

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**PATRONES DE RESIDENCIA Y USO DE HABITAT DEL
TIBURON "PUNTA NEGRA" *Carcharhinus limbatus* EN
LAS ISLAS GALÁPAGOS Y LA ISLA DEL COCO**

Proyecto de Investigación

Nicolás Antonio Dávalos Malo
Alex Hearn, Ph.D., Director de Tesis

Licenciatura de Biología

Tesis de grado presentada como requisito para la
obtención del título de licenciatura de Biología.

Quito, 21 de diciembre de 2018

Universidad San Francisco de Quito USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**HOJA DE CALIFICACION
DE TRABAJO DE TITULACIÓN**

**PATRONES DE RESIDENCIA Y USO DE HABITAT DEL
TIBURON "PUNTA NEGRA" *Carcharhinus limbatus* EN LAS ISLAS
GALAPAGOS Y LA ISLA DEL COCO**

Nicolás Antonio Dávalos Malo

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico:

Alex Hearn, Ph.D.

Firma del profesor:

Quito, 21 de diciembre de 2018

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma:

Nombre:

Nicolás Antonio Dávalos Malo

Código:

00127925

C. I.:

1713736583

Lugar y fecha:

Quito, 21 de diciembre de 2018

RESUMEN

El tiburón punta negra (*Carcharhinus limbatus*) es una especie costera distribuida globalmente en océanos tropicales y subtropicales. Su población global esta subdividida en diferentes poblaciones separadas con características particulares, como la poco entendida población del Pacífico Este Tropical. Mediante el uso de telemetría acústica se estudiaron los patrones de movimiento y residencia de 22 tiburones punta negra durante 12 años en las áreas marinas protegidas del archipiélago de Galápagos e Isla del Coco. Estos datos fueron recopilados por la red internacional de científicos de MigraMar con lo cual se busca generar una línea base de información sobre el movimiento y comportamiento de esta especie en el Pacífico Este Tropical y así entender el nivel de protección que estas áreas marinas protegidas brindan a este tiburón. El estudio demostró los diversos patrones de vida del tiburón punta negra dependiendo del tipo de hábitat que ocupa, teniendo patrones de uso diurno y altamente residente a zonas clave en islas oceánicas y patrones bastante menos marcados en zonas interconectadas de archipiélago. Tanto las poblaciones de Isla del Coco como de Galápagos demostraron ausencia de conectividad entre ambas localidades debido a su marcada residencia por su zona de marcaje. A pesar de esto se observó evidencia de posibles patrones migratorios fuera de sus respectivas áreas de vida durante ciertos periodos del año que pueden reflejar estacionalidad y un posible ciclo reproductivo. Al parecer estas áreas marinas protegidas brindan protección significativa a especies de tiburones costeros residentes, a pesar de que la posible migración evidenciada puede afectar su sobrevivencia fuera de la reserva.

Palabras clave: tiburones, migración, residencia, Galápagos, Isla del Coco, movimientos, conectividad, protección.

ABSTRACT

The blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) is a coastal shark species widely distributed in tropical and subtropical oceans around the world. Its global population is divided in separate subpopulations with particular characteristics, such as the poorly understood population of the Eastern Tropical Pacific. With the use of acoustic telemetry this study investigated the residency and movement patterns of 22 sharks throughout 12 years of study in the marine protected areas of Galapagos and Cocos Island. The data was generated an international network of scientists known as MigraMar in order to generate a base line of information about the movement and behavior of this species in the Eastern Tropical Pacific, and with this understand the level of protection that these marine protected areas provide to this shark. The study demonstrated the diverse behavioral patterns that the blacktip shark demonstrates according to the habitat it occupies, being marked diurnal and highly resident to hotspots in oceanic islands and substantially less obvious patterns in archipelago interconnected habitats. Populations from Galapagos and Cocos Island demonstrated a lack of connectivity between these protected areas due to the high site fidelity of the species. Still, there was enough evidence to support a possible migratory pattern outside their respective life areas, which could reflect seasonality or a possible reproductive cycle. Apparently marine protected areas such as these allow for significant protection for resident coastal sharks even though the possible seasonal migration observed could make them susceptible to fishing outside the reserves.

Key words: sharks, migration, residency, Galapagos, movements, protection, connectivity.

Tabla de Contenidos

RESUMEN	4
ABSTRACT	5
Índice de Figuras	8
Índice de Tablas	8
I.- INTRODUCCIÓN:	9
II.- MARCO TEÓRICO:	11
1.- Biología y ecología de la especie	16
III.- OBJETIVOS:	21
IV.- AREA DE ESTUDIO	22
Mapa de la región:	23
1.- Pacífico Este Tropical.....	24
2.- Galápagos	25
3.- Isla del Coco	30
V.- MATERIALES Y MÉTODOS	33
VI.- RESULTADOS	40
1.- Conectividad:	43
1.1.- Zona Darwin y Wolf.....	44
1.2.- Zona Baltra	44
1.3.- Isla del Coco.	45
.....	46
2.- Temporalidad:	47
2.1.- Zona Darwin y Wolf.....	47
2.2.- Zona Baltra	48
2.3.- Isla del Coco	50
3.- Residencia:	50
3.1.- Zona Darwin y Wolf.....	52
3.2.- Zona Baltra	53
3.3.- Isla del Coco.	56
4.- Patrones diales:	58
4.1.- Zona Darwin y Wolf.....	58
4.2.- Zona Baltra	59
4.3.- Isla del Coco.	62
VII.- DISCUSION:	63
1.- Darwin y Wolf:	65
2.- Zona Baltra:	69
3.- Isla del Coco:	78
VIII.- CONCLUSIONES	86
IX.- AGRADECIMIENTOS	88
IX.- ANEXOS	89
Anexo 1.- Patrones diales cercanos a la zona Baltra.....	89
Anexo 2.- Patrón dial de Canal, Isla del Coco	89
Anexo 3.- Patrones diales en Darwin y Wolf.....	90
Anexo 4.- Índice de Residencia por Receptor.....	91

Anexo 5.- Detecciones de individuo por receptor	92
Anexo 7.- Estadística Circular.....	95
Anexo 8.- Análisis estadísticos	96
Anexo 9.- Patrones diales por individuo.....	98
.....	99
X.- REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	105

Índice de Figuras

Figura 1. Mapa del Pacífico Este Tropical y áreas de estudio.....	23
Figura 2. Receptores zona central de Galápagos	26
Figura 3. Receptores Zona Baltra.	28
Figura 4. Receptores Darwin y Wolf	29
Figura 5. Receptores Isla del Coco	32
Figura 6. Detecciones por receptor	43
Figura 7. Detecciones por transmisor	43
Figura 8. Detecciones temporales de cada tiburón	46
Figura 9. Eventos de Residencia Darwin y Wolf.....	52
Figura 10. Eventos de Residencia Zona Baltra.....	54
Figura 11. Eventos de Residencia cercanos a Zona Baltra	55
Figura 12. Eventos de Residencia Isla del Coco.....	57
Figura 13. Patrones diales más representativos de Darwin y Wolf	59
Figura 14. Patrones diales canal de Seymour, Zona Baltra	60
Figura 15. Patrones diales costa norte de Santa Cruz, Zona Baltra	61
Figura 16. Patrones diales representativos cercanos a Zona Baltra	61
Figura 17. Patrones diales representativos Isla del Coco.....	62
Figura 18. Patrones diales de receptores cerca de la zona Baltra	89
Figura 19. Patrones diales en Darwin y Wolf	90
Figura 20. Detecciones por localidad.....	94

Índice de Tablas

Tabla 1. Metadata.....	41
Tabla 2. Índice de Residencia General	51
Tabla 3. Índice de residencia por localidad (IRL)	91
Tabla 4. Estadística circular	95

I.- INTRODUCCIÓN:

Los tiburones se consideran en la actualidad uno de los grupos de depredadores más amenazados en el mundo debido a la demanda y al alto precio que reciben sus aletas en el mercado asiático. Esto ha determinado una significativa disminución de sus poblaciones a nivel global (Dulvy, 2014) y ha generado preocupación por su importante rol como moderadores de las funciones de los ecosistemas marinos, por ser consideradas especies clave además de ser especies paraguas y bandera (Bornatowski, 2014. Fong, 2002). La denominación de especies clave se les otorga a aquellas que afectan a otras especies en su comunidad, así como la estructura y la funcionalidad del ecosistema de una manera que exceda el efecto esperado con respecto a su abundancia. Por otro lado, las especies paraguas son esas especies que requieren grandes extensiones de ecosistema en buen estado para el mantenimiento de poblaciones mínimas viables, con lo que su protección garantiza la conservación de especies simpátricas, de menor nivel trófico o áreas significativas de hábitat. Por último, las especies bandera se reconocen por ser especies carismáticas que sirven como símbolo para la atracción de fondos y el apoyo público y gubernamental (Isasi-Catala, 2011). Estas tres características son esenciales para identificar especies de importancia para la conservación. Los tiburones no solo representan especies emblemáticas marinas, sino predadores en el tope de la cadena alimenticia y reguladores de su ecosistema con áreas de vida generalmente extensas, características que hacen a este grupo de especies un eje importante en la biología de la conservación.

Uno de los tiburones más comunes en el Pacífico Este Tropical es el tiburón Punta Negra o Blacktip (*Carcharhinus limbatus*). Esta es una especie distribuida mundialmente a lo largo de los océanos de aguas cálidas y tropicales, habitando las costas continentales, arrecifes e islas oceánicas (Dudley, 1993). El tiburón punta negra se considera una especie residente costera a pesar de tener una amplia capacidad de movimiento que le permite realizar migraciones de cientos de kilómetros (Castro, 1996). Se lo puede reconocer por la oscura pigmentación en las puntas de sus aletas que lo distingue de otras especies y sus movimientos rápidos y fuertes, además de sus característicos saltos fuera del agua (Castro, 1996).

Aunque existe información sobre la forma de vida de *C. limbatus* en otras regiones, los patrones de residencia, uso de hábitat, movimiento y migraciones de esta especie en el Pacífico Este Tropical están aún poco comprendidos, y los impactos antropogénicos directos o indirectos sobre esta especie son raramente cuantificados.

Este estudio busca analizar los patrones de uso de hábitat de *C. limbatus*, sus movimientos y migraciones para entender más de cerca su historia de vida, ecología y comportamiento en las islas Galápagos y la isla del Coco, dos áreas marinas protegidas de importancia en el Pacífico Este Tropical, con el fin de generar información que permita la conservación informada de esta especie en la región.

II.- MARCO TEÓRICO:

Las áreas marinas protegidas (AMP) son zonas designadas para la protección de ecosistemas, procesos, hábitats y especies marinas, las cuales pueden contribuir a la restauración y recuperación de recursos marinos para el enriquecimiento social, económico y cultural de las poblaciones que dependen de ellos. (The Case for MPA's, 2017) Las AMP comprenden reservas marinas, zonas marinas de exclusión (no-take zones) entre otros, cada una con un diferente nivel de protección y un rango de actividades permitidas dentro de su área.

Actualmente las AMP están siendo ampliamente utilizadas en zonas costeras como herramientas de manejo y conservación para la protección de especies y ecosistemas vulnerables a la explotación (Knip, 2012). A pesar de que los detalles sobre el funcionamiento y verdadero potencial de las AMP no se conocen en su totalidad, existe creciente evidencia de los beneficios que estas pueden brindar a los ecosistemas marinos y a varias especies en peligro (Knip, 2012). Las AMP activamente protegidas han demostrado ser esenciales para la conservación de varias especies marinas en peligro en todo el mundo. Su efectividad se ha demostrado en especies altamente explotadas y de alto valor comercial como peces carnívoros pelágicos o demersales de altos niveles tróficos. Estas áreas protegidas mantienen biomásas de hasta cinco veces más que en zonas marinas sin protección o con una protección limitada (Edgar, 2011).

Las AMP varían en forma y tamaño, desde pequeñas áreas costeras aisladas, hasta redes de zonas protegidas o áreas extensas (>100,000 km²) que comprenden tanto ecosistemas pelágicos como costeros (Hays, 2014). Últimamente existe una tendencia a

nivel global para favorecer la creación de AMPs grandes, remotas y de naturaleza pelágica, lo cual ha incrementado substancialmente el área protegida en los océanos mundialmente (White, 2017). A pesar de los esfuerzos por incrementar el tamaño de las AMPs, varios estudios han demostrado mediante marcaje satelital con megafauna migratoria o altamente móvil que las AMP extensas (>54,000 km²) proveen protección sustancial, aunque incompleta para la mayoría de especies con amplias áreas de vida (Hays, 2014; White, 2017). Sin embargo, existe una creciente duda sobre los efectos que estas grandes AMP pueden tener en la conservación de especies altamente móviles como los tiburones (Knip, 2012).

Debido a esta incertidumbre, el interés por los patrones de movimiento de especies marinas se ha incrementado sustancialmente en los últimos años, y a pesar del creciente número de estudios dedicados a entender los patrones de movimiento y residencia de varias especies, se considera todavía un campo relativamente nuevo; razón por la cual existe poca información al respecto comparado con otros aspectos biológicos y ecológicos.

La mayoría de los estudios de movimiento en animales marinos se enfocan en especies de altos niveles tróficos, no solo por su mayor tamaño y capacidad de dispersión, sino también como herramientas de conservación. Entre estos, los tiburones han recibido especial atención por su importancia percibida en el funcionamiento del ecosistema marino y por considerarse uno de los grupos de depredadores más amenazados en el mundo (Dulvy, 2014; Fong, 2002). La disminución poblacional de varias especies de tiburones a nivel global debido a la sobrepesca y la degradación del hábitat costero ha generado incertidumbre y preocupación sobre el futuro de muchas

especies de tiburones y la salud de los ecosistemas que habitan (Knip, 2012). La mayor preocupación proviene de la gran importancia percibida que los depredadores tope como los tiburones tienen para la salud y funcionamiento de los delicados ecosistemas marinos debido al delicado balance de su compleja red alimenticia (Stevens, 2000). La capacidad de los tiburones de influenciar la composición de la comunidad y la abundancia relativa de especies presa provee cierta estabilidad trófica para el funcionamiento normal del ecosistema. Estos depredadores controlan las poblaciones tanto de forma directa mediante la ingestión de la presa o indirecta mediante la alteración del comportamiento de otras especies debido al riesgo de depredación (Speed, 2010). Por lo tanto, la reducción en la densidad de tiburones puede llevar al crecimiento descontrolado de la población de meso-depredadores, el incremento de competencia y la reducción o desbalance de poblaciones de especies bajo influencia de depredación. En muchos de estos casos la eliminación o reducción de la densidad de tiburones puede reducir la estabilidad y resiliencia del ecosistema lo cual puede llevar a un efecto en cascada que lleve a la desproporcionada reducción de poblaciones en ciertas partes de la red trófica (Speed, 2010).

La importancia ecológica de depredadores grandes y móviles de tope de cadena como los tiburones en las funciones de los ecosistemas marinos hace imprescindible entender más de cerca los patrones de movimiento, tiempo de residencia dentro de una AMP y el nivel de protección que pueden brindar los diferentes tipos de AMP durante diversas etapas de sus vidas. Entender esto es esencial debido a que la protección incompleta del espacio de vida de un individuo puede ser drásticamente impactante para ciertas especies de tiburones por su baja fecundidad, lenta madurez sexual y alta susceptibilidad a las presiones pesqueras (White, 2017; Fong, 2002).

La dificultad en entender los patrones de uso de hábitat de muchas especies de tiburones costeros se debe a las complejas interacciones que estos depredadores mantienen con sus ecosistemas, un factor que limita la selección de su área de vida (Keeney, 2006).

Un área de vida se define como la subregión más pequeña de una zona que concentra una porción significativa del espacio que utiliza un animal. Así mismo, dependiendo de la proporción de tiempo que el animal utilice el área, se puede identificar preferencias de hábitat o zonas de residencia en un estrato de tiempo específico (Carrier, 2012).

Existe una correlación natural entre el tamaño del animal y el tamaño del área de vida sugiriendo que animales más grandes necesitan más espacio para conseguir los recursos suficientes y acomodar sus comportamientos. A pesar de que existe consistencia con esta idea a través de varios estudios, existe variabilidad considerable entre especies del mismo tamaño (Speed, 2010). Como una generalización, los tiburones costeros residentes de hasta 2.5 m de tamaño total parecen estar limitados a áreas menores de 100 km² (Speed, 2010). A pesar de esto no es poco común que tiburones con áreas de vida limitadas hagan extensas excursiones que se extiendan bastante más que su área de vida usual como demostraron White *et.al* (2017) con *C. amblyrhynchus*, y Heupel *et.al.*(2004) con *C. limbatus*.

Según Johnson (1980) la selección de hábitat es un proceso jerárquico, con diferentes factores actuando en diferentes escalas incluyendo rango geográfico, rango

de vida, y uso de hábitat dentro del mismo. Tanto factores físicos (salinidad, temperatura, profundidad, etc.), químicos (oxígeno disuelto), bióticos (vegetación, comunidades, predadores, presas, etc.), e interacciones sociales (organización social, competencia inter-específica, actividad reproductiva, etc.) pueden influenciar el uso de hábitat en todas sus escalas. (Carrier, 2012).

El uso inter-específico de áreas de vida en especies marinas es un área de estudio poco desarrollada a pesar de la importancia que tiene para identificar zonas con funciones específicas para cada especie en temas de conservación. A pesar de que la identificación, descripción y protección de ciertas áreas de vida, tales como las áreas comunales de crianza de tiburones neonatos y juveniles en el pasado, el conocimiento sobre el hábitat que los tiburones utilizan durante otras fases de su vida es casi nulo (Carrier, 2012), y se considera una medida de conservación incierta para tiburones con amplios rangos de vida durante su adultez (Espinoza, 2014).

La diversidad en patrones de movimientos y extensas distancias recorridas en ciertas especies de tiburones demuestran la complejidad del comportamiento, incluso en aquellas especies que se creían íntimamente asociadas a ecosistemas de arrecifes, como algunos tiburones costeros (ej: *C. amblyrhynchos*) (White, 2017). Estas diferencias de comportamiento inter e inter-específicas al igual que el contexto ecológico de cada especie aumenta la dificultad en el diseño y funcionamiento de las AMP (Speed, 2010). A pesar de que la conservación de tiburones es una de las metas principales de muchas AMP extensas, los patrones de uso de hábitat y movimiento de estas especies están aún poco estudiados. Debido a estos factores es necesario generar información sobre los

patrones de movimiento de varias especies para crear predicciones certeras sobre el beneficio, valor y efectividad a largo plazo de las AMP (Espinoza, 2014).

Los tiburones en general demuestran un complejo comportamiento, tanto en sus patrones de movimiento como en su uso de hábitat, que son afectados por factores físicos (salinidad, temperatura, profundidad, etc.), químicos (oxígeno disuelto) y bióticos (vegetación, comunidades, predadores, presas, etc.), e interacciones sociales (organización social, competencia inter-específica, actividad reproductiva, etc.), que dificultan el diseño y funcionamiento de las AMP (White, 2017). Esto hace que sea imprescindible conocer más profundamente el comportamiento de los tiburones para crear predicciones certeras sobre el beneficio a largo plazo de las AMP (Espinoza, 2014).

1.- Biología y ecología de la especie

El tiburón punta negra *Carcharhinus limbatus* es una de las especies de peces cartilagosos más pescadas en la industria pesquera americana. *C. limbatus* es una especie importante en las pesquerías comerciales, artesanales y deportivas para la industria del Atlántico entre Carolina del sur y Luisiana (Castro, 1996) y se considera una especie común para la industria pesquera del Pacífico Este entre México y Ecuador (Kato, 1964). En las costas ecuatorianas *C. limbatus* representa solamente el 0,5% del total de desembarques de elasmobranquios, un total estimado de 23,4 toneladas de esta especie por año según el informe del Instituto Nacional de Pesca del 2007 (Ruiz, 2007). Estudios más actualizados estiman un total de 58.7 toneladas (1,862 individuos) de tiburón punta negra desembarcadas entre los años 2008 y 2013 en los puertos más

importantes del Ecuador, lo cual es considerado una subestimación significativa por no tomar en cuenta la pesca a pequeña escala (Martínez-Ortiz, 2015). Las cifras expuestas no consideran la pesca en la Reserva Marina de Galápagos, a pesar de que puede reflejar capturas en los límites de la reserva. Aunque el número de desembarques de *C. limbatus* es comparativamente bastante menor a otros elasmobranquios pescados en el Ecuador, es importante tomar en cuenta que esta especie es menos abundante en las costas continentales que en las islas oceánicas como Galápagos.

A pesar de existir una fuerte presión pesquera sobre los tiburones (incluyendo *C. limbatus*) en las costas continentales ecuatorianas, existen indicios de un aparente crecimiento poblacional de esta especie en las reservas marinas de Galápagos y la isla del Coco en Costa Rica. Según el análisis sobre la percepción de la tendencia de poblaciones de tiburones en la RMG realizado en el 2014, el tiburón punta negra es una de las pocas especies que ha mantenido una población estable desde 1990 incluso incrementando desde el 2000 hasta el 2010, especialmente en las región central y norte del archipiélago (Peñaherrera-Palma, 2015). Existen indicios de que este crecimiento poblacional de *C. limbatus* se está dando también en la reserva marina vecina de la Isla del Coco. Según Sibaja-Cordero (2008) se ha observado un incremento de la población de *C. limbatus* en estas aguas desde el año 2000, un incremento percibido igualmente por pescadores y guías naturalistas en la isla (Sibaja-Cordero, 2008). Aunque las razones para el incremento poblacional del tiburón punta negra no han sido estudiadas, es posible que la disminución de las poblaciones de otras especies de tiburones que pudiesen competir por recursos, al igual que la protección y favorable condición de los sitios crianza de neonatos de *C. limbatus* (especialmente en Galápagos) puedan ser razones para su posible crecimiento poblacional (Sibaja-Cordero, 2008).

Mundialmente *C. limbatus* es una especie de consideración en la industria pesquera debido a su estado de especie casi amenazada en la lista roja de la UICN, una actualización realizada en el 2005 desde su anterior estado de especie Vulnerable (1996) (IUCN, 2018). El tiburón punta negra forma parte de las especies altamente migratorias en el Anexo I de la CONVEMAR cuya explotación debe estar regulada por organizaciones internacionales o por cooperación interregional para asegurar la conservación y la utilización óptima de la especie (CONVEMAR, 1982), tratado firmado tanto por Ecuador como Costa Rica, pero que difícilmente está implementado en la industria pesquera.

Carcharhinus limbatus es una de las especies cosmopolitas más comunes en costas tropicales, subtropicales y templadas calientes y por lo tanto es una de las especies mejor estudiadas en temas de distribución y comportamiento. A pesar de esto, la mayoría de estudios en esta especie se han enfocado en las zonas de crianza y el estudio de neonatos o juveniles, mientras que el estudio de los movimientos y patrones de residencia de los adultos es menos entendido.

A pesar de que *C. limbatus* tiene una distribución cosmopolita en océanos tropicales, la especie está subdividida en numerosas poblaciones separadas, cada una con variaciones marcadas en características morfológicas o de desarrollo. Las diferencias se observan especialmente entre los linajes del Atlántico Oeste y el resto de poblaciones, específicamente en caracteres tales como tamaño al nacimiento, largo del hocico, patrón de pigmentación de las aletas pectorales, pélvicas y anales (Castro, 1996).

La diferenciación gradual física en toda la especie hace difícil separar cada población únicamente por caracteres morfológicos (Keeney, 2006). Las poblaciones mundiales de *C. limbatus* se dividen en dos grandes linajes. El primero corresponde al haplotipo del Atlántico Oeste, Golfo de México y Mar Caribe, mientras que el segundo pertenece a la población del Océano Atlántico Este, océano Índico y Pacífico lo cual sugiere una divergencia histórica prolongada entre ambos. Existe la presencia de un haplotipo común en todas las poblaciones a través del océano Pacífico, lo que significa que la población del Pacífico Este Tropical está más relacionada con aquellas de Oceanía y el Indo-Pacífico que con las poblaciones del Atlántico (que fuera el caso si estas poblaciones hubiesen divergido después de la formación del istmo de Panamá). Estudios moleculares demuestran la presencia de una diferenciación en la especie debido a una barrera oceánica para la dispersión a través del Atlántico, la razón por la cual se ha creado esta separación en dos grandes linajes. A pesar de que las poblaciones están separadas geográficamente, existe evidencia clara de la capacidad de recorrer grandes distancias durante las migraciones estacionales.

Una de las migraciones más estudiadas es la de las poblaciones del noroeste del Atlántico, con movimientos de más de 1000 km a lo largo de la costa desde aguas tropicales alrededor de la Florida hasta Carolina del Norte. Existe evidencia de cambio en abundancia, así como diferencias en rango de sexos en ciertas localidades a nivel mundial que muestran posibles movimientos migratorios o de agregación en diferentes poblaciones (Dudley, 2010). En general, las migraciones de *C. limbatus* parecen estar ligadas a un ciclo anual reproductivo que corresponde al ciclo bienal de ovulación (Castro, 1993).

Anteriormente se creía que la población global era morfológicamente inseparable por caracteres morfológicos, pero se ha demostrado que existe diferencia morfológica de *C. limbatus*, especialmente en el tamaño, con lo cual se puede reconocer diferentes poblaciones. En general, las poblaciones de *C. limbatus* que se encuentran en el Atlántico Este, Océano Índico y Pacífico son ligeramente más grandes que las poblaciones del Atlántico Oeste (Dudley, 1993). Como referencia, las poblaciones del Atlántico Este, correspondiente al haplotipo más distribuido geográficamente muestran rangos de medida de entre 73 y 190 cm PCL para los machos, con una moda de 161-165 cm, mientras que las hembras tienen un rango de 66 a 190 cm PCL y una moda de 166-170 cm, a pesar de que existen registros de hembras de más de 200 cm de largo PCL (Dudley, 1993). Existe ligero dimorfismo sexual únicamente en el tamaño, siendo generalmente las hembras más grandes que los machos (Smart, 2015).

El tiempo y talla de maduración sexual varía notablemente entre poblaciones y entre sexos de esta especie, con una maduración más lenta y mayores tamaños máximos para la población del Pacífico en comparación con las del Atlántico Oeste (Smart, 2015). Por ejemplo, la madurez sexual en las poblaciones del Atlántico Oeste ocurre primero en los machos, cuando llegan a un tamaño entre los 146 y 150 cm, basado en la calcificación de los pterigopodios (también conocidos como “claspers” en inglés) y su patrón de crecimiento, mientras que las hembras tardan un poco más hasta llegar a su madurez sexual con un tamaño entre los 151 y 155 cm PCL (Castro, 1996, Dudley, 1993). De manera opuesta, en las poblaciones del Pacífico Oeste maduran en general a una edad y tamaño mayor a las del Atlántico, con una maduración sexual en las hembras

entre 165-180cm PCL mientras que los machos maduran más tarde cuando obtienen un tamaño entre los 173-185 cm PCL.

La variación no solo se observa en la diferente morfología entre poblaciones sino también en la historia natural de la especie. La temporada de apareamiento es en diciembre, pero puede variar dependiendo de la población en estudio. Al parecer esta especie se reproduce cada dos años, aunque existe evidencia de que pudiera ser incluso cada tres años. Normalmente las hembras paren un promedio de 6 crías, pero se ha observado hasta 11 embriones en una sola madre. La cantidad de crías que la hembra produce está positivamente relacionada con el tamaño de la madre. En general el período de gestación toma entre 11 a 13 meses, con una ligera variabilidad dependiendo de cada población (Castro, 1996. Dudley, 1993). El tamaño de la cría al nacer varía según la población correspondiendo a la variación global en el tamaño de los adultos, estas difieren significativamente en tamaño entre 25 a 51 cm dependiendo de la localidad (Dudley, 1993). *C. limbatus* demuestra una clara adaptación fisiológica a su medio. Aunque la época de parto es a comienzos de la temporada cálida para toda la especie, los meses de parto difieren significativamente dependiendo de la localidad de la población estudiada, siendo a comienzos del verano para el hemisferio norte (mayo-junio en la población del Atlántico Noroeste) (Castro, 1996), e invierno para el hemisferio sur (diciembre-enero en la población de indonesia y el Pacífico Sur) (White, 2007).

III.- OBJETIVOS:

Este estudio tiene como objetivo generar información usando telemetría acústica sobre los patrones de movimiento y residencia del tiburón punta negra en dos de las

AMPs más importantes del Pacífico Este Tropical durante el tiempo de 12 años con el fin de generar una línea base de información ecológica de la especie que permita tomar decisiones necesarias para la conservación del tiburón punta negra a futuro.

IV.- AREA DE ESTUDIO

Con el fin de analizar los patrones de residencia y el uso de hábitat es imprescindible entender la potencial efectividad de las AMP en la protección potencial de tiburones residentes costeros, por lo tanto se tomó como área de estudio a dos de las AMP más reconocidas del Pacífico Este Tropical (PET), Isla del Coco, y las Islas Galápagos, dos reservas marinas reconocidas por su valor biológico y esfuerzos de conservación además de ser parte del patrimonio mundial de la humanidad de la UNESCO (Barragán-Paladines, 2017).

Estas dos localidades permiten no solo entender los patrones de residencia y selección de hábitat de los tiburones residentes costeros sino también permiten deslumbrar los posibles patrones migratorios y de conectividad entre las dos reservas, una hipótesis que permitiría entender más de cerca los patrones de movimiento dentro del PET, y la importancia que esta conectividad tendría para sus poblaciones en temas de conservación (Ketchum, 2014).

Mapa de la región:

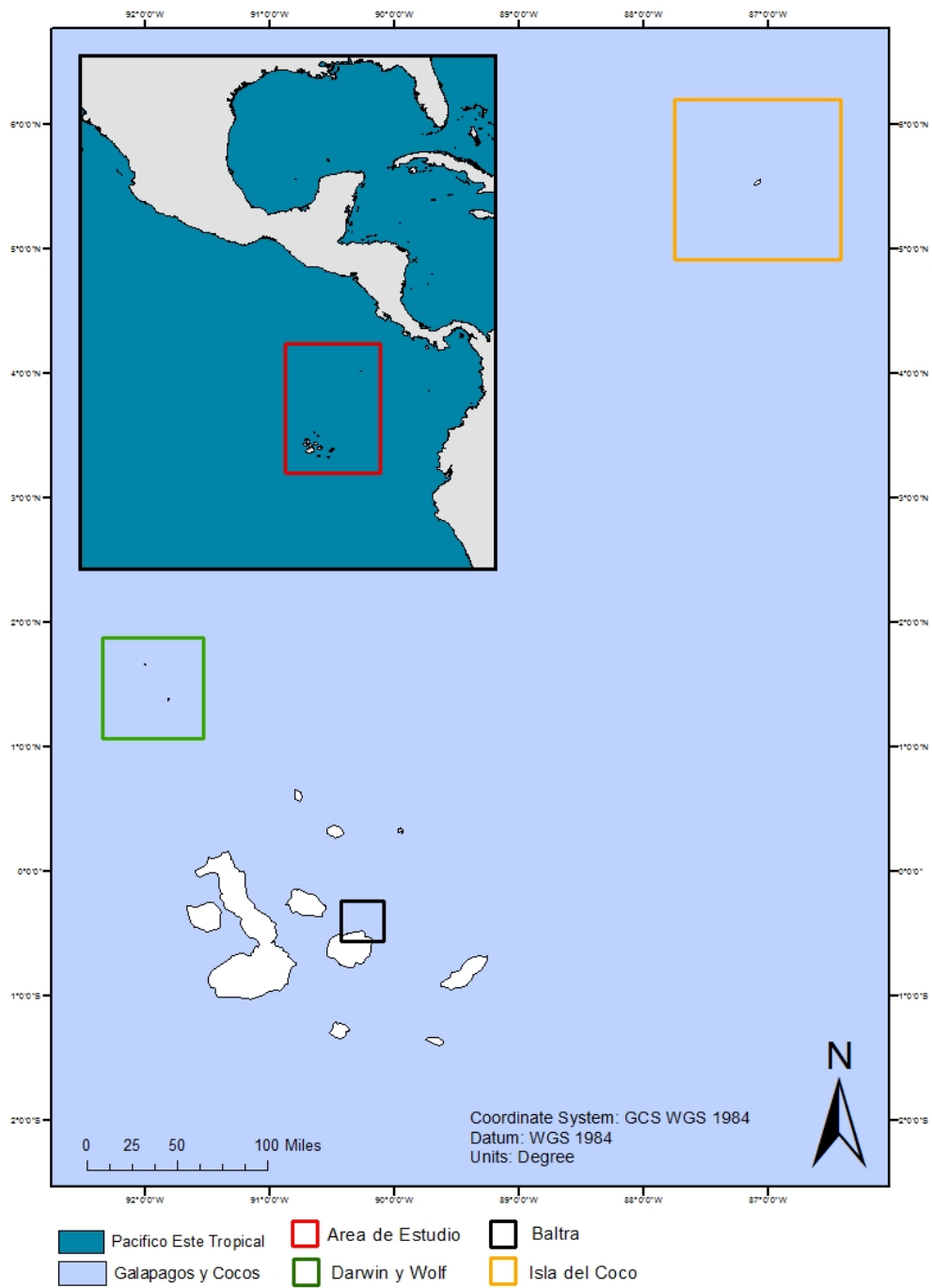


Figura 1. Mapa del Pacífico Este Tropical y áreas de estudio.

1.- Pacífico Este Tropical

A diferencia de muchas otras regiones oceánicas, el Pacífico Este Tropical no es una zona definida por una masa de agua, un sistema de corrientes o una plataforma submarina. El PET está definido como la región entre los dos anticiclones subtropicales del Pacífico este, uno al norte y otro al sur del Ecuador (Lizano, 2008; Fiedler, 2006).

Esta región contiene la terminación este del sistema de corriente ecuatorial del Pacífico y la masa de agua caliente del Pacífico este que bordea Centro América. El PET es delimitado latitudinalmente por dos corrientes con fuertes gradientes termales que la definen bio-geográficamente de las zonas templadas, ambas fluyendo hacia el oeste. La primera de estas es la Corriente Ecuatorial del Norte que perfila al borde sur del anticiclón del norte y la segunda es la Corriente Ecuatorial del Sur, bordeando el norte del anticiclón del sur. Entre ambas se encuentra la Contra Corriente Ecuatorial del Norte (CCEN) que fluye en dirección de oeste a este (Lizano, 2008). Geográficamente se delimita al PET como el área marina que se extiende desde el golfo de California hasta la costa del Perú, delimitado hacia el oeste por una amplia expansión de océano profundo conocida como la Barrera del Pacífico Este.

El PET es un área topográficamente compleja determinada por los movimientos tectónicos entre las placas de Nazca, Cocos y Sur América. La actividad tectónica del PET han generado una red de dorsales, cordilleras, volcanes submarinos e islas que han determinado la batimetría de la región (Van Andel, 1971). Islas de renombre como las Galápagos están dentro del PET, pero otras menos conocidas como la Isla del Coco, Malpelo, Revillagigedo y Clipperton también forman parte de esta región oceánica,

siendo parte esencial para la diversidad y patrones biológicos de la zona (Hastings, 2000). Dentro del PET existen 4 regiones biogeográficas denominadas provincias separadas por amplias extensiones pelágicas y costas pobres en sustratos rocosos la Provincia de Cortez, México, Panamá y Galápagos (de norte a sur respectivamente) (Hastings, 2000).

Este estudio se enfoca en las dos últimas provincias biogeográficas, un área de gran interés científico por su compleja batimetría, su dinámica oceanografía y su riqueza biológica.

2.- Galápagos

Galápagos es un archipiélago constituido de más de 100 islas e islotes volcánicos (Figura 2) localizados en una de las regiones biogeográficas más interesantes en la tierra. Este archipiélago yace en la intersección de tres grandes corrientes oceánicas lo que crea un sistema dinámico con condiciones oceanográficas complejas (Edgar, 2004). Como consecuencia las condiciones marinas de la región varían marcadamente en distancias relativamente cortas a lo largo del archipiélago creando diferencias ambientales que delimitan Galápagos en varias regiones biogeográficas. Existen tres zonas principales con condiciones oceanográficas específicas que diferencian la comunidad, abundancia y riqueza de especies en cada una (Edgar, 2004).

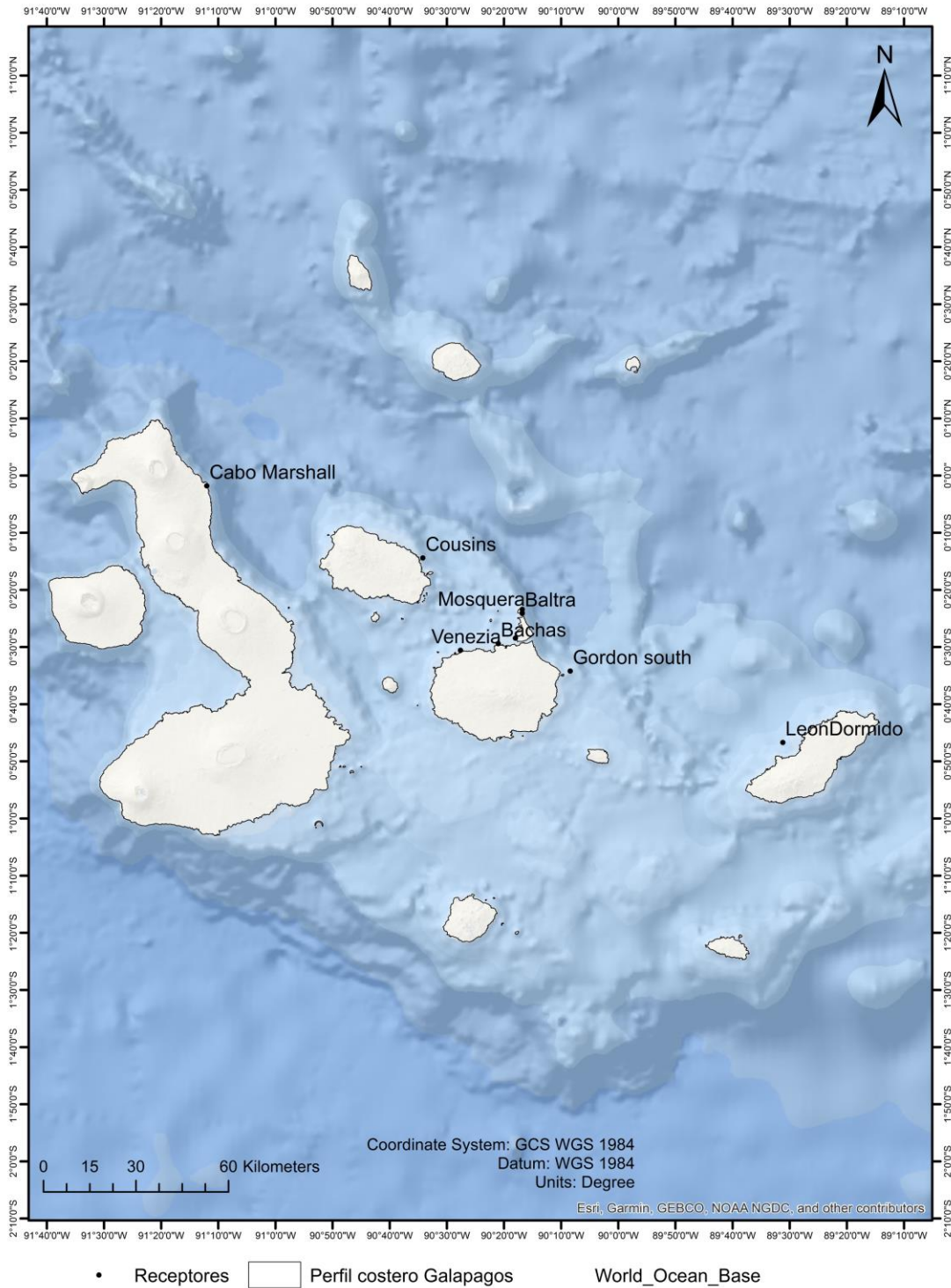


Figura 2. Receptores zona central de Galápagos

La bioregión del extremo norte del archipiélago comprende las islas oceánicas de Darwin y Wolf, el área más remota del archipiélago a más de 140 km de la costa norte de Isabela y Pinta hacia el Sur. Esta región está conformada por dos islotes de superficie pequeña (1 y 2 km² respectivamente) que corresponden a las cimas de dos volcanes

submarinos extintos que han sobresalido a la superficie desde el fondo marino a más de 2000 m de profundidad (Peñaherrera-Palma, 2013). A pesar de que la bioregión del lejano norte está conformado solamente por estos dos islotes separados a 38 km de distancia entre sí, existe evidencia batimétrica de varios montes submarinos y chimeneas submarinas hidrotermales en sus cercanías que hacen de esta región un área de interés para especies pelágicas y oceánicas (Dennis, 2012). Esta región es fuertemente influenciada por la corriente cálida de Panamá que fluye desde el noreste, a diferencia del resto del archipiélago de Galápagos que está dominado en mayor parte por la contra corriente fría ecuatorial (Cromwell) y la corriente de Perú (Humboldt). Esto permite a esta región mantener un rango de temperatura superficial oceánica entre 22.5 y 29 °C correspondiente a la marcada estacionalidad en el resto del archipiélago (temporada cálida de enero a junio, temporada fría de julio a diciembre) (Banks, 2002).

Las otras bioregiones geográficas identificadas por Edgar *et al.* (2004) se localizan en el área de las islas principales del archipiélago. Esta área se divide en dos bioregiones que se diferencian por el nivel de influencia de las diferentes corrientes marinas. La primera de estas regiones es la que comprende las islas centrales/sur/este del archipiélago (Edgar, 2004).

Esta región incluye las islas, islotes y arrecifes dentro de la plataforma de Galápagos desde la costa este de Isabela hasta la isla San Cristóbal (incluyendo las islas centrales y del sur como son Santiago, Santa Cruz, Floreana y Española). La plataforma de Galápagos es un área de origen volcánico, relativamente somera que se extiende alrededor de las islas del centro sur del archipiélago con una profundidad entre 200 y

1000m (Banks, 2002). Tiene una fauna variada, con especies de diferentes orígenes debido a la mezcla de varias corrientes marinas, incluyendo la corriente de Humboldt, la

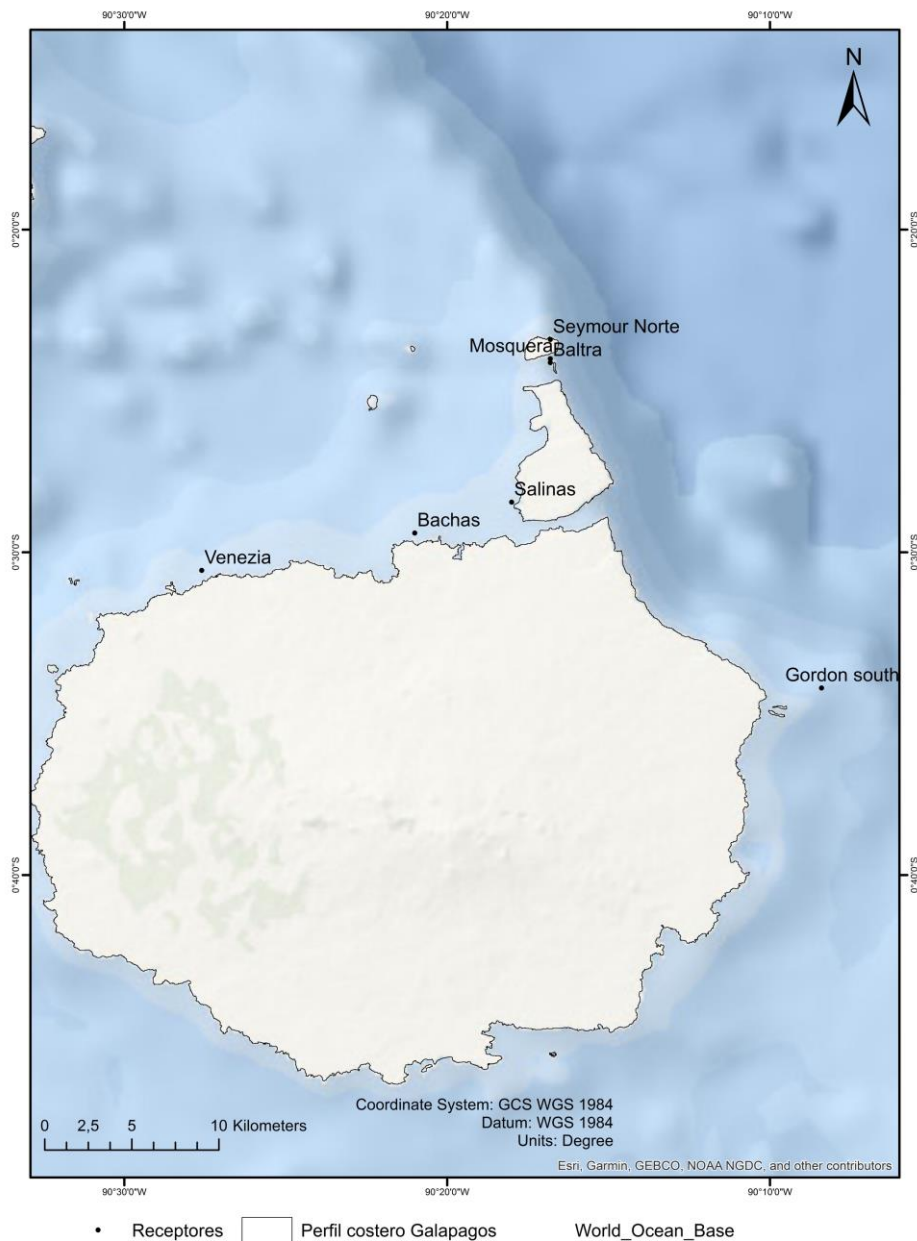


Figura 3. Receptores Zona Baltra.

de Panamá y la de Cromwell (Edgar, 2004). Esta última choca contra la plataforma de Galápagos en el oeste de Isabela e incurre dentro de la plataforma somera creando zonas de afloramiento de nutrientes en las costas occidentales de muchas de las islas dentro del archipiélago (Banks, 2002). La influencia de la corriente de Cromwell y la corriente de Humboldt moderan la temperatura superficial oceánica de esta región

enfriándola hasta un promedio entre 20 y 27 °C (dependiendo de la temporada) (Banks, 2002).

La última bioregión se localiza en el oeste del archipiélago, específicamente en la zona al oeste de Isabela y las costas de Fernandina. Esta región forma parte de la plataforma de Galápagos, pero a diferencia de la zona central/sur/este del archipiélago tiene un declive pronunciado hacia el oeste, donde desciende hasta las planicies abisales a más de 3000 m de profundidad. Se caracteriza por una marcada influencia de la

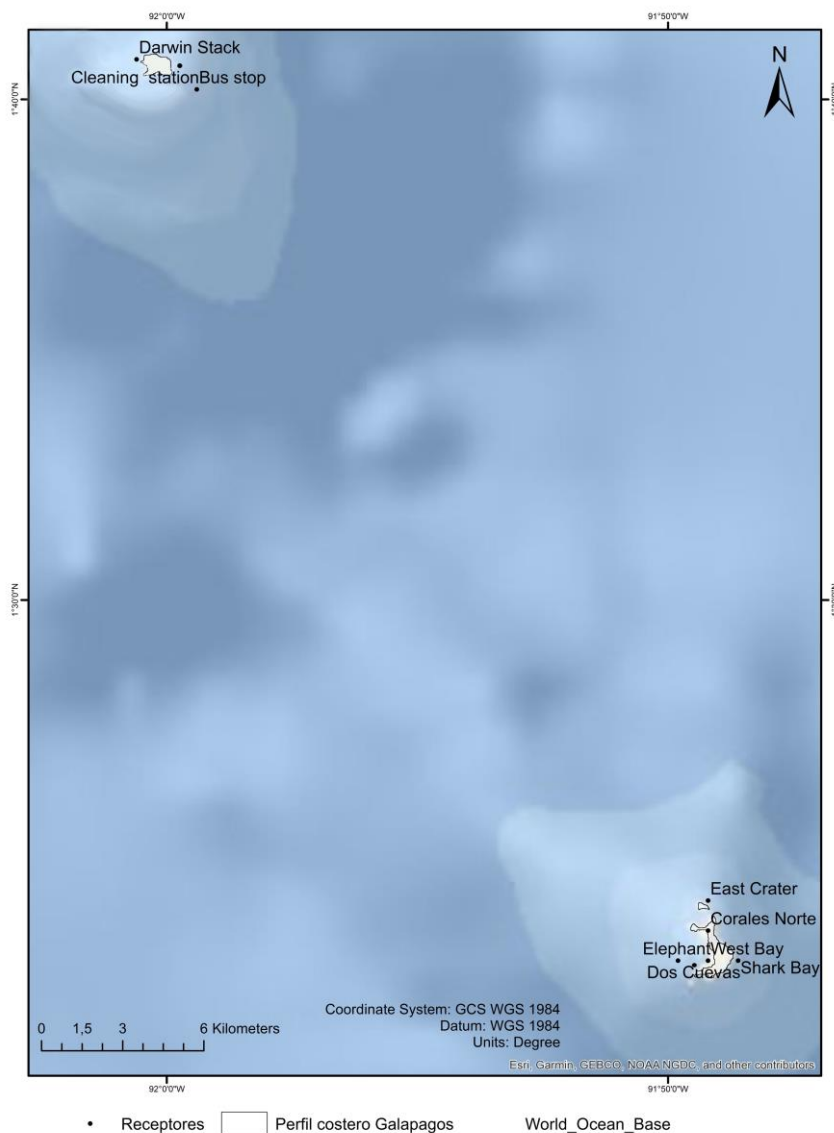


Figura 4. Receptores Darwin y Wolf

corriente de Cromwell que choca contra la plataforma de Galápagos y genera un afloramiento de nutrientes en la zona oeste del archipiélago (Banks, 2002). Esto genera menores temperaturas que en cualquier otra región de Galápagos, pero así mismo la mayor productividad y riqueza marina, con uno de los mayores endemismos para las islas. (Edgar, 2004)

La Reserva Marina de Galápagos (RMG) es una de las áreas marinas protegidas más grandes del mundo y una de las áreas de conservación marina más reconocidas internacionalmente. Esta reserva fue formada el 18 de marzo de 1998, después de la aprobación de la ley especial para la conservación y uso sostenible de Galápagos (LOREG). Con el establecimiento de esta AMP, se le otorgó un estado de área nacional protegida, lo cual prohíbe cualquier actividad extractiva industrial incluyendo la pesca comercial (Carr, 2012). En el 2003 el Ministerio de Ambiente ecuatoriano prohibió la pesca de tiburón, incluyendo la pesca incidental dentro de los 133,000 kilómetros cuadrados alrededor de las islas Galápagos que conforman la RMG. A pesar de la activa legislación para preservar las poblaciones de tiburones la pesca ilegal por sus aletas sigue siendo una actividad común dentro del archipiélago tanto por pescadores locales como por aquellos provenientes del continente (Carr, 2012).

3.- Isla del Coco

la Isla del Coco, núcleo del área de protección Marina Isla del Coco, forma una de las áreas marinas protegidas más importantes dentro del Pacífico Tropical Oriental y la única isla oceánica de Centro América. La Isla del Coco conforma un área protegida de exclusión localizada a 500 km al suroeste de Costa Rica y a 600 km al noreste de Galápagos. Esta isla comprende el único punto emergido de la Dorsal de Coco que se

extiende alrededor de 1200 km entre el punto caliente de Galápagos y la península Osa en el suroeste de Costa Rica (Cortés, 2008). La Dorsal de Cocos conforma una cordillera submarina que delimita parte importante del PET, la cual se alza de una planicie abisal con profundidades de hasta 4000 m hacia el oeste de la misma. Al este de la Dorsal se observa una caída de hasta 3000 m de profundidad sobre el Panamá Bight, a pesar de que esta área mantiene una batimetría irregular con una variedad de montes submarinos. Sobre este grupo de montes submarinos emerge la isla de Malpelo, perteneciente a Colombia. El dorsal de Carnegie que se proyecta hacia el este de Galápagos aísla a esta cuenca batimétrica interna de Galápagos-Cocos-Malpelo (Lizano, 2008).

Al igual que Galápagos, la Isla del Coco se sitúa en una región dinámica por el efecto de varios procesos oceanográficos. La Isla del Coco es la primera zona somera entre el Pacífico Central y el Pacífico Este que toca la Contracorriente Ecuatorial del Norte (CCEN) la principal corriente cerca del Ecuador con dirección de oeste a este. Esta isla actúa como puerta de entrada de organismos para toda la región del PET, larvas y propágulos que son acarreados por la CCEN (Cortés, 2008). Autores como Fiedler (2002, 2006) localizan a esta isla en una región promedio dentro de la CCEN, con procesos dinámicos y de alta productividad tanto al norte como al sur de la misma (Fiedler, 2006). Al norte de la Isla del Coco se encuentra el fenómeno oceanográfico de desplazamiento vertical de aguas profundas y ricas en nutrientes que se conoce como el Domo Térmico de Costa Rica, una zona que llega a medir entre 300 y 1000 km de ancho cerca de los 9° Norte y 90° Oeste. El Domo se considera una zona crítica para la biodiversidad marina del PET por las altas tasas de producción primaria que el afloramiento de nutrientes y aguas frías conlleva (Fiedler, 2002).

Por otro lado, al sur de la Isla del Coco se encuentra la zona de afloramiento de Perú, una zona de alta productividad por las aguas frías y profundas que afloran cerca de la costa del Perú y Sur del Ecuador (Lizano, 2008).

Ambos procesos oceanográficos tienen un efecto en la biodiversidad y riqueza de



Figura 5. Receptores Isla del Coco

la Isla del Coco. Según Wyrтки (1965), la isla puede ser alcanzada por la corriente de Perú cuando la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) se desplaza hacia el norte en los meses de abril y la CCEN se debilita (febrero-julio), mientras que con el movimiento del ZCIT hacia el sur en los meses de octubre y la intensificación del CCEN (agosto-enero), la isla no tiene influencia alguna de la corriente de Perú (Lizano, 2008. Wyrтки,

1965). Es justamente este desplazamiento de la ZCIT la que crea la estacionalidad en la Isla del Coco.

La reserva establecida en 1984 protege 24 km² de área terrestre y 1,997 km² de área marina y a diferencia de Galápagos, se considera una isla no habitada por sus pocos habitantes no residentes conformados por guarda parques e investigadores (Cortés, 2008). Las aguas protegidas de la isla del Coco mantienen una de las biomasas de peces más altas registradas de los mares tropicales, con un notable endemismo y poblaciones de especies amenazadas mundialmente como varias especies de tiburones (Arias, 2016). A pesar de ser un área protegida, la pesca ilegal es una constante amenaza para el ecosistema marino que busca proteger. La mayoría de la pesca se enfoca en los montes submarinos dentro del parque para la explotación de especies de peces predadores que se agregan en estas formaciones. La pesca de tiburón es una amenaza tangible para la especie dentro de la reserva, representando casi un 25% de toda la pesca ilegal dentro de la reserva marina, con evidencia de un decrecimiento substancial en las poblaciones de tiburones en la Isla del Coco en años recientes (Arias, 2016).

V.- MATERIALES Y MÉTODOS

Para estudiar el uso de hábitat y las preferencias de especies tan móviles como los tiburones es necesario utilizar técnicas que permitan determinar sus movimientos por periodos relativamente largos como para tener una representación significativa de sus patrones de vida. Entre las metodologías más utilizadas para el estudio de animales marinos se encuentra el monitoreo acústico, mediante el uso de transmisores de señales acústicas adheridos introducidos en los animales, los cuales son detectados por

receptores acústicos bajo agua (Carrier, 2012). Este método permite detectar a un transmisor acústico adherido o introducido en un animal a un perímetro específico del receptor.

En el Pacífico Este Tropical, uno de los actores más importantes en el estudio de tiburones con telemetría acústica es el grupo internacional de MigraMar, conformado por científicos e investigadores de Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador (Hearn, 2012). Los investigadores de MigraMar han instalado una amplia red de receptores en las AMPs más importantes del área, y realizan constantemente marcajes de diferentes especies marinas. Este estudio analiza los resultados de los tiburones punta negra marcados por los investigadores de MigraMar durante el transcurso de 10 años. En el verano del 2006 este colectivo de investigadores marcó con transmisores acústicos 3 tiburones punta negra en las islas de Darwin y Wolf. A mediados del 2010 y a comienzos del 2014 se marcaron en total 12 otros tiburones punta negra en la zona Baltra. Y a mediados del 2012 y mediados del 2015 se marcaron un total de 7 tiburones punta negra en la isla del Coco.

Mediante la estandarización del equipo de telemetría utilizado, MigraMar ha logrado unificar la zona de estudio del PET para entender la posible conectividad que existe entre las diferentes áreas de estudio. MigraMar utiliza los mismos receptores en todas las localidades VEMCO, VR2W (VEMCO, Halifax, Nova Scotia, Canada) tanto en las localidades de Galápagos como en la Isla del Coco, lo cual permite la compatibilidad de detecciones entre individuos de ambas localidades.

La tecnología implementada en la telemetría acústica se basa en la transmisión de energía ultrasónica o señales de sonido a través del agua mediante frecuencias generalmente mayores al rango de detección auditiva (20-500 kHz). La frecuencia ultrasónica es la tecnología preferida debido a que son absorbidas en el agua en menor proporción que las frecuencias de radio. Los transmisores (o marcas acústicas) son dispositivos electrónicos que transmiten señales cortas de ultrasonido (normalmente a una frecuencia de 69 kHz) (Webber, 2009). Existen varios tipos de transmisores, pero el preferido para este estudio son los transmisores codificados los cuales emiten una serie de sonidos en secuencia que permite al receptor crear una identificación digital en forma de código. Al producir una combinación de señales, el uso de transmisor codificado permite utilizar una misma frecuencia para varios transmisores, por lo que es la tecnología preferida para estudios con poblaciones medianas o grandes (Webber, 2009). Uno de los mayores problemas del uso de telemetría acústica con varios individuos es el del solapamiento y colisión de señales de varios transmisores en un mismo receptor. Para evitar esto, la emisión de cada transmisor es seguida por una corta pausa de duración aleatoria (entre 40 a 140 segundos) que permite evitar el choque de señales y la recepción correcta por parte del receptor (Hearn, 2010; Webber, 2009).

El receptor acústico es un dispositivo electrónico con un hidrófono que es utilizado para detectar las señales de los transmisores. El receptor recibe y decodifica la señal de cada transmisor y la guarda en una memoria digital. Para este estudio se utilizaron los receptores pasivos VR2W, diseñados para ser fijados en una locación y detectar la presencia o ausencia de los transmisores codificados (Webber, 2009). La distancia de detección del receptor depende de las condiciones físicas y ambientales del sitio de estudio, por lo que el rango de detección varía para cada localidad. Basado en

los rangos de detección realizados por Hearn *et. al.* (2010) anteriormente en la RMG, el receptor utilizado en este estudio tiene un diámetro de detección máximo aproximado de 300m a la redonda (Hearn, 2010).

Para este estudio se utilizaron transmisores acústicos VEMCO V16 (95 cm de longitud, cuyo peso es de 36 g en la superficie, 16 g en el agua, 157-160 dB, >3 años de batería) la mayoría adaptados para instalación interna dentro del cuerpo del tiburón, de acuerdo a la metodología sugerida por Hearn (2010).

Normalmente en estudios donde se implementa el marcaje acústico se favorece el uso de un transmisor interno debido a que el animal mantiene la misma hasta la muerte del individuo, evitando la pérdida de transmisores, una fuente de pérdida de datos común en las marcaciones externas. Se instalaron los transmisores en un total de 22 tiburones punta negra a lo largo de diez años en cuatro viajes diferentes. Los tiburones fueron capturados en 3 localidades: Isla del Coco, Zona de Baltra (Baltra, Mosquera y Seymour Norte) y Darwin. Todos los individuos se capturaron pescándolos con anzuelo o palangre, utilizando carnada, en su mayoría atún de aleta amarilla (*Thunnus albacares*) o barrilete (*Katsuwonus pelamis*). El procedimiento consistía en pescar el tiburón con la ayuda de una fibra a motor, una vez en el anzuelo jalarlo hasta la fibra y permitir que este se calme para después proceder a remolcarlo hasta la embarcación principal en las cercanías. A un total de 3 tiburones se les fijó con el uso de un dardo un transmisor acústico externo en el musculo epaxial específicamente en la zona posterior de la aleta dorsal. A estos se los daba la vuelta para inducir un estado tónico lo que permitía identificar su género y medir al tiburón, para después fijar la marca en el dorso con una vara hawaiana (Acuña-Marrero, 2017). Al resto de tiburones (15 en total) se les

insertó un transmisor interno mediante cirugía. A estos se les pescaba con anzuelo y se los embarcaba mediante la ayuda de una grúa hidráulica. Una vez en la plataforma del barco se cubrían los ojos del tiburón y se lo inmovilizaba, mientras se bombeaba constantemente agua de mar por sus branquias. A los tiburones se les identificaba el género y se les medía para después introducir el transmisor acústico en la cavidad intraperitoneal mediante un corte longitudinal de alrededor de 5cm en la zona abdominal. La incisión fue cosida con dos suturas degradables antes de devolver al tiburón al agua. El estado reproductivo de cada tiburón fue estimado mediante una revisión bibliográfica de la ontogenia y crecimiento de *C. limbatus* (Smart, 2015) y comparado con la medida del largo total del cuerpo (total length) de los individuos pescados.

Los datos de recepción de tiburones fueron extraídos de los receptores acústicos de cada zona los cuales fueron transferidos a una base de datos en Microsoft Access (Microsoft Office). Posteriormente los datos fueron filtrados en Excel (Microsoft Office) para eliminar duplicados y detecciones falsas o erróneas. Una vez los datos limpios, estos fueron convertidos en formato csv (comma separated values) para ser integrados en R (R studio Inc.) para su posterior análisis mediante el uso del paquete de "Vtrack". Vtrack es una colección de herramientas para el análisis de datos de Telemetría Acústica remota. Está diseñado para la asimilación, análisis y síntesis de la locación y datos de movimiento colectados por los equipos de transmisores y receptores VEMCO (Campbell, 2012).

Mediante el uso del paquete de VTtack se generaron gráficos que ayudaron a interpretar la gran cantidad de detecciones, como son los de detecciones por receptor y

detecciones por transmisor (Figuras 6 y 7). VTrack fue especialmente útil para los cálculos de residencia y estadística. La función “RunResidenceExtraction” en VTrack permite extraer los eventos de residencia (ER) y eventos de no residencia dentro de la base de datos de detección del receptor acústico. Esta función selecciona aquellos eventos donde el transmisor permanece dentro del rango de detección de un receptor específico por un período de tiempo determinado (2 detecciones mínimo con intervalos menores a 15 minutos entre detecciones) y limitado por eventos donde el transmisor es detectado en otro receptor para mantener consistencia con estudios previos en el área de estudio (Hearn, 2010). Se tomó a este intervalo como el más adecuado para determinar la residencia de un tiburón dentro del rango de detección del receptor mediante el análisis realizado por Hearn *et. al.* (2010) para esta localidad. Según Hearn la velocidad promedio de un tiburón recorriendo la costa durante el día es de 0.44 ms^{-1} . A esta velocidad un tiburón movilizándose en la línea recta más larga dentro del diámetro de detección de 300 m del receptor se demora alrededor de 11 minutos. Se tomó el intervalo de 15 minutos como una medida conservadora para determinar diferentes periodos de residencias debido a que una detección con un intervalo menor a 15 minutos significa que el tiburón permanece todavía en las cercanías del receptor (Hearn, 2010).

Los análisis de residencia fueron separados por área de marcaje, es decir que se dividieron a los tiburones entre aquellos marcados en la Isla del Coco, los marcados en la zona de Baltra (Seymour Norte, Mosquera y Baltra) y los marcados en Darwin y Wolf. Estos eventos de residencia fueron cuantificados temporalmente para la generación de las gráficas de caja y bigotes. Los períodos de residencia fueron analizados estadísticamente en R mediante un análisis de “one way repeated measures ANOVA”

con el fin de encontrar una diferencia estadística en los eventos de residencia para cada localidad. Esto se realizó con el fin de probar la hipótesis de preferencia en el uso de área para *C. limbatus*, una hipótesis basada en estudios previos para otras especies de tiburones (Hearn, 2010. Barnett, 2012. Klimley, 1988).

Otros gráficos como la tabla madre (Figura. 8) y las tablas de presencia de individuo por receptor, al igual que los gráficos de patrones diales por individuo fueron desarrollados utilizando herramientas en Microsoft Excel (Microsoft Office). Los gráficos diales realizados en Excel fueron complementados con gráficos realizados en Oriana (Kovach Computing Services. Anglesey, Wales.) para analizar lo patrones diales para cada localidad.

Se realizó en Oriana un “Rao spacing test”, una prueba estadística de uniformidad para determinar si el uso de un área era temporalmente uniforme a través del tiempo (Rao, 1976). Esta prueba se basa en la medición de los arcos entre cada punto (T) y la compara luego con la distribución aleatoria, con lo cual se calcula el valor crítico de (U).

$$U = 1/2 \sum_{i=1}^n |T_i - \lambda|$$

Si el valor de U supera al valor crítico de la tabla se rechaza la hipótesis nula de uniformidad en las observaciones y se aprueba la hipótesis alternativa de direccionalidad (Rao, 1976).

Por último, se generó el índice de residencia general, y el índice de residencia por receptor. La diferencia entre ambos recae en que el primero cuantifica el tiempo total de detecciones en el área, mientras que el segundo cuantifica el tiempo en cada receptor.

Para calcular los índices de residencia se identificó el tiempo total de la transmisión para cada tiburón tomando como inicio la fecha de marcaje del tiburón y la última transmisión como la última fecha. La diferencia entre ambas fechas se denominó como Tiempo Total de Transmisión o “Total Track Length”.

Con el Tiempo Total de Transmisión se realizó el cálculo de índice de residencia que especifica la cantidad de días que un individuo fue detectado con relación al tiempo total de transmisión mediante la siguiente formula:

$$\text{Índice de Residencia} = \text{Días detectados} / \text{tiempo total de transmisión.}$$

Este índice de tiempo se utilizó para determinar el porcentaje de tiempo que cada tiburón fue detectado con relación al tiempo total de duración de su marca respectiva (track length), una proporción que se denominó índice de residencia general. Utilizando la misma fórmula se generó el índice de residencia por localidad, esto se hizo tomando las detecciones de cada tiburón en un receptor específico y así se calculó la fracción de tiempo que fue detectado con relación al tiempo total de transmisión de su marca.

VI.- RESULTADOS

La Tabla 1. muestra las características físicas de cada tiburón incluyendo el lugar de marcaje y las características ambientales generales. De los 22 tiburones estudiados 18 fueron colocados una marca acústica interna, 3 una marca externa y 1 no fue especificado. De aquellos marcados externamente casi todos mantuvieron sus marcas

intactas por más de un año (a excepción del individuo 7), por lo que la pérdida de marcas externas no fue una causa importante de pérdida de datos.

Tabla 1. Metadatos

Nombre/Marca	Marca/TagID	#Año/turn	Fecha/tagDate	Hora/TagTime	Método	Flujo del/da Marca	Comida	Especie	Sexo	Largo total (cm)	Lugar del/da marca	Isla	Tipo del/da Marca	Marcador	Temperatura del mar
1	1225	20	7/24/06	18:15:00	handline	Interno	-	blacktip shark	f	2.04	DarwinAnchorage	Darwin	V16	James/George	-
2	1226	21	7/25/06	11:25:00	handline	Interno	-	blacktip shark	f	2.21	DarwinAnchorage	Darwin	V16	James/George	26.8
3	1227	22	7/25/06	13:11:00	handline	Interno	-	blacktip shark	f	2.18	DarwinAnchorage	Darwin	V16	James/George	26.7
4	2222	728	5/10/15	6:45:00	longline	Interno	-	blacktip shark	m	152.4	RocaSucia	Cocos	V16	Alex/Hern	30
5	2223	727	5/10/15	7:30:00	longline	Interno	-	blacktip shark	f	118.11	RocaSucia	Cocos	V16	Alex/Hern	30
6	2225	730	5/8/15	18:30:00	longline	Interno	-	blacktip shark	f	147.32	RocaSucia	Cocos	V16	Alex/Hern	30
7	15269	572	8/20/11	11:00:00	-	Externo	-	blacktip shark	-	-	PuntaMafia	Cocos	-	Chippa	-
8	23365	731	5/8/15	7:10:00	longline	Interno	-	blacktip shark	m	162.56	RocaSucia	Cocos	V16	Alex/Hern	-
9	23366	733	5/8/15	6:45:00	longline	Interno	-	blacktip shark	f	162.56	RocaSucia	Cocos	V16	Alex/Hern	30
10	23528	809	12/3/14	-	-	-	-	blacktip shark	-	-	Water	Cocos	-	lleanZanella	-
11	25723	671	1/30/14	7:36:00	-	Interno	tuna	blacktip shark	f	203	PlayaMillonariosBaitra	Baitra	V16	David/Bacalla	-
12	25728	674	1/29/14	13:38:00	-	Interno	skipjack/tuna	blacktip shark	f	193	PlayaMillonariosBaitra	Baitra	V16	Alex/Hern	-
13	25730	675	1/29/14	8:46:00	-	Interno	tuna	blacktip shark	f	213	PuertoBaitra	Baitra	V16	Alex/Hern	-
14	32382	695	1/25/14	17:42:00	-	Interno	-	blacktip shark	f	213	PlayaMillonariosBaitra	Baitra	V16	YT	-
15	32392	700	1/25/14	18:51:00	-	Interno	-	blacktip shark	f	214.5	PlayaMillonariosBaitra	Baitra	V16	CP	-
16	32397	701	1/28/14	8:28:00	-	Interno	-	blacktip shark	f	213	MesqueratSide	Mosquera	V16	Alex/Hern	-
17	46673	703	1/26/14	12:51:00	-	Interno	tuna	blacktip shark	f	203	PlayaMillonariosBaitra	Baitra	V16	Alex/Hern	-
18	46675	704	1/28/14	8:36:00	-	Interno	-	blacktip shark	f	195.5	PlayaMillonariosBaitra	Baitra	V16	CP	-
19	46677	705	1/28/14	8:58:00	-	Interno	-	blacktip shark	f	203	MesqueratSide	Mosquera	V16	Alex/Hern	-
20	46679	706	1/28/14	14:30:00	-	Interno	tuna	blacktip shark	f	213	MesqueratSide	Mosquera	V16	Alex/Hern	-
21	63855	337	10/15/10	13:50:00	hookandline	Externo	yellowfin/tuna	blacktip shark	f	2.1	SeymourIsote	SeymourIsote	V16	David/Bacalla	-
22	63859	336	10/15/10	17:00:00	hookandline	Externo	yellowfin/tuna	blacktip shark	f	1.91	SeymourIsote	SeymourIsote	V16	David/Bacalla	-

Del total de 22 tiburones, 18 fueron identificados como hembras, 2 como machos y dos como sexo no identificado. Casi en su totalidad los individuos marcados representan una población adulta a excepción de (5 y 6) que se consideran hembras juveniles y (4) que se considera un macho juvenil.

Se detectaron tiburones punta negra con transmisores en 26 diferentes receptores en distintas localidades alrededor de Galápagos y la isla del Coco. El rango de detecciones varía notablemente, con un mínimo de 187 detecciones correspondientes del individuo 7 hasta un máximo de 10,664 detecciones correspondientes al individuo 6, ambos marcados en la Isla del Coco. El tiburón 7 fue marcado externamente, y no tiene especificaciones de sexo y longitud total, mientras que el 6 fue marcado internamente y corresponde a una hembra de 147 cm de largo total. A esta le corresponde uno de los índices de residencia más altos para la población estudiada en la isla del Coco (0.369) por su residencia ininterrumpida y especialmente focalizada en el receptor de Manuelita.

Los tiburones permanecieron entre el 12% (21) y el 56% (19) de su tiempo total de transmisión en el área de detección de uno de los receptores durante el periodo de estudio, con una media del 26.7% para la población estudiada, y una media del 29% para los tiburones de Baltra, 20% para los tiburones de Darwin y Wolf y 25.6% para los tiburones de la isla del Coco (Tabla 2).

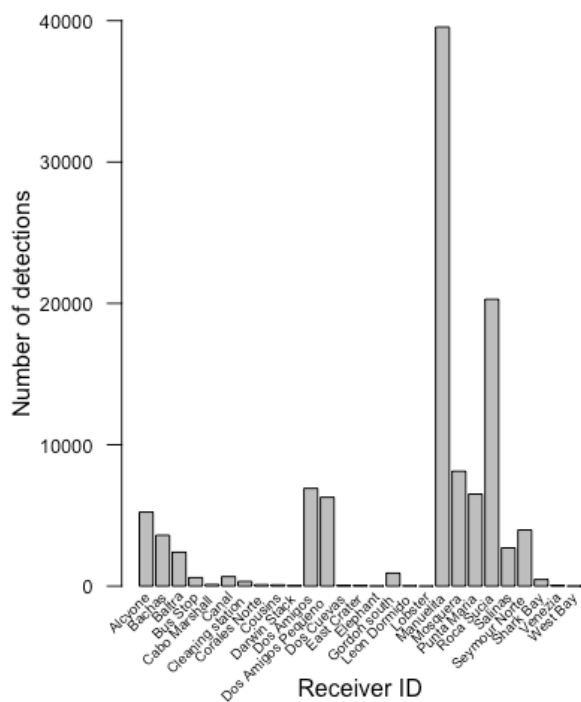


Figura 7. Detecciones por receptor

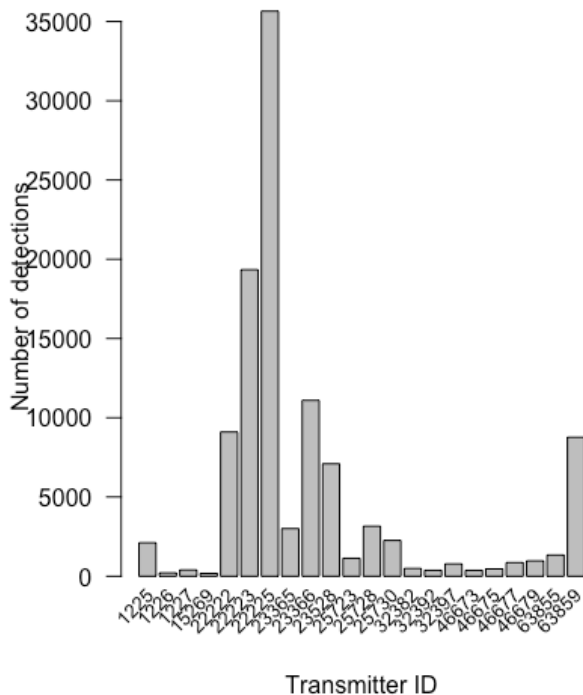


Figura 6. Detecciones por transmisor

1.- Conectividad:

Uno de los resultados más concluyentes del estudio es la falta de conectividad de los tiburones punta negra entre la isla del Coco y Galápagos. Durante los 12 años que duró esta investigación no se observó ninguna detección de tiburones fuera de Galápagos o fuera de la isla del Coco, lo cual indica ausencia de migración entre ambas localidades.

1.1.- Zona Darwin y Wolf.

Se puede observar que en la zona de Darwin y Wolf los 3 tiburones marcados en Darwin tuvieron conectividad con Wolf demostrando que existe movimiento entre estas dos islas oceánicas. De los 3 tiburones estudiados, solamente un tiburón (1) mostró conectividad con las otras islas del archipiélago fuera de la zona del extremo norte.

1.2.- Zona Baltra.

En zona Baltra, que comprende las islas de Mosquera, Seymour Norte, Baltra y la costa norte de Santa Cruz, todos los 12 tiburones marcados mostraron conectividad en varios receptores de estas islas, siendo normalmente detectados en más de una. En general se observó una conectividad mayor entre Mosquera, Seymour Norte y Baltra a pesar de que existen excepciones como los tiburones (12, 13, 14, 16 y 19) que no fueron detectados en Mosquera, y (21 y 22) que no fueron detectados en el receptor de Baltra. Por otro lado, todos los tiburones a excepción del (11) fueron detectados en Seymour Norte.

Existe una conectividad marcada también entre las localidades de Bachas y Salinas, correspondiente a dos receptores cercanos al canal de Itabaca entre la costa norte de Santa Cruz y Baltra. En estas localidades se registraron relativamente pocos individuos, solamente 4 (15, 12, 13 y 20) de los 12 marcados en la zona. Del total de tiburones marcados en la zona Baltra, solo un tiburón (21) mostró tener conectividad con las islas de Darwin y Wolf.

Los únicos tiburones que mostraron conectividad fuera de su zona de marcaje (1 y 21) son hembras adultas de más de 2 m PCL. El tiburón 1 tiene un amplio rango de movimiento desde la zona Norte de Darwin y Wolf donde fue marcado hasta San Cristóbal en el extremo este del archipiélago, recorriendo varias islas incluyendo Isabela, Santiago, Seymour Norte, Baltra, Santa Cruz y San Cristóbal.

Otro individuo que muestra conectividad entre zonas de marcaje es el (21), un tiburón marcado en la zona Baltra y detectado en Santiago para luego aparecer en la isla de Darwin después de tres años de ausencia (Figura 8). Este individuo tiene el mayor tiempo de transmisión de la población, superando los 2000 días a pesar de estar marcado con un transmisor externo.

1.3.- Isla del Coco.

En la Isla del Coco se observa una alta conectividad de los tiburones entre los diferentes receptores del área. De los 7 individuos marcados en la isla, 4 de ellos fueron detectados en por lo menos 5 localidades: el tiburón (5) es detectado en todas las 8 localidades con receptores, los tiburones (4 y 10) en 7 localidades y el individuo (9) en 6.

Aunque la mayoría de tiburones muestran conectividad entre receptores, existen localidades que tienen una mayor conectividad entre sí. Este es el caso de la zona suroeste de la isla, el área que comprende los islotes de Dos Amigos, Dos Amigos Pequeño y Punta María. Estos tres receptores son dominados casi exclusivamente por 4 tiburones (4, 5, 9 y 10) que tienen tiempos de permanencia similares en cada localidad.

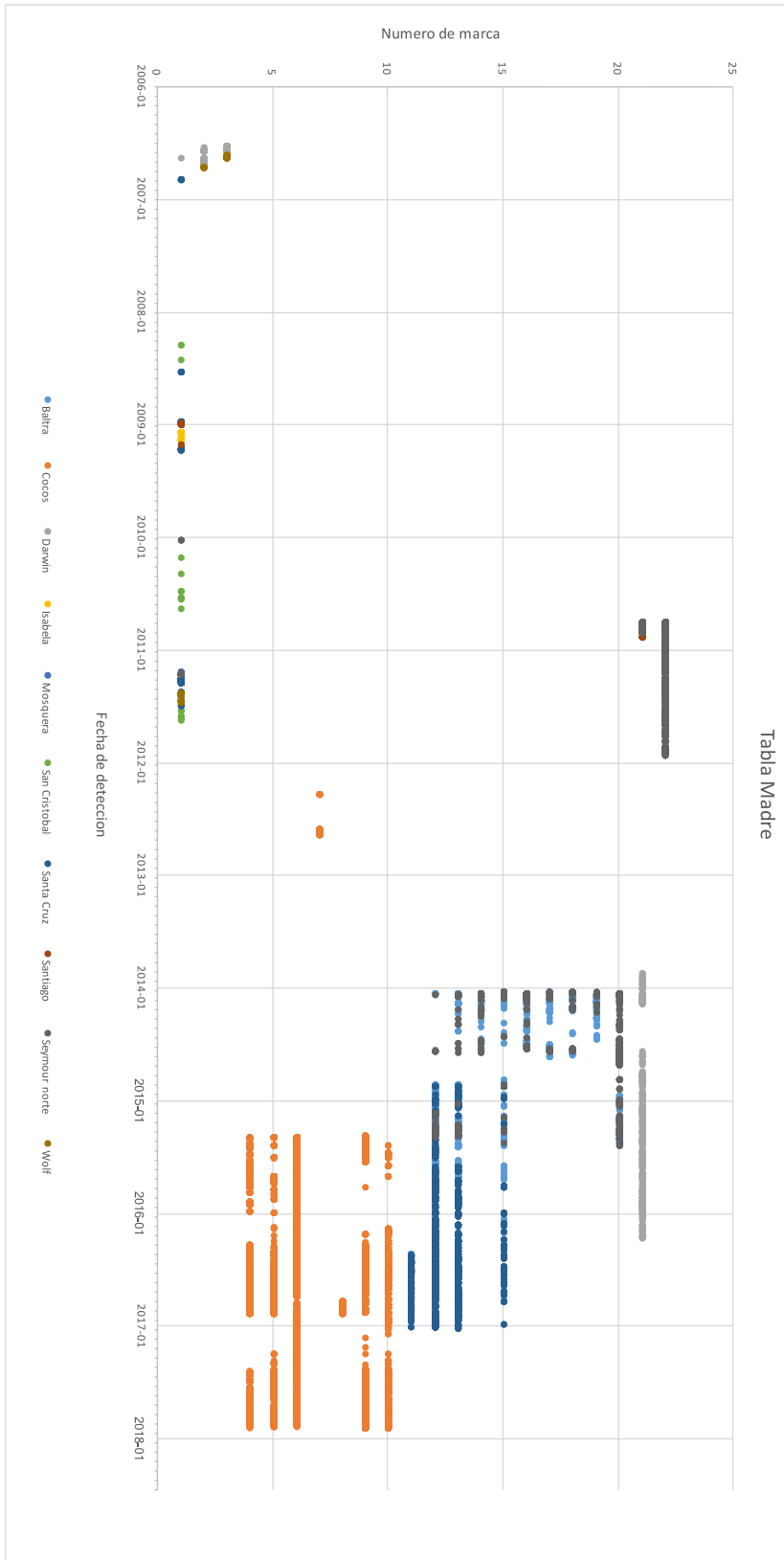


Figura 8. Detecciones temporales de cada tiburón

Es importante reconocer que en estos tres receptores se observan únicamente a estos 4 individuos (4, 5, 9 y 10). A pesar de que parece existir una posible relación entre individuos que explique este exclusivo uso de área y la aparente sincronización temporal de sus movimientos entre receptores (4 y 5) y (9 y 10) (Figura 20), si se observa con detalle sus respectivas detecciones se observa temporalidad similar pero no exactamente igual. Esto quiere decir que nunca se encuentran ambos tiburones en el mismo lugar al mismo tiempo sino mantienen diferencias de horas o pocos días entre ellos.

2.- Temporalidad:

2.1.- Zona Darwin y Wolf.

La temporalidad de los tiburones punta negra en la región del extremo norte del archipiélago no demuestra patrones concluyentes. Esto se debe probablemente a que de los 4 tiburones detectados en el área solamente 2 (1 y 21) tienen períodos de detección suficientemente largos, pero también son individuos altamente móviles lo cual dificulta la interpretación de su temporalidad. Sin embargo, la falta de patrones estacionales marcados acompañado de la interpretación de los movimientos entre las islas centrales y las del extremo norte (como con el individuo 1) pueden dar pistas de un posible patrón migratorio basado en el ciclo reproductivo en la especie (ver Discusión).

Por ejemplo, el individuo más móvil del estudio (1), es detectado en la zona de las islas centrales tanto en las temporadas frías como calientes (años 2006, 2008, 2009 y 2010) y se lo detecta en Wolf a comienzos de la temporada fría del 2011, lo cual puede

reflejar preferencia por zonas de agua cálida durante ciertos años, posiblemente durante un periodo de gestación (ver Discusión).

A pesar de esto, existen diferencias en estos patrones como se observa para el tiburón (21), otro individuo con detecciones tanto en la zona Baltra como en la zona norte. Este se comporta de manera opuesta, residiendo en la temporada fría (octubre a diciembre del 2010) en la zona central del archipiélago y en la temporada caliente (diciembre a marzo del 2013) en la isla Darwin. Existe un período entre marzo y agosto en el que no es detectado pudiendo representar una migración similar a la del individuo (1) pero posiblemente a otras islas o zonas del archipiélago.

La variación de temporalidad observada en estos individuos demuestra un patrón temporal complejo y poco marcado en los tiburones que utilizan la región extremo norte del archipiélago, un resultado que puede considerarse contrastante con los patrones de movimiento estacionales observados por estudios como los realizados por Peñaherrera-Palma (por publicar) (especialmente para el individuo 21). Sin embargo, estos resultados solo reflejan los movimientos posiblemente incompletos de tan solo 2 individuos, lo que significa que no son suficientemente representativos como para proveer una imagen conclusiva de sus patrones temporales

2.2.- Zona Baltra.

A diferencia de la zona del extremo norte, los resultados del estudio de temporalidad en la zona Baltra destacan una marcada estacionalidad que presentan casi todos los individuos detectados en el área.

Las detecciones en 8 de los 12 individuos marcados en el área muestran una clara temporalidad en el uso del canal entre Seymour Norte y Baltra. Estos 8 individuos (13 al 20) utilizan el canal de Seymour casi exclusivamente durante la temporada cálida del 2014, desde enero a agosto, con presencia ininterrumpida (16, 19 y 20) o con periodos cortos de ausencia, especialmente entre abril y julio (Figura 8). De los 12 tiburones marcados, 7 de estos, (13 al 19) terminan su residencia en el área entre julio y agosto. La excepción a este marcado patrón de ausencia es el tiburón (20) que se ausenta recién en septiembre. De estos 8 tiburones con ausencias, 3 retornan en enero del 2015 (12, 13 y 15) y uno es detectado antes, en noviembre del 2014 (tiburón 20). El resto de tiburones no vuelven a ser detectados. De aquellos que retornan, todos cambian su área de vida con una obvia preferencia por la costa norte de Santa Cruz y la costa sur de Baltra, específicamente alrededor del canal de Itabaca, (Receptor Salinas) y playa de Bachas (Receptor Bachas). Esta preferencia antes no observada puede relacionarse con parte del ciclo reproductivo de la especie (ver Discusión). A pesar de que presentan preferencia por esta zona, los cuatro individuos mantienen conectividad con Seymour Norte y Baltra, especialmente durante los primeros meses del año 2015 (febrero, marzo y abril), para después residir casi exclusivamente en la zona de Bachas y Salinas.

Existen excepciones a este patrón temporal generalizado de la zona Baltra, particularmente en los tiburones (11, 21 y 22) marcados en el área y en el tiburón (1) marcado en Darwin y Wolf que utiliza el área durante cortas visitas. De los tres primeros, el (11) es solamente detectado en Bachas, y solamente durante la temporada fría del 2016. Por otro lado, los tiburones (21 y 22) marcados en Seymour Norte muestran residencia exclusiva en esta localidad (21 posteriormente es detectado en

Darwin). Por último, el tiburón (1) es detectado infrecuentemente y solo en el canal de Seymour, normalmente durante cortas visitas en las que reside en de Mosquera.

2.3.- Isla del Coco

En la isla del Coco el patrón de temporalidad es claramente marcado al igual que en la zona de Baltra. De los 7 individuos estudiados, 4 presentan un patrón estacional de ausencia de la zona de estudio, que en general ocurre anualmente entre los meses de diciembre a mayo. Los individuos que no presentan este patrón temporal muestran residencia absoluta en la isla del Coco (6) o por un periodo demasiado corto de detección que imposibilita dilucidar patrones estacionales (7 y 8).

3.- Residencia:

Los patrones de residencia que se analizan en este estudio corresponden al Índice de Residencia General (IRG), Índice de Residencia por Localidad (IRL) y Eventos de Residencia (ER) las cuales son imprescindibles diferenciar entre sí para analizar las residencias de cada animal. El IRG corresponde a la proporción de tiempo que un tiburón permanece en el área de estudio con relación al total de días que duró la transmisión de su marca y el IRL corresponde al número de días que un individuo fue detectado en un receptor específico con relación al total de días de transmisión de su marca. Por otro lado, los ER son la cantidad de veces que se detectó a un tiburón dentro del perímetro de un receptor durante un tiempo específico (ver Métodos).

El hecho de que ciertos individuos tengan altos índices de residencia no significa que mantengan necesariamente altos ER. Individuos con corto tiempo total de

transmisión y alta residencia durante el periodo de estudio pueden tener un alto IRG. Por otro lado, existen individuos con bajos IRG que en general son o tiburones muy móviles o tiburones con lapsos cortos de detección. Por ejemplo, tanto el tiburón (1) como el (21) tienen movimientos amplios y periodos de ausencia prolongados que pueden explicar sus bajos IRG.

Tabla 2. Índice de Residencia General

ID Marca	Nombre de Marca	Tiempo Total Transmisión (días)	Índice de Residencia General (IRG)	Zona de Marcaje	Promedios (IRG)
46675	18	204.556	0.1711	Baltra	0.290
46673	17	209.894	0.2335	Baltra	
32397	16	182.174	0.4062	Baltra	
32392	15	1078.539	0.115	Baltra	
32382	14	197.903	0.3588	Baltra	
46677	19	151.56	0.5674	Baltra	
46679	20	496.1	0.3427	Baltra	
63855	21	2000.173	0.0129	Baltra	
63859	22	435.846	0.4428	Baltra	
25730	13	1085.925	0.2938	Baltra	
25728	12	1085.794	0.4237	Baltra	
25723	11	1082.929	0.1127	Baltra	
15269	7	380.528	0.0237	Coco	
23528	10	1101.382	0.2297	Coco	
22225	6	940.279	0.369	Coco	
23366	9	945.386	0.3829	Coco	
23365	8	574.351	0.0662	Coco	
22223	5	939.583	0.3331	Coco	
22222	4	942.374	0.3863	Coco	
1227	3	43.981	0.4093	Darwin	
1226	2	72.723	0.1788	Darwin	0.201
1225	1	1865.102	0.0134	Darwin	
Total					0.266

Eventos de Residencia

Al analizar los ER con las gráficas de caja y bigotes se puede observar las preferencias de uso de área para cada tiburón y la cantidad de tiempo que permaneció en las cercanías del receptor.

3.1.- Zona Darwin y Wolf.

En Darwin y Wolf se observa diferencias de los patrones de residencia para los cuatro tiburones que utilizan el área (1, 2, 3 y 21). A pesar de ser una población pequeña, se observa en general una residencia relativamente baja para casi todos los receptores, con un IRG promedio para el área de 0.201 (Tabla 2). En la mayoría de localidades la residencia máxima observada es de alrededor de 20 minutos correspondientes casi siempre al individuo 1 (Figura 9).

A pesar de ser una población pequeña, esta zona es la única en la que los tiburones muestran preferencias significativas por una localidad específica. Según los análisis estadísticos (“one-way repeated measures ANOVA), Shark Bay es la única locación con diferencia significativa en los eventos de residencia en todo el estudio (Anexo 8).

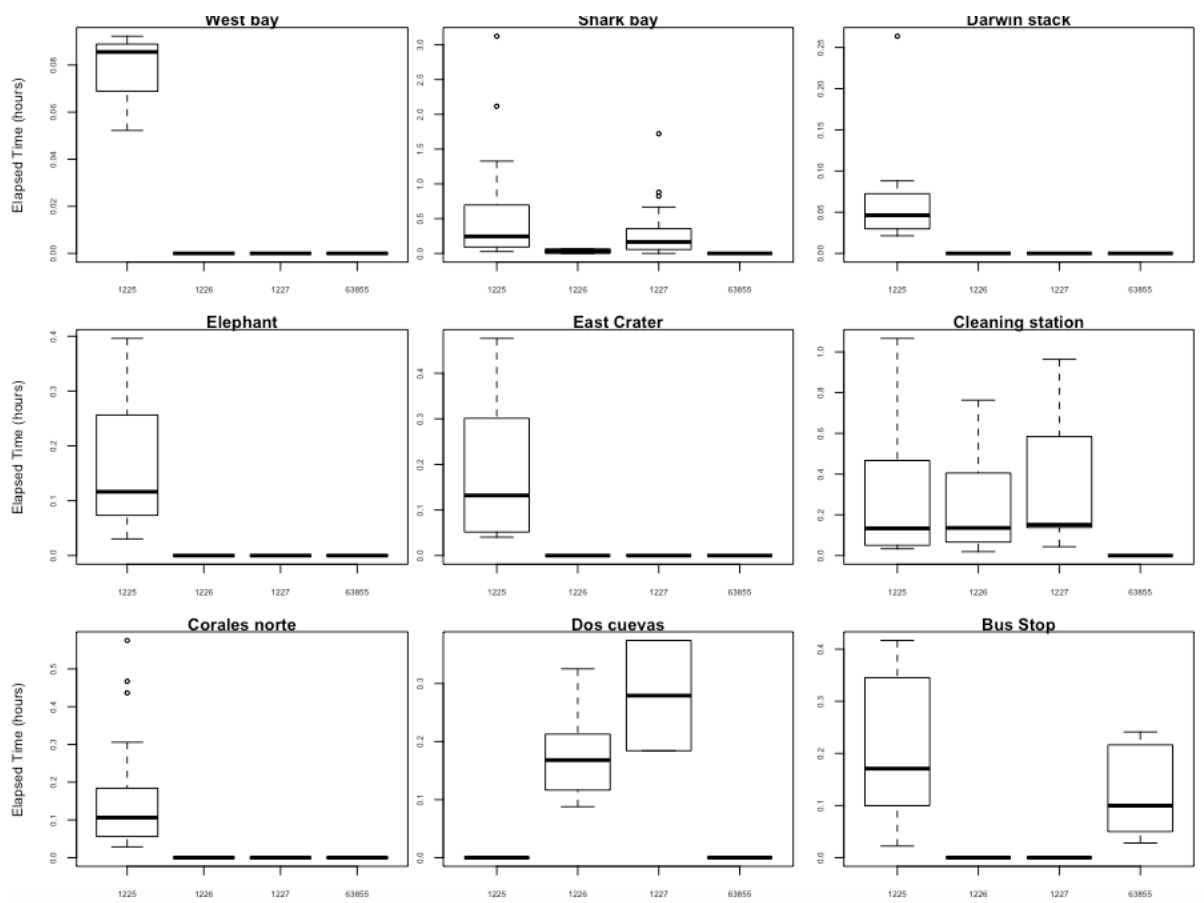


Figura 9. Eventos de Residencia Darwin y Wolf

3.2.- Zona Baltra.

La Zona de Baltra se distingue por tener el IRG más alto del estudio, con un promedio de 0.290, es decir que un promedio del 29% del tiempo de los tiburones se transcurrió en esta zona. El área de estudio de la zona Baltra se divide en dos áreas específicas. La primera, la región del canal de Seymour que comprende los receptores de Seymour norte, Baltra y Mosquera muestra la mayor concentración de individuos del estudio. El receptor de Seymour norte presenta ER para todos los 12 individuos, mientras que el receptor de Baltra para 9. Tanto Baltra como Seymour Norte muestran residencias relativamente cortas (medias de alrededor de 10 minutos) pero esta última presenta un rango de ER más dispar entre individuos (Figura 10). En Baltra se observa una media muy marcada (entre los 10 y 15 minutos) tanto para individuos con cientos de detecciones (19) como para individuos poco detectados (15), mientras que Seymour Norte muestra mucha más variación en sus ER y sus medias respectivas. Aunque la Figura 10 muestra las medias de ER más altas para los individuos (18 y 12), estos se caracterizan por tener pocos eventos de residencia, aunque todos bastante prolongados si se compara con las numerosas y cortas residencias de los tiburones (20 y 22) (Figura 10).

Dentro del canal que separa Baltra de Seymour Norte se encuentra el receptor de islote Mosquera. A diferencia de las anteriores localidades, Mosquera es menos concurrido, con ER para 6 tiburones, la mayoría con residencias relativamente cortas (media de alrededor de 30 minutos) a excepción de los ER del individuo (18), que muestra una media de alrededor de 4 horas (Figura 10). Este último tiene pocos ER, pero casi todos bastante más largos que los otros individuos. Aunque la media más alta corresponde al individuo (18) si se compara con la gran cantidad de ER de los

individuos (22 y 21), es obvio que estos últimos son bastante más residentes que el (18), aunque con periodos de residencia en general más cortos.

La segunda área de la zona Baltra corresponde a la costa norte de Santa Cruz y el canal que la separa de la isla Baltra. En esta región, la mayoría de detecciones se observan en los receptores de Bachas y Salinas. Estos se asemejan mucho entre sí, ambos detectando ER exclusivamente para los individuos que retornan al área de estudio después del periodo de ausencia de la temporada fría del 2014 (11, 12, 13, 15 y

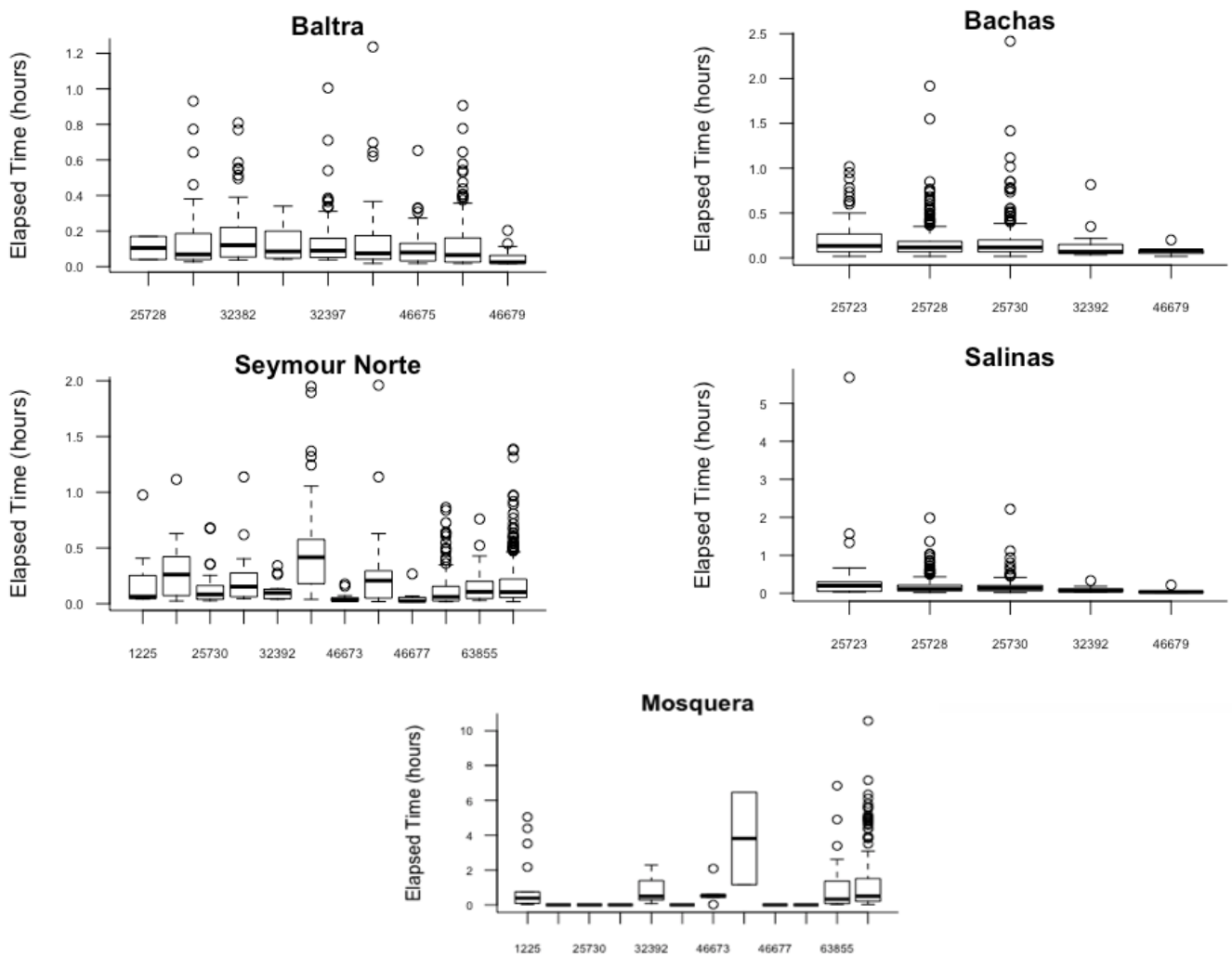


Figura 9. Eventos de Residencia Zona Baltra

20). Tanto Bachas como Salinas tienen medias de alrededor de 10 minutos, pero ER máximas de más de 2 horas en Bachas (13) y 6 horas en Salinas (11) (Figura 10).

El último receptor en la zona es el receptor de Venezia, el cual tiene ER solamente para el individuo (22), con una media de alrededor de media hora (Figura 11).

Además de estas dos regiones, existen receptores en áreas aledañas que se consideran aquí por formar parte de la zona central del archipiélago. El receptor de Gordon South, localizado en Rocas Gordon, solo tiene detecciones para los individuos (1 y 16). El tiburón (1) (marcado en Darwin y Wolf) tiene la mayor residencia media de alrededor de 20 minutos en este receptor (Figura 11). Este último individuo es el único con residencias en León Dormido y Cabo Marshall, y aunque presente en el receptor de Cousins, comparte esta localidad con el individuo (21) a quien le corresponde la media máxima. (Figura 11).

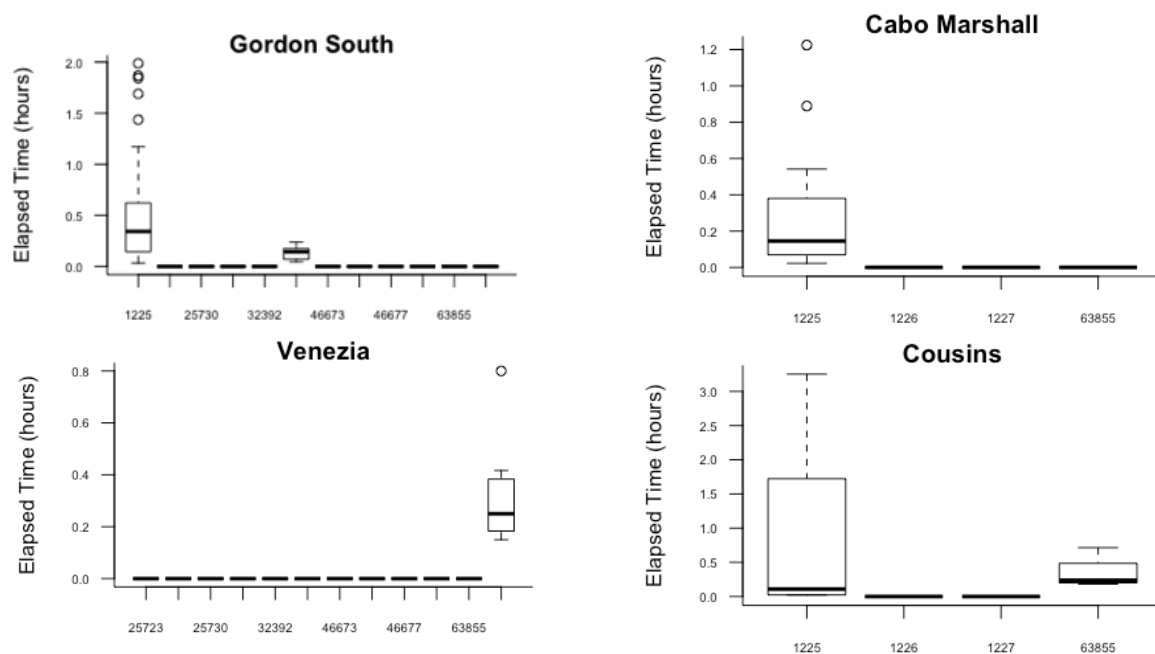


Figura 10. Eventos de Residencia cercanos a Zona Baltra

3.3.- Isla del Coco.

La isla del Coco tiene un IRG promedio de 0.256 en la población estudiada (Tabla 2). En las localidades Alcylene, Manuelita y Roca Sucia se observan las residencias más altas de Isla del Coco, sin existir una verdadera preferencia por parte de la población por una localidad en particular, tal como se muestra en la tabla 3 (Anexo 4), es decir que cada individuo tiene preferencia por una localidad distinta.

Roca Sucia se caracteriza por tener IRG altos, especialmente de los individuos (4, 5, 6 y 8)(Tabla 2), con registros de ER de hasta 7 horas (individuo 5), pero con una media muy marcada de menos de media hora en la población ahí detectada (Figura 12).

Alcylene tiene la media de residencia más alta registrada en la isla del Coco, siendo de más de 3 horas (individuo 4) y con una máxima registrada de hasta 8 horas (individuo 5). Aunque la media de 3 horas se considera la más alta para la isla del Coco, esta corresponde a una visita continua de 3 horas continuas durante un día realizada por el individuo (4), lo cual contrasta con las numerosas visitas aunque más cortas del individuo (10) en esta misma localidad. Alcylene en general tiene un índice de residencia bastante bajo para todos los individuos (a excepción del tiburón 10, donde muestra su mayor IRL (Tabla 2)).

La isla de Manuelita se distingue por tener el mayor número de individuos con residencias registradas. El individuo (6) muestra la residencia más marcada, con un máximo de 10 horas continuas (y su respectivo alto IRL). Como se mencionó anteriormente, este individuo tiene el mayor número de detecciones durante el

transcurso de este estudio, y la mayoría corresponden a Manuelita. A pesar de esto, la media más alta registrada en Manuelita corresponde al individuo (4) aunque este muestra menor número de ER pero levemente más prolongados (Figura 12).

Las residencias en las localidades al suroeste de la isla del Coco, Punta María, Dos Amigos y Dos Amigos Pequeño, muestran medias de residencia similares a aquellas observadas en Manuelita y Roca Sucia, pero las residencias máximas son bastante

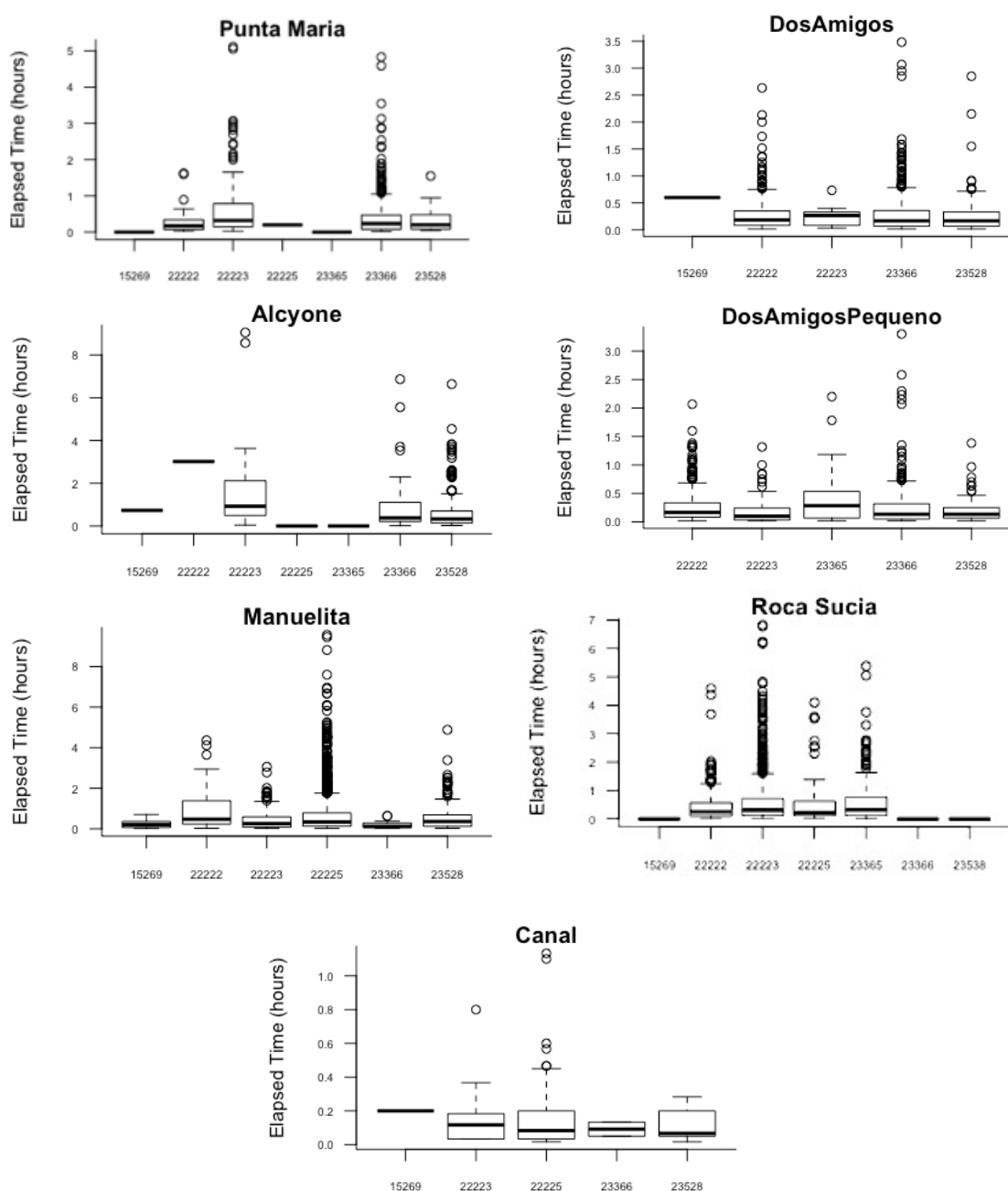


Figura 11. Eventos de Residencia Isla del Coco

menores (Figura 12). El mayor ER de estas tres localidades es la del individuo (7) en Dos Amigos. Este tiburón tiene un IRG muy bajo en isla del Coco (0.0237) pero la media de residencia más alta en Dos Amigos (Tabla 2), a pesar de no tener más de 10 detecciones en este receptor. Esta alta residencia se debe a que las 10 detecciones de este tiburón cuentan como un solo ER de poco más de 30 minutos, es decir que fue altamente residente pero solo por una sola ocasión, lo cual explica su bajo IRL e IRG. (Tabla 2).

Al igual que en la anterior localidad, en Dos Amigos Pequeño se observa que la media más alta de ER corresponde para uno de los individuos con menor número de detecciones (8) mientras que individuos con numerosos ER mantienen medias de residencia bastante más bajas (4 y 9) aunque con ocasionales ER de hasta 3 horas.

Por último, Canal muestra medias de residencia bajas para varios individuos, pero coincide con la máxima residencia media de Manuelita, probablemente debido a la cercanía entre ambos receptores (Figura 12). Lobster por otro lado no muestra residencia alguna.

4.- Patrones diales:

4.1.- Zona Darwin y Wolf.

Correspondiente al patrón dial, ambas islas muestran una clara tendencia de mayor actividad durante las horas del día (vectores promedio μ : 8:18-13:43) (Anexo 7) para la mayoría de localidades. Este patrón de uso diurno se observa en todas las áreas estudiadas en la zona norte (a excepción de corales norte que muestra picos a la 2 pm y

10 pm; vector promedio μ : 20:19) en las cuales mantienen residencias marcadas en las horas del día, especialmente entre las 8 am y 4 pm (individuos 1, 2, 3 y 21).

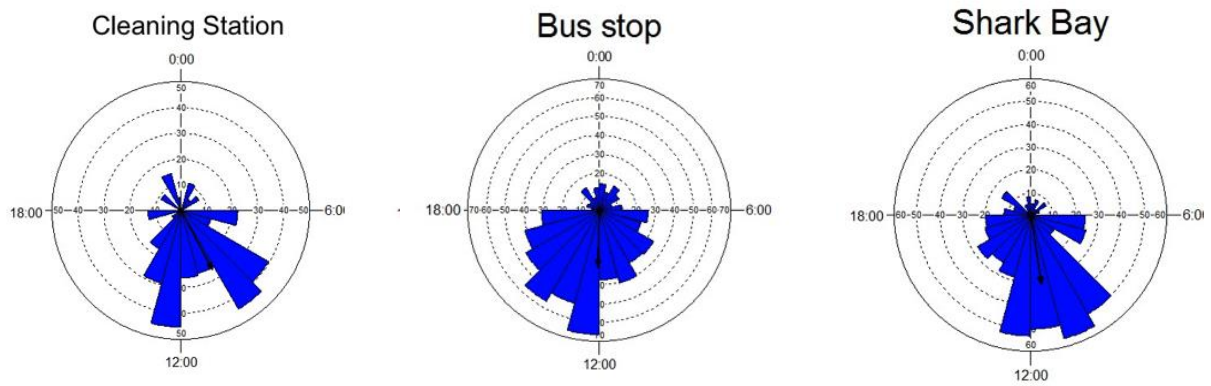


Figura 12. Patrones diales más representativos de Darwin y Wolf

4.2.- Zona Baltra.

Los patrones diales de la Zona Baltra son variados y dispersos. A diferencia de la Zona de Darwin y Wolf, no se observa un patrón dial tan marcado, existiendo diferencias en los lugares y horas de mayor uso, dependiendo mucho de posibles preferencias de cada animal. En los receptores de Baltra y Seymour Norte (respectivos vectores promedio μ : 20:23 ; 14:46) (Rao Spacing Test: $P < 0.01$) se observa un uso mayormente crepuscular, aunque bastante amplio y poco marcado, con diferencias individuales notorias, siendo algunos un poco más diurnos o nocturnos. Existen también individuos con mayores preferencias por Seymour Norte sobre Baltra y viceversa, o utilizan ambas dependiendo de la hora del día. Seymour Norte presenta variedad de uso con presencias totalmente diurnas o nocturnas. La falta de direccionalidad marcada en hora de uso se debe a la cantidad de individuos que utilizan

el área y la diversidad de horas de uso de cada uno por lo que se observa bastante uniformidad, aunque con leve tendencia hacia las horas de la mañana y las horas tempranas de la tarde.

Baltra tiene un patrón bastante más marcado de uso durante las primeras horas de la noche. Mosquera a diferencia de las otras localidades tiene un uso de área exclusivamente diurno (μ : 9:58) (Rao Spacing Test: $P < 0.01$), mostrando actividad específicamente durante las horas de medio día.

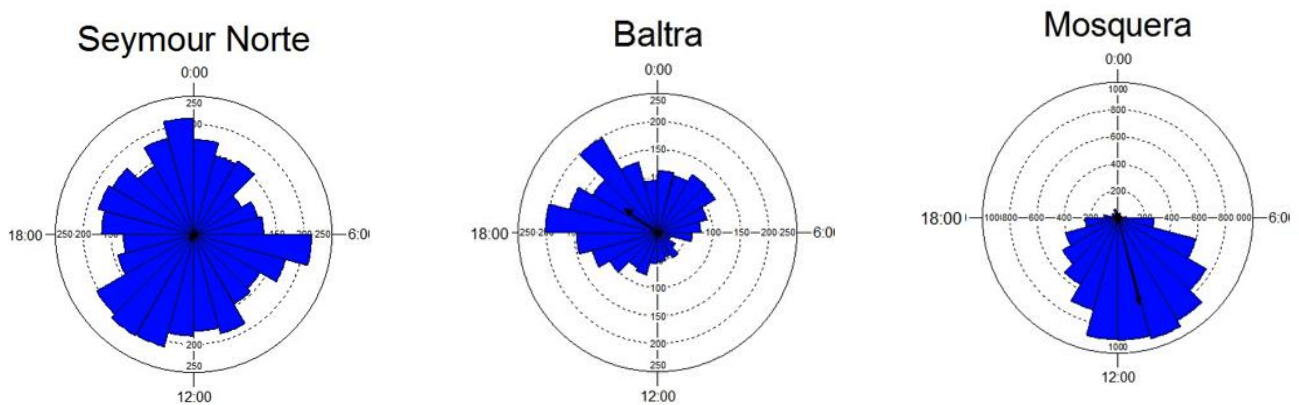


Figura 13. Patrones diales canal de Seymour, Zona Baltra

Por otro lado, en la costa norte de Santa Cruz se observa variabilidad en el patrón dial de detecciones, siendo relativamente cortas y variadas a lo largo del día, aunque existe ligera predominancia de uso durante la mañana. Salinas no muestra un patrón claro (μ : 5:36), mientras que las detecciones en el receptor de Bachas son mayormente nocturnas y crepusculares (μ : 2:09) (Rao Spacing Test: $P < 0.01$), especialmente durante las primeras horas de la mañana.

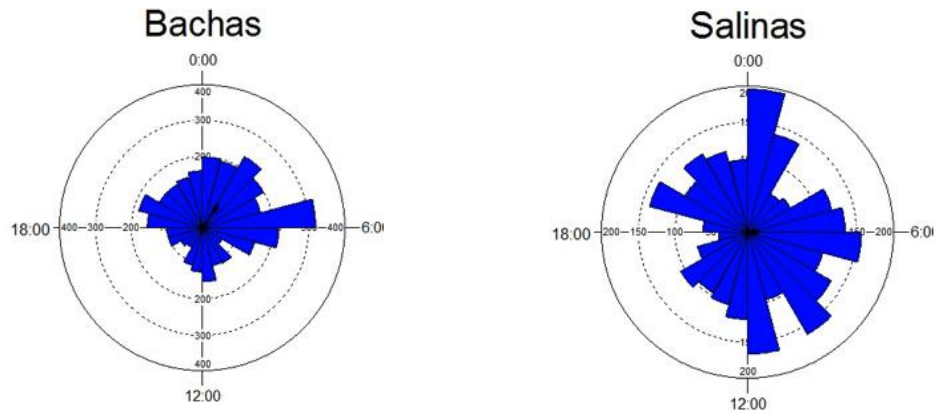


Figura 14. Patrones diales costa norte de Santa Cruz, Zona Baltra

Las localidades de Gordon South y Cousins muestran un patron diruno de uso de área (respectivos μ : 13:28 ; 12:52) (Rao Spacing Test: $P < 0.01$). Gordon South presenta un patron ligeramente más crepuscular, mostrando mayores detecciones en la mañana y tarde.

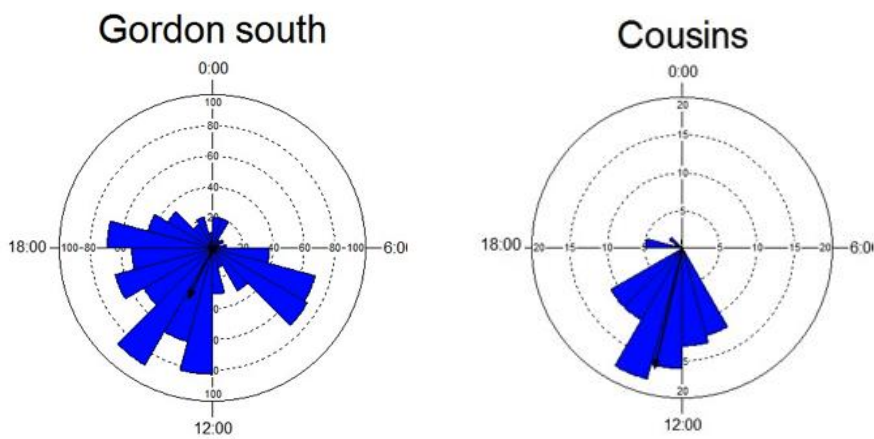


Figura 15. Patrones diales representativos cercanos a Zona Baltra

4.3.- Isla del Coco.

Los patrones diales observados en la isla del Coco demuestran un marcado patrón diurno de detección para todos los receptores en el área, con promedios vectoriales (μ) entre las 10 am y 5pm (Rao Spacing Test: $P < 0.01$) para todas las localidades (con excepción de Canal) (Anexo 7). Las únicas localidades que tienen detecciones nocturnas significativas son la de Roca Sucia y Punta María, ambas con un numero de detecciones suficientemente menores como para no afectar significativamente la prueba Rao de uniformidad (Anexo 7).

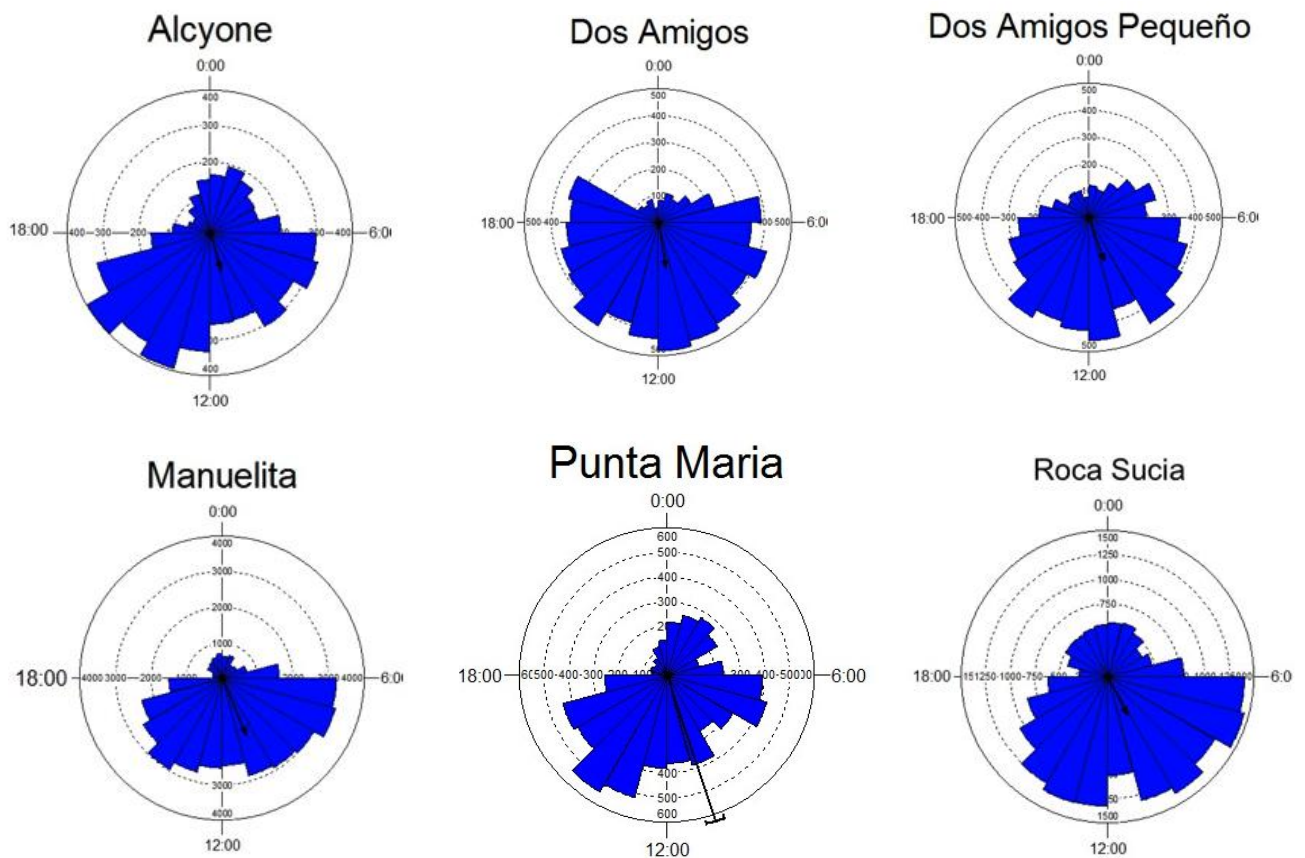


Figura 16. Patrones diales representativos Isla del Coco

VII.- DISCUSION:

El estudio de los movimientos de animales marinos a largo plazo es una tarea compleja por la gran cantidad de variables que actúan como posibles factores influyentes en las decisiones de los organismos. Muchos animales tienen que tomar decisiones que optimicen su adquisición de alimento o pareja, eviten la depredación y seleccionen las condiciones ambientales apropiadas. La distribución de presa, predador y condiciones ambientales (oxígeno disuelto, temperatura, salinidad, concentración de luz, entre otras) pueden variar tanto en un periodo corto, como es el caso diurno para las mareas y la luz, como en periodos más extensos como es el caso con la salinidad y temperatura (Papastamatiou, 2012). Tanto factores de corto o largo plazo están sujetos a los complejos procesos oceanográficos, batimetría, estacionalidad y fenómenos climáticos lo cual hace del estudio de la biología del comportamiento en animales marinos un tema dinámico y poco predecible (Pinaud, 2005).

Los tiburones siendo depredadores inteligentes con comportamientos independientes y variables dentro de un ecosistema dinámico son especialmente difíciles de entender inclusive después de varias décadas de estudios. Sin embargo, una variedad de investigaciones ha permitido establecer la efectividad de ciertos factores para entender los patrones de movimiento de algunas especies.

Entre los factores más determinantes para el entendimiento de los movimientos horizontales de los tiburones a escalas temporales y espaciales pequeñas es el de los cambios diales. Los cambios diales de comportamiento se han registrado en varias

especies de tiburones, especialmente en especies tropicales, que aprovechan el cambio ambiental de la luz para obtener alimento, probablemente debido a la mejora de sus capacidades de cacería.

Comportamientos puntuales del animal como la cacería en las horas nocturnas, se pueden apreciar mediante el análisis de las diferencias en la estructura del recorrido o movimientos del animal, lo cual permite discernir entre diferentes tipos de comportamiento como búsqueda, alimentación o descanso (Papastamatiou, 2012).

Otro de los factores importantes, esta vez para la predicción de patrones de movimientos horizontales a escalas espaciales y temporales mayores, está ligado a cambios comportamentales como las migraciones. Estos comportamientos pueden estar determinadas por cambios abióticos (temperatura, estacionalidad, etc.) o bióticos (ciclo reproductivo, búsqueda de alimento, etc.).

Por otro lado, existen también los movimientos impredecibles a gran escala, comportamientos que se relacionan con la amplia variedad de posibles estrategias de supervivencia particulares de cada individuo como posible mecanismo para evitar competencia interespecífica. Son movimientos poco sincronizados que no reflejan un patrón marcado de la población como tal.

El análisis detallado de estos y otros posibles factores que determinan los movimientos de los tiburones de arrecife como *C. limbatus* combinados con la interpretación de los datos recopilados para los tiburones de cada localidad estudiada y los parámetros físicos del área de estudio permiten entender mejor la ecología de esta

especie y su uso de hábitat, información necesaria para el futuro de la investigación de este depredador y la toma de decisiones correspondiente a la conservación de esta especie.

1.- Darwin y Wolf:

Los patrones de temporalidad en las islas de Darwin y Wolf son poco concluyentes por el pequeño tamaño de la población estudiada, la limitada cantidad de datos (afectado por las cortas residencias de los tiburones 2 y 3) y la diferencia de patrones temporales entre individuos. Estudios de telemetría satelital realizados por Peñaherrera-Palma *et.al.* (por publicar) sugieren cierto tipo de estacionalidad de *C. limbatus* en Galápagos, el cual refleja el uso de la región del extremo norte del archipiélago durante la temporada fría, y la contracción de su área de vida a las islas centrales (especialmente alrededor de la zona Baltra) en la temporada caliente. Aunque se observa patrones con ciertas similitudes de temporalidad a la expuesta por Peñaherrera-Palma (1), también se observan excepciones, como la temporalidad observada para el individuo (21).

La naturaleza oceánica de las islas de Darwin y Wolf favorece un comportamiento pelágico de uso de estructuras en mar abierto como refugio para patrones diales de alimentación (Kimley, 1984). Un comportamiento común en varias especies (cetáceos, pinnípedos, aves marinas y peces) relacionadas a islas e islotes oceánicos es la estrategia de alimentación conocida como forrajeo desde un punto central o central place foraging (CPF) (Hamilton, 1970. Boyd, 2016). Este comportamiento se define como la explotación de recursos por parte de un organismo mediante una dispersión rítmica alrededor de un punto fijo en el espacio al cual están determinados a volver

(Hamilton, 1970. Pirotta, 2018). CPF es una estrategia utilizada por varias especies de tiburones, normalmente con la forma de un área núcleo como zona de descanso que utilizan durante el día y un área periférica por la cual se dispersan durante la noche para alimentarse (Speed, 2010. Kimley, 1988). Estudios previos en tiburones martillo (*Sphyrna lewini*) en islas oceánicas (Wolf, Galapagos) (Hearn, 2010) y montes submarinos (Kimley, 1988) al igual que en tiburones grises (*Carcharhinus amblyrhynchus*) en atolones aislados (Barnett, 2012), han demostrado un patrón claro de CPF determinado en gran parte por comportamientos diales marcados (Kimley, 1988, Hearn 2010). El área núcleo del CPF esta muchas veces dividida en puntos clave o hotspots, lugares determinados con una presencia de individuos desproporcionalmente mayor al de otras áreas circundantes y que los animales utilizan durante el día y desde donde realizan sus migraciones diales (Hamilton, 1970).

Los individuos estudiados en Darwin y Wolf muestran un patrón semejante al observado para otras especies de tiburones con estrategias de CPF. Uno de los indicios clave para reconocer el posible CPF de *C. limbatus* es el marcado patrón dial que presenta en estas islas oceánicas. Todos los individuos estudiados que utilizan la región del extremo norte del archipiélago tienen detecciones casi exclusivamente diurnas, lo cual resalta su ausencia durante la noche cerca de la costa, una característica común en los movimientos diales típicos de tiburones con CPF como es descrita para *S. lewini* (Hearn, 2010. Kimley, 1988).

Los resultados del análisis de residencias para *C. limbatus* muestran una sorprendente similitud con la preferencia de hábitat demostrada por Hearn *et.al.* (2010) para *Sphyrna lewini* en Darwin y Wolf. Al igual que el tiburón martillo y una variedad de

otras especies pelágicas (Hearn, 2010), el tiburón punta negra presenta una marcada preferencia por la esquina sureste de ambas islas oceánicas. A diferencia de las agregaciones comunes de *S. lewini*, los tiburones estudiados muestran separación temporal entre si durante la visita de estos puntos clave. Se cree que el uso de áreas clave por parte de los tiburones durante sus horas de mínima actividad facilita a los animales interactuar socialmente y buscar pareja (Kimley, 1984), una hipótesis posible para las agregaciones observadas de tiburón martillo en Darwin y Wolf, pero cuestionables para los solitarios *C. limbatus*.

Existen una variedad de hipótesis sobre las posibles razones del uso de estos hotspots por parte los tiburones. Estudios oceanográficos en Galápagos demuestran la existencia de una corriente persistente y unidireccional en dirección noroeste que choca directamente contra las zonas sureste de ambas islas (Palacios, 2002). Hearn (2010) especula que existe la posibilidad de que el choque de la corriente contra las islas genere un cambio de velocidad en el agua que atrape partículas orgánicas que permitan la alta productividad marina, o que el afloramiento de nutrientes acarreados desde el fondo por esta misma corriente genere una alta productividad que sostenga los peces planktivoros y de bajo nivel trófico que los tiburones consumen (Hearn, 2010). Por otro lado, existe la hipótesis de que estas áreas sirven como un punto de referencia para los movimientos diales de los tiburones, probablemente por su gradiente electromagnético o por el conjunto de variables oceanográficas (Kimley, 1984).

De cualquier forma, el uso de estas áreas claves probablemente se relaciona con una estrategia de forrajeo desde una zona central (CPF) debido no solo a que las dos especies de tiburón estudiadas con migraciones diales relacionadas al CPF utilizan las

mismas áreas de descanso durante el día, sino también a que ambas especies se movilizan por las mismas zonas de paso durante sus migraciones en horas crepusculares o nocturnas. Estas zonas de paso en las afueras del hotspot (Darwin Stack en la isla Darwin, y Elephant, Anchorage, (también conocida como West Bay) y Corales Norte en Wolf) se caracterizan por tener receptores que detectan pocas transmisiones durante las horas de transición, probablemente durante los movimientos diales que les permiten a los tiburones llegar a sus zonas de cacería en la periferia del área núcleo o para movimientos de migración entre islas observados tanto para *C. limbatus* como para *S. lewini*.

Las islas de Darwin y Wolf están separadas por 38 km de mar abierto, una distancia suficiente para limitar los movimientos de los tiburones a solo una isla. A pesar de esto, la evidencia de este estudio demuestra que existe conectividad marcada entre ambas islas, con 3 de los 4 tiburones estudiados movilizándose entre ambos islotes, algunos con más de un movimiento en menos de un mes (individuo 1).

Los movimientos entre islas de cada individuo varían según sus particularidades. En *C. limbatus* el único patrón que parece determinar el tiempo requerido para la migración parece ser su hábito de residencia en las islas. Por ejemplo, aquellos tiburones que presentan menores residencias en Darwin y Wolf, una característica normalmente ligada a patrones de movimientos más oceánicos debido a la falta de detecciones en los receptores costeros (individuos 2 y 3) tienen viajes entre islas prolongados (de 6 y 14 días respectivamente) probablemente relacionados con la búsqueda de alimento en áreas oceánicas o en los montes submarinos comunes en la región del extremo norte. Por otro lado, el individuo con mayor residencia observada en

el área y patrones de actividad más ligados a la costa presenta viajes entre islas mucho más directos y rápidos (16 horas a favor de la corriente, 28 h en contra corriente) como es el caso para el individuo 1.

A pesar de que la población estudiada de *C. limbatus* en Darwin y Wolf es demasiado pequeña como para demostrar resultados concluyentes, los patrones tan marcados y similares entre especies y las diferencias obvias entre individuos genera las pistas necesarias para especulación de posibles mecanismos que gobiernan los hábitos esta especie.

2.- Zona Baltra:

La zona Baltra se puede dividir en dos áreas, delimitadas más que geográficamente, por los patrones temporales observados en la especie. La primera área se puede identificar como la zona Seymour, donde los tiburones residen en la temporada cálida del 2014. La segunda zona se denomina como la zona Bachas, un área que comienza a ser visitada desde comienzos del 2015.

Los patrones diales observados en la zona Baltra demuestran diversidad y adaptabilidad de la especie en diferentes hábitats marinos. A diferencia de los movimientos observados en Darwin y Wolf, *C. limbatus* en la zona Baltra demuestra un comportamiento dial menos marcado y sin una obvia estrategia de forrajeo desde una zona central. Casi todos los individuos utilizan el área de Seymour, especialmente durante las horas crepusculares. El receptor de Seymour Norte es el que mayor cantidad de individuos registró, pero la residencia corta en el perímetro del receptor

indica que esta es probablemente una zona de paso durante viajes de forrajeo. Un patrón similar (pero con menos individuos detectados) presenta el receptor de Baltra, probablemente debido a la misma razón que el anterior.

Al parecer la zona Baltra no presenta un área específica de uso durante las horas del día (a excepción de Mosquera, aunque utilizado por una minoría) como se observa en las locaciones de Shark Bay y Cleaning Station en la zona del extremo norte. Además los patrones diales en el área son menos marcados con rangos amplios y variables, aunque con una tendencia hacia las horas de transición (una característica típica de muchas especies de tiburones tropicales) (Papastamatiou, 2012).

La diversidad en las detecciones en la zona Baltra permiten sugerir una diferencia de comportamiento de la población con relación a los patrones observados en las islas del extremo norte, probablemente relacionado a la naturaleza del área de estudio en la zona central del archipiélago. Esta disimilitud en los patrones de movimiento y comportamiento encontrada entre poblaciones de la misma especie ha sido reportada antes para especies de tiburones Carcharhinidos. Según estudios realizados en Australia en *Carcharhinus amblyrhynchus*, existe una diferencia notoria en el comportamiento, filopatria y movimientos de esta especie entre las poblaciones oceánicas (Osprey Reef) y las poblaciones de arrecife continuo (gran barrera de coral) (Barnett, 2012). Un fenómeno similar pero relacionado a la diferencia en patrones de movimiento dial se ha observado para especies en los arrecifes continuos (Enetewak), en comparación con especies aisladas en el mismo (McKibben, 1986).

La zona del canal entre Seymour Norte y Baltra corresponde a un área de aguas calientes y someras en el corazón de la zona central de Galápagos, una región de alta conectividad debido a la variedad de islas e islotes que crean una zona de hábitat semi-continuo para *C. limbatus*, a diferencia del obvio aislamiento de Darwin y Wolf. La variedad de posibles nichos y zonas de forrajeo costero que ofrece un hábitat de archipiélago como la zona de estudio probablemente promueve una estrategia “oportunista” de predador de arrecife (Barnett, 2012. McKibben, 1986) lo cual pudiese explicar la variabilidad de patrones diales y ausencia de estrategia de forrajeo central marcada que se observa en la población de Baltra. Esta variedad de patrones que se ha denominado “oportunista”, es posible que también refleje la posible estrategia observada en otras especies de tiburones para reducir la competencia interespecífica, como es el caso para *Galeocerdo cuvier* en Hawaii (Papastamatiou, 2012).

De cualquier forma, la estrategia observada para *C. limbatus* en la zona Baltra contrasta con el estructurado patrón dial y hotspots delimitados (comportamiento “oceánico”) en esta y otras especies en Darwin y Wolf. (Barnett, 2012, Klimley, 1984, Hearn 2010). Diferencias interespecíficas como las reportadas para *C. amblyrhynchus* (Barnett, 2012, McKibben, 1986) y las observadas para *C. limbatus* en Galápagos sugieren plasticidad en el comportamiento de cada especie dependiendo del hábitat y nicho que ocupan.

La mayoría de individuos de la población estudiada en la zona Baltra demuestra una alta fidelidad de sitio de vida (especialmente para los individuos que regresan a la zona). Aunque esta es una característica común en varias especies de tiburones de arrecife (*C. ablyrhynchus*, *C. melanopterus*, *T. obesus*) (Chapman, 2015. Papastamatiou,

2009, Whitney 2011) existe creciente evidencia de que la filopatria observada en estas especies se relaciona especialmente con hábitats aislados como islas oceánicas o montes submarinos (Barnett, 2012. Espinoza, 2015). Se cree que estos tiburones ocupando hábitats aislados se ven obligados a adaptarse a un amplio rango de condiciones ambientales para evitar movimientos de dispersión de larga distancia (Heupel 2014), mientras que los ecosistemas continuos promueven el movimiento de individuos para reducir la competencia interespecífica de recursos (Espinoza, 2015. Heupel, 2004. Knip, 2012). Aunque la zona central del archipiélago no se considera un ecosistema completamente continuo, este no representa barreras de dispersión significativas, por lo que la filopatria observada probablemente no se debe a un aislamiento geográfico. Al igual que las conclusiones obtenidas por Espinoza *et.al.* (2015) para la filopatria de *C. amblyrhynchus*, los patrones de residencia de *C. limbatus* están probablemente relacionados a aspectos biológicos más que a patrones temporales o ambientales. Las hembras de *C. limbatus* al igual que varias otras especies de tiburones (*C. carcharias*, *S. lewini*, *C. amblyrhynchus*) parecen demostrar mayor fidelidad de sitio de vida que los machos (Keeney, 2003), lo cual explicaría la filopatria observada y la ausencia de tiburones macho durante el marcaje. La evidencia de mayor fidelidad de sitio por parte de las hembras y dispersión por parte de los machos se especula que es una estrategia evolutiva bastante generalizada en los Carcharhiniformes con la finalidad de mantener diversidad genética, y disponer más energía al desarrollo embrionario y a reproducción por parte de las hembras (Espinoza, 2015), o por la necesidad de mantenerse cercanas a las zonas de parto y crianza de juveniles (Chapman, 2015).

Es posible que los patrones observados en la zona Baltra reflejen la naturaleza de un área dominada exclusivamente por hembras de tiburón punta negra. La segregación

de sexos es una característica general en las poblaciones de tiburones, y al parecer *C. limbatus* no es una excepción (Sims, 2005). Existen una variedad de hipótesis para la segregación sexual en los tiburones que pueden respaldar las observaciones en el área incluyendo la hipótesis para *S. lewini* de segregación por selección de alimento (Klimbley, 1987), pero existen otras como la segregación por diferencias fisiológicas o incluso por agresión entre sexos (Sims, 2005). Algunas de las hipótesis más interesantes que deben ser consideradas para este estudio son las de carácter reproductivo o fisiológico debido al valor que tienen para explicar los patrones observados. Estas teorías proponen que las hembras no solo se segregan de los machos, sino que se agregan entre sí por razones fisiológicas o comportamentales. A pesar de que no se ha observado una agregación de *C. limbatus* adultos en Galápagos como es común en las costas de Florida y Carolina del Norte (Castro, 1996), existe la posibilidad de que la población de Galápagos forme agregaciones poco polarizadas y más difíciles de identificar en el área de estudio. En cualquier caso, la zona Baltra, específicamente el área que comprende las islas de Seymour Norte, Mosquera y Baltra pueden formar un área de uso exclusivo de hembras con fines de gestación y protección. Debido a que los tiburones son organismos ectotérmicos, el comportamiento termoregulatorio se ha propuesto en varias especies (*C. isodon*, *Negaprion brevirostris*, *Prionace glauca*, *C. amblyrynchus*) como un factor necesario para el desarrollo embrionario (Castro, 1993). La segregación sexual por temperatura ha sido reconocida a gran escala en varias especies del género *Carcharhinus* en zonas de marcados gradientes de temperatura en Sudáfrica, donde la presencia de hembras es predominante en las aguas cálidas del norte, y los machos en las aguas frías del sur (Bass, 1973). Por otro lado, existen comportamientos de refugio observados en ciertas especies (*Gynghimostoma cirratum*, *Scyliorhinus canicula*) durante la época de gestación que buscan asegurar la

supervivencia de la cría en aguas someras y cálidas fuera del territorio de los machos (Sims, 2005). Ambas hipótesis son posibles para *C. limbatus* en la zona Baltra, debido a las características físicas del área que la definen como una zona cálida y somera, relativamente protegida que puede brindar refugio para hembras preñadas tanto de depredadores como de los mismos machos (Economakis, 1998) además de brindar zonas cercanas de forrajeo. Esto coincide con el uso del área de *C. limbatus* durante los meses de mayor temperatura superficial del océano para el área de estudio.

El patrón más interesante observado durante el estudio es el marcado lapso de ausencia que se observa a finales de la temporada cálida del 2014. Este periodo es especialmente importante debido a la desaparición de casi todos los individuos del área con días o semanas de diferencia a finales de la temporada fría. Esto coincide con las observaciones de Peñaherrera-Palma *et. al.* (por publicar) que sugieren un periodo migratorio de *C. limbatus* durante la temporada fría hacia las islas de Darwin y Wolf, aunque resultados obtenidos en el extremo norte durante el presente estudio presentan divergencias con las conclusiones de Peñaherrera-Palma. Los resultados de este estudio sugieren que las migraciones observadas a comienzos de la temporada fría del 2014 no tienen un carácter netamente ambiental, sino biológico.

Los argumentos para esta conclusión se basan en los resultados obtenidos después del periodo de ausencia (2015-2017). A pesar de que solo cuatro individuos retornan al área de estudio, tres de ellos se mantienen casi totalmente residentes durante un período de dos años. Si esta migración fuese definida por los patrones ambientales, entonces debería existir ausencia periódica y estacional durante la temporada fría durante el 2016 y 2017, un patrón que no se observa en la población

observa (excepto de cierta forma en el tiburón 20). Por otro lado, los dos años de residencia que se observan en los individuos que retornan coincide con el ciclo reproductivo bianual, aunque puede representar parte de un ciclo trianual como ha sido sugerido por otros autores (Dudley, 1993). Si este es el caso, entonces la ausencia observada en la temporada fría del 2014 posiblemente corresponde a una migración determinada por requerimientos de termorregulación necesarios durante la gestación de las madres, un patrón observado en otros tiburones que buscan aguas calientes durante el embarazo probablemente para un mayor desarrollo del feto (Economakis, 1998). Esta hipótesis pudiese explicar la ausencia de una migración anual de *C. limbatus* como sugiere Peñaherrera-Palma.

Las observaciones de Dudley (1993) sobre el ciclo reproductivo de *C. limbatus* en Sudáfrica sugieren una migración por parte de las hembras preñadas durante comienzos, y especialmente finales del periodo de gestación debido a su marcada ausencia en el sitio de estudio durante los meses correspondientes a la temporada fría o de transición del hemisferio sur (agosto a diciembre). Las conclusiones de Dudley coinciden con la temporalidad y cambio de temperaturas que posiblemente rigen el comportamiento migratorio de *C. limbatus* en Galápagos. Otras poblaciones como las del Atlántico Oeste son reconocidas por sus amplias migraciones a lo largo de la costa este de los Estados Unidos. Según Castro (1996) mediante estudios con telemetría satelital, esta población no solo se moviliza cerca de aguas costeras, sino que migra hacia aguas abiertas a las afueras de Florida y el Golfo de México durante los primeros meses de la temporada fría. Aunque no existe evidencia de que estas migraciones oceánicas se deban a requerimientos térmicos por parte de las hembras preñadas, si se ha observado esta particularidad en otras especies de tiburones. Evidencia de estudios con telemetría

satelital han determinado que las poblaciones de hembras en periodo de gestación de *C. carcharias* en las costas de California tienen un período migratorio hacia mar abierto conocido como “Offshore Gestation Period” (OGP) o periodo de gestación pelágico por alrededor de 15 meses. Esta especie reside en mar abierto en una zona conocida como SOFA (shared offshore feeding area) entre Baja California y Hawái caracterizada por temperaturas superficiales significativamente mayores a las de la costa continental donde forrajean. Se cree que las hembras de *C. carcharias* buscan aguas superficiales calientes durante este periodo que permitan el crecimiento óptimo y desarrollo de los embriones (Domeier, 2013).

En el caso de existir una migración oceánica por las hembras preñadas de *C. limbatus*, el movimiento a aguas abiertas contraindicaría la hipótesis de refugio que se expone anteriormente para la zona Baltra. Por lo tanto, es posible que *C. limbatus* se movilece en la temporada fría hacia las islas del norte (Pinta, Marchena y Genovesa) o hacia las islas del extremo norte (Darwin y Wolf) como sugiere Peñaherrera-Palma, áreas donde la temperatura superficial del agua es significativamente mayor a las de la zona central del archipiélago.

Por último, uno de los factores concluyentes para la formulación de esta hipótesis es el cambio marcado en el área de vida por parte de los tiburones que retornan al área de estudio. Durante la primera temporada (temporada cálida del 2014) la población estaba concentrada en la zona del canal de Seymour (Receptores Baltra, Mosquera y Seymour Norte) pero al regreso del período de ausencia (comienzos de la temporada cálida del 2015) el uso de área de los tres tiburones que retornan (12, 13 y 15) cambia drásticamente hacia la zona del canal de Itabaca y la playa de Bachas, al norte de la isla

Santa Cruz. Es probable que este cambio de área de vida esté ligado al ciclo reproductivo de la especie debido a que coincide con la temporada de parto (comienzos de la temporada cálida del 2015) y por lo tanto con el periodo reproductivo del 2014 y su respectivo tiempo de gestación de 11-13 meses (Dudley, 1993, Llerena, 2009). El retorno de los tiburones a comienzos del 2015 se caracteriza por una marcada residencia de los adultos en las zonas de Salinas y Bachas. Estudios realizados por Castro (1993) de *C. limbatus* en Florida demuestra el patrón migratorio de esta especie hacia la zona de parto y crianza durante comienzos de verano, tanto por hembras preñadas para dar a luz, como por adultos en estado reproductivo (Castro, 1993). Resultados como estos sugieren que este movimiento observado hacia la costa norte de Santa Cruz forma parte de su ciclo reproductivo.

Es probable que este marcado cambio de área de vida esté ligado a las necesidades de parto de las hembras. La costa norte de Santa Cruz tiene características físicas y geográficas que han sido reconocidas como necesarias para las zonas de crianza de *C. limbatus*. A diferencia de las costas áridas y erosionadas del canal de Seymour y la isla Baltra, la zona del canal de Itabaca (Salinas) y playa Bachas tiene una variedad de pequeñas ensenadas y bahías de aguas calmas y poco profundas bordeadas de mangle, características que identifican las zonas de parto y crianza de juveniles de tiburón punta negra (Llerena, 2009).

Un hecho que contradice esta teoría son las largas residencias en la zona del canal de Itabaca por parte de las hembras que retornan. Si se considera que cambian de área de vida a Salinas y Bachas para parir, no tiene sentido que se mantengan presentes en la costa norte de Santa Cruz durante el resto del estudio. Aunque en la mayoría de

tiburones no presentan cuidado parental, resultados de investigaciones para identificar áreas de parto y crianza del *C. carcharias* han demostrado la presencia de adultos post parto o en estado de no gestación fuera de las áreas de crianza por periodos extendidos (Domeier, 2013). A pesar de que este hecho no sugiere la existencia del mismo patrón en *C. limbatus*, existe la posibilidad de un cierto tipo de territorialidad por parte de varias especies de tiburones cerca de las áreas de crianza que pudiera explicar la marcada residencia en la zona de Bachas durante un periodo posterior al parto.

Por otro lado, el marcado patrón de retorno y residencia se observa solamente en cuatro de los doce tiburones estudiados, y un total de cinco tiburones no presentan detecciones después de su temporada de ausencia. Aunque existe la posibilidad de mortalidad por causas natural o antropogénicas, es probable que la desaparición de estos individuos se deba al uso de un área de parto diferente. Existen una variedad de otras ensenadas identificadas como zonas de crianza, como son las de la costa sur y sureste de Santa Cruz en la zona de bahía academia y playa Garrapatero, localidades que no cuentan con receptores acústicos (Llerena, 2014). Si este es el caso, y los tiburones presentan la misma residencia de carácter “territorial” fuera de las áreas de crianza que se sugiere en Bachas, entonces es entendible la ausencia de estas hembras adultas durante el resto del estudio.

3.- Isla del Coco:

En la isla del Coco se observan patrones diales marcados para todos los tiburones estudiados y en todos los receptores del área. Al igual que Darwin y Wolf, el marcado patrón diurno sugiere el comportamiento descrito anteriormente de forrajeo desde una

zona central, lo cual se corrobora con la alta residencia del área durante el día. El característico comportamiento de uso dial estricto de una zona delimitada y forrajeo nocturno es típico de varias especies de tiburones en islas o islotes oceánicos (Hearn, 2010. Barnett, 2012, Klimley, 1988). Este patrón observado en *C. limbatus* coincide con la naturaleza aislada y oceánica de la isla del Coco. Aunque esta es considerablemente más grande que las islas de Darwin y Wolf, (24 km² en comparación con el máximo de 2 km² de Wolf), la isla del Coco se encuentra separada por al menos 500 km de mar abierto de cualquier otra masa de tierra (Cortés, 2008). La mayoría de receptores en el estudio se encuentran ubicados en islotes y bajos alrededor de la isla, lo cual los convierte en sitios de características oceánicas muy definidas. El marcado patrón de residencia diurna combinado con las migraciones diales estrictas que se observan en la isla del Coco resalta la diferencia de comportamientos ya observada en poblaciones que ocupan diferentes hábitats, como son las poblaciones de zonas de archipiélago comparado con las poblaciones residentes en islas oceánicas.

Uno de los patrones más obvios del estudio es la alta movilidad que tiene *C. limbatus* entre diferentes localidades. Aunque existen residencias de varias horas y periodos de uso diurno de días o semanas, la gran mayoría se movilizó alrededor de por lo menos 3 (y un máximo de 8) localidades distintas. El patrón común en la mayoría de individuos es el denominado movimiento “nómada” según McKibben (1986) en su estudio en *C. amblyrhynchus* en el atolón de Enewetak, Islas Marshall. Según este autor, los tiburones grises son residentes en una determinada zona de forrajeo durante un periodo de varios días, después del cual se movilizan a una nueva área de alimentación a varios kilómetros de distancia para volver a establecerse (McKibben, 1986). Este patrón se observa en otras especies menos móviles como *Squatina californica*,

probablemente como estrategia de forrajeo sistemático en el cual se moviliza entre las diferentes áreas de alimentación para aprovechar diferentes poblaciones que no estén acostumbradas a su presencia (Pitenger, 1984). La estrategia nómada es claramente visible para *C. limbatus* en la isla del Coco, el cual se moviliza durante lapso corto entre localidades lejanas para residir por semanas o meses en la nueva área y después volver a relocalizarse. Esta estrategia de forrajeo es común en todos los tiburones de la isla del Coco, que al igual que Enewetak, parece corresponder a poblaciones residentes en islas (o atolones) asilados de tamaño mediano a grande, que ofrecen una variedad de áreas de forrajeo.

Por otro lado, este patrón nómada contrasta con el significativo uso de hotspots por varias especies de tiburones en islas como Darwin y Wolf (Hearn, 2010). La posible explicación para esta diferencia probablemente recae en el tamaño del hábitat y la cantidad de zonas de forrajeo disponibles. La isla del Coco aparte de ser bastante más grande que las islas de Darwin y Wolf, tiene una variedad de islotes y bajos que son utilizados como zonas de uso diario con estrategias de forrajeo desde una zona central (CPF). En el estudio de McKibben, (1988) Atolones de varios kilómetros de circunferencia como Enewetak, probablemente disponen de diferentes arrecifes y pasajes de laguna que pueden representar zonas de forrajeo similares. Por otro lado, Darwin y Wolf son islas pequeñas con una limitada cantidad de nichos aptos para los tiburones, lo cual puede explicar el predominante uso de zonas clave como Shark Bay o Cleaning Station. A pesar del definido uso de hotspots en estas islas, el movimiento entre Darwin y Wolf es un comportamiento comúnmente observado tanto en *C. limbatus* como *S. lewini* los cuales pueden cumplir la misma función que los

movimientos nómadas observados en la isla del Coco. De ser así, las dos islas del extremo norte de Galápagos se deberían considerar como una misma zona de forrajeo.

Aunque la población de *C. limbatus* estudiada muestra movimientos nómadas en casi todos los individuos, estos movimientos normalmente se daban entre distintas islas y de manera no sincronizada. Esto quiere decir que cada individuo se movilizaba de manera independiente y sin acompañamiento. Como se ha argumentado para la zona Baltra, este tipo de preferencia individual probablemente refleja una estrategia para reducir la competencia interespecífica (Papastamatiou, 2012). Esta teoría puede explicar también el posible comportamiento antagonístico observado en tiburones que utilizan la misma área del receptor. Si se observa en detalle los movimientos de (4, 5) (9 y 10) que parecen tener sincronía en el uso de área durante el día se observa que los tiburones nunca están presentes en el mismo lugar durante exactamente el mismo momento demostrando más evitarse que compartir el perímetro. Aunque el comportamiento antagonístico en tiburones normalmente se observa en situaciones de competencia social o anti-predatorio, probablemente también tiene funciones de carácter territorial, especialmente aquellos individuos dominantes como se ha sugerido para otras especies (*C. amblyrrhynchus*, *C. falciformis*, *I. oxyrinchus*) (Nelson, 1986) (Rey, 1992).

Uno de los patrones más interesantes del estudio es la marcada estacionalidad que presenta *C. limbatus* en la isla del Coco. A diferencia de los resultados observados en Galápagos, los tiburones de esta isla muestran un patrón periódico anual de ausencia durante los primeros meses de cada año. Al ser una ausencia anual se descarta la posible migración relacionada con el ciclo reproductivo bianual de la especie (Dudley,

1993), lo cual denota un movimiento más bien de carácter estacional. Este patrón, aunque al parecer no tan marcado, se ha observado en varias otras especies de tiburones comunes en la Isla del Coco. Durante la temporada lluviosa (junio a noviembre) se observan mayores índices de ocurrencia para especies como *C. falciformis*, *C. galapagensis*, *T. obsesus* y *C. limbatus* comparado con el resto del año. Esta presencia coincide con el incremento de corriente, visibilidad del agua y ligeramente menores temperaturas superficiales oceánicas (White, 2015), lo cual refleja una posible estacionalidad de las especies de tiburones en la Isla del Coco.

La ausencia de *C. limbatus* se da entre los meses de diciembre a abril, una temporada que coincide con la disminución de intensidad de la Contracorriente Ecuatorial del Norte (CCEN). Durante los primeros meses del año, esta corriente que normalmente transporta agua cálida desde el Pacífico Oeste hacia el Pacífico Este Tropical pierde fuerza debido al posicionamiento de los vientos alisos al sur de la Corriente Norecuatorial, que debilitan el flujo de la CCEN (Lizano, 2008). La isla del Coco se encuentra directamente en el camino de la CCEN, por lo que el debilitamiento de esta puede tener una correlación directa con la ausencia de *C. limbatus* y la menor presencia de otras especies durante la temporada seca. La pérdida de influencia de la CCEN sobre la isla es un patrón oceanográfico que posiblemente tiene efectos de carácter biológico y físico sobre las aguas circundantes. Aunque se esperaría una correlación obvia con la temperatura del océano durante estos meses, las fluctuaciones en la temperatura superficial son ligeros, con diferencias de menos de un grado en comparación con la temporada lluviosa (Lizano, 2008). Por otro lado, el efecto de la CCEN en la productividad de la isla no muestra resultados concluyentes debido a la falta de estacionalidad en la productividad y concentración de clorofila-a en las aguas

circundantes (Acuña-González, 2008). Por otro lado, es posible que la ausencia de corriente durante los primeros meses del año afecte la presencia de ciertas especies de tiburones que tienen preferencia por zonas corrientosas como se ha demostrado para varios estudios de uso de hotspots (Barnett, 2012. Hearn, 2010.).

Aunque los resultados claramente demuestran un patrón temporal de presencia para *C. limbatus*, existen excepciones a la regla. La más obvia de estas es la residencia ininterrumpida del tiburón (6). A parte de no presentar el periodo de ausencia observado en la mayoría de los otros individuos, este tiburón mantiene residencias muy altas y baja movilidad (Manuelita y Roca Sucia), evitando casi por completo el patrón nómada del resto de tiburones estudiados. Este individuo (6) se trata de una hembra pequeña (1,47 cm) (Tabla 1) una característica que puede explicar su distinto patrón de movimiento y temporalidad. Según White (2007) el tamaño mínimo en el que las hembras de *C. limbatus* alcanzan su madurez reproductiva es de 1,65 cm PCL para las poblaciones de Indonesia (la población más emparentada a la del PET) (Keeney, 2006) lo cual haría al tiburón (6) una hembra juvenil (White, 2007). Aunque se había descartado la periódica ausencia anual como una migración de carácter reproductivo, es posible que exista cierto tipo de relación entre la madurez sexual y la migración observada. Por otro lado, esta pequeña hembra demuestra la residencia más alta del estudio, con fidelidad marcada primero en Manuelita, pero luego especialmente en Roca Sucia. La alta fidelidad de sitio es una característica común en varias especies de tiburones tropicales en su etapa juvenil. Durante los primeros años de vida algunas especies mantienen altas residencias en las cercanías de su zona de crianza hasta que obtengan un tamaño necesario para liberarse de la amenaza de depredación (Chapman,

2015). Por lo tanto, la alta residencia puede tratarse de un comportamiento ontogénico por parte de un tiburón juvenil en los islotes más cercanos a su posible zona de crianza.

Por otro lado, uno de los individuos más móviles en la isla del Coco es el individuo (4), un macho pequeño de 1,52 cm PCL. Según los tamaños especificados por (White, 2007) este también se trata de un individuo juvenil. Es posible que en el PET la población de *C. limbatus* tenga una maduración más temprana en machos que en hembras (como se observa en la población del Atlántico Oeste) lo que explicaría el mayor movimiento de este individuo comparado con el (6). Los detalles sobre ontogenia y maduración sexual en la población del PET no han sido estudiados, pero la maduración de machos antes que hembras es bastante improbable debido al mayor parentesco de la población del PET con la población del Pacífico Oeste, donde los machos maduran al alcanzar un mayor tamaño. Es posible que la diferencia observada entre estos dos individuos se deba específicamente a la diferencia de comportamientos entre sexos. Como se ha mencionado anteriormente, las poblaciones de Carcharhiniformes favorecen la dispersión de los machos sobre las hembras (Chapman, 2015), lo cual ha sido corroborado mediante estudios moleculares en *C. limbatus* en los que se ha demostrado estructura poblacional solamente en marcadores moleculares heredados por la madre (Keeney, 2005). Es posible que la diferencia en los patrones de residencia entre estos dos individuos juveniles demuestre la notoria diferencia de comportamiento entre tiburones de diferentes sexos desde antes de alcanzar su madurez reproductiva.

Interesantemente, el individuo más pequeño del estudio se trata de una hembra de 1,18 cm PCL (5) (Tabla 1) que se la observa frecuentemente en el mismo receptor

que el individuo (4) (Figura 20) (Anexo 5). Como ya se mencionó anteriormente, estos tiburones no comparten el perímetro del receptor, pero coinciden con el día de llegada y retirada al área. A pesar de que esta hembra muestra una preferencia muy marcada por Roca Sucia durante un tiempo, (similar al tiburón 6) también se considera un individuo altamente móvil, con detecciones en los 8 receptores. A parte de tener estos amplios movimientos, presenta también un periodo de ausencia marcado durante los primeros meses del año al igual que los tiburones adultos. Estos comportamientos contradicen a las observaciones en hembras juveniles más grandes (6). La marcada residencia en Roca Sucia durante un periodo y la presencia casi constante de esta pequeña hembra juvenil en el perímetro del receptor, (es uno de los pocos individuos que muestran presencia en la noche) se asemejan al comportamiento observado para el tiburón (6). Pero los amplios movimientos en varias localidades son contradictorios con lo observado previamente en la otra hembra. Según Speed (2010) existe evidencia de movimientos extensos de juveniles incluso incursionando dentro de los territorios de los adultos probablemente debido a cambios fisiológicos durante el crecimiento o debido a exclusión de recursos en otras áreas. Se ha registrado también la expansión del área de vida de los juveniles durante ciertas etapas debido a cambios ambientales o cambios de comportamiento ontogénicos (Speed, 2010). Es posible que esta amplia movilidad se relacione con la búsqueda durante las primeras etapas de vida de un lugar fuera del área de crianza para establecerse por un tiempo, y que el patrón altamente residente del tiburón (4) se relacione con esto último.

Estos amplios movimientos de búsqueda pueden relacionarse con los prolongados eventos de residencia (ER) que exhiben tiburones que están incursionando o probando una nueva área. Estas excursiones se caracterizan por mantener ER muy prolongados

para la localidad, pero muy pocas detecciones. Este fenómeno de visitas puntuales de pocas horas, se distingue por poca cantidad de detecciones, pero altas residencias (Figura 12) lo cual posiblemente puede ser un patrón de uso de área durante exploraciones para probar posibles nuevas localidades para establecerse. Patrones como este se observan claramente en los tiburones (4 y 5) en localidades como Alcione, donde se encuentran residentes por 3 horas seguidas (generando los mayores ER) para después movilizarse hacia otra localidad. Aunque individuos que utilizan constantemente el área tienen algunas veces residencias tan prolongadas, es interesante observar como las primeras detecciones de individuos tan móviles (4) representan residencias tan prolongadas, posiblemente probando la localidad antes de tomar la decisión de establecerse o no.

VIII.- CONCLUSIONES

Los tiburones punta negra estudiados muestran una diversidad de movimientos y comportamientos que permiten entender los patrones generales para las poblaciones de esta especie en el PET. A pesar de esto, el estudio revela las diferencias marcadas de comportamiento entre cada zona de estudio lo cual refleja la adaptabilidad de la especie a diferentes ecosistemas. El uso marcado de zonas núcleo con un delimitado patrón diurno es un comportamiento común en aquellos individuos presentes en islas oceánicas pequeñas como Darwin y Wolf. Los tiburones de islas aisladas de mayor tamaño como la Isla del Coco presentan patrones similares, pero con preferencias obvias de cada individuo por su zona núcleo, posiblemente reflejando territorialidad. A pesar de observarse preferencia individual por diferentes localidades, los tiburones de poblaciones como esta tienen frecuentes movimientos a nuevas zonas núcleo de

residencia donde se establecen por un periodo específico para después volver a movilizarse. Este patrón “nómada” probablemente se relaciona con la mayor área de la isla del Coco que promueve movimientos para ocupar nuevas áreas de cacería. Por último, los individuos estudiados en zonas de hábitat semi-continuo y menos aislado como aquellos de la zona Baltra muestran un patrón totalmente diferente de vida. Estos tiburones se diferencian por tener patrones diales poco marcados y menor residencia por una zona núcleo específica. Este patrón menos marcado posiblemente se debe a la cantidad de nichos que ofrecen las islas centrales y su diversidad de áreas de forrajeo y descanso. La zona de Baltra comprende una población compuesta exclusivamente por hembras con residencia marcada por el canal de Seymour Norte durante la temporada fría del 2014, lo cual sugiere una segregación de sexos en el área de estudio. Detalles como estos generan pistas para interpretar los marcados periodos de ausencia en esta población durante la temporada fría del 2015, basado en un posible ciclo reproductivo.

Las ausencias marcadas en la isla del Coco demuestran una posible migración estacional de esta población durante los primeros meses del año, lo cual coincide con patrones oceanográficos como la falta de influencia de la contra corriente ecuatorial del norte sobre la isla. La población de *C. limbatus* estudiada no demuestra conectividad entre las islas Galápagos y la isla del Coco, lo cual demuestra la naturaleza altamente residente de esta especie. Se observa conectividad dentro de las islas de Galápagos, pero en general esta población se mantiene bastante restringida al área donde fueron marcados. Posiblemente esta alta fidelidad por su área de marcaje y la aparente ausencia de movimientos oceánicos explique el percibido crecimiento poblacional de la especie en Galápagos, lo cual refleja la efectividad de las AMPs para la protección de especies de elasmobranquios costeros residentes. A pesar de esto existe evidencia de

posibles patrones migratorios fuera de las áreas de detección, tanto en Galápagos como en la Isla del Coco, que pudiesen representar posibles movimientos fuera de las zonas protegidas donde la especie sería vulnerable a la pesca.

Estudios con telemetría acústica permiten entender a detalle los movimientos, comportamientos y residencias de especies marinas en áreas específicas. Aunque esta información permite el entendimiento de patrones de uso de área de ciertas especies residentes, no ofrece una imagen completa de los movimientos de especies como *C. limbatus* debido al limitado rango de detección que ofrece la tecnología acústica. Por lo tanto es importante considerar la combinación de diferentes métodos de detección como la telemetría satelital y la telemetría acústica que permitan obtener una imagen más completa de los movimientos de estas especies de tiburones costeros para entender sus comportamientos, movimientos y ecología de una manera más profunda.

IX.- AGRADECIMIENTOS

Alex Hearn

Randall Arauz (CREMA)

Elpis Joan (CREMA)

Ilena Zanella (Mision Tiburon)

Andrés López (Mision Tiburon)

Chris Fischer (OCEARCH)

Eduardo Espinoza (DPNG, MigraMar)

Cesar Peñaherrera (PUCE y MigraMar)

Todd Steiner (Turtle Island Restoration Network y MigraMar)

Migramar Network

IX.- ANEXOS

Anexo 1.- Patrones diales cercanos a la zona Baltra

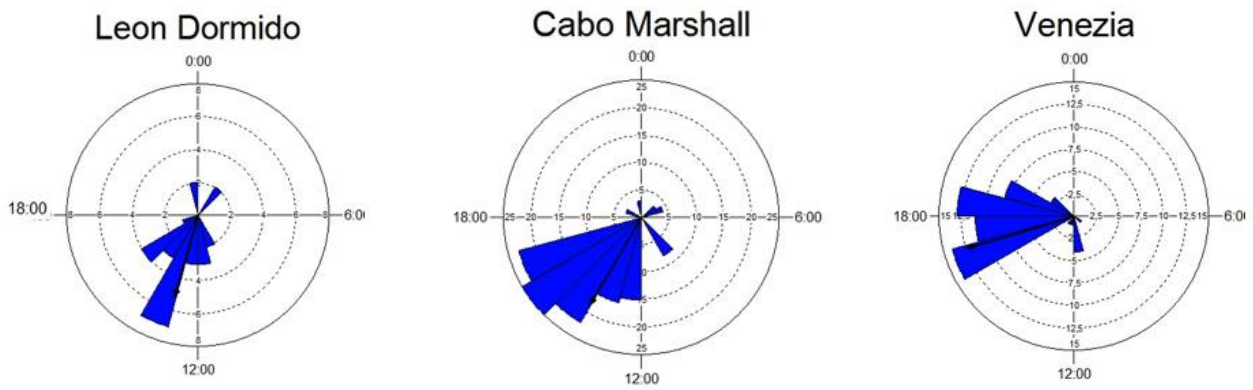
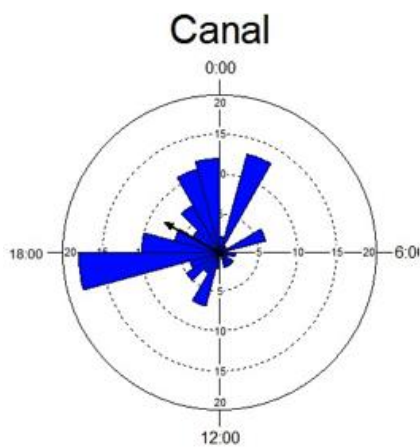


Figura 17. Patrones diales de receptores cerca de la zona Baltra

Anexo 2.- Patrón dial de Canal, Isla del Coco



Anexo 3.- Patrones diales en Darwin y Wolf

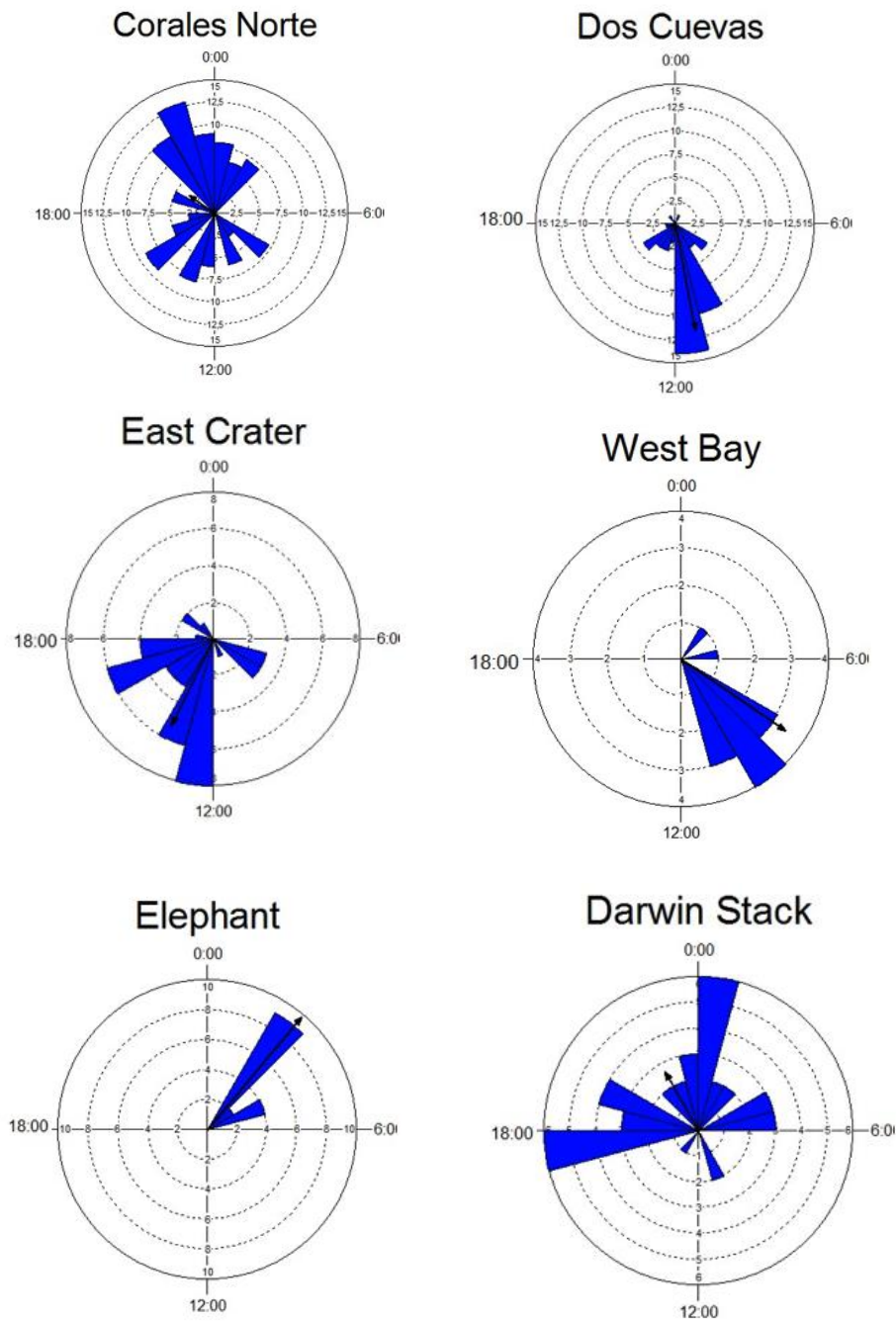


Figura 18. Patrones diales en Darwin y Wolf

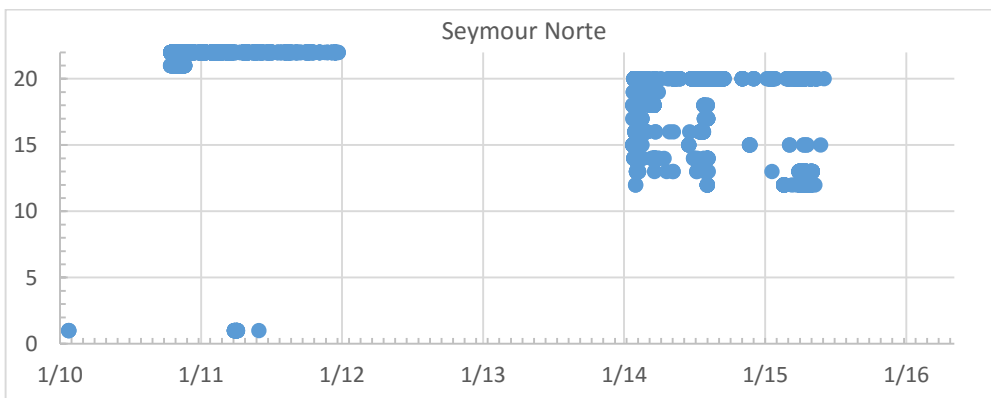
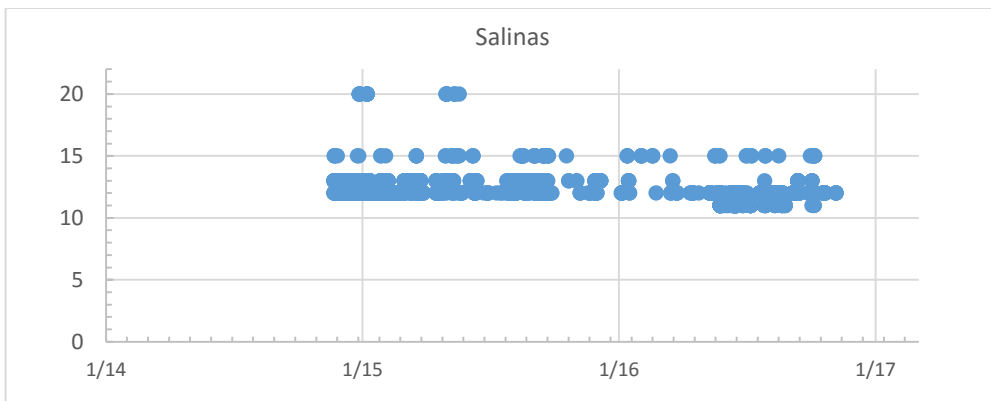
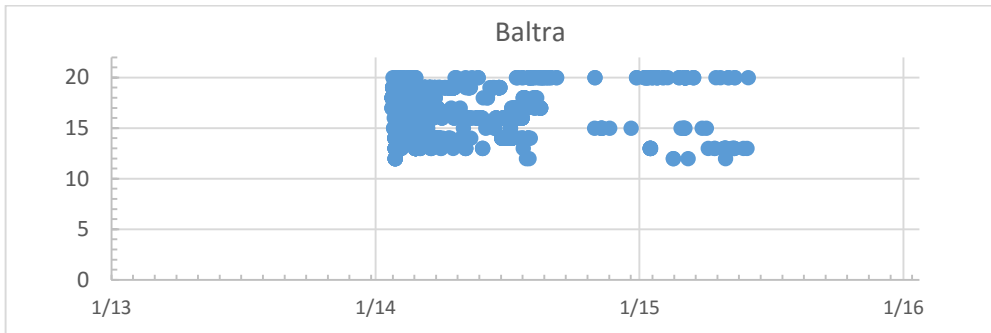
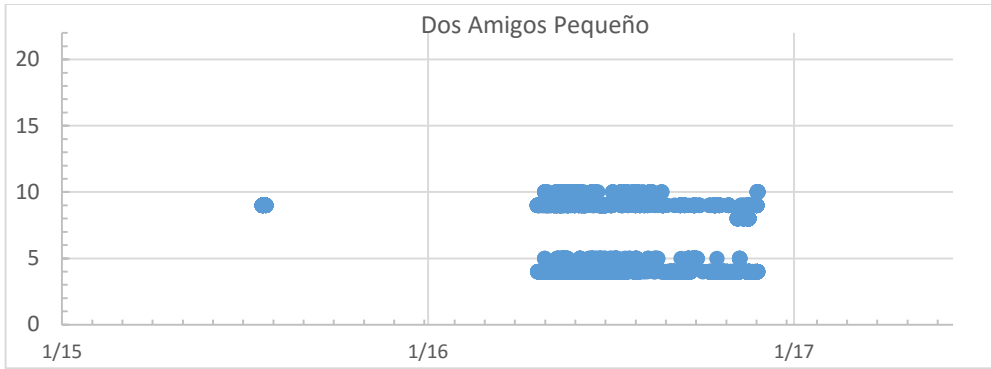
Anexo 4.- Índice de Residencia por Receptor

Tabla 3. Índice de residencia por localidad (IRL)

Darwin & Wolf			
Marca	Receptor	Duración (s)	Índice de Residencia
	Bus stop	9828	6.10E-05
	Cabo Marshall	14805	9.19E-05
	Cleaning station	16500	1.02E-04
	Corales Norte	14290	8.87E-05
1225	Cousins	12570	7.80E-05
	Darwin Stack	2821	1.75E-05
	East Crater	5351	3.32E-05
	Elephant	1954	1.21E-05
	Gordon south	157400	9.77E-04
	Mosquera	69043	4.29E-04
	Seymour Norte	6038	3.75E-05
	Shark Bay	43216	2.68E-04
	West Bay	828	5.14E-06
	Cleaning station	11850	1.89E-03
1226	Dos Cuevas	3277	5.22E-04
	Shark Bay	233	3.71E-05
	Cleaning station	21893	5.76E-03
1227	Dos Cuevas	2010	5.29E-04
	Shark Bay	36553	9.62E-03

Isla del Coco			
Marca	Receptor	Duración (s)	Índice de Residencia
15269	Alyone	5279	0.00016
	Manuelita	10946	0.00033
23528	Alyone	692497	0.00728
	Manuelita	402675	0.00423
	Punta María	41623	0.00044
22225	Manuelita	7051764	0.0868
	Punta María	713	0.00001
	Roca Sucia	136646	0.00168
22222	Alyone	10861	0.00013
	Manuelita	387055	0.00475
	Punta María	50576	0.00062
	Roca Sucia	410590	0.00504
22223	Alyone	138233	0.0017
	Manuelita	242606	0.00299
	Punta María	436452	0.00538
	Roca Sucia	3067842	0.03779
23365	Roca Sucia	598158	0.01205
23366	Alyone	193302	0.00237
	Manuelita	13706	0.00017
	Punta María	723861	0.00886

Baltra			
Marca	Receptor	Duración (s)	Índice de Residencia
25728	Baltra	755	8.05E-06
	Seymour Norte	26243	2.80E-04
25730	Baltra	19494	2.08E-04
	Seymour Norte	18925	2.02E-04
32382	Baltra	57310	3.35E-03
	Seymour Norte	14057	8.22E-04
32392	Baltra	11575	1.24E-04
	Mosquera	10306	1.11E-04
	Seymour Norte	7071	7.59E-05
32397	Baltra	44196	2.81E-03
	Gordon South	5762	3.66E-04
	Seymour Norte	89230	5.67E-03
46673	Baltra	29857	1.65E-03
	Mosquera	13250	7.31E-04
	Seymour Norte	2718	1.50E-04
46675	Baltra	16238	9.19E-04
	Mosquera	27489	1.56E-03
	Seymour Norte	24297	1.38E-03
46677	Baltra	85044	6.49E-03
	Seymour Norte	1670	1.28E-04
46679	Baltra	6307	1.47E-04
	Seymour Norte	77112	1.80E-03
63855	Bus stop	4417	2.56E-05
	Cousins	4937	2.86E-05
	Mosquera	107572	6.23E-04
	Seymour Norte	19919	1.15E-04
63859	Mosquera	944204	2.51E-02
	Seymour Norte	257706	6.84E-03



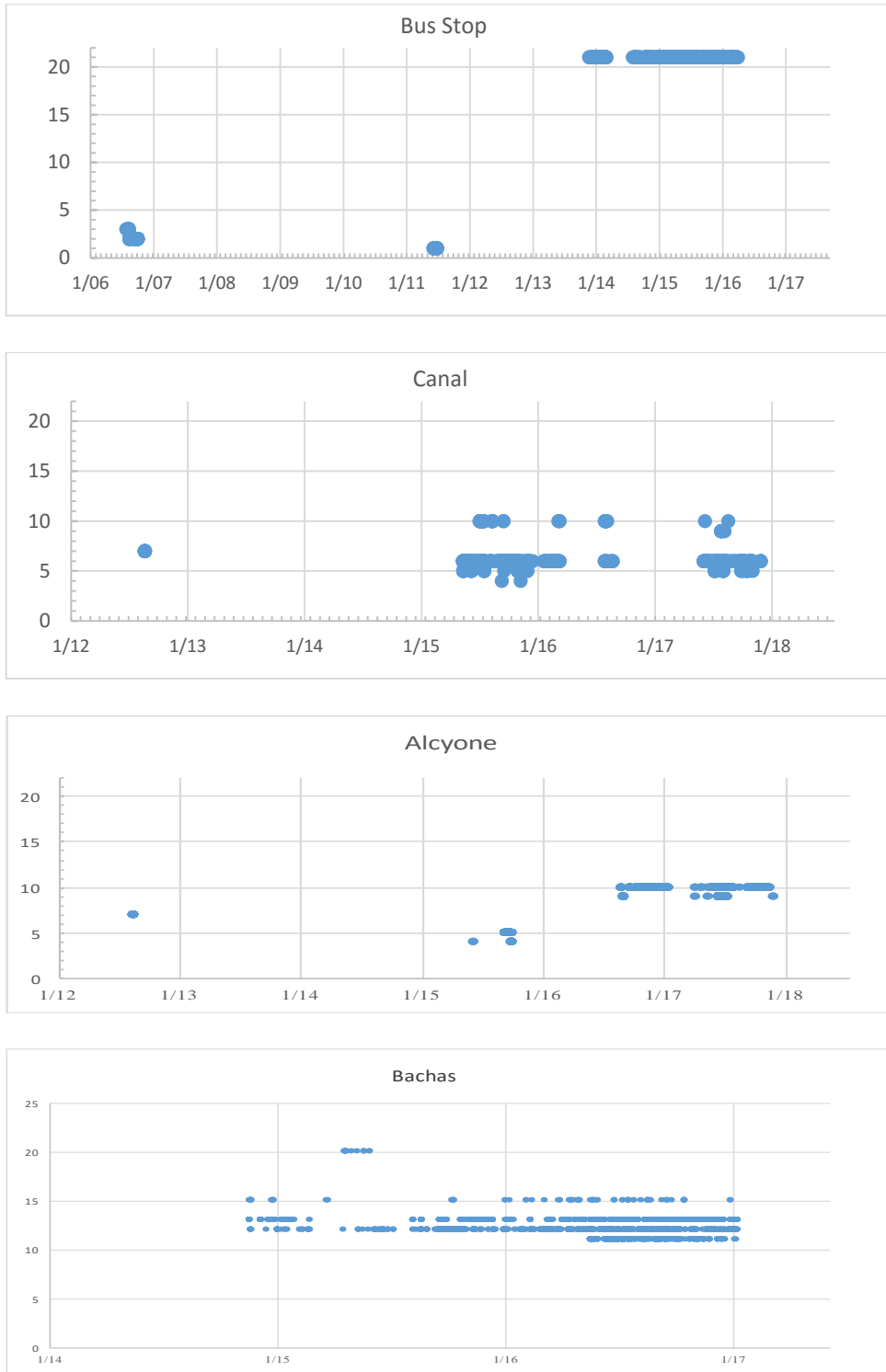


Figura 19. Detecciones por localidad

Anexo 8.- Análisis estadísticos

Type III Analysis of Variance Table with Satterthwaite's method

	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
DarwinAN\$Site	1499313999	187414250	8	24	2.921	0.01992 *

Formula: DarwinAN\$Time ~ DarwinAN\$Site + (1 | DarwinAN\$Tag)

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.20426	-0.25501	0.02267	0.28390	2.42457

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)
(Intercept)	3561.25	4432.35	21.27	0.803	0.43059
DarwinAN\$SiteCleaning station	8999.50	5663.93	24.00	1.589	0.12517
DarwinAN\$SiteCorales Norte	11.25	5663.93	24.00	0.002	0.99843
DarwinAN\$SiteDarwin Stack	-2856.00	5663.93	24.00	-0.504	0.61869
DarwinAN\$SiteDos Cuevas	-2239.50	5663.93	24.00	-0.395	0.69604
DarwinAN\$SiteEast Crater	-2223.50	5663.93	24.00	-0.393	0.69810
DarwinAN\$SiteElephant	-3072.75	5663.93	24.00	-0.543	0.59247
DarwinAN\$SiteShark Bay	16439.25	5663.93	24.00	2.902	0.00782
DarwinAN\$SiteWest Bay	-3354.25	5663.93	24.00	-0.592	0.55925

Type III Analysis of Variance Table with Satterthwaite's method

	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
CocosAN\$Site	7.603e+12	1.0861e+12	7	Inf	1.0533	0.3911

Formula: CocosAN\$Time ~ CocosAN\$Site + (1 | CocosAN\$Tag)

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.1408	-0.1631	-0.0646	0.0000	5.8036

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.486e+05	3.838e+05	1.476e+19	0.387	0.6986
CocosAN\$SiteCanal	-1.379e+05	5.428e+05	1.514e+24	-0.254	0.7994
CocosAN\$SiteDos Amigos	1.274e+04	5.428e+05	6.055e+24	0.023	0.9813
CocosAN\$SiteDos AmigosP	-1.501e+04	5.428e+05	1.514e+24	-0.028	0.9779
CocosAN\$SiteLobster	-1.486e+05	5.428e+05	6.055e+24	-0.274	0.7843
CocosAN\$SiteManuelita	1.010e+06	5.428e+05	6.057e+24	1.860	0.0628
CocosAN\$SitePunta Maria	3.044e+04	5.428e+05	6.437e+24	0.056	0.9553
CocosAN\$SiteRoca Sucia	4.533e+05	5.428e+05	1.610e+24	0.835	0.4036

Type III Analysis of Variance Table with Satterthwaite's method

	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
BaltraAN\$Site	8.8625e+10	1.1078e+10	8	96.462	1.2623	0.2723

Formula: BaltraAN\$Time ~ BaltraAN\$Site + (1 | BaltraAN\$Tag)

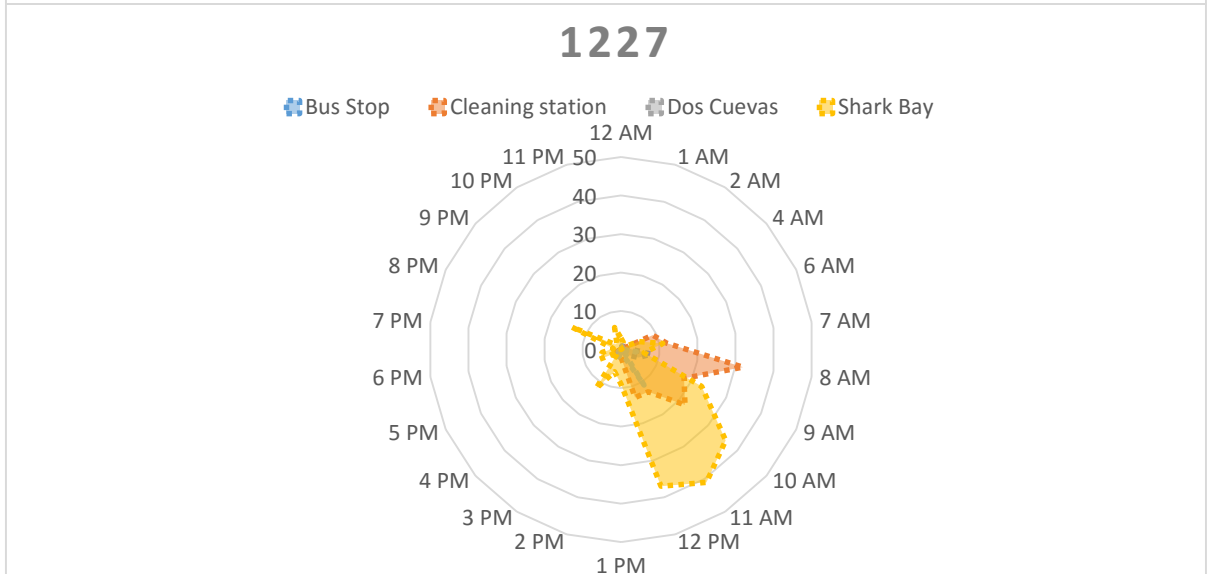
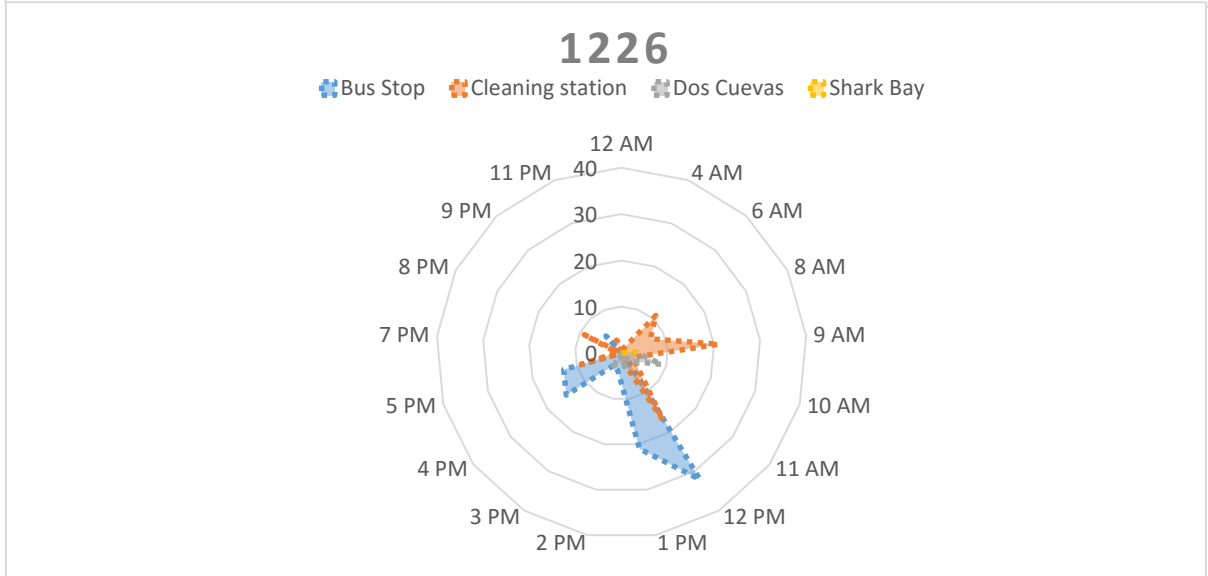
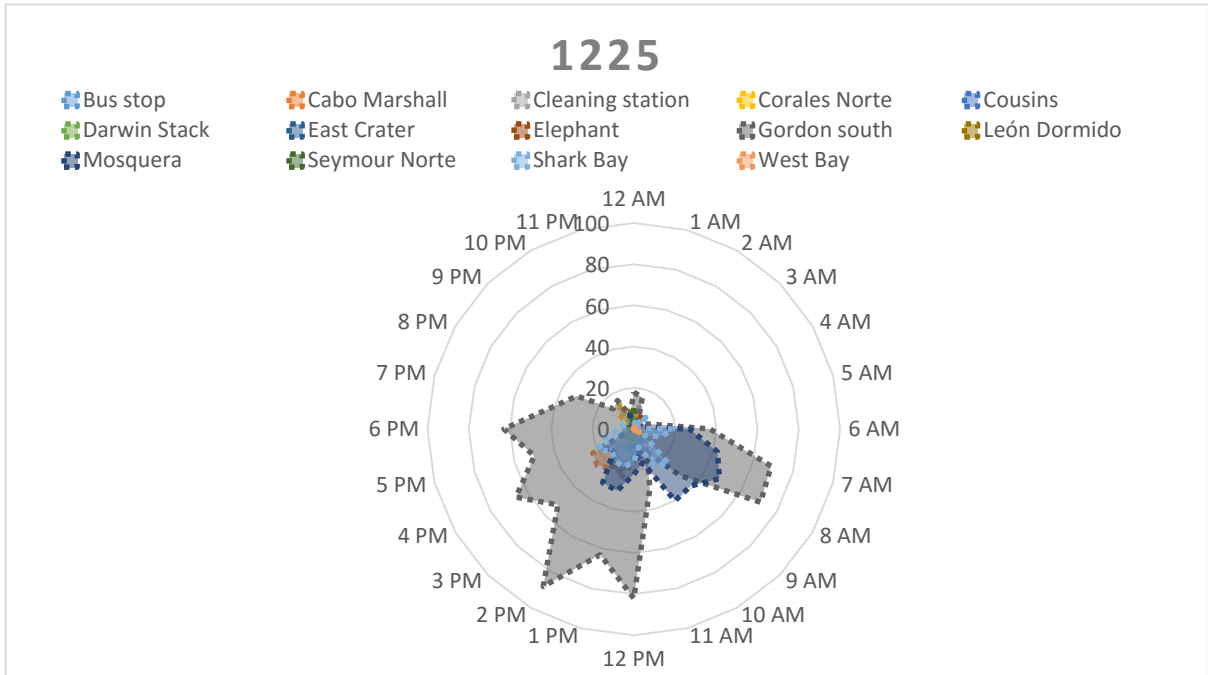
Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.9586	-0.3030	-0.0836	0.0435	8.7557

Fixed effects:

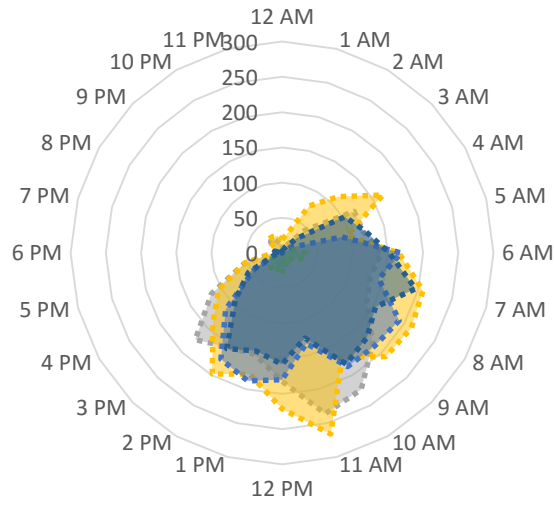
	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)
(Intercept)	35289.23	26563.54	106.37	1.328	0.187
BaltraAN\$SiteBaltra	-14460.31	36745.04	95.98	-0.394	0.695
BaltraAN\$SiteCabo Marshall	-34150.38	36745.04	95.98	-0.929	0.355
BaltraAN\$SiteCousins	-34322.31	36745.04	95.98	-0.934	0.353
BaltraAN\$SiteGordon south	-22738.31	36745.04	95.98	-0.619	0.538
BaltraAN\$SiteMosquera	57246.28	36836.73	98.28	1.554	0.123
BaltraAN\$SiteSalinas	-7606.15	36745.04	95.98	-0.207	0.836
BaltraAN\$SiteSeymour Norte	6632.77	36745.04	95.98	0.181	0.857
BaltraAN\$SiteVenezia	-34573.85	36745.04	95.98	-0.941	0.349

Anexo 9.- Patrones diales por individuo



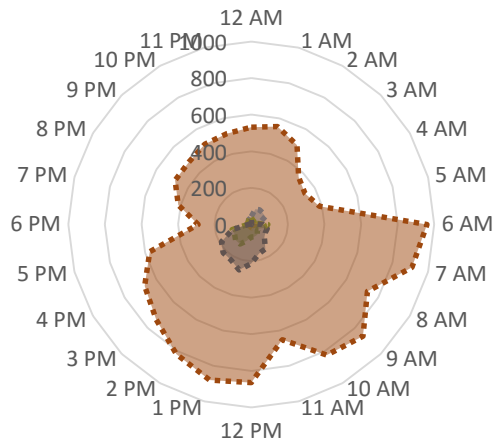
22222

Alcyone Canal Dos Amigos Dos Amigos Pequeño Manuelita Punta Maria Roca Sucia



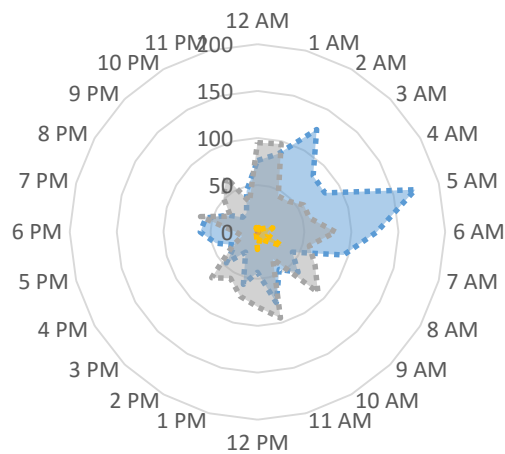
22223

Alcyone Canal Dos Amigos
 Dos Amigos Pequeño Lobster Manuelita
 Punta Maria Roca Sucia



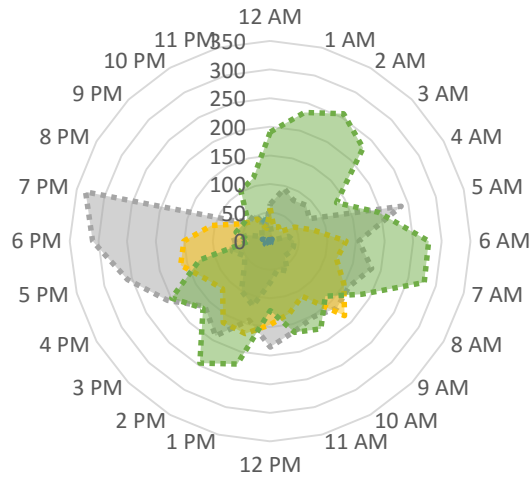
25728

Bachas Baltra Salinas Seymour Norte



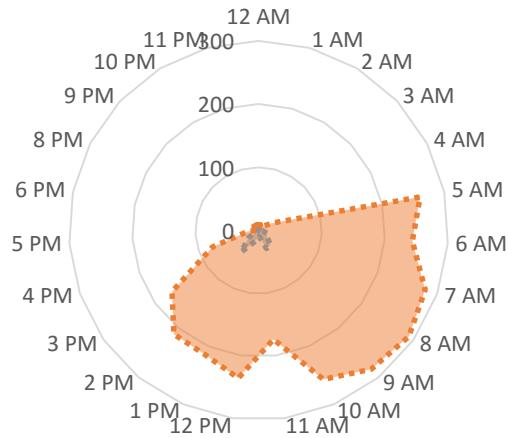
23366

Alcyone Canal Dos Amigos Dos Amigos Pequeño Manuelita Punta Maria



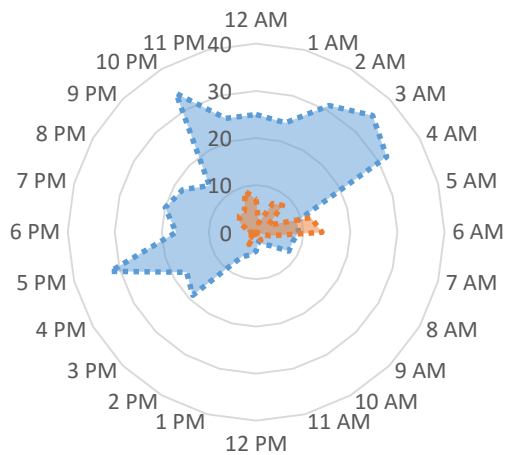
23365

Dos Amigos Pequeño Roca Sucia



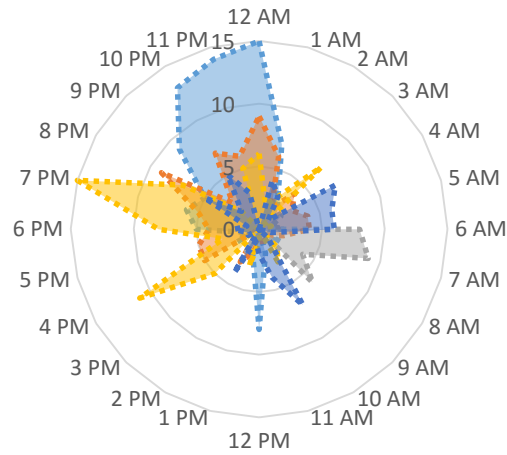
32382

Baltra Seymour Norte



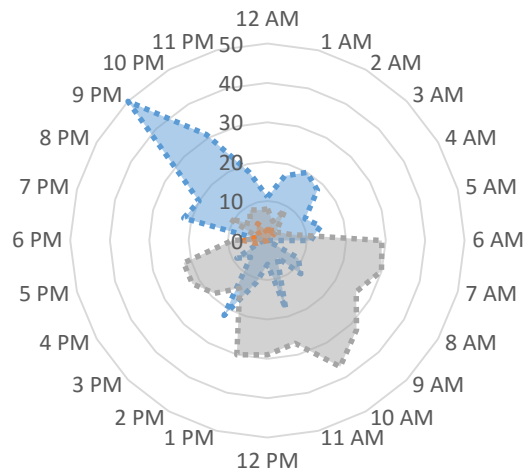
32392

■ Bachas
 ■ Baltra
 ■ Mosquera
 ■ Salinas
 ■ Seymour Norte



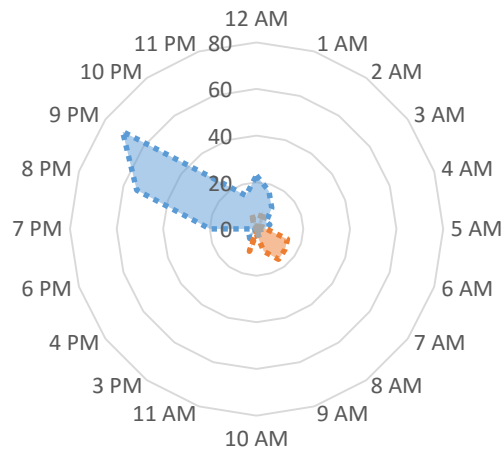
32397

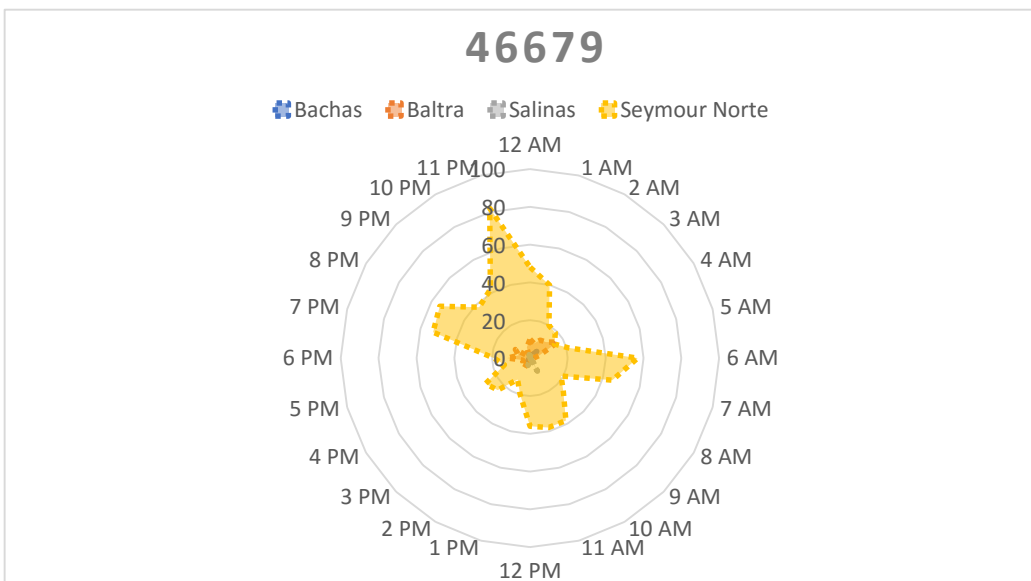
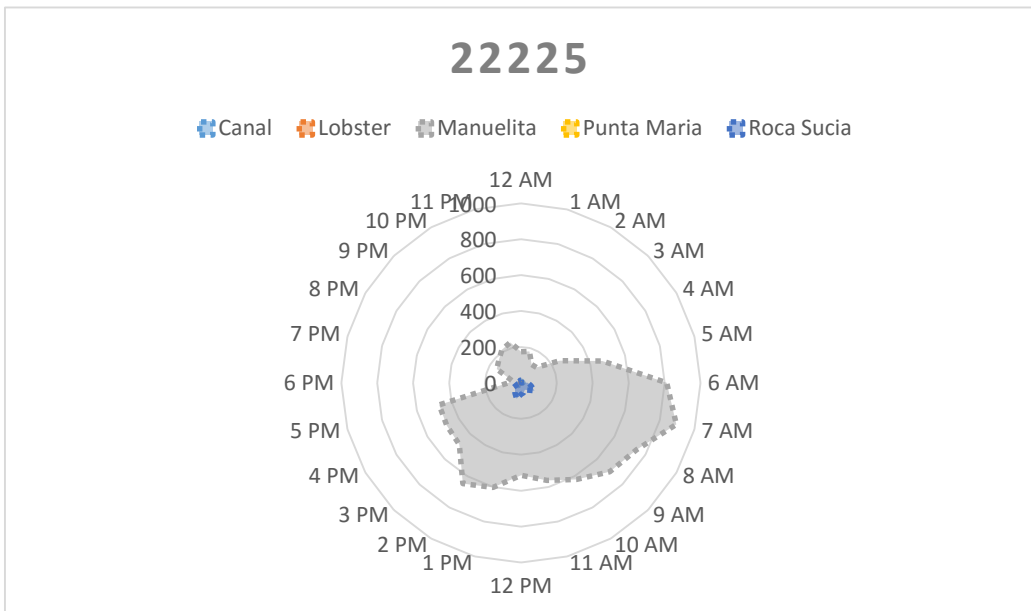
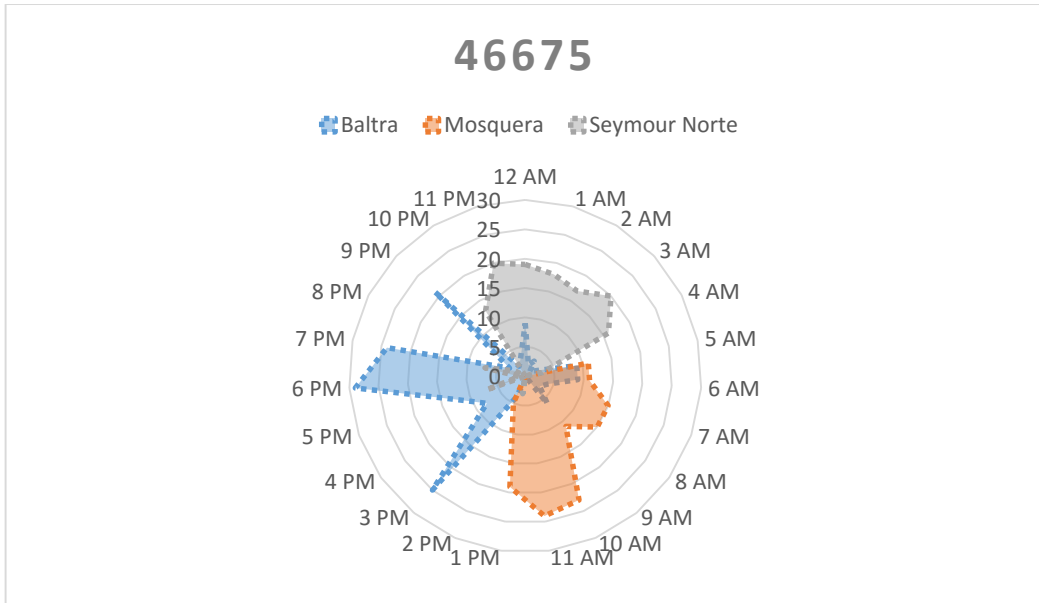
■ Baltra
 ■ Gordon south
 ■ Seymour Norte



46673

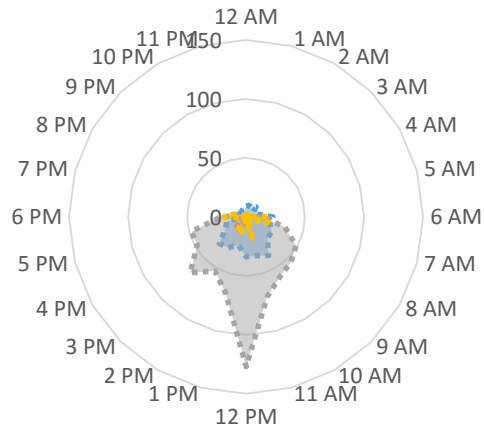
■ Baltra
 ■ Mosquera
 ■ Seymour Norte





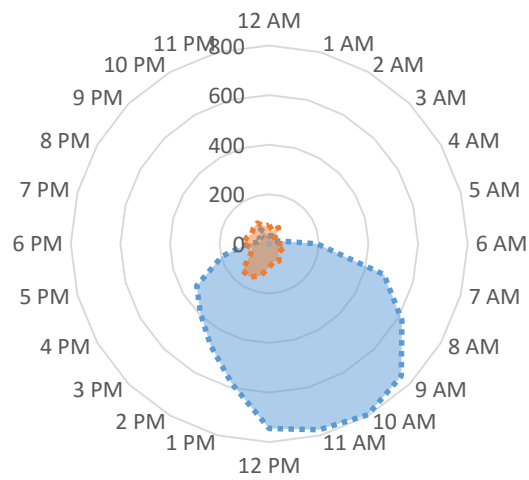
63855

Bus stop Cousins Mosquera Seymour Norte



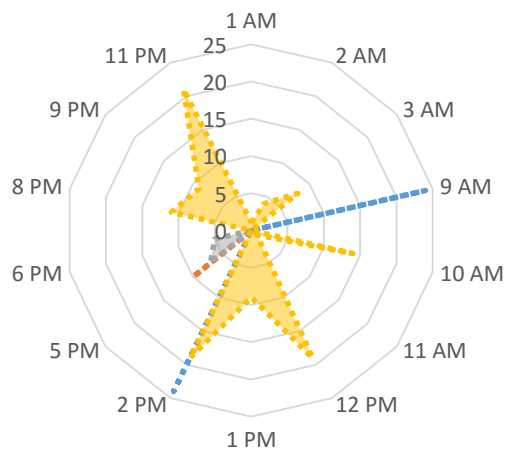
63859

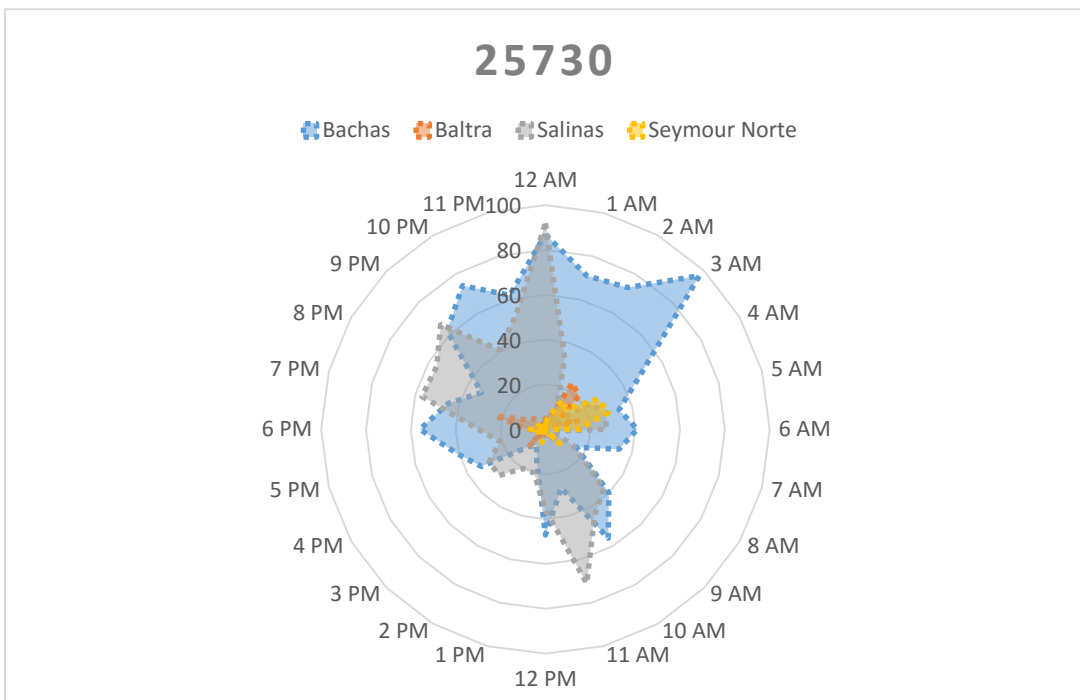
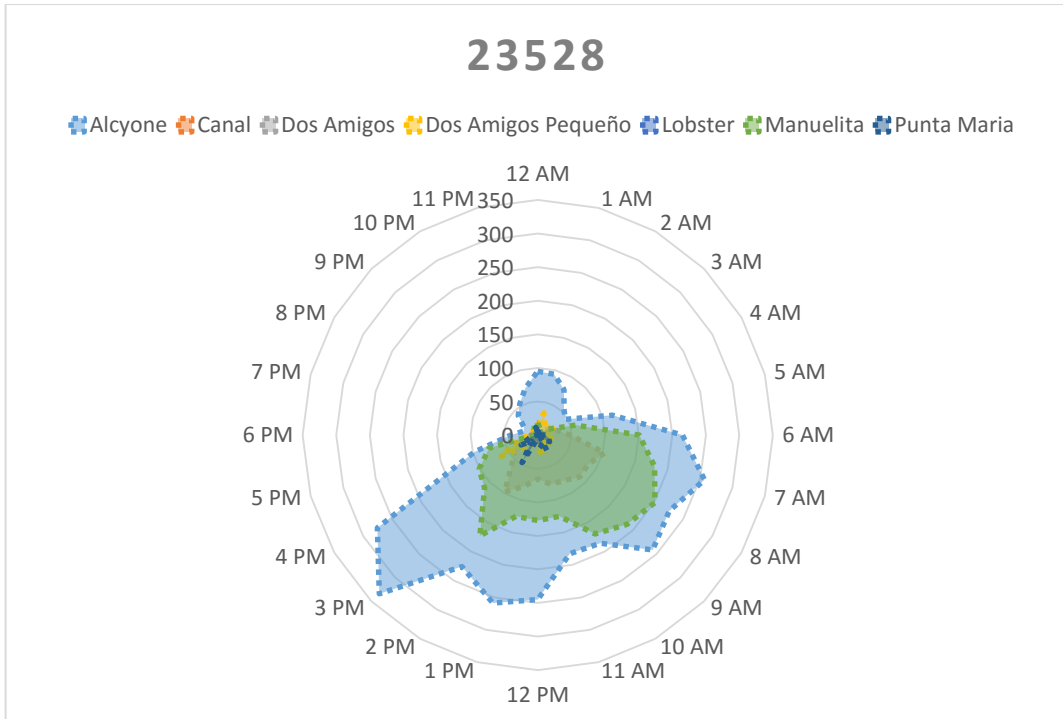
Mosquera Seymour Norte Venezia



15269

Alcyone Canal Dos Amigos Manuelita





X.- REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acuña-González, J. Céspedes, J.G. Ramírez, E.G. Zamora, G. A. & Cortés, J. (2008) Parámetros físico-químicos en aguas costeras de la Isla del Coco, Costa Rica (2001-2007) *Revista de Biología Tropical*, vol. 56. (2):49-56
- Acuña-Marrero, D., Smith N. H. A., Hammerschlag, N., Hearn, A., Anderson, J. M., Calich, H. Pawley, D. M., Fischer, C., Salinas-de-León, P. (2017). Residency and movement patterns of an apex predatory shark (*Galeocerdo cuvier*) at the Galápagos Marine Reserve *PLoS One*; 12(8): e0183669.
- Arias, A. *et. al.* (2016) "Optimizing enforcement and compliance in offshore marine protected areas: a case study from Cocos Island, Costa Rica." *Oryx* 50 (1): 18-26
- Banks S. 2002. Ambiente físico In: *Reserva Marina de Galápagos. Línea base de biodiversidad*. Santa Cruz, Galápagos: Fundación Charles Darwin y Servicio del Parque Nacional de Galápagos. 484
- Barnett, A. Abrantes, K. Seymour, J. Fitzpatrick, R. (2012) Residency and spatial use by reef sharks of an isolated seamount and its implications for conservation. *PLoS ONE* 7(5): e36574
- Barnett, A. Abrantes, K. G. Stevens, J. D. & Semmens, J.M. (2011) Site fidelity and sex-specific migration in a mobile apex predator: implications for conservation and ecosystem dynamics. *Animal Behaviour* 81: 1039-1048
- Barragan-Paladines, M. J. & Chuenpagde, R. (2017) A Step Zero Analysis of the Galápagos Marine Reserve. *Coastal Management*, 45:5, 339-359, DOI: 10.1080/08920753.2017.1345606
- Bass, A. J., D'Aubrey, J.D. & Kistnasamy, N. (1973) Sharks of the east coast of Southern Africa. The Genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). *Investigational Report Oceanographic Research Institute*, 33: 1-168.
- Bathymetry of the Galápagos Spreading Center from a synthesis of 25 years of ship-based
- Bornatowski, H. Naiva, A. Braga R.R. Crrea, M. (2014) Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science* 71(7): 1586-1592.
- Boyd, C. Grunbaum, D. Hunt, G. I. Punt, A. Weimerskirch, H. Bertrand, S. (2016) Effects of variation in the abundance and distribution of prey in the foraging success of central place foragers. *Journal of Applied Ecology* 54(5): 1362-1372.
- Campbell, H.A., Watts, M.E., Dwyer, R.G., Franklin, C.E. (2012) V-Track: software for analysing and visualising animal movement from acoustic telemetry detections. *Marine and Freshwater Research*, 63:815-820.

- Carr, L., Adrian, S., Katharina, F., Montero, I., Gallagher, A., Bruno, J. (2012) Illegal shark fishing in the Galápagos Marine Reserve. *Marine Policy* 39:317-321.
- Carrier, C. J. Musick, A. J. Heithaus, R. M. (2012) Biology of sharks and their relatives Boca Raton, CRC Press.
- Castro, J. I. (1996) Biology of the Blacktip Shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science*. 59(3):508-522.
- Castro, J.I. (1993) The biology of the finetooth shark, *Carcharhinus isodon*. *Environmental Biology of Fishes*, 36 (3): 219–232: [10.1007](#)
- Chapman, D. Feldheim, K. Papastamatiou, Y. Hueter, R. (2015) There and Back again: A review of residency and return migrations in Sharks, with implications for population structure and management. *Annual revisions of Marine Science* 7:22.1-22.24
- Convencion de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar (CONVEMAR) Montego Bay, 10 de Diciembre 1982. *United Nations Division for Ocean Affairs and the Law of the Sea*.
- Cortés, J. (2008) Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista Biologica Tropical*, 56(2)1-18.
- Dennis KJ, McClinton JT, White S, Hoernie K, Mittelstaedt EL, Harpp K. (2012) "Bathymetry of the Galapagos Spreading Center from a synthesis of 25 years of ship-based multibeam sonar data." *Eos Trans. AGU*, Fall Meet. Suppl., San Francisco, CA.
- Dudley, S. & Cliff, G. (1993) Sharks caught in the protective gillnet off Natal, Sout Africa. 7. The Balcktip Shark *Carcharhinus limbatus*. (Valenciennes) *South African Journal of Marine Science*. 13:237-254
- Dulvy, N *et.al.* (2014) Extinction risk and conservation of the world`s sharks and rays. *eLife* 3:e00590
- Economakis, A. & Lobel, P. (1998) Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes*. 51:129-139
- Edgar, J. G., Banks, A. S., Bessudo, S., Cortés, J., Guzman, M. H., Henderson, S., Martinez, C., Rivera, F., Soler, G., Ruis, D. & Zapata, A. F., (2011) Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography*. 20(5): 730-743
- Edgar, J. G., Banks, A. S., Fariña, M. J., Calvopiña, M., & Martinez, C. (2004) Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography*. 31: 1107-1124

- Espinoza, M., Heupel, M., Tobin, A., Simpfendorfer, C. (2015) Residency patterns and movements of grey reed sharks (*Carcharhinus amblyrhynchus*) in semi-isolated coral reef habitats. *Marine Biology* 162:343-358
- Espinoza, M., Cappo, M., Heupel, R. M., Tobin, J. A., Simpfendorfer, A. C. (2014) Quantifying Shark Distribution Patterns and Species-Habitat Associations: Implications of Marine Park Zoning. *PLoS ONE* 9(9): e106885.
- Fiedler, P. & Talley, L. (2006) Hydrography of the eastern tropical Pacific: A Review. *Progress in Oceanography* 69:143-180
- Fiedler, P.C. (2002) The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep-Sea Research*. I. 49:321-338.
- Fiedler, P.C. & Talley, L.C. (2006) Hydrography of the Eastern Tropical Pacific: A Review. *Progress in Oceanography*. 69:143-180.
- Field, C. I., Meekan, M., Speed, C., White, W., Bardshaw, C. (2011) Quantifying movement patterns for shark conservation at remote coral atolls in the Indian Ocean. *Coral Reefs* 30:61-71
- Fong, Q. & Anderson, J. (2002) International shark fin markets and shark management: an integrated market preference-cohort analysis of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*). *Ecological Economics*, 40:117-130
- Gerard, W., Strong, A., Godfrey, M. (2001) Sea Surface Temperature Variation in the Galapagos Archipelago: a Comparison Between AVHRR Nighttime Satellite Data and in situ Instrumentation (1982-1998) *Bulletin of Marine Science*, 69(1):27-42, 2001.
- Hamilton, J. W. & Kennel, E. W. (1970) "Refuging" *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 263-286
- Hastings, P. A. (2000) Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes *Zoological Journal of the Linnean Society*.128: 319-335
- Hays, C. G., Mortimer, A. J., Ierodiaconou, D. & Esteban, N. (2014) Use of long -distance migration patterns of an Endangered species to inform conservation planning for the world's largest Marine Protected Area. *Conservation Biology* 28 (6): 1636-1644
- Hearn, A., Ketchum, J., Klimley, O., Espinoza, E. & Penaherrera, C. (2010) Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movement around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology*, 157(9) 1899-1915.
- Hearn, A., Acuña, D., Ketchum, T. J., Peñaherrera, C., Green, J., Marshall, A., Guerrero, M. & Shillinger, G. (2014) Elasmobranchs of the Galápagos Marine Reserve. In: Denlinger, J., Vinuesa, L (Eds) *The Galápagos Marine Reserve: Social and Ecological Interactions in the Galapagos Islands*. New York. Springer Science & Business Media. 23-59

- Isasi Catalá, E. (2011) Los conceptos de especies indicadoras, paraguas, banderas y claves: su uso y abuso en ecología de la conservación. *Interciencia* 36 (1):31-38.
- IUCN (2018) "The Red List of Threatened Species. Version 2018-1. <http://www.iucnredlist.org>
- Johnson, D.H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71
- Keeney, D. B. & Heist, J. E. (2006) Worldwide phylogeography of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) inferred from mitochondrial DNA reveals isolation of western atlantic populations coupled with recent Pacific dispersal. *Molecular Ecology* 15:3669-3679
- Keeney, D. B., Heupel, M., Hueter, R. E., & Heist, E. J. (2003) Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. *Marine Biology*. 143(6): 1039-1046
- Kessler, S. W. (2006) The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 181-217
- Ketchum, J. *et.al.* (2014) Inter-Island movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) and seasonal connectivity in a marine protected area of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Biology* 161: 939-951
- Klimley AP (1987) The determinants of sexual segregation in hammerhead sharks *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes* 18(1):27-40
- Klimley AP, Nelson DR (1984) Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15:45-54
- Klimley, a. P. Butler, S. B. Nelson, D. Stull, A. T. (1988) Diel movements Scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the gulf of California. *Journal of Fish Biology*, 33: 751-761.
- Knip, D. Heupel, M & Simpfendorfer, C. (2012) Evaluating marine protected areas for the conservation of tropical coastal sharks. *Biological Conservation*, 148. 200-209
- Lizano, O. (2008) Dinamica de aguas alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista Biologica Tropical*, 56(2) 31-48.
- Llerena, Y. Murillo, J.C. Espinoza, E. (2009) Identification of rearing areas for blacktip sharks *Carcharhinus limbatus* in the mangrove stands of coastal San Cristobal. *Galapagos Report* 2009-2010.
- Martinez-Ortiz, J. Aires-da-Silva, A. Lennert-Codu, Cleridy, & Maunder, M. (2015) The Ecuadorian Artisanal Fishery for Large Pelagics: Species Composition and Spatio-Temporal Dynamics. *PLoS One*, 10(8); e0135136

- McKibben, J. N. & Donald, N. R. (1986) Patterns of movement and grouping of gray reef sharks, *Carchachinus amblyrhynchos*, at Enewetak, Marshall Islands. *Bulletin of Marine Science* (38) 1: 89-110 multibeam sonar data. San Francisco: American Geophysical Union
- Myer, C. Clark, T.B. Papastamatiou, Y. Whitney, N. & Holland, K. (2009) Long term movement patterns of tiger sharks *Galeocerdo cuvier* in Hawaii. *Marine Ecology Progress Series* 381:223-235
- Palacios DM (2002) Factors influencing the island-mass effect of the Galapagos. *Geophys. Res. Letter* 29(23):2134
- Palacios, D. (2004) Seasonal patterns of sea-surface temperature and ocean color around the Galapagos: regional and local influences. *Deep-Sea Research II* 51:43-57
- Papasatamatiou, Y & Lowe, C. (2012) An analytical and hypothesis-driven approach to elasmobranch movement studies. *Journal of Fish biology* 80. 1342-1360
- Peñaherrea-Palma, C., Hobday, J. A., Hearn, R. A., Espinoza, E., Shillinger, G., Ketchum, T. J., Klimley, P. A. Frusher, A., Frusher, S., Fischer, C. G., & Semmens, J. (in press) Assessing the efficacy of a marine reserve to protect sharks with differential habitat use. *Manuscript submitted for publication.*
- Peñaherrera-Palma C, Harpp K, Banks S. 2013. Rapid seafloor mapping of the northern Galapagos Islands, Darwin and Wolf. *Galapagos Research* 68 Epublished head of print Jun 3 2013
- Peñaherrera-Palma. C., Llerena, Y., Espinoza, E., & Semmens, J., (2015) "Analysis of the Perception of Population Trends for six shark species in the Galapagos Marine Reserve" Pp. 111-117. In: *Galapagos Report 2013-2014*. GNPD, GCREG, CDF and GC. Puerto Ayora, Galapagos, Ecuador.
- Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2005) Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*. 74: 852-863
- Pirotta, E. Edwards, E. E., New, L. Thompson, P. (2018) Central place foragers and moving stimuli: a hidden-state model to discriminate the processes affecting movement. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1116-1125
- Pittenger, G.G., 1984. Movements, distributions, feeding and growth of the pacific angel shark, *Squatina californica* off Santa Barbara, California. *Copeia*, 1986: 987-994.
- Rao, J.S. (1976). Some tests based on arc-lengths for the circle. *Sankhya: The Indian Journal of Statistics*, Ser. B(4), 38, 329-338.
- Ruiz, W. & Diaz, M. (2007) Instituto Nacional de Pesca, Desembarques Artesanales de Tiburones y Rayas en los Principales Puertos del Ecuador Durante el 2007. *Investigación de los Recursos Bioacuaticos y su Ambiente*, Instituto Nacional de Pesca.

- Sibaja-Cordero. (2008) Tendencias espacio-temporales de los avistamientos de fauna marina en los buceos turísticos (Isla del Coco, Costa Rica). *Revista Biológica Tropical*, 56(2)113-132.
- Sims, D. W. (2005) Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. In: K. E. Ruckstuhl, P. Neuaus (eds), *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge; Cambridge University Press.
- Smart, J. J., Chin, A., Tobin, A. J. Simpfendorfer, C. A., & White, W.T. (2015) Age and growth of the common blacktip shark *Carcharhinus limbatus* from Indonesia, incorporating an improved approach to comparing regional population growth rates, *African Journal of Marine Science*, 37:2, 177-188: 10.2989
- Speed, C. Field, I, Meekan, M. Bradshaw, C. (2010) Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series*. 408:275-293
- Stevens, J. D. Bonfil, R. Dulvy, N. K. Walker, P.A. (2000) The effects of fishing on sharks, rays and chimeras (chondrichthyans), and the implication for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57:476-494
- The Case for MPA's. (2017). Retrieved from:
http://wwf.panda.org/our_work/oceans/solutions/protection/protected_areas/
- Van Andel, T. Heath, R. Malfait, B. Heinrichs, D & Ewing, J. (1971) Tectonics of the Panama Basin, Eastern Equatorial Pacific. *GSA Bulletin* 82 (6): 1489-1508.
- Webber, D. (2009) "VEMCO Acoustic Telemetry New User Guide." VEMCO, Halifax, Nova Scotia, Canada. <http://www.vemco.com>
- White, E. Myers, M. Flemming, J. M. Baum, J. (2015) Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island- an isolated marine protected area. *Conservation Biology*. 00, (0): 1-12
- White, T., Carlisle, B. A., Kroodsmas, A. A., Block, A. B., Casagrandi, R. De Leo, A. G., Micheli, F., McCauley J. D. (2017) Assessing the effectiveness of a large marine protected area for reef shark conservation. *Biological Conservation* 207: 64-71
- White, W.T. (2007) Catch composition and reproductive biology of whaler sharks (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) caught by fisheries in Indonesia. *Journal of Fish Biology*, 71, 1512-1540
- Wyrutki, K. (1965) Surface currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Commission IX(5)*: 271-304.