011; Lavaniegos et al., 2012). Sin embargo, también se alimenta por medio de succión, lo que le permite ingerir una mayor cantidad de presas móviles como sardinas, anchovetas, atunes pequeños y calamares. Este tipo de alimentación es más adecuada cuando existe una gran densidad de alimento (Rowat y Brooks, 2012). Al ser una especie planctófaga desempeña un papel central en los ecosistemas acuáticos, convirtiendo la energía de los

niveles tróficos inferiores a energía para los niveles tróficos superiores (Alder et al., 2008). Dado que, depredadores tope como el marlin azul (*Makaira nigricans*), el tiburón azul (*Prionace glauca*) y las orcas (*Orcinus orca*) se alimentan de esta especie (Colman, 1997; Kukuyev, 1996; O'Sullivan y Mitchell, 2000).

En el Pacífico oriental el tiburón ballena se observa regularmente en el Golfo de California (Eckert y Stewart, 2001; Ramírez-Macías et al., 2012), Isla de Cocos (Sibaja-cordero, 2008), Panamá (Guzmán et al., 2018), isla Malpelo (Bessudo et al., 2016), islas Galápagos (Acuña-Marrero et al., 2014; Hearn et al., 2016) y al norte del Perú (Gonzalez-pestana et al., 2020). Sin embargo, solo se reconocen como sitios de agregación al Golfo de California y a las Islas Galápagos. Una agregación se define como un grupo de individuos reunidos en un área geográfica, que se congregan al sentirse atraídos por un recurso ambiental (Allaby, 1994). Algunos autores usan el término para describir sitios con > 10 individuos en un área de <1 km<sup>2</sup> (Rowat y Brooks, 2012). Actualmente, se reconocen más de 20 lugares donde esta especie se puede agregar de manera temporal (Norman et al., 2017); pero poco se sabe cómo estas agregaciones están conectadas migratoriamente, a pesar de que existen evidencias genéticas que sugieren una conectividad (Castro et al., 2007; Schmidt et al., 2009). No obstante, algunos modelos sugieren un comportamiento migratorio a gran escala, de modo que los individuos pueden visitar varios sitios de agregación, siguiendo condiciones ambientales adecuadas entre las estaciones del año (Sequeira et al., 2012). Estos movimientos a gran escala han sido corroborados con marcas satelitales (Eckert y Stewart, 2001; Guzman et al., 2018).

De 12 tiburones marcados en Bahía de los Ángeles (BLA) entre 1994 y 1998, la mayoría permaneció dentro de la bahía durante varios días, mientras que uno de ellos recorrió una distancia de 13,000 km en 1,114 días, moviéndose hacia el Pacífico central (Eckert y Stewart, 2001). Por otra parte, un tiburón marcado en BLA en 2009 recorrió una distancia de 2,400 km en 37 días, en dirección al Pacífico tropical cerca de las costas de El Salvador (Mayorga, 2011). Sin embargo, la distancia más larga recorrida por un tiburón ballena ha sido de 20,000 km en 800 días (Guzman et al., 2018), desde el lugar de marcaje satelital en la costa en el Pacífico de Panamá, yendo primero hacia las islas Galápagos y de allí hacia el Indo-Pacífico, a través de la corriente ecuatorial (Guzman et al., 2018).

Los estudios genéticos sugieren una sola población de tiburón ballena en el Indo-Pacífico y una segunda población para el Atlántico (Vignaud et al., 2014). No obstante, existe un cierto grado de diferenciación genética entre el Indo-Pacífico y el Pacífico oriental, al comparar muestras del Golfo de California con tres localidades en el Indo-Pacífico (Yagishita et al., 2020). Para el Golfo de California se establece que existe una homogeneidad genética, determinado así que los tiburones que visita BLA, Bahía La Paz y Banca Gorda

pertenecen a la misma población, siendo BLA el lugar con como una mayor diversidad haplotípica (Ramírez-Macías et al., 2007).

El hecho de agregarse cerca de la costa y de manera predecible la convierten en una especie ideal para el desarrollo de un ecoturismo con nado libre (Rowat y Brooks, 2012; Rowat, 2007). El primer sitio que desarrolló el turismo con tiburón ballena fue Australia en 1993, en el parque marino Ningaloo (Davis et al., 1997). En 2006, la industria del turismo con tiburones ballena en este sitio fue valorada en 8 millones dólares americanos anuales (Catlin et al., 2010). En otros lugares cómo Belice y Seychelles el turismo con tiburón ballena está generando entre 1.35 a 5 millones de dólares americanos por año (Graham, 2003; Rowat y Engelhardt, 2007). Por lo que, la industria de turismo con tiburón ballena se estimó en 43 millones de dólares americanos en 2007 a nivel global (Graham, 2004, 2007).

A nivel mundial, existe una preocupación del impacto que puede generar el turismo para esta especie. Un turismo mal desarrollado puede ocasionar lesiones causadas por choques con las embarcaciones, un comportamiento de evasión y un nado más rápido, produciendo una perturbación que impide que el tiburón se alimente eficazmente. Como resultado el tiburón ballena tenderá a desplazarse a otra localidad debido a al estrés producido (Norman, 2002). Eso afectaría directamente la economía de las comunidades locales. Por lo que es muy importante estimar el tamaño de las agregaciones, para monitorear su dinámica temporal.

Los métodos de captura-recaptura han resultado efectivos para caracterizar la dinámica poblacional de especies móviles (Rowat et al., 2009). El marcado de los individuos puede ser mediante la identificación de marcas naturales y de cicatrices registradas a través de fotografías, o puede ser físico, utilizando marcas convencionales implantadas en la parte exterior de su cuerpo, que se consideran como un medio de re-identificación fácil. Sin embargo, las marcas y sus anclajes se desgastan y pueden perderse, por lo que tales sistemas solo pueden ser efectivos durante cortos plazos (Rowat et al., 2009). El uso de patrones de pigmentación natural o marcas naturales distintivas capturadas en una fotografía pueden utilizarse para reconocer individuos (Speed et al., 2007). Esta aproximación se conoce como foto-identificación y se prefieren sobre las marcas convencionales implantadas debido a que son menos estresantes, económicas y efectivas durante un periodo de tiempo prolongado (Van Tienhoven et al., 2007). Muchos autores concuerdan en que el patrón de coloración puede permanecer constante durante más de una década, lo que permite una correcta foto-identificación (Arzoumanian et al., 2005; Meekan et al., 2006). Asimismo, se pueden utilizar otras ayudas visuales (Marshall y Pierce, 2012) como la presencia de cicatrices, formas

en las aletas e incluso puntos fuera del área de foto-identificación cuando el Software muestra más de una fotografía semejante.

El primer intento de foto-identificación de tiburones ballena para estimar el número de organismos presentes fue a mediados de los 1980's en el arrecife Ningaloo en Australia (Taylor, 1989), para los cuales se fotografiaron sus patrones de pigmentación de manchas semicirculares y rayas en uno de los costados, así como sus cicatrices. A partir de entonces, y debido a que cada individuo presenta un patrón de coloración único, ha sido usada ampliamente en estudios de captura-recaptura para documentar la tendencia de la poblaciones y estimar las parámetros demográficos (Meekan et al., 2006; Speed et al., 2007). Hasta la fecha, la foto-identificación ha indicado que algunos individuos se han movido entre países, pero, la mayoría de estos movimientos han sido a pequeña escala (menos de 1000km), todavía no existen reportes con foto-identificación de migraciones a gran escala (Norman et al., 2017) . Esta técnica es cada vez más común y aceptada, confirmado su precisión como herramienta de investigación (Beekmans et al., 2005). Idealmente, los estudios de captura-recaptura implican un amplio esfuerzo de muestreo (Kendall y Nichols, 2004), además, en el caso de especies de larga vida, generalmente se requiere un muestreo durante varios años y suficientes individuos foto-identificados para estimar de manera eficiente parámetros demográficos y producir estimaciones poblacionales relativamente robustas (Graham, 2007). Este método se basa en el marcado de individuos a través del tiempo analizando los resultados con modelos estadísticos (Choquet et al., 2009). Sin embargo, las estimaciones derivadas de los sitios de agregación deben considerarse solo como un proxy del estado general de las poblaciones regionales de tiburón ballena (Rowat y Brooks, 2012).

## **1.1 Antecedentes**

En el Golfo de California se han reportado la presencia de tiburón ballena en cinco localidades: Bahía San Luis Gonzaga, Bahía de los Ángeles (BLA), al norte y en Bahía la Paz, Banca la Gorda e Isla Espíritu Santo al sur (Eckert y Stewart, 2001; Ramírez-Macías et al., 2012). Estos avistamientos se dan durante los meses más cálidos del año, de junio a noviembre en Bahía de los Ángeles (Eckert y Stewart, 2001), de mayo a junio y de septiembre a noviembre en Bahía La Paz y en algunas temporadas se han reportado tiburones desde el mes de abril en Banca Gorda (Ramírez-Macías et al., 2012). Para BLA se ha identificado una mayor proporción de machos (69%) que hembras (22%), además de ser organismos juveniles, con tallas entre los 2 a 8m (Nates, 2015; Ramírez-Macías et al., 2012). Sin embargo, existen avistamientos esporádicos de

machos adultos, las hembras adultas son avistadas en Banca la Gorda e isla Espíritu Santo, demostrando que los tamaños más pequeños se encuentran al norte del golfo y los tamaños más grandes están al sur (Eckert y Stewart, 2001; Ramírez-Macías et al., 2012). El principal componente de la dieta de la especie dentro del golfo son los copépodos como *Acantia clausi* y *Acantia tonsa* (Clark y Nelson, 1997; Lavaniegos et al., 2012; Nelson y Eckert, 2007), además se ha observado alimentándose de la anchoveta *Anchoa helleri* (Medrano, C.)

En BLA se agregan un mínimo de 15-30 tiburones cada año, la mayor agregación se da en cuatro áreas específicas: Los Angelitos, al sur de Punta Arenas (en frente del pueblo), al sur de Punta la Gringa y en El Rincón, en este último se reportan el 90% de los avistamientos (Nelson y Eckert, 2007). Además, es más común observar un tiburón ballena cerca a la costa (>20m) (Enríquez-Andrade et al., 2003). El primer estudio sobre la especie en esta bahía reportó 190 avistamientos y se identificó 19 individuos en 1999 (Nelson y Eckert, 2007). Para el 2012 se foto-identificaron 264 individuos y a finales de 2013, ya se tenían 333 foto-identificados (Nates, 2015; Peregrín, 2014) con un predominio de organismos inmaduros (95.4%) y una proporción sexual de 3 machos por cada hembra (Peregrín, 2014). Además, el 32% de los tiburones son recurrentes, lo que sugiere moderado grado de fidelidad al área (Nates, 2015). La recaptura de individuos entre Bahía de los Ángeles y Bahía de La Paz se ha estimado en un 11.4% (Ramírez-Macías, et al., 2012) . Lo que sugiere que ambas bahías presentan, en su mayoría, individuos diferentes en sus respectivos momentos de agregación.

BLA se caracteriza por una alta productividad, esto se debe a los intensos procesos de mezcla que tienen un efecto ecológico similar a surgencias constantes (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). La abundancia de plancton dentro de la Bahía la convierten en un hábitat propicio para la alimentación de organismo planctófagos como el tiburón ballena (Nelson y Eckert, 2007; Rodríguez-Dowdell et al., 2007). Sin embargo, el rol que tiene esta zona dentro del ciclo de vida del tiburón ballena en el Pacífico oriental es aún incierto (Borrel et al. 2011).

## **1.2 Justificación**

En el 2001, la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad de Autónoma de Baja California inició un programa de investigación en colaboración con la CONAP y prestadores de servicios locales. Con el propósito de generar información sobre el uso del hábitat del tiburón ballena dentro de la bahía, para

sentar las bases del aprovechamiento sustentable mediante el ecoturismo (Enríquez-Andrade et al., 2003). Los principales resultados de esta investigación fueron, una base de datos de tiburones foto-identificados, un código de conducta para realizar las actividades de nado con la especie (Cárdenas-Torres et al., 2007) y una propuesta de programa de manejo (Rodríguez-Dowdell et al., 2007). Estas gestiones posibilitaron la publicación del Aviso de Decreto del área natural protegida “Reserva de la Biosfera Bahía de los Ángeles y Canales de Ballenas y Salsipuedes” en el Diario Oficial de la Federación en 2007 (DOF, 2007)

A partir del 2008 se empleó el plan de manejo con ayuda del grupo comunitaria PEJESAPO, lo cual permitió hacer una delimitación en la zona y concientizar a los prestadores de servicio locales para que siguieran la normativa propuesta en dicho plan (Vázquez-Haikin Com. Pers.) No obstante, fue hasta el 2013 cuando se publica el programa de manejo donde se especifica el área protegida *Sub-zona de Uso Público Tiburón Ballena* (SUPTB) para realizar las actividades ecoturísticas de observación de la especie. Esta zona está integrada por un polígono, ubicado al sur de la bahía, y se señala al comienzo de cada temporada con boyas indicando el comienzo de la temporada y la aplicación del código de conducta (DOF, 2013). Sin embargo, este código de conducta solo se aplica en la SUPTB, mientras que el tiburón ballena puede habitar en toda la bahía (Nates 2015)

Las características de esta agregación han permitido el desarrollo de actividades de ecoturismo con la especie desde hace 15 años (Rodríguez-Dowdell et al., 2007) lo que representa una oportunidad para el desarrollo económico de la comunidad local (Cárdenas-Torres et al., 2007), generando hasta medio millón de dólares anualmente (Montero-Quintana, 2019). Por lo que, es fundamental generar nuevos datos que permitan una toma de decisiones efectiva como estrategias de gestión y la regulación del ecoturismo dado que esto puede afectar el comportamiento del tiburón ballena y su regreso a la zona (Norman et al., 2017). Por lo que estimar el tamaño de la agregación de manera robusta y conocer la tendencia de las abundancias anuales durante el periodo 2008 al 2019, resulta de vital importancia para sentar las bases que permitan conocer la dinámica de la agregación en Bahía de los Ángeles.

### **1.3 Hipótesis**

Considerando que existen tiburones ballena en Bahía de los Ángeles que han sido foto-identificados (capturas) y se les ha dado un seguimiento (recapturas) durante las temporadas de muestreo entre 2008

a 2019, y que a lo largo de ese periodo se han registrado nuevos individuos e individuos que no han vuelto a aparecer, se espera que el tamaño de la agregación varíe a través de las temporadas, y que la aplicación del modelo de Jolly-Seber a estos datos produzca estimaciones robustas de dicho tamaño de agregación.

#### **1.4 Objetivo General**

Estimar el tamaño de la agregación y las abundancias anuales del tiburón ballena en Bahía de los Ángeles a través del modelo Jolly-Seber de captura-recaptura con base en los organismos foto-identificados durante el periodo 2008-2019.

#### **1.5 Objetivos Específicos**

- Determinar la composición por tallas y sexos de la agregación de tiburón ballena en Bahía de los Ángeles durante el periodo 2008-2019.
- Determinar la variante del modelo de Jolly-Seber que explique mejor los datos tomados durante el monitoreo del 2008-2019.
- Estimar las abundancias anuales de la agregación del tiburón ballena en Bahía de los Ángeles durante el periodo 2008-2019

## Capítulo 2. Materiales y métodos

---

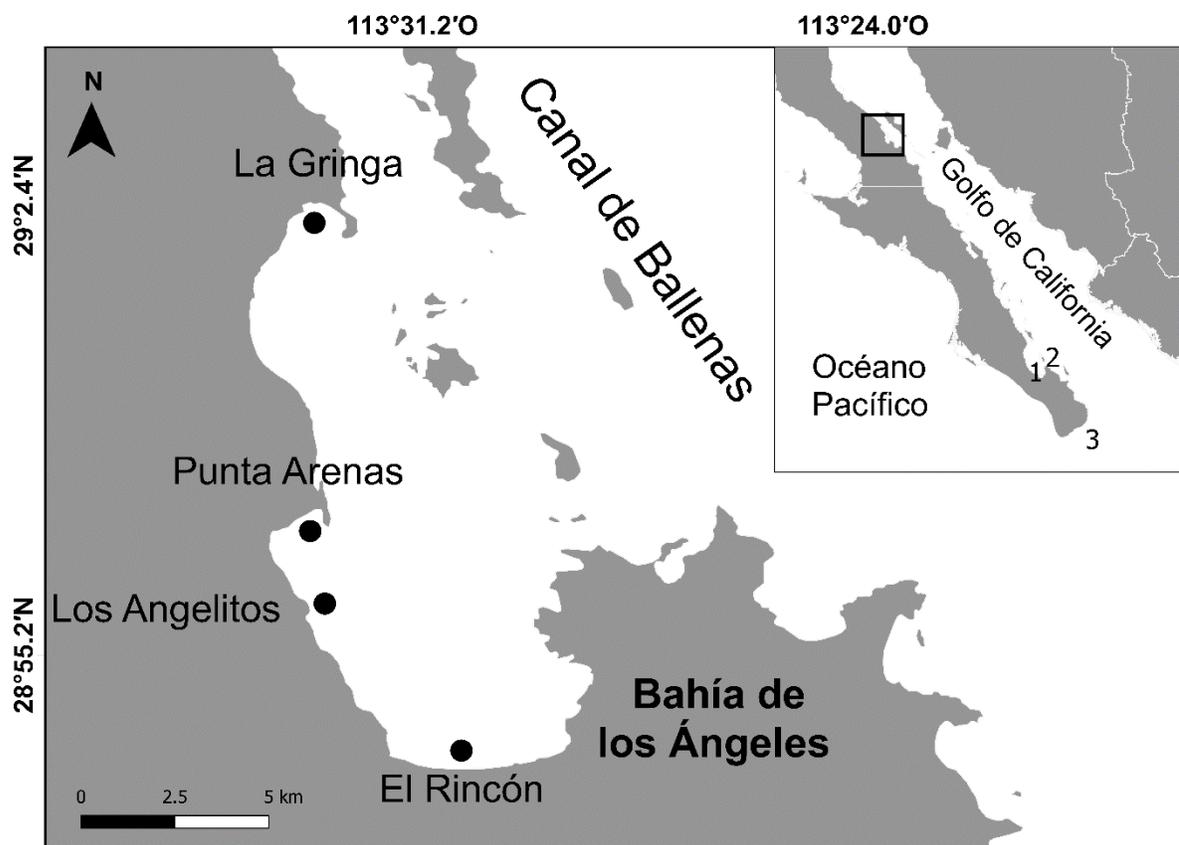
### 2.1 Área de estudio

Bahía de los Ángeles (BLA) se encuentra situada en la costa oriental del estado de Baja California entre los 29°00'N y 113°30'W (Figura 1). Esta bahía es un cuerpo de agua somero, con pendiente suave, en su mayoría con una profundidad menor de 40 m. No obstante, en el centro de los canales que la comunican con el Canal de Ballenas, la bahía alcanza una profundidad de 50m (Álvarez-Borrego, 2008, Amador-Buenrostro et al., 1991 ).

BLA se ve influenciada por un sistema de vientos dominantes con una marcada variación estacional. En invierno (noviembre-marzo) los vientos dominantes del norte y nororiente son fríos y secos, con una magnitud típica de  $10\text{ m s}^{-1}$ , por lo que la temperatura del agua durante esta estación disminuye, alcanzando entre 14°C y 22°C. En el verano (julio-septiembre), la situación es contraria, con vientos del oriente y suroriente con una magnitud de  $10\text{ m s}^{-1}$ , transportando calor y aire húmedo; con temperaturas del agua entre 24°C y 29°C. Las estaciones de primavera (marzo-abril) y otoño (octubre-noviembre) son consideradas como periodos de transición, presentando un clima intermedio, con temperaturas del agua entre 19°C y 22°C; con vientos del occidente con magnitudes mayores a los  $10\text{ m s}^{-1}$ , que son los más intensos de la zona. No obstante, estas intensidades también se pueden presentar durante todo el año de forma esporádica (Amador-Buenrostro et al., 1991; Nava Ruiz, 2018).

Las corrientes forzadas por el viento producen un fuerte intercambio de aguas entre el interior de la bahía y el Canal de Ballenas, originado por la amplitud de la boca y la orientación de la bahía con respecto a los vientos dominantes (Amador-Buenrostro et al., 1991). El agua de Canal de Ballenas es el resultado de la mezcla intensa de aguas superficiales y aguas provenientes de la base de la cordillera. En esta región se presentan intensas corrientes de marea que propician un patrón de circulación similar al de una surgencia constante (Álvarez-Borrego, 2010). Este intercambio genera una alta productividad a lo largo del año en la bahía (Álvarez-Borrego, 2008). En el verano, la productividad primaria en la superficie es baja, pero existe una mayor concentración en la zona sur, la salinidad en esta época es entre los 35.3-35.6 UPS. En el invierno, la productividad primaria es alta en superficie, especialmente en la zona sur de la bahía, durante esta estación la salinidad varía entre los 34.6-35.3 UPS. En el otoño la productividad primaria es intermedia, presentando la zona norte una mayor concentración (Nava-Ruiz, 2018)

El clima árido es característico de la zona, debido a que se localiza en la franja costera del desierto Sonorense, la cual registra muy bajas precipitaciones (0–400 mm). Al ser una zona árida, se caracteriza por una alta variabilidad climática, con años consecutivos de poca lluvia, y durante el mes de septiembre se registra una mayor precipitación debido a la influencia esporádica de tormentas tropicales y huracanes. La temperatura media anual es de 22.7°C, siendo enero y febrero los meses más fríos (<11°C) y julio y agosto los más cálidos (>35°C; Cavazos, 2008).

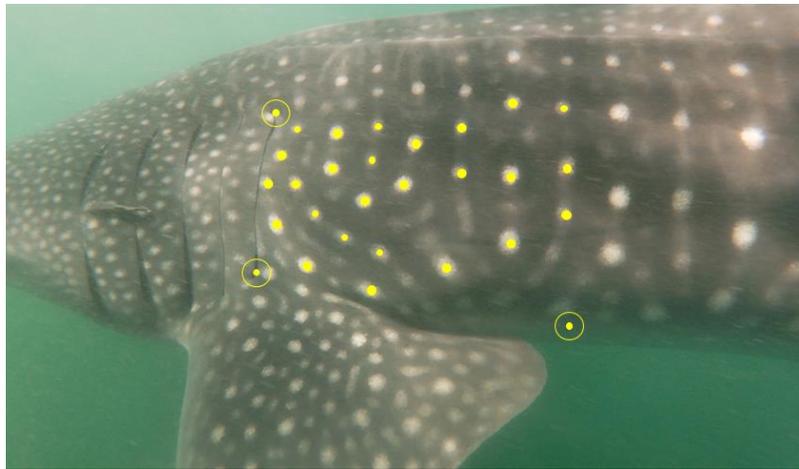


**Figura 1.** Ubicación de Bahía de los Ángeles en el golfo de California. 1) Bahía de La paz, 2) Isla Espíritu Santo, 3) Banco Gorda

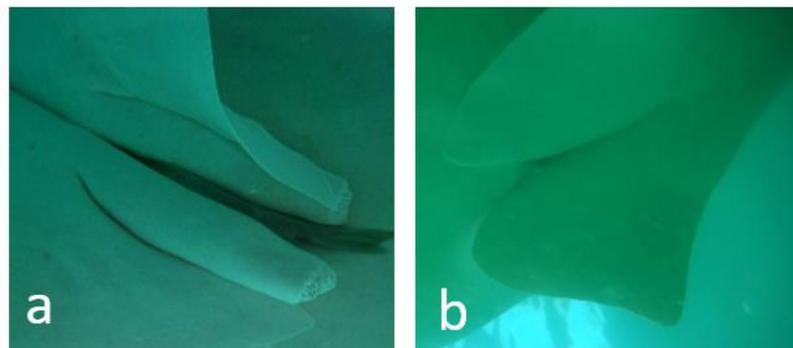
## 2.2 Origen de los datos

Los datos de esta tesis provienen de los registros de tiburones ballena realizados durante el monitoreo del grupo comunitario PEJESAPO de BLA. Este grupo ciudadano ha recopilado información desde el 2007 hasta la fecha. Debido a la calidad de los datos, en esta tesis solo se usan los obtenidos durante los muestreos entre 2008 a 2020. Los muestreos se realizaron desde finales de mayo hasta principios de diciembre cada

año, que son los meses en los que el tiburón ballena se encuentra en el área. Para identificar a cada individuo, se le tomó una fotografía del costado izquierdo, cerca de la base de la cabeza, entre la quinta hendidura branquial y el vértice superior de la aleta pectoral, a nado en buceo libre y con una cámara subacuática (Figura 2; Meekan et al., 2006). Las fotografías fueron archivadas en un catálogo para su posterior identificación. Adicionalmente se registró la longitud total, la cual fue estimada al comparar al tiburón con la longitud total de la embarcación cuando éste nadaba de manera paralela a uno de los lados de la embarcación, cuando se avista el mismo individuo varias veces en una misma temporada, se hacía un promedio de los datos de la longitud total. El sexo fue determinado por la presencia de los órganos copuladores o gonapterigios en los machos, o su ausencia en las hembras (Figura 3). Se clasificó como indeterminado a los individuos a los cuales no fue posible confirmarles el sexo visualmente.



**Figura 2.** Área utilizada para la foto-identificación de los tiburones ballena en Bahía de los Ángeles. Se muestra la ubicación de los puntos de referencias (puntos con círculos) y el patrón de pigmentación en forma de manchas (puntos).



**Figura 3.** Reconocimiento del sexo de tiburón ballena en Bahía de los Ángeles. a) Macho, con presencia de gonapterigios y b) Hembra.

## 2.3 Foto-identificación

La identificación de cada individuo de tiburón ballena se basa en el patrón de pigmentación en forma de manchas, generalmente circulares, registrado en las fotografías individuales (Figura 2). El análisis de las fotografías fue asistido por una computadora utilizando el software IS3 (Interactive Individual Identification System; <https://reijns.com/i3s/>) (Van Tienhoven et al., 2007). A partir de las fotografías, el IS3 software analiza los patrones de las manchas y compara el número de manchas y su posición dentro de un área delimitada por tres puntos de referencia. Los puntos de referencia seleccionados fueron: el inicio de la quinta hendidura branquial, el final de la quinta hendidura branquial y el vértice superior de la aleta pectoral (Figura 2). Utilizando el catálogo de fotografías, el software hace una comparación de dos fotografías, con la finalidad de encontrar pares de manchas correspondientes en el área delimitada por los puntos de referencia definidos. A partir de estos pares, se calcula una métrica de distancia euclidiana, clasificando las coincidencias según la distancia en cada imagen en la base de datos. El software genera un valor de similitud, entre más pequeño sea este valor en comparación con otras fotografías, mayor será el parentesco entre el patrón de coloración (González-Ramos et al., 2017). Se considera un mismo individuo cuando se compara un par de fotografías y la distancia entre el patrón de manchas es pequeño. A los individuos cuyas fotografías no se les encontraba alguna coincidencia en los patrones de manchas dentro del catálogo se les consideró como nuevos individuos en la agregación.

Aun cuando existen técnicas asistidas por computadora para escanear catálogos fotográficos de manera precisa y eficiente (Arzoumanian et al., 2005), proporcionando un método imparcial que disminuye la subjetividad del observador, el ángulo en que son tomadas las imágenes reduce la confiabilidad de las coincidencias estimadas. A medida que aumenta este ángulo, disminuye la probabilidad de correspondencia, aunque muchas imágenes pueden coincidir correctamente, por lo que se recomienda tomar fotos totalmente paralelas al animal (Speed et al., 2007), además, de tener varias fotografías del mismo individuo (diferentes ángulos, transparencia del agua, etc.) dentro de la base de datos, esto aumenta la eficacia de identificación (Van Tienhoven et al., 2007).

## 2.4 Esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se estimó con base en la información disponible para las 12 temporadas de monitoreo. Para cada temporada se obtuvo la sumatoria de las horas en la que se realizó el muestreo por

día, sólo se consideró el tiempo transcurrido desde el primer hasta el último avistamiento. Cabe señalar que en ocasiones antes del primer avistamiento por lo general hubo un tiempo de búsqueda que no se contabilizó.

La homogeneidad del esfuerzo de muestreo durante las temporadas se determinó con la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis; debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad ni homocedasticidad. Las diferencias en el esfuerzo de muestreo por temporada se obtuvieron a partir de la prueba *a posteriori* de Wilcox. Los análisis estadísticos se obtuvieron utilizando el lenguaje de programación R-studio (R Core Team, 2020)

## 2.5 Historial de encuentro

Una vez identificados los individuos, se construyó una base de datos que contiene: las presencias y ausencias por temporada, su sexo y longitud total. Posteriormente, se generó un historial de encuentro con valores de uno o cero, en donde uno indica que el individuo fue observado y foto-identificado (presencia), y cero indica que el animal no fue observado en esa temporada (ausencia) (Cooch y White, 2019). Por lo que el historial de encuentro refleja dos probabilidades: la probabilidad de sobrevivir ( $\phi$ ), la cual se interpreta como la probabilidad de que el individuo vuelva a la bahía y sea visto nuevamente, y la probabilidad de captura, en este contexto se interpreta como la probabilidad de fotografiar un individuo nuevo o previamente visto. En relación con las temporadas, cada historial debe ser de la misma cantidad de elementos (12 temporadas de muestreo). Cuando un tiburón tiene las mismas presencias y ausencias que otro exactamente en las mismas temporadas, se conoce como historial de encuentro idénticos, estos se agruparon para minimizar el tiempo de respuesta de programa (White y Burnham, 1999). En este estudio se utilizaron 122 historiales de encuentro diferentes. Estas secuencias de datos fueron guardadas en formato .INP para poder ser leídas en el programa Mark (Cooch y White, 2019).

## 2.6 Estimación de abundancia

Los parámetros demográficos se obtuvieron a partir del historial de encuentro obtenido con la foto-identificación. Se construyó un conjunto de modelos de captura-recaptura con el programa Mark (Cooch

y White 2019) basados en modelos de diseño robusto abiertos (Kendall y Bjorkland 2001) y el modelo Jolly-Seber (Jolly 1965, Seber 1995).

Los modelos de diseño robustos son una combinación entre el modelo Cormack-Jolly-Seber y los modelos para población cerrada, en el cual se consideran dos periodos: el periodo primario, la población se considera como abierta (entre temporadas) y en el periodo secundario, se considera como cerrada (meses) (Pollock et al., 1990), en este estudio se consideran los meses y no otra unidad debido al tipo de muestreo (no estandarizado) que se utilizó, unidades más pequeñas como semanas, implican más ceros en la base de datos haciendo que sea más difícil una convergencia de los modelos.

Las poblaciones cerradas, se definen como aquellas que no cambia de tamaño poblacional durante el período de estudio; es decir, el efecto de los nacimientos, las muertes y los movimientos son despreciables. En este sentido, las poblaciones suelen estar cerradas solo por un período de tiempo corto (Krebs, 1989). Sin embargo, Kendall y Bjorkland (2001) propusieron una modificación para el modelo de diseño robusto, en donde el supuesto de población cerrada se relaja, y la población se considera como abierta tanto en el periodo primario como secundario (Cooch y White, 2019). Los modelos de captura-recaptura de poblaciones abiertas implican múltiples ocasiones de muestreo en las cuales los animales recién capturados se foto-identifican y se registran los individuos previamente foto-identificados. Las ocasiones de muestreo están separadas por intervalos de tiempo que permiten que el tamaño de la población cambie entre muestreos, por lo tanto la población está abierta a eventos como, reproducción, inmigración, muerte y emigración (Nichols, 2005).

Se realizaron cuatro tipos de modelos de diseño robusto abierto:

- 12 años como periodos primarios y dentro de cada año se incluyeron los 8 periodos secundarios (mayo a diciembre)
- 12 años como periodos primarios y dentro de cada año 6 periodos secundarios (junio a noviembre)
- 6 años como periodos secundarios (2011 a 2016) debido a que son los años con mayor esfuerzo de muestreo, y dentro de cada año 6 periodos secundarios (junio a noviembre)

- 12 años como periodos primarios y dentro de cada año 3 periodos secundarios, debido a que se unen los avistamientos de los meses junio-julio (1), agosto-septiembre (2), octubre-noviembre (3).

Además, se realizaron dos tipos de modelo Jolly-Seber, uno donde se consideran tanto los animales transitorios como los residentes y otro donde solo se consideran los animales residentes, este segundo se hace con el fin de disminuir la dispersión de los datos. Dentro de cada uno de estos modelos se construyeron cuadro diferentes modelos bajo la parametrización POPAN, en los cuales los parámetros a estimar fueron, la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ), la probabilidad de captura ( $p$ ) y la probabilidad de entrar en la agregación ( $\beta$ ), estos parámetros se establecieron como constantes en el tiempo (.) o dependientes del tiempo (t), excepto para el ultimo parámetro que siempre fue dependiente del tiempo (t)

El modelo Jolly-Seber permite estimar los siguientes parámetros demográficos a partir de la parametrización POPAN (Schwarz y Arnason, 1996) ejecutada en el programa Mark:

- 1) **Probabilidad de supervivencia ( $\phi$ )** de los individuos de la muestra  $t$  a la muestra  $t+1$ :

$$\hat{\Phi}_t = \frac{\hat{M}_{t+1}}{\hat{M}_t + (s_t - m_t)} \quad (1)$$

en donde  $M_t$  es el tamaño de la población foto-identificada, definido como:

$$\hat{M}_t = \frac{(s_{t+1})z_t}{R_{t+1}} + m_t \quad (2)$$

- 2) **Probabilidad de captura ( $p$ )** de un individuo vivo en la ocasión  $t$ :

$$\hat{p} = \frac{m_t}{\hat{M}_t} \quad (3)$$

- 3) **Tamaño de la población anual ( $N$ ):**

$$\hat{N}_t = \frac{\hat{M}_t}{\hat{\alpha}_t} \quad (4)$$

En donde ( $\alpha_t$ ) es la proporción de animales foto-identificados, expresado por:

$$\hat{\alpha} = \frac{m_{t+1}}{n_{t+1}} \quad (5)$$

- 4) Probabilidad de entrar a la agregación ( $\beta$ )** definido como el número de individuos que ingresan a la población entre el tiempo  $t$  y el  $t+1$ . Es decir, individuos que ingresaron en la temporada anterior y regresan en la siguiente temporada.

$$\hat{B}_t = \hat{N}_{t+1} - \Phi[\hat{N}_t - (n_t - S_t)] \quad (6)$$

en donde:

$S_t$  = número total de animales liberados después de la muestra  $t$

$Z_t$  = número de individuos foto-identificados antes de la muestra  $t$ , no foto-identificados en la muestra  $t$ , pero foto-identificados en alguna muestra después de la muestra  $t$

$R_t$  = número de  $s_t$  individuos liberados en la muestra  $t$  y foto-identificados nuevamente

$m_t$  = número de animales foto-identificados en la muestra  $t$

$n_t$  = número total de animales foto-identificados en la muestra  $t$ , dado por,  $n_t = m_t + u_t$

$u_t$  = número de animales no foto-identificados en la muestra  $t$

Asimismo, permite estimar el tamaño de la superpoblación, definido como el número total de tiburones ballena que visitaron Bahía de los Ángeles entre el 2008 al 2019 (Marshall et al., 2011).

Los supuestos que se deben cumplir para disminuir el grado de error en los valores estimados son:

- 1) Cada individuo foto-identificado tiene la misma probabilidad de sobrevivir ( $\phi$ ) desde la primera hasta la  $t+1$  muestra.

- 2) Cada tiburón tiene la misma probabilidad ( $p$ ) de ser foto-identificado en la  $t$  muestra, independientemente de si está foto-identificado o no.
- 3) Los tiburones no pierden su patrón de manchas y este patrón no se pasa por alto en la foto-identificación.
- 4) El tiempo de muestreo es corto en relación con los intervalos entre muestras. Es decir, que debe pasar un tiempo para que la muestra se homogenice

## 2.7 Prueba de bondad de ajuste

El modelo Jolly-Seber tiene una serie de supuestos que deben ser probados para determinar la validez del conjunto de modelos. Para ello se utiliza la prueba de bondad de ajuste basada en la comparación de los valores observados y esperados (Pollock y Alpizar-Jara, 2005). Esta prueba se compone por dos pruebas Test2 y Test3 ( Burnham, 1987):

El Test2 evalúa la heterogeneidad en la probabilidad de captura( $p$ ) entre tiburones al analizar si la probabilidad de captura de un individuo ya capturado muestra dependencia de cuando fue capturado por primera vez. Esta prueba estadística a su vez se compone de dos subpruebas: Test2.CT y Test2.CL (Pradel, 1993). El valor de Test2.CT determina si la probabilidad de recaptura en la ocasión  $i+1$  es una función de si un tiburón fue capturado en la ocasión  $i$ , suponiendo que sobrevive de  $i$  a  $i+1$ . Los resultados de Test2.CT también definen el estadístico ( $z$ ) que indica si existe una dependencia o no a la captura. Cuando  $z > 0$  existe una "afinidad a la captura" y cuando  $z < 0$  el tiburón es "evasivo a la captura" , esto se cumple cuando se rechaza la  $H_0$  (Choquet et al., 2005). El Test2.CL determina la probabilidad de volver a capturar un tiburón que no fue capturado en  $i+1$  pero que se sabe que está vivo debido a capturas anteriores, es dependiente de si fue o no capturado en  $i$ .

La prueba Test3 detecta la heterogeneidad en la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) entre tiburones analizando si su supervivencia depende de cuándo fue capturado por primera vez. Esta prueba estadística a su vez se compone de dos subpruebas: Test3.SR y Test.SM (Pradel, 1993). Test3.SR determina si la probabilidad de sobrevivir a la ocasión  $i+1$  es una función de si un tiburón fue capturado en la ocasión  $i$ . Los resultados de Test3.SR definen el estadístico  $z$  para tiburones transitorios (Choquet et al., 2005), lo

que indica una abundancia de tiburones capturados que nunca se volvieron a ver ( $z > 0$ ). El test3.SM determina si la probabilidad de sobrevivir de un tiburón en  $i+1$  depende de si fue o no capturado en  $i$ .

Los valores estadísticos altos del  $p$ -valor para cualquiera de las sub-pruebas indica el no cumplimiento de los supuestos de homogeneidad en la probabilidad de supervivencia y probabilidad de captura (Holmberg et al., 2008). Se asume que los otros dos supuestos restantes se cumplen debido a que son controlados por el investigador (Cooch y White, 2019).

Al haber una falta de ajuste, existe una alta probabilidad de que no se cumplan los supuestos. En este caso se hace una corrección utilizando el factor de inflación de la varianza ( $\hat{c}$ ) el cual mide el nivel de dispersión de los datos. El valor de  $\hat{c}$  es la razón del chi-cuadrado ( $X^2$ ) de cada test dividido por la sumatoria de los grados de libertad:

$$\hat{c} = \frac{\text{Test 3.SR} + \text{Test 3.SM} + \text{Test 2.CT} + \text{Test 2.CL}}{\text{Grados de libertad}} \quad (7)$$

Cuando el  $\hat{c}=1$ , se conoce como un modelo saturado es decir donde el número de parámetros es igual al número de datos, este modelo también se conoce por tener un ajuste “perfecto”. Cuando existe una falta de ajuste, el modelo general se aleja del modelo saturado, por lo que  $\hat{c}$  tiende a aumentar, es decir, existe una sobre-dispersión de los datos (Cooch y White, 2019). Se espera que el  $\hat{c}$  no exceder 3, los valores mayores indican casi con certeza que la estructura del modelo es inadecuada y que se debe busca un modelo que se acople mejor a los datos (Lebreton et al., 1992).

Las pruebas de bondad de ajuste y el valor de  $\hat{c}$  fueron estimados a partir del programa U-CARE (Unified Capture-Recapture, por sus siglas en inglés) (Choquet et al., 2009), ya que incorpora pruebas específicas para animales transitorios (Pradel et al., 1997) y dependencia a la captura (Pradel, 1993).

## 2.8 Modelo transitorio

La mayoría de los modelos que se utilizan para describir las poblaciones de animales asumen homogeneidad en la supervivencia y en la probabilidad de captura (Cooch y White, 2019). Sin embargo, muchas veces existe una heterogeneidad en la probabilidad de captura, la cual es ignorada, porque no se puede relacionar con atributos observables (e.g. edad, sexo, tamaño) (Pradel et al., 1997). Esta

heterogeneidad se atribuye a un muestreo desigual en el área de estudio, ocasionando que algunos organismos sean más propensos a ser observados que otros, además de la observación de organismos transitorios los cuales se definen como aquellos individuos que tienen cero probabilidad de sobrevivir después de su captura inicial (Pradel et al., 1995). La omisión de la heterogeneidad puede resultar en la subestimación del tamaño de la población (Pollock et al., 1990) así como un sesgo en la probabilidad de supervivencia (Pradel et al., 1997).

Pradel (1997) formalizó el primer modelo de mezcla entre transitorios y residentes, en el cual considera explícitamente la heterogeneidad. La prueba 3.SR es utilizable para la detección de animales transitorios, debido a que es el único componente de la prueba de bondad de ajuste sensible a una diferencia en la supervivencia entre animales recién foto-identificados y previamente foto-identificados, mientras que las diferencias en las probabilidades de captura afectarían también a las otras pruebas (Brownie y Robson, 1983). Por lo cual este modelo consiste en la omisión de esta prueba para reducir la dispersión de los datos y mejorar el ajuste (Choquet et al., 2009; Pradel et al., 1997), además de un enfoque *ad hoc* en el cual se ignoran los animales transitorios, y luego se procede como de costumbre con el historial de encuentro. Aunque necesariamente este enfoque es menos eficiente debido a que el error estándar de los estimadores es mayor (Pradel et al., 1997)

Después de descartar el componente correspondiente al efecto de la transitoriedad y eliminar los animales transitorios, el nuevo valor estimado de  $\hat{c}$  fue menor a tres. Sin embargo, se muestre ambas aproximaciones, donde se toman en cuenta tanto los animales transitorios como residentes y otra donde solo se toman los residentes.

## 2.9 Selección del mejor modelo

Para determinar el mejor modelo entre el conjunto de modelos se usó el criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés; Akaike 1973). El cual se calcula con la siguiente expresión:

$$AIC = -2 \ln \mathcal{L}(\hat{\theta} \mid \text{datos}) + 2k \quad (8)$$

$\mathcal{L}$ = Probabilidad del modelo

$\hat{\theta}$  = Vector de los parámetros estimados de acuerdo a los datos

$k$  = número de parámetros del modelo

El ajuste del modelo a los datos está dado por la probabilidad del modelo; por lo tanto, el primer término ( $-2 \ln \mathcal{L}$ ) tiende a disminuir a medida que se agregan más parámetros al modelo, mientras que el segundo término ( $2k$ ) se hace más grande a medida que se agregan más parámetros. El término  $2k$ , entonces, es una compensación por el número de parámetros, a medida que  $k$  aumenta la probabilidad disminuye (Cooch y White, 2019). Esta es la compensación entre el sesgo y la varianza o la compensación entre el ajuste y el sobreajuste que es fundamental para el principio de parsimonia (Burnham y Anderson, 2002). Este principio conduce a un modelo con el menor número posible de parámetros que proporciona una explicación adecuada de los datos (Lebreton et al., 1992).

El AIC puede funcionar mal si hay demasiados parámetros en relación con el tamaño de la muestra. Un ajuste de sesgo de muestra pequeña condujo a un criterio llamado  $AIC_c$  que explica las diferencias en el tamaño efectivo de la muestra ( $n$ ). Debido a que AIC y  $AIC_c$  convergen cuando el tamaño efectivo de la muestra es grande, siempre se puede usar  $AIC_c$ . Como tal, los valores de AIC que arroja MARK se basan en esta versión corregida del  $AIC_c$  (Cooch y White, 2019):

$$AIC_C = -2 \ln \mathcal{L}(\hat{\theta}) + 2k + \left( \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \right) \quad (9)$$

En caso de falta de ajuste, la desviación tiende a inflarse, lo que lleva a la selección de modelos sobreparametrizados y potencialmente a conclusiones biológicas erróneas (Choquet et al., 2009). El  $AIC_c$  es calculado según el ajuste perfecto ( $\hat{c} = 1$ ), cuando el valor del  $\hat{c}$  varía, debe ser re-ajustado por la sobre-dispersión de los datos, entonces el  $AIC_c$  cambia al criterio de Información de Quasi-Akaike ( $QAIC_c$ ):

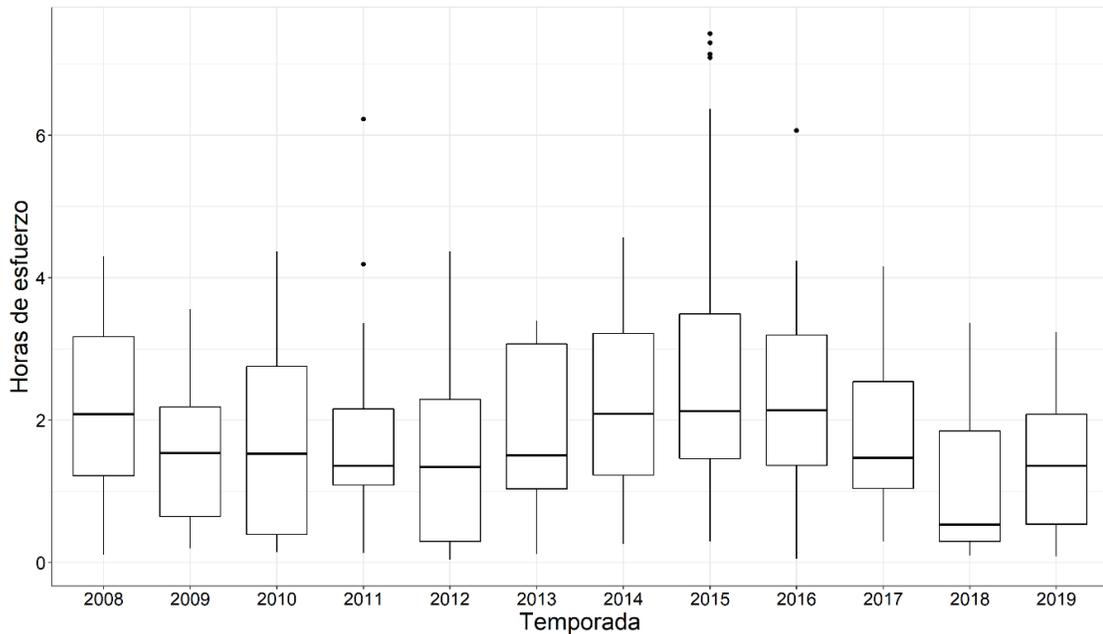
$$QAIC_C = \frac{-2 \ln(\mathcal{L})}{\hat{c}} + 2k + \left( \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \right) \quad (10)$$

Si  $\hat{c} > 1$ , entonces la contribución del  $QAIC_c$  a la probabilidad del modelo disminuirá. Por lo tanto, a medida que aumenta  $\hat{c}$ ,  $QAIC_c$  tiende a favorecer los modelos con menos cantidad parámetros. Por lo dicho anteriormente, dentro del conjunto de modelos se seleccionó aquel que tuvo el valor más bajo de  $QAIC_c$  ya que se considera el modelo más parsimonioso, además ser el modelo más cercano a la realidad que se desconoce (Cooch y White, 2019).

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Esfuerzo de muestreo

Durante el periodo del 2008 al 2019 se sumaron 732 horas de esfuerzo en 357 días de muestreo, con una media diaria de 1h 17min y 3hs (Figura 4).



**Figura 4.** Esfuerzo de muestreo de tiburón ballena realizado en Bahía de los Ángeles entre el 2008 y el 2019. Esfuerzo máximo y mínimo realizado en cada temporada (barras), cuartil superior e inferior (cajas) y la mediana (división de la caja).

El mayor esfuerzo de muestreo se realizó durante la temporada del 2015, con un total de 114 h y una media por día de muestreo de 3h. Caso contrario se observó durante la temporada del 2018 con una media por día de 1h 17min. La temporada del 2012 fue en la que se obtuvo un mayor número de días muestreados (49 días), aun así, el esfuerzo fue menor en comparación con la temporada del 2015 (Tabla 1).

**Tabla 1.** Esfuerzo de muestreo en Bahía de los Ángeles para el avistamiento de tiburón ballena durante las temporadas 2008 al 2019. Número de horas (H) y minutos (M).

Temporada	'08	'09	'10	'11	'12	'13	'14	'15	'16	'17	'18	'19
<b>Días</b>	17	22	23	33	49	35	35	38	35	26	15	29
<b>H:M</b>	39:02	39:18	45:47	60:30	82:55	65:46	85:23	113:46	83:59	51:06	19:13	45:13
<b>Media</b>	02:18	01:47	02:00	01:50	01:41	01:53	02:25	03:00	02:24	01:58	01:17	01:33

El esfuerzo de muestreo fue significativamente diferente entre temporadas (Kruskall-Wallis,  $X^2=29.27$ ,  $gl=11$ ,  $p<0.05$ ). Las temporadas con mayor diferencia con respecto a otras fueron 2011, 2012, 2015, 2018 y 2019 (Tabla 2).

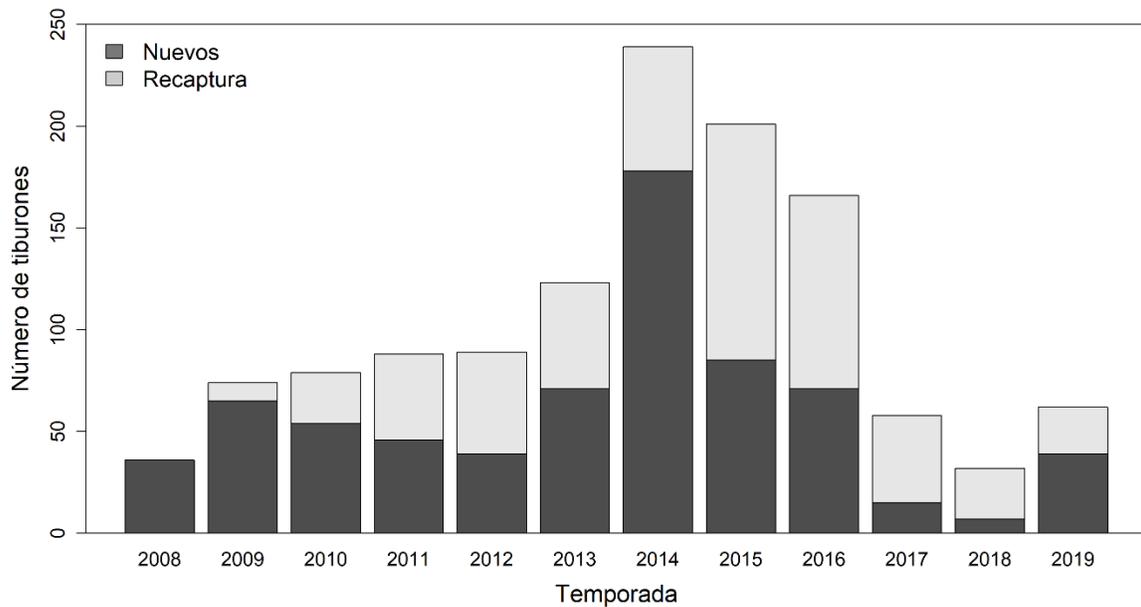
**Tabla 2.** Resultado de la prueba estadística a posteriori (Wilcox) donde se observan las diferencias en el esfuerzo de muestreo durante las 12 temporadas. Los números en negritas y con un \* indican los valores significativos.

Temporadas	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
<b>2009</b>	0.26										
<b>2010</b>	0.46	0.84									
<b>2011</b>	0.17	0.71	0.59								
<b>2012</b>	0.08	0.51	0.40	0.64							
<b>2013</b>	0.28	0.85	0.70	0.68	0.41						
<b>2014</b>	0.89	0.09	0.24	<b>0.04*</b>	<b>0.00*</b>	0.08					
<b>2015</b>	0.40	<b>0.04*</b>	0.07	<b>0.00*</b>	<b>0.00*</b>	<b>0.02*</b>	0.46				
<b>2016</b>	0.86	0.08	0.25	<b>0.03*</b>	<b>0.01*</b>	0.09	0.92	0.55			
<b>2017</b>	0.40	0.70	0.98	0.54	0.27	0.84	0.20	0.05	0.18		
<b>2018</b>	<b>0.02*</b>	0.15	0.10	0.12	0.22	0.05	<b>0.00*</b>	<b>0.00*</b>	<b>0.00*</b>	<b>0.04*</b>	
<b>2019</b>	0.05	0.31	0.27	0.61	0.85	0.28	<b>0.01*</b>	<b>0.00*</b>	<b>0.00*</b>	0.23	0.27

### 3.2 Foto-identificación

Se registró un total de 3,241 encuentros de individuos de tiburón ballena, lo que resultó en 706 tiburones foto-identificados. Por temporada, el número total de tiburones foto-identificados por varió entre 32 a

239 individuos (Figura 5). En las temporadas 2008 y 2018 la cantidad de individuos foto-identificados fue menor (36 y 32 tiburones, respectivamente). Mientras que, en las temporadas del 2014, 2015 y 2016 se registraron 239, 201 y 166 individuos foto-identificados respectivamente, siendo estas temporadas cuando se registró el mayor número de avistamientos. Durante la temporada del 2014 se registró el mayor número de individuos nuevos foto-identificados y el 2015 el año con el mayor número de recapturas.



**Figura 5.** Número de tiburones ballena foto-identificados como nuevos y recapturados para cada temporada de muestreo.

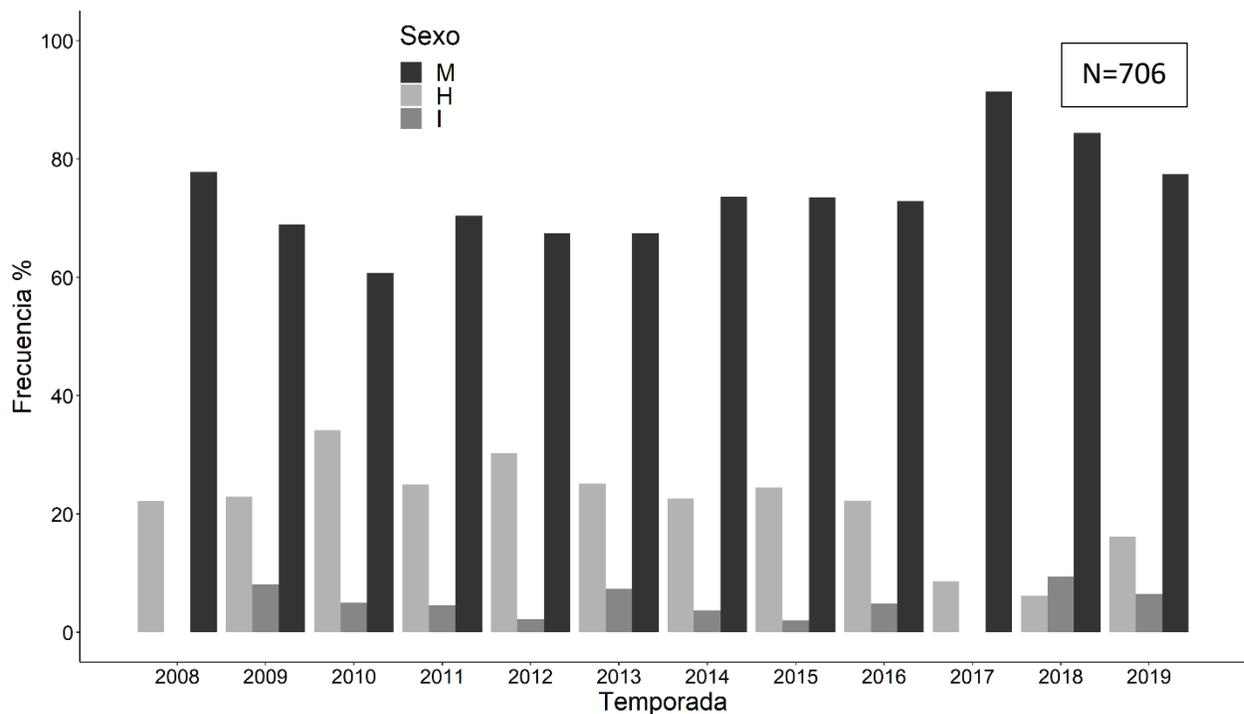
El 64% de los tiburones ballena foto-identificados fueron visto solo durante una temporada en la bahía (i.e. *transitorios* de acuerdo con Pradel et al. 1997), mientras que el 36% fue avistado por lo menos durante dos temporadas (Tabla 3). Solamente el tiburón identificado como BLA09-06 se registró durante 10 temporadas, y los tiburones BLA09-28 y BLA09-47 se registraron durante 9 temporadas.

**Tabla 3.** Número de individuos (N) y porcentaje de tiburones ballena avistados en Bahía de los Ángeles conforme a al número de recapturas en temporadas posteriores a su captura

Recapturas por temporada	N	Porcentaje
Ind. capturados en una sola temporada	457	64%
Ind. recapturados en dos temporadas	118	17%
Ind. recapturados en tres temporadas	62	9%
Ind. recapturados en cuatro temporadas	25	4%
Ind. recapturados en más de cuatro temporadas	44	6%

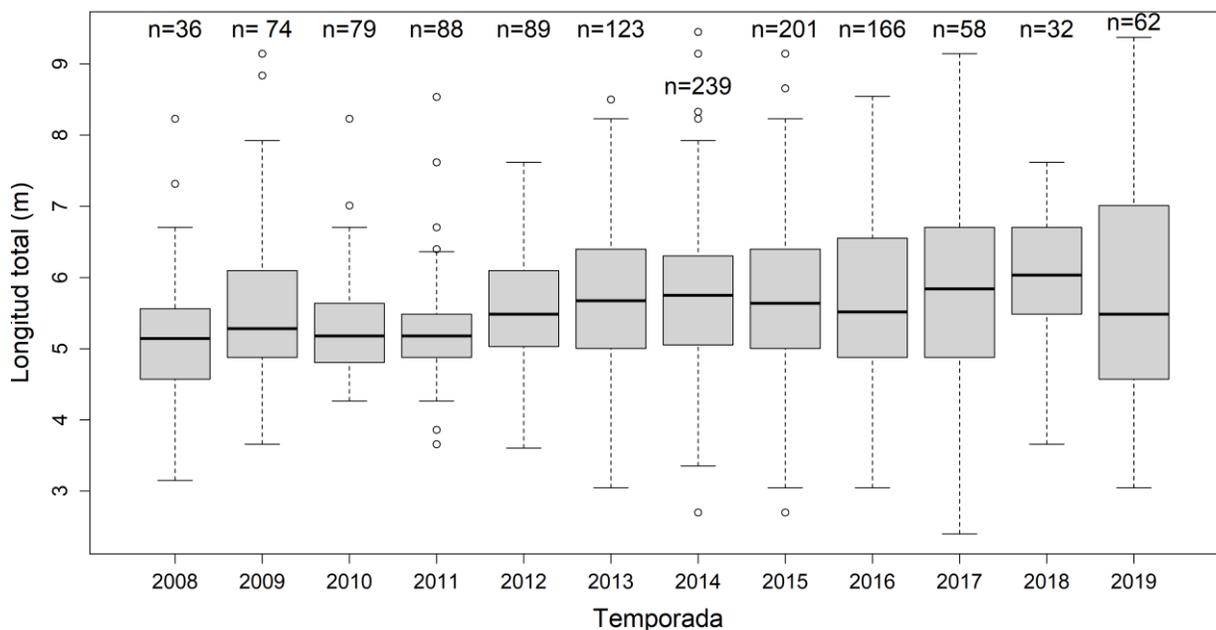
### 3.3 Estructura de la agregación

De los 706 tiburones foto-identificados, 481 (68%) son machos, 183 (26%) son hembras y 42 (6%) no se les pudo determinar el sexo. En cada temporada los machos representaron más del 65% de los individuos foto-identificados mientras que las hembras solo representaron un máximo de 35% (Figura 6). La proporción de sexo fue de 2.6M:1H, con un sesgo significativo hacia los machos (Wilcox,  $w=129$ ,  $p<0.001$ ).

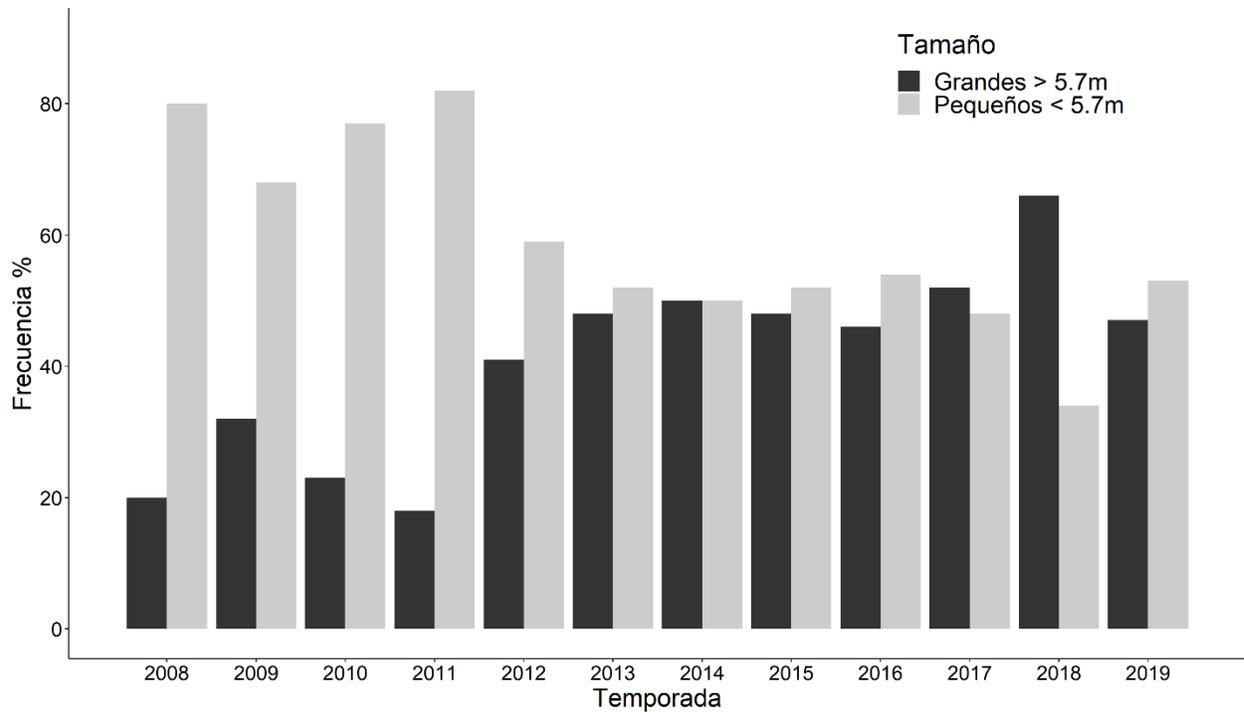


**Figura 6.** Porcentaje de frecuencia (N=706) de sexos de tiburones ballena avistados en Bahía de los Ángeles por temporada. M= machos, H= hembras e I= indeterminado.

En relación a la estructura por tallas, los tiburones ballena observados en BLA presentaron un intervalo de tallas entre 2.7 m y 10 m LT (media= 5.7 m  $\pm$  1.0). Se observaron 39 individuos (n=706 total) con una talla mayor a los 8 m LT, los cuales podría considerarse como adultos, sin embargo, la mayor cantidad de individuos tuvieron tallas inferiores a los 8m LT, lo que sugiere que esta agregación está compuesta principalmente por juveniles (Figura 7). Se observó una tendencia entre el 2008 al 2012 donde los machos pequeños (<5.7m) tenían una mayor proporción en comparación con los machos grandes (>5.7m), y a partir del 2013, los machos grandes presentaron proporciones muy similares a los machos pequeños, excluyendo la temporada del 2018 donde se observaron más machos grandes (n=20) en comparación con machos pequeños (n=7) (Figura 8)



**Figura 7.** Distribución de tallas del tiburón ballena observado en BLA por temporada. Longitud total máxima y mínima en cada temporada (línea punteada), cuartil superior e inferior (cajas), la mediana (división de la caja) y valores atípicos (círculos).



**Figura 8.** Porcentaje de frecuencia para todos los tiburones ballena que visitaron BLA, divididos en dos grupos grandes y pequeños. El valor de referencia es la media de la LT

### 3.4 Prueba de bondad de ajuste

El modelo Jolly-Seber que considera los animales transitorios y residentes no tuvo un buen ajuste a los datos ( $\hat{c} = 3.79$ ). Esta falta de ajuste es producto de una heterogeneidad en la probabilidad de supervivencia (prueba 3.Sr,  $p$ -valor $<0.001$ ) debido a la alta cantidad de animales transitorios encontrado durante las temporadas, además de una heterogeneidad en la probabilidad de captura (prueba 2.ct,  $p$ -valor $<0.001$ ) atribuida a un muestreo no estandarizado (Boys et al., 2019) (Tabla 4). El rechazo de la  $H_0$ , indica un incumplimiento en los supuestos del modelo, por lo cual se usa una variante del modelo Jolly-Seber donde se eliminan los animales transitorios. Este modelo propuesto por Pradel et al., 1997 permite tener un mejor ajuste de los datos ( $\hat{c} = 2.29$ ) al eliminar la prueba 3.Sr disminuyendo así la dispersión de los datos. Debido a que se aplica una corrección ( $\hat{c}$ ) a ambos modelos, este generó un ajuste en términos de Quasi-Akaike (QAIC<sub>c</sub>).

**Tabla 4.** Resultados de la prueba de bondad de ajuste realizada para el modelo Jolly-Seber ( $\hat{c}= 3.79$ ), donde se consideran los animales transitorios y residentes

Prueba	3.Sm	3.Sr	2.Ct	2.CL
$\chi^2$	7.04	78.45	47.76	7.12
Grados de libertad	10	10	9	8
P-valor	0.72	<0.001	<0.001	0.52
Z	---	7.50	-5.94	---

**Tabla 5.** Resultados de la prueba de bondad de ajuste utilizando la variante del modelo Jolly-Seber ( $\hat{c}= 2.93$ ) propuesto por Pradel et al., 1997, donde se consideran solamente los animales residentes

Prueba	3.Sm	2.Ct	2.CL
$\chi^2$	7.04	47.76	7.12
Grados de libertad	10	9	8
P-valor	0.72	<0.001	0.52
Z	---	-5.94	---

### 3.5 Selección del mejor modelo

Los 4 modelos propuestos de diseño robusto presentan fallas estructurales, debido a valores irreales de los parámetros, un gran error de los mismos y falta de convergencia en algunos casos, por lo cual, fueron descartados de los análisis. Para el modelo Jolly-Seber, se muestran ambas aproximaciones. El modelo que considera a los tiburones transitorios y residentes presenta una falta de ajuste. Sin embargo, se prefiere sobre el modelo que solo toma en cuenta los residentes, debido a que el error estándar de los estimadores es mayor (Pradel et al., 1997); y no tiene en cuenta el 63% de los individuos ( $n=457$ ), lo cual genera una sub-estimación en las abundancias.

Para el modelo Jolly-Seber que considera tanto residentes como transitorios, el modelo que tuvo un mejor ajuste a los datos fue el modelo número 1 (tabla 6). Este modelo considera que la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ), y la probabilidad de captura ( $p$ ) son constantes y la probabilidad de entrar en la agregación ( $pent$ ) varía a través del tiempo. El modelo presentó el 93% del soporte de los datos, además el primer modelo ( $0.93/0.05=18.6$ ) presenta 18.6 veces más soporte que el segundo modelo. Por último, si el  $\Delta QAIC$  se encuentra en un intervalo de 2 a 7 sugiere que existe una diferencia real entre modelos, pero si  $\Delta QAIC > 7$ , se considera que existe una fuerte evidencia de diferencia entre los modelos (Burnham

y Anderson, 2004), dicho esto, entre el modelo I y II existe una diferencia real, mientras se considera que existe una fuerte evidencia de diferencia entre el modelo I con respecto a los modelos III y IV.

**Tabla 6.** Resultados obtenidos del modelo Jolly-Seber (transitorios + residentes,  $\hat{c}= 3.79$ ) a través de la opción POPAN. Parámetros, supervivencia ( $\phi$ ), probabilidad de captura ( $p$ ) y probabilidad de entrar a la agregación ( $pent$ ). Constantes (.) o dependientes del tiempo ( $t$ ).  $\Delta QAIC_c$  = es la diferencia del  $QAIC_c$  entre el mejor y el modelo con el más bajo  $QAIC_c$ , Peso  $AIC_c$ = es la evidencia a favor del modelo, Verosimilitud= se calcula para un determinado modelo relativo al modelo con el  $QAIC_c$  más bajo.

No. modelo	Modelos	$QAIC_c$	$\Delta QAIC_c$	Peso $AIC_c$	Verosimilitud del modelo	No. parámetros
I	$\phi(.)p(.)pent(t)$	671.60	0	0.93	1	13
II	$\phi(t)p(.)pent(t)$	677.11	5.51	0.05	0.06	23
III	$\phi(.)p(t)pent(t)$	682.32	10.71	0.00	0.00	24
IV	$\phi(t)p(t)pent(t)$	692.42	20.81	0.00	0.00	33

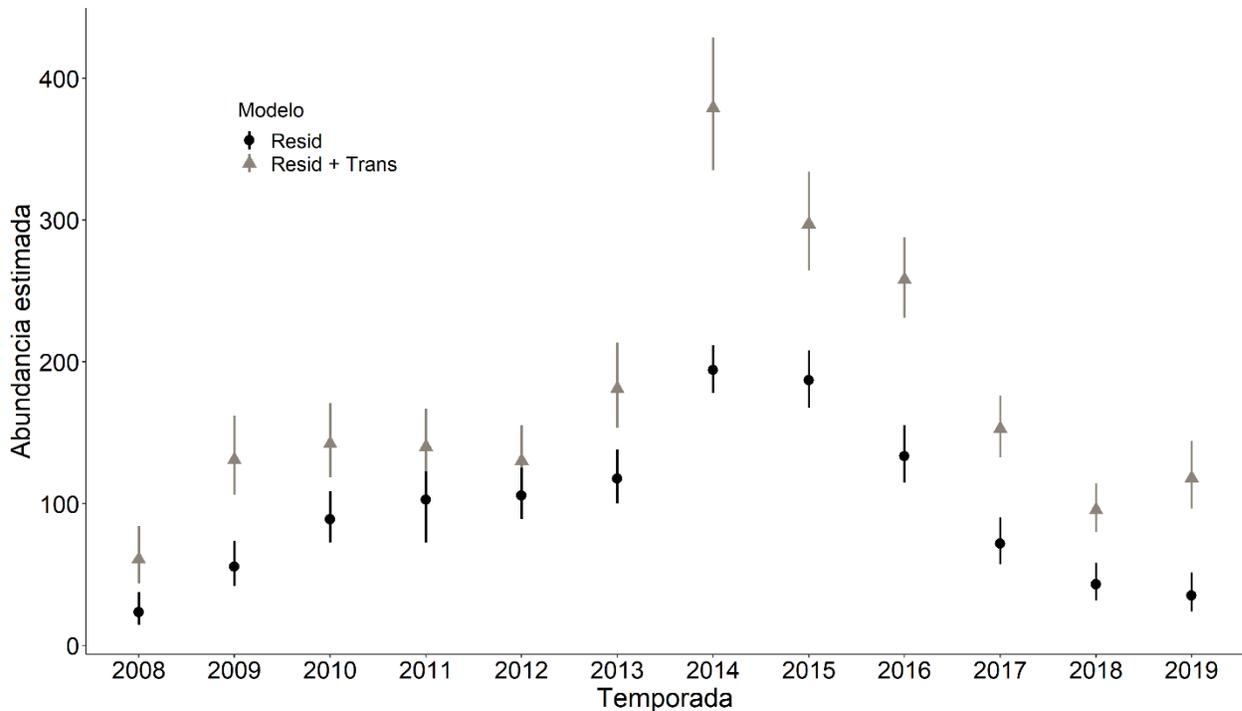
La probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y la probabilidad de captura ( $p$ ) fueron del 59%. La probabilidad de entrar en la agregación, estuvo entre un 5% y un 30%, siendo esta última la más alta y reportándose para los individuos que llegaron en 2013 y volvieron a entrar en 2014 (Anexo A).

Para los modelos Jolly-Seber que solo consideran los residentes, el modelo que tuvo un mejor ajuste a los datos, fue el modelo número I (tabla 7), considerando que la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y la probabilidad de entrar en la agregación ( $pent$ ) variaron en el tiempo, mientras que la probabilidad de captura ( $p$ ) fue constante. Este modelo presentó el 99% del soporte de los datos, además el primer modelo ( $0.99/0.00=99$ ) presenta 99 veces más soporte que el segundo modelo, por otra parte, el modelo I presenta una fuerte evidencia de diferencia con el resto de los modelos.

**Tabla 7.** Resultados obtenidos del modelo Jolly-Seber (solo residentes,  $\hat{c}= 2.93$ ) a través de la opción POPAN. Parámetros, supervivencia ( $\phi$ ), probabilidad de captura ( $p$ ) y probabilidad de entrar a la agregación ( $pent$ ). Constantes (.) o dependientes del tiempo ( $t$ ).  $\Delta QAIC_c$  = es la diferencia del  $QAIC_c$  entre el mejor y el modelo con el más bajo  $QAIC_c$ , Peso  $AIC_c$ = es la evidencia a favor del modelo, Verosimilitud= se calcula para un determinado modelo relativo al modelo con el  $QAIC_c$  más bajo.

No. modelo	Modelos	$QAIC_c$	$\Delta QAIC_c$	Peso $AIC_c$	Verosimilitud del modelo	No. parámetros
I	$\phi(t)p(.)pent(t)$	748.19	0	0.99	1	20
II	$\phi(t)p(t)pent(t)$	759.57	11.38	0.00	0.00	30
III	$\phi(.)p(t)pent(t)$	763.67	15.48	0.00	0.00	22
IV	$\phi(.)p(.)pent(t)$	770.64	22.44	0.00	0.00	12

La probabilidad de supervivencia ( $\varphi$ ) estuvo entre el 53% al 97%, la probabilidad de entrar en la agregación (pent) estuvo entre el 0.8% en el periodo 2017-2018 y el 37% en el periodo 2013-2014. Por último, la probabilidad de captura ( $p$ ) fue del 68%.



**Figura 9.** Abundancia estimada de tiburones ballena observados en Bahía de los Ángeles para 12 temporadas de muestreo, con base en el modelo de Jolly-Seber (residentes + transitorios)  $\phi(\cdot)\rho(\cdot)\text{pent}(t)$  y en el modelo Jolly-Seber (solo residentes)  $\phi(t)\rho(\cdot)\text{pent}(t)$

El modelo  $\phi(\cdot)\rho(\cdot)\text{pent}(t)$  que considera residentes y transitorios, estimo una abundancia anual que vario entre  $68.82 \pm 10.21$  a  $379.02 \pm 23.84$  individuos. Los años con mayores abundancias fueron el 2014, 2015 y 2016, mientras que en el 2008 y 2018 se observaron las abundancias más bajas (Figura 9). Así mismo el mejor modelo arrojó una abundancia de la súper-población de  $1,163.66 \pm 34.19$  individuos ( $1,098.54 - 1,232.63$  intervalo de confianza al 95%).

El modelo  $\phi(t)\rho(\cdot)\text{pent}(t)$  que solo toma en cuenta los residentes, estimo una abundancia anual para tiburones residentes que vario entre  $23.47 \pm 5.71$  a  $194.18 \pm 8.63$  individuos. Los años con mayores y menores abundancias, coinciden con el modelo que toma en cuenta tanto residentes como transitorios. Por lo que la tendencia de la agregación es igual en ambos modelos (Figura 9). El tamaño de la súper-población de residentes se estimó en  $278.54 \pm 5.83$  ( $267.35 - 290.21$  intervalo de confianza al 95%).

## Capítulo 4. Discusión

---

En este trabajo se analizaron los datos de 12 temporadas de agregación en Bahía de los Ángeles (2008-2019), con el fin de conocer la estructura de la agregación y estimar tanto las abundancias anuales como la abundancia de la súper-población. Esto fue posible gracias a las fotografías tomadas por el grupo comunitario PEJESAPO que permitieron la individualización de los tiburones y la aplicación del modelo de captura-recaptura Jolly-Seber. A continuación, se discute sobre cada uno de los métodos empleados, así como el significado de cada aproximación.

### 4.1 Foto-identificación

El patrón de coloración parece ser único para cada individuo porque no se encontró el mismo patrón en más de un tiburón (Arzoumanian et al., 2005; Meekan et al., 2006). De 706 organismo foto-identificados, solo 3 individuos visitaron BLA durante 9-10 años, en Australia ha sido posible re-identificar 2 individuos después de 12 años (Meekan et al., 2006) y en Belice después de 16 años (McKinney et al., 2017), por lo que el patrón de coloración en el costado izquierdo permaneció constante durante más de una década lo que permitió una correcta foto-identificación. A nivel mundial el lugar con una mayor cantidad de organismo foto-identificados es México (Península de Yucatán) (n= 1101), seguido de Australia (n= 1082), Filipinas (n=774) y Mozambique (n= 676), el resto de los lugares donde se agrega la especie la cantidad de organismo foto-identificados es inferior a los 400 individuos (Norman et al., 2017).

La foto-identificación también ha permitido demostrar la conectividad entre sitios de agregación. En este estudio, se observaron 23 individuos previamente foto-identificados en la Bahía San Luis Gonzaga ( $\approx$  150km al norte de BLA), asimismo, se conoce que los organismos pueden moverse entre BLA y Bahía La Paz ( $\approx$  650 Km al sur de BLA) (Ramírez-Macías et al., 2012). Por lo que puede existir una conectividad en los sitios de agregación dentro del Golfo de California. Sin embargo, solo ha sido posible registrar movimientos a pequeña escala (<1000 km) con ayuda de la foto-identificación (Norman et al., 2017), es decir entre las mismas regiones o lugares con condiciones ambientales muy similares, como entre México (Península de Yucatán), Belice, Honduras y Estados Unidos (norte del Golfo de México) (McKinney et al., 2017) o entre el Golfo Arábico y el Golfo de Omán (Robinson et al., 2016).

## 4.2 Transitoriedad

Para BLA existe esta heterogeneidad de captura al no cumplir con el test  $\chi^2$  ( $p$ -valor  $< 0.001$ ), esto se puede atribuir a un muestreo no estandarizado lo que genera que muchos animales no se alcancen a re-avistar, sobrestimando así la cantidad de animales transitorios (Boys et al., 2019; Pradel et al., 1995). Para BLA se calculó un 63% de animales transitorios y un esfuerzo de muestreo de 358 días en 12 años. Esta transitoriedad parece ser común en los sitios de agregación del tiburón ballena, por ejemplo, este porcentaje para Uta fue del 78% (Fox et al., 2013), en Australia del 65% (Holmberg et al., 2009), en Seychelles del 75% y en Djibauti del 72% (Rowat et al., 2011). Sin embargo, para Filipinas el valor de animales transitorios es mucho menor (47%), esto probablemente se deba a un gran esfuerzo de muestreo de 895 días en 10 años (McCoy et al., 2018), para las Maldivas este porcentaje también es bajo (35%), pero no se menciona el tiempo de muestreo debido a que parte de los datos son tomados del ECOCEAN (Davies et al., 2012). Los individuos vistos solo una vez pueden ser residentes que, por casualidad, fueron observados solo una vez, causando una sobrestimación en el porcentaje de animales transitorios (Conn et al., 2011). Debido a que la ausencia visual pueden ser una mala interpretación de una ausencia real, un estudio llevado a cabo con telemetría acústica demostró la residencia (32% de los tiburones) durante todo el año de en la isla Mafia, Tanzania. Esto se puede explicar debido a que el tiburón ballena usa un hábitat diferente, nadando más profundo y más lejos de la costa, presumiblemente en respuesta a la distribución de presas. Este cambio de comportamiento reduce la visibilidad de los tiburones, dando la falsa impresión de que han abandonado el área (Cagua et al., 2015).

Por otra parte, se puede estar reflejando una respuesta a la foto-identificación inicial, dado que la prueba 2.Ct ( $Z < 0$ ) muestra que el animal es evasivo frente a esa situación, además, se ha identificado que para BLA el 23% de los tiburones ballena tienen un comportamiento evasivo al aproximarse nadadores (15%) y embarcación (8%), mostrando un comportamiento más evasivo en caso de haber tenido una colisión previa con la embarcación. Por lo que, la experiencia previa podría influir en la tolerancia de los tiburones a la presencia humana (Montero-Quintana, 2016). Para Mozambique se reporta que los tiburones ballena presentan un comportamiento evasivo durante el 64.7% de los encuentros, disminuyendo la duración del encuentro hasta en 4 minutos, de igual forma para las Filipinas se reporta un comportamiento evasivo en el cual el tiburón ballena se sumerge en el 37% de los casos, lo que indica que las interacciones con los humanos afectarían el comportamiento a corto plazo (Haskell et al., 2015; Quiros, 2007). Igualmente, la especie puede pasar solo el 17% de su tiempo en los dos primeros metros de la superficie del agua, por lo que, transcurre poco tiempo en la interface aire-agua (Berumen et al., 2014), esto sumado a una mala visibilidad puede dificultar la detección del animal. De igual forma se ha reportado para otra especie de

tiburón planctófago (*Cetorhinus maximus*) que pasa una pequeña proporción (10%) del tiempo en la superficie alimentándose, por lo que los animales observados en superficie pueden ser menos de los que están presentes realmente (Gore et al., 2016)

Sin embargo, es probable que algunos de estos animales no regresen a BLA, debido a que el sitio de estudio es relativamente pequeño en comparación con el área de distribución de esta especie. Dado que, se han reconocidos otros sitios de agregación dentro del Golfo de California, quizás los animales transitorios solo están de paso en su ruta hacia otras zonas dentro del golfo.

### 4.3 Estructura de la agregación

Para BLA se registró un 68% de machos y un 26% de hembras, lo que concuerda con lo anteriormente reportado para esta agregación (Nates, 2015; Ramírez-Macías et al., 2012.). En la mayoría de las agregaciones a nivel mundial existe una segregación de sexos con más machos que hembras. Para Australia 74% machos y 16% hembras (Meekan et al., 2006), para Seychelles 83% machos y 17% hembras, Mozambique 76% machos y 24% hembras, Djibauti 83% machos y 17% hembras (Brooks et al., 2010), para México (Atlántico) 65% de machos y 27% de hembras (Ramírez-Macías et al., 2012b), para Filipinas 33% machos y 5% hembras (McCoy et al., 2018), para el Golfo el Árabe el 50% machos y 23% hembras (Robinson et al., 2016). De las especies de tiburones que se han estudiado con suficiente detalle, la segregación sexual es una característica general (Sims, 2005). Este comportamiento puede ser influenciado por una segregación en el hábitat o un a segregación social, la primera depende de factores como disponibilidad de recursos, riesgo de depredación y condiciones ambientales mientras la segunda resulta de una sincronía o asincronía sexual (Wearmouth and Sims, 2008).

Para el tiburón pinta roja (*Scyliorhinus canicula*) se ha relacionado a una preferencia en la dieta y riesgo de depredación donde las hembras pasan entre el 62 al 73% del tiempo en aguas poco profundas y cercana a rocas o cavernas (Sims et al., 2001), de igual forma para el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) esta segregación también se da por preferencia en las presas, donde las hembras se alimentan de presas pelágicas y de manera más exitosa, este cambio hace que las hembras crezcan más rápidamente (Klimley, 1987). Por otra parte, para el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) esta segregación se ha atribuido a preferencias en las condiciones ambientales, donde los machos y las hembras están presentes en la zona costera durante el verano, pero durante el invierno, los machos se alejan de la costa, mientras que las

hembras permanecieron en la zona costera, eso se atribuye a una termorregulación de la especie (Kock et al., 2013). Debido a que en BLA no existe evidencias hasta la fecha de una segregación social lo más probable es que se deba a una segregación en el hábitat, por lo que se podría suponer que las hembras se encuentran en ambientes más pelágicos (e.g sur el Golfo de California en Isla Espíritu Santo y Banca Gorda, Ramírez-Macías et al., 2012), alimentándose de otras presas, lo que favorece un crecimiento rápido para alcanzar la madurez a un mayor tamaño, necesario para mantener a los embriones, pero con una edad similar a la de los machos, lo que hace coincidir la vida reproductiva de ambos sexos (Klimley, 1987)

La mayoría de las agregaciones a nivel mundial, se encuentran dominadas por individuos pequeños y juveniles. Para BLA se encontró que LT media es de 5.7m, sin embargo, se observaron algunos machos adultos. Las tallas más comunes en las agregaciones son longitudes intermedias entre los 5-7m, en Belice la media es de 6.3m LT (Graham y Roberts, 2007) , en Australia la media es de 6.7m LT ( Meekan et al., 2006) , en el Golfo Arábico la media de 7m LT (Robinson et al., 2016) , Filipinas la media de 6.5 (McCoy et al., 2018), en México (Atlántico) la media de 6.2m LT (Ramírez-Macías et al., 2012b) en Seychelles la media de 5.7m y en Mozambique 6.7m (Brooks et al., 2010). Los tamaños más grandes (>8.5m) son reportados en zonas oceánicas o alejados de la costa, como para Galápagos (Acuña-Marrero et al., 2014; Hearn et al., 2016), los Azores (Afonso et al., 2014), isla St. Helena (Clingham et al., 2016) y en Isla Espíritu Santo y Banca Gorda (Sur del Golfo de California) (Ramírez-Macías et al., 2012), finalmente los tamaños más pequeños (< 4.0m) se encuentran en Djibauti (Brooks et al., 2010; Rowat et al., 2011) y en el Mar Rojo (Berumen et al., 2014; Cochran et al., 2019).

Se cree que la segregación por edad (juveniles-adultos) es una característica universal de las poblaciones de tiburones (Wearmouth y Sims, 2008). En la agregación de Bahía la Paz los tiburones ballena se segregan por tamaño con juveniles observados en aguas costeras poco profundas que se alimentan en una gama de copépodos, mientras que los adultos permanecen en aguas profundas, alimentándose de kril (Ketchum et al., 2013). En Belice se sabe que los juveniles de esta especie se alimentan de una variedad de huevos de peces cerca de las zonas costeras, mientras que se observan individuos más grandes en aguas oceánicas que se alimentan de diferentes especies de larvas de peces (Graham y Roberts, 2007). Esta información ha sido corroborada con análisis de isotopos estables en musculo de tiburones ballena , que señala un aumento de  $\delta^{13}C$  con el tamaño total, esto se atribuye a una heterogeneidad en el lugar donde los individuos se alimentan (Borrell et al., 2011), además, los valores de  $\delta^{15}N$  también aumentan con el tamaño lo que refleja un cambio ontogénico en la dieta, sugiriendo una división espacial de los recursos, por lo que, los individuos juveniles pueden alimentarse de presas de menor nivel trófico en comparación con individuos de mayor tamaño (Whitehead et al., 2020), que puede alimentarse de zooplancton de aguas

profundas y peces en aguas oceánicas (Rohner et al., 2013). Por lo que, las agregaciones de juveniles son para encontrar alimentos y aumentar su tamaño, esto se logra mediante la explotación de recursos en áreas costeras con presas menos profundas (Norman et al., 2017).

## 4.4 Estimación de abundancia

### 4.4.1 Parámetros demográficos

En la mayoría de los estudios que se utiliza el modelo Jolly-Seber, el principal objetivo es conocer la abundancia tanto anual como de la súper-población, por lo que ha sido muy poco lo que se reporta sobre los otros parámetros demográficos que este modelo puede proporcionar. Para la agregación de BLA se encontró una probabilidad de sobrevivencia del 59% cuando se incluyeron en el modelo a los animales transitorios. Como el modelo no pueden diferenciar entre una emigración y una muerte (Cooch y White, 2019; Pollock et al., 1990), todos los animales transitorios se consideran como muertes disminuyendo así la probabilidad de supervivencia. Por lo que se decidió eliminar los animales transitorios (enfoque ad hoc), dando como resultado un aumento en la probabilidad de sobrevivencia del 97%. En Seychelles se ha calculado una probabilidad de sobrevivencia baja de entre 29%—38% (Brooks et al., 2010; Rowat et al., 2009), esto probablemente se deba al porcentaje de animales transitorios (75%). Los resultados de este estudio sugieren que los tiburones ballenas que visitan BLA tienen una alta probabilidad de regresar a la bahía y ser vistos.

La probabilidad de captura no cumplió uno de los supuestos (Test 2.Ct) al rechazarse la  $H_0$  ( $p$ -valor  $< 0.001$ ). Por lo que la probabilidad de captura dentro de la bahía es heterogénea, y se estimó en 59%, al eliminar los transitorios (enfoque ad hoc), esta aumentó a 68%. Para Seychelles se calculan valores de entre 31%-72% (Brooks et al., 2010; Rowat et al., 2009). Esta probabilidad está influenciada por la presencia de animales transitorios, emigración local a nuevas áreas de alimentación y un comportamiento evasivo a la técnica de foto-identificación (Francis y Cooke, 1993). Esta probabilidad para BLA es alta, si se tiene en cuenta la presencia de animales transitorios (no se vuelven a capturar), además, del comportamiento evasivo que tiene la especie dentro de la bahía.

La probabilidad de entrar en la agregación se estimó entre 5% al 30%, al eliminar los animales transitorios varió entre el 0.8% y 37%. Para Seychelles se estimó entre 99% al 100% (Brooks et al., 2010; Rowat et al., 2009), la cual se encuentra mal estimada debido a que biológicamente nos estaría diciendo que el 100%

de los individuos regresar cada año es decir una agregación compuesta por residentes, y se estima que esta agregación tiene un 75% de animales transitorios ( Rowat et al., 2011). Para la agregación de las Maldivas se estima que la probabilidad de entrar en la agregación esta entre el 5% y 23% (Davies et al., 2012). En general, esta probabilidad tiende a ser baja, debido a que en la mayoría de las agregaciones la mayor proporción de los animales no regresan. Los parámetros demográficos deben ser tomados con precaución debido a que uno de los modelos presenta una falta de ajuste y el otro está sub-estimado los valores al no considerar el total de los tiburones.

#### **4.4.2 Abundancias anuales**

Según los datos de la abundancia anual, la agregación parece tener fluctuaciones a través del tiempo (Figura 9). Probablemente, estas oscilaciones se deban a cambios en las condiciones ambientales o disponibilidad de recursos. Para los años 2014, 2015 y 2016 se presentan las más altas abundancias en todo el periodo de estudio y estos años coinciden con anomalías en la temperatura del agua en el Pacífico oriental. La alta temperatura y la persistencia durante varios años de esta anomalía cálida (Onda cálida del Pacífico), han tenido impactos sin precedentes en múltiples niveles tróficos del ecosistema marino y pesquerías de importancia socioeconómica (Di Lorenzo y Mantua, 2016). Además, durante el 2015- 2016 se registra El Niño más cálido en los últimos 50 años (Whitney, 2015), comparable a los eventos de 1982–1983 y 1997–1998 que desencadenaron un cambio generalizado en el ecosistema en el nororiente del Pacífico (Jacox et al., 2016).

En BLA, los vientos permiten el intercambio de agua entre el interior de la bahía y el Canal de Ballenas, llegando a intercambiar hasta unos 22,200 m<sup>3</sup>/s con los vientos del oriente, sin embargo, los vientos del norte y nororiente son las más eficientes, ya que transportan más masa a través del gran giro que cubre casi toda la bahía (Amador-Buenrostro et al., 1991). Por otro lado, las corrientes de marea son especialmente fuertes en esta región (Álvarez-Borrego, 2008). Ambos procesos se traducen en una influencia de aguas frías y con altas concentraciones de nutrientes, incrementando la productividad primaria en la bahía (Bustos-Serrano et al., 1996).

Estas condiciones en BLA se deben a la amplia conexión que tiene con el Canal de Ballenas (Amador-Buenrostro et al., 1991) . La fuerte mezcla por corrientes de marea en el Canal de Ballenas se atribuye a la batimetría de la zona, dado que el Canal está aislado de la parte central del golfo por una cresta submarina (450m) (Rusnak et al., 1964), por lo que el intercambio entre el sur y el norte está limitado a aguas

relativamente somera, además, la profundidad máxima del canal es de 1600m. Esto genera una mezcla vertical intensa que lleva agua fría a la superficie del mar durante la mayor parte del año por lo que la distribución vertical de la temperatura no disminuye regularmente con la profundidad, con valores de 11°C aún en las zonas más profundas (Robinson, 1973). Esta dinámica física propicia un flujo de nutrientes a la zona eufótica que promueve una alta biomasa y productividad del fitoplancton (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Datos satelitales del Ocean Color muestran que, durante el verano, la mayor parte del golfo tiene una baja concentración de pigmentos fotosintéticos, pero estas concentraciones permanecen altas en el Canal de Ballenas debido a la mezcla por mareas (Álvarez-Borrego, 2002).

Por las condiciones mencionadas anteriormente, se ha mostrado que la variabilidad de la biomasa de fitoplancton no está dominada por los eventos El Niño en la parte norte del Golfo de California, debido a que, la intensa mezcla por mareas oculta los efectos de El Niño (83–84) (Santamaria-del-Ángel et al., 1994). Además, se sugiere que el Canal de Ballenas puede servir como un refugio de alta productividad y abundancia de presas para organismos marinos de gran movilidad en años El Niño, con base en el gran número de cetáceos adultos y aves marinas observados en el Canal de Ballenas en 1983, (Tershy et al., 1991) . Asimismo, se encontró que las larvas de la sardina de monterrey (*Sardinops caeruleus*) estuvieron casi ausentes durante El Niño 97-98 en el Golfo de California. Sin embargo, se registró una alta abundancia de larvas concentradas en esta zona debido a que allí se encontraba el rango óptimo de temperaturas (de 18 a 21 ° C) que se necesita para que la especie desove y la disponibilidad de alimentos (Sánchez-Velasco et al., 2002), igualmente, se reportó en febrero de 1992 un año El Niño, que la anchoveta (*Engraulis mordax*) solamente desovaron en esta región debido a las bajas temperaturas (Green-Ruiz and Hinojosa-Corona, 1997). Otros autores mencionan que si existe un efecto sobre la clorofila y la productividad primaria, pero es tan pequeño, que no se considera significativo (Escalante-Almazán et al., 2013). Por otra parte, los efectos son muy evidentes en otros ecosistemas costeros del Pacífico oriental, incluyendo la boca del Golfo de California, donde se calcula un decremento en la productividad primaria neta entre 30-40% en El Niño (97-98) (Kahru et al., 2004)

En otras zonas donde el fenómeno de El Niño tiene efectos notables, usualmente la abundancia de tiburones ballena en estos años es menor o no son avistados. En el archipiélago de Galápagos no fueron avistados esta especie durante El Niño del 1982-1983 (Acuña-Marrero et al., 2014). En Australia, en el arrecife Ningaloo, en los años de El Niño se reportan las más baja abundancias, debido a un debilitamiento de la corriente de Leeuwin. Por el contrario, en los años de La Niña el tiburón ballena fue relativamente abundante, de hecho, el 1992 fue la temporada con el mayor número de individuos hasta ahora registrados en un censo aéreo. En años de La Niña existe una fuerte corriente de Leeuwin, la cual puede

estar relacionada con mayor disponibilidad de alimentos y, por lo tanto, se agregan más tiburones (Wilson et al., 2001). Esta explicación asume que el tiburón ballena usan la corriente como mecanismo de transporte y, de ser cierto, se podría esperar que en los años del El Niño cuando la corriente de Leeuwin sea más débil, los tiburones deberían llegar a Ningaloo más tarde en la temporada y posiblemente en menor número (Sleeman et al., 2010). Para otra especie de tiburones planctófago, como el tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*), se ha sugerido que temperaturas del agua más cálidas de lo habitual asociadas con los episodios de El Niño pueden reducir la abundancia de esta especie en la costa de California (Squire, 1990)

Debido a las condiciones oceanográficas características de la zona, en BLA este fenómeno no tiene efecto, por lo que se propone a BLA como un refugio en años de El Niño, debido a que en otros lugares donde usualmente se agregada el tiburón ballena, puede haber una disminución en la productividad y por ellos deben migrar a zonas donde exista una disponibilidad de alimento. Si bien en los años de El Niño existe una mayor abundancia, eso no es tan claro en los años de La Niña. En 2008 y 2018 se registran las más bajas abundancias y quizás se pueda atribuir a este fenómeno, ya que, al encontrarse mayor alimento, no migren hasta esta zona.

#### **4.4.3 Estimación de la súper-población**

El modelo JS (residentes+ transitorios) estimó  $1,163.66 \pm 34.19$  tiburones ballena para Bahía de los Ángeles, este valor es comprable con la estimación de la súper-población en Filipinas  $1,767 \pm 41$  (McCoy et al., 2018). En donde se foto-identificaron 479 individuos, un valor inferior a los organismos foto-identificado en este estudio, pero su valor de abundancia es mucho mayor debido a que tienen un mayor esfuerzo de muestreo lo que reduce la cantidad de animales transitorios y permite tener una estimación mayor. Si se incrementaran los días de muestreo en BLA, que permitan reducir la cantidad de animales transitorios, probablemente esta nueva estimación daría valores superiores a los de Filipinas debido a que se cuenta con mayor cantidad de organismo foto-identificados. A pesar de que la agregación de Galápagos muestras un límite superior muy alto (Figura 10), no se considera comparable debido a que solo se toman datos durante 3 años (2011-2013) y solo se foto-identifican 82 individuos, estimado un súper-población de  $695 \pm 166$ , por lo que este valor puede estar muy sesgado. La siguiente agregación más grande, es la de Holbox (Ramírez-Macías et al., 2012b) seguida por agregación de Seychelles (Brooks et al., 2010; David Rowat et al., 2011), Australia (Meekan et al., 2006) y Maldivas (Davies et al., 2012; Riley et al., 2009).



**Figura 10.** Estimaciones de la súper-población de tiburón ballena en diferentes agregaciones a través del modelo Jolly-Seber, en la parametrización POPAN en el software MARK. Se muestra el intervalo superior e inferior.

Dado que algunas agregaciones de tiburón ballena están interconectadas, los aumentos o disminuciones en el número de individuos en cualquier agregación pueden reflejar cambios en la distribución entre los sitios de agregación, en lugar de cambios en el tamaño poblacional (Ramírez-Macías et al., 2012b)

## Capítulo 5. Conclusiones

---

- Durante los 12 años de monitoreo en BLA se identificaron 706 individuos gracias al patrón de coloración del costado izquierdo.
- La agregación de tiburones ballena en Bahía de los Ángeles está compuesta principalmente por machos juveniles de tallas intermedias (con un promedio de 5.7 m LT).
- El 64% de los individuos foto-identificados, solo fueron avistados una sola vez en la bahía, por lo que se consideran transitorios. Este porcentaje se encuentra sobre-estimado, debido a un muestreo no estandarizado, y en menor proporción por un comportamiento de evasión (2.Ct,  $Z < 0$ ), frente a la técnica de foto-identificación
- El modelo Jolly-Seber que mejor se ajusta a los datos de captura y recaptura de los tiburones ballena foto-identificados en Bahía de los Ángeles fue el propuesto por Pradel debido a que incluye el efecto de los animales transitorios y reduce la sobre-dispersión de los datos.
- La mayor abundancia de tiburones ballena en BLA se estima para el 2014, 2015 y 2016.

### 5.1 Recomendaciones

- Debido a la gran de movilidad que presenta la especie, sería pertinente realizar un esfuerzo de muestreo en toda el área de estudio de manera sistemática.
- En una temporada se debería muestrear 35 días y en cada día 3h de búsqueda efectiva. Para evitar un sesgo en la cantidad de animales transitorios
- Combinar la técnica de foto-identificación con censos realizados con drones que permitan un estimado de abundancia más preciso.

## Literatura citada

---

- Acuña-Marrero, D., Jiménez, J., Smith, F., Doherty, P. F., Hearn, A., Green, J. R., Paredes-Jarrín, J., Salinas-de-León, P. 2014. Whale shark (*Rhincodon typus*) seasonal presence, residence time and habitat use at darwin island, galapagos marine reserve. *PloS One*, 9(12), e115946. doi:10.1371/journal.pone.0115946
- Afonso, P., McGinty, N., Machete, M. 2014. Dynamics of whale shark occurrence at their fringe oceanic habitat. *PLoS ONE*, 9(7). doi:10.1371/journal.pone.0102060
- Alder, J., Campbell, B., Karpouzi, V., Kaschner, K., Pauly, D. 2008. Forage Fish: From Ecosystems to Markets. *Annual Review of Environment and Resources*, 33(1), 153–166. doi:10.1146/annurev.environ.33.020807.143204
- Allaby, M. 1994. *Concise Oxford dictionary of ecology*. Oxford University Press.
- Álvarez-Borrego, S. 2002. Physical oceanography. A new island biogeography of the Sea of Cortés. 41–59.
- Álvarez-Borrego, S. 2008. Oceanografía. Capítulo 2. In Danemann & E. Ezcurra (Ed.), *Bahía de Los Ángeles: Recursos naturales y comunidad*. Pronatura Noroeste, Ac. pp. 45–66.
- Álvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. In *The Gulf of California: biodiversity and conservation*. p. 400.
- Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J. R. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. *The Gulf and Peninsular Province of the Californias, USA(AAPG memoir, 47)*, 555–567.
- Amador-Buenrostro, A., Serrano, S. J., Argote, M. L. 1991. Numerical Model Of The Circulation Induced By The Wind At Bahia De Los Angeles, B.C., Mexico. *Ciencias Marinas*, 17(3), 39–57. doi:10.7773/cm.v17i3.822
- Arzoumanian, Z., Holmberg, J., Norman, B. 2005. An astronomical pattern-matching algorithm for computer-aided identification of whale sharks *Rhincodon typus*. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 999–1011. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01117.x
- Beekmans, B. W. P. M., Whitehead, H., Huele, R., Steiner, L., Steenbeek, A. G. 2005. Comparison of Two Computer-Assisted Photo-Identification Methods Applied to Sperm Whales (*Physeter macrocephalus*). *Aquatic Mammals*, 31(2), 243–247. doi:10.1578/am.31.2.2005.243
- Berumen, M. L., Braun, C. D., Cochran, J. E. M., Skomal, G. B., Thorrold, S. R. 2014. Movement patterns of juvenile whale sharks tagged at an aggregation site in the Red Sea. *PLoS ONE*, 9(7). doi:10.1371/journal.pone.0103536
- Bessudo, S., Ladino, F., Quintero, L., Sole, G., Salinas, P., & Hoyos, M. 2016. Resultados preliminares sobre

los patrones de movimiento de los tiburones Ballena (*Rhincodon typus*) en el Pacífico Oriental Tropical. In Mejía-Falla, P.A. y Navia, A.F. (Eds)2016 .Libro de resúmenes V Encuentro colombiano sobre condriictios. Fundación SQUALUS, Cali. p. 18.

- Borrell, A., Aguilar, A., Gazo, M., Kumarran, R. P., Cardona, L. 2011. Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. *Environmental Biology of Fishes*, 92(4), 559–567. doi:10.1007/s10641-011-9879-y
- Boys, R. M., Oliveira, C., Pérez-Jorge, S., Prieto, R., Steiner, L., Silva, M. A. 2019. Multi-state open robust design applied to opportunistic data reveals dynamics of wide-ranging taxa: the sperm whale case. *Ecosphere*, 10(3). doi:10.1002/ecs2.2610
- Brooks, K., Rowat, D., Pierce, S. J., Jouannet, D., Vely, M., Al, K. B. E. T. 2010. Seeing Spots: Photo-identification as a Regional Tool for Whale Shark Identification. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 9(2), 185–194.
- Brownie, C., Robson, D. S. 1983. Estimation of Time-Specific Survival Rates from Tag-Resighting Samples: A Generalization of the Jolly-Seber Model. *Biometrics*, 39(2), 437. doi:10.2307/2531015
- Burnham, K. P. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *Ame. Fish. Soc*, 5, 1–437.
- Burnham, Kenneth P., Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multinomial Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (Second, Vol. 65). doi:10.2307/3803117
- Burnham, Kenneth P., Anderson, D. R. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33(2), 261–304. doi:10.1177/0049124104268644
- Bustos-Serrano, H., Millán-Nuñez, R., Cajal-Medrano, R. 1996. Tidal effect on organic primary productivity in a coastal lagoon of ballenas channel, gulf of california. *Ciencias Marinas*, 22(2), 215–233. doi:10.7773/cm.v22i2.851
- Cagua, E. F., Cochran, J. E. M., Rohner, C. A., Prebble, C. E. M., Sinclair-Taylor, T. H., Pierce, S. J., Berumen, M. L. 2015. Acoustic telemetry reveals cryptic residency of whale sharks. *Biology Letters*, 11(4). doi:10.1098/rsbl.2015.0092
- Cárdenas-Torres, N., Enríquez-Andrade, R., Rodríguez-Dowdell, N. 2007. Community-based management through ecotourism in Bahía de los Angeles, Mexico. *Fisheries Research*, 84(1), 114–118. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.019
- Castro, A. L. F., Stewart, B. S., Wilson, S. G., Hueter, R. E., Meekan, M. G., Motta, P. J., Bowen, B. W., Karl, S. A. 2007. Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). *Molecular Ecology*, 16(24), 5183–5192. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03597.x

- Catlin, J., Jones, T., Norman, B., Wood, D. 2010. Consolidation in a wildlife tourism industry: The changing impact of whale shark tourist expenditure in the Ningaloo coast region. *International Journal of Tourism Research*, 12(2), 134–148. doi:10.1002/jtr.742
- Cavazoa, T. 2008. Clima. In E. Danemann, G. D., y Ezcurra (Ed.), *Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad: línea base 2007*. Instituto Nacional de Ecología. pp. 68–91.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Lebreton, J.D., Gimenez, O., Pradel, R. 2005. U-Care 2.2 User 's Manual. doi:10.1177/0306312708089715
- Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., Pradel, R. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071–1074. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x
- Clark, E., Nelson, D. R. 1997. Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 50(1), 63–73. doi:10.1023/A:1007312310127
- Clingham, E., Webb, H. D., de la Parra Venegas, R., Schreiber, C., Reid, J., Pierce, S., Hueter, R., Hindle, K., Henry, L., Beard, A., Dove, A. D. M. 2016. Further evidence of the importance of St. Helena as habitat for whale sharks. En *The 4th International Whale Shark Conference, 2016*, Hamad bin Khalifa University Press (HBKU Press), (May), pp. 5339. doi:10.5339/qproc.2016.iwsc4.11
- Cochran, J. E. M., Braun, C. D., Fernando Cagua, E., Campbell, M. F., Hardenstine, R. S., Kattan, A., Priest, M. A., Sinclair-Taylor, T. H., Skomal, G. B., Sultan, S., Sun, L., Thorrold, S. R., Berumen, M. L. 2019. Multi-method assessment of whale shark (*Rhincodon typus*) residency, distribution, and dispersal behavior at an aggregation site in the Red Sea. *PLoS ONE*, 14(9). doi:10.1371/journal.pone.0222285
- Colman, J. G. 1997. A review of the biology and ecology of the whale shark. *Journal of Fish Biology*, 51(6), 1219–1234. doi:10.1006/jfbi.1997.0526
- Compagno, L. J. 1984. *Sharks of the World*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Species Catalogue, 4.
- Compagno, L. J. 2001. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, vol 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 1, Viii+-1., 2. from <https://ci.nii.ac.jp/naid/10021215499/>
- Conn, P. B., Gorgone, A. M., Jugovich, A. R., Byrd, B. L., Hansen, L. J. 2011. Accounting for transients when estimating abundance of bottlenose dolphins in Choctawhatchee Bay, Florida. *Journal of Wildlife Management*, 75(3), 569–579. doi:10.1002/jwmg.94
- Cooch, E., White, G. 2019. *Program MARK: a gentle introduction (19th ed.)*. from <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Copping, J. P., Stewart, B. D., McClean, C. J., Hancock, J., Rees, R. 2018. Does bathymetry drive coastal whale shark (*Rhincodon typus*) aggregations? *PeerJ*, 2018(6), 1–21. doi:10.7717/peerj.4904

- Davies, T. K., Stevens, G., Meekan, M. G., Struve, J., Rowcliffe, J. M. 2012. Can citizen science monitor whale-shark aggregations? Investigating bias in mark-recapture modelling using identification photographs sourced from the public. *Wildlife Research*, 39(8), 696–704. doi:10.1071/WR12092
- Davis, D., Banks, S., Birtles, A., Valentine, P., Cuthill, M. 1997. Whale Sharks in Ningaloo Marine Park: Managing Tourism in an Australian Marine Protected Area. Derrin Davis, Simon Banks, Alastair Birtles, Peter Valentine, and Michael Cuthill. *Tourism Management*, vol. 18, no. 5, 1997, pp. 259-72. Elsevier Science, P.O. . *Journal of Travel Research*, 36(4), 90–91. doi:10.1177/004728759803600499
- De la Parra Venegas, R., Hueter, R., Cano, J. G., Tyminski, J., Remolina, J. G., Maslanka, M., Ormos, A., Weigt, L., Carlson, B., Dove, A. 2011. An unprecedented aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican coastal waters of the Caribbean sea. *PLoS ONE*, 6(4). doi:10.1371/journal.pone.0018994
- Di Lorenzo, E., Mantua, N. 2016. Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. *Nature Climate Change*, 6(11), 1042–1047. doi:10.1038/nclimate3082
- DOF. 2007. Decreto por el que se declara área natural protegida, con la categoría de reserva de la biosfera, la zona marina conocida como Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes, comprendiendo la zona federal marítimo terrestre correspondiente a l. Diario Oficial de la Federación 5 de junio 2007.
- DOF. 2013. Acuerdo por el que se da a conocer el resumen del Programa de Manejo del área natural protegida con la categoría de Reserva de la Biosfera la zona marina conocida como Bahía de los Ángeles, canales de Ballenas y de Salsipuedes. SEMARNAT. Diario Oficial de la Federación 5 noviembre 2013.
- Duffy, C. A. . 2002. Distribution, seasonality, lengths, and feeding behaviour of whale sharks (*Rhincodon typus*) observed in New Zealand waters. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(3), 565–570. doi:10.1080/00288330.2002.9517112
- Eckert, S. a, Stewart, B. S. 2001. Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez , Mexico , and the north Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 299–308.
- Enríquez-Andrade, A., Rodríguez-Dowdell, N., Zavala-González, A., Cárdenas-Torres, N., Vázquez-Haikin, A., Gordínez-Reyes, C. 2003. Propuesta de programa de manejo de tiburón ballena ( *Rhincodon typus* ) con referencia específica a Bahía de los Ángeles, Baja California. 67.
- Enríquez-Andrade, R., Rodríguez-Dowdell, N., Zavala-gonzález, A. 2003. Conservación y Aprovechamiento Sustentable del Tiburón Ballena a Través del Ecoturismo en Bahía de los Ángeles, Baja California.
- Escalante-Almazán, F., Valdez-Holguín, J., Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J. 2013. Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll a, and primary productivity in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(2), 203–215. doi:10.7773/cm.v39i2.2233

- Fox, S., Foisy, I., De La Parra Venegas, R., Galván Pastoriza, B. E., Graham, R. T., Hoffmayer, E. R., Holmberg, J., Pierce, S. J. 2013. Population structure and residency of whale sharks *Rhincodon typus* at Utila, Bay Islands, Honduras. *Journal of Fish Biology*, 83(3), 574–587. doi:10.1111/jfb.12195
- Francis, C. M., Cooke, F. 1993. {A} comparison of survival rate estimates from live recapture and dead recoveries of lesser snow geese. *Marked Individuals in the Study of Bird Population*, 169–183.
- Gonzalez-Pestana, A., Maguiño, R., Ramírez-macías, D., Mendoza, A. 2020. Distribution of whale shark (*Rhincodon typus*) off northern Peru based on habitat suitability. (January 2019), 1–12. doi:10.1002/aqc.3330
- González-Ramos, M. S., Santos-Moreno, A., Rosas-Alquicira, E. F., Fuentes-Mascorro, G. 2017. Validation of photo-identification as a mark–recapture method in the spotted eagle ray *Aetobatus narinari*. *Journal of Fish Biology*, 90(3), 1021–1030. doi:10.1111/jfb.13215
- Gore, M. A., Frey, P. H., Ormond, R. F., Allan, H., Gilkes, G. 2016. Use of photo-identification and mark-recapture methodology to assess basking shark (*Cetorhinus maximus*) populations. *PLoS ONE*, 11(3), 1–22. doi:10.1371/journal.pone.0150160
- Graham, R. T. 2003. Behaviour and conservation of whale sharks on the Belize Barrier Reef (New York). doi:10.1016/j.fishres.2006.11.026
- Graham, R. T. 2004. Global whale shark tourism: a “golden goose” of sustainable and lucrative income. *Sharks News. Newsletter For the IUCN Shark Specialist Group*, (10), 8–9. doi:10.1017/S0040298200060526
- Graham, R. T. 2007. Whale Sharks of the Western Caribbean: An Overview of Current Research and Conservation Efforts and Future Needs for Effective Management of the Species. *Gulf and Caribbean Research*, 19(January 2007). doi:10.18785/gcr.1902.18
- Graham, R. T., Roberts, C. M. 2007. Assessing the size, growth rate and structure of a seasonal population of whale sharks (*Rhincodon typus* Smith 1828) using conventional tagging and photo identification. *Fisheries Research*, 84(1), 71–80. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.026
- Green-Ruiz, Y. A., Hinojosa-Corona, A. 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *Journal of Plankton Research*, 19(8), 957–968. doi:10.1093/plankt/19.8.957
- Guzman, H. M., Gomez, C. G., Hearn, A., Eckert, S. A. 2018. Longest recorded trans-Pacific migration of a whale shark (*Rhincodon typus*). *Marine Biodiversity Records*, 11(1), 4–9. doi:10.1186/s41200-018-0143-4
- Hacohen-Domené, A., Martínez-Rincón, R. O., Galván-Magaña, F., Cárdenas-Palomo, N., de la Parra-Venegas, R., Galván-Pastoriza, B., Dove, A. D. M. 2015. Habitat suitability and environmental factors affecting whale shark (*Rhincodon typus*) aggregations in the Mexican Caribbean. *Environmental Biology of Fishes*, 98(8). doi:10.1007/s10641-015-0413-5

- Haskell, P. J., McGowan, A., Westling, A., Méndez-Jiménez, A., Rohner, C. A., Collins, K., Rosero-Caicedo, M., Salmond, J., Monadjem, A., Marshall, A. D., Pierce, S. J. 2015. Monitoring the effects of tourism on whale shark *Rhincodon typus* behaviour in Mozambique. *Oryx*, 49(3), 492–499. doi:10.1017/S0030605313001257
- Hearn, A. R., Green, J., Román, M. H., Acuña-Marrero, D., Espinoza, E., Klimley, A. P. 2016. Adult female whale sharks make long-distance movements past Darwin Island (Galapagos, Ecuador) in the Eastern Tropical Pacific. *Marine Biology*, 163(10). doi:10.1007/s00227-016-2991-y
- Holmberg, J., Norman, B., Arzoumanian, Z. 2008. Robust, comparable population metrics through collaborative photo-monitoring of whale sharks *Rhincodon typus*. *Ecological Applications*, 18(1), 222–233. doi:10.1890/07-0315.1
- Holmberg, J., Norman, B., Arzoumanian, Z. 2009. Estimating population size, structure, and residency time for whale sharks *Rhincodon typus* through collaborative photo-identification. *Endangered Species Research*, 7(1), 39–53. doi:10.3354/esr00186
- Jacox, M. G., Hazen, E. L., Zaba, K. D., Rudnick, D. L., Edwards, C. A., Moore, A. M., Bograd, S. J. 2016. Impacts of the 2015–2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. *Geophysical Research Letters*, 43(13), 7072–7080. doi:10.1002/2016GL069716
- Kahru, M., Marinone, S. G., Lluch-Cota, S. E., Parés-Sierra, A., Mitchell, B. G. 2004. Ocean-color variability in the Gulf of California: Scales from days to ENSO. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(1–3), 139–146. doi:10.1016/j.dsr2.2003.04.001
- Kendall, W. L., Bjorkland, R. 2001. Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture-recapture data. *Biometrics*, 57(4), 1113–1122. doi:10.1111/j.0006-341X.2001.01113.x
- Kendall, W. L., Nichols, J. D. 2004. On the Estimation of Dispersal and Movement of Birds. *The Condor*, 106(4), 720. doi:10.1650/7630
- Ketchum, J. T., Galván-Magaña, F., Klimley, A. P. 2013. Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the southwestern Gulf of California. *Environmental Biology of Fishes*, 96(6), 779–795. doi:10.1007/s10641-012-0071-9
- Klimley, A. P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes*, 18(1), 27–40. doi:10.1007/BF00002325
- Kock, A., O’Riain, M. J., Mauff, K., Meÿer, M., Kotze, D., Griffiths, C. 2013. Residency, Habitat Use and Sexual Segregation of White Sharks, *Carcharodon carcharias* in False Bay, South Africa. *PLoS ONE*, 8(1). doi:10.1371/journal.pone.0055048
- Krebs, C. . 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row

- Kukuyev, E. I. 1996. The new finds in recently born individuals of the whale shark *Rhiniodon typus* (Rhiniodontidae) in the Atlantic Ocean. *Journal of Ichthyology*, 36(2), 203.
- Lavaniegos, B., Heckel, G., Ladrón de Guevara, P. 2012. Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de los Ángeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks. *Ciencias Marinas*, 38(1A), 11–30. doi:10.7773/cm.v38i1a.2017
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., Anderson, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118. doi:10.2307/2937171
- Marshall, A. D., Dudgeon, C. L., Bennett, M. B. 2011. Size and structure of a photographically identified population of manta rays *Manta alfredi* in southern Mozambique. *Marine Biology*, 158(5), 1111–1124. doi:10.1007/s00227-011-1634-6
- Marshall, A. D., Pierce, S. J. 2012. The use and abuse of photographic identification in sharks and rays. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1361–1379. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03244.x
- Mayorga Martínez, M. 2011. PATRONES EN LOS MOVIMIENTOS HORIZONTALES Y VERTICALES DEL TIBURÓN BALLENA ( *Rhincodon typus* ) Y SU RELACIÓN A VARIABLES OCEANOGRÁFICAS. 67.
- McClain, C. R., Balk, M. A., Benfield, M. C., Branch, T. A., Chen, C., Cosgrove, J., Dove, A. D. M., Gaskins, L. C., Helm, R. R., Hochberg, F. G., Lee, F. B., Marshall, A., McMurray, S. E., Schanche, C., Stone, S. N., Thaler, A. D. 2015. Sizing ocean giants: Patterns of intraspecific size variation in marine megafauna. *PeerJ*, 2015(1). doi:10.7717/peerj.715
- McCoy, E., Burce, R., David, D., Aca, E. Q., Hardy, J., Labaja, J., Snow, S. J., Ponzo, A., Araujo, G. 2018. Long-Term Photo-Identification Reveals the Population Dynamics and Strong Site Fidelity of Adult Whale Sharks to the Coastal Waters of Donsol, Philippines. *Frontiers in Marine Science*, 5(August), 1–11. doi:10.3389/fmars.2018.00271
- McKinney, J. A., Hoffmayer, E. R., Holmberg, J., Graham, R. T., Driggers, W. B., de la Parra-Venegas, R., Galván-Pastoriza, B. E., Fox, S., Pierce, S. J., Dove, A. D. M. 2017. Long-term assessment of whale shark population demography and connectivity using photo-identification in the Western Atlantic Ocean. *PLoS ONE*, 12(8), 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0180495
- Meekan, M. G., Bradshaw, C. J. A., Press, M., McLean, C., Richards, A., Quasnichka, S., Taylor, J. G. 2006. Population size and structure of whale sharks *Rhincodon typus* at Ningaloo Reef, Western Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 319(Cites 2002), 275–285. doi:10.3354/meps319275
- Meekan, M., Quasnichka, S., McLean, C., Taylor, J., Press, M., Bradshaw, C., Richards, A. 2006. Population size and structure of whale sharks *Rhincodon typus* at Ningaloo Reef, Western Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 319(Cites 2002), 275–285. doi:10.3354/meps319275

- Montero-Quintana, A. N. 2016. Efecto de la aproximación de nadadores y embarcaciones en el comportamiento del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en Bahía de Los Ángeles, B.C, México. Universidad autónoma del estado de Morelos. 58 pp.
- Montero-Quintana, A. N. 2019. Efecto del comportamiento del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en la industria del tiburón ballena: contribución económica y satisfacción con el paseo en tres Áreas Naturales Protegidas de México. Universidad Autónoma Del Estado De Morelos, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación. 83 pp.
- Nates López, A. 2015. Caracterización individual del uso del Hábitat del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en Bahía de los Ángeles mediante el uso de foto-identificación y telemetría acústica.
- Nava Ruiz, V. M. 2018. Estacionalidad, morfología y potencial tóxico de *Pseudo-nitzschia* spp. de la Zona de las Grandes Islas y Alto golfo de California. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 111 pp.
- Nelson, J. D., Eckert, S. A. 2007. Foraging ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) within Bahía de Los Angeles, Baja California Norte, México. *Fisheries Research*, 84(1), 47–64. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.013
- Nichols, J. D. 2005. Modern open-population capture-recapture models. In *Handbook of Capture-Recapture Analysis*. pp. 88–123.
- Norman, B. 2002. Review of current and historical research on the ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*), and applications to conservation through management of the species. Western Australian Department of Conservation and Land Management., 45.
- Norman, B. M., Holmberg, J. A., Arzoumanian, Z., Reynolds, S. D., Wilson, R. P., Rob, D., Pierce, S. J., Gleiss, A. C., De La Parra, R., Galvan, B., Ramirez-Macias, D., Robinson, D., Fox, S., Graham, R., Rowat, D., Potenski, M., Levine, M., McKinney, J. A., ... Morgan, D. L. 2017. Undersea constellations: The global biology of an endangered marine megavertebate further informed through citizen science. *BioScience*, 67(12), 1029–1043. doi:10.1093/biosci/bix127
- O’Sullivan, J. B., Mitchell, T. 2000. A fatal attack on a whale shark *Rhincodon typus*, by killer whales *Orcinus orca* off Bahia de Los Angeles, Baja California. Abstract: American Elasmobranch Society Whale Shark Symposium.
- Peregrín-Tovar, A. A. 2014. Bases para la estimación de la Capacidad de Carga Turística y propuestas para su implementación para la actividad de avistamiento de tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en Bahía de los Ángeles, B.C.
- Pollock, K. H., Alpizar-Jara, R. 2005. Classical open-population capture-recapture models. In *Handbook of Capture-Recapture Analysis*. pp. 36–57.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., Hines, J. E. 1990. *Statistical Inference for Capture-Recapture Experiments*. Wiley on Behalf of the Wildlife Society, 107, 3–97. doi:10.1002/jwmg.113

- Pradel, R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap dependence. *Marked individuals in the study of bird population*, 29-37
- Pradel, R., Cooch, E., Cooke, F. 1995. Transient animals in a resident population of snow geese: Local emigration or heterogeneity? *Journal of Applied Statistics*, 22(5–6), 695–710. doi:10.1080/02664769524559
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J.-D., Nichols, J. D. 1997. Capture-Recapture Survival Models Taking Account of Transients. *Biometrics*, 53(1), 60. doi:10.2307/2533097
- Quiros, A. L. 2007. Tourist compliance to a Code of Conduct and the resulting effects on whale shark (*Rhincodon typus*) behavior in Donsol, Philippines. *Fisheries Research*, 84(1), 102–108. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.017
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. 01/02/2019 de: <https://www.r-project.org/>
- Ramírez-Macías, D., Meekan, M., De La Parra-Venegas, R., Remolina-Suárez, F., Trigo-Mendoza, M., Vázquez-Juárez, R. 2012a. Patterns in composition, abundance and scarring of whale sharks *Rhincodon typus* near Holbox Island, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1401–1416. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03258.x
- Ramírez-Macías, D., Meekan, M., De La Parra-Venegas, R., Remolina-Suárez, F., Trigo-Mendoza, M., Vázquez-Juárez, R. 2012b. Patterns in composition, abundance and scarring of whale sharks *Rhincodon typus* near Holbox Island, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1401–1416. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03258.x
- Ramírez-Macías, D., Vázquez-Haikin, A., Vázquez-Juárez, R. 2012. Whale shark *Rhincodon typus* populations along the west coast of the Gulf of California and implications for management. *Endangered Species Research*, 18(2), 115–128. doi:10.3354/esr00437
- Ramírez-Macías, D., Vázquez-Juárez, R., Galván-Magaña, F., Munguía-Vega, A. 2007. Variations of the mitochondrial control region sequence in whale sharks (*Rhincodon typus*) from the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 84(1), 87–95. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.038
- Riley, M. J., Hale, M. S., Harman, A., Rees, R. G. 2009. Analysis of whale shark *Rhincodon typus* aggregations near South Ari Atoll, Maldives Archipelago. *Aquatic Biology*, 8(2), 145–150. doi:10.3354/ab00215
- Robinson, D. P., Jaidah, M. Y., Bach, S., Lee, K., Jabado, R. W., Rohner, C. A., March, A., Caprodossi, S., Henderson, A. C., Mair, J. M., Ormond, R., Pierce, S. J. 2016. Population structure, abundance and movement of whale sharks in the arabian gulf and the gulf of Oman. *PLoS ONE*, 11(6), 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0158593
- Robinson, M. K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. Scripps institution of oceanography la Jolla Calif

- Rodríguez-Dowdell, N., Enríquez-Andrade, R., Cárdenas-Torres, N. 2007. Property rights-based management: Whale shark ecotourism in Bahía de los Angeles, Mexico. *Fisheries Research*, 84(1), 119–127. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.020
- Rohner, C. A., Couturier, L. I. E., Richardson, A. J., Pierce, S. J., Prebble, C. E. M., Gibbons, M. J., Nichols, P. D. 2013. Diet of whale sharks *Rhincodon typus* inferred from stomach content and signature fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 493, 219–235. doi:10.3354/meps10500
- Rowat, D., Brooks, K. S. 2012. A review of the biology, fisheries and conservation of the whale shark *Rhincodon typus*. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1019–1056. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03252.x
- Rowat, D. 2007. Occurrence of whale shark (*Rhincodon typus*) in the Indian Ocean: A case for regional conservation. *Fisheries Research*, 84(1), 96–101. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.016
- Rowat, D., Brooks, K., March, A., McCarten, C., Jouannet, D., Riley, L., Jeffreys, G., Perri, M., Vely, M., Pardigon, B. 2011. Long-term membership of whale sharks (*Rhincodon typus*) in coastal aggregations in Seychelles and Djibouti. *En Marine and Freshwater Research*, 2011, 62(6), pp. 621–627. doi:10.1071/MF10135
- Rowat, D., Engelhardt, U. 2007. Seychelles: A case study of community involvement in the development of whale shark ecotourism and its socio-economic impact. *Fisheries Research*, 84(1), 109–113. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.018
- Rowat, D., Speed, C. W., Meekan, M. G., Gore, M. A., Bradshaw, C. J. A. 2009. Population abundance and apparent survival of the Vulnerable whale shark *Rhincodon typus* in the Seychelles aggregation. *En ORYX*, 2009, 43(4), pp. 591–598. doi:10.1017/S0030605309990408
- Rusnak, G., Fisher, R., Shepard, F. 1964. Bathymetry and faults of Gulf of California. from <http://archives.datapages.com/data/specpubs/sedimen1/data/a144/a144/0001/0050/0059.htm>
- Sánchez-Velasco, L., Valdez-Holguín, J. E., Shirasago, B., Cisneros-Mata, M. A., Zarate, A. 2002. Changes in the spawning environment of *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California during El Niño 1997-1998. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54(2), 207–217. doi:10.1006/ecss.2001.0840
- Santamaria-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., Müller-Karger, F. E. 1994. The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*, 99, 7423–7431.
- Schmidt, J. V., Schmidt, C. L., Ozer, F., Ernst, R. E., Feldheim, K. A., Ashley, M. V., Levine, M. 2009. Low genetic differentiation across three major ocean populations of the whale shark, *Rhincodon typus*. *PLoS ONE*, 4(4). doi:10.1371/journal.pone.0004988
- Schwarz, C. J., Arnason, A. N. 1996. A General Methodology for the Analysis of Capture-Recapture Experiments in Open Populations. *Biometrics*, 52(3), 860–873. doi:10.2307/2533048

- Sequeira, A., Mellin, C., Rowat, D., Meekan, M. G., Bradshaw, C. J. A. 2012. Ocean-scale prediction of whale shark distribution. *Diversity and Distributions*, 18(5), 504–518. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00853.x
- Sibaja-Cordero, J. A. 2008. Tendencias espacio-temporales de los avistamientos de fauna marina en los buceos turísticos (Isla del Coco, Costa Rica). *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 113–132. doi:10.15517/rbt.v56i2.27011
- Sims, D., Nash, J., Morritt, D. 2001. Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: Alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Marine Biology*, 139(6), 1165–1175. doi:10.1007/s002270100666
- Sims, D. W. 2005. Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. In K. Ruckstuhl & P. Neuhaus (Eds.), *Sexual Segregation in Vertebrates*. doi:10.1017/CBO9780511525629.009
- Sleeman, J. C., Meekan, M. G., Fitzpatrick, B. J., Steinberg, C. R., Ancel, R., Bradshaw, C. J. A. 2010. Oceanographic and atmospheric phenomena influence the abundance of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382(2), 77–81. doi:10.1016/j.jembe.2009.10.015
- Speed, C. W., Meekan, M. G., Bradshaw, C. J. A. 2007. Spot the match - Wildlife photo-identification using information theory. *Frontiers in Zoology*, 4, 1–11. doi:10.1186/1742-9994-4-2
- Squire, J. L. 1990. Distribution and apparent abundance of the basking shark, *Cetorhinus maximus*, off the central and southern California coast, 1962-85. *Marine Fisheries Review*, 52(2), 8–11. from <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=aBsaTP4QPiEC&oi=fnd&pg=RA1-PA8&dq=Distribution+and+apparent+abundance+of+the+basking+shark,+Cetorhinus+maximus,+of+f+the+central+and+southern+California+coast,&ots=jN04O7rYL7&sig=WTTNCfBSX9BI72uVbLfb7fZI2TI>
- Taylor, G. 1989. Whale sharks of Ningaloo Reef, Western Australia: a preliminary study. *Western Australian Naturalist*, 18(1), 7–12.
- Tershy, B. R., Breese, D., Alvarez-Borrego, S. 1991. Increase in cetacean and seabird numbers in the Canal de Ballenas during an El Niño-Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series*, 69(3), 299–302. doi:10.3354/meps069299
- Turnbull, S., *Naturalist*, J. R.-N., 2006, undefined. n.d. Rare occurrence of a *Rhincodon typus* (Whale shark) in the Bay of Fundy, Canada. *BioOne*. from [https://bioone.org/journals/Northeastern-Naturalist/volume-13/issue-1/1092-6194\(2006\)13\[57:ROOART\]2.0.CO;2/Rare-Occurrence-of-a-span-classgenus-speciesRhincodon-typus-span-Whale/10.1656/1092-6194\(2006\)13\[57:ROOART\]2.0.CO;2.short](https://bioone.org/journals/Northeastern-Naturalist/volume-13/issue-1/1092-6194(2006)13[57:ROOART]2.0.CO;2/Rare-Occurrence-of-a-span-classgenus-speciesRhincodon-typus-span-Whale/10.1656/1092-6194(2006)13[57:ROOART]2.0.CO;2.short)
- Van Tienhoven, A. M., Den Hartog, J. E., Reijns, R. A., Peddemors, V. M. 2007. A computer-aided program for pattern-matching of natural marks on the spotted raggedtooth shark *Carcharias taurus*. *Journal of Applied Ecology*, 44(2), 273–280. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01273.x

- Vignaud, T. M., Maynard, J. A., Leblois, R., Meekan, M. G., Vázquez-Juárez, R., Ramírez-Macías, D., Pierce, S. J., Rowat, D., Berumen, M. L., Beeravolu, C., Baksay, S., Planes, S. 2014. Genetic structure of populations of whale sharks among ocean basins and evidence for their historic rise and recent decline. *Molecular Ecology*, 23(10), 2590–2601. doi:10.1111/mec.12754
- Wearmouth, V. J., Sims, D. W. 2008. Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals. *Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. Advances in Marine Biology*, 54(08), 107–170. doi:10.1016/S0065-2881(08)00002-3
- White, G. C., Burnham, K. P. 1999. Program mark: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, S120–S139. doi:10.1080/00063659909477239
- Whitehead, D. A., Murillo-Cisneros, D., Elorriaga-Verplancken, F. R., Hacohe-Domené, A., De La Parra, R., Gonzalez-Armas, R., Galvan-Magaña, F. 2020. Stable isotope assessment of whale sharks across two ocean basins: Gulf of California and the Mexican Caribbean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 527(August 2018). doi:10.1016/j.jembe.2020.151359
- Whitney, F. A. 2015. Anomalous winter winds decrease 2014 transition zone productivity in the NE Pacific. *Geophysical Research Letters*, 42(2), 428–431. doi:10.1002/2014GL062634
- Wilson, S. G., Taylor, J. G., Pearce, A. F. 2001. The seasonal aggregation of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia: Currents, migrations and the El Niño/ Southern Oscillation. *Environmental Biology of Fishes*, 61(1), 1–11. doi:10.1023/A:1011069914753
- Yagishita, N., Ikeguchi, S., Matsumoto, R. 2020. Re-Estimation of Genetic Population Structure and Demographic History of the Whale Shark (*Rhincodon typus*) with Additional Japanese Samples, Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Pacific Science*, 74(1), 31. doi:10.2984/74.1.3

## Anexos

---

### Anexo A

**Tabla 8.** Parámetros demográficos obtenidos a través del mejor modelo  $\phi(\cdot)p(\cdot)pent(t)$  donde se consideran los animales transitorios y residentes. Datos que no fueron posibles estimar (--)

	Variable	Estimado	Error estándar	Límite inferior	Límite superior
<b>Constante</b>	$\phi$	0.592	0.015	0.564	0.621
<b>Constante</b>	$p$	0.591	0.023	0.546	0.636
<b>2008</b>	pent	0.103	0.015	0.078	0.136
<b>2009</b>	pent	0.070	0.014	0.048	0.103
<b>2010</b>	pent	0.061	0.013	0.040	0.091
<b>2011</b>	pent	0.051	0.012	0.032	0.080
<b>2012</b>	pent	0.113	0.015	0.087	0.147
<b>2013</b>	pent	0.300	0.023	0.253	0.341
<b>2014</b>	pent	0.079	0.018	0.050	0.122
<b>2015</b>	pent	0.089	0.014	0.065	0.121
<b>2016</b>	pent	--	--	--	--
<b>2017</b>	pent	--	--	--	--
<b>2018</b>	pent	0.067	0.011	0.048	0.091

## Anexo B

**Tabla 9.** Parámetros demográficos obtenidos a través del mejor modelo  $\phi(t)\rho(\cdot)\text{pent}(t)$  donde se consideran solo los animales residentes. Datos que no fueron posibles estimar (--)

	Variable	Estimado	Error Estándar	Límite inferior	Límite superior
<b>2008</b>	$\phi$	--	--	--	--
<b>2009</b>	$\phi$	0.977	0.043	0.501	0.999
<b>2010</b>	$\phi$	0.915	0.051	0.750	0.974
<b>2011</b>	$\phi$	0.850	0.054	0.713	0.928
<b>2012</b>	$\phi$	0.823	0.054	0.692	0.905
<b>2013</b>	$\phi$	0.820	0.049	0.705	0.896
<b>2014</b>	$\phi$	0.963	0.040	0.749	0.995
<b>2015</b>	$\phi$	0.708	0.052	0.597	0.798
<b>2016</b>	$\phi$	0.538	0.058	0.424	0.648
<b>2017</b>	$\phi$	0.570	0.078	0.415	0.713
<b>2018</b>	$\phi$	0.818	0.125	0.463	0.958
<b>Constante</b>	$\rho$	0.682	0.020	0.642	0.718
<b>2008</b>	pent	0.123	0.029	0.076	0.191
<b>2009</b>	pent	0.132	0.032	0.081	0.208
<b>2010</b>	pent	0.082	0.029	0.040	0.158
<b>2011</b>	pent	0.070	0.025	0.034	0.138
<b>2012</b>	pent	0.117	0.028	0.072	0.185
<b>2013</b>	pent	0.373	0.036	0.306	0.445
<b>2014</b>	pent	--	--	--	--
<b>2015</b>	pent	--	--	--	--
<b>2016</b>	pent	--	--	--	--
<b>2017</b>	pent	0.008	0.006	0.001	0.036
<b>2018</b>	pent	--	--	--	--