

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

CICESE@ 2022. Todos los derechos reservados

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



---

**Doctorado en Ciencias  
en Ciencias de la Vida  
con orientación en Biología Ambiental**

---

**Efecto de la temperatura superficial del mar sobre la  
producción de crías del lobo fino de Guadalupe y la  
variabilidad en el uso de su hábitat terrestre**

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

Presenta:

**Ariadna Eréndira Juárez Ruiz**

Ensenada, Baja California, México  
2022

Tesis defendida por  
**Ariadna Eréndira Juárez Ruiz**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dr. Mario Andrés Pardo Rueda**  
Codirector de tesis

---

**Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski**  
Codirectora de tesis

**Dr. Fernando Elorriaga Verplancken**

**Dra. Fadia Sara Cecarelli**

**Dr. Oscar Sosa Nishizaki**



---

**Dra. Ana Denise Re Araujo**  
Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la Vida

---

**Dr. Pedro Negrete Regagnon**  
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Ariadna Eréndira Juárez Ruiz** como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ciencias de la Vida [con orientación en Biología Ambiental](#).

**Efecto de la temperatura superficial del mar sobre la producción de crías del lobo fino de Guadalupe y la variabilidad en el uso de su hábitat terrestre**

Resumen aprobado por:

---

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda  
**Codirector de tesis**

---

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski  
**Codirectora de tesis**

El espacio terrestre para la reproducción y la disponibilidad de alimento son los principales reguladores del crecimiento poblacional de especies como el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*). El objetivo del presente trabajo consiste en determinar los cambios en la ocurrencia del lobo fino de Guadalupe en su hábitat terrestre y determinar el efecto de las variaciones ambientales, como el incremento de la temperatura superficial del mar, en la producción de crías como proxy del crecimiento poblacional de esta especie. Se utilizaron conteos provenientes de series de tiempo de larga duración (1967-2013) para determinar los cambios en el uso del hábitat terrestre e identificar los sitios con mayor densidad. Se clasificó la costa este de Isla Guadalupe en 16 sitios y se relacionó la variación en la densidad de individuos con respecto al tiempo. Con base en el menor valor del criterio de Watanabe-Akaike (WAIC) se seleccionó entre diversos modelos bayesianos un polinomio cuadrático como mejor modelo para representar la densidad de individuos por sitio (WAIC=1381.997), así como la abundancia relativa por sitio con respecto al año (WAIC=1338.6). La mayor densidad observada se registró en el sitio 8 con 11.95 ind./100 m<sup>2</sup>, mientras que la abundancia relativa presentó una tendencia negativa en los sitios 7, 8, 9, 10 y 14 y aumentó en el resto de los sitios. En todos los sitios se registró un incremento de la densidad con respecto al año, lo que podría indicar que la colonia en Isla Guadalupe aún se encuentra en fase de recuperación. En cuanto al efecto de la temperatura superficial del mar (TSM) en la producción de crías, se identificó que las variaciones en la producción de crías solo son observables a través de la diferencia entre la producción de crías y su tendencia exponencial a largo plazo, la cual es típica de especies en fase de recuperación. Las anomalías de la temperatura superficial del mar (ATSM) se estimaron como la diferencia entre la media anual móvil (correspondiente al periodo de gestación) de la TSM en un polígono de 778,000 km<sup>2</sup> y la media estimada con respecto a la tendencia lineal para el periodo de 1991 a 2019. Utilizando un polinomio cúbico como mejor modelo ( $R_b^2 = 0.837$ ) se observó que en ATSM < -0.2 °C y entre ~0.6 y 1.38 °C aumenta la producción de crías en la siguiente temporada reproductiva, mientras que ATSM normales a levemente cálidas (-0.17 a 0.6 °C) y ATSM extremas (>1.4 °C) disminuyen la producción de crías, posiblemente como resultado de la disminución en la calidad y disponibilidad de sus presas. A través de estas aproximaciones bayesianas se logró estimar la producción de crías durante años sin observaciones, así como entender los cambios en la ocurrencia del lobo fino de Guadalupe en su hábitat terrestre para tener un mejor entendimiento de su proceso de recuperación poblacional a partir de series de tiempo con conteos escasos y esporádicos, constituyendo una herramienta práctica para la conservación y manejo de esta especie.

**Palabras clave:** Análisis bayesiano, tendencia poblacional, ocurrencia, densidad, efectos de la temperatura superficial del mar

Abstract of the thesis presented by **Ariadna Eréndira Juárez Ruiz** as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Life Sciences [with orientation in Environmental Biology](#)

**Sea surface temperature effects on Guadalupe fur seal pup production and variability in the use on its terrestrial habitat.**

Abstract approved by:

---

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda  
**Thesis co-advisor**

---

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski  
**Thesis co-advisor**

The terrestrial space for reproduction and food availability are the main regulators of species' population growth, like the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*). This study's aim was to determine the changes in the occurrence of the Guadalupe fur seal in its terrestrial habitat and the effect of environmental variations, such as the increase in sea surface temperature, on pup production as a population growth proxy. Counts from long-term time series (1967-2013) were used to determine changes in terrestrial habitat use and identify sites with the highest density. The east coast of Isla Guadalupe was classified into 16 sites, and the variation in the density of individuals was related to time. Based on the lowest value of the Watanabe-Akaike information criterion (WAIC), a quadratic polynomial was selected from among various Bayesian models as the best model to represent the density of individuals per site (WAIC=1381.997), as well as the relative abundance per site concerning year (WAIC=1338.6). The highest density observed (11.95 ind./100 m<sup>2</sup>) was recorded at site 8, while the relative abundance showed a negative trend at sites 7, 8, 9, 10, and 14 and increased at the rest of the sites. Density has increased in all sites throughout the years, indicating that the colony on Guadalupe Island is still in a recovery phase. Regarding the effect of sea surface temperature (SST) on pup production, it was identified that variations in pup production are only observable through the difference between pup production and its long-term exponential trend, which is typical of species in a recovery phase. The sea surface temperature anomalies (SST<sub>A</sub>) were estimated as the difference between the running annual mean (corresponding to the gestation period) of the SST in a polygon of 778,000 km<sup>2</sup> and the estimated mean to the linear trend for the period from 1991 to 2019. Pup production deviations from this trend responded to SST<sub>A</sub> during the gestation period as a cubic polynomial function ( $R_b^2 = 0.837$ ), revealing that SST<sub>A</sub> < -0.2°C and between ~0.6 and 1.38°C increased pup production in the subsequent breeding season, whereas normal to slightly warm (-0.17 to 0.6°C) and extreme SST<sub>A</sub> (>1.4 °C) decreased pup counts, arguably resulting from low prey availability and quality. Through these Bayesian approaches, it was possible to estimate pup production in years without observations, as well as to understand the changes in the occurrence of the Guadalupe fur seal in its terrestrial habitat, which is needed to understand the population recovery process from scarce and sparse counts. This constitutes a practical tool for the conservation and management of this species.

**Keywords: Bayesian analysis, population trend, occurrence, density, sea surface temperature effects**

## Dedicatoria

*“El mar, una vez que te hechiza,  
te engancha en su maravillosa red para toda la eternidad”*

*-Jacques Cousteau-*

*A mi familia por ser los cimientos de mi vida,*

*A ti por ser pilar de mis sueños.*

## Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada con el número CVU 588995 en el periodo 2017-2021. Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por aceptarme como estudiante de doctorado, especialmente al posgrado en Ciencias de la Vida.

Al Dr. Mario Pardo por aceptarme como su estudiante de doctorado, por la confianza que tuvo desde un inicio que me motivó a hacer el doctorado y que me ha seguido motivando a explorar nuevas herramientas que me ayudarán en proyectos futuros. Gracias por todo tu apoyo y por preocuparte no solo en las recomendaciones de este trabajo si no en orientarme y compartir tus experiencias para que pueda continuar en este mundo de la investigación

A la Dra. Gisela Heckel quien aceptó codirigir este trabajo sin antes haber tenido la experiencia de trabajar conmigo. Por invitarme a participar en campo a sus proyectos lo que me permitió tener experiencias únicas. Gracias por sus observaciones y por estar pendiente y ayudar en todo lo administrativo durante todo el doctorado.

Al Dr. Fernando Elorriaga por aceptar continuar trabajando conmigo, por sus aportaciones como experto del lobo fino de Guadalupe y por su colaboración con los datos de los conteos de individuos de 2018 y 2019. Gracias Fer por haberme introducido al mundo de esta especie y por seguirme considerando en los proyectos relacionados a ella.

A la Dra. Sara Ceccarelli por sus observaciones y comentarios a este trabajo, sobre todo por hacer aceptado entrar a un tema con especies con menos extremidades con las que suele trabajar, por recordarme que a veces es importante incluir cierta información que solemos obviar pero que es necesaria para quienes no están de lleno en el mundo de los mamíferos marinos.

Al Dr. Oscar Sosa por sus observaciones y comentarios que enriquecieron este trabajo, por haber aceptado involucrarse en este trabajo aun cuando ya estaba en fases avanzadas y que en ocasiones le dejé muy poco tiempo para ponerse al tanto de los avances. Además de su aportación con los datos del conteo de 2013.

Al Grupo de Estudio y Conservación de Islas (GECl), especialmente a Julio Montoya y Ángeles Milanés por la contribución de los datos de conteos de crías de 2006 a 2019, mismos que fortalecieron en gran medida la elaboración del modelo ecológico que fue pieza clave de la publicación del artículo.

Al Dr. Emilio Beier por todas las facilidades brindadas durante mi estancia en CICESE-ULP, así como por sus contribuciones al artículo resultante de este trabajo.

A mis amigos que volví a reencontrar y a los nuevos que se han sumado durante esta experiencia. Gracias principalmente a Tadashi por habernos recibido en su casa por tanto tiempo, de no ser por ti las cosas hubiesen sido de lo más complicadas al llegar, estoy segura que no hay forma de retribuirte toda esa ayuda.

A mi familia por estar ahí, especialmente a mi abuelo por impulsarme a seguir con su frase *“Tú llegarás”*, la verdad es que no sé si he llegado pero ya aprendí a disfrutar más del viaje que de la meta. A mi hermana y a mí sobri por alegrarme a ratos con sus ocurrencias. Al Sr. Alfonso y Sra. Pati por acogerme como si fuera su propia hija, gracias por ser mi familia de acogida.

A mi madre por la confianza, apoyo y amor que siempre me ha dado, porque a pesar de la distancia, que en esta ocasión fue aún mayor, siempre estas presente y tratando de ayudar a manos llenas. Por todo su esfuerzo que hoy me ha permitido llegar hasta donde estoy.

A Alex por acompañarme desde el inicio de este viaje, por poner en muchas ocasiones sus necesidades en segundo plano para que yo me pudiera enfocar en terminar este proceso, por ayudarme día a día en los momentos en quise abandonar. Por motivarme a seguir creciendo en lo personal y profesional, por seguirme en mis locuras y por todo tu apoyo. Y a mí Darwin por ser mi pet-rapeuta profesional.



## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas .....	x
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	3
1.1.1 Recuperación de las poblaciones de pinnípedos .....	3
1.1.2 Generalidades de la especie.....	4
1.2 Justificación .....	7
1.3 Hipótesis.....	7
1.4 Objetivos .....	8
1.4.1 Objetivo general.....	8
1.4.2 Objetivos específicos.....	8
1.5 Área de estudio .....	8
<b>Capítulo 2. Variación histórica en el hábitat terrestre.....</b>	<b>10</b>
2.1 Introducción .....	10
2.2 Método.....	11
2.2.1 Factor de corrección.....	11
2.2.2 Tendencia de la densidad de individuos por sitio .....	12
2.2.3 Abundancia proporcional.....	12
2.3 Resultados.....	13
2.3.1 Factor de corrección.....	13
2.3.2 Conteos históricos.....	14
2.3.3 Tendencia de la densidad de individuos por sitio.....	15
2.3.4 Abundancia proporcional.....	17
2.4 Discusión .....	20

<b>Capítulo 3. Efecto de la temperatura superficial del mar en la producción de crías.....</b>	<b>22</b>
3.1 Introducción .....	22
3.2 Objetivos .....	24
3.3 Metodología .....	25
3.3.1 Temperatura superficial del mar.....	29
3.3.2 Modelo ecológico .....	30
3.3.3 Modelación Bayesiana .....	31
3.4 Resultados.....	32
3.4.1 Estimaciones de la producción de crías de lobo fino de Guadalupe y análisis de tendencias.....	32
3.4.2 Anomalías de la temperatura superficial del mar .....	34
3.4.3 Modelo ecológico .....	36
3.5 Discusión .....	38
3.6 Implicaciones para la conservación.....	42
<b>Capítulo 4. Conclusiones generales.....</b>	<b>44</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>46</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
1. Modelo de la estimación de densidad de lobos finos de Guadalupe por sitio de la costa este de Isla Guadalupe. Referencia de la clasificación por sitios según Fleischer (1978) y algunos puntos de interés de la isla (izq.). Tendencia de la densidad de lobos finos de Guadalupe por sitio durante el periodo 1967-2013, los círculos representan los conteos corregidos, la línea continua representa la mediana de las predicciones y las áreas sombreadas corresponden al intervalo de credibilidad al 95% (der.) .....	17
2. Modelo de la abundancia proporcional de lobos finos de Guadalupe por sitio de la costa este de Isla Guadalupe. Referencia de la clasificación por sitios según Fleischer (1978) y algunos puntos de interés de la isla (izq.). Tendencia de la proporción de lobos finos de Guadalupe por sitio durante el periodo 1967-2013, los círculos representan los conteos corregidos, la línea solida representa la mediana de las predicciones y las áreas sombreadas corresponden al intervalo de credibilidad al 95% (der.) .....	19
3. Zona de alimentación y hábitat terrestre de los lobos finos de Guadalupe. (a) Delimitación del área de alimentación de las hembras adultas (representada por la línea discontinua y el área sombreada en rosa), y la distribución histórica de las especies propuesta por Gallo-Reynoso (1994; área sombreada en azul). (b) Isla Guadalupe; los puntos verdes indican el área recorrida a pie (Punta Sur), así como las dos áreas de estudio utilizadas para analizar la temporalidad de los nacimientos por Torres-García (1991).....	27
4. Modelo sigmoideo de la temporalidad de nacimientos de crías de lobo fino de Guadalupe. Los puntos morados y verdes corresponden a los conteos semanales de crías de 1987 y 1988, respectivamente, realizados por Torres-García (1991).....	35
5. Tendencia de la TSM a largo plazo dentro del área de alimentación de las hembras de lobo fino de Guadalupe entre 1990 y 2019. La línea negra es la mediana y el área sombreada es el intervalo de credibilidad al 95%. Los puntos de colores representan la media de un año de TSM durante el período de gestación (a partir de julio) para los años cálidos (rojo), fríos (azul) y normales (gris).....	36
6. Tendencia en la producción de crías de lobo fino de Guadalupe y modelo ecológico. En ambas figuras las líneas continuas representan la mediana de las predicciones, las áreas sombreadas y las barras de error son los intervalos de credibilidad al 95 %. a) Tendencia de producción de crías a largo plazo estimada mediante el modelo exponencial; los puntos representan las observaciones (café) y la estimación en la producción de crías a partir del modelo ecológico (verde). b) Modelo ecológico de anomalías en la producción proporcional de crías en función de la anomalía de la TSM. ....	37

## Lista de tablas

Tabla	Página
1. Factor de corrección ponderado (proporción de individuos observados) por categoría de edad para cada sitio de la costa este de Isla Guadalupe según la clasificación de Fleischer (1978). 14	
2. Conteos de lobo fino de Guadalupe clasificados según la división por sitios de la costa este de Isla Guadalupe propuesta por Fleischer y estimación de individuos a partir de factores de corrección ponderados. .... 15	
3. Modelos probados para determinar la tendencia de la densidad de individuos por sitio con base en el criterio de información de Watanabe-Akaike (WAIC). El menor valor de WAIC es considerado el mejor modelo. .... 16	
4. Modelos probados para determinar la tendencia de la abundancia proporcional de individuos por sitio con base en el criterio de información de Watanabe-Akaike (WAIC). El menor valor de WAIC es considerado el mejor modelo. .... 18	
5. Conteos de crías de lobo fino de Guadalupe ( <i>Arctocephalus townsendi</i> ) en embarcación (costa este) y desde tierra (Punta Sur) en la isla Guadalupe, Baja California, y producción de crías estimadas para las temporadas reproductivas 1991-2019. .... 26	
6. Resumen de las distribuciones posteriores de los parámetros más relevantes estimados en el modelo de la temporalidad de los nacimientos. Los símbolos son los mismos que los utilizados en las ecuaciones de la sección Métodos. DE= Desviación estándar, $R^2$ = estadístico de Gelman-Rubin, $N_{\text{efec.}}$ = número de iteraciones efectivas. .... 33	
7. Resumen de las distribuciones posteriores de los parámetros más relevantes estimados en el modelo jerárquico de la tendencia en la producción de crías, ATSM y el modelo ecológico. Los símbolos son los mismos que los utilizados en las ecuaciones de la sección Métodos. $R^2$ = estadístico de Gelman-Rubin, $N_{\text{efec.}}$ = número de iteraciones efectivas. .... 34	
8. Estructura de los modelos probados y la selección del mejor modelo de la temporalidad de los nacimientos con base en el menor valor del criterio de información de la devianza (DIC). Los símbolos utilizados corresponden a los descritos en la sección de método ..... 35	
9. Estructura de los modelos probados y la selección del mejor modelo ecológico con base en el menor valor del criterio de información de la devianza (DIC). .... 38	

## Capítulo 1. Introducción

---

Los pinnípedos (Orden Carnívora) son un grupo de mamíferos marinos compuesto por las familias Phocidae (focas), Odobenidae (morsas) y Otariidae (lobos marinos y lobos finos). En el Sistema de la Corriente de California (SCC) que se extiende desde el Golfo de Alaska hasta la Península de Baja California, se encuentran seis de las 33 especies de pinnípedos (Antonelis y Fiscus, 1980): el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*), la foca de puerto (*Phoca vitulina richardii*), el lobo marino de California (*Zalophus californianus*), el lobo marino de Steller (*Eumetopias jubatus*), el lobo fino del Norte (*Callorhinus ursinus*) y el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*). Estas especies fueron cazadas de forma intensiva por la industria peletera durante los siglos XV al XIX, reduciendo sus poblaciones drásticamente. Incluso algunas especies como el elefante marino del norte (Le Boeuf, 1981) y el lobo fino de Guadalupe (Hubbs, 1956) se consideraron extintos alrededor de 1869. El bajo número de organismos contribuyó al rápido decline de la cacería comercial en el sur del SSC (Hildebrandt y Jones, 1992).

Las poblaciones reducidas debido a efectos antropogénicos tienden a recuperarse de forma más lenta en comparación con aquellas que han sido afectadas por fenómenos naturales, tales como tormentas, huracanes, etc. (Jones y Schmitz, 2009). La recuperación a su estado natural previo al disturbio antropogénico puede tomar décadas (Lotze et al., 2011) debido a sus características de historia de vida como una tasa de reproducción baja y relativamente estable (Boyd et al., 1995; Wade, 2018). El incremento de la abundancia, expansión de la distribución y cambios en la estructura de edad son factores que se consideran para evaluar la recuperación poblacional a través del tiempo (Lotze et al., 2011).

El uso de series de tiempo de larga duración, cuando se cuenta con datos durante el inicio de su proceso de recuperación, permite visualizar el proceso de recuperación de las poblaciones de pinnípedos (Caillat et al., 2019). Se ha considerado que la disponibilidad de recursos alimentarios (Forcada et al., 2005; Mcclatchie et al., 2016), el espacio para crianza y reproducción (Goldsworthy y Shaughnessy, 1994), así como la depredación (Boveng et al., 1998) son los principales factores que regulan el tamaño poblacional de los pinnípedos (Mclaren y Smith, 1985). De forma teórica, el crecimiento poblacional de una especie se asemeja a una curva logística, que alcanza una asíntota cuando la población se encuentra cerca de su límite de capacidad de carga (Hucke-Gaete et al., 2004). Sin embargo es difícil establecer este límite, sobre todo cuando los números poblacionales previos a la explotación son desconocidos.

En el caso particular del lobo fino de Guadalupe, el tamaño poblacional previo a la explotación es incierto. Se ha estimado un tamaño mínimo de 20,000 (Fleischer, 1978) a 30,000 (Hamilton, 1951) basado en el tamaño histórico de hábitat disponible. O bien entre 100,000 a 200,000 (Hubbs, 1979) individuos con base en registros históricos de captura, vestigios arqueológicos y la comparación del crecimiento poblacional y densidad de una especie congénere; el lobo fino Antártico (*Arctocephalus gazella*), el cual se ha recuperado en el hemisferio sur (Seagars, 1984). Sin embargo, esta especie fue oficialmente descrita hasta 1897 (Merriam, 1899), por lo que es probable que algunos ejemplares clasificados por los cazadores como lobo fino de Guadalupe hayan sido en realidad lobo fino del Norte, debido a la similitud que presentan ambas especies.

Posterior al redescubrimiento de la especie en Isla Guadalupe durante 1954 (Hubbs, 1956), se realizaron prospecciones periódicas a esta isla para censar la población; sin embargo la temporalidad de estas prospecciones no fue consistente con la mayor abundancia de organismos durante el periodo reproductivo (Seagars, 1984). Posterior a 1993 los censos de la población del lobo fino de Guadalupe han sido escasos y esporádicos, siendo una de las especies de pinnípedos menos estudiadas a nivel mundial. Esta falta de información, principalmente en aspectos básicos de su historia de vida, dificulta el entendimiento de su proceso de recuperación y la generación de acciones para su conservación que consideren las amenazas actuales y futuras, tanto naturales como antropogénicas (SEMARNAT, 2018).

Teniendo en cuenta dos de los principales reguladores del crecimiento poblacional, espacio para reproducción y disponibilidad de alimento, el presente trabajo tiene como objetivo identificar los cambios en el uso del hábitat terrestre en Isla Guadalupe y los efectos de la temperatura superficial del mar sobre la producción de crías de lobo fino de Guadalupe como un proxy del crecimiento poblacional de la especie a través de series de tiempo de largo plazo. Para ello se utilizaron conteos disponibles en literatura, así como de nueva adición en este estudio. Así mismo se crearon factores de corrección para la detección de los individuos con la finalidad de hacer comparables los diferentes métodos utilizados en los conteos.

## 1.1 Antecedentes

### 1.1.1 Recuperación de las poblaciones de pinnípedos

La explotación comercial de los pinnípedos hasta el borde de la extinción comercial, generó la necesidad de crear planes de manejo bilaterales y multilaterales, así como legislaciones nacionales para la conservación de estas especies (Sellheim, 2018). En 1911 se generó el primer tratado para la administración de la cacería comercial y el comercio de pieles en las Islas Pribilof del Mar de Bering, conocido como la Convención de los Lobos Finos del Pacífico Norte. Los principales acuerdos de este tratado fueron la prohibición de la captura de organismos en la zona pelágica y se designó a los Estados Unidos como administrador de las cuotas de captura en tierra para permitir la recuperación de la población del lobo fino del Norte (Bailey, 1935). Sin embargo los primeros acuerdos que contemplan un manejo ecosistémico para la prohibición de la captura y comercio de especies protegidas surgen en los años setenta (CITES, 1975; MMPA 1972, 2019). En México, la primera normativa para identificar las especies de flora y fauna silvestres en riesgo en el país surge casi 20 años después, e incluye a todas las especies de mamíferos marinos en alguna categoría de protección (SEMARNAT, 2010).

Después del cese de la cacería, las poblaciones de pinnípedos se han recuperado gradualmente (Mclaren y Smith, 1985). El grado de recuperación ha sido distinto en las poblaciones de otáridos, los lobos finos se han recuperado de forma más rápida en comparación con los lobos marinos. Las diferencias en la abundancia y tasa de recuperación entre estos dos grupos pueden ser atribuidas a la variación en el tipo de dieta, estrategia alimentaria y cambios en la productividad regional (Costa et al., 2006). Roux (1987) describió el proceso de recuperación del lobo fino subantártico (*Arctocephalus tropicalis*) en cuatro fases:

1. **Supervivencia:** Comienza con el fin de la cacería y el establecimiento de las primeras colonias reproductivas. Se caracteriza por densidades bajas y una tasa de incremento inferior al 5%, probablemente como consecuencia de la dispersión de los individuos reproductores y una estructura social modificada por el efecto antropogénico.
2. **Establecimiento:** Las pocas colonias reproductivas comienzan a establecerse, la tasa de crecimiento es menor al 10%, pero aumenta a medida que incrementa la densidad en la colonia. Los machos establecen los territorios reproductivos cerca de la línea de costa, lo que expone a las crías al efecto del oleaje, especialmente en las primeras dos semanas de vida. A medida que la

densidad de individuos incrementa, los machos utilizan toda el área de playa disponible, incluyendo sitios apartados del agua y protegidos del oleaje, reduciendo el impacto de las tormentas en la supervivencia de las crías.

3. **Recolonización:** Las colonias originales alcanzan una densidad alta, generando una emigración de individuos inmaduros hacia zonas alejadas durante la temporada reproductiva. La tasa de crecimiento poblacional durante esta fase alcanza entre el 15-17%; la duración de esta fase depende del espacio disponible para la crianza.
4. **Maduración:** Se caracteriza por una caída en la tasa de incremento poblacional debido a factores denso-dependientes que estabilizan el tamaño y la estructura poblacional, así como la escasez de espacio para la crianza o bien la limitación de alimento disponible.

Este proceso de recuperación ha sido identificado en otras especies del género *Arctocephalus* (Shaughnessy et al., 1995) y en general en pinnípedos y otros mamíferos de vida larga (Lotze et al., 2011). El tiempo y la magnitud en la que una población puede recuperarse varía entre las distintas especies, dependiendo principalmente de la disponibilidad de alimento, factores intrínsecos (reproducción, supervivencia, etc.), depredación y otros efectos antropogénicos como la interacción con pesquerías (Kirkwood et al., 2010). Es difícil predecir el nivel en que la población de una especie se recuperará o el tamaño poblacional que alcanzará durante la recuperación, la recuperación puede ser total a su estado inicial después de la perturbación; parcial a un estado estable reducido, alterado o alternativo; o permanecer irreversiblemente en un estado dañado durante mucho tiempo (Lotze et al., 2011). De forma gráfica el final del proceso de recuperación se asemeja a la asíntota de una curva logística y está relacionada a la capacidad de carga del ecosistema (Snider y Brimlow, 2013). En la actualidad, el fracaso en la recuperación de algunas poblaciones, o bien el decline del crecimiento poblacional, son atribuidos a cambios ambientales (Gerber y Hilborn, 2001) o efectos antropogénicos, como interacción con pesquerías o modificación del hábitat terrestre y marino, el cual resulta en la pérdida o disturbio del área para crianza, descanso y alimentación de múltiples especies (Reeves, 2002).

### 1.1.2 Generalidades de la especie

El lobo fino de Guadalupe es la única especie dentro del grupo de lobos finos cuya recuperación ha sido más lenta y se encuentra lejos de alcanzar los niveles previos a la explotación. Este es la única especie del



género *Arctocephalus* que habita en el hemisferio norte (Berta y Churchill, 2012). Existe un debate aún no concluyente sobre la clasificación taxonómica de la especie, con base en la evidencia morfológica, no hay diferencias suficientes para considerar a *A. townsendi* y *A. philippii* como especies diferentes, por lo que han sido consideradas subespecies de *A. philippii*. La diferencia filogenética de los genes mitocondriales del citocromo b ( $D_a = 0.004$ ) entre *A. townsendi* y *A. philippii* sugiere su incorporación como subespecies de *A. philippii*. Sin embargo, debido al bajo número de muestra, se sugiere un mayor esfuerzo de muestro antes de definir un nuevo arreglo de la posición taxonómica (Wynen et al., 2001). Actualmente, la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) en su lista roja considera al lobo fino de Guadalupe como especie (*A. townsendi*), por lo que se mantuvo esta clasificación a lo largo de este estudio.

El lobo fino de Guadalupe presenta un marcado dimorfismo sexual. Su estrategia reproductiva es poliginia moderada en forma de lek (Belcher y Lee, 2002), en la cual los machos defienden un área (sitio de combate) mediante despliegues de territorialidad contra otros machos y copulan con las hembras que eligen estas áreas. La extensión de los sitios de combate decrece a medida que aumenta la densidad de machos en la zona y sigue una jerarquía en la que los machos dominantes se sitúan hacia el centro del lek, los machos menos dominantes se sitúan a las orillas y los no reproductivos son expulsados de la colonia durante el periodo reproductivo (Boness, 1991). La temporada de reproducción abarca los meses de junio a agosto, correspondiente al verano boreal (Gallo-Reynoso, 1994). Las hembras paren una única cría por año y la lactancia dura 9-10 meses (Gallo-Reynoso, 1994). Durante este periodo, las madres alternan el cuidado de sus crías en tierra con viajes de alimentación al mar, de 14.4 días de duración en promedio y recorriendo 444 km en promedio (Gallo-Reynoso et al., 2008). Sin embargo, previo al período de reproducción, las hembras pueden alejarse hasta ~1600 km de la colonia (Amador-Capitanachi, 2018). La proporción de individuos por categoría de edad en Isla Guadalupe durante la temporada reproductiva, se compone principalmente por hembras adultas (33%), seguido de crías (27%), machos adultos (15%), subadultos (11%) y juveniles (6%) (Hernández, 2009). Esta proporción fluctúa a lo largo del año, pues el número de machos incrementa significativamente durante la época de reproducción, al igual que el de hembras adultas (Gallo-Reynoso, 1994; García-Capitanachi, 2011).

Históricamente, la especie se distribuía desde las Islas Farallón en Estados Unidos, hasta el Archipiélago de Revillagigedo (Isla Socorro) en México (Fleischer, 1978; Gallo-Reynoso, 1994), pero registros arqueológicos han evidenciado que su distribución llegaba a latitudes mayores como las costas de Washington, Estados Unidos, donde era común (Rick et al., 2009). En la actualidad la especie mantiene una única colonia reproductiva en la costa este de Isla Guadalupe (Fleischer, 1978). Sin embargo, desde 1997 se han registrado nacimientos esporádicos en el Archipiélago de San Benito en Baja California,

México (Maravilla-Chavez y Lowry, 1999) e Isla San Miguel (Melin y DeLong, 1999) en las Islas Canal en California. Ninguna de estas colonias se han establecido como sitios reproductivos y son considerados como sitios de descanso en vía de recolonización, ya que su población está compuesta por individuos inmaduros principalmente (Aurioles-Gamboa et al., 2010; Esperon Rodriguez y Gallo Reynoso, 2012). Además, presentan una alta fluctuación en el número de nacimientos y abundancia total, asociado a variaciones ambientales como el impacto de El Niño (Elorriaga-Verplancken et al., 2016a). A partir de 2014 y posteriormente, en 2019, se han identificado dos nuevas colonias en sur del Golfo de California, en la isla El Farallón de San Ignacio (Gutiérrez-Osuna et al., 2021) e Isla Las Ánimas (Elorriaga-Verplancken et al., 2021), así como al norte en Isla San Pedro Mártir (Gálvez et al., 2022). Es posible que el uso de estos nuevos sitios no reproductivos esté asociado a una expansión del área de alimentación.

La expansión del lobo fino de Guadalupe hacia nuevos sitios de alimentación y recolonización de antiguos sitios de reproducción, evidencian el crecimiento poblacional de esta especie tras haberse declarado prácticamente extinta, la primera vez en 1897 (Townsend, 1897) y la segunda cuando pescadores locales descubrieron un grupo de 30 a 60 individuos que posteriormente fueron cazados tras una disputa por la venta de dos ejemplares (Huey, 1930), lo que llevó a la especie a un segundo cuello de botella en 1926 (Wedgforth, 1928). A partir de este suceso se realizaron expediciones a Isla Guadalupe en búsqueda de esta especie; sin embargo fue hasta 1954 que se encontró un grupo de 14 individuos, a partir de los cuales se recuperó la población (Hubbs, 1956). Estos conteos no han sido consistentes en cuanto a temporadas, cobertura espacial y método de muestreo, principalmente por las dificultades que implica el traslado hacia la isla (Seagars, 1984). La última estimación de la población es de al menos 34,000 individuos en 2013 a partir del número de crías en Isla Guadalupe (García-Aguilar et al., 2018) o ~41 000 individuos en 2017 considerando también la colonia de Isla San Benito (Hernández-Camacho y Trites, 2018). Ambas estimaciones corresponden a alrededor de una quinta parte de la población estimada (~200,000 individuos) previa a la cacería del siglo XIX (Hubbs, 1956).

Las leyes mexicanas de protección ambiental (NOM-059-SEMARNAT-2010) consideran al lobo fino de Guadalupe como una especie “en peligro de extinción” (SEMARNAT, 2010), aunque desde su incorporación en la lista en 1994 no se ha realizado ninguna evaluación para establecer su estatus de conservación actual (García-Aguilar et al., 2018). Por el contrario, recientemente la especie ha sido catalogada en un estatus de “preocupación menor” en la lista roja de la UICN (Aurioles-Gamboa, 2015). El autor reconoce que si bien la especie no cumple con ningún criterio para su incorporación en un estatus de protección mayor, existen amenazas potenciales que podrían poner en riesgo a la especie, incluido el hecho de mantener una única colonia reproductiva, la reducida variabilidad genética posterior a su

explotación (Weber et al., 2004), en menor grado en malles por interacción con pesquerías, susceptibilidad a derrames de petróleo, efectos negativos por el paso de tormentas y huracanes en la supervivencia de las crías y cambios en la disponibilidad de alimento por fenómenos como El Niño.

## **1.2 Justificación**

El lobo fino de Guadalupe es una de las especies de pinnípedos menos estudiadas. Se desconocen aspectos básicos de su historia de vida, tales como tasas de fecundidad, supervivencia y mortalidad. Recientemente ha sido clasificado como preocupación menor en la lista roja de la UICN, pero se destacan algunas amenazas que podrían afectar su recuperación. Entre estas amenazas se encuentra el mantener una única colonia reproductiva bien establecida en Isla Guadalupe pese al incremento poblacional. Debido a lo anterior es importante identificar el proceso de recuperación de la población de lobo fino de Guadalupe en esta isla, para establecer los sitios de mayor densidad y el uso de áreas dependiendo del sustrato, para identificar el espacio disponible para los sitios de crianza e intentar establecer la capacidad de carga de la isla.

Además, estudios recientes de la especie sobre aspectos alimentarios y desarrollo en neonatos sugieren un efecto negativo de las anomalías cálidas de la temperatura superficial del mar, principalmente por el efecto negativo en la disponibilidad de alimento. Sin embargo, no se sabe cómo esta variabilidad ambiental ha impactado al proceso de recuperación de la especie, en este caso medido a través de la variación en la producción de crías como proxy del crecimiento poblacional. Debido a que los censos de esta especie son escasos y esporádicos, el análisis de estos datos bajo un entorno bayesiano permitirá hacer estimaciones y reconstruir series de tiempo de largo plazo para entender este proceso de recuperación desde su etapa más temprana.

## **1.3 Hipótesis**

La colonia de lobo fino de Guadalupe en Isla Guadalupe se encuentra cerca de su capacidad de carga, debido al incremento en la densidad de individuos en los sitios de reproducción y de la temperatura superficial del mar que modula el número de nacimientos.

## 1.4 Objetivos

### 1.4.1 Objetivo general

Determinar el efecto de la temperatura superficial del mar en la producción de crías, así como determinar la ocurrencia y la variación histórica en el hábitat terrestre del lobo fino de Guadalupe.

### 1.4.2 Objetivos específicos

1. Analizar el uso del hábitat terrestre y su variación a través del tiempo.
2. Describir la temporalidad de los nacimientos y obtener factores de corrección para estimar la producción total de crías a partir de conteos únicos.
3. Caracterizar el área de forrajeo de las hembras adultas de lobo fino de Guadalupe mediante la temperatura superficial del mar.
4. Determinar el efecto de la anomalía de la temperatura superficial del mar en la producción de crías.

## 1.5 Área de estudio

Isla Guadalupe es una isla de origen volcánico (29°00' N, 118°26' W) ubicada a 240 km al sur de la ciudad de Ensenada, Baja California, México. Tiene una forma alargada con orientación norte-sur, con 35 km de longitud y entre 6.5 a 9.5 km de ancho (Gallo-Reynoso, 1994). Esta forma funciona de barrera contra la Corriente generando surgencias y remolinos que aportan aguas ricas en nutrientes hacia la superficie (Lynn y Simpson, 1987). El patrón de vientos en Isla Guadalupe es regido por el sistema de alta presión del Pacífico norte, que presenta variaciones estacionales de intensidad y posición. El 85% de los vientos proviene del noroeste y menos del 1% corresponden al noreste y sureste (Castro et al., 2005). El impacto del viento aunado al oleaje directo proveniente del océano Pacífico, convierten el lado oeste y la punta norte de Isla Guadalupe en lugares prácticamente inaccesibles, con excepción de la Caleta del Oeste donde se ubica el campo pesquero (Berdegué, 1957).

El lado este de la isla presenta un relieve casi tan abrupto con el lado occidental de la isla, pero con mayor protección del viento y oleaje proveniente del noroeste debido a la cordillera montañosa presente a lo largo de la isla. El lado este está conformado en su mayoría por acantilados de roca grande y mediana (~26.5km), seguido de plataforma baja y alta (~21 km), playas de canto rodado (~6 km), playa de grava (~2.35 km), acantilados verticales o pared (~1 km) y dos pequeñas playas arenosas (500 m) (García-Capitanachi, 2011).

Esta isla se caracteriza por una gran biodiversidad, tanto en tierra como en agua y aquí cohabitan tres de las cuatro especies de pinnípedos descritos para México: el elefante marino del Norte (*Mirounga angustirostris*), el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) y el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*).

## Capítulo 2. Variación histórica en el hábitat terrestre

---

### 2.1 Introducción

Dentro de los recursos que limitan el crecimiento poblacional de los pinnípedos está la disponibilidad del área terrestre donde realizan la reproducción y crianza (Mclaren y Smith, 1985). La distribución de los individuos dentro de la colonia depende de la estructura de edad y preferencias de hábitat. Los sitios para la reproducción y crianza suelen ubicarse en zonas protegidas al oleaje, lo que minimiza la mortalidad en crías por ahogamiento durante las primeras semanas de vida. En cambio, los individuos no reproductores suelen emigrar hacia zonas más expuestas o hacia sitios de descanso fuera de la colonia durante la época reproductiva (Goldsworthy y Shaughnessy, 1994). En el caso del lobo fino de Nueva Zelanda (*Arctocephalus forsteri*) la limitación de espacio para la crianza debido al crecimiento poblacional resulta en el uso de áreas con condiciones poco favorables debido a la exposición al oleaje (Shaughnessy y Goldsworthy, 2015).

Entre las condiciones que buscan diversas especies de otáridos, que habitan en sitios cálidos o templados, es la presencia de rocas de gran tamaño que brindan protección a la irradiación solar para prevenir el estrés por calor (González-Suárez y Gerber, 2008). Los lobos finos de Guadalupe presentan una afinidad mayor hacia áreas de acantilados rocosos, zonas protegidas de oleaje y en el caso de hembras reproductivas y sus crías, es importante la presencia de pozas de marea (Arias-del-Razo et al., 2016). En el caso particular de Isla Guadalupe, estos lobos finos solo utilizan la costa este que se encuentra protegida del viento por la cordillera que atraviesa la isla, ya que la costa oeste de la Isla se encuentra expuesta al oleaje y vientos predominantes del noroeste, generando fuertes corrientes que los pescadores locales llaman “contraste” (Castro et al., 2005), esto dificulta la salida a tierra de los individuos, principalmente en condiciones de oleaje fuerte o tormenta (Peterson et al., 1968).

El uso de sitios de reproducción en localidades remotas y de difícil acceso, que a menudo forman parte de áreas naturales protegidas, permiten un mayor incremento poblacional al minimizar la competencia por el espacio con actividades antropogénicas (Shaughnessy y Goldsworthy, 2015). En el caso de Isla Guadalupe, el área terrestre y aguas adyacentes, así como su flora y fauna, fueron decretadas como área protegida desde 1922, pero el aprovechamiento de los recursos continuó hasta 2005, cuando se decretó como Reserva de la Biósfera (Castro, Mascarenhas, et al., 2005). Las únicas actividades antropogénicas en la isla son la pesca de langosta (*Panulirus interruptus*) y abulón (*Haliotis* spp.) por parte de la Cooperativa

Pesquera Abuloneros y Langosteros de Isla Guadalupe y hasta mayo de 2022 el avistamiento turístico de tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en la zona norte de la isla (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2022). Sin embargo, en 2018 se realizó una propuesta para implementar el senderismo interpretativo en la isla como parte de las actividades turísticas (Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera de y Participación Estatal Abuloneros y Langosteros S. C. L., 2017). Si bien los cambios en la propuesta no llegaron a formalizarse, alertó a la comunidad científica que trabaja en Isla Guadalupe sobre la necesidad de conocer el uso del hábitat terrestre por parte de los pinnípedos que habitan la isla para evitar actividades humanas que pudieran perturbar su reproducción y crianza.

## 2.2 Método

Con la finalidad de identificar los cambios en el uso del área terrestre del lobo fino de Guadalupe dentro de la colonia reproductiva en Isla Guadalupe e identificar las áreas de máxima densidad, se utilizaron conteos realizados durante el periodo reproductivo y que abarcaran por completo la costa este de la isla. Debido a que la mayoría de los conteos encontrados no presentan una clasificación geográfica exacta, se decidió seguir la clasificación más comúnmente utilizada entre los conteos históricos que es la propuesta por Fleischer (1978). Ésta se basa en puntos de interés de fácil reconocimiento, dividiendo la costa este de Isla Guadalupe en 16 segmentos con diferentes longitudes (Fig. 1). Para cada sitio se calculó la longitud y área, además del tipo de sustrato presente (acantilado de roca grande, acantilado de roca mediana, canto rodado, plataforma alta, plataforma baja, pared y playa de grava) y su longitud dentro del sitio siguiendo la clasificación propuesta por García-Capitanachi et al. (2017) para la costa este de Isla Guadalupe.

### 2.2.1 Factor de corrección

Los conteos de lobo fino de Guadalupe fueron realizados desde tierra y por embarcación. Para poder hacer comparaciones entre ambas metodologías se aplicaron factores de corrección a las observaciones realizadas desde embarcación, dependiendo del tipo de sustrato en cada sitio y la estructura de edad de los individuos. Para ello se utilizó la información de García-Capitanachi et al. (2017) de la proporción de organismos no detectados desde embarcación en comparación al número de individuos contados desde tierra en prospecciones simultáneas. En este caso se aplicó un factor de corrección ponderado ( $FC$ ) para cada clase de edad en cada uno de los 16 sitios de muestreo ( $i$ ) dependiendo de la proporción de individuos no detectados ( $Pd$ ) en cada tipo de sustrato y la longitud ( $l$ ) de éste dentro del sitio:

$$FC_i = \frac{\sum Pd * l}{\sum l} \quad (1)$$

Para obtener el número de individuos estimados ( $Ce$ ), se dividió el número de individuos observados desde embarcación ( $Co$ ) entre el factor de corrección ponderado ( $FC$ ) obtenido para cada categoría de edad en los 16 sitios:

$$Ce = \frac{Co}{FC} \quad (2)$$

### 2.2.2 Tendencia de la densidad de individuos por sitio

Para determinar los cambios en la densidad de lobos finos de Guadalupe en cada sitio de la costa este de Isla Guadalupe se probaron diversos modelos de regresión Bayesiana, utilizando la aproximación anidada integrada de Laplace (INLA, por sus siglas en inglés), mediante el paquete R-INLA (Rue et al., 2009) en el software R (R Core Team, 2018). En dichos modelos se asumió que los conteos corregidos ( $Ce$ ) se encuentran en función del año, considerando los diferentes sitios como un efecto aleatorio. Se probaron diferentes familias de distribución probabilística, así como polinomios de grado ascendente. El mejor modelo se eligió con base en el menor valor del criterio de información de Watanabe-Akaike (WAIC, por sus siglas en inglés). Debido a que la división entre sitios de la costa este de Isla Guadalupe no es equidistante, se compensó el número de individuos entre el área de cada sitio, obteniendo como resultado la densidad, expresada como número de individuos por cada 100 m<sup>2</sup> (ind./100 m<sup>2</sup>).

Utilizando los coeficientes del mejor modelo, se estimó la densidad de individuos para cada sitio en una serie de tiempo de 1967 a 2013.

### 2.2.3 Abundancia proporcional.

La abundancia proporcional ( $A$ ) se estimó como el número de individuos registrados ( $Ce$ ) en cada uno de los 16 sitios ( $i$ ) en proporción al total de individuos detectados ( $T$ ) en toda la costa este de Isla Guadalupe para cada año ( $j$ )

$$A_{i,j} = \frac{Ce_{i,j}}{T_j} \quad (3)$$



Para determinar los cambios de la abundancia proporcional de individuos por sitio con respecto al total, se utilizó el paquete INLA-R del software R para probar diferentes modelos de regresión Bayesiana. Se probaron polinomios de grados ascendentes y diversas familias de distribución probabilística, utilizando el año como variable predictor del número de individuos por sitio con respecto al total. El mejor modelo se seleccionó con base al menor valor de WAIC.

Una vez elegido el mejor modelo se realizó una estimación de la importancia de cada sitio entre el total de individuos por año dentro de una serie de tiempo de 1967 a 2013.

## **2.3 Resultados**

### **2.3.1 Factor de corrección**

Con base en la proporción de individuos no detectados desde embarcación propuestas por Capitanachi et al. (2017) se obtuvieron los factores de corrección ponderados para cada sitio y categoría de edad en Isla Guadalupe.

Para la categoría de crías la proporción de individuos detectados varió entre 0.52 a 0.69, siendo el sitio 10 en el que se observa una menor proporción de individuos (0.52) y el sitio 10 en el que se observó la mayor proporción de individuos (Tabla 1).

Para la categoría de hembras las proporciones de detección ponderadas variaron entre 0.65 y 0.89, los sitios 8, 9 y 10 corresponden a los sitios con menor proporción de individuos detectados, mientras que el sitio 13 es donde mayor proporción de hembras son detectadas.

Para los machos la mínima proporción de individuos detectados fue de 0.80 en los sitios 9 y 15, mientras que la máxima proporción (1) se observó en el sitio 4. Para las categorías juvenil y sub adulto no se calcularon factores de corrección.

**Tabla 1.** Factor de corrección ponderado (proporción de individuos observados) por categoría de edad para cada sitio de la costa este de Isla Guadalupe según la clasificación de Fleischer (1978).

Sitio	Machos	Hembras	Crías
1	0.92	0.79	0.61
2	0.94	0.82	0.66
3	0.96	0.72	0.56
4	1	0.85	0.68
5	0.93	0.8	0.65
6	0.87	0.68	0.55
7	0.89	0.71	0.60
8	0.82	0.65	0.53
9	0.8	0.65	0.53
10	0.81	0.65	0.52
11	0.94	0.68	0.55
12	0.84	0.65	0.54
13	0.94	0.89	0.69
14	0.83	0.66	0.53
15	0.8	0.66	0.54
16	0.81	0.66	0.54

### 2.3.2 Conteos históricos

Se identificaron siete conteos de lobo fino de Guadalupe que fueron realizados siguiendo la clasificación de la isla en 16 sitios, de acuerdo a lo propuesto por Fleischer (1978). Los cuales abarcan un periodo de tiempo de 1967 a 2013 y fueron realizados durante la época reproductiva cubriendo por completo la costa este (Tabla 2). Tres de los siete conteos (1991, 1992 y 1993) fueron realizados desde una embarcación pero incluyen su propio factor de corrección con base en la diferencia de detección de individuos desde tierra. Para los conteos de 1977 y 2013 fue necesario aplicar factores de corrección ponderados para cada sitio y categoría de edad. El conteo de 1977 pasó de 1073 individuos observados a 1079 individuos estimados mediante los factores de corrección, mientras que la estimación de individuos para 2013 fue de 18,328 (Tabla 2).

**Tabla 2.** Conteos de lobo fino de Guadalupe clasificados según la división por sitios de la costa este de Isla Guadalupe propuesta por Fleischer y estimación de individuos a partir de factores de corrección ponderados.

Año	Fecha	Autor	Método	Individuos observados	Individuos estimados
1967	2-4 de Mayo	Peterson, 1968	Tierra	190	190
1977	26 Junio–7 Julio	Fleischer, 1978	Embarcación /tierra	1073	1079
1988	14-25 Julio	Torres-García, 1991	Tierra	3269	3269
1991	7-9 de Julio	Gallo-Reynoso, 1994	Embarcación*	-	5424
1992	11 de Julio	Gallo-Reynoso, 1994	Embarcación*	-	5752
1993	17-27 de Julio	Gallo-Reynoso, 1994	Embarcación*	-	6121
2013	21-23 de Agosto	Sosa-Nishizaki pers. com., 2013 (en García-Aguilar <i>et al.</i> , 2018)	Embarcación	12679	18328

\* Incluyen factor de corrección

### 2.3.3 Tendencia de la densidad de individuos por sitio.

Para determinar el cambio en la densidad de individuos por sitio en el periodo de 1967 a 2013 se asumió que los conteos de individuos por sitio provienen de una verosimilitud en función del año y que ésta sigue una función lineal o de segundo grado; se probó el sitio como efecto fijo y aleatorio. Además, se probaron las familias de distribución Poisson, Poisson inflado por ceros, negativa binomial y negativa binomial inflada por ceros. Para cada combinación de polinomio y familia de distribución de compensó con el área de cada sitio. Con base en el menor valor de WAIC (1381.997) se eligió la combinación de un polinomio de segundo grado con los sitios como efecto aleatorio y una distribución negativa binomial inflada por ceros como el mejor modelo (Tabla 3).

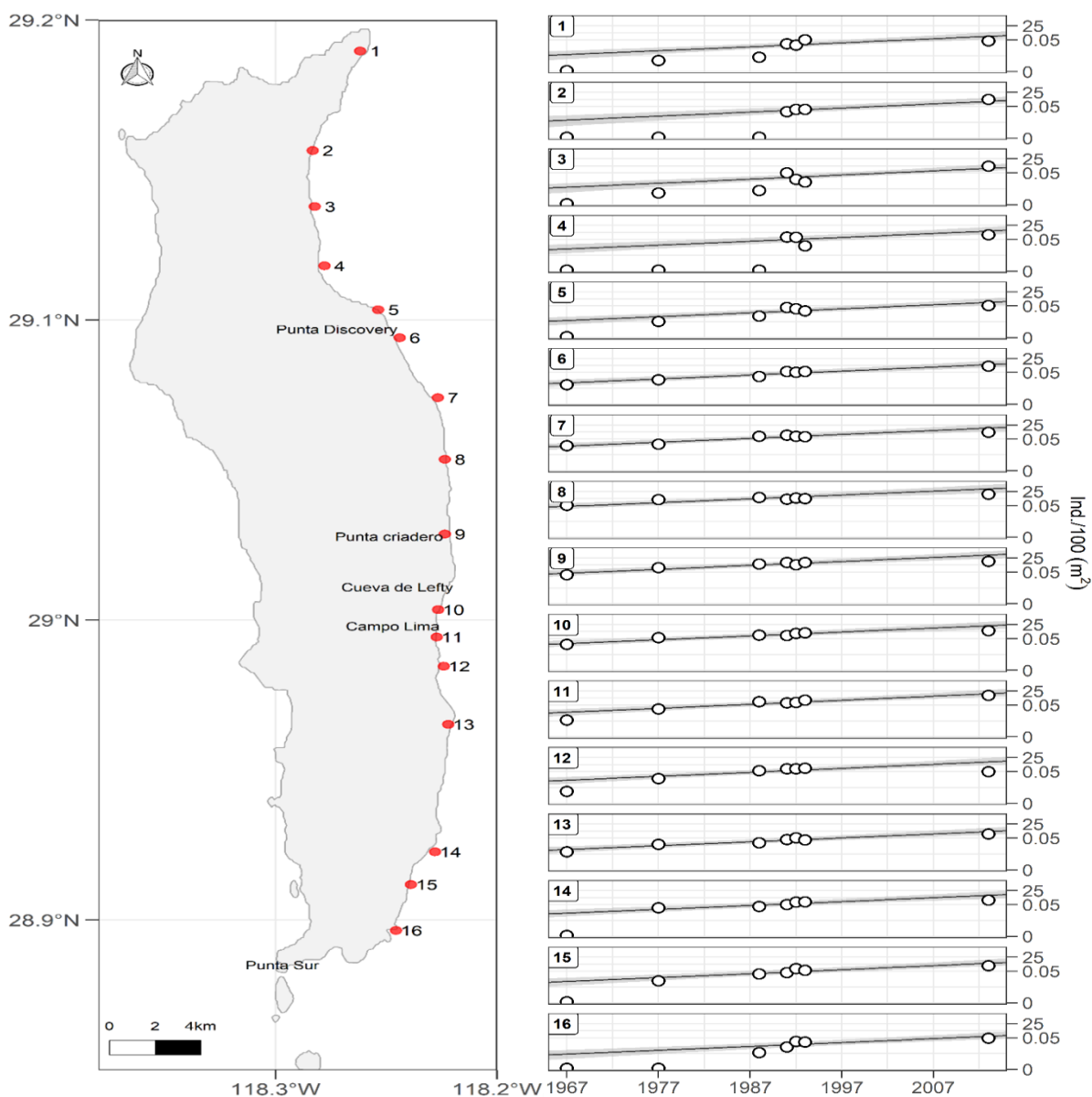
Utilizando los coeficientes del mejor modelo, se estimó la densidad de individuos en cada uno de los 16 sitios por año, desde 1967 a 2013. Los valores se reportan como la media y sus intervalos de credibilidad al 97.5% (Fig. 1). La máxima densidad observada fue de 11.95 ind./100m<sup>2</sup> en el sitio 8 durante 2013, seguido por el sitio 9 durante el mismo año (9.74 ind./100m<sup>2</sup>). La densidad de individuos presentó una tendencia positiva para todos los sitios durante el periodo 1967-2013 (Fig. 1). Para 2013 el sitio 9 presentó la densidad más alta (56.83 ind./100m<sup>2</sup>, intervalo: 20.68-166), mientras que la menor densidad estimada corresponde al sitio 16 (0.76 ind./100m<sup>2</sup>, intervalo: 0.33-2.24).

**Tabla 3.** Modelos probados para determinar la tendencia de la densidad de individuos por sitio con base en el criterio de información de Watanabe-Akaike (WAIC). El menor valor de WAIC es considerado el mejor modelo.

Modelo	Familia de distribución	WAIC	Parámetros efectivos WAIC	$\Delta$ WAIC
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1381.997	19.662	0
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1385.252	17.141	3.255
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg.	1387.925	17.668	5.928
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Binomial neg.	1391.795	14.259	9.798
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg.	1399.952	34.389	17.955
Conteo $\sim \alpha 0 + \alpha 1 * \text{año}$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1470.664	2.838	88.667
Conteo $\sim \alpha 0 + \alpha 1 * \text{año}$	Binomial neg.	1470.742	2.23	88.745
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1483.851	16.671	101.854
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Binomial neg.	1491.776	14.036	109.779
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson (inflada por 0)	6863.844	1143.178	5481.847
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson	7475.663	1191.079	6093.666
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson (inflada por 0)	9366.08	1541.391	7984.083
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson (inflada por 0)	9366.093	1541.631	7984.096
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson (inflada por 0)	9440.008	1552.302	8058.011
Conteo $\sim \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson	10688.068	1663.176	9306.071
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson	10688.084	1663.417	9306.087
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson	10785.951	1676.337	9403.954
Conteo $\sim 0 + \alpha 0_{\text{sitio}} + \alpha 1_{\text{sitio}} * \text{año} + \alpha 2_{\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg. (Inflada por 0)	25352.646	12015.299	23970.649
Conteo $\sim \alpha 0 + \alpha 1 * \text{año}$	Poisson (inflada por 0)	43812.079	1816.914	42430.082
Conteo $\sim \alpha 0 + \alpha 1 * \text{año}$	Poisson	46728.531	1798.168	45346.534

### 2.3.4 Abundancia proporcional

Para determinar la tendencia de la abundancia proporcional por sitio, se probaron diversos polinomios de grados ascendentes y familias de distribución Normal, Poisson, Poisson inflada por ceros, negativa binomial y negativa binomial inflada por ceros. Se eligió un polinomio cuadrado con la división por sitios como efectos aleatorios y el intercepto fijado en cero en función de una distribución binomial negativa inflada por ceros como mejor modelo con base en el menor valor del WAIC (Tabla 4).

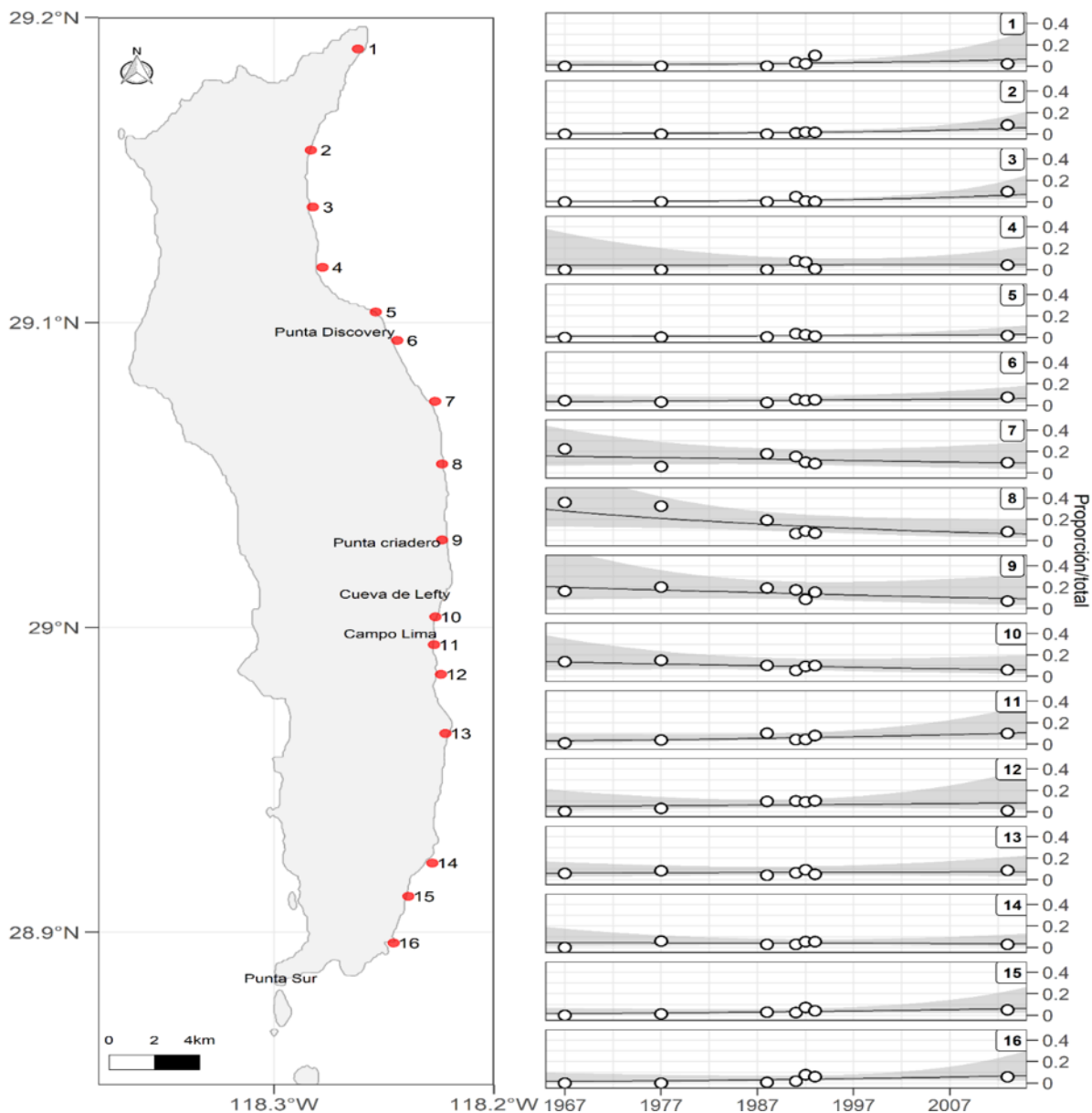


**Figura 1.** Modelo de la estimación de densidad de lobos finos de Guadalupe por sitio de la costa este de Isla Guadalupe. Referencia de la clasificación por sitios según Fleischer (1978) y algunos puntos de interés de la isla (izq.). Tendencia de la densidad de lobos finos de Guadalupe por sitio durante el periodo 1967-2013, los círculos representan los conteos corregidos, la línea continua representa la mediana de las predicciones y las áreas sombreadas corresponden al intervalo de credibilidad al 95% (der.)

**Tabla 4.** Modelos probados para determinar la tendencia de la abundancia proporcional de individuos por sitio con base en el criterio de información de Watanabe-Akaike (WAIC). El menor valor de WAIC es considerado el mejor modelo.

Modelo	Familia de distribución	WAIC	Parámetros efectivos WAIC	$\Delta$ WAIC
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1338.632	26.28	0
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1338.636	27.037	0.004
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg.	1348.455	26.881	9.823
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Binomial neg.	1348.865	25.678	10.233
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Binomial neg. (Inflada por 0)	1362.088	16.816	23.456
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Neg. Binomial	1376.209	14.202	37.577
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Neg. Binomial	1377.586	14.04	38.954
$\text{Conteo} \sim \alpha_0 + \alpha_1 * \text{año}$	Neg. Binomial (Inflada por 0)	1390.652	4.462	52.02
$\text{Conteo} \sim \alpha_0 + \alpha_1 * \text{año}$	Neg. Binomial	1399.501	3.374	60.869
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Normal	1679.014	14.522	340.382
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Normal	1688.78	8.645	350.148
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Normal	1698.738	15.113	360.106
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Normal	1701.47	17.352	362.838
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson (inflada por 0)	6752.642	1088.578	5414.01
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson (inflada por 0)	6753.181	1089.345	5414.549
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson (inflada por 0)	6761.511	1090.353	5422.879
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson (inflada por 0)	6762.126	1090.81	5423.494
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson	7361.838	1137.463	6023.206
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año} + \alpha_{2\text{sitio}} * \text{año}^2$	Poisson	7361.908	1136.487	6023.276
$\text{Conteo} \sim 0 + \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson	7369.255	1137.976	6030.623
$\text{Conteo} \sim \alpha_{0\text{sitio}} + \alpha_{1\text{sitio}} * \text{año}$	Poisson	7370.191	1138.658	6031.559
$\text{Conteo} \sim \alpha_0 + \alpha_1 * \text{año}$	Poisson (inflada por 0)	17591.105	402.918	16252.473
$\text{Conteo} \sim \alpha_0 + \alpha_1 * \text{año}$	Poisson	18966.574	401.495	17627.942

La mayor abundancia proporcional por sitio se observó en el sitio 8 en 1967 con el 36% de los individuos concentrados en ese sitio (Fig. 2). Utilizando los coeficientes del mejor modelo, se estimó la abundancia proporcional para cada sitio para el período 1967-2013. Los sitios 7, 8, 9, 10 y 14 mostraron una tendencia negativa en la abundancia proporcional por sitio, mientras que los sitios restantes mostraron un incremento en la abundancia proporcional a lo largo del periodo de estudio (Fig. 2). Para 2013 la mayor concentración de individuos se estimó en el sitio 11 con el 10.2% (intervalo: 4.1-32.6%) del total de individuos presentes es ese sitio.



**Figura 2.** Modelo de la abundancia proporcional de lobos finos de Guadalupe por sitio de la costa este de Isla Guadalupe. Referencia de la clasificación por sitios según Fleischer (1978) y algunos puntos de interés de la isla (izq.). Tendencia de la proporción de lobos finos de Guadalupe por sitio durante el periodo 1967-2013, los círculos representan los conteos corregidos, la línea sólida representa la mediana de las predicciones y las áreas sombreadas corresponden al intervalo de credibilidad al 95% (der.)

## 2.4 Discusión

La densidad de lobos finos de Guadalupe mostró un incremento a lo largo del periodo 1967 a 2013 en todos los sitios en los que se dividió la costa este de Isla Guadalupe. Aunque el mejor modelo para predecir la densidad por sitios fue un polinomio cuadrado, ningún sitio parece haber alcanzado la asíntota, lo cual podría estar relacionado con una fase de crecimiento de la colonia hasta 2013.

En cuanto al cálculo del factor de corrección ponderado para cada sitio, es probable que se sobreestime el número de individuos por sitio, ya que al no contar con mayor información geográfica del conteo se asume que la distribución de individuos es equitativa en cada tipo de sustrato. Asimismo, la probabilidad de detección en los conteos puntuales puede disminuir a medida que aumenta la densidad de organismos (Farnsworth et al., 2002). En este caso, el factor de detección ponderado se basó en prospecciones simultáneas a pie y por embarcación durante 2009 (García-Capitanachi et al., 2017), por lo que es probable que la corrección del conteo de 2013 haya sido subestimada. Sin embargo, esta corrección reduce el sesgo de las detecciones desde embarcación y permitió hacer comparable el conteo de 2013 con el resto de conteos realizados desde tierra.

Los resultados del modelo muestran que la densidad de organismos por sitio ha incrementado en todos los sitios, y no parece haber alcanzado un máximo de densidad o asíntota en ningún sitio hasta 2013. Esto podría asociarse a que la colonia se encuentra aún en una fase de recuperación de acuerdo a las definiciones de Roux (1987) y no parece haber alcanzado una asíntota o límite de capacidad de carga, como se había planteado en nuestra hipótesis. La recuperación de la población puede tardar varias décadas; por ejemplo, en el caso del lobo fino subantártico (*Arctocephalus tropicalis*) la fase de crecimiento de la colonia alcanzó su asíntota hasta 40 años después de la recolonización de la Isla Marion (Hofmeyr et al., 1997). La máxima densidad de individuos se registró en el sitio 8 (11.95 ind./100m<sup>2</sup>), el cual está compuesto principalmente por acantilado de rocas grandes y plataforma baja. Ambos sustratos han sido clasificados de importancia para la reproducción de los lobos finos de Guadalupe, y además se ha reportado ahí la presencia de pozas de marea (Arias-del-Razo et al., 2016). Por el contrario, la menor densidad (0.075 ind./100 m<sup>2</sup>) se registró en el sitio 16, correspondiente al área de Punta Sur. Esta baja densidad puede atribuirse a la geografía del lugar, ya que es el punto de mayor área debido a la lengüeta que se encuentra en este sitio. Aunque ofrece un área protegida del oleaje y con múltiples pozas de marea (Fleischer, 1978), es uno de los puntos más alejados del primer asentamiento de lobos finos en Isla Guadalupe, y por su conducta gregaria tienden a ocupar primero las áreas más próximas a otros individuos (Stirling, 1975). Desde 2006, Punta Sur se ha convertido en un nuevo sitio de importancia para la



reproducción del lobo fino de Guadalupe (Hernández-Montoya, 2009). En años recientes, alrededor del 20% de la producción anual de crías ocurre en esta área (Norris y Elorriaga-Verplancken, 2019). Es probable que la baja importancia de la proporción de individuos en este sitio con respecto al total se deba a una subestimación del número de individuos en 2013, ya que durante este conteo el área de Punta Sur se contó desde embarcación y, debido al ancho y altura de la lengüeta, no es posible ver una gran cantidad de organismos. Por lo tanto, se recomienda que los conteos en esta área se realicen desde tierra (García-Capitanachi et al., 2017; Norris y Elorriaga-Verplancken, 2019).

El modelo de la tendencia en la proporción de individuos por sitio con respecto al total mostró que las áreas con mayor densidad de individuos presentan una tendencia negativa en abundancia proporcional (Fig. 2). Esto puede deberse a que, ante la falta de barreras geográficas, los individuos pueden agruparse en nuevos puntos dentro de la isla, principalmente los jóvenes y subadultos que son desplazados de los sitios reproductivos hacia otras zonas con condiciones menos favorables, o bien expulsados hacia colonias cercanas durante la temporada reproductiva (Goldsworthy y Shaughnessy, 1994). La falta de información sobre la estructura de edad en los conteos dificulta el entendimiento del proceso de recolonización, ya que por un lado el incremento constante en la densidad puede atribuirse al nacimiento de crías, mientras que los individuos no reproductores son desplazados hacia otras colonias. Desde 1997 se ha registrado la formación de nuevas colonias de descanso de lobo fino de Guadalupe en sitios como el Archipiélago de San Benito, México (Maravilla-Chavez y Lowry, 1999) y observaciones ocasionales en las Islas Canal en Estados Unidos (Hanni et al., 1997). La formación de estos sitios de descanso coincide con el fenómeno de El Niño 1997. El incremento de temperatura y baja disponibilidad de alimento se ha asociado a la colonización de nuevos espacios en otros grupos de pinnípedos como los fócidos, en especial la foca de puerto (*Phoca vitulina*) en Noruega (Lavigne y Schmitz, 1990).

Finalmente, lo esporádico de los conteos y la falta de una clasificación geográfica adecuada basada en verdaderas barreras geográficas (Bradshaw et al., 2000) dificultan entender los efectos de la denso-dependencia en la recuperación de Isla Guadalupe. Además, los intervalos de tiempo entre conteos mayores a cinco años pueden generar una falsa interpretación del estado actual de la población. Debido a lo anterior se sugiere que los conteos de crías son un método más efectivo para entender los efectos denso-dependientes y determinar el verdadero estatus del crecimiento poblacional (Guinet et al., 1994).

## Capítulo 3. Efecto de la temperatura superficial del mar en la producción de crías

---

### 3.1 Introducción

El Gran Ecosistema Marino de la Corriente de California es un sistema altamente productivo; esta región presenta alta variabilidad anual y decadal de las condiciones hidrográficas que responden a procesos locales como cambio en la advección de los vientos, pero es fuertemente influenciada por otros procesos de mayor escala como la Oscilación del Giro del Pacífico Norte, la Oscilación Decadal del Pacífico y El Niño Oscilación del Sur (Fiedler y Mantua, 2017). Durante condiciones cálidas, aumenta la estratificación de la columna de agua, limitando la cantidad de nutrientes que llega a superficie y por tanto generando surgencias menos eficientes (Xiu et al., 2018). Estas variaciones ambientales influyen directamente en la productividad biológica, alterando la abundancia y composición de los principales grupos de productores primarios. Las presas de forrajeo son buenos indicadores de estos cambios ambientales; ante condiciones ambientales contrastantes su abundancia y distribución se modifican (Bograd et al., 2015; Litz et al., 2010). Consecuentemente, otras especies de nivel trófico superior también son afectadas; estos organismos, a menudo más visibles, son buenos indicadores de los cambios en el ecosistema, pues cambios anuales en sus parámetros poblacionales, como natalidad, mortalidad y crecimiento, están relacionados con estos cambios oceanográficos (Ainley y Hyrenbach, 2010; Forcada y Hoffman, 2014; Melin et al., 2012).

Como respuesta al incremento de temperatura se ha observado que el rango de expansión de algunas especies se ha extendido hacia los polos, siguiendo las zonas de mayor productividad primaria (Koslow y Allen, 2011; Zeidberg et al., 2012). En cambio, ante la somerización de la capa mínima de oxígeno, especies con distribución mesopelágica se han desplazado hacia la superficie, lo que los vuelve más vulnerables ante los depredadores (Bazzino et al., 2010; Howard et al., 2020). Sin embargo, esta expansión en la distribución de las presas de forrajeo abre la oportunidad de colonizar nuevas áreas a especies con tolerancia térmica y adaptadas a bajas condiciones de oxígeno como el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) (Gilly et al., 2013; Hoving et al., 2013). Su rango de expansión se ha asociado no solo a la somerización de la capa mínima de oxígeno, sino también a la reducción de posibles depredadores como mamíferos marinos, atunes y otros depredadores pelágicos de gran tamaño (Keyl et al., 2008). Sin embargo, esta especie se ha posicionado como presa principal en especies de distribución oceánica como el lobo fino de Guadalupe (Amador-Capitanachi et al., 2020).

El lobo fino de Guadalupe es una especie residente del Sistema de la Corriente de California. Fue cazado intensivamente por la industria peletera a finales del siglo XVIII y principios del siglo XIX, llevando a la especie prácticamente a su extinción (Hubbs, 1956). Hasta antes de la explotación era considerado el pinnípedo de mayor abundancia en las islas del sur de California, con amplia distribución desde la costa de Washington hasta el archipiélago de Revillagigedo. Sin embargo, no hay un registro claro del número de individuos antes de la cacería, pero se estima de entre 30,000 (Hamilton, 1951) a 100,000 individuos (Hubbs, 1979). Durante 30 años se creyó extinta la especie, y fue hasta 1926 cuando pescadores locales descubrieron un grupo de 30 a 60 individuos. Posteriormente, fueron cazados tras una disputa por la venta de dos ejemplares, llevando a la especie a un segundo cuello de botella (Hubbs, 1956). A partir de este suceso se realizaron expediciones a Isla Guadalupe en búsqueda de esta especie, pero hasta 1954 se encontró un grupo de 14 individuos, a partir de los cuales se cree se recuperó la población. Pese a los dos cuellos de botella que sufrió la especie, se considera que la especie mantiene adecuada variabilidad genética (Bernardi et al., 1998; Weber et al., 2004).

La especie mantiene una única colonia reproductiva en Isla Guadalupe, aunque desde 1997 se han registrado nacimientos de lobo fino de Guadalupe en Islas San Benito (Maravilla-Chavez y Lowry, 1999). El número de crías en esta colonia varía notablemente año tras año y representa menos del 1% de la colonia en San Benito (Aurioles-Gamboa et al., 2010). Por lo tanto, esta colonia sigue siendo considerada solo de descanso y los nacimientos de crías se asocian a una respuesta denso-dependiente de Isla Guadalupe (Hernández-Camacho y Trites, 2018).

El lobo fino de Guadalupe es una especie polígama; los machos establecen territorios que son ocupados por las hembras durante el período reproductivo (junio-agosto). El período de gestación dura entre 11 y 12 meses, incluyendo el período de implantación retardada, estrategia que utilizan para sincronizar el parto en la colonia con condiciones ambientales que favorezca la disponibilidad de presas (Peterson et al., 1968; Gallo-Reynoso, 1994). Dan a luz una única cría por año, y el período de lactancia dura 9 meses, durante el cual alternan la lactancia con los viajes de alimentación (Gallo-Reynoso et al., 2008b). La condición corporal de las crías y el éxito de supervivencia durante el desarrollo temprano, dependen de la condición de la hembra y su capacidad de encontrar alimento suficiente para cubrir la demanda energética que implica el amamantar (Habran et al., 2010; Gálvez et al., 2020).

Los viajes de alimentación de las hembras de lobo fino de Guadalupe es uno de los de mayor duración ( $\sim 14.4 \pm 8.3$  días) y de mayor distancia ( $\sim 444 \pm 151$  km) (Gallo-Reynoso et al., 2008). Esta duración sugiere que tienen que viajar grandes distancias para encontrar un suministro relativamente rico en alimento

(Boyd, 1998). Los movimientos realizados durante los viajes de alimentación son principalmente hacia mar abierto y alrededor de Isla Guadalupe, aunque cada hembra mostró diferentes patrones de movimiento en función de su experiencia. (Amador-Capitanachi, 2018), mostró que estos movimientos pueden extenderse hasta ~1600 km hacia el norte de Isla Guadalupe antes del inicio de la temporada reproductiva.

Estas diferencias en zonas de alimentación coinciden con lo observado a través de isótopos estables de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , donde se observó que las hembras presentan hábitos alimentarios oceánicos con diversificación de dietas entre sí, así como expansión del nicho trófico en función de las condiciones ambientales (Juárez-Ruiz et al., 2018; Amador-Capitanachi et al., 2020). Igualmente, machos adultos y subadultos muestran diversificación de dietas, con un grupo alimentándose principalmente en la zona oceánica y un segundo grupo con alimentación costera en la zona del Golfo de Ulloa en México (Aurioles-Gamboa y Szteren, 2019).

La dieta de las hembras es principalmente teutófaga, con menos del 15% de la dieta compuesta por peces (Juárez-Ruiz et al., 2018). Sin embargo la presa principal presenta variaciones en función de las condiciones oceanográficas, con una mayor inclusión de presas pelágicas en respuesta a incrementos extremos de temperatura (Amador-Capitanachi et al., 2020). Estas anomalías cálidas disminuyen la condición corporal de las hembras, reduciendo la producción de crías (Elorriaga-Verplancken et al., 2016b; Laake et al., 2018), la condición corporal de éstas (Gálvez et al., 2020; Mcclatchie et al., 2016) y su supervivencia (Melin et al., 2012). Poco se sabe sobre su efecto en la producción de crías y subsecuente crecimiento poblacional del lobo fino de Guadalupe. El monitoreo del crecimiento de la población ha sido escaso y esporádico, con periodos con eventos climáticos importantes, como El Niño 1997 (Lavaniegos et al., 2003), sobre los que no hay información. La estimación más reciente de la población es de entre 34,000 y 44,000 individuos en 2013, con una tasa de incremento media anual de 5.9% entre el periodo 1984 a 2013 (García-Aguilar et al., 2018).

### **3.2 Objetivos**

Determinar el efecto de las condiciones oceanográficas, expresadas como la variación interanual de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) sobre la producción de crías del lobo fino de Guadalupe en Isla Guadalupe.

### 3.3 Metodología

Se recopilaron conteos publicados (1991-2010) y no publicados (2013-2019) de crías de lobo fino de Guadalupe durante el periodo reproductivo (junio-agosto, Peterson et al., 1968) en Isla Guadalupe (Tabla 5), que es la temporada en que las crías aún no han desarrollado lo suficiente sus habilidades de nado para dejar la isla (Fleischer, 1978).

Actualmente, los sitios de reproducción y crianza del lobo fino de Guadalupe se ubican en Punta Sur y a lo largo de la costa este (Fig. 3b). Todos los conteos fueron realizados desde una embarcación menor, con al menos dos observadores, uno contando y clasificándolos y el otro registrando los conteos, a una distancia mínima de 10 m de la costa, con una velocidad de 2-3 nudos. Los conteos de 1991 a 1993 se realizaron por completo en embarcación, mientras que los de 2006 a 2019 se realizaron a pie en Punta Sur y desde embarcación en el resto de la costa.

Dependiendo del tipo de sustrato, los conteos de crías pueden subestimarse debido a que suelen esconderse entre rocas o se pasan por alto debido a su color oscuro, sobre todo en sitios de plataforma y acantilados rocosos (García-Capitanachi et al. 2017). Por lo tanto, es necesario corregir los conteos agregando la proporción de crías que no son detectadas desde la embarcación. Con base en conteos simultáneos desde embarcación y en tierra a lo largo de la costa este de la isla Guadalupe (García-Capitanachi et al. 2017), se estimó un factor de corrección global, independientemente del tipo de sustrato, como una proporción ( $g$ ). Asumiendo que las crías detectadas a partir de conteos en embarcación ( $X$ ) provienen de una distribución binomial en función del total detectado desde tierra ( $F$ ):

$$\begin{aligned} X &\sim \text{Binomial}(g, F) \\ CC_i &= C_i * (1 + g) \end{aligned} \quad (4)$$

donde  $C$  es el número de crías registradas durante el conteo en barco en el año  $i$ , y  $CC$  es el número estimado de crías presentes en el momento del conteo. Corregimos todos los conteos basados en embarcación, excepto los de 1991 a 1993, que ya incluían su propio factor de corrección (Gallo-Reynoso, 1994). Al conteo de 1992 se le agregaron 303 crías correspondientes al número estimado de crías muertas debido al paso del huracán Darby por Isla Guadalupe a principios de julio, de 5 a 8 días antes de que se realizara el conteo de ese año (Gallo-Reynoso 1994). Una vez corregidos los conteos en embarcación del período 2006 a 2019, se agregaron los conteos realizados desde tierra en Punta Sur.

**Tabla 5.** Conteos de crías de lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) en embarcación (costa este) y desde tierra (Punta Sur) en la isla Guadalupe, Baja California, y producción de crías estimadas para las temporadas reproductivas 1991-2019.

Año	Fecha inicial	Fecha final	Cuento costa este	Cuento	Producción de crías estimada	Referencia
				Punta Sur		
1991	Jul. 7	Jul. 9	1197*	NA	1363 ( $\pm 38$ )	Gallo-Reynoso, 1994
1992	Jul. 11	Jul. 11	1197**	NA	1308 ( $\pm 31$ )	Gallo-Reynoso, 1994
1993	Jul.17	Jul. 27	1852*	NA	1913 ( $\pm 26$ )	Gallo-Reynoso, 1994
2006	Ago. 16	Ago. 18	1587	372	2832 ( $\pm 13$ )	(Hernández-Montoya, 2009)
2010	Jul. 17	Jul. 26	2499	667	4696 ( $\pm 70$ )	García-Capitanachi, 2017
2013	Jul. 11	Jul. 14	4561	1116	8848 ( $\pm 205$ )	Hernández y Milanés / GECI <sup>a</sup>
2014	Jul. 7	Jul. 9	2692	1293	6209 ( $\pm 177$ )	Hernández y Milanés / GECI <sup>a</sup>
2015	Jul. 21	Jul. 23	4631	1026	8454 ( $\pm 119$ )	Hernández y Milanés / GECI <sup>a</sup>
2016	Jul. 6	Jul. 9	5400	917	10424 ( $\pm 287$ )	Hernández y Milanés / GECI <sup>a</sup>
2017	Ago. 3	Ago. 6	5721	1716	10650 ( $\pm 71$ )	Hernández y Milanés / GECI <sup>a</sup>
2018	Jul. 26	Jul. 30	6709	1983	12573 ( $\pm 123$ )	Hernández y Milanés / GECI <sup>a</sup>
2019	Ago. 8	Ago. 13	8291	2527	15408 ( $\pm 79$ )	CICIMAR-TMMC <sup>b</sup>

\* Conteos que incluyen su propio factor de corrección.

\*\*Conteos con factor de corrección propio más la estimación de crías muertas

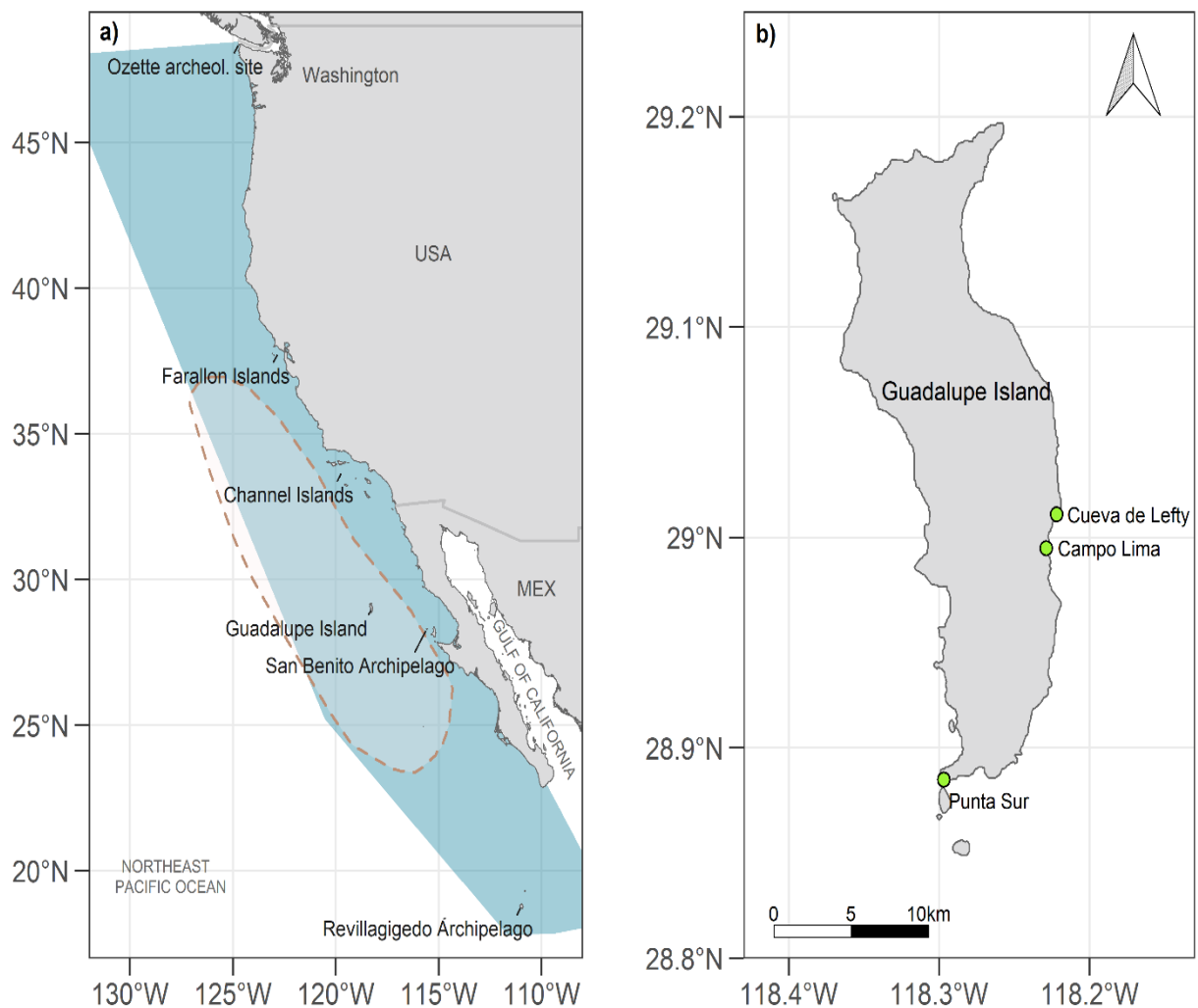
a Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C (GECI) / Material no publicado.

b Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), en colaboración con The Marine Mammal Center

Los conteos de crías difieren en la fecha en que fueron realizados, algunos corresponden al principio de la temporada reproductiva (principios de junio), cuando no todas las hembras habían parido, lo que podría generar una subestimación del total de crías nacidas en ese año. Utilizando los conteos realizados por

Torres (1991) en el área delimitada entre “Campo Lima”(29° 0’00”N) y la “Cueva de Lefty” (29°0’42” N), durante el periodo reproductivo de 1987 y 1988, se estimó que el conteo semanal de crías ( $n$ ) proviene de una verosimilitud Normal, cuya media se ajustó a una curva sigmoideal de Gompertz en función del año ( $d$ ) con una asíntota ( $A$ ) y efectos aleatorios de cada periodo reproductivo ( $j$ ):

$$\begin{aligned} n_i &\sim N(\mu_{n_i}, \sigma_{n_i}^2) \\ \mu_{n_i} &= A_i * \exp^{-\alpha_0 * \exp(\alpha_{1,j} * d_i)} \\ A_i &\sim N(\mu_A, \sigma_A^2) \\ \alpha_{1,j} &\sim N(\mu_{\alpha_1}, \sigma_{\alpha_1}^2) \end{aligned} \quad (5)$$



**Figura 3.** Zona de alimentación y hábitat terrestre de los lobos finos de Guadalupe. (a) Delimitación del área de alimentación de las hembras adultas (representada por la línea discontinua y el área sombreada en rosa), y la distribución histórica de las especies propuesta por Gallo-Reynoso (1994; área sombreada en azul). (b) Isla Guadalupe; los puntos verdes indican el área recorrida a pie (Punta Sur), así como las dos áreas de estudio utilizadas para analizar la temporalidad de los nacimientos por Torres-García (1991).

Con base en las distribuciones posteriores del hiperparámetro  $\alpha$ , se estimó el número de crías nacidas en cada día del periodo reproductivo ( $B$ ) para obtener finalmente la producción total de crías ( $P$ ) para cada año ( $i$ ):

$$P_i = CC_i * \left[ \left| \left( \frac{B}{\mu A} \right) - 1 \right| + 1 \right] \quad (6)$$

Con la finalidad de transmitir la incertidumbre en las estimaciones de la producción de crías hacia el siguiente modelo de la tendencia en la producción de crías, se redefinió a la producción de crías como una variable en función de los años, con una verosimilitud Normal con medias conocidas provenientes de la ecuación anterior ( $\mu P$ ). Para probar si la producción de crías ha llegado a su máximo en los últimos años, se usó un polinomio de segundo grado con un enlace logarítmico que se encuentra en función de los años ( $y$ ), más un término de error ( $\varepsilon$ ):

$$P_{(i)} \square N(\mu_{P_i}, \sigma_{P_i}^2) \quad (7)$$

$$\log(P_{(i)}) = \beta_0 + \beta_1 * y_i + \beta_2 * y_i^2 + \varepsilon_i$$

Posteriormente se estimó la producción esperada ( $eP$ ) de crías para cada año ( $i$ ) dentro de una serie de tiempo de 1990 a 2019:

$$eP_i = \exp(\beta_0 + \beta_1 * y_i + \beta_2 * y_i^2) \quad (8)$$

Posteriormente, se estimó la tasa de crecimiento anual en porcentaje ( $r$ ) para toda la serie de tiempo con base en la siguiente ecuación (Vandermeer, 2010):

$$r = \left( \frac{eP_t}{eP_1} \right)^{\frac{1}{t}} - 1 \quad (9)$$

donde  $eP_t$  corresponde a la producción de esperada en el último año y  $eP_1$  en el primer año.



### 3.3.1 Temperatura superficial del mar

Se estableció un polígono de  $\sim 778,000\text{km}^2$  (Fig. 3a) como el área de alimentación de las hembras adultas durante la temporada reproductiva, definido a través del marcaje satelital de siete hembras reproductivas (Gallo-Reynoso et al., 2008) y el área núcleo de distribución de la especie (McCue et al., 2021), según el marcaje de 15 hembras previo al inicio del periodo reproductivo (Norris y Elorriaga-Verplancken, 2019, 2020). Los valores de la TSM se obtuvieron del modelo HadISST versión 1.1, de la Oficina del Centro Meteorológico de Hadley (<http://hadobs.metoffice.com/>), con resolución espacial de un grado y frecuencia mensual (Rayner, 2003), disponibles de manera gratuita en el sitio web del Programa de Acceso a Datos de la División de Investigación Ambiental de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/erdHadISST.html>). Se obtuvo el valor mensual de la temperatura superficial del mar para el polígono antes mencionado desde 1990 a 2019, correspondiente al período de los conteos históricos de crías de lobo fino de Guadalupe. Para cada mes se calculó la media anual y su desviación estándar, considerando que el período de gestación del lobo fino de Guadalupe es  $\sim 12$  meses, incluyendo 3 meses del periodo de implantación retardada (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza, 2010).

Para determinar el efecto de la temperatura superficial del mar en la producción anual de crías, se extrajeron las medias anuales para el mes de julio ( $SST_m$ ), considerando que es el mes en el que se aparean las hembras (Gallo-Reynoso et al., 2008b). Para estas medias anuales se infiere que tienen una verosimilitud normal con una media estocástica ( $\mu_{SST}$ ) y desviación estándar conocida ( $\sigma_{SST}^2$ ). La media estocástica se estimó como una función lineal del tiempo en días julianos ( $J$ ).

$$SST_i \sim N(\mu_{SST_i}, \sigma_{SST_i}^2) \quad (10)$$

$$\mu_{SST_i} = \gamma_0 + \gamma_1 * J_i$$

Las anomalías de la TSM ( $SST_A$ ) para cada año ( $i$ ) se estimaron como la diferencia entre la media de la TSM observada y la temperatura predicha a través del modelo lineal ( $\mu_{SST}$ ):

$$SST_A = SST_i - \mu_{SST_i} \quad (11)$$

Finalmente, las anomalías de la TSM se clasificaron como cálidas o frías cuando sus medias estaban fuera del intervalo creíble del 95 % de la tendencia lineal predicha. El resto de las anomalías se consideraron condiciones normales.

### 3.3.2 Modelo ecológico

La diferencia entre la producción de crías esperada dado el modelo exponencial ( $eP$ ) y la producción de crías observada ( $P$ ), se definió como la anomalía proporcional de producción de crías. Para hacerlas comparables entre años y evaluar los efectos de la variabilidad interanual, se convirtieron estas anomalías en proporciones de la producción de crías esperada ( $Pa$ ):

$$Pa_i = \left( \frac{P_i}{eP_i} \right) - 1 \quad (12)$$

Posteriormente, se expresó la producción de crías esperada ( $Pa$ ) en función de la anomalía de la TSM de cada año ( $i$ ). Se probaron diferentes polinomios de grado ascendente; el polinomio cúbico fue elegido como el mejor modelo basado en el menor Criterio de Información de la Devianza (DIC, por sus siglas en inglés) y la evaluación de sus predicciones posteriores:

$$Pa_i \sim N(\mu_{Pa_i}, \sigma_{Pa_i}^2) \quad (13)$$

$$\mu_{Pa_i} = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2 + \zeta_3 * SST_A^3$$

Usando las distribuciones posteriores de los coeficientes  $\zeta$  se obtuvo la estimación de las anomalías proporcionales en la producción de crías ( $ePa$ ) para cada año, incluyendo los años en los que se tiene observación de la ATSM, pero no de la producción de crías (1994-2005 y 2007-2012):

$$ePa_i = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2 + \zeta_3 * SST_A^3 \quad (14)$$

Finalmente, se estimó la producción de crías esperada para esos años como:

$$PP_i = eP_i * (Pa_i + 1) \quad (15)$$

Se truncaron las predicciones del modelo de la producción máxima de crías en función del número potencial de hembras reproductivas. Para ello, se utilizaron los valores disponibles de la tasa de reproducción de dos especies de lobos finos simpátricos, el lobo fino antártico (*Arctocephalus gazella*, 0,6) (Lunn et al., 1994) y el lobo fino del Norte (*Callorhinus ursinus*, 0,58) (Kunish, 2011). Si se asume que la producción esperada de crías ( $eP$ ) en cada año ( $i$ ) equivale a la tasa reproductiva media ( $R_\mu$ ) de 0.6, entonces el número aproximado de hembras reproductivas ( $rF$ ) para ese año sería:

$$rF_i = \frac{eP_i}{R_\mu} \quad (16)$$

Si las predicciones del modelo de producción de crías para cierto año exceden este número de hembras, la producción de crías se limita al 80% de las hembras estimadas, que es la tasa reproductiva máxima ( $R_{max}$ ) reportada para esas dos especies similares, como:

$$PP_i = \frac{eP_i}{R_\mu} * R_{max} \quad (17)$$

El modelo de la tendencia en la producción de crías, las estimaciones de ATSM según la tendencia a largo plazo y el modelo ecológico se desarrollaron bajo un solo modelo jerárquico, con parámetros interconectados para cada estimación a fin de mantener la incertidumbre en todos los pasos del modelo.

### 3.3.3 Modelación Bayesiana

Todos los análisis fueron elaborados mediante modelos jerárquicos bayesianos representados de manera algebraica mediante el software JAGS (Just Another Gibbs Sample), a través de su interface en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2018). Los parámetros de interés y predicciones fueron estimados a partir de su distribución posterior resultante de las Cadenas de Markov Monte Carlo (Plummer, 2003). Para evitar la pérdida de información, los modelos fueron escritos bajo un orden jerárquico, en el que la incertidumbre de un modelo se transfiere al siguiente submodelo vía la probabilidad de los parámetros afines o de las predicciones (Kéry y Royle, 2016). Para cada modelo se usaron un millón de interacciones en cinco cadenas independientes, solo se conservó un valor cada 20 para evitar la autocorrelación en los datos y se descartó el 20% de los valores de cada cadena como una fase de calentamiento. Para cada modelo se probaron polinomios de grados ascendentes, se eligieron los modelos con menor valor del Criterio de Información de la Desviación (DIC). Tanto en el texto como en la representación gráfica de los modelos y estimaciones, los resultados se expresaron como el valor de la mediana y sus intervalos de credibilidad al 95%. Las tablas 4 y 5 recopilan las estadísticas resultantes de las probabilidades posteriores de los parámetros más importantes, así como el criterio de convergencia de las cadenas Gelman-Rubin ( $\hat{R}$ ), en el que un valor cercano a 1 indica buena convergencia (Gelman y Rubin, 1992).

Se estimó el valor  $R^2$  Bayesiano como representación de la varianza explicada por el modelo anterior, la varianza del valor predicho entre la varianza del valor predicho más la varianza de los errores (Gelman et al., 2019)

$$R_B^2 = \frac{\sigma_{pred}^2}{\sigma_{pred}^2 + \sigma_{obs-pred}^2} \quad (18)$$

Para probar la bondad de ajuste de los datos y el modelo, se realizó una verificación predictiva posterior de las estimaciones de cada modelo en función de la discrepancia entre el conjunto de datos observado y uno simulado bajo el mismo modelo. Para esto se estimaron los residuos al cuadrado para datos reales y simulados con base en la parte posterior del modelo. La proporción de tiempo (Pr) cuando los residuos cuadrados del conjunto de datos simulados ( $y_{rep}$ ) es más extremo que el real ( $y$ ), se denomina  $p$ -bayesiano; una proporción cercana a 0.5 indica que el modelo se ajusta a nuestros datos (Gelman, 2005; Kéry and Schaub, 2012).

$$B_{p-value} = \Pr(T_{y_{rep}} > T_y) \quad (19)$$

### 3.4 Resultados

Para cada modelo, se resumieron los resultados mostrando la mediana y el intervalo de credibilidad al 95% de las distribuciones posteriores de los parámetros de interés (Tabla 6), así como las estadísticas de diagnóstico para la simulación MCMC.

#### 3.4.1 Estimaciones de la producción de crías de lobo fino de Guadalupe y análisis de tendencias

El factor de corrección multiplicativo para la proporción de crías que no se detectan en los conteos realizados desde embarcaciones se estimó en 1.546 (intervalo: 1.531 a 1.56; Tabla 6). Basado en el menor DIC (139.336, intervalo: 103.72 a 179.979; Tabla 8), se eligió la distribución Normal como mejor representación del modelo sigmoideo de la temporalidad de los nacimientos. Este modelo presentó una alta varianza explicada ( $R_B^2 = 0.998$ , intervalo: 0.991 a 0.999; Tabla 6) y mostró un aumento en los

nacimientos entre la segunda semana de junio y la segunda semana de julio, alcanzando la asíntota el primero de agosto (Fig.4). Por lo tanto, nueve de los doce conteos se realizaron antes del final de la temporada de nacimiento (es decir, antes de la asíntota).

**Tabla 6.** Resumen de las distribuciones posteriores de los parámetros más relevantes estimados en el modelo de la temporalidad de los nacimientos. Los símbolos son los mismos que los utilizados en las ecuaciones de la sección Métodos. DE= Desviación estándar,  $\hat{R}$  = estadístico de Gelman-Rubin,  $N_{efec.}$  = número de iteraciones efectivas.

Parámetro	Símbolo	Número de Ecuación	promedio	DE	2.50%	50%	97.50%	$\hat{R}$	$N_{efec.}$
Factor de corrección									
Detectabilidad	$g$	(1)	0.546	0.007	0.531	0.546	0.560	1	199447
Número de nacimientos por día del periodo reproductivo									
Intercepto	$\alpha_0$	(2)	0.292	0.054	0.191	0.290	0.403	1	12389
Híper media primer coeficiente	$\mu_{\alpha 1}$	(2)	2.335	0.29	1.795	2.323	2.937	1	19457
Híper DE primer coeficiente	$\sigma_{\alpha 1}$	(2)	0.195	0.162	0.006	0.147	0.560	1	177307
Promedio asíntota	$\mu_A$	(2)	107.057	4.908	97.732	106.922	116.997	1	23669
DE asíntota	$\sigma_A$	(2)	15.15	2.281	10.872	15.084	19.460	1	162082
R <sup>2</sup> Bayesiano	$BR^2_{day}$	(15)	0.997	0.002	0.991	0.998	0.999	1	145312
Devianza	$DIC$		140.119	19.926	103.72	139.336	179.979	1	145667
Valor $p$ Bayesiano	$p$ -value	(16)	0.531					1	199419

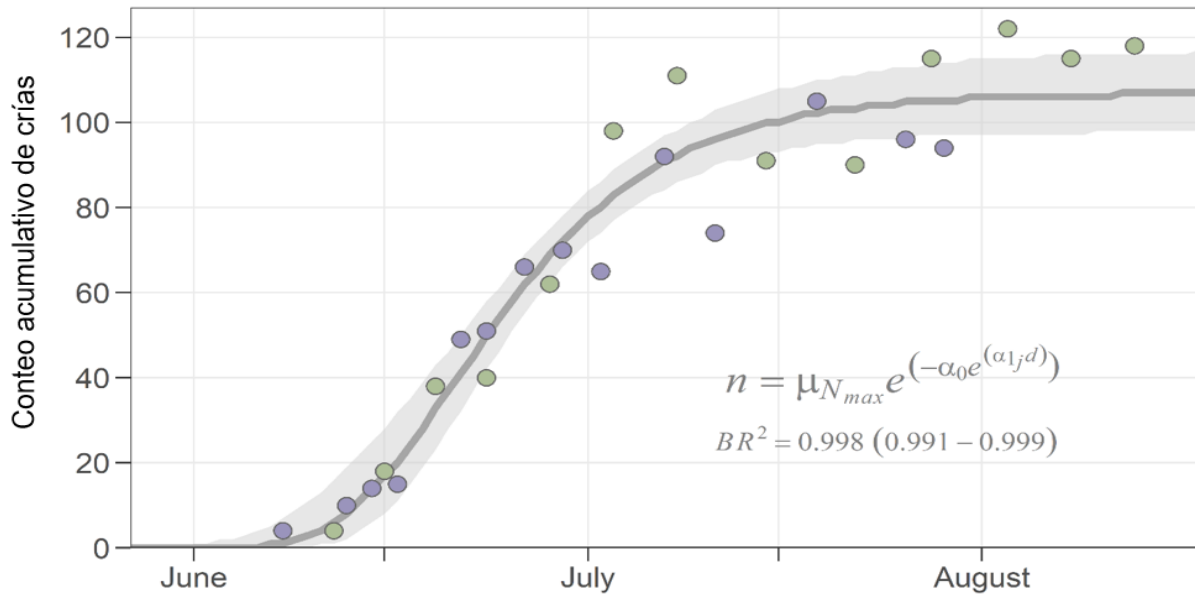
La Tabla 5 resume los valores medios para las estimaciones de producción de crías más su desviación estándar, obtenidas en el modelo anterior. El polinomio de segundo orden de la tendencia a largo plazo de la producción de crías (1991-2019) también tuvo una alta varianza explicada ( $R_b^2 = 1$ , intervalo: 0.999 a 1, Tabla 7). La mayor producción de crías en relación con la curva de crecimiento exponencial se observó en 2013, con 34.7% (intervalo: 20.7 a 48.6%) más crías de lo esperado, mientras que el más bajo fue en 1992, con 284 (intervalo: 80 a 546) crías menos de lo esperado. La producción estimada de crías para 2019 fue de 14,969 (intervalo: 13,208 a 16,651). Durante este período, hubo un aumento exponencial sostenido en la producción de crías (Fig. 5), con una tasa de crecimiento anual promedio de 8.5% (intervalo: 8 a 9.1; Tabla 7).

**Tabla 7.** Resumen de las distribuciones posteriores de los parámetros más relevantes estimados en el modelo jerárquico de la tendencia en la producción de crías, ATSM y el modelo ecológico. Los símbolos son los mismos que los utilizados en las ecuaciones de la sección Métodos.  $R^*$  = estadístico de Gelman-Rubin, Nefec. = número de iteraciones efectivas.

Parámetro	Símbolo	#Ecu.	Promedio	D.E.	2.5%	50%	97.5%	$\hat{R}$	Nefec.
<b>Tendencia de la producción de crías</b>									
Intercepto	$\beta_0$	(4)	8.284	0.065	8.159	8.283	8.413	1	2091
Primer coeficiente	$\beta_1$	(4)	1.112	0.044	1.024	1.113	1.195	1	2858
Segundo coeficiente	$\beta_2$	(4)	0.333	0.051	0.231	0.334	0.430	1	2586
Tasa de crecimiento	$r$	(6)	0.084	0.002	0.079	0.084	0.089	1	4669
$R^2$ Bayesiano	$BR^2_{exp}$	(16)	1.000	0.000	0.999	1.000	1.000	1	4998
Valor $p$ Bayesiano	$p\text{-value}_{tend.}$	(16)	0.492					1	5033
<b>Modelo de la temperatura superficial del mar</b>									
Intercepto	$\gamma_0$	(8)	18.060	0.106	17.870	18.054	18.284	1	5000
Primer coeficiente	$\gamma_1$	(8)	0.060	0.058	-0.044	0.057	0.190	1	4993
$R^2$ Bayesiano	$BR^2_{SST}$	(15)	0.019	0.025	0.000	0.010	0.093	1.01	4857
<b>Modelo ecológico: efectos de la ATSM en la producción de crías</b>									
Intercepto	$\zeta_0$	(10)	-0.120	0.062	-0.243	-0.122	0.008	1	4140
Primer coeficiente	$\zeta_1$	(10)	-0.253	0.271	-0.735	-0.255	0.276	1	4888
Segundo coeficiente	$\zeta_2$	(10)	1.252	0.349	0.545	1.257	1.881	1	4732
Tercer coeficiente	$\zeta_3$	(10)	-0.742	0.199	-1.092	-0.760	-0.243	1	4784
$R^2$ Bayesiano	$BR^2_{ecol}$	(15)	0.786	0.111	0.485	0.816	0.906	1	4554
Valor $p$ Bayesiano	$p\text{-value}_{ecol}$	(16)	0.571					1	4654
Devianza	$DIC$		1473.360	7.709	1460.214	1472.738	1490.078	1	4531

### 3.4.2 Anomalías de la temperatura superficial del mar

Para el período 1990-2019, la ATSM media fue de 17.96°C (intervalo: 17.65 a 18.24) a 18.15°C (intervalo: 17.92 a 18.45) (Fig.5). La varianza explicada por el modelo fue baja ( $BR^2 = 0.01$ , intervalo: 0 a 0.093; Tabla 7), lo que indica que no es el principal proceso de variabilidad en el área de estudio.



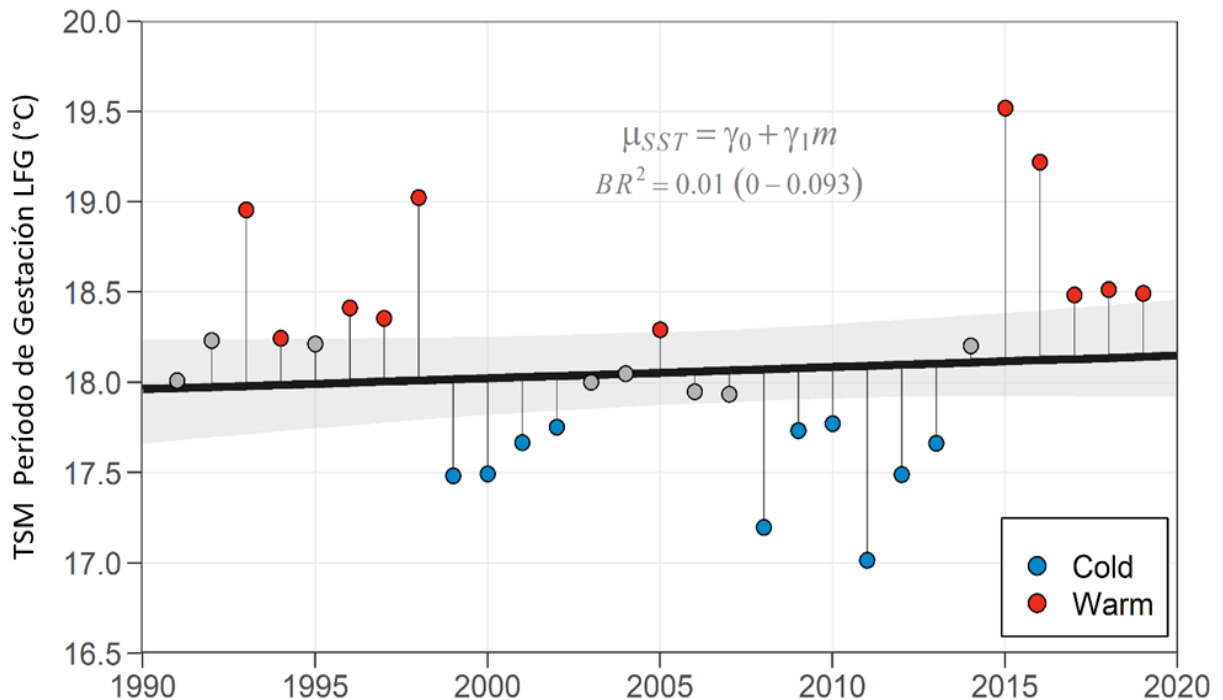
**Figura 4.** Modelo sigmoideo de la temporalidad de nacimientos de crías de lobo fino de Guadalupe. Los puntos morados y verdes corresponden a los conteos semanales de crías de 1987 y 1988, respectivamente, realizados por Torres-García (1991).

La ATSM más cálida fue 1.4°C (intervalo: 1.13 a 1.6) en 2015, seguido por 2016 con 1.09 ° C (intervalo: 0.82 a 1.3), mientras que la más fría fue -1.08 ° C (intervalo: -1.32 a -0.9) en 2011. Durante los años con observaciones de producción de crías, la anomalía de la temperatura superficial del mar osciló entre -0.45 ° C (intervalo: -0.7 a 0.26) a 1.4°C (intervalo: 1.13 a 1.6), pero algunos años sin observaciones, por ejemplo, 1999, 2000, 2008, 2011 y 2012, mostraron temperaturas por debajo de este rango (Fig. 5).

**Tabla 8.** Estructura de los modelos probados y la selección del mejor modelo de la temporalidad de los nacimientos con base en el menor valor del criterio de información de la devianza (DIC). Los símbolos utilizados corresponden a los descritos en la sección de método

Modelo	Familia	DIC
Modelo de la temporalidad de los nacimientos		
$A_i \cdot \exp(-\alpha_0 \cdot \exp(-\alpha_1 \cdot j \cdot d_i))$	Normal	<b>138.69</b>
	Poisson	198.90
$A \cdot \exp(-\alpha_0 \cdot \exp(-\alpha_1 \cdot d_i))$	Poisson	216.02
	Normal	210.48
$A_{i,j} \cdot \exp(-\alpha_0 \cdot \exp(-\alpha_1 \cdot j \cdot d_i))$ $A_{i,j} \sim N(\mu_A, \sigma_A)$	Poisson	204.76
	Normal	227.98

Los valores de DIC en negritas representan el modelo elegido como mejor modelo.

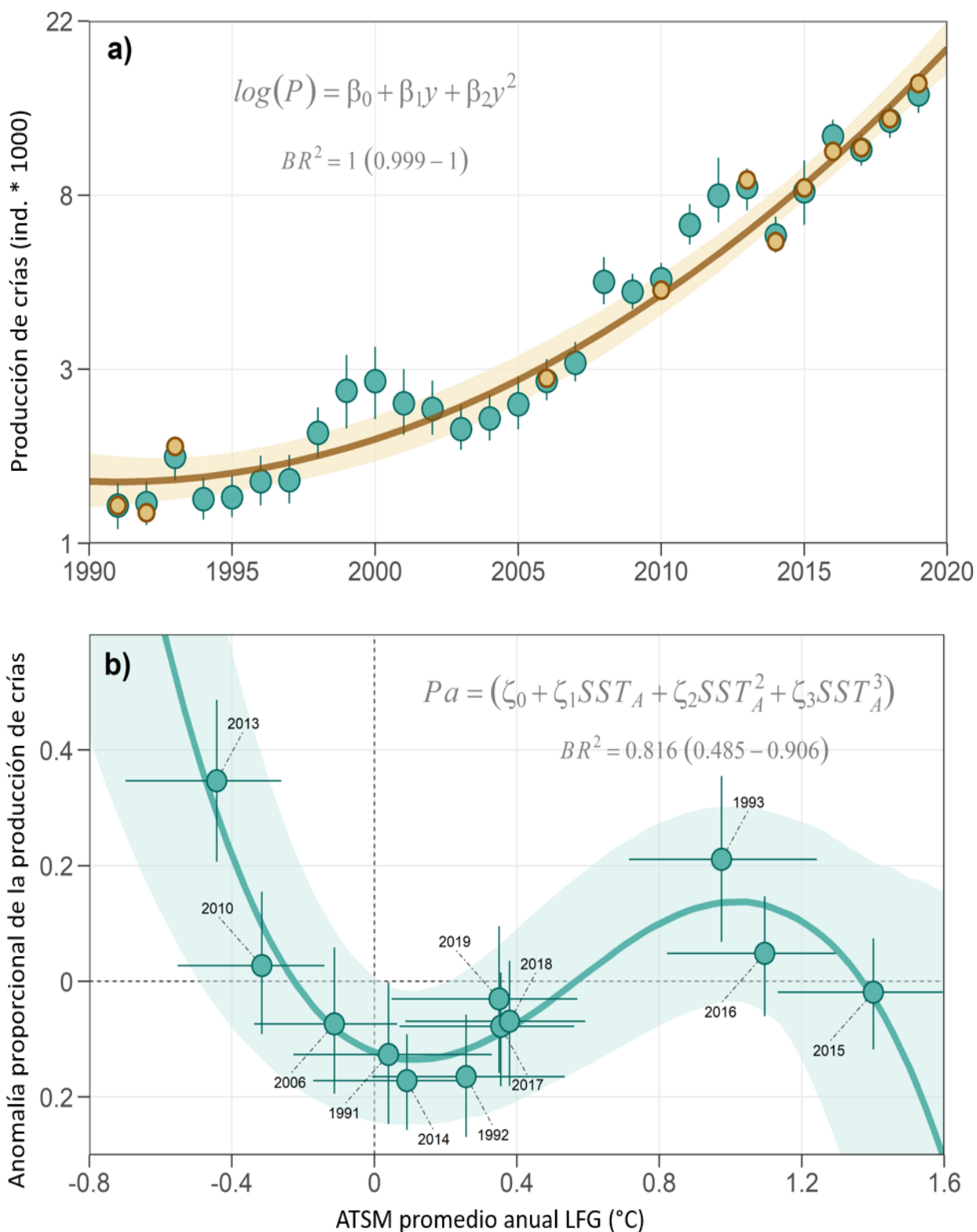


**Figura 5.** Tendencia de la TSM a largo plazo dentro del área de alimentación de las hembras de lobo fino de Guadalupe entre 1990 y 2019. La línea negra es la mediana y el área sombreada es el intervalo de credibilidad al 95%. Los puntos de colores representan la media de un año de TSM durante el período de gestación (a partir de julio) para los años cálidos (rojo), fríos (azul) y normales (gris).

### 3.4.3 Modelo ecológico

Con base en el menor DIC (1473.22, Tabla 9), se eligió una distribución normal como mejor modelo jerárquico, La varianza explicada del modelo ecológico fue 0.816 (intervalo: 0.485 a 0.906; Tabla 7), lo que indica una alta predictibilidad. El modelo predijo efectos positivos sobre la producción de crías en ATSM por debajo de  $-0.2^{\circ}\text{C}$ , así como un efecto positivo más débil de anomalías cálidas entre  $0.6$  y  $1.3^{\circ}\text{C}$ , mientras que en ATSM moderadamente cálidas entre  $0.16$  y  $0.6^{\circ}\text{C}$ , se pronosticaron efectos negativos. Durante condiciones extremadamente cálidas  $>1.38^{\circ}\text{C}$ , la anomalía en la producción de crías fue cercana a cero ( $P_a = -0.019$ , intervalo:  $-0.118$  a  $0.074$ ; Fig. 6b). El valor p bayesiano del modelo de 0.563 (Tabla 7) indicó una buena representación de los datos en el modelo y coincide con la superposición de las producciones de crías observadas con las estimadas a partir de la ATSM (Fig. 6a). Sin embargo, para los años más fríos como 1999, 2000, 2008, 2011 y 2012, las producciones estimadas de crías fueron truncadas por el modelo basado en el máximo posible de hembras reproductivas y exhibieron la mayor incertidumbre (Fig. 6a).





**Figura 6.** Tendencia en la producción de crías de lobo fino de Guadalupe y modelo ecológico. En ambas figuras las líneas continuas representan la mediana de las predicciones, las áreas sombreadas y las barras de error son los intervalos de credibilidad al 95 %. a) Tendencia de producción de crías a largo plazo estimada mediante el modelo exponencial; los puntos representan las observaciones (café) y la estimación en la producción de crías a partir del modelo ecológico (verde). b) Modelo ecológico de anomalías en la producción proporcional de crías en función de la anomalía de la TSM.

**Tabla 9.** Estructura de los modelos probados y la selección del mejor modelo ecológico con base en el menor valor del criterio de información de la devianza (DIC).

Modelo	Familia	DIC
Modelo jerárquico (Tendencia de la producción de crías, ATSM, modelo ecológico)		
$\mu_{SST} = \gamma_0 + \gamma_1 * J_i$ $\log(P_{(i)}) = \beta_0 + \beta_1 * y_i + \beta_2 * y_i^2 + \varepsilon_i$ $\mu_{Pa_i} = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2 + \zeta_3 * SST_A^3$	Normal	<b>1473.22</b>
$\mu_{SST} = \gamma_0 + \gamma_1 * J_i$ $\log(P_{(i)}) = \beta_0 + \beta_1 * y_i + \beta_2 * y_i^2$ $\mu_{Pa_i} = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2 + \zeta_3 * SST_A^3$	Normal	1655.86
	Poisson	
	Normal	
$\mu_{SST} = \gamma_0 + \gamma_1 * J_i$ $\log(P_{(i)}) = \beta_0 + \beta_1 * y_i + \beta_2 * y_i^2$ $\mu_{Pa_i} = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2 + \zeta_3 * SST_A^3$	Normal	1990.01
$\mu_{SST} = \gamma_0 + \gamma_1 * J_i$ $\log(P_{(i)}) = \beta_0 + \beta_1 * y_i + \beta_2 * y_i^2 + \varepsilon_i$ $\mu_{Pa_i} = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2$	Normal	1484.02
$\mu_{SST} = \gamma_0 + \gamma_1 * J_i$ $\log(P_{(i)}) = \beta_0 + \beta_1 * y_i + \varepsilon_i$ $\mu_{Pa_i} = \zeta_0 + \zeta_1 * SST_A + \zeta_2 * SST_A^2 + \zeta_3 * SST_A^3$	Normal	1505.26

Los valores de DIC en negritas representan el modelo elegido como mejor modelo.

### 3.5 Discusión

Es poca la información disponible sobre conteos de crías de lobo fino de Guadalupe; algunos conteos no especifican categorías de edad, o son conteos parciales en Isla Guadalupe, o bien fueron realizados fuera del período reproductivo. De los 29 años que abarca el periodo de estudio de este trabajo, solamente se contó con información de 12 temporadas reproductivas, de las cuales el 75% de los conteos se realizaron antes de que terminara el periodo reproductivo. Aun así, el modelo de la temporalidad de los nacimientos permitió reducir el sesgo. Este modelo tiene como base observaciones realizadas a finales de la década de los ochenta, por lo que para efectos de este trabajo se asumió que la estacionalidad de los nacimientos se mantiene constante. Sin embargo, dado que los cambios ambientales y la disponibilidad de presas podrían modificar este patrón (Pitcher et al., 2001), se recomienda monitorear regularmente la temporalidad de los nacimientos. Nuestra estimación de un factor de corrección en función de la detección también nos

permitió hacer comparables todos los datos disponibles. Por lo tanto, se considera que las estimaciones de producción de crías realizadas en este estudio son las más robustas hasta la fecha y permitirán futuros análisis de tendencias de la población.

La producción de crías del lobo fino de Guadalupe muestra un incremento exponencial y hasta ahora no parece haber alcanzado la asíntota en el incremento de crías por año, lo que confirma que la especie se encuentra en la fase de recuperación después de la explotación que llevó a la especie prácticamente a la extinción (Lotze et al., 2011). Este crecimiento exponencial es típico de mamíferos longevos cuyas poblaciones han sido severamente reducidas (Sinclair et al., 1996). La tasa de crecimiento anual de 8.4% (intervalo: 8 a 8.8) para el periodo 1990-2019 es superior al 5.9% estimado entre el periodo 1984-2013 (García-Aguilar et al., 2018), lo cual podría indicar una recuperación importante en años recientes. Otras especies de lobos finos cuyas poblaciones fueron reducidas por la cacería comercial presentan una tasa de crecimiento anual superior, por ejemplo el lobo fino antártico (*Arctocephalus gazella*) del cabo Shirreff y los islotes de San Telmo (tasa de crecimiento promedio del 20%, período 1966- 2002; Hucke-Gaete et al., 2004), y el lobo fino de Nueva Zelanda (*Arctocephalus forsteri*) de la Isla Canguro (tasa de crecimiento promedio del 10 %, período 1988-2013;(Peter D. Shaughnessy y Goldsworthy, 2015). Con base en nuestras estimaciones de producción de crías, el tamaño de la población para 2019 fue de 63 850 individuos (intervalo: 57 199 a 72 631), asumiendo una proporción población:cría de 4:1, estimada para el lobo marino del norte (Johnson, 1975), lo cual es muy inferior al tamaño de población estimado antes de la explotación comercial, que era de ~200.000 individuos (Hubbs, 1979).

La producción de crías depende de parámetros de historia de vida, efectos dependientes de la densidad, así como de factores extrínsecos que regulan la dinámica de la población (Wade, 2018). La variabilidad a largo plazo en la producción de crías se ha correlacionado con factores ambientales, como las fluctuaciones en la productividad primaria del océano y la subsecuente disponibilidad de presas, ambos responden a los cambios en la TSM (Forcada et al., 2005; Forcada y Hoffman, 2014b). Sin embargo, en este estudio, los efectos de la ATSM en la producción de crías solo son observables a través de la anomalía proporcional con respecto al crecimiento exponencial. Por lo tanto, es difícil concluir acerca de la respuesta de la producción de crías ante los cambios a largo plazo en el hábitat como disponibilidad de presas, o los efectos de las anomalías interanuales cuando está cerca de un estado dependiente de la densidad (es decir, la recuperación), teóricamente, con un tasa de crecimiento más estable (Roux, 1987). En otras especies de pinnípedos como el lobo marino de California (*Zalophus californianus*), las disminuciones de presas de forrajeo como respuesta a cambios de largo plazo en el ambiente se correlacionan con una menor producción de crías y disminución de la población (Adame et al., 2020; Mcclatchie et al., 2016).

El comportamiento del modelo ecológico estuvo fuertemente influenciado por la observación de la producción de crías en el nivel superior del rango de la ATSM. Sin embargo, dado que la mayoría de los datos disponibles se recolectaron durante años normales o cálidos, los fuertes efectos positivos en la producción de crías sugeridos por los resultados del modelo durante los años fríos (es decir, 1999, 2000, 2008, 2011 y 2012) tuvieron que truncarse de acuerdo con las tasas reproductivas típicas de otras especies de lobos finos, para evitar la sobreestimación de la producción de crías. Durante las condiciones extremadamente cálidas de 2015 ( $>1.4^{\circ}\text{C}$ ), las predicciones de producción de crías mostraron una alta incertidumbre y podrían estar subestimadas, aunque estas condiciones son menos comunes en el Ecosistema de la Corriente de California (ECC) en comparación con los años fríos. Esto destaca la necesidad de un seguimiento futuro durante condiciones de frío extremo, similares a las de 2008 o 2011, para corroborar sus efectos. Estas anomalías frías se han asociado con una mayor productividad y una red trófica enriquecida (Jacox et al., 2016). Durante La Niña de 2011, los lobos marinos de Galápagos (*Zalophus worrebaeki*) exhibieron una mayor producción y tasa de crías (Kalberer et al., 2018).

El modelo predijo efectos negativos en la producción de crías en condiciones normales a levemente cálidas ( $-0.16$  a  $0.6^{\circ}\text{C}$ ),  $\sim 60\%$  de las observaciones de producción de crías caen dentro de este rango. Durante estas condiciones, la zona oceánica en el sur del ECC es menos productiva que su región costera (Bograd y Lynn, 2003), donde las presas de forrajeo se concentran en áreas de afloramientos y núcleos altamente productivos (Thompson et al., 2019). Esto incluye la distribución de los calamares (ej. *Doryteuthis opalescens* y *Dosidicus gigas*), que se desplazan en búsqueda de los parches de alta agregación de peces pelágicos menores (Forero y Hobson, 2003; Koslow y Allen, 2011; Van Noord y Dorval, 2017). Esto generalmente aumenta la distancia y la duración de los viajes de alimentación de las hembras y su inversión de energía (Amador-Capitanachi et al., 2020). Estas condiciones también pueden disminuir la probabilidad de llevar a término un embarazo y pueden estar asociadas a la lenta recuperación de la población de esta especie en comparación con otras poblaciones de lobos finos (Costa et al., 2006).

Además, el modelo predijo un efecto positivo de los años ligeramente fríos ( $< -0.2^{\circ}\text{C}$ ) en la producción de crías, que alcanzó su pico más alto en 2013. Este efecto positivo podría ser consecuencia de una mayor disponibilidad de presas para las hembras preñadas, ya que el frío y las aguas productivas están dominadas por diatomeas que aportan un mayor contenido de lípidos y ácidos grasos esenciales a la red alimentaria (Litz et al., 2010), aumentando la densidad del zooplancton (Wells et al., 2008). Estas condiciones ambientales enriquecidas al nacer las crías, mejoran la supervivencia y la fecundidad durante la fase adulta y pueden conducir a respuestas retardadas positivas sobre el crecimiento de la población (“efecto silver-spoon”, Pigeon et al., 2017). Esto coincide con lo reportado por Gálvez et al. (2020), que demostraron un

efecto positivo de las anomalías negativas de la TSM en la condición corporal de neonatos de lobo fino de Guadalupe durante el año 2013.

El modelo ecológico también predijo un ligero efecto positivo de las condiciones moderadamente cálidas ( $\sim 0.6$  a  $1.3$  °C) en la producción de crías. Los posibles mecanismos asociados con este resultado no están claros. Una hipótesis es que las hembras del lobo fino de Guadalupe puedan trasladarse a áreas de alimentación que permanecen frías debido a procesos locales como remolinos de mesoescala, y aprovechar su alta disponibilidad de presas, similar a lo reportado para el lobo fino del Norte (Ream et al., 2005). Otro mecanismo que podría explicar este efecto positivo es el desplazamiento de especies de presas costeras hacia zonas oceánicas debido a la mayor estratificación de la columna de agua (Howard et al., 2020). Sin embargo, esta respuesta también podría estar relacionada con la capacidad de las hembras de lobo fino de Guadalupe para variar su dieta de acuerdo con las presas disponibles (Juárez-Ruiz et al., 2018), como la selección de presa principal del calamar gigante, que normalmente migra al hábitat de alimentación de las hembras durante el verano (Field et al., 2013). Los eventos de calentamiento interanuales disminuyen la edad y el tamaño de madurez sexual del calamar jumbo (Mejía-Rebollo et al., 2008), reduciendo la longitud total del manto al rango de tamaño preferido por los lobos finos de Guadalupe, que no supera los  $\sim 30$  cm, porque su mordedura relativamente pequeña carece de la fuerza para cortar presas más grandes (Franco-Moreno et al., 2020).

El calentamiento extremo con una duración de varios años, como el inducido por la ola de calor marina del Pacífico Noreste (Di Lorenzo y Mantua, 2016) durante 2014-2016 tuvo un efecto menor en la producción de crías de lobo fino de Guadalupe, en comparación con los exhibidos por otras especies de otáridos con áreas de alimentación costeras (Elorriaga-Verplancken et al., 2016b; Laake et al., 2018). Este efecto solo se observó en un año porque la presencia de estas ondas cálidas es poco frecuente en el ECC. Sin embargo, el modelo se vio fuertemente influenciado por el efecto de las anomalías cálidas extremas en la producción de crías, generando un posible sobreajuste del modelo en el rango superior de la ATSM. No obstante, esta tendencia en la producción de crías esperada por el modelo coincide con la observada en otras especies, donde las anomalías cálidas intensas y persistentes a través del año disminuyen la disponibilidad de alimento (Forcada et al., 2005), aumentando el estrés nutricional y reduciendo el éxito reproductivo (Gibbens et al., 2010; Guinet et al., 1998). Además, las hembras de otras especies, como el lobo marino de Galápagos, prolongan su período de lactancia hasta dos años en condiciones de baja disponibilidad de alimento (Trillmich, 1990), lo que reduce la probabilidad de tener otra cría en la próxima temporada reproductiva (Trillmich y Wolf, 2008). Esta estrategia, que da como resultado un aumento en

el intervalo entre nacimientos y la consiguiente reducción de la producción de crías (Kalberer et al., 2018), no puede descartarse por completo para las hembras de lobo fino de Guadalupe en condiciones cálidas.

Según los análisis de viabilidad de la población (Hernández-Camacho y Trites, 2018), el estado de conservación del lobo fino de Guadalupe según la Lista Roja de la UICN es de Preocupación Menor (Aurioles-Gamboa, 2015). En contraste, la ley mexicana la clasifica como en peligro de extinción (SEMARNAT, 2018) y la lista de especies de Estados Unidos como amenazada (McCue et al., 2021). Dado que la isla Guadalupe sigue siendo la única colonia reproductiva de la especie, y la abundancia actual (este estudio) representa ~32% de la que había antes de la disminución de la población en la década de 1890 (Hubbs, 1956), el efecto de los eventos climáticos en su recuperación debe ser incluido como parte de sus planes de monitoreo, manejo y conservación.

### 3.6 Implicaciones para la conservación

Los efectos observados de la anomalía de la TSM no son aplicables a toda la población, ya que la especie muestra segregación entre grupos de edad. Mientras que las hembras se alimentan predominantemente en zonas oceánicas, el Golfo de Ulloa en México, se ha identificado como un área de importancia para la alimentación de machos adultos y subadultos de la especie (Aurioles-Gamboa y Szteren, 2019). Aun dentro de una misma clase de sexo y edad, como las hembras adultas de esta especie, se han evidenciado cambios en sus áreas de alimentación potenciales, resultado de la variabilidad ambiental interanual (Amador-Capitanachi *et al.*, 2020). En este sentido, el impacto del calentamiento de la superficie del mar podría afectar mayormente a estos grupos con alimentación costera, al desplazar hacia el norte y oeste a sus presas principales (*D. gigas* y *D. opalescens*), lo que podría incrementar la competencia inter e intraespecífica.

La experiencia del individuo juega un papel importante al amortiguar el efecto de los cambios de temperatura sobre la variación en las presas disponibles, siendo los juveniles y crías destetadas los grupos más vulnerables ante el cambio de distribución y abundancia de sus presas. D’Agnese et al. (2020) encontraron que los eventos de mortalidad inusual de *A. townsendi* registrados en 2007, 2012 y 2016, corresponden a crías destetadas y juveniles; la principal causa de muerte fue la inanición. La presencia de estos individuos en Washington y Oregón se asocia a sitios de alta productividad. Sin embargo, también representa un riesgo para los individuos jóvenes debido a la competencia con otras especies, así como con

las pesquerías, que es la causa primaria de las muertes por trauma registradas en la zona (Hanni et al., 1997; D'Agnese et al., 2020).

Más recientemente se ha registrado otro evento de mortalidad inusual, asociado a la presencia de la Onda Cálida Marina del Pacífico Noreste, que alcanzó el máximo de organismos varados durante 2019-2020, seguido de 2015 (NOAA Fisheries, 2020). Nuevamente, estos varamientos correspondieron a crías destetadas y juveniles con una condición corporal pobre, asociada a la falta de disponibilidad de alimento.

## Capítulo 4. Conclusiones generales

---

A través de este trabajo se evidenció que aún con la escasa y esporádica información que existe sobre el proceso de recuperación del lobo fino de Guadalupe, es posible inferir a través de modelos bayesianos los cambios en la densidad y producción de crías usando series de tiempo de larga duración. Los resultados en los cambios de la densidad por sitio de Isla Guadalupe, así como el efecto de la variabilidad ambiental en la producción de crías concuerdan con que la población del lobo fino de Guadalupe se encuentra en una fase de crecimiento constante, lo que aparentemente apunta a la recuperación de la especie. Sin embargo, este crecimiento constante puede estar enmascarando otros procesos, generando una interpretación equivocada del verdadero estatus poblacional de la especie. Por ejemplo, la densidad de organismos en Isla Guadalupe muestra que aún no se ha alcanzado una asíntota, es decir que la isla no ha llegado a su capacidad de carga. Sin embargo, ante la falta de información de las categorías de edad que componen la población de Isla Guadalupe y una mejor clasificación con base en la calidad del territorio, no se puede descartar que el crecimiento en la densidad en la isla corresponda a un mayor número de nacimientos y que los organismos no reproductivos estén siendo desplazados fuera de la isla, lo que explicaría la formación de nuevos sitios de descanso, incluso dentro del Golfo de California, pero no de colonias reproductivas.

Asimismo, la producción anual de crías de lobos finos de Guadalupe exhibió un crecimiento exponencial sin una asíntota aparente hasta 2019. Sin embargo, el efecto de la variabilidad ambiental solo es observable a través de la diferencia entre el número esperado de crías de esta tendencia y los conteos observados, ya que el crecimiento exponencial en el número de crías enmascara los efectos negativos de los eventos cálidos anómalos sobre la disponibilidad de alimento. A pesar de la escasez de datos disponibles, el enfoque de modelado en este estudio permitió predecir la producción de crías de la especie a partir del rango observado de anomalías interanuales de la TSM. Se requieren nuevas observaciones para corroborar las predicciones de producción de crías para los años anómalamente fríos.

El uso de modelos bayesianos permitió hacer reconstrucciones e inferencias en años para los que no se tiene observaciones, lo que permite tener un mayor entendimiento sobre el proceso de recuperación de la especie. De forma general, es aconsejable que se consideren los cambios en el hábitat terrestre y marino del lobo fino de Guadalupe en la generación de planes para su manejo y conservación. Sin embargo el incremento exponencial en el hábitat terrestre, así como en la producción de crías demuestran la necesidad de reevaluar el estado de conservación de la especie. Por un lado la Norma Oficial Mexicana



(NOM-059-2010) sigue declarando a la especie como en peligro de extinción, lo cual no corresponde al crecimiento exponencial de la especie y se sugiere se reevalúen los criterios para determinar la categoría de riesgo para esta especie. Por el contrario, el estatus de conservación como “preocupación menor” propuesto para el lobo fino de Guadalupe por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Aurioles-Gamboa, 2015) subestima los posibles escenarios de riesgo para la especie, considerando que la producción de crías del lobo fino de Guadalupe se da casi en su totalidad en una única isla y que la producción de crías de un año podría estar expuesta a la presencia de tormentas, huracanes y otros eventos estocásticos, así como a los efectos de los cambios de la TSM demostrados en este trabajo. Por lo tanto, se sugiere integrar estas variables en los planes de manejo y conservación de la especie.

## Literatura citada

---

- Adame, K., Elorriaga-Verplancken, F. R., Beier, E., Acevedo-Whitehouse, K. y Pardo, M. A. 2020. The demographic decline of a sea lion population followed multi-decadal sea surface warming. *Scientific Reports*, 10(1), pp. 1-15. doi:10.1038/s41598-020-67534-0
- Ainley, D. G. y Hyrenbach, K. D. 2010. Top-down and bottom-up factors affecting seabird population trends in the California current system (1985–2006). *Progress in Oceanography*, 84(3–4), pp. 242–254. doi:10.1016/j.pocean.2009.10.001
- Amador-Capitanachi, M. J. 2018. Variabilidad en el nicho isotópico (2013-2016) y análisis del desplazamiento mediante telemetría en el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus philippi townsendi*). Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. 89 pp. Consultado el 19 de septiembre de 2019 de: <http://www.biblioteca.cicimar.ipn.mx/oasis/Medios/tesis/amadorcap1.pdf>
- Amador-Capitanachi, M. J., Moreno-Sánchez, X. G., Ventura-Domínguez, P. D., Juárez-Ruiz, A., González-Rodríguez, E., Gálvez, C., Norris, T. y Elorriaga-Verplancken, F. R. 2020. Ecological implications of unprecedented warm water anomalies on interannual prey preferences and foraging areas of Guadalupe fur seals. *Marine Mammal Science*, 36(4), pp. 1254-1270. doi:10.1111/mms.12718
- Antonelis, G. A. y Fiscus, C. H. 1980. The Pinnipeds of the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 21, pp. 68-78.
- Arias-del-Razo, A., Heckel, G., Shramm, Y. y Pardo, M. A. 2016. Terrestrial habitat preferences and segregation of four pinniped species on the islands off the western coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Marine Mammal Science*, 32(4), pp. 1416-1432. doi:10.1111/mms.12339
- Aurioles-Gamboa, D. 2015. *Arctocephalus townsendi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T2061A45224420. Consultado el 21 de enero de 2021, de <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T2061A45224420.en>.
- Aurioles-Gamboa, D., Elorriaga-Verplancken, F. y Hernández-Camacho, C. J. 2010. The current population status of Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*) on the San Benito Islands, Mexico. *Marine Mammal Science*, 26(2), pp. 402–408. doi:10.1111/j.1748-7692.2009.00350.x
- Aurioles-Gamboa, D. y Szyren, D. 2019. Lifetime coastal and oceanic foraging patterns of male Guadalupe fur seals and California sea lions. *Marine Mammal Science*, 36(1), pp. 246-259. doi:10.1111/mms.12649
- Bailey, T. A. 1935. The North Pacific Sealing Convention of 1911. *Pacific Historical Review*, University of California Press, 4(1), pp. 1–14. doi: 10.2307/3633240
- Bazzino, G., Gilly, W. F., Markaida, U., Salinas-Zavala, C. A. y Ramos-Castillejos, J. 2010. Horizontal movements, vertical-habitat utilization and diet of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Pacific Ocean off Baja California Sur, Mexico. *Progress in Oceanography*, 86(1–2), pp. 59–71. doi:10.1016/j.pocean.2010.04.017
- Belcher, R. L. y Lee, T. E. 2002. *Arctocephalus townsendi*. *Mammalian Species*, 700, pp. 1–5. doi: 10.1644/1545-1410(2002)700<0001:AT>2.0.CO;2

- Berdegúe, A. J. 1957. La Isla Guadalupe, México. Contribución al conocimiento de sus recursos naturales renovables. Secretaría de Marina Dirección General de Pesca e Industrias Conexas. México. 67 pp.
- Bernardi, G., Fain, S. R. y Boeuf, B. J. L. 1998. Genetic Variability in Guadalupe Fur Seals. *Journal of Heredity*, 89(4), pp. 301-305. doi: 10.1093/jhered/89.4.301.
- Berta, A. y Churchill, M. 2012. Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description: Pinniped taxonomy: evidence for species and subspecies. *Mammal Review*, 42(3), pp. 207–234. doi:10.1111/j.1365-2907.2011.00193.x
- Bograd, S. J., Buil, M. P., Lorenzo, E. D., Castro, C. G., Schroeder, I. D., Goericke, R., Anderson, C. R., Benitez-Nelson, C. y Whitney, F. A. 2015. Changes in source waters to the Southern California Bight. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 112, pp. 42–52. doi:10.1016/j.dsr2.2014.04.009
- Bograd, S. J. y Lynn, R. J. 2003. Long-term variability in the Southern California Current System. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(14–16), pp. 2355–2370. doi:10.1016/S0967-0645(03)00131-0
- Boness, D. J. 1991. Determinants of mating systems in the Otariidae (Pinnipedia). En: D. Renouf (Ed.), *The Behaviour of Pinnipeds*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–44 . doi:10.1007/978-94-011-3100-1\_1
- Boveng, P. L., Hiruki, L. M., Schwartz, M. K. y Bengtson, J. L. 1998. Population Growth of Antarctic Fur Seals: Limitation by a Top Predator, the Leopard Seal? *Ecology*, *Ecological Society of America*, 79(8), pp. 2863–2877. doi:10.2307/176522
- Boyd, I. L. 1998. Time and Energy Constraints in Pinniped Lactation. *The American Naturalist*, 152(5), pp. 717–728. doi:10.1086/286202
- Boyd, I. L., Croxall, J. P., Lunn, N. J. y Reid, K. 1995. Population Demography of Antarctic Fur Seals: The Costs of Reproduction and Implications for Life-Histories. *The Journal of Animal Ecology*, 64(4), pp. 505-518. doi:10.2307/5653
- Bradshaw, C. J. A., Lallas, C. y Thompson, C. M. 2000. Clustering of colonies in an expanding population of New Zealand fur seals ( *Arctocephalus forsteri* ). *Journal of Zoology*, 250(1), pp. 105–112. doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb00581.x
- Caillat, M., Cordes, L., Thompson, P., Matthiopoulos, J. y Smout, S. 2019. Use of state-space modelling to identify ecological covariates associated with trends in pinniped demography. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(S1), pp. 101–118. doi:10.1002/aqc.3130
- Castro, R., Mascarenhas, A., Sanchez-Barba, A., Durazo, R. y Gil-Silva, E. 2005. Condiciones meteorológicas en el sur de Isla Guadalupe. En: K. Santos del Prado, E. Peters (Comp.), *Isla Guadalupe: Restauración y conservación*. Instituto Nacional de Ecología, México.
- CITES. 1975. Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. En: Primera reunion de la conferencia de las partes, Reporte Anual 1975-1976, pp. 197-212. Berna, Suiza.

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2022, mayo 6. Suspensión de actividades turístico-recreativas en la Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe. Consultado el 1 de noviembre de 2022, de <http://www.gob.mx/conanp/documentos/suspension-de-actividades-turistico-recreativas-en-la-reserva-de-la-biosfera-isla-guadalupe>
- Costa, D. P., Weise, M. J. y Arnould, J. P. 2006. Potential influences of whaling on the status and trends of pinniped populations. En: Estes, J. A., Demaster D. P., Doak, D. F., Williams T. M. y Brownell, R. L. (Eds.), *Whales, Whaling and Ocean Ecosystems*. University of California Press, pp. 344–360. doi: 10.1525/j.ctt1ppsvh.32
- D’Agnese, E., Lambourn, D., Rice, J., Duffield, D., Huggins, J., Spraker, T., Raverty, S., Kuzmina, T., Grigg, M. E., Wilkinson, K., Jeffries, S. y Smith, W. 2020. Reemergence of Guadalupe fur seals in the U.S. Pacific Northwest: The epidemiology of stranding events during 2005-2016. *Marine Mammal Science*, 36(3), pp.828-845. doi:10.1111/mms.12678
- Di Lorenzo, E. y Mantua, N. 2016. Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. *Nature Climate Change*, 6(11), pp. 1042–1047. doi:10.1038/nclimate3082
- Elorriaga-Verplancken, F. R., Paniagua-Mendoza, A., Hernández-Camacho, C. J., Webber, M. A., Cruz-Vallejo, R., Nevels, C. R. y González-López, I. 2021. A New Guadalupe Fur Seal Colony in the Gulf of California? Ecological and Conservation Implications. *Aquatic Mammals*, 47(1), pp. 1–9. doi:10.1578/AM.47.1.2021.1
- Elorriaga-Verplancken, F. R., Sierra-Rodríguez, G. E., Rosales-Nanduca, H., Acevedo-Whitehouse, K. y Sandoval-Sierra, J. 2016a. Impact of the 2015 El Niño-Southern Oscillation on the Abundance and Foraging Habits of Guadalupe Fur Seals and California Sea Lions from the San Benito Archipelago, Mexico. *PLOS ONE*, Public Library of Science, 11(5), pp. 1–16. doi:10.1371/journal.pone.0155034
- Elorriaga-Verplancken, F. R., Sierra-Rodríguez, G. E., Rosales-Nanduca, H., Acevedo-Whitehouse, K. y Sandoval-Sierra, J. 2016b. Impact of the 2015 El Niño-Southern Oscillation on the Abundance and Foraging Habits of Guadalupe Fur Seals and California Sea Lions from the San Benito Archipelago, Mexico. *PLOS ONE*, 11(5), pp. 1-16. doi:10.1371/journal.pone.0155034
- Esperon Rodriguez, M. y Gallo Reynoso, J. P. 2012. Analysis of the re colonization of San Benito Archipelago by Guadalupe fur seals (*Arctocephalus townsendi*). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(1), 213-223. doi:10.3856/vol40-issue1-fulltext-20
- Farnsworth, G. L., Pollock, K. H., Nichols, J. D., Simons, T. R., Hines, J. E. y Sauer, J. R. 2002. A removal model for estimating detection probabilities from point-count surveys. *The Auk*, 119(2), pp. 414–425. doi: 10.1093/auk/119.2.414
- Fiedler, P. C. y Mantua, N. J. 2017. How are warm and cool years in the California Current related to ENSO? *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122 (7), pp. 5936-5951. doi:10.1002/2017JC013094
- Fleischer, L. A. 1978. The Distribution, Abundance, and Population characteristics of the Guadalupe Fur Seal, *Arctocephalus townsendi* (Merriam 1897) . Tesis de Maestría en Ciencias. University of Washington, pp. 93.
- Forcada, J. y Hoffman, J. I. 2014a. Climate change selects for heterozygosity in a declining fur seal population. *Nature*, 511(7510), pp. 462–465. doi:10.1038/nature13542

- Forcada, J. y Hoffman, J. I. 2014b. Climate change selects for heterozygosity in a declining fur seal population. *Nature*, 511, pp. 462–465. doi:10.1038/nature13542
- Forcada, J., Trathan, P. N., Reid, K. y Murphy, E. J. 2005. The Effects of Global Climate Variability in Pup Production of Antarctic Fur Seals. *Ecology*, 86(9), pp. 2408–2417. doi:10.1890/04-1153
- Forero, M. G. y Hobson, K. A. 2003. Using stable isotopes of nitrogen and carbon to study seabird ecology: applications in the Mediterranean seabird community. *Scientia Marina*, 67 (S2), pp. 23–32. doi:10.3989/scimar.2003.67s223
- Franco-Moreno, R. A., Polly, P. D., Toro-Ibacache, V., Hernández-Carmona, G., Aguilar-Medrano, R., Marín-Enríquez, E. y Cruz-Escalona, V. H. 2020. Bite Force in Four Pinniped Species from the West Coast of Baja California, Mexico, in Relation to Diet, Feeding Strategy, and Niche Differentiation. *Journal of Mammalian Evolution*, 28, pp. 307-321. doi:10.1007/s10914-020-09524-7
- Gallo-Reynoso, J. P. 1994. Factors Affecting the Population Status of Guadalupe Fur Seal, *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897), At Isla De Guadalupe, Baja California, Mexico . Tesis de Doctorado en Ciencias. University of California, Santa Cruz. 199 pp. Consultado el 26 de julio de 2018 de: <https://www.proquest.com/openview/b5ef02dc77136efab767bc82ee64d626/1?cbl=18750&diss=y&loginDisplay=true&pq-origsite=gscholar>
- Gallo-Reynoso, J. P. y Figueroa-Carranza, A. L. 2010. Pup growth of the guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi*. *Therya*, 1(1), pp. 75–90. doi: 10.12933/therya-10-8
- Gallo-Reynoso, J. P., Figueroa-Carranza, A. L. y Le Boeuf, B. J. 2008. Foraging behavior of lactating Guadalupe fur seal females. En: Lorenzo C, Espinoza E. and Ortega, J. (Eds.), *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, 2, 595-614. México, D. F.
- Gálvez, C., Pardo, M. A. y Elorriaga-Verplancken, F. R. 2020. Impacts of extreme ocean warming on the early development of a marine top predator: The Guadalupe fur seal. *Progress in Oceanography*, 180, pp. 1-10. doi:10.1016/j.pocean.2019.102220
- Gálvez, C., Pérez-Puig, H. y Elorriaga-Verplancken, F. R. 2022. Northernmost Habitat Range of Guadalupe Fur Seals (*Arctocephalus townsendi*) in the Gulf of California, México. *Aquatic Mammals*, 48(3), pp. 223–233. doi:10.1578/AM.48.3.2022.223
- García-Aguilar, M. C., Elorriaga-Verplancken, F. R., Rosales-Nanduca, H. y Schramm, Y. 2018. Population status of the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*). *Journal of Mammalogy*, 99(6), pp. 1522–1528. doi:10.1093/jmammal/gyy132
- García-Capitanachi, B. 2011. Estado de la población del lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) en Isla Guadalupe e Islas San Benito . Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Baja California, 119 pp. Consultado el 13 de agosto de 2019 de: <https://hdl.handle.net/20.500.12930/862>
- García-Capitanachi, B., Schramm, Y. y Heckel, G. 2017. Population Fluctuations of Guadalupe Fur Seals (*Arctocephalus philippii townsendi*) Between the San Benito Islands and Guadalupe Island, Mexico, During 2009 and 2010. *Aquatic Mammals*, 43(5), pp. 492–500. doi:10.1578/AM.43.5.2017.492
- Gelman, A. 2005. Comment: Fuzzy and Bayesian p-Values and u-Values. *Statistical Science*, 20(4), 380-381. doi:10.1214/088342305000000368

- Gelman, A., Goodrich, B., Gabry, J. y Vehtari, A. 2019. R-squared for Bayesian Regression Models. *The American Statistician*, 73(3), pp. 307–309. doi:10.1080/00031305.2018.1549100
- Gelman, A. y Rubin, D. B. 1992. Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. *Statistical Science*, 7(4), pp. 457–511. doi: 10.1214/ss/1177011136
- Gerber, L. R. y Hilborn, R. 2001. Catastrophic events and recovery from low densities in populations of otariids: implications for risk of extinction. *Mammal Review*, 31(2), pp. 131–150. doi:10.1046/j.1365-2907.2001.00081.x
- Gibbens, J., Parry, L. J. y Arnould, J. P. Y. 2010. Influences on fecundity in Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus doriferus*). *Journal of Mammalogy*, 91(2), pp. 510–518. doi:10.1644/08-MAMM-A-377.1
- Gilly, W. F., Beman, J. M., Litvin, S. Y. y Robison, B. H. 2013. Oceanographic and Biological Effects of Shoaling of the Oxygen Minimum Zone. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), pp. 393–420. doi:10.1146/annurev-marine-120710-100849
- Goldsworthy, S. D. y Shaughnessy, P. D. 1994. Breeding Biology and Haul-out Pattern of the New Zealand Fur Seal, *Arctocephalus forsteri*, at Cape Gantheaume, South Australia. *Wildlife Research*, 21, pp. 365–376. doi: 10.1071/wr9940365
- González-Suárez, M. y Gerber, L. R. 2008. Habitat Preferences of California Sea Lions: Implications for Conservation. *Journal of Mammalogy*, 89(6), pp. 1521–1528. doi:10.1644/08-MAMM-A-109.1
- Guinet, C, Jouventin, P. y Georges, J.-Y. 1994. Long term population changes of fur seals *Arctocephalus gazela* and *Arctocephalus tropicalis* on subantarctic (Crozet) and subtropical (St. Paul and Amsterdam) islands and their possible relationship to El Niño Southern Oscillation. *Antarctic Science*, 6(4), pp. 473–478. doi: 10.1017/S0954102094000714
- Guinet, Christophe, Roux, J. P., Bonnet, M. y Mison, V. 1998. Effect of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. *Canadian Journal of Zoology*, 76(8), pp. 1418–1424. doi:10.1139/z98-082
- Gutiérrez-Osuna, M. del C., Díaz-Gaxiola, J. M., Trites, A. W. y Hernández-Camacho, C. J. 2021. New colony of Guadalupe fur seals (*Arctocephalus townsendi*) discovered on El Farallón de San Ignacio Island, Gulf of California. *Marine Mammal Science*, 38(1), pp. 374–382. doi:10.1111/mms.12844
- Habran, S., Debier, C., Crocker, D. E., Houser, D. S., Lepoint, G., Bouquegneau, J. M. y Das, K. 2010. Assessment of gestation, lactation and fasting on stable isotope ratios in northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*). *Marine Mammal Science*, 26(4), pp. 880–895. doi:10.1111/j.1748-7692.2010.00372.x
- Hamilton, A. 1951. Is the Guadalupe fur seal returning?. *Natural History*. American Museum of Natural History, 60, pp. 90–96. Consultado el 15 de enero de 2021 de: <http://hdl.handle.net/2246/6381>
- Hanni, K. D., Long, D. J., Jones, R. E., Pyle, P. y Morgan, L. E. 1997. Sightings and Strandings of Guadalupe Fur Seals in Central and Northern California, 1988–1995. *Journal of Mammalogy*, 78(2), pp. 684–690. doi:10.2307/1382920
- Hernández-Camacho, C. J. y Trites, A. W. 2018. Population viability analysis of Guadalupe fur seals *Arctocephalus townsendi*. *Endangered Species Research*, 37, pp. 255–267. doi:10.3354/esr00925

- Hernández-Montoya, J. C. 2009. Distribución, abundancia y estructura alimentaria del lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) en Isla Guadalupe, México . Tesis de Maestría . Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C. 95 pp. Consultado el 25 de septiembre de 2019 de: <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/799>
- Hildebrandt, W. R. y Jones, T. L. 1992. Evolution of marine mammal hunting: A view from the California and Oregon coasts. *Journal of Anthropological Archaeology*, 11(4), pp. 360–401. doi:10.1016/0278-4165(92)90013-2
- Hofmeyr, G. J. G., Bester, M. N. y Jonker, F. C. 1997. Changes in population sizes and distribution of fur seals at Marion Island. *Polar Biology*, 17(2), pp. 150–158. doi:10.1007/s003000050117
- Hoving, H.-J. T., Gilly, W. F., Markaida, U., Benoit-Bird, K. J., Brown, Z. W., Daniel, P., Field, J. C., Parassenti, L., Liu, B. y Campos, B. 2013. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. *Global Change Biology*, 19(7), pp. 2089–2103. doi:10.1111/gcb.12198
- Howard, E. M., Penn, J. L., Frenzel, H., Seibel, B. A., Bianchi, D., Renault, L., Kessouri, F., Sutula, M. A., McWilliams, J. C. y Deutsch, C. 2020. Climate-driven aerobic habitat loss in the California Current System. *Science Advances*, 6(20), pp. 1-11. doi:10.1126/sciadv.aay3188
- Hubbs, C. L. 1956. Back from oblivion: The Guadalupe fur seal still a living species. *Pacific Discovery California Academy of Sciences*, 9, pp. 14-21.
- Hubbs, C. L. 1979. Guadalupe Fur Seal. En: Food and Agriculture Organization of the United Nations. Working Party on Marine Mammals, *Mammals in the Seas: Pinniped species summaries and report on sirenians*. Rome, Italy. Consultado el 02 de octubre de 2020 de: <https://books.google.com.mx/books?id=ZbLwAAAAMAAJ>
- Hucke-Gaete, R., Osman, L. P., Moreno, C. A. y Torres, D. 2004. Examining natural population growth from near extinction: the case of the Antarctic fur seal at the South Shetlands, Antarctica. *Polar Biology*, 27(5), pp. 304–311. doi:10.1007/s00300-003-0587-8
- Huey, L. M. 1930. Past and Present Status of the Northern Elephant Seal with a Note on the Guadalupe Fur Seal. *Journal of Mammalogy*, 11(2), pp. 188-194. doi:10.2307/1374066
- Jacox, M. G., Hazen, E. L., Zaba, K. D., Rudnick, D. L., Edwards, C. A., Moore, A. M. y 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), pp. 7072–7080. doi:10.1002/2016GL069716
- Jones, H. P. y Schmitz, O. J. 2009. Rapid Recovery of Damaged Ecosystems. *PLoS ONE*, 4(5), pp. 1-6. doi:10.1371/journal.pone.0005653
- Juárez-Ruiz, A., Elorriaga-Verplancken, F. R., Moreno-Sánchez, X. G., Aguíniga-García, S., Amador-Capitanachi, M. J. y Gálvez, C. 2018. Diversification of foraging habits among Guadalupe fur seals from their only well-established breeding colony, Guadalupe Island, Mexico. *Marine Biology*, 165(86), pp. 1-12. doi:10.1007/s00227-018-3339-6

- Kalberer, S., Meise, K., Trillmich, F. y Krüger, O. 2018. Reproductive performance of a tropical apex predator in an unpredictable habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(108), pp. 1-12. doi:10.1007/s00265-018-2521-7
- Kéry, M. y Royle, J. A. 2016. Applied hierarchical modeling in ecology: analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS. Academic Press, London, UK. doi:10.1016/j.rmb.2017.03.028
- Kéry, Marc y Schaub, Michael. 2012. Bayesian Population Analysis using WinBUGS. Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Keyl, F., Argüelles, J., Mariátegui, L. y Tafur, R. 2008. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 49, pp. 119-128.
- Kirkwood, R., Pemberton, D., Gales, R., Hoskins, A. J., Mitchell, T., Shaughnessy, P. D. y Arnould, J. P. Y. 2010. Continued population recovery by Australian fur seals. *Marine and Freshwater Research*, 61(6), pp. 695-701. doi:10.1071/MF09213
- Koslow, J. A. y Allen, C. 2011. The influence of the ocean environment on the abundance of market squid, *Doryteuthis (Loligo) opalescens*, paralarvae in the Southern California Bight. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 52, pp. 205-213.
- Kunish, E. H. 2011. Northern Fur Seal Reproductive Rates and Early Maternal Care . Tesis de Maestría en Ciencias, Oregon State University. 135 pp. Consultado el 20 de enero de 2022 de: [https://ir.library.oregonstate.edu/concern/graduate\\_thesis\\_or\\_dissertations/5m60qv40s](https://ir.library.oregonstate.edu/concern/graduate_thesis_or_dissertations/5m60qv40s)
- Laake, J. L., Lowry, M. S., Delong, R. L., Melin, S. R. y Carretta, J. V. 2018. Population growth and status of California sea lions. *The Journal of Wildlife Management*, 82(3), pp. 583–595. doi:10.1002/jwmg.21405
- Lavaniegos, B. E., Gaxiola-Castro, G., Jiménez-Pérez, L. C., González-Esparza, M. R., Baumgartner, T. y García-Cordova, J. 2003. 1997-98 El Niño effects on the pelagic ecosystem of the California current off Baja California, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42(3), pp. 483–494.
- Lavigne, D. M. y Schmitz, O. J. 1990. Global warming and increasing population densities: a prescription for seal plagues. *Marine Pollution Bulletin*, 21(6), pp. 280–284. doi:10.1016/0025-326X(90)90590-5
- Le Boeuf, B. J. 1981. Elephant Seals. En: B. J. Le Boeuf y S. Kaza (Eds.), *The Natural History of Año Nuevo*. Boxwood Press, Pacific Grove, CA.
- Litz, M., Brodeur, R., Emmett, R., Heppell, S., Rasmussen, R., O’Higgins, L. y Morris, M. 2010. Effects of variable oceanographic conditions on forage fish lipid content and fatty acid composition in the northern California Current. *Marine Ecology Progress Series*, 405, pp. 71–85. doi:10.3354/meps08479
- Lotze, H. K., Coll, M., Magera, A. M., Ward-Paige, C. y Airoldi, L. 2011. Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(11), pp. 595–605. doi:10.1016/j.tree.2011.07.008



- Lunn, N. J., Boyd, I. L. y Croxall, J. P. 1994. Reproductive Performance of Female Antarctic Fur Seals: The Influence of Age, Breeding Experience, Environmental Variation and Individual Quality. *The Journal of Animal Ecology*, 63(4), pp. 827-840. doi:10.2307/5260
- Lynn, R. J. y Simpson, J. J. 1987. The California Current system: the seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92(12), pp. 947–966. doi: 10.1029/JC092iC12p12947
- Maravilla-Chavez, M. O. y Lowry, M. S. 1999. Incipient breeding colony of Guadalupe fur seals at Isla Benito del Este, Baja California, Mexico. *Marine Mammal Science*, 15(1), pp. 239–241. doi:10.1111/j.1748-7692.1999.tb00796.x
- Mcclatchie, S., Field, J., Thompson, A. R., Gerrodette, T., Lowry, M., Fiedler, P. C., Nieto, K. M. y Vetter, R. D. 2016. Food limitation of sea lion pups and the decline of forage off central and southern California. *Royal Society Open Science*, 3(3), pp. 1-9. doi: 10.1098/rsos.150628
- McCue, L. M., Fahy, C. C., Greenman, J. y Wilkinson, K. 2021. Status Review of the Guadalupe Fur Seal (*Arctocephalus townsendi*). National Marine Fisheries Service, Protected Resources Division, West Coast Region, Long Beach, California, 95 pp.
- Mclaren, I. A. y Smith, T. G. 1985. Population ecology of seals: retrospective and prospective views. *Marine Mammal Science*, 1(1), pp. 54–83. doi:10.1111/j.1748-7692.1985.tb00531.x
- Mejía-Rebollo, A., Quiñónez-Velázquez, C., Salinas-Zavala, C. A. y Markaida, U. 2008. Age, growth and maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas* d'orbigny, 1835) off the Western Coast of the baja California peninsula. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 49, pp. 256–262.
- Melin, S., Orr, A., Harris, J., Laake, J. y DeLong, R. 2012. California sea lions: An indicator for integrated ecosystem assessment of the California current system. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 53, pp. 140–152.
- Melin, S. R. y DeLong, R. L. 1999. Observations of a Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*) female and pup at San Miguel Island, California. *Marine Mammal Science*, 15(3), pp. 885–888. doi:10.1111/j.1748-7692.1999.tb00854.x
- Melin, S. R., Orr, A. J., Harris, J. D., Laake, J. L. y DeLong, R. L. 2012. California sea lions: An indicator for integrated ecosystem assessment of the California current system. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 53, pp. 140-152.
- MMPA, Marine Mammal Protection Act of 1972. 2019, Marzo. Consultado el 9 de Marzo de 2022, de [https://media.fisheries.noaa.gov/2021-04/mmpa\\_2018\\_revised\\_march\\_2019-508\\_%282%29.pdf?null](https://media.fisheries.noaa.gov/2021-04/mmpa_2018_revised_march_2019-508_%282%29.pdf?null)
- Norris, T. y Elorriaga-Verplancken. 2019. Guadalupe Fur Seal Population Census and Tagging in Support of Marine Mammal Monitoring Across Multiple Navy Training Areas in the Pacific Ocean, 2018-2019. Informe Técnico N.º N62473-18-2-0004. Naval Facilities Engineering Command Southwest, Environmental Core, San Diego, CA., 74 pp.
- Norris, T. y Elorriaga-Verplancken. 2020. Guadalupe Fur Seal Population Census and Tagging in Support of Marine Mammal Monitoring Across Multiple Navy Training Areas in the Pacific Ocean, 2019-2020.

- Informe Técnico N.º N62473-18-2-0004. Naval Facilities Engineering Command Southwest, Environmental Core, San Diego, CA., 22 pp.
- Peterson, R. S., Hubbs, C. L., Gentry, R. L. y DeLong, R. L. 1968. The Guadalupe fur seal: habitat, behavior, population size, and field identification. *Journal of Mammalogy* 49(4), pp. 665–675. doi: 10.2307/1378727
- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M. y Pelletier, F. 2017. Long-term fitness consequences of early environment in a long-lived ungulate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, pp. 1-7. doi:10.1098/rspb.2017.0222
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*, pp. 20-30. doi:10.1.1.13.3406
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rayner, N. A. 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research*, 108(D14), pp. 1-37. doi:10.1029/2002JD002670
- Ream, R. R., Sterling, J. T. y Loughlin, T. R. 2005. Oceanographic features related to northern fur seal migratory movements. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(5–6), pp. 823–843. doi:10.1016/j.dsr2.2004.12.021
- Reeves, R. R. 2002. Conservation efforts. En: W.F. Perrin, B. Würsig, and J.G.M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. 2.<sup>a</sup> ed. Academic Press, California, New York y London.
- Roux, J. P. 1987. Recolonization Processes in the Subantarctic Fur Seal, *Arctocephalus tropicalis*, on Amsterdam Island. Status, Biology, and Ecology of Fur Seals. En: Croxall, J.P. and R.L. Gentry (Eds.), *Status, biology and Ecology of fur seals*. NOAA Technical Report NMFS., 51, pp. 79–81.
- Rue, H., Martino, S. y Chopin, N. 2009. Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 71(2), pp. 319–392. doi:10.1111/j.1467-9868.2008.00700.x
- Seagars, J. D. 1984. Guadalupe Fur Seal, Status Review. Informe Técnico N.º SWR-84-6. National Oceanic and Atmospheric Administration, California, 29 pp.
- Sellheim, N. 2018. *The Seal Hunt: Cultures, Economies and Legal Regimes*. Koninklijke Brill, Leiden, The Netherlands. doi: 10.1163/9789004378612
- SEMARNAT. 2010, diciembre 30. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Consultado el 5 de agosto de 2018, de: <https://www.gob.mx/profepa/documentos/norma-oficial-mexicana-nom-059-semarnat-2010>
- SEMARNAT. 2018. Programa de Acción para la Conservación de la Especie Lobo Fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*). SEMARNAT/CONANP, México. Consultado el 20 de noviembre de

2021 de: <https://www.gob.mx/conanp/documentos/programa-de-accion-para-la-conservacion-de-la-especie-pace-lobo-fino-de-guadalupe-arctocephalus-townsendi>

- Shaughnessy, P. David, Goldsworthy, S. D. y Libke, J. A. 1995. Changes in the abundance of New Zealand fur seals, *Arctocephalus forsteri*, on Kangaroo Island, South Australia. *Wildlife Research*, 22(2), pp. 201–215. doi: 10.1071/wr9950201
- Shaughnessy, Peter D. y Goldsworthy, S. D. 2015. Increasing abundance of pups of the long-nosed fur seal (*Arctocephalus forsteri*) on Kangaroo Island, South Australia, over 26 breeding seasons to 2013–14. *Wildlife Research*, 42(8), pp. 619–632. doi:10.1071/WR14209
- Sinclair, A., Floyd, R., Shepherd, A. y Lawrence, L. 1996. Mammal populations: fluctuation, regulation, life history theory and their implications for conservation. En: RB Floyd, AW Sheppard; PJ De Barro, *Frontiers of population ecology*. CSIRO, Melbourne.
- Snider, S. B. y Brimlow, J. N. 2013. An Introduction to Population Growth. Nature Education Knowledge Project. Consultado el 27 de octubre de 2022, de: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/an-introduction-to-population-growth-84225544/>
- Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera y Participación Estatal Abuloneros y Langosteros S. C. L. 2017. Turismo comunitario por la cooperativa de pescadores de Isla Guadalupe, México, 2017 - 2030. Manifestación de Impacto Ambiental, modalidad particular. Ensenada, Baja California. 65 pp. Consultado el 22 de septiembre de 2022, de: <https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgiraDocs/documentos/bc/resumenes/2017/02BC2017TD023.pdf>
- Stirling, I. 1975. Factors affecting the evolution of social behaviour in the Pinnipedia. *Rapports et Proces-verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Éxploration de la Mer*, 169, pp. 205–212. Consultado el 27 de julio de 2022 de: <https://eurekamag.com/research/026/619/026619221.php>
- Thompson, A. R., Harvey, C. J., Sydeman, W. J., Barceló, C., Bograd, S. J., Brodeur, R. D., Fiechter, J., Field, J. C., Garfield, N., Good, T. P., Hazen, E. L., Hunsicker, M. E., Jacobson, K., Jacox, M. G., Leising, A., Lindsay, J., Melin, S. R., Santora, J. A., Schroeder, I. D., Williams, G. D. 2019. Indicators of pelagic forage community shifts in the California Current Large Marine Ecosystem, 1998–2016. *Ecological Indicators*, 105, pp. 215–228. doi:10.1016/j.ecolind.2019.05.057
- Torres-García, A. 1991. Estudio demográfico del lobo fino de Guadalupe *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897) en la Isla Guadalupe, B.C. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Mexico. 83 pp. Consultado el 13 de agosto de 2019 de: <http://132.248.9.195/ptd2013/anteriores/0165994/0165994.pdf>
- Townsend, H. 1897. The Fur-Seal Investigation of 1896. *Science*, 5(116), pp. 453–455. doi: 10.1126/science.5.116.453
- Trillmich, F. 1990. The Behavioral Ecology of Maternal Effort in Fur Seals and Sea Lions. *Behaviour*, 114(1–4), pp. 3–20. doi:10.1163/156853990X00022
- Trillmich, F. y Wolf, J. B. W. 2008. Parent–offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(3), pp. 363–375. doi:10.1007/s00265-007-0423-1

- Van Noord, J. E. y Dorval, E. 2017. Oceanographic influences on the distribution and relative abundance of market squid paralarvae (*Doryteuthis opalescens*) off the Southern and Central California coast. *Marine Ecology*, 38(3), pp. 1-11. doi:10.1111/maec.12433
- Vandermeer, J. 2010. How populations grow: the exponential and logistic equations. *Nature Education Knowledge*, Consultado el 8 de mayo de 2021, de: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/how-populations-grow-the-exponential-and-logistic-13240157/>
- Wade, P. R. 2018. Population Dynamics. En: B. Würsig, J.G.M. Thewissen y K.M. Kovacs, *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3.<sup>a</sup> ed. Academic Press, London, San Diego, Cambridge and Oxford. doi: 10.1016/C2015-0-00820-6
- Weber, D. S., Stewart, B. S. y Lehman, N. 2004. Genetic Consequences of a Severe Population Bottleneck in the Guadalupe fur Seal (*Arctocephalus townsendi*). *Journal of Heredity*, 95(2), pp. 144–153. doi:10.1093/jhered/esh018
- Wedgforth, H. M. 1928. The Guadalupe fur seal. *San Diego Zoological Society*, 3, pp. 4–9.
- Wells, B., Field, J., Thayer, J., Grimes, C., Bograd, S., Sydeman, W., Schwing, F. y Hewitt, R. 2008. Untangling the relationships among climate, prey and top predators in an ocean ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 364, pp. 15–29. doi:10.3354/meps07486
- Wynen, L. P., Goldsworthy, S. D., Insley, S. J., Adams, M., Bickham, J. W., Francis, J., Gallo, J. P., Hoelzel, A. R., Majluf, P., White, R. W. G. y Slade, R. 2001. Phylogenetic Relationships within the Eared Seals (Otariidae: Carnivora): Implications for the Historical Biogeography of the Family. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2), pp. 270–284. doi:10.1006/mpev.2001.1012
- Xiu, P., Chai, F., Curchitser, E. N. y Castruccio, F. S. 2018. Future changes in coastal upwelling ecosystems with global warming: The case of the California Current System. *Scientific Reports*, 8, pp. 1-9. doi:10.1038/s41598-018-21247-7
- Zeidberg, L. D., Butler, J. L., Ramon, D., Cossio, A., Stierhoff, K. L. y Henry, A. 2012. Estimation of spawning habitats of market squid (*Doryteuthis opalescens*) from field surveys of eggs off Central and Southern California: Egg bed ecology of California market squid. *Marine Ecology*, 33(3), pp. 326–336. doi:10.1111/j.1439-0485.2011.00498.x
- Zeidberg, L. y Hamner, W. 2002. Distribution of squid paralarvae, *Loligo opalescens* (Cephalopoda: Myopsida), in the Southern California Bight in the three years following the 1997-1998 El Niño. *Marine Biology*, 141(1), pp. 111–122. doi:10.1007/s00227-002-0813-x