INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

IDONEIDAD DE HÁBITAT DEL TIBURÓN BALLENA *(Rhincodon typus)* EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Presenta:

WALTER ERNESTO PISCO LIMONES

LA PAZ, B.C.S., JULIO DEL 2023

SIP-13
REP 2017

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

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

La Paz, B.C.S., a 17 de DIC del 2021

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

Ordinaria No. 0-351-21 celebrada el día 17 del mes DIC de 2021 conoció la solicitud presentada por el (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	PISCO	Apellido Materno:	LIMONES	Nombre (s):	WALTER ERNESTO

Número de registro: B 2 1 0 3 6 4

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

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

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

"IDONEIDAD DE HÁBITAT DEL TIBURÓN BALLENA *Rhincodon typus* EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL"

Objetivo general del trabajo de tesis:

Establecer la distribución de *R. typus* en el OPOT, a través de modelos de distribución de especies (MDEs)

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

Director: DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS 2° Director: Dr. CESAR RENET PEÑAHERRERA PALMA

No aplica: ☐

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

EL CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS - IPN

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

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

Director(a) de Tesis

Rogelio G A.

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS

2° Director de Tesis (en su caso)

DR. CESAR RENET PEÑAHERRERA PALMA

Aspirante

BM. WALTER ERNESTO PISCO LIMONES

Presidente del Colegio

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

PODER EJECUTIVO FEDERAL ESTADOS UNIDOS MEXICANOS MEXICO, D.F.

I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN

SIP-14
REP 2017

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **9** del mes de **Junio** del **2023** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada:

"IDONEIDAD DE HÁBITAT DEL TIBURÓN BALLENA *Rhincodon typus* EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL"

del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	PISCO	Apellido Materno:	LIMONES	Nombre (s):	WALTER ERNESTO

Número de registro: B 2 1 0 3 6 4

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

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

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

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

El porcentaje de similitud corresponde a trabajos publicados y bases de datos, los cuales vienen correctamente citados en las referencias

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

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

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

Rogelio G-A

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS
Director de Tesis
Nombre completo y firma

Dr. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Nombre completo y firma

DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ
Nombre completo y firma

DR. CÉSAR RENÉT PEÑAHERRERA PALMA
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. ALEXANDER RAFAEL HEARN
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

PODER EJECUTIVO FEDERAL
ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
MÉXICO, D.F.

I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN

turnitin

Identificación de reporte de similitud: oid:14652:239043049

NOMBRE DEL TRABAJO

IDONEIDAD DE HABITAT DEL TIBURÓN B ALLENA (Rhinco_

AUTOR

WALTER ERNESTO PISCO LIMONES

RECUENTO DE PALABRAS

12062 Words

RECUENTO DE CARACTERES

65411 Characters

RECUENTO DE PÁGINAS

50 Pages

TAMAÑO DEL ARCHIVO

1.1MB

FECHA DE ENTREGA

Jun 8, 2023 10:07 AM GMT-7

FECHA DEL INFORME

Jun 8, 2023 10:08 AM GMT-7

5% de similitud general

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

- 4% Base de datos de Internet
- 2% Base de datos de publicaciones
- Base de datos de Crossref
- Base de datos de contenido publicado de Crossr
- 2% Base de datos de trabajos entregados

Excluir del Reporte de Similitud

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

Roselio G. A

Dr. César Peñaherrera

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA DE AUTORIZACIÓN DE USO DE OBRA PARA DIFUSIÓN

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., **el día** 08 **del mes de** Junio **del año** 2023

El (la) que suscribe BM. WALTER ERNESTO PISCO LIMONES **Alumno (a) del Programa**

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B210364 **adscrito al** CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS Y DR. CESAR RENET PEÑAHERRERA PALMA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"IDONEIDAD DE HÁBITAT DEL TIBURÓN BALLENA *Rhincodon typus* EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expresado del autor y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes dirección(es) de correo: wpiscol2100@alumno.ipn.mx- rarmas@ipn.mx

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

BM. WALTER ERNESTO PISCO LIMONES

Nombre completo y firma autógrafa del (de la) estudiante

Agradecimientos

A los dos patrocinadores de todos mis logros, mis padres. Sin ellos nada de lo que he conseguido hasta el día de hoy sería posible.

Al Dr. Rogelio González por todo el apoyo que me ha dado en estos dos años, tanto en lo académico como en lo personal. Al Dr. César Peñaherrera por los consejos y la paciencia que me tuvo en todo este proceso. Al Dr. Héctor Villalobos, por su disponibilidad de siempre apoyarme en el mundo de R y en cualquier duda que tenía. A la red de científicos de MIGRAMAR por permitirme usar los datos de telemetría para desarrollar esta tesis. Al resto de integrantes de mí comité (Dr. Alex Hearn y Dr. Felipe Galván) por sus observaciones y sugerencias para que este trabajo sea de calidad. A CICIMAR por permitirme pertenecer a su programa de maestría. A CONACYT y PIFI, por el apoyo económico.

A mis amigos paceños por ser la familia que uno necesita para extrañar menos el hogar, en especial a Abel, Isis, Ceci y Mafe.

Y por supuesto, aunque sea un perro y no sepa leer, que el lector sepa que estoy muy agradecido con Kao. Quien ha sido esa compañía estable que evita a uno caer en lugares donde no se quiere caer.

Por último, esta tesis no solo marca el final de mi maestría, sino que también marca el final de mi tiempo en México. Este hermoso país del que ya me siento parte y que ha sido mi hogar los últimos 9 años de vida. Me ha dado tanto, que estaré eternamente agradecido con la vida por todas las experiencias y enseñanzas que han suscitado aquí. Llegue aquí con 18 años, lleno de expectativas, miedos e ilusiones y aunque me voy igual, cargo conmigo una infinidad de recuerdos que siempre serán parte de quien soy y espero me den algo de sabiduría en lo que me queda de vida.

Solo me queda decir gracias, México, gracias, La Paz.

ÍNDICE

1. Introducción 1
2. Antecedentes 3
3. Justificación 4
4. Objetivos 6
5. Área de estudio 6
5.1. Descripción general 6
6. Material y métodos 9
6.1. Datos de ocurrencia 9
6.2. Variables ambientales 10
6.3. Modelado de distribución de especies 11
7. Resultados 15
7.1. Caracterización ambiental del OPOT 15
7.2. Análisis de correlación de Pearson 16
7.3. Calibración, evaluación y selección del modelo 18
7.4. Importancia de las variables 19
7.5. Idoneidad de hábitat de *R. typus* en el OPOT 21
7.6. Cambios de la idoneidad de hábitat en la última década. 23
8. Discusión 25
9. Conclusiones 30
10. Bibliografía 32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio. Detecciones de tiburones marcados en expediciones entre el 2011-2020. Puntos rojos y líneas continuas que los unen muestran los datos satelitales de *R. typus* utilizados en el estudio. Los puntos de colores muestran los lugares donde se colocaron las marcas satelitales. Los polígonos negros representan las áreas marinas protegidas de la región…...……8

Figura 2. Climatología de capas ambientales de la década 2011- 2020. a) Temperatura superficial del mar (TSM, °C), b) Velocidad de corriente (CORR, m s -1), c) Concentración de clorofila-a (CL-a) y d) Desviación estándar de la temperatura superficial del mar (DETSM, °C) ……16

Figura 3. Análisis de correlación de Pearson para las cuatro variables seleccionadas. Puntos azules representan una alta correlación positiva, mientras que puntos rojos representan una alta correlación negativa……17

Figura 4. Curva ROC (por sus siglas en inglés de *Receiver operating characteristic*) para modelo de distribución de *R. typus*. La línea roja presenta la media del área bajo la curva y el color azul representa el coeficiente de intervalo de los valores……19

Figura 5. Curvas de respuesta. Preferencias ambientales del tiburón ballena en el OPOT. (A) Temperatura superficial del mar, (B)Concentración de clorofila-a (C) Velocidad corriente……20

Figura 6. a) Mapa de idoneidad de hábitat de R. typus en el OPOT. Áreas con colores cercanos a 1(amarillo) indican una mayor idoneidad. b) Mapa binario de idoneidad de hábitat para *R. typus* en el OPOT. Color azul oscuro indica zonas con una alta idoneidad, mientras que la celeste zona con baja idoneidad……22

Figura 7. Cambios en la idoneidad de hábitat de la especie en el OPOT a partir del 2011 al 2020.....24

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características de las capas ambientales descargadas del COPERNICUS para el modelo climatológico: Análisis de datos anuales y decadales……11

Tabla 2. Diferentes combinaciones de variables ambientales para el modelo……12

Tabla 3. Matriz de confusión…… 15

Tabla 4. Análisis con los valores de la correlación de Pearson para las cuatro variables tratadas en el modelo……18

GLOSARIO

Idoneidad: Adecuación o aptitud de un hábitat para una especie en particular (Phillips *et al.,* 2006).

Factor de regularización: En modelos Maxent es un parámetro que se basa en la penalización lasso y que tiene como objetivo seleccionar las características que más se ajusten al modelo, evitando el sobreajuste (Peterson *et al.*, 2008).

Hábitat: Hábitat es el entorno geográfico en el cual se encuentran las condiciones óptimas para la presencia de una especie. Asimismo, se describe como la parte del medio ambiente destinada a una actividad específica de los seres vivos (Turlure *et al.,* 2019)

Nicho ecológico: El nicho ecológico se refiere al papel de una especie en su entorno, incluidas sus interacciones con otras especies y su uso de los recursos. Es el conjunto específico de condiciones ambientales y recursos que una especie necesita para sobrevivir y reproducirse (Soberón, 2010).

ACRÓNIMOS

OPOT: Océano Pacífico Oriental Tropical

CL-a: Clorofila-a

TSM: Temperatura superficial del mar

COR: Velocidad de corriente

MDE: Modelos de distribución de especie

Resumen

El tiburón ballena *Rhincodon typus* es una especie de elasmobranquio categorizado como en peligro de extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Esta especie se encuentra en regiones tropicales y templado-cálidas con una alta productividad. En el Océano Pacífico Oriental Tropical (OPOT) se le puede encontrar desde el Golfo de California, México hasta Perú, donde su presencia se ha visto asociada a sistemas de productividad primaria y frentes oceánicos presentes en la región. El objetivo de este estudio es describir el hábitat idóneo del tiburón ballena en el OPOT y sus cambios en la última década, así como analizar el impacto de la temperatura superficial del mar, la clorofila-a, desviación estándar de la temperatura superficial del mar y la velocidad de las corrientes en el hábitat idóneo del tiburón ballena en el área de estudio. Se recopilaron un total de 4150 avistamientos de tiburón ballena entre 2011 y 2020 a partir de una base de datos de telemetría satelital proporcionada por una red de investigadores de la región. Estos registros se utilizaron para crear modelos de distribución de especies utilizando el algoritmo Maxent en el OPOT. Los resultados indican que la clorofila-a (52.9%) y velocidad de corrientes (24.1%) son las variables que mejor explican el hábitat idóneo del tiburón ballena. Un total de 240 modelos fueron construidos, de los cuales solo uno cumplió con los parámetros establecidos como óptimos para la proyección de la idoneidad de hábitat en la década (AUC= 0.895). El hábitat idóneo del tiburón ballena está relacionado a zonas en el OPOT donde hay altos índices de productividad primaria asociados a sistemas frontales termo-biológicos. No obstante, el hábitat idóneo del tiburón ha demostrado una disminución del 40% a lo largo de la década.

Palabras claves: hábitat, distribución, Maxent, productividad, modelos de distribución de especies

Abstract

The whale shark Rhincodon typus is an elasmobranch species categorized as endangered by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). This species is found in tropical and warm-temperate regions with high productivity. In the Eastern Tropical Pacific Ocean (OPOT) it can be found from the Gulf of California, Mexico to Peru, where its presence has been associated with primary productivity systems and oceanic fronts present in the region. The objective of this study is to describe the suitable whale shark habitat in the OPOT and its changes in the last decade, as well as to analyze the impact of sea surface temperature, chlorophyll-a, sea surface temperature standard deviation and current velocity on the suitable whale shark habitat in the study area. A total of 4150 whale shark sightings between 2011 and 2020 were collected from a satellite telemetry database provided by a network of researchers in the region. These records were used to create species distribution models using the Maxent method for the OPOT area. The results indicate that chlorophyll-a (52.9%) and current velocity (24.1%) are the variables that best explain suitable whale shark habitat. A total of 240 models were constructed, of which only one met the parameters established as optimal for the projection of habitat suitability in the decade (AUC= 0.895). Suitable whale shark habitat is related to areas in the OPOT where there are high rates of primary productivity associated with thermo-biological frontal systems. However, suitable shark habitat has shown a 40% decline over the decade.

Keywords: habitat, distribution, Maxent, productivity, species distribution models

1. Introducción

El tiburón ballena (*Rhincodon typus*) es una especie cosmopolita que se distribuye principalmente en regiones tropicales y templado-cálidas alrededor del mundo (Eckert *et al.,* 2001). En el Océano Pacífico Oriental Tropical (OPOT) esta especie se observa con mayor frecuencia en las áreas marinas protegidas (AMPS) de las Islas Galápagos, Islas Cocos y Archipiélago de Malpelo (Hearn *et al.,* 2016; Arauz & Antoniou, 2006; Bessudo *et al.,* 2011; Ladino *et al.,* 2021). Estos tiburones presentan una gran movilidad espacial y pueden recorrer grandes distancias (>10,000 km) (Guzmán *et al.,* 2018). Estudios de telemetría satelital reportan que esta especie tiene una ocupación preferencial en aguas pocos profundas y con temperaturas altas (> 22 °C) (Ryan *et al.,* 2017; González-Pestana *et al.,* 2020; Petatán-Ramírez *et al.*, 2020), y migran en respuesta a cambios en las condiciones oceanográficas en el área (Acuña *et al.,* 2014; Ryan *et al.,* 2017). Trabajos sobre el hábitat idóneo del tiburón ballena alrededor del mundo indican que esta especie tiene preferencia a permanecer en áreas de alta productividad (Alfonso *et al.,* 2013). Para el Pacífico peruano y mexicano, González-Pestana *et al.* (2020) y Petatán-Ramírez *et al*. (2020) encontraron que la profundidad es la variable predictiva más importante para determinar la distribución del tiburón ballena, donde a menor profundidad mayor es el número de avistamientos de la especie. Estos estudios fueron desarrollados con datos de ocurrencias obtenidos a partir de censos visuales y en áreas geográficas pequeñas, por lo que, hasta el momento no se han usado datos de movimiento para evaluar el hábitat idóneo de esta especie en áreas geográficas más extensas.

Los modelos de distribución de especies (MDE) y los modelos de nicho ecológico (MNE) son herramientas importantes para el estudio de especies marinas pelágicas con gran movilidad espacial como el tiburón ballena. Estos modelos permiten evaluar los factores ambientales que influyen en la distribución espacial de una especie. Los MNE son útiles para analizar la ecología de la especie y los factores bióticos y abióticos que pueden influir en su distribución (Soberón *et al.,* 2010), mientras que los MDE permiten predecir la distribución de la especie en función de

variables ambientales (Soberón *et al.,* 2010). Las preferencias ambientales de la especie en función de los MDE se miden en términos del índice de idoneidad de hábitat (IDH). Dentro de los MDE existen varios enfoques a utilizar para la obtención de probabilidades de presencia, predicciones de presencia o IDH, como: GLM (Modelos lineales generalizados), GAM (Modelos aditivos generalizados) y él modelo de máxima entropía (Maxent). Este último ha ganado popularidad porque requiere relativamente de poca información y está diseñado para trabajar con datos de solo presencia (Phillips *et al.,* 2017). Maxent estima el rango geográfico de una especie al encontrar la distribución que tiene la entropía máxima por las condiciones ambientales en los lugares de ocurrencia (Phillips *et al.,* 2017). Una característica distintiva de Maxent es su capacidad para adaptarse a modelos más complejos a partir de conjuntos más pequeños de datos, utilizando mecanismos explícitos de regularización para evitar que la complejidad del modelo aumente más allá de lo que admiten los datos (Phillips *et al.,* 2017). Además, Maxent ha demostrado ser eficaz para tratar colinealidad debido a su enfoque de ajuste de modelo iterativo, que puede considerar variables de forma independiente e incluir interacciones no lineales entre variables, por lo que presenta una capacidad de clasificar las variables de acuerdo con su grado de importancia (Phillips *et al.,* 2017). Otra de las ventajas de Maxent es que se adapta a bases de datos con un tamaño de muestra pequeño y que han sido tomados de manera irregular, con errores menores de ubicación (Elith *et al., 2006*). Con base en lo anterior Maxent se ha convertido en un enfoque exitoso al ser aplicado en especies con datos limitados, ayudando a la gestión espacial de especies comerciales o en peligro de extinción (Harcourt *et al.,* 2019).

La identificación de áreas de alta idoneidad de hábitat para las especies puede mejorar de manera efectiva la gestión de conservación al priorizar las zonas donde estas presentan una mayor vulnerabilidad ante factores ambientales o antropogénicos. Estos tipos de modelos permiten crear medidas de manejo adecuado, como establecer áreas marinas protegidas, y tiempos y zonas de veda (González-Pestana *et al.,* 2020). Así mismo, sirven para evaluar los potenciales cambios de su distribución debido al cambio climático. El presente trabajo tiene como objetivo analizar y evaluar la distribución de *R. typus*, con la finalidad de

generar información que aporte al entendimiento de la especie dentro de la región del OPOT. Este trabajo permitirá contribuir a desarrollar medidas de manejo adecuadas para la especie, acción que es de importancia para establecer legislaciones que apoyen a la conservación del tiburón.

2. Antecedentes

En las últimas décadas ha existido un incremento en las investigaciones del tiburón ballena considerando que hace 20 años solo dos personas estudiaban a la especie (Fay H. Wolfson en E.U. y Geoff Taylor en Australia). En el OPOT los estudios se han concentrado en lugares donde existen agregaciones conocidas de la especie. Existen estudios en Perú, Ecuador (Islas Galápagos), Colombia (Archipiélago de Mapelo), Costa Rica (Islas del Coco), Panamá y el Archipiélago de Revillagigedo y el Golfo de California en México. (Ketchum *et al.,* 2012; Hearn *et al.,* 2016; Ryan *et al.,* 2017; Guzmán *et al.,* 2018).

Alrededor del mundo varios autores han estudiado la idoneidad de hábitat de *R. typus.* Sequeira *et al.* (2012), modelaron la distribución potencial del tiburón ballena en el Océano Índico. Utilizando datos de observación de censos visuales y flotas pesqueras y sobreponiéndolos a imágenes satelitales de concentración de clorofila -a (CL-a) y temperatura superficial del mar (TSM), modelaron la idoneidad de hábitat de la especie para así obtener su distribución potencial. En el estudio se concluyó que la idoneidad de hábitat de *R. typus* está estrechamente relacionada con la variación espacial de la TSM, sugiriendo que la influencia de este predictor podría predecir la idoneidad de hábitat de la especie en el océano abierto.

En el OPOT también se ha estudiado el hábitat idóneo de la especie. Petatán-Ramírez *et al.* (2020) describieron el efecto de la TSM, CL-a, batimetría y pendiente del fondo en la idoneidad de hábitat del tiburón ballena en tres sitios de agregación importantes en el Golfo de California. En este estudio se evidencia como la concentración de CL-a, es la variable que mejor explica la idoneidad de hábitat de la especie, probablemente, por su relación con los sitios donde hay una mayor cantidad de alimento. Se concluyó que el hábitat idóneo de la especie está

relacionado con zonas donde la pesca no dirigida puede afectar a la especie a través de las capturas accidentales, enredos y colisiones con embarcaciones.

Los MDE se han usado como apoyo para tomar medidas de conservación, por ejemplo, González-Pestana *et al.* (2020) estudiaron los cambios en el hábitat idóneo del tiburón ballena en condiciones de La Niña y El Niño, al norte del Perú. En este estudio la profundidad fue la variable más importante para predecir la distribución de la especie en la región, seguida de la CL-a. De acuerdo con los resultados obtenidos, el hábitat idóneo de la especie en esta región es mayor en aguas poco profundas, donde se detectaron los niveles más altos CL-a. La idoneidad de hábitat de *R. typus* en la región, se mantiene igual, durante La Niña y El Niño, sin embargo, se concluyó que la probabilidad de ocurrencia de la especie será mayor a medida que los valores de CL-a y TSM se incrementen. Por lo tanto, los tiburones presentan una agregación estacional en el norte del Perú, donde probablemente llegan para alimentarse. Se observó, que, en estas áreas donde existen alta probabilidad de encontrar a la especie, el tiburón es susceptible a las pesquerías, choque con embarcaciones, turismo sin control y contaminación, por lo tanto, este tipo de estudios determinan los lugares donde se deberían de enfocar los esfuerzos de manejo para la conservación.

3. Justificación

El tiburón ballena está clasificado como en peligro de extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), hallándose en la Lista Roja de Especies Amenazadas (Pierce & Norman, 2016). También está incluido en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (González-Pestana *et al.,* 2020). La pesca dirigida ha sido catalogada como uno de los problemas que enfrenta esta especie debido a que sus aletas tienen un alto valor dentro del mercado asiático (Li *et al.,* 2012). Sin embargo, la pesca no es la única amenaza que tiene el tiburón ballena, pues cada vez están más amenazados por factores antropogénicos, como el choque con embarcaciones, perdida de hábitat y contaminación (Araujo *et al*., 2017;

Capietto *et al.,* 2014; Womersley *et al.,* 2020). El cambio climático también es un factor que influye directamente en el uso y selección del hábitat de los tiburones pelágicos, principalmente debido a los cambios en la temperatura y productividad (Chin *et al.,* 2010). El tiburón ballena podría efectuar migraciones inapropiadas fuera de su rango de distribución normal, viajes más largos o cambios en sus rutas migratorias (Robinson *et al.,* 2017). Por ejemplo, de acuerdo con las predicciones de Sequeira *et al.* (2012), se espera que los tiburones ballena se desplacen hacia los polos en los Océanos Atlántico e Índico, mientras experimentan una contracción general de su rango. De igual manera, el incremento en las actividades humanas cerca de sitios de congregación de tiburón ballena ha hecho que estos tengan una mayor exposición a contaminación química, auditiva y por micro plásticos, golpes de embarcaciones, e incluso estrés fisiológico por la presencia de turistas en sus zonas de agregación (Graham, 2006; Quiros, 2007). En el presente estudio se utilizaron datos de ocurrencia provenientes de telemetría satelital para evaluar el hábitat adecuado del tiburón ballena un área más extensa en comparación a estudios anteriores. Este tipo de datos es más robusto y preciso comparado con datos de censos visuales o de bitácoras, permitiendo controlar posibles sesgos producidos por las irregularidades que estos métodos pueden presentar (Petatán-Ramírez *et al.,* 2020). Explorar el efecto de las variables ambientales en la distribución del tiburón ballena contribuirá de mejor manera al entendimiento de su ecología en el OPOT, y así permitirá responder interrogantes relacionadas a la ocurrencia de la especie en la región, los impulsores ambientales que rigen sus movimientos y los posibles efectos en su distribución del cambio en las condiciones oceanográficas. Se espera que la información obtenida a partir de estos análisis sirva para contribuir al desarrollo de estrategias de manejo y conservación de la especie a lo largo del OPOT.

4. Objetivos

Objetivo general

- Estimar el hábitat idóneo de *R. typus* en el OPOT, a través de modelos de distribución de especies (MDE).

Objetivos específicos

- Modelar la distribución espacial del tiburón ballena en el OPOT.
- Modelar los cambios en la idoneidad de hábitat del tiburón ballena en la última década (2011-2020).
- Describir el efecto de variables importantes para la especie en su distribución.

5. Área de estudio

5.1. Descripción general

El OPOT (Fig. 1) se sitúa entre los Giros Subtropicales del Pacífico Norte y Sur, abarcando un área total de 199,665,900 ha coincidiendo con zonas económicas exclusivas (ZEE) de más de 12 países. Esta región se extiende desde el Golfo de California (México) hasta Perú (Cliff *et al.,* 2007). El área cubre los sistemas de corrientes ecuatoriales del Pacífico este-oeste y la zona cálida del Pacífico, ubicada entre el suroeste de México y Centro américa (Fiedler *et al.,* 2006). Existen dos corrientes principales que fluyen hacía la región, desde el norte la Corriente de California y desde el sur la Corriente de Perú (Fiedler *et al.,* 2006).

La región se caracteriza por presentar grandes comunidades de plancton, peces, mamíferos marinos y aves, así como altos niveles de endemismo, gracias a las variaciones en las características oceanográficas (Fiedler *et al.,* 2006). Las aguas superficiales de la región presentan temperaturas promedio entre los 16 °C a 27 °C y una salinidad promedio entre 32 a 35 (Fiedler *et al.,* 2017).

Esta zona se caracteriza por ser un sistema oceanográfico dinámico, influenciado por las diferentes corrientes que se distribuyen en la región. Por ejemplo, las zonas

cálidas del OPOT se centran a lo largo de la costa del suroeste de México y Guatemala, con temperaturas > 27 °C, mientras que las aguas relativamente frías definen la corriente fría ecuatorial y se extienden hacia los polos, en las corrientes fronterizas orientales, con temperaturas de menos a 16 °C (Fiedler *et al.,* 2006). La productividad del sitio se ve influenciada por los diferentes gradientes de temperatura que hay en la región y esta variará dependiendo de la latitud (Fiedler *et al.,* 2017).

Los eventos de meso-escala, más distintivos del OPOT están asociados con chorros de vientos que soplan a través de brechas en la cordillera centroamericana; en el Istmo de Tehuantepec, México, la región de Papagayo en Nicaragua y el Istmo de Panamá (Amador *et al.,* 2006). Estos vientos, provocan que en la zona existan fuertes fenómenos de afloramiento, lo que da lugar a una elevada productividad biológica (Kessler, 2006; Fiedler *et al.,* 2006). De igual manera, los intensos vientos generan remolinos dinámicos ciclónicos y anticiclónicos que se desplazan largas distancias mar adentro, influyendo en la productividad biológica de áreas adyacentes (González-Silvera *et al.,* 2004; Fiedler *et al.,* 2006).

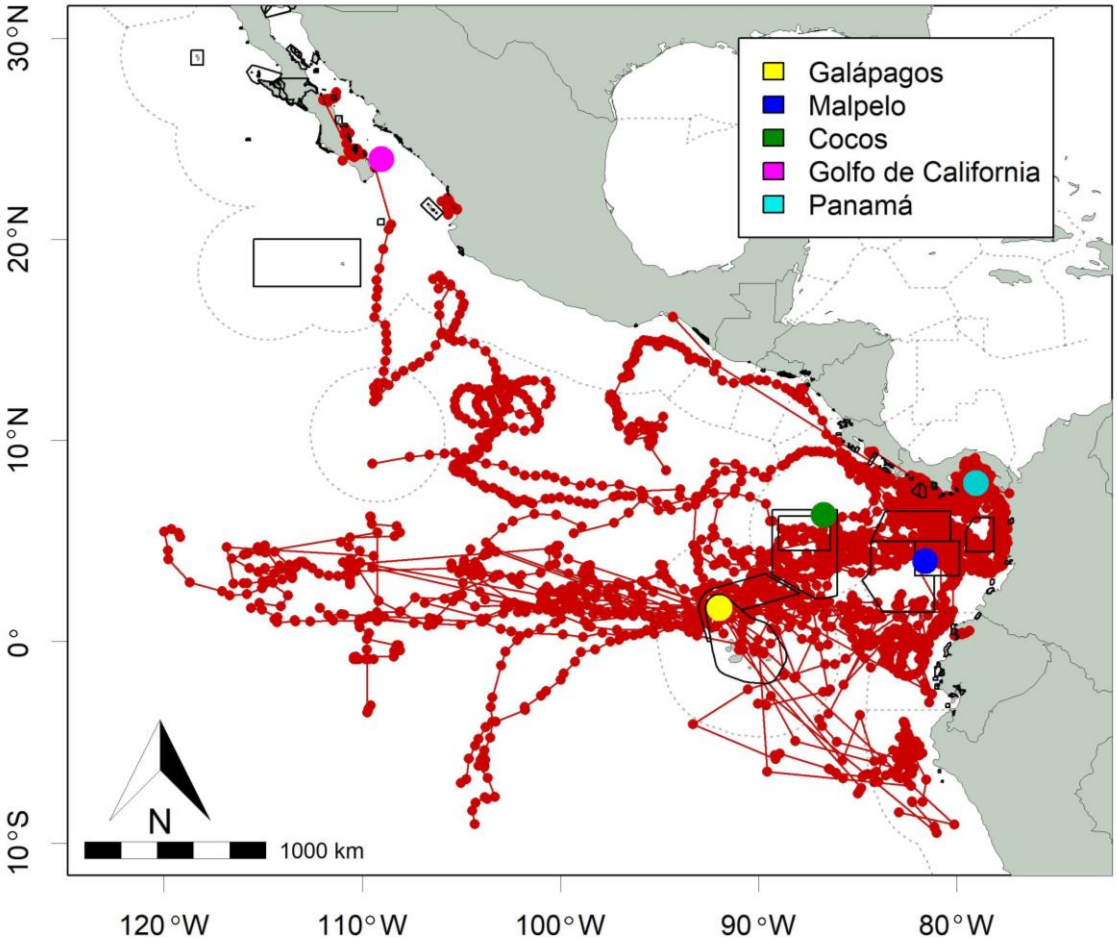

Figura 1. Área de estudio. Detecciones de tiburones marcados en expediciones entre el 2011-2020. Puntos rojos y líneas continuas que los unen muestran los datos satelitales de *R. typus* utilizados en el estudio. Los puntos de colores muestran los lugares donde se colocaron las marcas satelitales. Los polígonos negros representan las áreas marinas protegidas de la región

6. Material y métodos

6.1. Datos de ocurrencia

Los datos de presencia de la especie fueron obtenidos a partir de una base datos de telemetría satelital recopilada por la red de investigación para especies migratorias en el OPOT, MIGRAMAR (www.migramar.org). La base de datos cuenta con un total de 115 tiburones marcados por los científicos de MIGRAMAR en expediciones realizadas en diferentes regiones en OPOT entre el 2011 y 2020. Para la región de Panamá y Golfo de California los datos fueron obtenidos a partir de Guzmán *et al.* (2018). Los tiburones marcados en las Islas Galápagos fueron producto de las investigaciones realizadas anualmente por el *Galápagos Whale Shark Project* (www.galapagoswhaleshark.org) desde el 2011 hasta el 2010 (Hearn *et al.,* 2016). El marcaje satelital es una técnica que permite estudiar el comportamiento espacial de los tiburones ballena en los sitios de agregación a lo largo del OPOT (Peñaherrera *et al.,* 2016). Se utilizaron las marcas SPOT5, SPLASH, SPOT6-257 SPOT6-258, (Wildlife Computers), las cuales registraron la posición del tiburón cada vez que este llega a superficie. Las marcas tipo SPOT5 y SPLASH fueron implantadas mediante el uso de un arpón neumático cerca de la aleta dorsal del tiburón, mientras que las marcas SPOT6 fueron colocadas utilizando unas pinzas de presión que se sujetaba en la punta de la aleta dorsal del tiburón. Los movimientos de los tiburones fueron monitoreados por el sistema ARGOS.

Para este trabajo se utilizó un total de 4150 detecciones de la base de datos proporcionada. Las detecciones fueron tratadas y filtradas para eliminar cualquier error asociado al satélite. Para ello se creó un script de limpieza de datos utilizando el paquete **dpylr** (Wickham *et al.,* 2022) del lenguaje de programación R (R Core, Team. 2022). Los gráficos y análisis descritos más adelante también se llevaron a cabo utilizando paquetes de R.

6.2. Variables ambientales

En las siguientes secciones se detallan los enfoques utilizados para alcanzar los propósitos de este estudio. El procesamiento de las variables ambientales y climatologías se realizaron por medio del paquete **satin** (Villalobos & González-Rodríguez, 2022).

Las variables ambientales fueron obtenidas a partir del Servicio de Monitoreo del Ambiente Marino COPERNICUS (CEMES, por sus siglas en inglés) de la Unión Europea. Las variables seleccionadas fueron la temperatura superficial del mar (TSM, °C), concentración de la clorofila-a (CL-a, mg/m^3) y los componentes zonales (UO, m/s) y meridionales de la velocidad de las corrientes (VO, m/s). Las variables fueron descargadas como valores promedios anuales desde el 2010 hasta el 2020 para el área de estudio. Los datos de TSM, VO y UO se obtuvieron de la base de datos *Global Ocean Physics Reanalysis* con una resolución espacial de 9.2 km (Drevillon *et al.,* 2022), mientras que los datos de concentración de clorofila-a fueron obtenidos a partir de la base *Global Ocean Chlorophyll* a una resolución de 4.6 km (Colella. *et al.,* 2022). Es necesario mencionar que en los MDE se recomienda que las variables ambientales tengan una misma resolución (Sillero *et al.,* 2020), por lo que la CL-a fue promediada en pixeles de 9.2 km con el fin de homogenizar las capas ambientales.

Adicionalmente, con la finalidad de evaluar la variabilidad de la TSM en el OPOT, se calculó la desviación estándar de la temperatura superficial del mar, para tratarla como una variable aparte e incluirla en el modelo. Respecto a la velocidad de las corrientes, se determinó el vector resultante de los componentes de UO y VO utilizando la fórmula CORR = $\sqrt{(UO\text{^}2} + VO\text{^}2$ y se consideró el signo de coseno de la dirección (en grados) asociados a la velocidad de las corrientes como un indicador único de la corriente.

Para ejecutar de manera efectiva un modelo de distribución de especies es necesario que no haya correlación entre las variables (Sillero *et al.,* 2020). Esto se debe a que si las variables se encuentran relacionadas pueden introducir un sesgo en el modelo y dificultar la interpretación de los resultados (Sillero *et al.,* 2020). Para evadir correlación entre las variables predictivas al realizar el modelo, se llevó a cabo un análisis de correlación de Pearson. Las variables con una correlación de Pearson < 0.8 fueron consideradas como no correlacionadas y por lo tanto se tomaron en cuenta para ejecutar el modelo.

Finalmente, las variables fueron exportadas en formato ASCII, para cumplir con los requerimientos del programa. Estos archivos de texto contienen un encabezado que proporciona detalles sobre la estructura de matriz de datos ambientales, como el número de columnas y filas, las coordenadas de la esquina superior izquierda y la resolución espacial de las celdas, seguida de los valores de cada celda que conforma la capa ráster.

Tabla 1. Características de las capas ambientales descargadas de COPERNICUS para el MDE: Análisis de datos anuales y decadales

Variable	Unidad	Resolución Espacial	Referencia
TSM	°C	9.2	https://doi.org/10.48670/moi-00021
CL-a	mg/m^3	4.6	https://doi.org/10.48670/moi-00281
CORR	m/s	9.2	https://doi.org/10.48670/moi-00021
DETSM	°C	9.2	Calculada a partir de la TSM

6.3. Modelado de distribución de especies

Para ejecutar el modelado de distribución de especies se utilizó el algoritmo de máxima entropía, disponible en el lenguaje de programación de Java (v3.4.1, Phillips *et al.,* 2006). Este algoritmo parte de una perspectiva bayesiana, tomando en cuenta el principio de máxima entropía, en el cual se establece que la mejor aproximación del área donde las condiciones ambientales son idóneas para la especie, son los pixeles donde se maximiza la entropía. Por lo que el algoritmo busca una distribución de probabilidades que mejor reproduce los datos dentro de

los pixeles del área de estudio. Para este trabajo se utilizó el paquete de **Kuenm** (Cobos *et al.,* 2019), que permite probar distintos ajustes que ofrece la interfaz de Maxent, implementando las tres fases cruciales de los MDE, la calibración, creación y evaluación del modelo final y análisis de riesgo de extrapolación.

Tratamientos de datos de ocurrencia y variables ambientales

Para la calibración del modelo se utilizaron las climatologías decadales para cada variable ambiental. Se realizó una bipartición aleatoria de los datos de ocurrencia. El 80% de las ocurrencias fueron seleccionadas para calibrar el modelo y el 20% restantes para evaluar el modelo.

Para mejorar el rendimiento del modelo se crearon 3 diferentes combinaciones de variables ambientales (Tabla 2). El proceso de crear diferentes combinaciones de variables ambientales en Maxent es recomendable para explorar la influencia de diferentes conjuntos de variables en el modelado de la distribución de especies. Esto permite evaluar distintas hipótesis y enfoques, identificar las variables más relevantes y determinar su impacto en la distribución de la especie. Además, probar diferentes combinaciones de variables brinda robustez al modelo y aumenta la confianza en los resultados (Phillips *et al.,* 2006).

Tabla 2. Diferentes combinaciones de variables ambientales para el modelo

Combinación	Variables
1	• CL-a • TSM • CORR • DETSM
2	• CL-a • CORR • TSM
3	• CL-a • DETSM • TSM

Calibración del modelo

La calibración de Maxent implica modificar los parámetros del modelo para asegurar que las probabilidades pronosticadas se ajusten a los datos de ocurrencia utilizados en el entrenamiento (Elith *et al.,* 2006). Se exploraron diversas configuraciones de características y factores de regularización para lograr modelos con una amplia variedad de ajustes. El proceso de calibración para la creación de los modelos se realizó con un ajuste de parámetros utilizando la función kuenm_cal. Las características en Maxent son modificaciones que se aplican a las variables ambientales de interés para el modelo. Estas transformaciones permiten ajustar modelos que pueden ir desde interacciones simples hasta modelos más complejos (Elith *et al.,* 2006). Para este trabajo se seleccionaron modelos únicamente con característica lineal (L), lineal cuadrática (L.Q.) y lineal cuadrática bisagra (L.Q.H). Por otro lado, los factores de regularización son parámetros dentro de la calibración del modelo que tienen el objetivo de controlar la complejidad del modelo, evitando el sobre ajuste, mismo que ocurre cuando el modelo se ajusta demasiado a los datos de entrenamiento perdiendo la capacidad de generalizar nuevos datos (Elith *et al.,* 2006). Se seleccionaron los siguientes factores de regularización: 1, 2, 4, 6, 8 y 10. Tanto para las características como para los factores de regularización, se crearon dos modelos, uno basado en todos los datos de ocurrencia y otro basado solo en los datos de entrenamiento del modelo. Adicionalmente con el objetivo de obtener una estimación más robusta del rendimiento del modelo se aplicó una validación cruzada, este proceso implica dividir los datos en múltiples subconjuntos, entrenar y validar el modelo en diferentes combinaciones de estos subconjuntos para promediar los resultados (Elith *et al.,* 2006).

Al no contar con ausencias verdaderas, Maxent requiere de un escenario de referencia. Para ello se seleccionaron 10000 puntos de trasfondo. Estos delimitan un subconjunto del espacio asociado a las variables ambientales. Se seleccionó el formato de salida cloglog (logaritmo complementario-logaritmo), que indica la idoneidad de hábitat en una escala del 0 al 1. Con base el modelo calibrado se realizó la proyección para cada uno de los años de la década (2011-2020) para así

observar la variabilidad interanual del hábitat idóneo del tiburón ballena en términos de contracción o expansión. Para fue necesario aplicar un proceso de “umbralaje” sobre los resultados obtenidos. El umbralaje es un proceso en el que se transforma los mapas continuos obtenidos de MDE a mapas binarios, que se puede traducir a “alta idoneidad” o “baja idoneidad” (Elith & Leathwick, 2009; Peterson *et al.,* 2012). Para ello se establece un umbral y cualquier celda con una probabilidad igual o mayor al umbral establecido se clasifica como “alta idoneidad”, mientras que cualquier celda con menor idoneidad con menor probabilidad que la del umbral establecido se clasificó como “baja idoneidad” (Owens *et al.*, 2013). Dado que el tiburón ballena es una especie altamente móvil se le asigno un umbral alto (0.95) de acuerdo con lo recomendando por Jiménez-Valverde *et al.* (2013). Para determinar el área de contracción o expansión del hábitat idóneo en términos de Km^2 se contó los pixeles donde la probabilidad de ocurrencia estaba dentro del umbral establecido (0.95) y se multiplicó por la resolución de las cuadriculas (9.2 km). Posteriormente el porcentaje de contracción o expansión se obtuvo a partir de una regla de tres.

Validación y selección de mejor modelo

La validación y selección del mejor modelo se basó en tres pilares: la significancia, la capacidad predictiva y la complejidad del modelo (Cobos *et al.,* 2019). La validación de los modelos se llevó a cabo utilizando las métricas del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) de la característica operativa del receptor parcial (ROCp, por sus siglas en inglés), propuestas por Peterson *et al*. (2008). Estas métricas son utilizadas para evaluar la capacidad de un modelo para distinguir entre clases positivas y negativas en un problema de clasificación. La curva del ROCp se crea trazando la tasa de verdaderos positivos (sensibilidad) en el eje y y la tasa de falsos positivos (1-especificidad) en el eje x. El modelo clasifica estas instancias y se varía el umbral de decisión para así obtener diferentes puntos en la curva ROCp. El cálculo del ROCp tiene que como base la matriz de confusión (Tabla 3), la cual permite discriminar del modelo las presencias y ausencias verdaderas o falsas (Peterson *et al.,* 2008). La finalidad de esta matriz es estimar el error de

omisión (presencias no predichas) y el error de comisión (ausencias no predichas). No obstante, debido a la falta de ausencias verdaderas la matriz no puede ser generado directamente. Por lo que Maxent utiliza un enfoque alternativo para construir la curva ROCp al remplazar las ausencias verdaderas con el área predicha (Phillips *et al.,* 2006). El AUC de la curva ROCp es el área debajo de la curva generada. Su valor varía entre 0 y 1, cuando el AUC es igual a 0.5 el modelo tiene un rendimiento similar al azar, lo que significa que no es mejor que una clasificación aleatoria (Phillips *et al.,* 2006), Si el AUC es mayor a 0.5, el modelo tiene un mejor rendimiento que el azar (Phillips *et al.,* 2006). Para este trabajo se tomó en cuenta la clasificación de Baldwin (2009), que clasifica a valore de AUC entre 0.7-0.9 como "buenos", mientras que valores de AUC superiores a 0.9 son considerados como" muy buenos".

Tabla 3. Matriz de confusión

		Datos observados	
		presencia	**ausencia**
Datos simulados (MDE)	**presencia**	presencia verdadera	error de comisión
	ausencia	error de omisión	ausencia verdadera

7.Resultados

7.1. Caracterización ambiental del OPOT

En la Figura 2 se presenta la caracterización del OPOT con respecto a las variables ambientales utilizadas en el modelo de entrenamiento. Estas variables climáticas corresponden al periodo de 2011 a 2020. En cuanto a la temperatura, se observan valores mínimos de 15 °C y máximos de 30°C. La variabilidad de la TSM se midió mediante la desviación estándar, la cual osciló entre 0.2 °C y 6 °C. La velocidad de la corriente registró un rango entre 0.8 m/s y 1.5 m/s. En cuanto a la clorofila-a, se obtuvieron valores entre 0.2 mg/m^3 y 2 mg/m^3. Las climatologías de las variables ambientales nos brindan información sobre cómo se han desarrollado las

condiciones a lo lardo de la década 2011-2020, considerando los diversos eventos oceanográficos en la región.

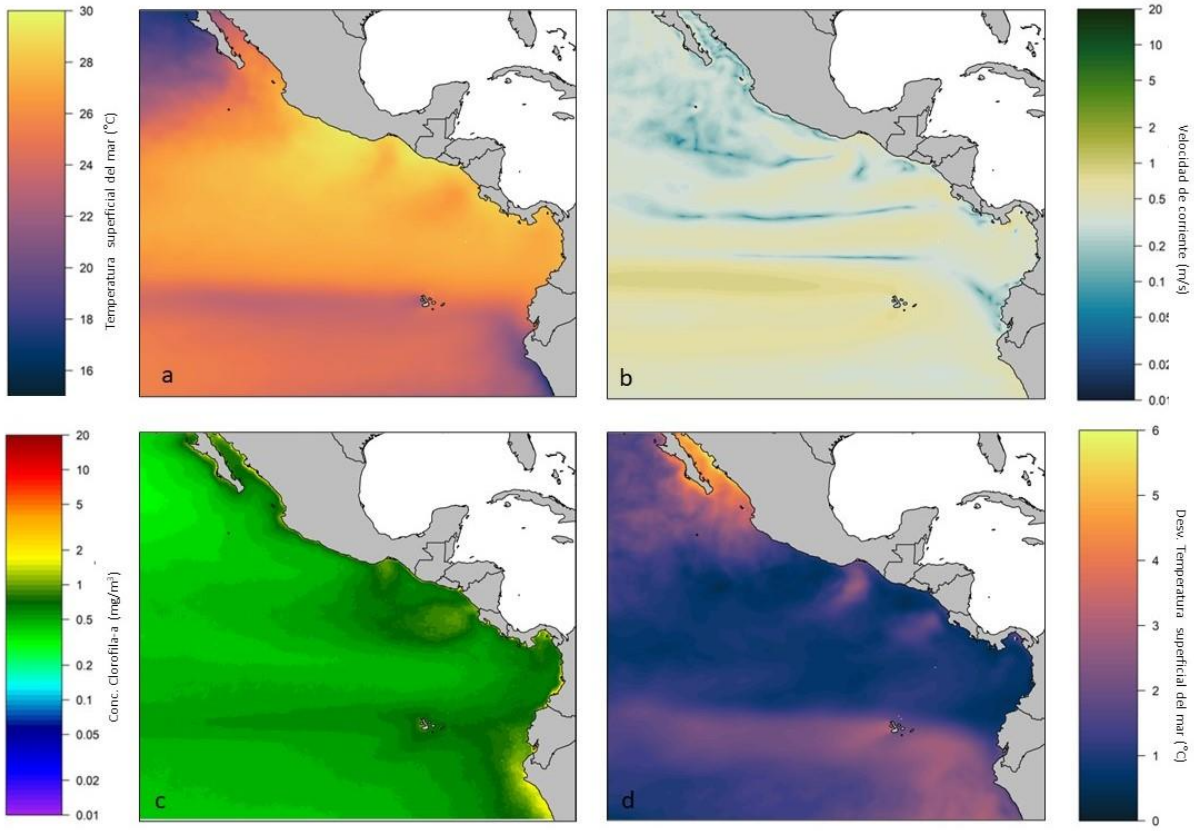

Figura 2. Climatología (2011-2020) de capas ambientales. a) Temperatura superficial del mar (TSM, °C); b) Velocidad de corriente (CORR, m s^{1}); c) Concentración de clorofila-a (CL-a); y d) Desviación estándar de la temperatura superficial del mar (DETSM, °C).

7.2. Análisis de correlación de Pearson

Los resultados de correlación de Pearson se muestran en la tabla 4. Se encontró una correlación débil y negativa entre la CL-a y TSM (-0.1017), esto sugiere que, aunque existe una asociación entre ambas variables su relación es limitada. A medida que la CL-a aumenta se observa una tendencia a la disminución de la TSM, sin embargo, esta relación no es significativa.

Se encontró una correlación moderada y positiva entre la CL-a y la DETSM (0.2235), mostrando una asociación entre estas dos variables, pero no significativas. Además,

se identificó una correlación fuerte y negativa entre TSM y DETSM (-0.7407). Esta relación indica que a medida que los valores de TSM aumentan, DETSM tiende a disminuir significativamente. Estos hallazgos revelan una asociación inversa marcada entre estas dos variables.

Por último, se observó una correlación débil y positiva entre CORR y DETSM (0.0899). Esto sugiere que existe una relación mínima entre ambas variables.

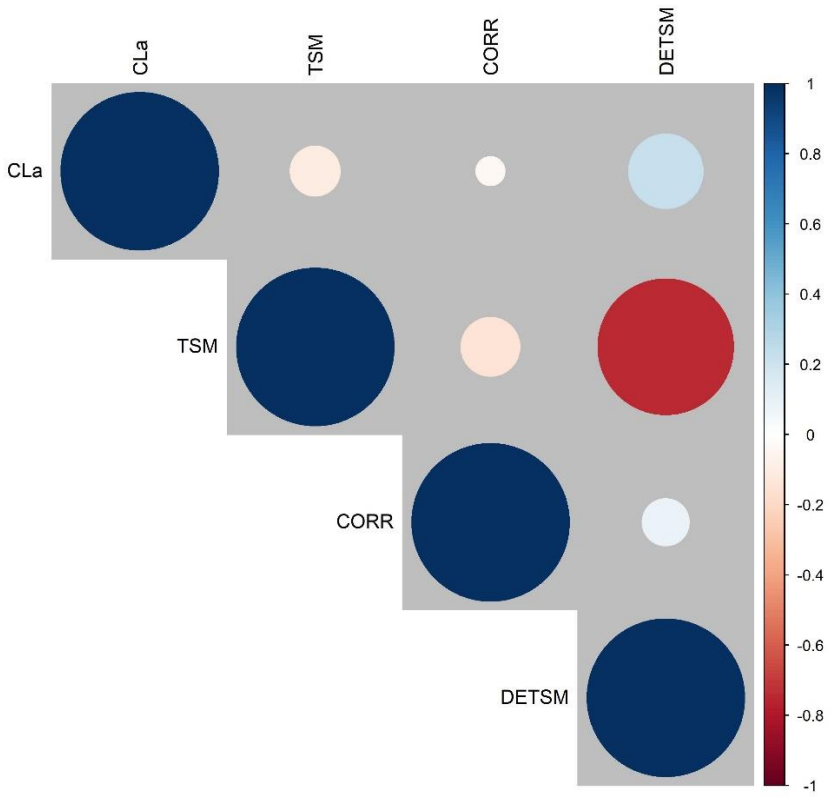

Figura 3. Análisis de correlación de Pearson para las cuatro variables seleccionadas. Puntos azules representan una alta correlación positiva, mientras que puntos rojos representan una alta correlación negativa.

Tabla 4. Análisis con los valores de la correlación de Pearson para las cuatro variables tratadas en el modelo.

	CL-a	TSM	CORR	DETSM
CL-a	1	-0.1017	-0.0341	0.2234
TSM	-0.1017	1	-0.1404	-0.7407
CORR	-0.0341	-0.1404	1	0.0898
DETSM	0.2234	-0.7407	0.0898	1

7.3. Calibración, evaluación y selección del modelo

Se ajustaron 240 modelos con diferentes combinaciones de factores de regularización, clases y variables ambientales, y se seleccionó el mejor modelo de acuerdo con su significancia, tasa de omisión y criterio de información Akaike. El modelo que cumplió con los criterios de selección establecidos utilizó la combinación 2 de variables ambientales (CL-a, TSM y CORR) ya que tuvo el mejor rendimiento en la calibración. La capacidad predictiva del modelo seleccionado fue considerada buena, con una curva ROC de 0.854. Además, se observó que a medida que la especialidad del modelo aumenta, también lo hace su sensibilidad. La tendencia de la curva hacia valores altos de sensibilidad sugiere que el modelo escogido puede diferenciar de manera efectiva entre presencias y ausencias.

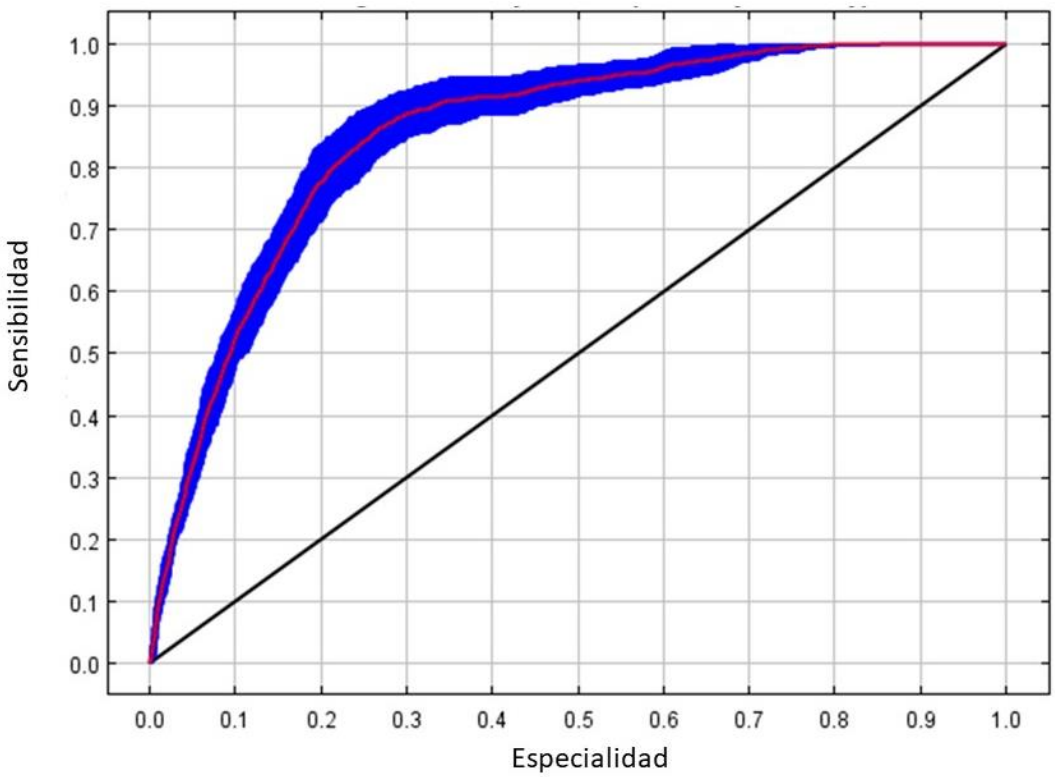

Figura 4. Curva ROC (por las siglas en inglés de *Receiver operating characteristic*) para modelo de distribución de *R. typus.* La línea roja presenta la media del área bajo la curva y el color azul representa el coeficiente de intervalo de los valores.

7.4. Importancia de las variables

La variable ambiental que tuvo mayor significancia en el modelo fue la CL-a, explicando el 52.9% del mismo. Posteriormente, la velocidad de corriente (CORR) constituyó el 24.1%, seguida de la TSM (23%). Con respecto a las curvas de respuesta, se obtuvo que los tiburones prefieren permanecer en aguas templado-cálidas (entre 26 °C y 28 °C). En el caso de la concentración CL-a, la idoneidad del hábitat de la especie aumenta a medida que esta también lo hace (valores > a 1 mg/m^3). La Figura 5 muestra las curvas de respuesta obtenidas a partir del Maxent, las cuales reflejan las preferencias ambientales de la especie de acuerdo con la variable ambiental. Según la curva de respuesta, el tiburón ballena prefiere estar en lugares con una intensidad de corriente media (mayor a 0.5 m/s).

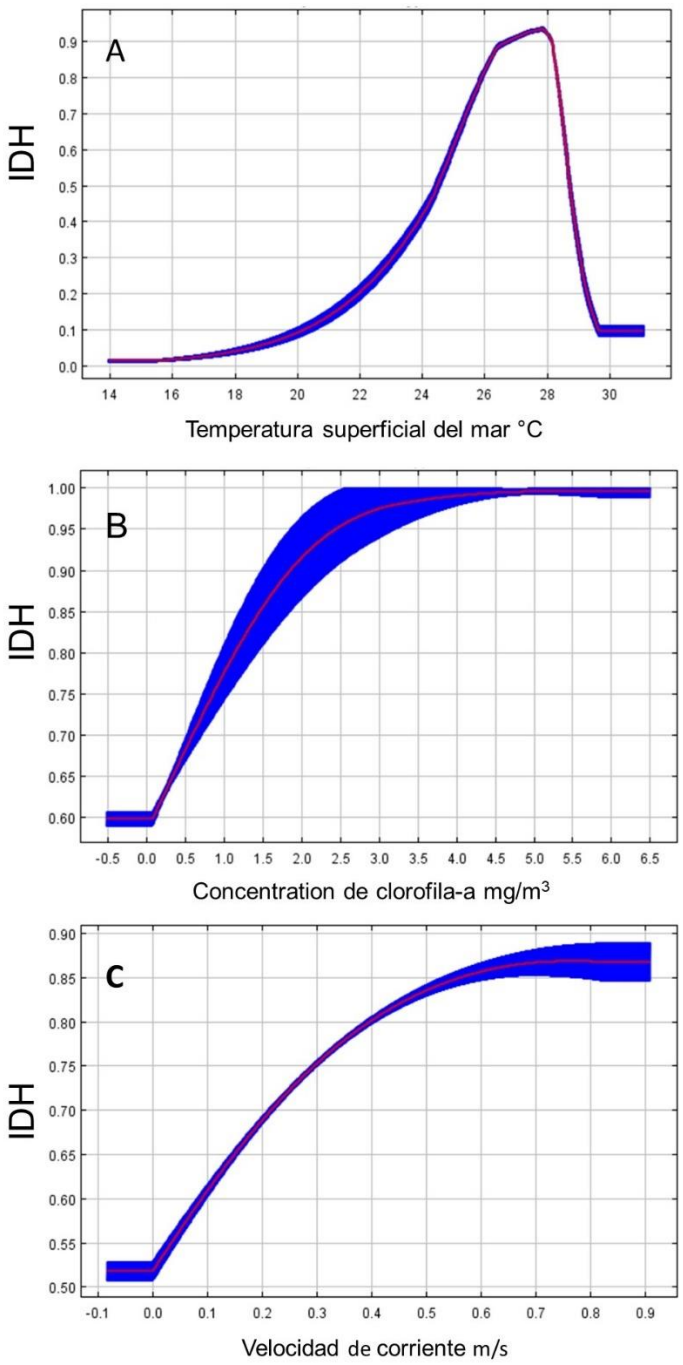

Figura 5. Curvas de respuesta. Preferencias ambientales del tiburón ballena en el OPOT. (A) Temperatura superficial del mar; (B) Concentración de clorofila-a (C) Velocidad de corriente.

7.5. Idoneidad de hábitat de *R. typus* en el OPOT

Los resultados de este estudio indican que el hábitat del tiburón ballena es altamente idóneo en áreas con surgencias y alta productividad. El área de distribución de la especie se estimó en 158,177,80 km^2, y se identificaron tres sitios principales con niveles altos de idoneidad (IDH 0.95-1) (Fig.6). Uno de ellos es el Golfo de Tehuantepec, al sur de México, esta región es de importancia geográfica por la presencia de los vientos tehuanos. Estos vientos conocidos por su intensidad y frecuencia generan corrientes de aire que atraviesan el Istmo de Tehuantepec llegando al Océano Pacífico. Los vientos tehuanos al barrer la superficie del mar provocan corrientes de surgencia que atraen nutrientes ricos desde las profundidades hacia la superficie, generando zonas con una alta productividad. Zonas que son utilizadas por el tiburón ballena como áreas de alimentación. Otro sitio de alta idoneidad es el domo térmico de Costa Rica (DTCR), conocido por sus singulares niveles de productividad debido a los afloramientos generados por el bombeo de Ekman y la intensidad de los vientos provenientes del Golfo de Papagayo. Finalmente, se observó que la costa oeste del Ecuador y el norte de Perú presentan altos niveles de IDH, posiblemente debido a la corriente de Humboldt y la surgencia ecuatorial.

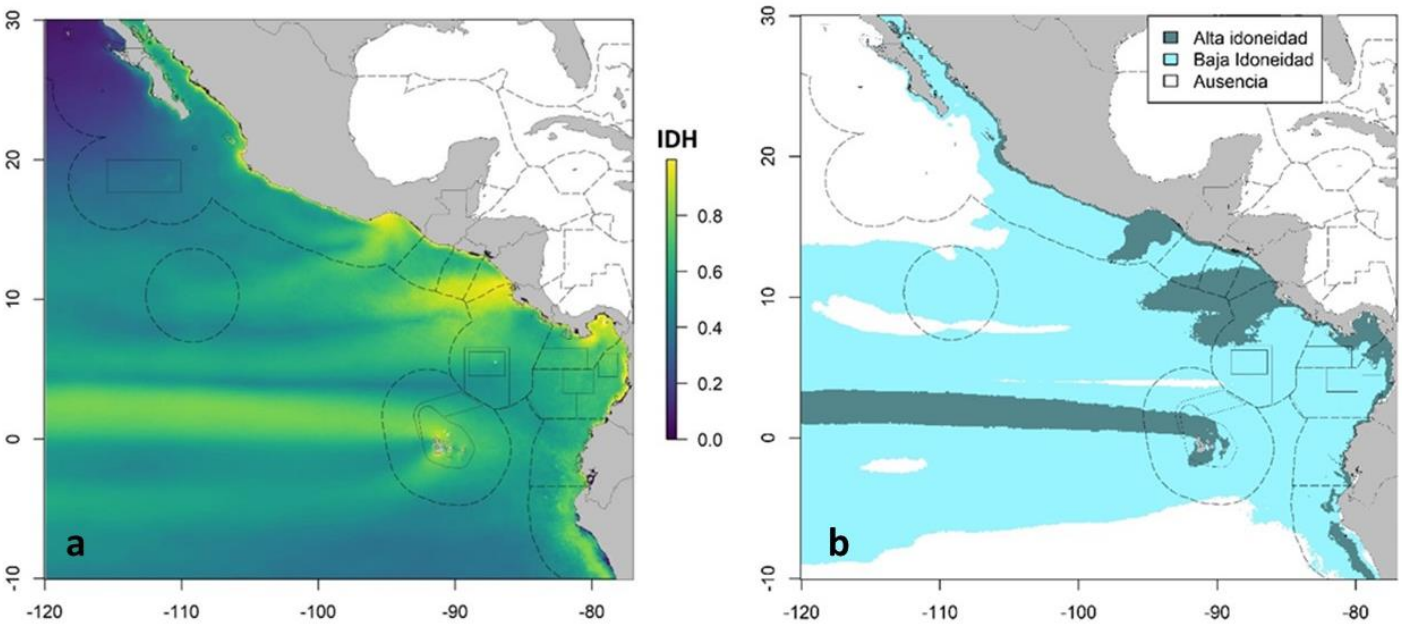

Figura 6. a) Mapa de idoneidad de hábitat de *R. typus* en el OPOT. Áreas con valores cercanos a 1 (amarillo) indican una mayor idoneidad. b) Mapa binario de idoneidad de hábitat para *R. typus* en el OPOT. Color azul oscuro indica zonas con una alta idoneidad, mientras que la celeste zona con baja idoneidad**.**

7.6. Cambios de la idoneidad de hábitat en la última década

El área del hábitat idóneo del tiburón ballena para el 2011 fue de 197,744,80 $km^{2.}$ La Figura 7 muestra los cambios en la IDH a lo largo de la década (2011 – 2020). Los resultados sugieren que en ciertas regiones del OPOT el hábitat idóneo del tiburón ballena ha disminuido notablemente. Esta contracción se ha observado especialmente en el Golfo de Panamá y en el Domo térmico de Costa Rica. Donde a partir del 2012 las áreas donde el IDH solía ser alto se han disminuido un 40 %. La idoneidad de hábitat de la especie en el OPOT tiene una tendencia hacía la disminución. Con una disminución promedio de 24% por año.

Por otro lado, en las islas Galápagos el IDH se mantuvo estable (0.80 – 0.90), sin embargo, en el 2016 se observa un aumento del IDH alrededor del archipiélago (IDH > 0.90). Así mismo en la región de Ecuador continental y parte norte del Perú el IDH ha incrementado a partir del 2016. Con base en lo anterior, se podría sugerir que, aunque en el hemisferio norte el IDH de la especie ha ido disminuyendo, el hemisferio sur y parte del centro del OPOT han presentado incrementos en el IDH.

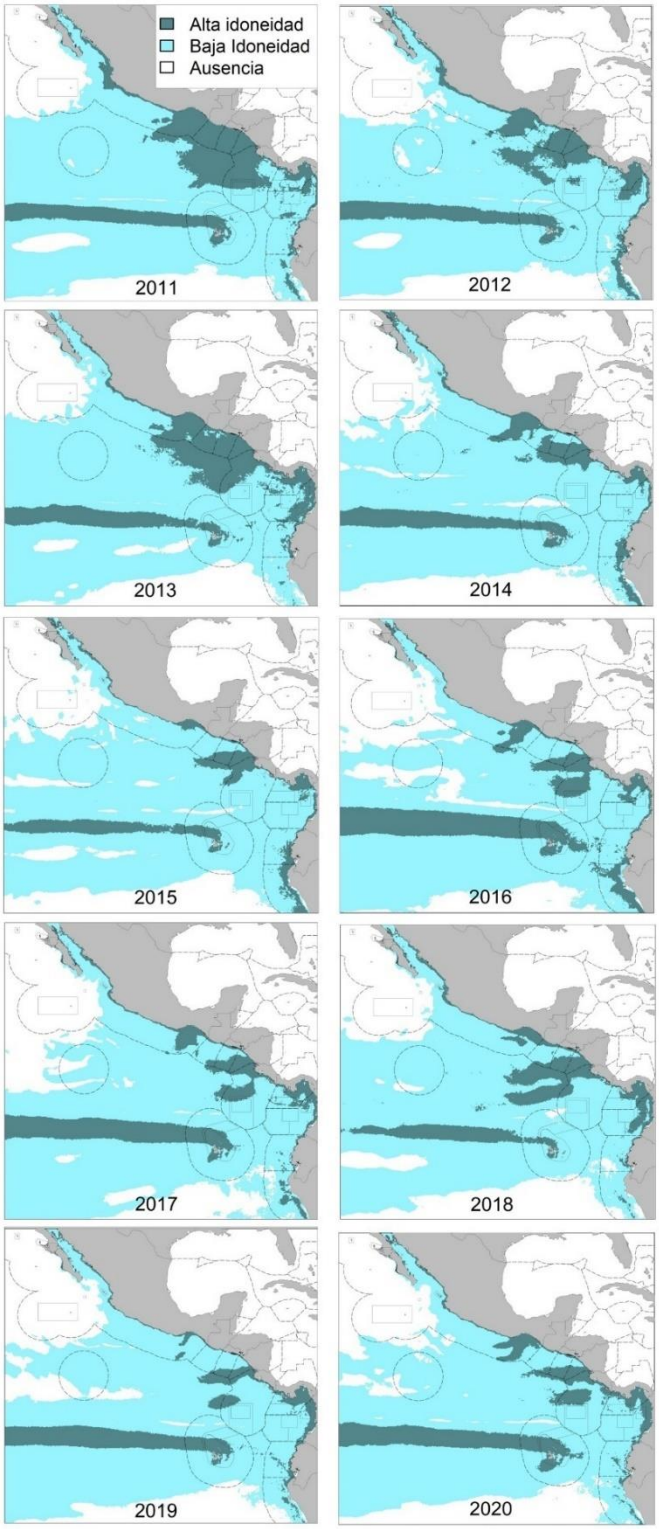

Figura 7. Cambios en la idoneidad de hábitat de la especie en el OPOT a partir del 2011 al 2020.

8.Discusión

El estudio de idoneidad de hábitat permite no solo conocer la extensión espacial en la que existe mayor probabilidad de ocurrencia de una especie si no también el efecto que el ambiente puede tener en su distribución durante cambios oceanográficos drásticos (Guisan *et al.,* 2017). Este trabajo es la primera evaluación de idoneidad de hábitat del tiburón ballena en el OPOT utilizando datos de telemetría satelital, y es un complemento a esfuerzos regionales y globales que buscan entender el hábitat adecuado de esta especie. Los resultados muestran que la concentración de CL-a es la variable más importante al momento de predecir la distribución de la especie, seguida de la velocidad de corrientes y temperatura superficial del mar. Además, estos resultados sugieren que existe una contracción del hábitat idóneo de *R. typus* en OPOT durante la última década. Este estudio permite cubrir un hueco de información sobre el hábitat idóneo de la especie en el OPOT, el cual no fue evaluado anteriormente por falta de acceso a información de registros pesqueros (Sequeira *et al.,* 2012). Los resultados de este trabajo son discutidos en base en: a) la importancia de las variables ambientales para predecir la distribución del tiburón ballena y b) las implicaciones de las variaciones oceanográficas en el hábitat idóneo de la especie.

Todo proceso de modelado de hábitat idóneo requiere que los supuestos teóricos sean cumplidos para que los resultados sean consistentes y reflejen el nicho realizado de una especie con mayor veracidad (Guisan *et al.,* 2017). Entre estos, los más importantes requieren que i) los datos representen la mayor parte del hábitat colonizable para la especie dentro del área de estudio; ii) todos los predictores ambientales que tengan inherencia en la especie hayan sido usados dentro del modelaje; y iii) que las observaciones de la especie sean las apropiadas para ajustar el modelo (Guisan *et al.,* 2017). Un punto clave del uso de los datos satelitales es que permiten conocer la ruta por donde los individuos desean ir en base a sus preferencias ambientales y fisiológicas (Ryan *et al.,* 2017). Dado el tamaño del set de datos de telemetría satelital, esta información es clave para evaluar la tasa de dispersión de una población, así como su grado de residencia espacial a un lugar.

En otras palabras, esta información permite conocer qué áreas prefiere colonizar la especie bajo análisis dada la heterogeneidad ambiental. Aunque actualmente se desconoce cuál es el tamaño poblacional real de los tiburones ballena en el OPOT Dove & Pierce (2022) en estudios globales han sugerido que esta especie posee una baja conectividad migratoria desde esta región hacia otras cuencas oceánicas (Hearn *et al.,* 2021). De hecho, tanto los estudios de Ryan *et al.* (2017) como Guzmán *et al.* (2021) han reportado un rango de movilidad promedio de 5 mil km desde los puntos de marcaje, indicado que la tasa de movilidad es relativamente baja y en respuesta a la temporalidad de los frentes oceánicos ecuatoriales y otras áreas de productividad primaria. Estos datos, en conjunto con el número de individuos rastreados, soportan el supuesto de que los datos son representativos para el área colonizable por la población estudiada; mientras que el uso de variables ambientales en esta tesis responde a aquellas publicadas por ambos autores como las más importantes que definen las preferencias de hábitat de esta especie. A pesar de esto, Edrén *et al.* (2010) reportó que el uso de telemetría satelital para construir modelos de hábitat idóneos podría generar problemas de autocorrelación espacial cuando el número de individuos rastreados es relativamente bajo. En esta tesis se usaron 112 registros satelitales sobre los cuales se realizó un proceso exhaustivo de análisis durante la calibración para evaluar si existía algún problema de correlación espacial. A pesar de que los datos no mostraron evidencia de dicha correlación (Sillero *et al.,* 2020), el proceso de división aleatoria entre los datos de entrenamiento y prueba del modelo se usó como método intrínseco para evadir cualquier forma de autocorrelación espacial (Peterson *et al.,* 2012; Sillero *et al.,* 2020).

De acuerdo con los resultados del modelo óptimo, la CL-a fue la variable más importante para estimar el hábitat idóneo del tiburón ballena, explicando el 52.9 % del modelo y corroborando a estudios previos que la distribución espacial de esta especie está altamente relacionada con áreas de surgencia, como la del frente oceánico ecuatorial (Ryan *et al.,* 2017). Según (Whitehead *et al.,* 2020), los tiburones ballena se asocian principalmente con zonas de elevada surgencia no por buscar los niveles tróficos primarios (fitoplancton) si no por los niveles tróficos

secundarios bajos (como zooplancton) de los cuales se alimentan. El DTMC, el Golfo de Papagayo y el OPOT ecuatorial, donde se encontraron los niveles más altos de idoneidad en el presente estudio, son sitios conocidos por su alta productividad tanto temporal como permanente (Fiedler *et al.,* 2017). La estrecha relación entre la disponibilidad de alimento y el hábitat idóneo del tiburón ballena podría deberse a que al ser animales ectotérmicos planctívoros enfrentan un reto mayor para encontrar a su presa en aguas tropicales, donde la densidad de plancton es variable en espacio y tiempo (Rohner *et al.,* 2015); por lo que para que haya una mayor probabilidad de éxito al momento de alimentarse los tiburones prefieren zonas donde haya una alta densidad de alimento.

A pesar de que los resultados de este estudio sugieren que la concentración de CL-a es una variable importante para predecir el hábitat idóneo de la especie, hay autores que sugieren lo contrario. González-Pestana *et al.* (2020) reportaron que la pendiente del fondo fue la variable más importante para predecir la distribución de la especie, seguida de la CL-a y la TSM. Sin embargo, su estudio fue realizado en un área particularmente pequeña del norte de Perú donde existen existe una elevada productividad primaria debido a los afloramientos del sistema de surgencia de Humboldt (Fiedler *et al.,* 2017). Esto podría explicar la estrecha relación que ellos encontraron entre el hábitat idóneo del tiburón ballena y la pendiente costera, que de no ser evaluado correctamente podría ocasionar un sesgo en los resultados. De acuerdo con Sillero *et al.* (2020), la elección de las variables ambientales para el modelado de idoneidad de hábitat de la especie es un proceso que debe de ser cuidadoso. De acuerdo con Sillero *et al.* (2020), un error muy común en el modelado de distribución de especies es el uso de variables que están correlacionadas y que no cumplen con ciertos supuestos sobre la ecología y fisiología de las especies analizadas. Por esta razón, estos autores sugieren que la batimetría o pendiente no debería ser usado como una variable ambiental para prevenir errores en los resultados.

Por otro lado, hay autores que sugieren que la TSM es un mejor predictor para la distribución del tiburón ballena. Sequeira *et al.* (2012) y Afonso *et al.* (2014)

mencionan a la TSM como un mejor predictor para la distribución del tiburón ballena que la CL-a, ya que este último podría generar errores geoespaciales debido a los largos periodos entre los picos de CL-a y zooplancton. La concentración de zooplancton como variable ambiental sería un mejor predictor para la distribución de la especie; sin embargo, este tipo de información solo está disponible para ciertas áreas. A pesar de que ambos estudios reportan a la TSM como la variable más importante para predecir la distribución del tiburón ballena, los resultados de esta tesis indican que la TSM fue una de las variables con menor porcentaje de contribución (23%) al modelo final. Esta diferencia entre este trabajo y los de Sequeira *et al.* (2012) y Afonso *et al.* (2014) podría deberse al tipo de datos utilizados para los modelos. Este estudio utilizó datos de ocurrencia de alta resolución a partir de telemetría satelital, mientras que Sequeira *et al.* (2012) y Afonso *et al.* (2014) utilizaron datos de ocurrencia provenientes de pesquerías. Esta es una diferencia importante, ya que los datos dependientes de la pesca suelen estar sesgados al esfuerzo pesquero focalizado en especies objetivo de la operación pesquera y no en las especies que no poseen importancia económica (Pennino *et al.,* 2016). Los datos de esta tesis, en cambio, usan datos de la especie y su comportamiento migratorio el cual responde directamente a las necesidades biológicas y fisiológicas de la especie. Dada esta diferencia, los resultados de todos estos estudios representan una herramienta complementaria que permiten determinar el hábitat idóneo de esta especie bajo un set de datos oportunístico (interacciones de tiburones ballenas con la pesca) y un set de datos ecológico (comportamiento de la especie en el océano).

La variabilidad climática es un factor importante que afecta la distribución de las especies marinas migratorias, incluyendo al tiburón ballena. Se ha predicho que especies como tortugas, tiburones, atunes y aves marinas podrían experimentar cambios de hasta un 35% en su distribución actual debido al calentamiento del agua (Deser *et al.,* 2010). Los resultados de este estudio reportan que la extensión espacial del hábitat idóneo del tiburón ballena varía constantemente entre años, y, por ende, entre temporadas. Sin embargo, también se reporta una disminución importante a lo largo de la década del 2010. Específicamente, se observó una

disminución significativa del hábitat adecuado en la zona del DTCR, Golfo de Papagayo y Golfo de Panamá, donde desde 2012 ha disminuido aproximadamente un 40% en la última década. En el OPOT se ha observado que los tiburones ballena se asocian a tres diferentes ecosistemas presentes en la región (Ryan *et al.,* 2017). Estos ecosistemas son sistemas de surgencias y corrientes que crean frentes termo-biológicos ricos en productividad y con las condiciones idóneas para el tiburón ballena. De acuerdo con Ryan *et al.* (2017) los tiburones ballenas podrían hábitat en cualquier sitio a lo largo del OPOT, sin embargo, tienen una clara preferencia a permanecer cerca del frente norte ecuatorial, coincidiendo con lo obtenido en los resultados de este estudio. Así como otras zonas de surgencia, este frente es particularmente afectado por las condiciones oceanográficas del medio. Por ejemplo, el aumento en la temperatura superficial del mar (TSM) y el cambio de las corrientes durante las fases cálidas de El Niño Oscilación Sur (ENOS), tienden a reducir drásticamente la productividad primaria de estas áreas, y a desplazar las temperaturas preferenciales para muchas especies hacia latitudes más extremas (Belkin, 2003; Belkin, 2009; Zevallos En prensa). Según Deser *et al.* (2010), en los últimos años la temperatura superficial del mar en el OPOT ha aumentado entre 0.8°C y 1.0°C desde 1950, lo cual es una tasa de calentamiento más rápida en comparación con otras regiones del mundo (Lian *et al.,* 2018). Una de las razones que sugieren provoca este calentamiento es la falta de intercambio de vientos en la zona, lo cual también afecta a los procesos de surgencia mecánica que depende de esta variable (Lian *et al.,* 2018). Estos resultados explicarían las variaciones observadas en este estudio, los cuales son también congruentes con lo reportado por Sequeira *et al.* (2014) para la región Indo-Pacífica. Es importante destacar que el hábitat idóneo del tiburón ballena ha experimentado cambios en diferentes zonas del OPOT. De acuerdo con González-Pestana *et al*. (2020), en el Sur del OPOT se ha observado un incremento en el área del hábitat idóneo, especialmente en la costa del Perú, donde el enfriamiento reportado en la zona ha aumentado la productividad primaria (Belkin, 2009) y, por lo tanto, la disponibilidad de alimento para los tiburones ballena. Este fenómeno se debe al intenso afloramiento que se produce a lo largo del ecuador, donde los vientos alisios y la rotación de la tierra provocan

divergencias en las aguas superficiales. Estas aguas frías contienen una mayor concentración de nutrientes ya que las corrientes oceánicas frías transportan minerales y sustancias orgánicas disueltas desde las profundidades hacia la superficie (Fiedler *et al.,* 2006). Estos nutrientes son esenciales para el crecimiento del fitoplancton, mismos que son responsables de la producción primaria que a su vez son base de la cadena alimenticia para organismos como el zooplancton, peces y hasta mamíferos marinos.

La disminución del hábitat idóneo del tiburón ballena en ciertas zonas del OPOT podría tener consecuencias negativas en la conservación de la especie. El tiburón ballena es una especie vulnerable debido a su lento crecimiento y baja tasa de reproducción (Pierce & Norman, 2016). Además, esta especie tiene una gran importancia económica en algunos países de la región, como México y Filipinas, donde se realiza el ecoturismo de avistamiento de tiburones ballena (Rowat, 2012). La disminución del hábitat idóneo podría afectar negativamente la presencia de la especie en estos sitios, afectando tanto a la economía local como a la conservación de la especie. Por lo tanto, es necesario seguir monitoreando la distribución y abundancia del tiburón ballena en la región y tomar medidas de conservación para asegurar su supervivencia a largo plazo.

9.Conclusiones

En conclusión, los modelos presentados en este estudio sugieren que el DMTC, el Golfo de Papagayo y el Golfo de Panamá son las zonas del OPOT con mayor idoneidad de hábitat para el tiburón ballena *(Rhincodon typus).* Se encontró que las zonas con altos niveles de IDH están estrechamente relacionadas con la disponibilidad de alimento, lo que sugiere que la distribución de esta especie está influenciada por sus hábitos alimenticios.

Además, se confirmó que la concentración de clorofila-a (CL-a) fue la variable más importante para predecir la idoneidad de hábitat *de R. typus*, lo que sugiere que el

tiburón prefiere estar en zonas con altos niveles de productividad primaria. Adicionalmente, se encontró que durante la última década (2011-2020), la región norte del OPOT ha exhibido una contracción del hábitat idóneo, mientras que la región central y sur del OPOT se ha mantenido estable, presentando ligeros incrementos del IDH en 2015 y 2016.

Estos resultados marcan un precedente en el uso de telemetría satelital para la modelación de la distribución de especies, y destacan la importancia de la variabilidad oceanográfica en la distribución de esta especie.

10. Bibliografía

Abecasis, D., P. Afonso, and K. Erzini. 2014. Combining multispecies home range and istribution models aids assessment of MPA effectiveness. *Marine Ecology Progress Series* 513:155-169. doi: 10.3354/meps10987.

Afonso, P., N. McGinty, and M. Machete. 2014. Dynamics of whale shark occurrence at their fringe oceanic habitat. *PLoS One* 9 (7):e102060. doi: 10.1371/journal.pone.0102060.

Amador, Jorge A., Eric J. Alfaro, Omar G. Lizano, and Victor O. Magaña. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69 (2-4):101-142. doi: 10.1016/j.pocean.2006.03.007.

Araujo, Gonzalo, Sally Snow, Catherine Lee So, Jessica Labaja, Ryan Murray, Anna Colucci, and Alessandro Ponzo. 2017. Population structure, residency patterns and movements of whale sharks in Southern Leyte, Philippines: results from dedicated photo-ID and citizen science. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27 (1):237-252. doi: 10.1002/aqc.2636.

Arauz, R., & Antoniou, A. 2006. Preliminary results: movements of scalloped hammerhead sharks (Sphyrna lewini) tagged in Cocos Island National Park, Costa Rica, 2005. *Memoria: Primer Seminario Taller Sobre el Estado del Conocimiento de la Condrictio fauna de Costa Rica*, 8-9.

Baldwin, R. A. 2009 . Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, *11*(4), 854-866.

Block, B. A., I. D. Jonsen, S. J. Jorgensen, A. J. Winship, S. A. Shaffer, S. J. Bograd, E. L. Hazen, D. G. Foley, G. A. Breed, A. L. Harrison, J. E. Ganong, A. Swithenbank, M. Castleton, H. Dewar, B. R. Mate, G. L. Shillinger, K. M. Schaefer, S. R. Benson, M. J. Weise, R. W. Henry, and D. P. Costa. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* 475 (7354):86-90. doi: 10.1038/nature10082.

Belkin, I., & Cornillon, P. 2003. SST fronts of the Pacific coastal and marginal seas. *Pacific Oceanography*, *1*(2), 90-113.

Bessudo, S., Soler, G. A., Klimley, A. P., Ketchum, J. T., Hearn, A., & Arauz, R. 2011. Residency of the scalloped hammerhead shark (Sphyrna lewini) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environmental biology of fishes*, *91*, 165-176.

Belkin, I. M. 2009. Rapid warming of large marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, *81*(1-4), 207-213.

Calich, H., M. Estevanez, and N. Hammerschlag. 2018. Overlap between highly suitable habitats and longline gear management areas reveals vulnerable and protected regions for highly migratory sharks. *Marine Ecology Progress Series* 602:183-195.

Capietto, Anna, Lauriane Escalle, Pierre Chavance, Laurent Dubroca, Alicia Delgado de Molina, Hilario Murua, Laurent Floch, Alain Damiano, David Rowat, and Bastien Merigot. 2014. Mortality of marine megafauna induced by fisheries: Insights from the whale shark, the world's largest fish. *Biological Conservation* 174:147-151. doi: 10.1016/j.biocon.2014.03.024.

Chin, Andrew, Peter M. Kyne, Terence I. Walker, and Rory B. McAuley. 2010. An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. *Global Change Biology* 16 (7):1936-1953. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02128.x.

Cliff, Geremy, Michael D. Anderson-Reade, Andrew P. Aitken, Graeme E. Charter, and Victor M. Peddemors. 2007. Aerial census of whale sharks (*Rhincodon typus*) on the northern KwaZulu-Natal coast, South Africa. *Fisheries Research* 84 (1):41-46. doi: 10.1016/j.fishres.2006.11.012.

Cobos, M. E., A. T. Peterson, N. Barve, and L. Osorio-Olvera. 2019. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7:e6281. doi: 10.7717/peerj.6281.

Colella, S., E. Böhm, C. Cesarini, P. Garnesson, J. Netting & B. Calton. 2022. Global Ocean Chlorophyll. URL https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/OCEANCOLOUR_ GLO_CHL_L4_REP_OBSERVATIONS_009_082/INFORMATION

Deser, Clara, Michael A. Alexander, Shang-Ping Xie, and Adam S. Phillips. 2010. Sea Surface Temperature Variability: Patterns and Mechanisms. *Annual Review of Marine Science* 2 (1):115-143. doi: 10.1146/annurev-marine-120408-151453.

Deser, Clara, Adam S. Phillips, and Michael A. Alexander. 2010. Twentieth century tropical sea surface temperature trends revisited. *Geophysical Research Letters* 37 (10):n/a-n/a. doi: 10.1029/2010gl043321.

Dove A, Pierce SJ. 2022. Whale Sharks: Biology, Ecology, and Conservation. *CRC Press, Boca Ratón*, USA.

Drevillon, M., E. Fernandez & J. Lellouche. 2022. Global Ocean Physics Reanalysis. URL https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_MULTIYEAR_PHY_001_030/INFORMATION

Eckert, Scott A., and Brent S. Stewart. 2001. Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez, Mexico, and the north Pacific Ocean. In The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson, edited by Timothy C. Tricas and Samuel H. Gruber, 299-308. Dordrecht: *Springer Netherlands*.

Edrén SMC, Wisz MS, Teilmann J, Dietz R, Söderkvist J. 2010. Modelling spatial patterns in harbour porpoise satellite telemetry data using maximum entropy. *Ecography* 33: 698-708 doi 10.1111/j.1600-0587.2009.05901.x

Elith, Jane, Catherine H. Graham*, Robert P. Anderson, Miroslav Dudík, Simon Ferrier, Antoine Guisan, Robert J. Hijmans, Falk Huettmann, John R. Leathwick, Anthony Lehmann, Jin Li, Lucia G. Lohmann, Bette A. Loiselle, Glenn Manion, Craig Moritz, Miguel Nakamura, Yoshinori Nakazawa, Jacob McC. M. Overton, A. Townsend Peterson, Steven J. Phillips, Karen Richardson, Ricardo Scachetti-Pereira, Robert E. Schapire, Jorge Soberón, Stephen Williams, Mary S. Wisz, and Niklaus E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29 (2):129-151. doi: https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x.

Elith, J., & Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, *40*, 677-697.

Fernandez, E, and JM Lellouche. 2018. Product user manual for the global ocean physical reanalysis product GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030. COPERNICUS *Marine Environment Monitoring Service*.

Fiedler, Paul C., and Miguel F. Lavín. 2006. Introduction: A review of eastern tropical Pacific oceanography. *Progress in Oceanography* 69 (2-4):94-100. doi: 10.1016/j.pocean.2006.03.006.

Fiedler, Paul C., and Miguel F. Lavín. 2017. Oceanographic Conditions of the Eastern Tropical Pacific. *In Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific*, 59-83.

González-Pestana, Adriana, Rossana Maguiño, Alejandra Mendoza, Shaleyla Kelez, and Dení Ramírez-Macías. 2020. Distribution of whale shark (*Rhincodon typus*) off northern Peru based on habitat suitability. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 30 (7):1325-1336. doi: 10.1002/aqc.3330.

González-Silvera, A., Santamaria-del-Angel, E., Millan-Nunez, R., & Manzo-Monroy, H. 2004. Satellite observations of mesoscale eddies in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo (Eastern Tropical Pacific). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *51*(6-9), 587-600.

Guzmán, Hector M., Catalina G. Gomez, Alex Hearn, and Scott A. Eckert. 2018. Longest recorded trans-Pacific migration of a whale shark (*Rhincodon typus*). *Marine Biodiversity Records* 11 (1). doi: 10.1186/s41200-018-0143-4.

Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. 2017. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. *Cambridge University Press.*

Graham, R. T., Roberts, C. M., & Smart, J. C. 2006. Diving behaviour of whale sharks in relation to a predictable food pulse. *Journal of the Royal Society Interface*, *3*(6), 109-116.

Harcourt, Rob, Ana M. M. Sequeira, Xuelei Zhang, Fabien Roquet, Kosei Komatsu, Michelle Heupel, Clive McMahon, Fred Whoriskey, Mark Meekan, Gemma Carroll, Stephanie Brodie, Colin Simpfendorfer, Mark Hindell, Ian Jonsen, Daniel P. Costa, Barbara Block, Mônica Muelbert, Bill Woodward, Mike Weise, Kim Aarestrup, Martin Biuw, Lars Boehme, Steven J. Bograd, Dorian Cazau, Jean-Benoit Charrassin, Steven J. Cooke, Paul Cowley, P. J. Nico de Bruyn, Tiphaine Jeanniard du Dot, Carlos Duarte, Víctor M. Eguíluz, Luciana C. Ferreira, Juan Fernández-Gracia, Kimberly Goetz, Yusuke Goto, Christophe Guinet, Mike Hammill, Graeme C. Hays, Elliott L. Hazen, Luis A. Hückstädt, Charlie Huveneers, Sara Iverson, Saifullah Arifin Jaaman, Kongkiat Kittiwattanawong, Kit M. Kovacs, Christian Lydersen, Tim Moltmann, Masaru Naruoka, Lachlan Phillips, Baptiste Picard, Nuno Queiroz, Gilles Reverdin, Katsufumi Sato, David W. Sims, Eva B. Thorstad, Michele Thums, Anne M. Treasure, Andrew W. Trites, Guy D. Williams, Yoshinari Yonehara, and Mike A. Fedak. 2019. Animal-Borne Telemetry: An Integral Component of the Ocean Observing Toolkit. *Frontiers in Marine Science* 6. doi: 10.3389/fmars.2019.00326.

Hearn, Alex R., J. Green, M. H. Román, D. Acuña-Marrero, E. Espinoza, and A. P. Klimley. 2016. Adult female whale sharks make long-distance movements past Darwin Island (Galapagos, Ecuador) in the Eastern Tropical Pacific. *Marine Biology* 163 (10). doi: 10.1007/s00227-016-2991-y.

Hearn, A. R., Green, J. R., Peñaherrera-Palma, C., Reynolds, S., Rohner, C. A., Román, M., & Sequeira, A. M. 2021. *Whale Shark Movements and Migrations*. *Whale Sharks: Biology, Ecology, and Conservation*, 105-127.

Jiménez-Valverde, A., Acevedo, P., Barbosa, A. M., Lobo, J. M., & Real, R. 2013. Discrimination capacity in species distribution models depends on the

representativeness of the environmental domain. *Global Ecology and Biogeography*, *22*(4), 508-516.

Kessler, William S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69 (2-4):181-217. doi: 10.1016/j.pocean.2006.03.009.

Ketchum, James T., Felipe Galván-Magaña, and A. Peter Klimley. 2012. Segregation and foraging ecology of whale sharks, Rhincodon typus, in the southwestern Gulf of California. *Environmental Biology of Fishes* 96 (6):779-795. doi: 10.1007/s10641-012-0071-9.

Ladino, Felipe, Sandra Martínez, María Duarte, Natalia Vélez, and Sandra Bessudo. 2021. Monitoring of the status of eleven bony and cartilaginous fish populations in the Malpelo Sanctuary of Fauna and Flora, Colombian Pacific. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 50 (1):105-120. doi: 10.25268/bimc.invemar.2021.50.1.1084.

Li, W., Y. Wang, and B. Norman. 2012. A preliminary survey of whale shark Rhincodon typus catch and trade in China: an emerging crisis. *J Fish Biol* 80 (5):1608-18. doi: 10.1111/j.1095-8649.2012.03250. x.

Lian, Tao, Dake Chen, Jun Ying, Ping Huang, and Youmin Tang. 2018. Tropical Pacific trends under global warming: El Niño-like or La Niña-like? *National Science Review* 5 (6):810-812.

Owens, Hannah L., Lindsay P. Campbell, L. Lynnette Dornak, Erin E. Saupe, Narayani Barve, Jorge Soberón, Kate Ingenloff, Andrés Lira-Noriega, Christopher M. Hensz, Corinne E. Myers, and A. Townsend Peterson. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* 263:10-18. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011.

Peñaherrera Palma, Cesar Renet. 2016. *Abundance, distribution and conservation value of sharks in the Galápagos Marine Reserve.* University of Tasmania.

Petatán-Ramirez, D., D. A. Whitehead, T. Guerrero-Izquierdo, M. A. Ojeda-Ruiz, and E. E. Becerril-Garcia. 2020. Habitat suitability of *Rhincodon typus* in three localities of the Gulf of California: Environmental drivers of seasonal aggregations. *J Fish Biol* 97 (4):1177-1186. doi: 10.1111/jfb.14496.

Peterson, A. Townsend, Monica Papeş, and Jorge Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213 (1):63-72. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008.

Peterson, A. Townsend, and Jorge Soberón. 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação* 10 (2):102-107. doi: 10.4322/natcon.2012.019.

Pennino, M. G., Conesa, D., Lopez-Quilez, A., Munoz, F., Fernández, A., & Bellido, J. M. 2016. Fishery-dependent and-independent data lead to consistent estimations of essential habitats. *ICES Journal of Marine Science*, *73*(9), 2302-2310.

Phillips, S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3):231–259. doi:10.1016/j. ecolmodel.2005.03.026

Phillips, Steven J., Robert P. Anderson, Miroslav Dudík, Robert E. Schapire, and Mary E. Blair. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40 (7):887-893. doi: 10.1111/ecog.03049.

Pierce, SJ, and B Norman. 2016. Rhincodon typus. *The IUCN red list of threatened species:e*. T19488A2365291.

Quiros, Angela L. 2007. Tourist compliance to a Code of Conduct and the resulting effects on whale shark (Rhincodon typus) behavior in Donsol, Philippines. *Fisheries Research* 84 (1):102-108.

Robinson, D. P., M. Y. Jaidah, S. S. Bach, C. A. Rohner, R. W. Jabado, R. Ormond, and S. J. Pierce. 2017. Some like it hot: Repeat migration and residency of whale sharks within an extreme natural environment. *PLoS One* 12 (9):e0185360. doi: 10.1371/journal.pone.0185360.

Rohner, C. A., A. J. Armstrong, S. J. Pierce, C. E. Prebble, E. F. Cagua, J. E. Cochran, M. L. Berumen, and A. J. Richardson. 2015. Whale sharks target dense prey patches of sergestid shrimp off Tanzania. *J Plankton Res* 37 (2):352-362. doi: 10.1093/plankt/fbv010.

Ryan, J. P., Green, J. R., Espinoza, E., & Hearn, A. R. 2017. Association of whale sharks (Rhincodon typus) with thermo-biological frontal systems of the eastern tropical Pacific. *PLoS One*, *12*(8), e0182599.

Rowat, D., and K. S. Brooks. 2012. A review of the biology, fisheries and conservation of the whale shark *Rhincodon typus.* *J Fish Biol* 80 (5):1019-56. doi: 10.1111/j.1095-8649.2012.03252.x.

R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org

Sequeira, Ana, Camille Mellin, David Rowat, Mark G. Meekan, and Corey J. A. Bradshaw. 2012. Ocean-scale prediction of whale shark distribution. *Diversity and Distributions* 18 (5):504-518. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00853.x.

Soberón, J.M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography,* 33: 159-167. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x

Sillero, Neftalí, and A. Márcia Barbosa. 2020. Common mistakes in ecological niche models. International *Journal of Geographical Information Science* 35 (2):213-226. doi: 10.1080/13658816.2020.1798968.

Turlure, C., Schtickzelle, N., Dubois, Q., Baguette, M., Dennis, R. L., & Van Dyck, H. 2019. Suitability and transferability of the resource-based habitat concept: a test with an assemblage of butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *7*, 127.

Villalobos, H. & E. González-Rodríguez. 2022. satin: Visualisation and Analysis of Ocean Data Derived from Satellites. R package version 1.1.0. URL https://github.com/hvillalo/satin

Whitehead, D. A., F. G. Magana, J. T. Ketchum, E. M. Hoyos, R. G. Armas, F. Pancaldi, and D. Olivier. 2021. The use of machine learning to detect foraging behaviour in whale sharks: a new tool in conservation. *J Fish Biol* 98 (3):865-869. doi: 10.1111/jfb.14589.

Whitehead, H., B. McGill, and B. Worm. 2008. Diversity of deep-water cetaceans in relation to temperature: implications for ocean warming. *Ecol Lett* 11 (11):1198-1207. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01234.x.

Wickham H, François R, Henry L, Müller K (2022). _dplyr: A Grammar of Data Manipulation_. R package version 1.0.10, <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

Womersley, F. C., N. E. Humphries, N. Queiroz, M. Vedor, I. da Costa, M. Furtado, J. P. Tyminski, K. Abrantes, G. Araujo, S. S. Bach, A. Barnett, M. L. Berumen, S. Bessudo Lion, C. D. Braun, E. Clingham, J. E. M. Cochran, R. de la Parra, S. Diamant, A. D. M. Dove, C. L. Dudgeon, M. V. Erdmann, E. Espinoza, R. Fitzpatrick, J. G. Cano, J. R. Green, H. M. Guzman, R. Hardenstine, A. Hasan, F. H. V. Hazin, A. R. Hearn, R. E. Hueter, M. Y. Jaidah, J. Labaja, F. Ladino, B. C. L. Macena, J. J. Morris, Jr., B. M. Norman, C. Penaherrera-Palma, S. J. Pierce, L. M. Quintero, D. Ramirez-Macias, S. D. Reynolds, A. J. Richardson, D. P. Robinson, C. A. Rohner, D. R. L. Rowat, M. Sheaves, M. S. Shivji, A. B. Sianipar, G. B. Skomal, G. Soler, I. Syakurachman, S.

R. Thorrold, D. H. Webb, B. M. Wetherbee, T. D. White, T. Clavelle, D. A. Kroodsma, M. Thums, L. C. Ferreira, M. G. Meekan, L. M. Arrowsmith, E. K. Lester, M. M. Meyers, L. R. Peel, A. M. M. Sequeira, V. M. Eguiluz, C. M. Duarte, and D. W. Sims. 2022. Global collision-risk hotspots of marine traffic and the world's largest fish, the whale shark. *Proc Natl Acad Sci U S A* 119 (20):e2117440119. doi: 10.1073/pnas.2117440119.

Zevallos-Rosado J, Chinacalle-Martínez N, Carlos Murillo-Posada JC, Veelenturf C, Peñaherrera-Palma C (In press) A comparative analysis of spatiotemporal trends in sea surface temperature in the major marine protected areas of the Eastern Tropical Pacific*. Rev Biol Mar Oceanography* doi doi.org/10.22370/rbmo