INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

USO DE HÁBITAT TRÓFICO DEL TIBURÓN BALLENA (*Rhincodon typus*) Y LA MANTA GIGANTE (*Manta cf. birostris*) EN EL NORTE DEL CARIBE MEXICANO

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA
ANA HACOHEN DOMENÉ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO 2015

SIP-14 BIS

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA 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 **29** del mes de **Mayo** del **2015** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de **CICIMAR** para examinar la tesis titulada:

"USO DE HÁBITAT TRÓFICO DEL TIBURÓN BALLENA (*Rhincodon typus*) Y LA MANTA GIGANTE (*Manta cf. birostris*) EN EL NORTE DEL CARIBE MEXICANO"

Presentada por el alumno:

HACOHEN	**DOMENÉ**	**ANA**
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

B	1	1	0	4	1	7

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron ***APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS***, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis

DRA. GLADIS ANGÉLICA LÓPEZ IBARRA
2ª. Directora de Tesis

DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS

DRA. SORA KIM

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ

PODER EJECUTIVO FEDERAL ESTADOS UNIDOS MEXICANOS MÉXICO D.F

IPN
CICIMAR
DIRECCION

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** el día **11** del mes **Junio** del año **2015**
el (la) que suscribe **MC. ANA HACOHEN DOMENÉ** alumno(a) del
Programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**
con número de registro **B110417** adscrito al **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA Y DRA. GLADIS ANGÉLICA LÓPEZ IBARRA
y cede los derechos del trabajo titulado:

"USO DE HÁBITAT TRÓFICO DEL TIBURÓN BALLENA (*Rhincodon typus*)
Y LA MANTA GIGANTE (*Manta cf. birostris*) EN EL NORTE DEL CARIBE MEXICANO"

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 expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: anahacohen@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - gibarra@ipn.mx
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. ANA HACOHEN DOMENÉ
nombre y firma

DEDICATORIA

“Tener un lugar a donde ir, se llama HOGAR.

Tener personas a quien amar, se llama FAMILIA

y tener ambas se llama Bendición”.

A mi Familia.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Felipe Galván, mentor en el mundo de la ciencia y los tiburones, pero sobre todo agradecerle de manera muy especial todo el apoyo que me ha brindado durante estos años. Gracias por su confianza y aliento durante estos anos. Su ayuda y consejos han sido clave para mi crecimiento, personal y profesional. Siempre estaré muy agradecida.

A Dra. Gladis López Ibarra por el apoyo y disponibilidad durante estos años, así como el tiempo dedicado a lo largo de la elaboración del trabajo.

A la Dra. Sora Kim, mi mentora en el mundo de los isótopos estables. You have been a mentor and inspiration of what a researcher can and should be, especially as a woman. Thank for believing in me and teaching me to never settle and always give more. Thank you for all your input and mentorship, but especially for your support and friendship during these years, I will be grateful forever to have you as a colleague and friend. Thank you for having me and making me feel welcome during my internship in Wyoming.

Gracias a los demás miembros de mi comité: Dr. Alberto Sánchez y Dr. Rogelio González Armas por siempre estar disponibles ante mis dudas, por su tiempo, comentarios y aportaciones para mejorar el trabajo.

De manera muy especial a Natalí Cárdenas y Oscar Reyes, por toda su ayuda en la etapa inicial del proyecto y ahora etapa final. Por aceptarme a ser parte de su equipo de trabajo sin conocerme y por su apoyo incondicional durante la etapa del doctorado. Ha sido un verdadero gusto trabajar juntos estos años, tiempo en el que he visto nacer una amistad y apoyo verdadero.

De igual manera gracias a Raúl Martínez por su apoyo y disponibilidad. Por dedicarme siempre tiempo para resolver mis dudas e inquietudes, animarme a aprender, pero sobre todo por su amistad y apoyo a lo largo de estos 4 años.

Al CICIMAR-IPN por permitirme realizar mis estudios de posgrado. Al CONACYT y BEIFI por la beca otorgada para poder realizar mis estudios de posgrado en México. Gracias a Humberto Cesena y César Casas, por siempre mostrar disponibilidad y una sonrisa durante los trámites y papeleos necesarios a los largo de estos años.

Al Proyecto MEX-US (University of California-CONACYT): “Determination of movement, habitat use, filtration mechanics and diet/food preference of manta rays off the Yucatan peninsula” y el Proyecto Fondo Mixto FOMIX-Yucatán de CONACYT (108897) por el apoyo y fondos.

Al Dr. Jorge A. Herrera Silveira y el Laboratorio de Productividad Primaria y Plancton del CINVESTAV, unidad Mérida, por financiamiento y ayuda en el procesamiento de las muestras.

A todas las personas que apoyaron en la recolecta de datos y muestras en campo: Oscar Reyes, Natalí Cárdenas, Isabel Damián, Silvia Hinojosa, E. Minilas, Daniel Martínez. Gracias a Janna Domínguez y Noemí Espinosa por su apoyo en el laboratorio para procesar las muestras de piel y plancton.

A la CONANP y a Francisco Remolina Suárez, Director Reserva de la Biosfera Tiburón Ballena por el apoyo para el desarrollo de este Proyecto en el área. Además, al programa de monitoreo del Proyecto Dominó y a Ch'ooj Ajauil AC por el apoyo para la obtención de los datos de campo. De manera especial a los prestadores de servicio de Holbox por todo su apoyo y ayuda en campo.

Gracias a Mark Clementz por recibirme en el Laboratorio durante mi estancia en Wyoming; a Erick Lightner y Dani Fraser, por siempre estar disponible ante mis dudas y hacer de mi estancia durante esos meses una experiencia inolvidable.

Gracias a Chandelle Macdonald y Dori Wolfe (Universidad de Wyoming-SIF) y a Ángel Ruvalcaba (LESMA-CICIMAR) por su disponibilidad para procesar las muestras y tiempo compartido para discutir los resultados.

A todos mis amigos y compañeros del doctorado de CICIMAR por su apoyo y ánimos en estos cuatro años.

A cada uno de los miembros del Laboratorio de Ecología de Peces en CICIMAR y el Proyecto de Tiburones y Rayas de CICIMAR, por hacer del laboratorio un lugar y equipo de trabajo único. Por demostrar que a pesar de las responsabilidades individuales siempre hay tiempo para convivir y hacer del área de trabajo un lugar donde todos son aceptados y recibidos con una sonrisa.

A mis amigos. Mi familia en la Paz. Gracias por quererme, escucharme pero sobre todo gracias por estar en las buenas y las malas.

Gracias a la Familia Galván-Medellín, por siempre recibirme en su casa con los brazos abiertos y por siempre hacerme sentir como parte de la familia.

Finalmente gracias a mi familia, mis papas y hermanos, por siempre apoyarme y adelantarme a superarme. Por estar pendiente y estar disponibles para escucharme, hacerme sonreír y alentarme a seguir adelante. Gracias.

INDICE

LISTA DE FIGURAS III
INDICE TABLAS V
GLOSARIO VI
ABSTRACT IX
INTRODUCCIÓN GENERAL 1
ANTECEDENTES 2
Rhicondon typus 2
Biología 2
Ecología 3
Alimentación 5
Manta spp. 8
Biología 8
Ecología 9
Alimentación 11
JUSTIFICACIÓN 13
HIPÓTESIS 13
OBJETIVO 15
Objetivo General 15
Objetivos específicos 15
ÁREA DE ESTUDIO 16
MATERIALES Y MÉTODOS 20
Capítulo 1 ..... *21*
Hábitat trófico y repartición de recursos del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y la manta raya (*Manta cf. birostris)* en el norte del Caribe mexicano *21*
Introducción 21
Materiales y Métodos 24
Obtención muestras de depredadores y presas potenciales para análisis isotópico 24
Análisis isotópico 26
Análisis de datos 28
Resultados 30
Avistamiento y registro de organismos durante el período de estudio 30
Valores isotópicos 32
Diferencias de δ^{13}C y δ15N por año en tiburón ballena y manta gigante. 32
Segregación sexual en *R. typus* y *M. cf. birostris* 33
Segregación por talla en *R. typus* 35
Diferencias de δ^{13}C y δ^{15}N en TB entre zonas 36
Amplitud del nicho 37

Nivel trófico 40
Presas potenciales 40
Discusión 42
Segregación espacial, por sexo y talla en TB y MG 42
Nivel trófico y nicho isotópico 45
Análisis depredador vs. presas potenciales 49
Capitulo 2 53
Variabilidad estacional en la distribución del tiburón ballena *Rhincodon typus* y la manta gigante *Manta cf. birostris* y la evaluación de la idoneidad del hábitat en el Mar Caribe mexicano *53*
Introducción 53
Materiales y Métodos 55
Censos marinos 55
Variables ambientales 56
Modelo de Distribución de Especies 57
Resultados 59
Distribución espacial de *R. typus* y *M. cf. birostris* 59
Variación del ambiente 61
Modelo de MaxEnt 63
R. typus 63
M.cf. birsotris 64
Discusión 74
CONCLUSIONES 82
LITERATURA CITADA 83

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de Estudio Área de Estudio (polígono blanco con líneas discontinuas representa la zona de la Reserva de la Biósfera del Tiburón Ballena; cuadrados representan las zonas de agregación: Cabo Catoche, Isla Contoy y el Afuera). 17

Figura 2 Mapa de avistamientos de tiburón ballena de la temporada 2004 elaborado por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) a través de su Proyecto "DOMINO", en el cual se define el polígono de estudio incluyendo las zonas donde se registran los sitios de mayor agregación de tiburón ballena. 26

Figura 3. Sitios en los que fueron recolectadas las biopsias de tiburones ballena *Rhincodon typus* (círculos azules) y mantas gigantes *Manta cf. birostris* (triángulos naranja) en el área de estudio durante los años 2010 al 2012. 31

Figura 4. Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ por año a) *R. typus* y b) *M. cf. birostris.* 32

Figura 5. Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ por sexo en a) *R. typus* y b) *M. cf. birostris* .. 34

Figura 6. Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ por talla en tiburón ballena 35

Figura 7a. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de TB entre tres zonas de avistamiento de tiburón ballena 36

Figura 7b. Prueba post-hoc de los valores de $\delta^{13}C$ entre las 3 zonas de avistamiento de tiburón ballena. 37

Figura 8. Diferencias entre las señales de isotopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ encontradas en piel de *R. typus* (TB) y *M. cf. birostris* (MG). 38

Figura 9. Análisis de amplitud de nicho trófico mediante la técnica Área Convex - hull. El polígono marca el área limitante de las señales isotópicas de ^{13}C y ^{15}N en *M. cf. birostris* y *R. typus* del Caribe mexicano. 39

Figura 10. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los depredadores y sus presas potenciales de distintas áreas de agregación en el norte del Caribe mexicano: a) valores de presas no corregidos, b) valores de presas corregidos 41

Figura 11. Avistamientos de tiburones ballena en la zona de estudio durante 2008-2012 (las estrellas representan la posición geográfica de los avistamientos de

tiburones ballenas durante el periodo 2008-2012, las líneas discontinuas representan las isobatas en metros). 60

Figura 12. Avistamientos de manta rayas en la zona de estudio durante 2006-2011 (las estrellas representan la posición geográfica de los avistamientos de manta rayas durante el periodo 2007-2011, las líneas discontinuas representan las isobatas en metros). 61

Figura 12. Variación estacional de las variables ambientales en el Caribe Mexicano durante 2006-2012. 63

Figura 13. Efecto de las variables predictivas en la presencia del tiburón ballena *R. typus*, explicado por el modelo MaxEnt. El eje y representa la probabilidad de presencia. 66

Figura 14. Efecto de las variables predictivas en la presencia de la manta gigante *Manta cf. birostris*, explicado por el modelo MaxEnt. El eje y representa la probabilidad de presencia. 67

Figura 15. Mapas de la idoneidad de hábitat del tiburón ballena *R. typus* en el Caribe Mexicano. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje. 69

Figura 16. Mapas de la idoneidad de hábitat del tiburón ballena *R. typus* en el Caribe Mexicano durante mayo a septiembre. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje. 70

Figura 17. Mapas de la idoneidad de hábitat de la manta gigante *Manta cf. birostris* en el Caribe Mexicano. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje. 72

Figura 18. Mapas de la idoneidad de hábitat de la manta gigante *Manta cf. birostris* en el Caribe Mexicano durante mayo a septiembre. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje. 73

INDICE TABLAS

Tabla 1. Número de muestras de piel recolectadas para cada especie según sexo, año y estado de madurez. 31

Tabla 2. Valores de áreas obtenidos por medio del análisis 39

Tabla 3. Valores de $\delta^{13}C$ $\delta^{15}N$ (promedio ± desviación estándar, en ‰) de distintos grupos de zooplancton analizados. 40

Tabla 4. Contribución relativa de las variables ambientales para el tiburón ballena calculado a partir del modelo de distribución de máxima entropía..... 64

Tabla 5. Contribución relativa de las variables ambientales para la manta gigante calculado a partir del modelo de distribución de máxima entropía..... 65

GLOSARIO

Enriquecimiento trófico: Diferencia entre la razón isotópica de un animal y su dieta. Los isótopos más pesados de un elemento se incrementan en abundancia en relación a los isótopos livianos debido a los procesos de discriminación isotópica (Román-Reyes 2005).

Hábitat: Espacio que reúne las características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia y reproducción de una o varias especies (Simpfendorfer y Heupel, 2012).

Isótopo: Átomos de un mismo elemento en cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones, lo que hace variar la masa (Curtis 1986).

Isótopos estables: Isótopo que no cambia sus características químicas a lo largo del tiempo (Román-Reyes 2005).

Nicho ecológico: Término que describe el papel funcional de una especie o población en el ecosistema (Hutchinson 1957).

Nicho trófico: El concepto de nicho trófico describe la posición trófica y el espectro de los consumidores en las redes tróficas (Chen *et al.* 2010).

Nivel trófico: Posición o categoría en la que se clasifica un determinado organismo dentro de la cadena trófica; dicha posición está dada de acuerdo a la manera en la cual obtiene su materia y energía (Gerking 1994).

Tasa de recambio isotópica: Periodo en el que el valor del isótopo estable es discriminado e incorporado en el tejido del consumidor y este refleja la señal isotópica de un nuevo recurso alimenticio, después de un cambio entre dietas isotópicamente distintas (Carlisle *et al.* 2012).

Zooplancton: Organismos heterótrofos que viven en la columna de agua y que se alimentan de otros organismos. Son los principales consumidores primarios.

(δ) Delta. Notación adoptada para expresar diferencias relativas en las razones de isótopos entre una muestra y un estándar. Se expresa en unidades de partes por mil (‰).

$\delta^{13}C$: Relación isotópica de $^{13}C/^{12}C$ expresada en partes por mil sobre un estándar (Pee Dee Belemnite) (Rau *et al.* 1990).

$\delta^{15}N$: Relación isotópica de $^{15}N/^{14}N$ expresada en partes por mil sobre un estándar (N2 atmosférico) (Rau *et al.* 1990).

Modelos de distribución de especies: modelos estadísticos utilizados para predecir la distribución espacial total o potencial de una especie. Además son utilizados para predecir la idoneidad del hábitat, utilizando únicamente datos de presencia (datos de avistamientos) y relacionar variables ambientales a la ocurrencia de la especie (Philipps *et al.* 2006).

MaxEnt: modelo de distribución de especies que estima la distribución probable de la especie en cuestión e identifica la distribución probable de máxima entropía, sujeto a un set de limitantes que representan información incompleta en relación a la distribución de la especie en cuestión (Phillips *et al.* 2006).

RESUMEN

El tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y la manta gigante (*Manta cf.* birostris) son elasmobranquios planctívoros que se encuentran de manera estacional en el norte del Caribe Mexicano. Estudios previos en la zona sobre la ecología trófica de ambas especies sugiere que ambas especies se alimentan de presas distintas, sugiriendo de esta manera una estrategia alimenticia para repartir recursos y evitar la competencia. Por lo que en este estudio se pretendió determinar el uso de hábitat trófico del tiburón ballena (TB) y la manta gigante (MG) en el Caribe Mexicano. Durante la temporada de agregación de ambas especies (marzo a septiembre) se realizaron censos marinos en las tres zonas identificados como de mayor abundancia: Cabo-Catoche e Isla Contoy (zonas dentro de la Reserva de la Biósfera del Tiburón ballena) y la zona oceánica denominada "Afuera". Durante 2010-2012 se recolectaron muestras de piel de ambas especies (TB: n= 84 y MG: n= 46) y de las presas potenciales por medio de arrastres de plancton (n=35), para aplicar un análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Los valores de $\delta^{13}C$ (p=0.06) y $\delta^{15}N$ (p=0.45) entre ambas especies no mostraron diferencias significativas, lo que sugiere que ambos elasmobranquios comparten recursos en la zona de estudio. No se encontraron diferencias significativas (α=0.05) en los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ entre años y sexo de MG y TB, así como entre TB adultos y juveniles, lo que sugiere que estas variables no afectan su dieta. Además, el análisis de nicho isotópico entre ambas especies de depredadores, por medio del método SIBER, sugiere que ambas especies tienen distinta amplitud trófica, con un valor de traslapo de 0.7, lo que indica que ambas especies podrían competir por recursos alimenticios. En cuanto a la dieta, el análisis de presas potenciales sugiere que no existe discriminación en cuanto a los distintos grupos de zooplancton, comprobando de esta manera el comportamiento oportunísimo en la dieta de ambos depredadores. Asimismo, se describe la distribución espacial del tiburón ballena y la manta gigante en el área y se analizó la probable variabilidad temporal en la preferencia de hábitat de ambos elasmobranquios con relación al ambiente. Se analizaron datos de censos de estas especies realizados durante 2006-2012, a partir del modelo de MaxEnt. El patrón de distribución indica que ambas especies se distribuyen en el norte de la Isla Holbox, frente a Isla Contoy, así como al norte de Isla Mujeres, siendo más abundante durante Julio-Agosto. Los efectos de las variables ambientales sobre ambas especies de elasmobranquios sugiere que su abundancia esta relacionada a la disponibilidad del alimento (áreas con alta productividad primaria), en zonas someras cercanas a la costa. Asimismo los resultados del modelo MaxEnt sugieren que la idoneidad del hábitat de estos elasmobranquios, depende de una combinación de las variables de distancia a la costa, la clorofila-a y la batimetría. Los resultados además muestran la variabilidad estacional en la idoneidad del hábitat, entre mayo y septiembre, sugiriendo una heterogeneidad en el uso del hábitat. Con la información obtenida se puede recomendar estrategias de manejo para un área marina protegida en estas especies de elasmobranquios en el Mar Caribe Mexicano.

ABSTRACT

The Mexican Caribbean aggregation area is globally recognized as one of the most important sites for the whale shark (*Rhincodon typus*) and giant manta ray (*Manta cf. birostris*). Both planktivorous elasmobranchs are found seasonally in the north of the Mexican Caribbean. Ecological studies for these species in this locality demonstrate differences in targeted prey, which suggests a feeding strategy to partition resources and avoid competition. We evaluated if whale sharks (n=84) and giant manta rays (n=46) used the same food web base by comparing the stable isotope composition of skin tissue from individuals caught in 2010-2012. We also analyzed plankton (n=35) from this sampling period during feeding events and examined the factors that allow the co-occurrence of a whale shark and giant manta ray aggregations in the northern Mexican Caribbean. Stable isotope values of whale shark (WS) and the giant manta ray (GM) skin were similar (mean δ^{13}C±SD: GM= -14.4±1.1‰; WS= -13.9±0.6‰; mean δ^{15}N±SD: GM= 8.1±0.6‰; WS=8.2±0.7‰) suggesting that both elasmobranchs share resources in the Mexican Caribbean and feed on similar prey. In addition, both species have similar niche amplitudes and an overlap value based on generated ellipse area values. There were no significant differences (α=0.05) in δ^{13}C and δ^{15}N values between years or sexes for GM and WS, suggesting that these variables do not affect diet. Also potential prey analysis suggests there is no diet preference between different zooplankton groups, which verifies the opportunistic behavior of both planktivorous elasmobranchs. Later, this study analyzed the spatial distribution of whale shark and manta rays in the northern Caribbean Sea and evaluated if there is a seasonal variability of the habitat preference related to the environment. To do so, sea surface sightings made during scientific boat surveys, conducted from 2006-2012, were analyzed through MaxEnt model. The distribution patterns during the study period, showed both species are distributed in the north of Isla Holbox, north of Isla Contoy, and north of Isla Mujeres; and are more abundant during July–August. Also, effects of environmental variables on whale sharks and manta rays suggest that their abundance is closely related to food availability (areas with high primary productivity), in shallow areas close to shore. Moreover, model responses suggest that suitable habitat is dependent on a mix of distance to the coast, chlorophyll-*a* and bathymetry, which are the most important variables. The results also show seasonal variability in habitat suitability, between May and September, indicating heterogeneity of habitat use. This data presented in this study, may be used to develop management strategies as design of marine protected area for these species in the Mexican Caribbean Sea.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los cambios en la distribución espacial de los organismos pueden ser determinados a gran escala por las variaciones de hábitat de un individuo. El hábitat de un organismo es el lugar o ambiente en el cual vive y se determina por factores físicos y bióticos (Freon y Misund 1999). Un hábitat adecuado puede ser seleccionado como una respuesta a factores abióticos como la temperatura y la luz, pero también pueden influir factores ecológicos, tales como el riesgo de depredación, disponibilidad de presas y competencia por recursos o espacio. La combinación de estos factores determinan la distribución espacial entre especies (Heithaus *et al*. 2002).

El uso de hábitat se define como el "uso que un animal da a los recursos físicos y biológicos en un hábitat" (Krausman 1999). El hábitat puede ser utilizado para alimentarse, anidación, escapar o protección. Además, las actividades de un organismo requieren componentes ambientales específicos que pueden variar estacionalmente o anualmente. Una especie puede utilizar un hábitat en verano y otra especie utilizarlo en invierno. Este mismo hábitat puede ser usado por otra especie en orden inverso (Hutto 1985; Morrison *et al*. 1985).

Estudios sobre el uso de hábitat de los organismos son de gran importancia para entender la ecología de los organismos así como para tomar decisiones de conservación de algunas especies amenazadas. En los sistemas terrestres, y algunos acuáticos, es posible determinar los patrones del uso de hábitat con una precisión considerable. Sin embargo, es más difícil cuantificar el uso de hábitat así como el comportamiento de organismos de tallas mayores, que además se

distribuyen ampliamente y no son fáciles de observar directamente, como es el caso de los tiburones. El uso de hábitat de elasmobranquios es un tema de interés debido a la importancia y el papel de estos depredadores tope en la estructura de las comunidades marinas (Heithaus *et al*. 2002, 2004).

ANTECEDENTES

En general, los estudios realizados sobre los elasmobranquios de hábitos alimentarios planctívoros son pocos, y estos estudios se asocian a su distribución y abundancia, principalmente en la manta gigante (Cole 1916; Homma *et al*. 1997) y el tiburón ballena (Wolfson 1986; Taylor 1996; Duffy 2002) y algunos sobre su dieta (Iwasaki 1970; Clark y Nelson 1997; Heyman *et al.* 2001; Duffy 2002; Hacohen *et al.* 2006).

Rhincodon typus

Biología

El tiburón ballena *Rhincodon typus*, se caracteriza por ser el tiburón de mayor tamaño, llega a medir entre 16-18 m de longitud total y se distribuye en los mares tropicales y subtropicales. Es el único tiburón que tiene la boca en posición delantera a su cabeza (Colman 1997).

No se han realizado estudios a largo plazo que validen las tasas de su crecimiento en vida libre, edad de madurez sexual, o edad máxima de la especie. Joung *et al.* (1996) estableció que el tiburón ballena es una especie vivípara aplacentada, al registrar a una hembra (~10.6 m TL) capturada en Taiwán, conteniendo aproximadamente 300 embriones. Estos embriones presentaban tallas de 8-58 cm. Se ha sugerido una tasa de crecimiento lento y una tasa de mortalidad de 5-6% anual para tiburones ballena adultos y se ha estimado una longevidad de 60 a >100 años, para tiburones ballena de14 m (Pauly 2002). Recientemente, Hsu *et al.* (2014) realizaron un análisis de las vertebras para determinar la edad y crecimiento del tiburón ballena, obteniendo que los tiburones ballena machos alcanzaban la madurez sexual a los 17 años y las hembras a los 19-22 años, con una longevidad de hasta 80.4 años.

Ecología

Las agregaciones de tiburones ballena ocurren estacionalmente en muchas localidades, como el arrecife de Ningaloo, Australia (Taylor 1994), Belice (Heyman *et al*. 2001), Seychelles (Rowat y Gore 2007), Madagascar (Jonahson y Harding 2007), Maldivas (Anderson y Ahmed 1993), Mozambique (Speed *et al.* 2008) y México (Eckert y Stewart 2001; de la Parra *et al.* 2011; Ketchum *et al.* 2012).

Los movimientos y comportamiento de buceo en tiburones ballena han sido asociados con la presencia de presas planctónicas y pulsos alimenticios

estacionales (Taylor 1994; Heyman *et al*. 2001; Graham *et al.* 2006; Nelson y Eckert 2007).

Un estudio realizado con cuatro tiburones ballena en Belice por medio de marcas satelitales de archivo, tipo pop-up, registraron el comportamiento de buceo de esta especie, registrando profundidades de hasta 979.5 m y una tolerancia de temperatura de 26.4°C (Graham *et al.* 2006). Estos autores señalan que los tiburones ballena tienden a pasar más tiempo en las aguas superficiales durante la noche que durante el día, y que además los tiburones presentan un patrón de buceo que está influido por una fuente alimenticia, realizando buceos menos profundos durante períodos de desove de peces que son utilizados como alimento.

En el Golfo de California, las agregaciones de tiburones ballena han sido registradas en el área de Cabo San Lucas (Wolfson 1987), Bahía de La Paz (Clark y Nelson 1997) y Bahía de Los Ángeles (Eckert y Stewart 2001; Nelson y Eckert 2007), así como en zonas lejanas de la costa, alrededor de bajos submarinos como El bajo Espíritu Santo y Gorda Banks (Klimley y Butler 1988; Eckert y Stewart 2001). Las agregaciones suceden en bahías o en bajos lejanos de la costa, las cuales son áreas importantes para la especie, como zonas de crianza y alimentación (Ketchum *et al*. 2012).

En el Caribe Mexicano, durante primavera y verano, el fenómeno de surgencia se intensifica, lo que provoca una alta productividad biológica. Como resultado, los tiburones ballena se agregan en la zona para alimentarse

(Cárdenas-Palomo *et al.* 2010; Hueter *et al.* 2013). Se han registrado agregaciones de tiburones ballena en grupos de hasta 420 organismos entre Mayo y Septiembre (de la Parra *et al.* 2011).

Alimentación

En el caso de los tiburones ballena, las agregaciones se relacionan a eventos de alimentación en sitios como Australia (Taylor 1996; Norman 1999; Wilson *et al* 2001), Golfo de Tadjora en Djibouti (Rowat *et al.* 2007), Golfo Arábico (Robinson *et al.* 2013), Belice (Heyman *et al.* 2001), Golfo de California (Nelson y Eckert 2007; Hacohen-Domené *et al.* 2006; Ketchum *et al.* 2012) y el Golfo de México (Hoffmayer *et al.* 2005; Cárdenas-Palomo *et al.* 2010; Motta *et al.* 2010; de la Parra *et al.* 2011).

Se ha observado que los tiburones ballena responden a cambios estacionales en los recursos, y se congregan estacionalmente en áreas con abundantes presas (Taylor y Pearce 1999; Wilson *et al.* 2001; Duffy 2002). Los picos de abundancia de tiburón ballena coinciden con eventos de desove de coral en el arrecife de Ningaloo, Australia (Gunn *et al*. 1999; Wilson *et al*. 2001), así como en Belice con los eventos de desove de dos especies de pargos *Lutjanus cyanopterus* y *L. jocu* (Heyman *et al*. 2001).

Borrell *et al*. (2011a) realizaron un estudio sobre isótopos estables en tiburón ballena, en el cual obtuvieron muestras de músculo de tiburón por medio de ejemplares capturados en la India, lugar donde se practica la pesquería dirigida

de esta especie. Los autores sugieren un enriquecimiento positivo tanto del isótopo estable de carbono como el de nitrógeno conforme se incrementa la longitud del organismo, lo que indica una mayor contribución al consumo de peces de tamaño pequeño o de presas zooplanctónicas grandes.

Rohner *et al.* (2013) realizaron un estudio en Mozambique y Sudáfrica, en el cual analizaron el contenido estomacal y ácidos grasos en tiburón ballena. Este estudio sugiere que los tiburones ballena se alimentan en aguas costeras durante el día y la noche, y durante la realización de movimientos de larga distancia se alimentan de zooplancton y peces de aguas profundas en aguas oceánicas.

En México, las zonas de agregación de tiburón ballena se han determinado que son utilizadas como una zona de alimentación y área de crianza (Clark y Nelson 1997; Hacohen *et al*. 2006; Ketchum *et al.* 2012).

En el Golfo de California, Nelson y Eckert (2000), mencionan que el área de Bahía de Los Ángeles, Baja California, es utilizada por el tiburón ballena como hábitat trófico, e indican que los movimientos que realiza este tiburón dentro de la bahía están asociados a la abundancia y composición del plancton. Por otro lado, García-García (2001) realizó un estudio en Bahía de Los Ángeles y señala que la presencia del tiburón ballena está relacionada con la alta disponibilidad de biomasa zooplanctónica integrada en su mayor parte de copépodos.

Hacohen (2007) determinó la dieta del tiburón ballena en tres zonas del Golfo de California por medio de la técnica de isotopos estables. Los valores isotópicos registrados en los tiburones ballena en la zona de estudio sugieren que

tanto adultos como juveniles se alimentan en la misma zona y posiblemente de las mismas presas.

Por otro lado, Ketchum *et al.* (2012) realizaron un estudio en el que analizaron la ecología alimentaria del tiburón ballena, en Bahía de La Paz. Además analizaron la abundancia y composición de zooplancton en zonas de alimentación. Los autores sugieren una segregación por sexo y por talla, asociada a una dieta distinta por parte de los juveniles y adultos.

En el Golfo de México, específicamente en el Caribe mexicano, se ha asociado la presencia del tiburón ballena con la alta productividad que se presenta en el área durante los meses de mayo a septiembre (Cárdenas-Palomo *et al.* 2007).

Cárdenas-Palomo *et al.* (2010) realizaron un estudio que describe la distribución del tiburón ballena, así como las condiciones biológicas y fisicoquímicas asociadas a la presencia del tiburón ballena durante Abril 2005 a Marzo 2006. Los autores concluyen que las condiciones fisicoquímicas de la zona de estudio promueven la productividad biológica y que ello explica la variabilidad temporal y espacial del tiburón ballena en la zona.

Al norte de la Isla Holbox, Alderete (2010) realizó un estudio de isótopos estables de tiburón ballena y determinó que los tiburones ballena se alimentan en zonas costeras, pero los valores isotópicos obtenidos en zooplancton no correspondían con los valores del depredador, por lo que esta autora sugiere que

los tiburones ballena aún no tenían registrada la firma isotópica de la zona de estudio, sino de la zona de donde provenían.

En esta misma zona, Motta *et al.* (2010) realizaron un estudio sobre la anatomía del aparato alimenticio del tiburón ballena y sobre las posibles presas de las que se esta alimentando, y encuentran que los copépodos son el grupo principal de presas.

Manta cf. birostris

Biología

El género *Manta* estaba considerado como mono-específico, representado por *M. birostris*, la cual presentaba una distribución mundial. Sin embargo, una revisión taxonómica reciente reconoció por lo menos a tres especies distintas*, M. birostris* (Walbaum, 1792) y *M. alfredi* (Krefft, 1868), y *M. cf. birostris* (Marshall *et al.* 2009). La especie *M. alfredi* es considerada una especie costera y *M. birostris* se considera más oceánica y de aguas más frías (Marshall 2008; Marshall *et al.* 2009). La especie *M. cf. birostris* se cree se distribuye en el Caribe, Golfo de México y la costa oriental de los Estados Unidos (Marshall *et al.* 2009).

A la fecha, el conocimiento de la biología y ecología de la manta gigante es aún limitado. A nivel mundial las poblaciones de manta gigante han declinado, lo que ha sido atribuido a la pesca dirigida (Norman 2005; Marshall *et al*. 2011a, c). Como resultado, se encuentra dentro de la Lista Roja de la Unión Internacional

para la Conservación de la Naturaleza, bajo el estatus de “vulnerable“ (Marshall *et al*. 2008).

No se tiene estudios de edad y crecimiento en manta gigante; sin embargo se le considera una especie longeva. No obstante, un estudio de fotoidentificación ha registrado recapturas de individuos hasta por un período de 20 años (Rubin 2002).

La madurez sexual en manta gigante es alcanzada a los 8-10 años. Existe poca información sobre la biología reproductiva de esta especie. Son consideradas vivíparas aplacentadas, con una sola cría cada dos a tres años (Homma *et al.* 1999; Marshall y Bennett 2010). Se ha observado un comportamiento reproductivo en las Islas Ogasawara, Japón y se cree que ocurre en los meses de verano (Yano *et al*. 1999). Asimismo se ha observado la presencia de hembras grávidas e incluso han sido fotografiadas en el sur de Mozambique (Marshall 2009).

Ecología

El género *Manta* spp. tiene una distribución circumglobal. Se distribuye en aguas templadas y tropicales a lo largo de los márgenes costeros, islas oceánicas y bajos (Last y Stevens 1994; Compagno y Last 1999; Marshall *et al.* 2006). Por lo general se encuentra en arrecifes poco profundos en zonas de limpieza o también puede ser observada alimentándose en la superficie cercana a la costa o en zonas

oceánicas. También, se puede observar en fondos arenosos y pastos marinos (Dewar *et al*. 2008).

Una investigación de agregaciones de mantas ha mostrado que las manta gigantes son especies más oceánicas y de mayor migración en comparación con las manta rayas arrecifales (Marshall *et al*. unpubl. data). Se ha reportado que las manta gigantes pueden agregarse en algunas áreas y mantenerse como residentes o agregarse estacionalmente y posteriormente realizar extensas migraciones estacionales, de larga duración (Dewar *et al*. 2008; Couturier *et al*. 2011; Graham *et al*. 2011; Marshall *et al*. 2011; Deakos *et al*. 2012).

En el caso de la manta gigante se han registrado en Venezuela (Notarbartolo-di-Sciara y Hillyer 1989), Nueva Zealanda (Duffy y Abbott 2003), el Parque Nacional Komodo (Dewar *et al.* 2008), Brasil (Luiz *et al.* 2009), Islas Maldivas (Anderson *et al.* 2011), y Australia (Couturier *et al.* 2011).

En Indonesia, la presencia de manta rayas se ha observado que está estrechamente relacionada con la temperatura y la disponibilidad de alimento (Dewar *et al.* 2008). Luiz *et al.* (2009) encontraron una relación entre la presencia de *M. birostris* frente a las costas de Brasil y la presencia de frentes oceánicos e incrementos en la productividad primaria. Por otro lado, en Australia, Jaine *et al.* (2012) reportaron que la presencia de la manta gigante arrecifal *M. alfredi* está asociada a cambios en la productividad local, vientos, temperatura del mar y los procesos de marea.

En México, específicamente en el Golfo de California, no existen estudios publicados hasta la fecha, pero se sabe de la existencia de poblaciones en las Islas de Revillagigedo y el Golfo de California (Marshall *et al.* 2009, Kashiwagi *et al.* 2011).

Por otro lado, la manta gigante *Manta cf. birostris* en el Caribe mexicano ha sido poco estudiada. Estudios de fotoidentificación y seguimiento por medio de marcas acústicas han sugerido una fuerte fidelidad a la zona (Graham *et al*. 2011; Martínez-Urrea 2013).

Alimentación

No existen publicaciones sobre la dieta de *Manta birostris* y la poca información que se tiene es anecdótica. Se menciona como posibles presas de mantas el zooplancton, crustáceos y peces (McEachran y Notarbartolo-di-Sciara 1995; Duffy *et al.* 2003), no obstante son consideradas planctívoros (Marshall 2008).

Un estudio realizado con muestras de músculo de la manta arrecifal *Manta alfredi* obtenidas en Australia y Mozambique*,* demostró que esta especie es considerada un consumidor secundario. Además los resultados de ácidos grasos obtenidos en este estudio sugieren que esta especie se alimenta principalmente de zooplancton demersal y en aguas profundas (Couturier *et al.* 2013).

En México, en el Caribe Mexicano, existe un estudio sobre isotopos estables en *M. birostris* (Hinojosa 2009) en el cual se determinó como grupo

principal de alimento de la manta gigante a la zoeas de crustáceos; sin embargo el período de estudio se considera corto ya que fue sólo durante un año.

En la misma área de estudio, Graham *et al.* (2011) realizó un análisis preliminar de plancton, del cual se alimentaban las mantas en la zona y menciona que entre las presas probables se encuentran los copépodos, quetognatos y huevos de peces. En este mismo estudio, por medio de datos de telemetría, se registran los movimientos de una manta, la cual se desplazó de aguas eutróficas a oligotróficas en un período de 57 días, demostrando que las mantas pueden cambiar entre hábitats, así como de presas. Graham *et al.* (2011) aportaron información sobre los movimientos de las mantas en el Caribe Mexicano, destacando los movimientos alimenticios en aguas costeras y en zonas de frentes termales en una zona de surgencia.

JUSTIFICACIÓN

Actualmente, existe poca información con respecto a la ecología del tiburón ballena y la manta gigante en México. En el Caribe mexicano, se desconoce el papel que desempeñan en el ecosistema. Adicionalmente, la mayor parte de los esfuerzos de investigación están enfocados al tiburón ballena; como resultado, la investigación en manta gigantes es menor en esta zona.

En el presente estudio se analiza la ecología trófica de dos especies de elasmobranquios filtradores que se alimentan de plancton en la misma zona de estudio. La presencia de ambos elasmobranquios planctívoros en la zona, durante la misma temporada (Marzo a Septiembre), sugiere una repartición de recursos. Con el fin de dilucidar si existe una separación de hábitat trófico entre ambos depredadores, se aplicará el análisis de isótopos estables.

Considerando la importancia que esta zona ha adquirido en la última década como hábitat primario de tiburón ballena y de manta gigante, es necesario determinar las condiciones ambientales que modelan la distribución del tiburón ballena y manta gigante.

Por lo tanto, se identificarán los factores ambientales clave asociados a las agregaciones alimenticias y se determinará el patrón en la idoneidad del hábitat para ambos elasmobranquios en el norte del Caribe Mexicano. Es importante conocer el papel que desempeñan y como es usada por ambas especies. Además es importante conocer los factores que pueden afectar la distribución y abundancia de las especies, ya que se les considera especie clave para la conservación y manejo sustentable de ambas especies en la zona.

HIPÓTESIS

De acuerdo a lo reportado para el tiburón ballena y la manta gigante en otros sitios de agregación se espera que el Caribe mexicano reúna las características necesarias para que ambos depredadores se distribuyan en la zona, y que estas características influyan en el tipo de alimento, así como en las interacciones tróficas de ambos depredadores, lo que será reflejado por medio de su firma isotópica. Además, se espera que el uso de hábitat trófico se refleje en los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ y esta diferencia indicará el uso de nichos tróficos separados. Por lo que, cada depredador haría un uso del hábitat trófico de manera distinta, en el Caribe mexicano. Igualmente se espera que el tiburón ballena y la manta respondan a una variabilidad temporal asociada a las fluctuaciones de los distintos factores bióticos y abióticos

OBJETIVO

Objetivo General

Determinar el uso de hábitat trófico del tiburón ballena y la manta gigante en diferentes áreas del Caribe mexicano.

Objetivos específicos

- Determinar las variaciones isotópicas de los dos depredadores entre años, considerando factores como sexo y talla.
- Comparar los valores de isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ entre ambos depredadores.
- Identificar la composición del zooplancton a nivel de grupo, de las presas potenciales más abundantes.
- Determinar la relación isotópica de las presas potenciales con respecto a los valores isotópicos de piel de tiburón ballena y manta gigante.
- Evaluar el efecto del ambiente en la distribución del tiburón ballena y la manta gigante en el Caribe mexicano

ÁREA DE ESTUDIO

El área de muestreo para el estudio del tiburón ballena *R. typus* y la manta gigante *M. cf. birostris* se localiza en las Áreas Naturales Protegidas (ANP) de Yum-Balam e Isla Contoy, Quintana Roo. El ANP incluye la isla Holbox (21°32´07" Latitud norte, 87°17´30" Longitud oeste), Laguna de Yalahau y la zona costera del municipio de Lázaro Cárdenas. Su límite norte se encuentra a 18 km al norte de Isla Holbox. El área protegida incluye humedales, selvas bajas y medianas, sabanas, sistema lagunar y océano (INE 2009). El ANP Isla Contoy se ubica al extremo oeste del Canal de Yucatán y a un extremo del sistema arrecifal que bordea la península de Yucatán. La isla se encuentra a 21°29´40" de latitud norte y 86°47´42" de longitud oeste (Fig. 1).

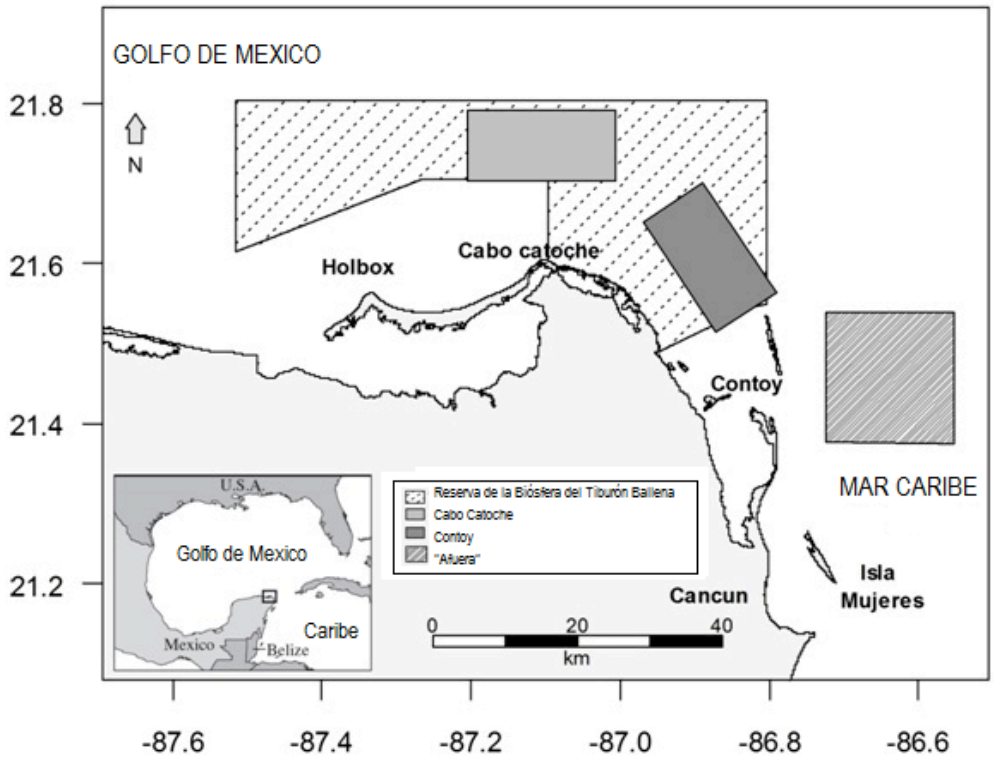

Figura 1. Área de Estudio Área de Estudio (polígono blanco con líneas discontinuas representa la zona de la Reserva de la Biósfera del Tiburón Ballena; cuadrados representan las zonas de agregación: Cabo Catoche, Isla Contoy y el Afuera).

Estudios de avistamiento en la zona señalan que el tiburón ballena y la manta gigante se agregan al norte de Cabo Catoche entre la Isla Holbox y la Isla Contoy. Además existe la presencia de otra zona de agregación de gran importancia, debido al alto número de organismos que se pueden avistar, la cual es denominada como Afuera o Azul. La zona de Afuera o Azul es una zona

oceánica que se encuentra entre las latitudes de Isla Contoy e Isla Mujeres (Hueter *et al.* 2008; De la Parra *et al.* 2011).

El área de estudio se caracteriza por una plataforma continental con una pendiente poco profunda (10-20 m de profundidad) que se extiende hasta los 240 km (Cárdenas-Palomo *et al.* 2010; Ramírez *et al.* 2012). Además la zona se caracteriza por ser altamente productiva debido a un fenómeno de surgencia producida por corrientes profundas, las cuales penetran al canal de Yucatán, avanzando desde el Mar Caribe hasta el Golfo de México (Merino, 1992). Como resultado de este evento, se ve favorecida la concentración de una gran diversidad de organismos de distintos grupos.

En la región hay cuatros eventos oceanográficos que se distinguen: el afloramiento o surgencia de aguas profundas, el giro ciclónico al noreste de Cabo Catoche, la zona frontal asociada a la surgencia y la corriente de Yucatán.

La surgencia tiene un comportamiento cuasipermanente durante todo el año (Pérez *et al.* 1996; Cereida- Estrada *et al.*1998). Esto propicia la formación de un ecosistema complejo de producción primaria, que conlleva a un flujo de energía y nutrientes interaccionando entre sí lo que atrae a una comunidad nectónica secundaria, conformándose una compleja red trófica en la zona.

La estructura hidrológica del afloramiento consiste en el ascenso desde profundidades de 225 a 250 m de agua subsuperficial, la cual tiene temperaturas entre los 16 a 20°C, salinidades entre 36.1 a 36.6 y de 6 a 11 μmol L-1 de concentración de nitratos (Merino 1992). El agua aflorada ingresa a la zona

eufótica por el talud oriental de la plataforma de Yucatán, pero sin llegar a la superficie marina. Se ha corroborado que la surgencia tiene un comportamiento estacional, la cual se intensifica en primavera y verano asociado al comportamiento de la corriente de Yucatán. Durante este período, la surgencia incrementa su efecto fertilizador sobre las comunidades planctónicas.

La existencia de un giro al norte de Cabo Catoche según Merino (1992) es el resultado de áreas de elevada concentración de Clorofila-a (Cl-a) expandidas hacia el norte, las cuales posibilita el contacto entre las aguas afloradas (que ya tienen un tiempo de residencia sobre la plataforma y que por tanto portan comunidades fitoplanctónicas adaptadas) con las aguas recién afloradas y ricas en nutrientes.

La corriente de Yucatán es una corriente oceánica que fluye con fuerte intensidad a lo largo del litoral caribeño mexicano, penetrando al Golfo de México a través del estrecho de Yucatán (Capurro 2003). Presenta una estacionalidad marcada, presentando la mayor intensidad durante el verano (Gyory *et al.* 2004) y determina en gran medida la circulación del mar en el área de estudio, incluyendo el aporte de las masas de agua que en ella se encuentran (Merino 1992).

Mediante mediciones oceanográficas e hidrológicas se ha identificado la existencia de una zona frontal al noreste de la Península de Yucatán, asociado a la surgencia presente en la zona. En esta zona frontal convergen dos masas de agua con características diferentes: las que provienen de la corriente de Yucatán y las del banco de Campeche. Las zonas frontales se caracterizan por la

concentración del plancton y una elevada productividad (Pérez de los Reyes *et al*. 1996). Además mediante el análisis de la temperatura superficial del mar se ha corroborado la presencia de una zona frontal de masas de agua de diferentes temperatura: aguas afloradas y frías (menos de 24°C) y aguas cálidas provenientes de la corriente de Yucatán (más de 27°C) (Cereida-Estrada *et al.*1998).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron muestreos marinos mensuales de tiburón ballena y mantas, entre los meses de marzo y septiembre. Se efectuaron búsquedas de ambas especies de elasmobranquios entre la Isla Holbox, al norte de Cabo Catoche, la Isla Contoy, así como en la zona del Afuera, ubicada al noreste de Isla Mujeres. La búsqueda de organismos se realizó utilizando una lancha con motor fuera de borda. Una vez localizados los tiburones ballena y las mantas gigante, se utilizó un geoposicionador satelital (Garmin GPS Map 76) para marcar su posición.

Una vez localizados a los organismos se procedió a ingresar al agua utilizando equipo snorkel para tomar los datos correspondientes de cada avistamiento. Se registró el sexo de los organismos, así como longitud total/ancho de disco de los organismos. En el caso de ancho de disco de manta, debido al comportamiento elusivo de las mantas no fue posible contar con un número suficiente de organismos medidos. Con una cámara digital subacuática, se tomó fotografías y video de cada organismo y se registró su comportamiento.

Capítulo 1

Hábitat trófico y repartición de recursos del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y la manta raya (*Manta cf. birostris)* en el norte del Caribe mexicano

Introducción

La repartición de recursos ha sido utilizada por especies de peces para evitar la competencia inter e interespecifica, lo que puede influir en el número de individuos que coexisten en la misma área (Schoener 1974). Si se encuentran depredadores en la misma área, el potencial para la competencia interespecifica puede verse reducida por la repartición de los recursos en y entre las especies a lo largo de un eje espacial, temporal y trófico (White *et al.* 2004). Los recursos que, por lo general suelen ser repartidos son el alimento y el hábitat, pero estos recursos también pueden repartirse a nivel temporal (Ross 1986). Los recursos alimenticios son uno de los factores más importantes para determinar la calidad del hábitat, y su abundancia puede afectar el patrón de distribución de una especie depredadora en el área (Ross 1986).

El tiburón ballena (*Rhincodon typus* Smith 1828) y la manta gigante (*Manta cf. birostris* Marshall *et al*. 2009) son especies que pueden ser observadas formando agregaciones cuando suceden eventos de productividad local (Last y Stevens 1994; Compagno 2001). La abundancia y la distribución de los tiburones ballena y las mantas en el norte del Caribe mexicano se ha reportado que se ve influenciada por procesos oceanográficos (surgencia de Yucatán, frentes y

corrientes costeras) que favorecen el aumento en la productividad y por lo tanto la concentración de nutrientes. Como resultado los tiburones ballena y las mantas se agregan estacionalmente en el área para alimentarse de parches grandes de plancton (Hinojosa 2009; Cárdenas-Palomo *et al.* 2010; Motta *et al.* 2010).

Se conoce poco acerca del papel que juega esta zona de alimentación en el en la historia de vida de ambos planctívoros. La mayor parte del esfuerzo de investigación se ha realizado en el tiburón ballena, por lo que la investigación de la manta en la zona ha sido escasa.

De igual manera, el conocimiento de los factores que permiten la coexistencia de ambas especies en el área es casi inexistente. Estudios previos han sugerido que podría existir una preferencia de distintos grupos de zooplancton entre mantas y tiburones ballenas para reducir la competencia interespecifica por medio de la repartición de recursos (Hinojosa 2009; Cárdenas-Palomo *et al.* 2010). La coexistencia de especies similares dentro de un ecosistema puede existir debido a la repartición de recursos (Schoener 1974); sin embargo esta teoría aún no ha sido probada en la zona.

Por lo general, los estudios de alimentación se basan en el análisis de contenido estomacal (Cortes 1997). En el tiburón ballena existen algunos análisis de la dieta a partir del contenido estomacal, pero no son detallados debido a la mayor digestión del contenido alimenticio (Rohner *et al.* 2013). En México, el tiburón ballena está protegido por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059) y la manta gigante está protegida por la NOM-029-PESC-2006 y la captura de ambas

especies es ilegal. Por lo tanto el estudio de contenido estomacal para ambas especies no es factible. Como resultado, en el presente estudio se aplica la técnica de análisis de isótopos estables en tejido dermis, para definir la dieta de los animales en su entorno natural (Hobson 1999; Post 2002) y determinar el uso de hábitat trófico de estas especies en diferentes áreas del Caribe mexicano.

En general, el carbono es utilizado para evaluar fuentes de productividad marina en los sistemas y el nitrógeno se utilizar para predecir el nivel trófico relativo (Michener y Schell 1994; Vander Zanden *et al.* 1997; Pinnegar *et al.* 2002; Post 2002). Esta técnica se basa en la composición isotópica de los tejidos del consumidor, ya que se encuentra enriquecida en ^{13}C y ^{15}N en relación a sus presas debido a la excreción diferencial del isótopo ligero (^{12}C y ^{14}N) por parte del consumidor (DeNiro y Epstein 1981; Peterson y Fry 1987; Post 2002).

Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ del tejido del consumidor, representan a sus presas con un enriquecimiento isotópico de aproximadamente 1‰ y 3-5‰, respectivamente (Hobson y Welch 1992; Abend y Smith 1997; Post 2002; Bearhop *et al.* 2004). Sin embargo, la interpretación de los análisis de isótopos estables en estudio de ecología alimentaria de elasmobranquios (Fisk *et al.* 2002; Estrada *et al.* 2003; Borrell *et al*. 2011) pueden verse afectados por la falta de factores de discriminación tróficos (la diferencia isotópica entre el tejido del consumidor y la dieta), un parámetro biológico que debe ser calculado por medio de experimentos de alimentación controlada y de largo plazo (Martínez del Rio *et al.* 2009; Kim *et al*. 2012).

En este estudio, se examina el potencial de hábitat y repartición de los recursos con base a datos de observación y análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en biopsias de piel de tiburones ballena y mantas recolectadas en el norte del Caribe mexicano. Estudios comparativos de hábitats y repartición de alimento pueden proveer una referencia de la interacción entre especies. Los objetivos de este estudio son: (1) Estimar si los tiburones y las mantas están usando diferentes hábitats tróficos o diferentes recursos en el área; (2) examinar si ambos depredadores tienen nichos isotópicos separados y (3) determinar si existe una segregación por talla y sexo. Además de evaluar si los isotopos estables representan la dieta (plancton) de esta área. Si los isótopos estables representan la dieta, se espera encontrar diferencias isotópicas entre localidades, especies e individuos.

Materiales y Métodos

Obtención de muestras de depredadores y presas potenciales para análisis isotópico

Para comparar los valores de isótopos estables de $^{13}C/^{12}C$ y $^{15}N/^{14}N$ entre el tiburón ballena y manta (consumidores), se tomó una biopsia de piel de cada organismo, por medio de un arpón tipo hawaiano con punta modificada.

Para obtener los valores de las presas potenciales, se realizaron recolectas de plancton por medio de arrastres superficiales durante 5 min. a 1.5-2 nudos de

velocidad. Las recolectas de fitoplancton se realizaron con una red de 60µm, mientras que las de zooplancton con una red de 500 µm de marzo a septiembre 2010 al 2013.

Las muestras de zooplancton para el análisis de isótopos se dividieron por grupo taxonómico y algunas muestras fueron analizadas en su totalidad como una muestra de zooplancton mixta (varios grupos taxonómicos). Las muestras de zooplancton congeladas fueron conservadas en una hielera con geles de hielo para evitar el descongelamiento total de las muestras, durante el proceso de separación por grupos. Posteriormente las submuestras se mantuvieron congeladas en viales Eppendorff de 0.5 ml, hasta el momento de su análisis.

Los muestreos se realizaron con base en el mapa de avistamientos de tiburón ballena de la temporada 2004 elaborado por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) a través del Proyecto "DOMINO", en el cual se definió el polígono de estudio, incluyendo las zonas donde se registran los sitios de mayor agregación tanto de tiburón ballena como de manta (Fig. 2). Una vez recolectadas las biopsias, se colocaron en hielo hasta llegar al laboratorio y posteriormente se conservaron en un congelador a -20°C.

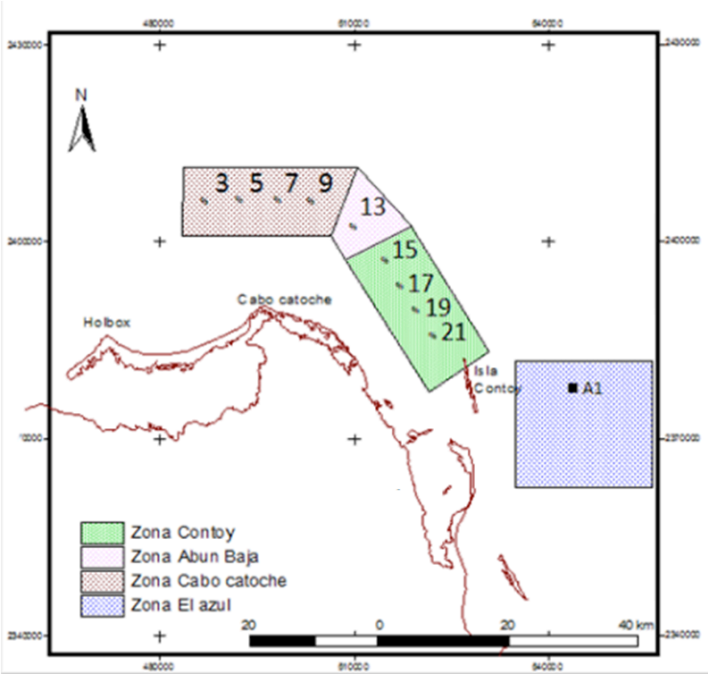

Figura 2 Mapa de avistamientos de tiburón ballena de la temporada 2004 elaborado por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) a través de su Proyecto "DOMINO", en el cual se define el polígono de estudio incluyendo las zonas donde se registran los sitios de mayor agregación de tiburón ballena.

Análisis isotópico

Para el análisis isotópico, todas las muestras (fitoplancton, zooplancton y piel de tiburón ballena y manta) se liofilizaron (LABCONCO) a –50°C a una presión entre 50 y 70 mbar durante 24 horas para extraer toda humedad. Posteriormente se prepararon las muestras de piel de los depredadores para su extracción de lípidos en ASE Dionex, con una concentración de Cloroformo-Metanol (2:1) como lo propone Kim *et al.* (2011). A continuación las muestras de piel y plancton

fueron maceradas en un mortero de ágata hasta obtener un polvo homogéneo. El polvo obtenido fue pesado, usando una microbalanza (Sartorius) y se obtuvo 0.7 ± 0.050 mg de cada muestra para el análisis isotópico. En el caso de los grupos de zooplancton y fitoplancton se obtuvo 0.7 mg - 3.0 mg de cada muestra (dependiendo del peso de cada grupo de zooplancton) para el análisis isotópico. La muestra ya pesada se empaquetó en cápsulas de estaño (Costech 8x5 mm) para ser analizado con el espectrómetro de masas (Costech 4010 Elemental Analyzer coupled via Conflo III to a Thermo Delta Plus XP (Waltham, MA, USA) en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de Wyoming. El espectrómetro de masas tenía una precisión de 0.2‰ para $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ con base a materiales de referencia bien caracterizados de hígado (DS_C=0.1, DS_N<0.1), peptona (DS_C=0.4, DS_N<0.1), acetanilida (DS_C=0.1, DS_N<0.1) y alfalfa (DS_C=0.5, DS_N=0.4); N=22. La relación C:N que se reporta se expresa en moles y se asumió que los valores <3.5 correspondían a concentraciones bajas de lípidos en el tejido (Post *et al.* 2007).

Con el resultado obtenido del espectrómetro se calcularon las proporciones de isótopos estables, las cuales se expresan como la diferencia con un material estándar de referencia, en partes por mil (‰), utilizando la siguiente ecuación:

$$\delta X\left(‰\right) = \left[\left(\frac{R_{muestra}}{R_{estándar}}\right) - 1\right] x 1000$$

Donde X es la proporción en unidades delta relativa a un estándar, $R_{muestra}$ y $R_{estándar}$ son las proporciones isotópicas absolutas de la muestra y el estándar. Al multiplicar por 1000 los valores, son expresados en partes por mil (‰) (Park y Epstein 1961).

Análisis de datos

Para el caso de los isótopos, como indicador de homogeneidad bioquímica de las muestras, se comparó por medio de regresiones lineales la razón C:N con el valor de $\delta^{13}C$ de las muestras para comprobar la posible presencia de lípidos en el tejido analizado. De manera teórica se sabe que la presencia de valores entre 2.9 y 3.5 para la relación C:N, significa la presencia de proteínas puras libres de ^{12}C (lípidos), por lo que la variación en el valor de $\delta^{13}C$ sería un indicador de la actividad del depredador (McConnaughey y McRoy 1979; Carlson *et al.* 2004). Una vez comprobada la ausencia de lípido en los tejidos se procedió a probar la homogeneidad y la presencia de normalidad de los datos isotópicos por medio de una prueba de Kolgomorov-Smirnov.

Para determinar la normalidad de los datos se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk; mientras que para la homogeneidad de varianzas la prueba de Barlett´s. Para las comparaciones con pruebas paramétricas entre grupos se utilizaron las pruebas t-student y ANOVA con la prueba a posterior de Tukey.

Para las comparaciones no paramétricas entre más de dos grupos se utilizó la prueba de Kruskal Wallis. El nivel de significancia utilizado para todas las pruebas fue de 0.05. Además, se realizaron gráficas de dispersión para comparar los valores de $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$ de las muestras. Esto permitió hacer un primer análisis de relaciones tróficas y sus variaciones intraespecífica e interespecíficas.

Para determinar la amplitud y traslapo de nicho poblacional se utilizó el método SIBER en el paquete SIAR de R (R Development Core Team, 2007), propuesto por Jackson *et al.* (2011). Para la amplitud de nicho poblacional se

consideraron los criterios de Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007). Para la amplitud de nicho poblacional se utilizaron los resultados de dermis de ambas especies.

El factor de discriminación para los isótopos estables de carbono y nitrógeno se obtuvo a partir de muestras de piel del tiburón leopardo (*Triakis semifasciata*). El factor de discriminación tejido dieta se calculó por medio de:

$$\Delta X = \delta^{h}X_{elasmobranquio} - \delta^{h}X_{presa}$$

donde $\delta^{h}X_{elasmobranquio}$ es el valor de la composición isotópico de la piel de tiburón en estado de equilibrio con la presa y $\delta^{h}X_{presa}$ es el valor isotópico de la presa. Las muestras de piel fueron obtenidos de los mismos ejemplares utilizados por Kim *et al.* (2012b), con el fin de determinar el factor de discriminación de organismos de los cuales se sabe que se mantuvieron en una dieta controlada durante 1000 días. Además cabe señalar que la piel de estos tiburones leopardos fueron tratadas de la misma manera que la piel de los tiburones ballena y manta rayas (sin dentículos dérmicos y con extracción de lípidos).

El nivel trófico ($TL^{15}N$) fue estimado por medio de valores de $\delta^{15}N$ de manta raya y tiburón ballena, usando la ecuación propuesta por (Post 2002):

$$TL_{15N} = TL_{base} + (\delta^{15}N_{elasmobranquios} - \delta^{15}N_{base}) / \Delta^{15}N;$$

en el cual se asumió con valor de la línea base al zooplancton (TL=2), valores promedio de $\delta^{15}N_{elasmobranquios}$ fueron determinados para tiburón ballena y manta raya en este estudio y $\delta^{15}N_{base}$ fue determinado a partir de las muestras de

zooplancton en este estudio. El factor de discriminación $\Delta^{15}N$ para cada nivel trófico, fue el determinado para piel de tiburón en este estudio.

Resultados

Avistamiento y registro de organismos durante el período de estudio

Durante el período de estudio, se observaron un total de 87 tiburones ballena (N_{2010}=22, N_{2011}=58, N_{2012}=7). Se registró el sexo para 48 individuos (n= 33♂, 15♀, 39?). El intervalo de talla registrado fue de 4 m a 10 m longitud total. La mayor parte de los organismos registrados eran juveniles (n= 45). Se registraron algunos adultos (n=15) y otros tiburones ballena, a los cuales no se les pudo determinar la longitud total (n=17). De todos los tiburones ballena observados se obtuvo en total 70 biopsias de piel (n_{2010}=18, n_{2011}=42 y n_{2012}=10) (Tabla 1, Fig.3).

En cuanto a las mantas, se observaron en total 97 individuos (n_{2010}=80, n_{2011}=11, n_{2012}=6). Se pudo determinar el sexo a 67 individuos (n= 9♂, 58♀, 30?). No se pudo registrar el ancho de disco, debido a la baja visibilidad en el agua durante el periodo de estudio, así como al comportamiento evasivo de las mantas. Sin embargo, las observaciones realizadas, indican que la mayor parte de las mantas presentaron una talla <4m. Debido al comportamiento evasivo de las mantas, solo se pudo obtener un total de 44 biopsias de mantas (n_{2010}=29, n_{2011}=11 y n_{2012}=4) (Tabla 1, Fig.3).

Tabla 1. Número de muestras de piel recolectadas para cada especie según sexo, año y estado de madurez.

Especie	Sexo			Año			Talla	
	Macho	Hembra	S/R	2010	2011	2012	Juvenil	Adulto
Manta cf. birostris	6	15	25	31	11	4	S/R	S/R
Rhincodon typus	33	15	18	18	42	8	38	8

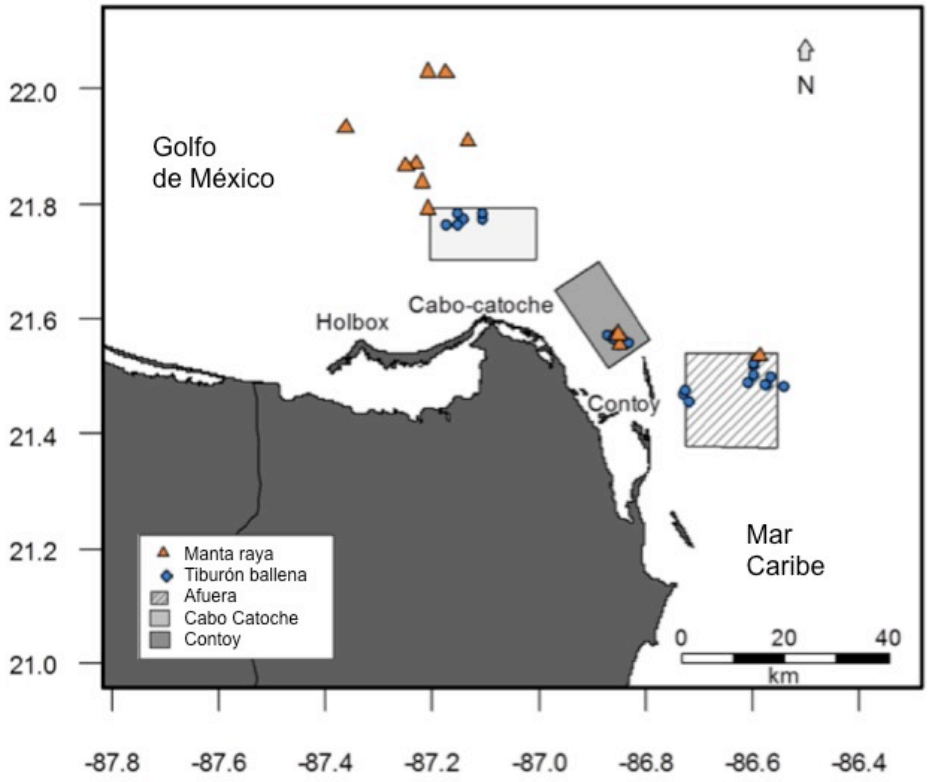

Figura 3. Sitios en los que fueron recolectadas las biopsias de tiburones ballena *Rhincodon typus* (círculos azules) y mantas gigantes *Manta cf. birostris* (triángulos naranja) en el área de estudio durante los años 2010 al 2012.

Valores isotópicos

Diferencias de $\delta^{13}C$ y δ15N por año en tiburón ballena y manta gigante

Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en el tejido del tiburón ballena no fueron significativamente diferentes entre los años de colecta ($\delta^{13}C$: 2010: -14.1 ± 0.7‰, 2011: -13.9 ± 0.5‰, 2012: -14.5 ± 0.6‰; $F_{(2,63)}$= 2.80, P=0.68, y $\delta^{15}N$: 2010: 7.9±0.7‰, 2011: 8.3 ± 0.6‰, 2012: 8 ± 0.8‰; $F_{(2,63)}$= 1.87, p=0.16) (Fig. 4a).

Para el tejido de la manta gigante tampoco se encontraron diferencias significativas entre años ($\delta^{13}C$: 2010: -14.2 ± 0.8‰, 2011 -14.2 ± 0.7‰, 2012: -15.1 ± 0.9‰; $F_{(2,41)}$= 2.44, p=0.09, y $\delta^{15}N$: 2010: 8.2 ± 0.5‰, 2011: 8.5 ± 0.6‰, 2012: 8.5 ± 0.4‰; $F_{(2,63)}$= 1.87, p=0.16) (Fig. 4b).

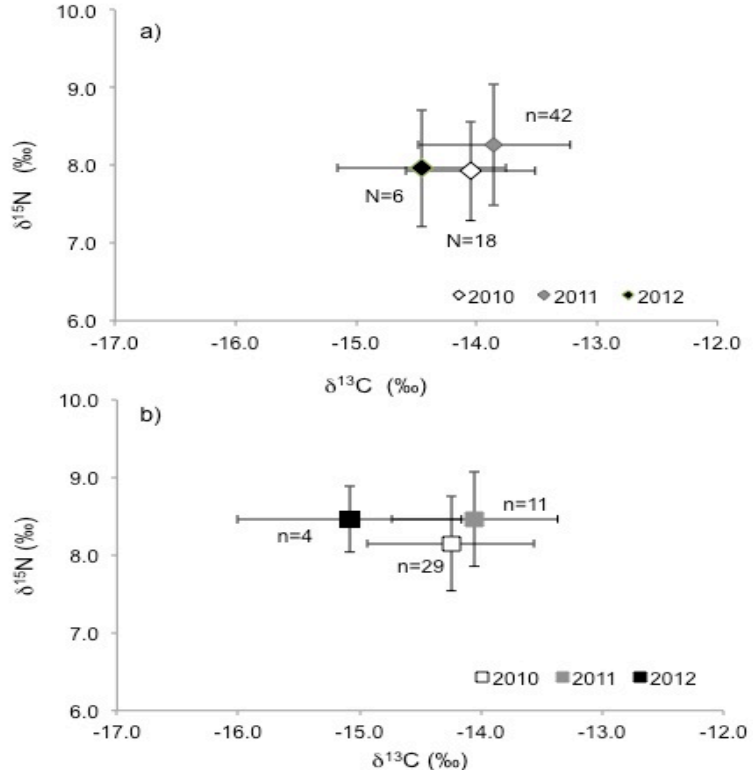

Figura 4. Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ por año a) *R. typus* y b) *M. cf. birostris.*

Segregación sexual en R. typus y M. cf. birostris

No se observó segregación sexual para ninguno de los depredadores. Por un lado, los valores de $\delta^{13}C$ en tiburones ballena machos fueron levemente mayores en comparación con las hembras. Sin embargo, los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en el tejido del tiburón ballena no fueron significativamente diferentes entre sexo ($\delta^{13}C$: machos: −13.8 ± 0.7‰; hembras: −14.2 ± 0.7‰; t= -1.71, df=33, P=0.72 y $\delta^{15}N$: machos: 8.3 ± 0.7‰; hembras: 7.8 ± 0.7‰; t= -1.47, df=33, p=0.82) (Tabla 2; Fig. 5a).

Por otro lado, los valores promedio de $\delta^{13}C$ las manta rayas hembras mostraron una variación mayor en comparación a los machos (Tabla 2). Además, tampoco se encontraron diferencias significativas entre sexo en el tejido de la manta gigante ($\delta^{13}C$: machos: −14.0 ± 0.5‰; hembras: −14.6 ± 1.0‰; t= -1.23, df=19, p=0.18 y $\delta^{15}N$: machos: 8.0 ± 0.6‰; hembras: 8.3 ±0.4; t= -1.26, df=19, p=0.50) (Fig. 5b).

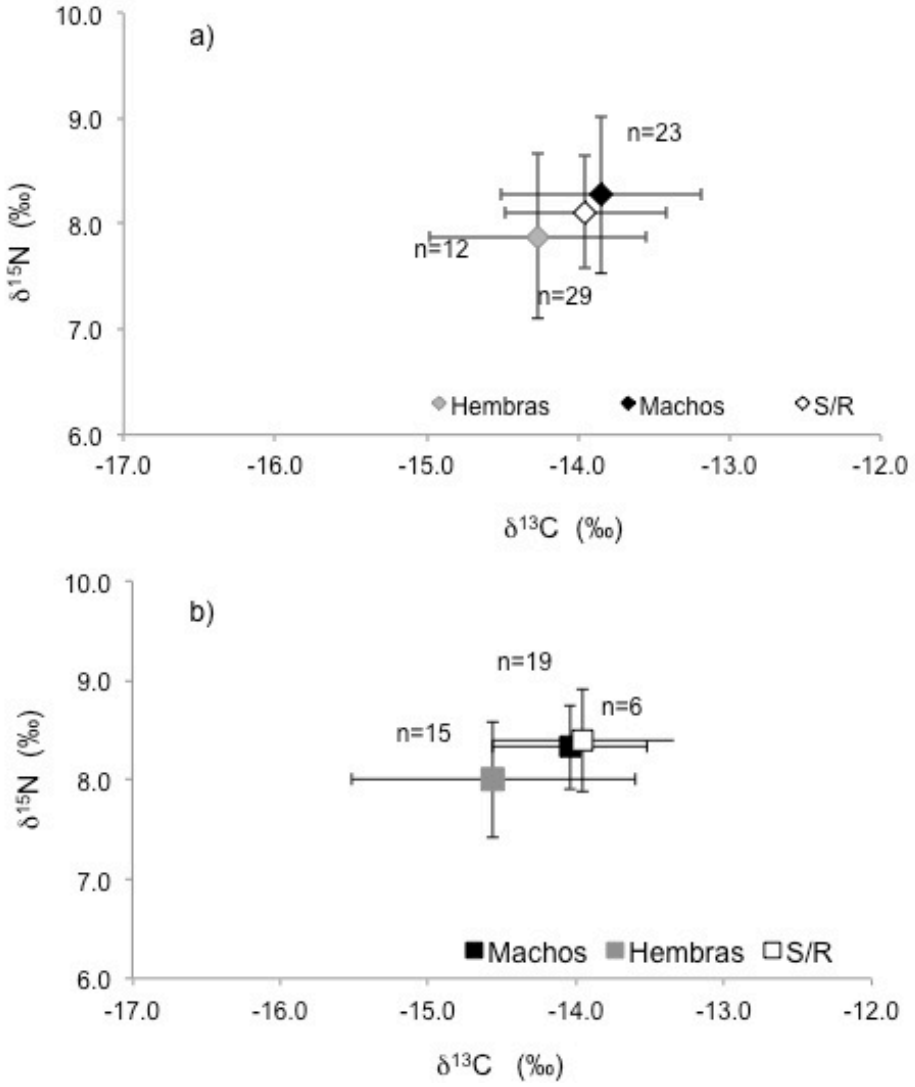

Figura 5. Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ por sexo en a) *R. typus* y b) *M. cf. birostris*

Segregación por talla en R. typus

La talla (longitud total=LT) de los tiburones ballena fue utilizado como indicador de madurez sexual. Tiburones <8 m fueron considerados juveniles y >8 m LT fueron considerados maduros y adultos (Norman *et al.* 2007).

Los valores isotópicos por diferencia de talla no mostraron diferencias significativas ($\delta^{13}C$ para juvenil: -14.0 ± 0.6‰ y adulto: -13.6 ± 0.6; F=2.095, *P*=0.13, y $\delta^{15}N$ para juvenil- 8.0 ± 0.6‰ y adulto: 8.5 ± 0.7‰; F= 2.929, *P*=0.06) (Fig. 6).

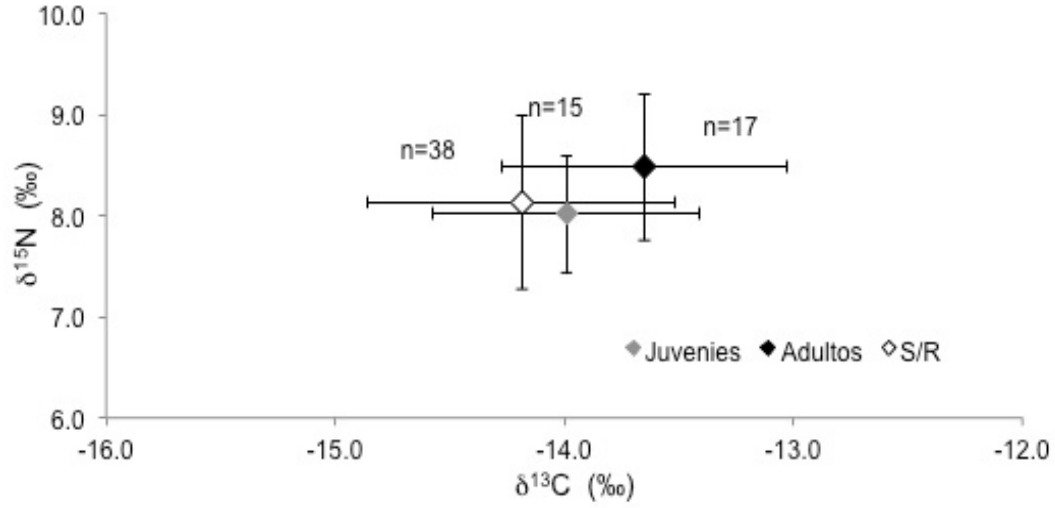

Figura 6. Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ por talla en tiburón ballena

Diferencias de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en TB entre zonas

Los valores del $\delta^{15}N$ en dermis de tiburón ballena no tuvieron diferencias significativas (F= 2.709, *P*=0.075) entre las zonas de colecta (Afuera: 8.3 ± 0.7‰; Cabo Catoche: 7.7 ± 0.6‰; Isla Contoy: 8.1± 0.5‰). Mientras que, los valores de $\delta^{13}C$ mostraron diferencias significativas (F= 3.176, *P*=0.049) entre zonas (Azul o Afuera: -13.9 ± 0.7‰; Cabo Catoche: -14.4 ± 0.5‰; Isla Contoy: -13.8±0.5‰) (Fig. 7a).

Se realizó una prueba post-hoc con el fin de saber entre que áreas se presenta la diferencia en los valores de $\delta^{13}C$, y las áreas de Cabo Catoche vs. Isla Contoy (*P*=0.047) fueron significativamente diferentes y no fue así para las áreas de Azul vs. Cabo Catoche (*P*=0.062), o Azul vs. Isla Contoy (*P*=0.941) (Fig. 7b).

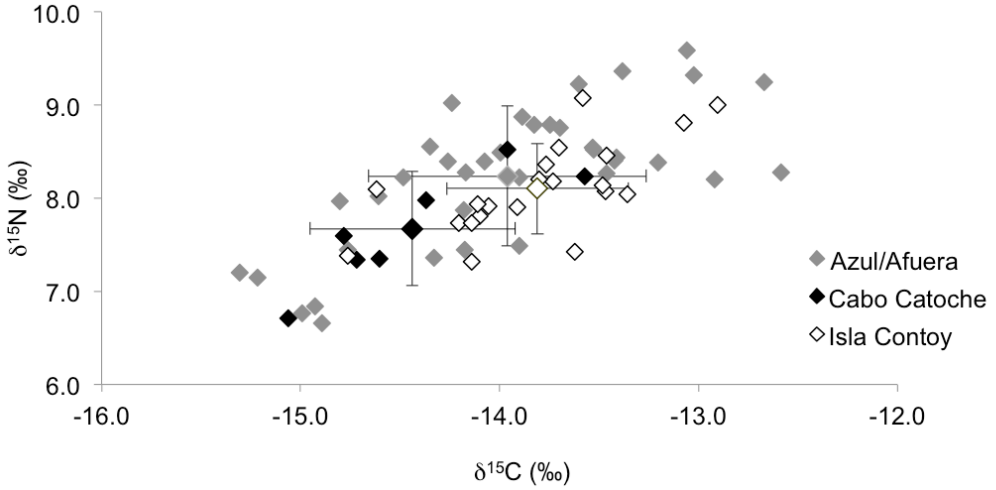

Figura 7a. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de TB entre tres zonas de avistamiento de tiburón ballena

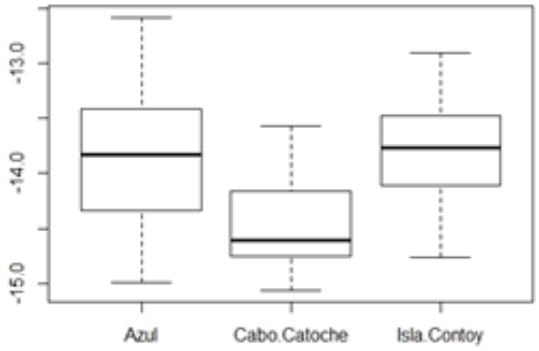

Figura 7b. Prueba post-hoc de los valores de $\delta^{13}C$ entre las 3 zonas de avistamiento de tiburón ballena.

Amplitud del nicho

Los valores isotópicos en piel de tiburón ballena (TB) estuvieron entre −15.1 a −12.6‰ para $\delta^{13}C$ y de 6.7 a 9.6‰ para $\delta^{15}N$, lo que implicó una diferencia de 2.5‰ para $\delta^{13}C$ y de 2.9‰ para $\delta^{15}N$. En el caso de la manta gigante (MG) los valores estuvieron entre -15.8 a -12.9‰ para $\delta^{13}C$ y de 7.2 a 9.8‰ para $\delta^{15}N$, implicando una diferencia de 3.2‰ para $\delta^{13}C$ y de 2.6‰ para $\delta^{15}N$.

No se encontraron diferencias significativas entre tiburón ballena y la manta gigante, tanto en $\delta^{13}C$ (TB: -13.9v± 0.6‰, MG: -14.4v± 1.1‰, W= 1121, p=0. 0.059) como en $\delta^{15}N$ (TB: 8.2v± 0.7 ‰, MG: 8.1v± 0.6‰, t= -0.762, p=0.449) (Fig. 8).

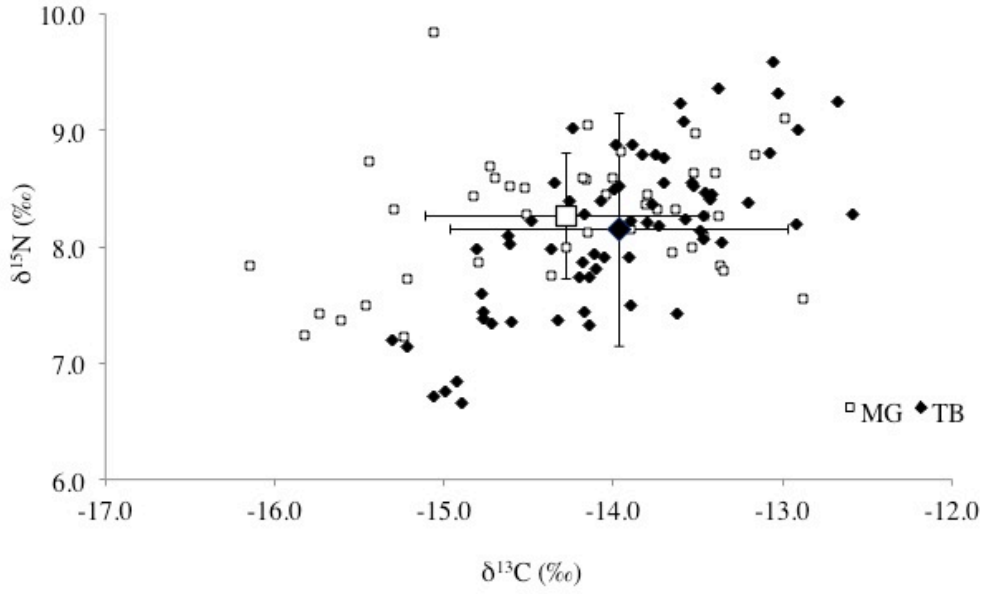

Figura 8. Diferencias entre las señales de isotopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ encontradas en piel de *R. typus* (TB) y *M. cf. birostris* (MG).

A partir de la técnica de isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en piel de tiburón ballena y manta gigante se realizó el análisis de amplitud de nicho por medio del método SIBER, con el fin de determinar sus estrategias tróficas y la posible superposición entre ambos elasmobranquios planctívoros en el área del Caribe mexicano (Fig. 9). El análisis de convex-hull muestra que se observa una mayor área en el polígono para *M. cf. birostris*, lo cual representa un nicho trófico más amplio en el aprovechamiento de los recursos, en comparación con tiburón ballena. Tampoco se encontraron diferencias entre la estimación bayesiana del área del elipse, por lo que se establece que las dos especies de elasmobranquios tienen una amplitud de nicho similar, con un valor de traslapo alto (0.7) (Tabla 2, Figura 9).

Tabla 2. Valores de áreas obtenidos por medio del análisis

	Área del elipse	Área del elipse corregida	Área del polígono	Valor de sobreposición
M. cf. birostris	1.28	1.31	5.41	0.69
R. typus	0.88	0.89	3.59	

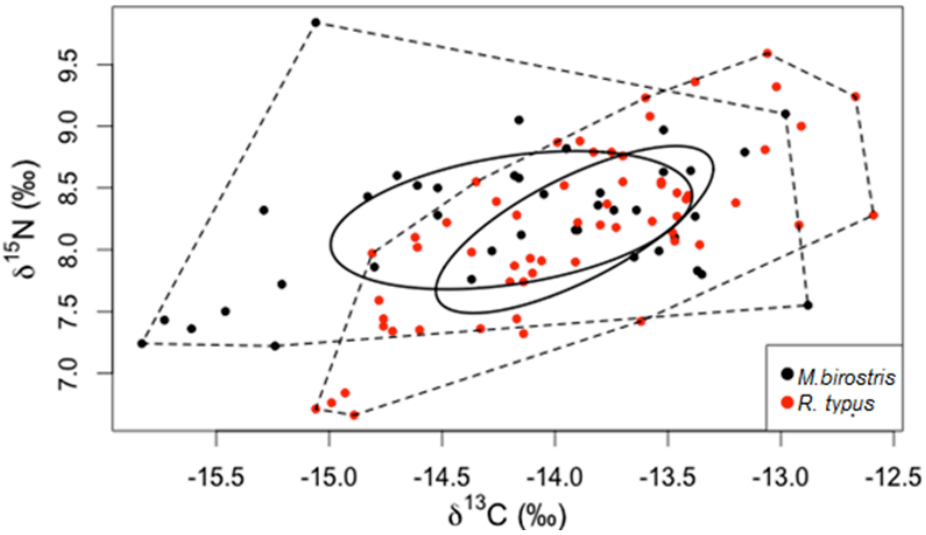

Figura 9. Análisis de amplitud de nicho trófico mediante la técnica Área Convex-hull. El polígono marca el área limitante de las señales isotópicas de ^{13}C y ^{15}N en *M. cf. birostris* y *R. typus* del Caribe mexicano.

Factor de discriminación

El factor de discriminación en piel de tiburón leopardo determinado para este estudio fue $\Delta^{15}N = 4.0 \pm 0.7$ y $\Delta^{13}C = 4.5 \pm 0.5$.

Nivel trófico

El análisis del nivel trófico de la manta y el tiburón ballena mostró que se alimentan a un nivel trófico de 2.7 y 2.6 respectivamente, y por lo tanto son considerados consumidores secundarios.

Presas potenciales

Se realizaron en total 42 arrastres de zooplancton durante el período de estudio (n_{2010}=10; n_{2011}=13; n_{2012}=12, n_{2013}=7). Se observó que los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de copépodos fueron menos enriquecidos en comparación al resto de los grupos de zooplancton. De forma inversa, el resto de los grupos de zooplancton, a excepción de los huevos de peces, presentaron valores de $\delta^{13}C$ mayores. En el caso de los huevos de peces, los valores de $\delta^{15}N$ fueron mayores con respecto al resto de las presas probables (Tabla 3, Fig. 10a).

Tabla 3. Valores de $\delta^{13}C$ $\delta^{15}N$ (promedio ± desviación estándar, en ‰) de distintos grupos de zooplancton analizados.

Grupo de zooplancton	N	$\delta^{15}N$ promedio	$\delta^{13}C$ promedio
Copépodos	11	5.9 ± 1	-19.8 ± 1.7
Misidáceos	4	7.1 ± 0.4	-17.2± 0.6
Quetognatos	2	7.9 ± 0.4	-17.0 ± 0.4
Sergéstidos	3	7.7 ± 1.8	-18.0 ± 1.5
Huevos de peces	12	10.6 ± 1.4	-19.5 ± 0.8
Zooplancton mixto	7	5.7 ± 1	-18.3 ± 0.4

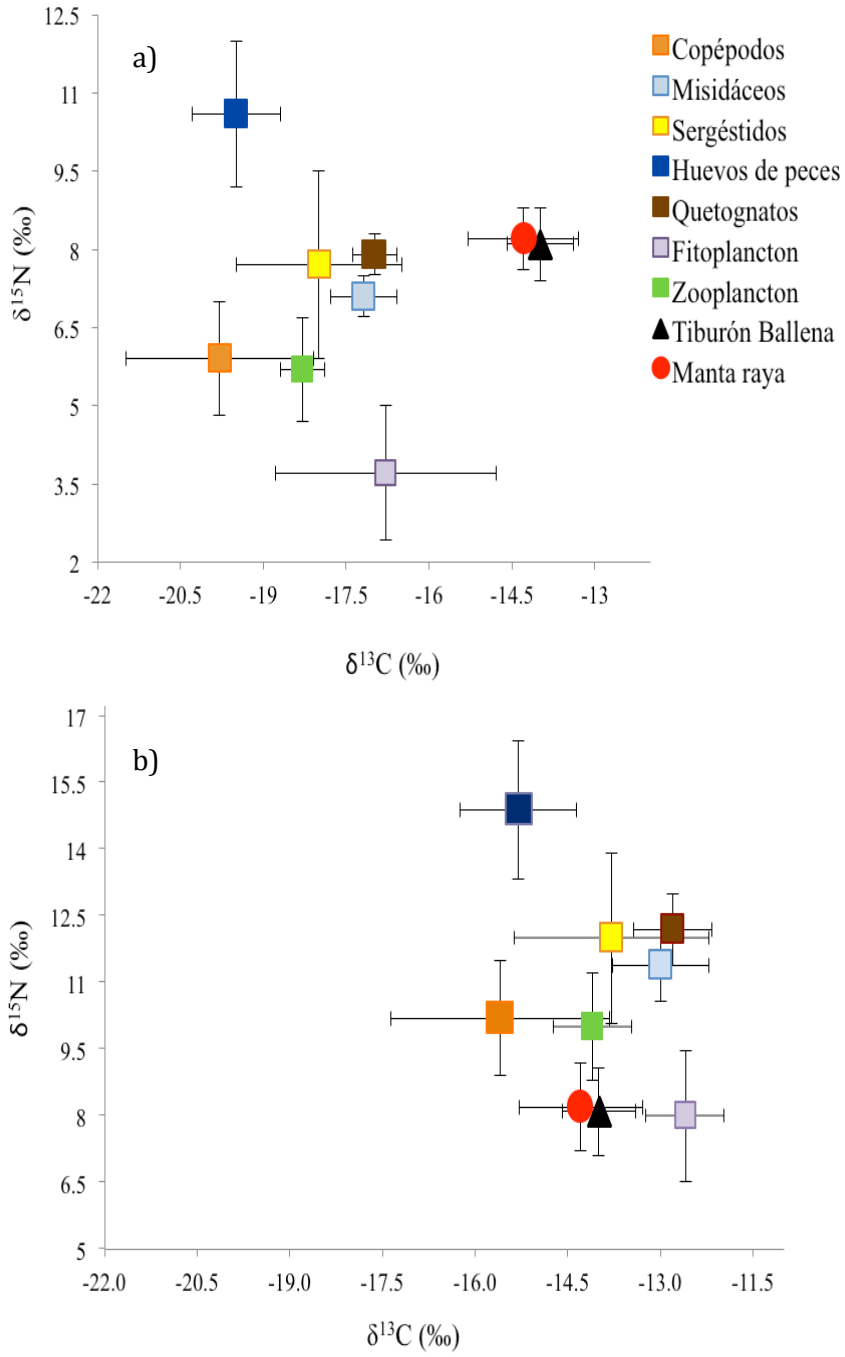

Figura 10. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los depredadores y sus presas potenciales de distintas áreas de agregación en el norte del Caribe mexicano: a) valores de presas no corregidos, b) valores de presas corregidos

Discusión

Segregación espacial, por sexo y talla en tiburón ballena y manta gigante

Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en el tejido del tiburón ballena no fueron significativamente diferentes entre los años de colecta (2010 al 2012). Estudios previos han registrado la presencia de los mismo individuos durante varios años (hasta incluso durante seis años consecutivos; Hueter *et al.* 2013), así como la permanencia de los tiburones ballena en la zona de estudio durante la temporada (de la Parra *et al*. 2011; Ramírez-Macías *et al.* 2012b; Hueter *et al.* 2013), por lo que también se ha sugerido que existe fidelidad al sitio por parte de los tiburones ballena.

La fidelidad al sitio en el caso del tiburón ballena ha sido registrada en algunas zonas de agregación, como en Australia (Meekan *et al*. 2006), Belice (Graham y Roberts 2007) y las Islas Maldivas (Riley *et al*. 2010). Aunado a ello, los valores isotópicos entre las tres localidades no fueron significativamente distintas, lo que sugiere que no existe segregación especial entre los individuos que visitan el área de estudio. Esto concuerda con los estudios de fotoidentificación de los tiburones entre las tres localidades analizadas en el Caribe mexicano (Ramírez-Macías *et al*. 2012b).

Lo mismo podría asumirse con base en los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ obtenidos para manta entre los distintos años. Estudios preliminares de fotoidentificación (Martínez-Urrea 2013) y datos satelitales (Graham *et al.* 2012), sugieren una fidelidad de las mantas al área de estudio.

La información sobre los patrones de abundancia, segregación y migración de los tiburones ballena aún son limitados (Taylor 1996; Colman 1997; Heyman *et al.* 2001; Wilson y Newbound, 2001; Duffy, 2002; Stewart y Wilson 2005; Rowat, 2007), aunque agregaciones costeras de tiburones ballena en Australia, Belice y Golfo de California, han mostrado una segregación por talla y sexo (Eckert y Stewart 2001; Wilson *et al.* 2006; Graham y Roberts 2007; Rowat *et al.* 2007; Ketchum *et al.* 2012).

Durante el período de estudio, se determinó que aproximadamente el 65% de los tiburones observados correspondían a individuos machos. Se ha determinado una proporción sexual de tiburones ballena de 2.6 machos a 1 hembra dentro de la "Reserva de la Biosfera del Tiburón Ballena", similar a lo reportado en la zona del Afuera (2.8: 1) (de la Parra *et al.* 2011; Hueter *et al.* 2013). La mayor presencia de juveniles así como de machos, aunado a la falta de segregación espacial entre los tiburones ballena que se alimentan en la zona y los valores isotópicos obtenidos durante el período de estudio, apoyan la idea que en el Caribe mexicano no existe una segregación por talla y sexo de los tiburones ballena.

Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en el tejido del tiburón ballena juveniles y adultos no mostraron diferencias significativas. En el Caribe Mexicano ya se ha reportado tiburones ballena juveniles y adultos alimentándose en la misma zona (Hueter *et al.* 2013). Sin embargo, en otras zonas se ha reportado segregación por talla para tiburones ballena. En el Golfo de California, Ketchum *et al.* (2012) han asociado la segregación por talla de tiburón ballena, a las preferencias alimentarias. En India,

Borell *et al.* (2011a) analizaron isótopos estables en músculo de tiburón ballena capturado por medio de la pesquería. Los resultados de este estudio sugieren que al aumentar la talla de los tiburones existe un cambio en su dieta debido al consumo de presas de mayor nivel trófico.

La segregación sexual por talla y edad también ha sido reportada en el tiburón peregrino *Cetorhinus maximus*, otro elasmobranquio planctívoro de gran talla, y también es un comportamiento que se ha reportado en otras especies de tiburones (e.g. Klimley 1988; Bres 1993; Robbins 2007). Una posible razón para explicar el porqué suceden estas segregaciones y características de talla en las agregaciones, puede ser que, solo los tiburones pequeños (y principalmente machos) se acercan a las costas. La segregación sexual en tiburones se conoce como un mecanismo en el cual las hembras ocupan hábitats diferentes, crecen más rápido y se alimentan de presas distintas, como es el caso de *S. lewini* (Klimley 1988).

En *R. typus*, hay poca evidencia para dar soporte a que el crecimiento sea un mecanismo para la segregación sexual, en parte debido a la gran ausencia de hembras en las agregaciones (Rowat y Brooks 2012). Además no se encontraron diferencias significativas entre los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ entre machos y hembras en el Caribe Mexicano. No obstante, los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ obtenidos en este estudio son levemente menores en hembras que en machos, lo que concuerda con lo encontrado por Borrell *et al.* (2011b).

En Mozambique se ha observado un fuerte sesgo de manta hembras, con respecto a los machos (3.5:1) (Marshall *et al.* 2011). En el Caribe mexicano, durante el período se registró que aproximadamente el 71% de los individuos eran hembras. Un estudio de fotoidentificación preliminar en la zona ha determinado que el 75% de las mantas observadas durante 2010 fueron hembras y que la proporción sexual de la población de manta rayas en la zona de estudio es de 3:1 (hembras:machos) (Martínez-Urrea 2012).

Se ha observado un sesgo sexual en el tiempo y espacio para otras especies de elasmobranquios (Klimley 1988; Anderson y Pyle 2003). Sin embargo, para las mantas en el Caribe Mexicano los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ no mostraron diferencias significativas entre machos y hembras, lo que sugiere que independientemente machos y hembras se alimentan de las mismas presas y en la misma zona.

Nivel trófico y nicho isotópico

Los valores de $\delta^{13}C$ empobrecidos son indicadores de alimentación pelágica ($\delta^{13}C$ = -22.2‰ a -21.7‰ para fitoplancton de origen pelágico), mientras que los valores enriquecidos representan una alimentación más costera/o bentónica ($\delta^{13}C$ = -17‰, para algas bentónicas (France 1995). Los valores de $\delta^{13}C$ obtenidos en piel de tiburón ballena *R. typus* y manta gigante *M. cf. birostris* (-13.9‰ y -14‰ respectivamente) sugieren una alimentación principalmente costera.

Los valores de origen costero, en el caso del tiburón ballena coindicen con los valores isotópicos obtenidos en músculo de tiburón ballena recolectado en tres zonas del Golfo de California por Hacohen (2007) y por Alderete (2010) en la zona de Cabo Catoche, frente a Isla Holbox.

Borell *et al.* (2011a) analizaron los valores isotópicos del tiburón ballena en Guajarat, India y obtuvieron valores de $\delta^{13}C$ de −17.9‰ a −14.7‰. Estos autores, señalaron un aumento de los valores de $\delta^{13}C$ con la longitud total, atribuida a diferencias intraespecífica en los patrones de movimiento y la heterogeneidad de las localidades en la que los individuos se alimentan.

En el Caribe mexicano, los tiburones ballena de menor talla (4m) registraron valores de $\delta^{13}C$ de -14.7‰; mientras que los de tallas mayores (>9m) registraron valores promedio de -13.6‰. Valores mayores fueron obtenidos por Borell *et al.* (2011a), quienes registraron valores de -17‰ en tiburones menores a los 4m; mientras que los de tallas mayores presentaron valores de −15‰, un cambio que indicaría una transición de una vida oceánica-pelágica a un hábitat relativamente más costero.

No se han publicado hasta la fecha estudios sobre la ecología trófica en *M. birostris* por medio de la técnica de isótopos estables. En la zona de estudio, Hinojosa (2009) realizó su tesis de investigación analizando los isótopos estables en piel. Este estudio se llevó a cabo durante una temporada de avistamiento de manta (mayo a septiembre 2008). En este estudio, se obtuvieron valores de $\delta^{13}C$ promedio de -13.9‰, similares a los obtenidos durante este estudio.

Estudios de isótopos estables en otra especie de manta *M. alfredi*, fue realizado por Couturier *et al.* (2013). En ese estudio obtuvieron valores de $\delta^{13}C$ enriquecidos en músculo (-14.6‰). Los autores sugieren que las mantas arrecifales no se alimentan exclusivamente de zooplancton pelágico. Por medio de un análisis de ácidos grasos en músculo de la manta, los autores determinaron que esta especie se alimenta también de zooplancton demersal. En *M.cf. birostris*, no se tiene estudios de ácidos grasos y sin marcas que registren la profundidad, no se puede confirmar que las mantas en esta zona realicen migraciones verticales para alimentarse (Graham *et al.* 2012).

Por otro lado, el análisis de la interpretación isotópica depende de si se tiene el conocimiento del fraccionamiento isotópico, también referido como el factor de discriminación. Hasta la fecha, en tiburones, el factor de discriminación ha sido determinado para músculo, plasma, hígado, cartílago de vertebras (Hussey *et al.* 2010; Kim *et al.* 2012a; Malpica *et al.* 2013). Hussey *et al.* (2011) discuten la posibilidad de usar aletas de tiburón como un tejido alternativo, y sugieren que la piel podría tener una tasa de recambio rápida.

El factor de discriminación determinado en tiburones leopardo durante este estudio fue $\Delta^{15}N$= 4.0 ±0.7 y $\Delta^{13}C$= 4.5 ±0.5. Este factor de discriminación en tiburones es mayor a lo determinado para otros tejidos (músculo, sangre, hígado). Un estudio preliminar de aminoácidos en piel de tiburones ballena reveló alto contenido de glicina en el tejido de piel (Hacohen-Domené, unpubl. data). La glicina, está enriquecida en ^{13}C comparado con otros aminoácidos, por lo que los

valores de $\delta^{13}C$ son mayores a los que se han determinado en músculo (Kim *et al.* 2012b).

El nivel trófico (NT) de los tiburones ballena *R. typus* (NT=2.6) y manta gigante *M. cf. birostris* (NT=2.7) sugiere que ambos depredadores son consumidores secundarios. Estrada *et al.* (2003) calcularon en el tiburón peregrino *Cetorhinus maximus*, elasmobranquio filtrador, que se alimenta principalmente de copépodos (Sims *et al.* 2005) un valor de posición trófica de 3.2.

En el caso del tiburón ballena, Borell *et al.* (2011b) determinaron un valor de posición trófica de 3.2 en tiburones ballena capturados por medio de la pesquería en Guajarat, India. Couturier *et al.* (2013) estimaron para *Manta alfredi*, en biopsias obtenidas de mantas arrecifales en Mozambique y Australia, un valor de posición trófica de 3. Es posible que la diferencia en los valores obtenidos se deba a la diferencia en la elección del organismo considerado como base y el factor de fraccionamiento utilizado.

Estudios previos han mostrado que el traslape trófico de nicho puede variar con la disponibilidad de las fuentes renovables y la productividad del sistema. Un traslapo trófico puede suceder cuando el espacio y los recursos se vuelven un factor limitante en la presencia de múltiples especies con nicho trófico similar (Pimm 2002).

El análisis de amplitud de nicho entre manta y tiburón ballena muestra una mayor área del polígono para la manta, lo que refleja un nicho trófico más amplio en el uso de los recursos, comparado al tiburón ballena. El análisis de amplitud de

nicho también muestra que ambas especies tienen una amplitud de nicho similar y un traslapo similar. La falta de diferencias entre las estimaciones Bayesianas del área de elipses, establece que ambas especies de elasmobranquios tienen una amplitud de nicho similar (Fig.9). El traslape trófico observado en este estudio puede ser explicado como un resultado de recursos favorables y abundantes, como el zooplancton, una fuente abundante en un sistema altamente productivo, presente en el Caribe Mexicano, cuando las mantas y los tiburones ballena están presentes.

Análisis depredador vs. presas potenciales

El análisis de los parches de plancton asociados a los tiburones ballena han determinado que los tiburones se alimentan de parches de zooplancton dominados por sergéstidos, copépodos calanoideos y larvas de peces (Motta *et al.* 2011; de la Parra *et al.* 2011), presas abundantes durante el período de estudio. Por otro lado, en el caso de las mantas gigantes, Graham *et al.* (2012) sugieren que las mantas se alimentan principalmente de tres presas principales, los copépodos, los quetognatos y los huevos de peces en la zona de estudio.

En general los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ mostraron valores más enriquecidos en los copépodos en comparación con el resto de los grupos de zooplancton. Además los valores de $\delta^{15}N$ en los huevos de pez representaron valores altos.

Al graficar los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de ambos depredadores y sus presas potenciales y al aplicarle el factor de discriminación a los valores de las presas

potenciales, con el fin de analizar el traslapo con los valores de piel del tiburón ballena y la manta en el área de estudio, se observó que no representan a las presas de la zona de estudio (Fig. 10b). Este resultado muestra que, a pesar de que el área de estudio es un sitio de alimentación para ambos depredadores, las presas de la zona no se representan en los valores isotópicos de piel recolectada.

Una de las limitantes de la técnica de los isótopos estables es la tasa de recambio de cada uno de los tejidos. Según Carlisle *et al*. (2012) se define como el periodo en el que el valor del isótopo estable es discriminado e incorporado en el tejido del consumidor y este refleja la señal isotópica de un nuevo recurso alimenticio, después de un cambio entre dietas isotópicamente distintas.

Los tejidos con alto metabolismo (ej. hígado) representan más rápidamente los cambios en la dieta que los tejidos de menor actividad metabólica (ej. músculo, cartílago) y como resultado representaran un período más corto y reciente de la dieta alimenticia (Tieszen *et al.* 1983; MacNeil *et al.* 2005).

Además, la tasa de recambio isotópico puede variar entre tejidos, probablemente como resultado de tasas de renovación proteica distintas (Carleton y Martínez del Rio 2005). Hasta la fecha existen estudios sobre la tasa de recambio de tejidos en tiburones (MacNeil *et al.* 2006; Matich *et al.* 2010; Kim *et al.* 2012b), y ninguno para piel de tiburones.

En músculo del tiburón *Carcharhinus plumbeus* y la raya *Potamotrygon motoro* se ha sugerido una tasa de recambio relativamente larga, con una tasa de recambio isotópica luego de periodos mayores a un año (MacNeil *et al*. 2006;

Logan y Lutcavage 2010). En dermis de tiburón blanco se ha sugerido que la tasa de recambio puede ser menor al músculo (Carlisle *et al.* 2012). Sin embargo estos autores mencionan que es necesario llevar a cabo trabajos experimentales para evaluar la dinámica de la incorporación isotópica del colágeno dérmico en elasmobranquios.

El tiburón ballena y la manta, realizan grandes migraciones entre las áreas de alimentación, por lo que es posible que los valores isotópicos reflejados en piel de tiburón ballena correspondan a los de otra zona previa de alimentación.

Estudios por medio de marcas satelitales colocadas a tiburones ballena en la zona de estudio, han demostrado que los tiburones ballena realizan cambios de ambientes entre las zonas de alimentación a lo largo de su ruta migratoria en el Golfo de México, el noroeste del Caribe y el estrecho de Florida (Hueter *et al*. 2013). Previos a la llegada al Caribe Mexicano, los tiburones se encuentran alimentándose de Febrero a Junio en Gladden Spit, Belice (Graham y Roberts 2007). Además se ha registrado la presencia de tiburones observados en el caribe Mexicano en Honduras, Belice y el norte del Golfo de México (Graham y Roberts 2007; Hueter *et al.* 2013).

En el caso de la manta, los resultados de observación y estudios de marcado en manta en el área por Graham *et al*. (2012), mostraron que las mantas que fueron marcadas en aguas eutróficas, alimentándose de copépodos, posteriormente fueron encontradas alimentándose de huevos de peces, en aguas oligotróficas, lo que prueba que las mantas pueden cambiar entre distintos hábitats

(zonas de alimentación), así como entre presas. Sin embargo, no se sabe de donde viene y a donde se dirige la manta antes y después de la zona de estudio. Incluso, pescadores y prestadores de servicio han comentado que las mantas se encuentran en la zona durante todo el año. No obstante, si este fuera el caso se reflejarían las presas de la zona en los valores isotópicos de la piel de la manta recolectada durante el período de estudio.

Capitulo 2

Variabilidad estacional en la distribución del tiburón ballena *Rhincodon typus* y la manta gigante *Manta cf. birostris* y la evaluación de la idoneidad de su hábitat en el Caribe mexicano

Introducción

El análisis de la relación entre especies y su ambiente ha sido de gran importancia en ecología. Las especies marinas generalmente están asociadas a hábitats biológicos o físicos específicos, por lo que el interés por entender el efecto de las condiciones ambientales en los patrones de distribución y abundancia de las especies ha aumentado (Elith *et al*. 2011).

En el caso de la manta y el tiburón ballena, aunque difieren en algunos aspectos sobre su ecología, ambas especies se alimentan principalmente de zooplancton (Stevens 2007; Nakaya *et al*. 2008; Sims 2008; Couturier *et al*. 2012). Esta dependencia sobre el zooplancton vincula los avistamientos de elasmobranquios planctívoros a las variables ambientales, ya que la distribución y la abundancia de sus presas dependen de los cambios ambientales (Boucher *et al*. 1987; Richardson 2008).

Los tiburones ballena y las mantas tienden a agregarse de manera periódica o estacional en localidades subtropicales y tropicales alrededor del mundo (Stevens 2007; Kashiwagi *et al*. 2011). La causa principal de estas

agregaciones es la alimentación (Wilson *et al*. 2001; Anderson *et al*. 2011), aunque se ha observado que las mantas también se agregan en estaciones de limpieza, zonas de arrecifes, o en zonas costeras para aparearse en épocas específicas del año (Marshall y Bennett 2010a,b).

La información ecológica sobre la distribución espacial y la preferencia de hábitat para ambos elasmobranquios planctívoros, así como los factores ambientales que afectan su distribución, es limitada, sobre todo en el caso de las mantas. Trabajos de investigación previos han relacionado como las variables ambientales afectan la presencia de los elasmobranquios planctívoros, enfocándose principalmente en la temperatura superficial del mar (TSM) y concentraciones de clorofila-a (Rohner *et al*. 2013).

Los modelos de distribución de especies (MDS), son métodos para predecir la idoneidad del hábitat, utilizando únicamente datos de presencia (datos de avistamientos) y relacionar variables ambientales a la presencia de la especie (Philipps *et al.* 2006; Elith y Leathwick 2009). En este estudio se utilizó el modelo de máxima entropía (MaxEnt) (Phillips *et al.* 2006), un enfoque apropiado cuando los censos biológicos sistemáticos son escasos/o limitados en cuanto a cobertura. Este modelo genera sus propias ausencias, denominadas "background" por lo que no es necesario introducir datos de ausencia en el programa

El identificar las áreas de mayor importancia ecológica en la distribución de una especie, es necesario para realizar un manejo turístico sustentable del tiburón ballena y la manta en el área de estudio, así como asegurar la integridad de su

hábitat en el área de estudio. Por lo que el objetivo principal de este capítulo es determinar la idoneidad del hábitat del tiburón ballena y las mantas en el norte del Caribe Mexicano por medio del modelo de distribución de máxima entropía (MaxEnt). Además se analizó la distribución espacial y temporal de ambas especies y su respuesta a distintos factores ambientales durante censos de avistamientos realizados durante 2006-2012.

Materiales y Métodos

Censos marinos

Se recolectaron datos de presencia (avistamientos) de mantas en el área de estudio, durante Marzo a Septiembre 2006-2011. Los datos de avistamientos de mantas gigantes se obtuvieron de dos sets de datos (2006 – 2011). El primer set se obtuvo de censos de mantas no estandarizados, realizados por parte del Proyecto Manta Caribe en el área de estudio. El segundo set consistió de avistamientos recolectados de manera incidental durante los censos de tiburón ballena realizados por el "Programa de monitoreo del hábitat de tiburón ballena CINVESTAV/PRONATURA". Ambos sets de datos independientes comprendieron un período de 6 años. Se unieron los datos de avistamiento independientemente de la fuente de datos, para representar el número de avistamiento de mantas presentes en el área a de estudio.

En cuanto a los datos de presencia (avistamiento) de tiburón ballena, estos se recolectaron durante mayo a septiembre del 2008 al 2012, con censos de

superficie no estandarizados. Durante el 2008-2009, los datos de avistamientos se obtuvieron a partir de los censos realizados por parte del Proyecto Dominó; durante los años siguientes los datos de avistamiento se obtuvieron a partir de los censos realizados por medio del "Programa de monitoreo del hábitat de tiburón ballena CINVESTAV/PRONATURA" y por parte de "Ch'ooj Ajauil AC".

Los censos de mantas y tiburón ballena se realizaron en la plataforma continental cerca de la Isla Holbox e Isla Contoy, al norte de Cabo Catoche (Fig. 1). Los censos incluyeron todas las localidades donde históricamente se ha reportado la presencia de tiburones ballena, entre Isla Holbox y la punta norte de la Isla Contoy. La zona de estudio está localizada dentro de la "Reserva de la Biosfera Tiburón Ballena" adyacente a la zona federal del Área protegida de Yum Balam. Los censos también incluyeron el área conocida como "Afuera". La posición geográfico de cada tiburón ballena y manta avistado(a) se registró por medio de un geo-posicionador (GPS Garmin map76).

Variables ambientales

Las variables ambientales seleccionadas para este estudio fueron: temperatura superficial del mar (TSM), clorofila-a (Cl-a), productividad primaria (PP) batimetría (bati), y tres variables derivadas de la batimetría: distancia a la costa (D. Costa, en km), pendiente (en grados), y aspecto (dirección de la pendiente, en grados). Se seleccionó este set de variables ambientales, ya que se ha observado que la distribución de las mantas y los tiburones ballena se relaciona estrechamente con

un intervalo de temperaturas, disponibilidad de alimento (inferido a partir de Cl-a y PP), y algunas características físicas del fondo del mar. Todas las variables ambientales se obtuvieron a partir del Programa de acceso a datos de la División de Investigación del Medio Ambiente (ERDDAP; http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html). La resolución espacial de las variables era distinta, por lo que se agregaron todas en celdas de ~0.041grados por medio del paquete raster (Hijmans 2014) de R (R Core team, 2014). Además para realizar la modelación estadística se calcularon valores promedio de TSM, Cl-a y PP. También se generaron valores promedio de las variables utilizadas.

Modelo de Distribución de Especies

Los modelos de distribución de especies (SDM por sus siglas en inglés) son ampliamente utilizados para predecir la distribución espacial total o potencial de una especie. Estos modelos han sido utilizados de manera exitosa para modelar la distribución tanto de especies marinas como terrestres. El tipo de modelo estadístico específico seleccionado para predecir la preferencia de hábitat de una especie en particular depende del tipo de datos disponibles (ej. presencia/ausencia vs. solo presencia). Por ejemplo, si los datos consisten de registros de presencia/ausencia o registros de abundancia, se pueden utilizar por ejemplo modelos de regresión logísticos tales como los modelos lineales generalizados (GLM por sus siglas en inglés) o modelos aditivos generalizados (GAM-por sus siglas en inglés).

Si los datos consisten únicamente de datos de presencia, el modelo de máxima entropía (MaxEnt) es el más conveniente (Elith *et al*. 2011). El modelo MaxEnt estima la distribución probable de la especie e identifica la distribución probable de máxima entropía, sujeto a un set de limitantes que representan información incompleta en relación a la distribución de la especie (Phillips *et al*. 2006).

Se utilizó el modelo de MaxEnt para evaluar la idoneidad del hábitat del Caribe Mexicano y sus áreas adyacentes (20–24°N y 90–86°W) de Mayo a Septiembre. Además se analizó la variabilidad estacional en la distribución de ambas especies. Para modelar, se utilizaron las 7 variables descritas anteriormente. Los datos ambientales se agregaron por mes en celdas de 0.041° x 0.041°, debido a que esta fue la mayor resolución espacial de las variables ambientales. El desempeño del modelo fue evaluado de acuerdo al área debajo de la curva (AUC por sus siglas en inglés) (Wiley *et al.* 2003). Para este estudio los valores de AUC se evaluaron de acuerdo utilizando el criterio de Phillips *et al.* (2006), en el que un valor de AUC <0.5 indica un mal desempeño, un valor de AUC= 0.5-0.7 indica un bajo desempeño, el valor de AUC>0.7 demuestra un desempeño mejor que al azar, y un valor de AUC de 1 muestra una discriminación perfecta, por lo tanto muy buen desempeño.

Para predecir la distribución espacial de la probabilidad de ocurrencia del tiburón ballena y la manta gigante en el Caribe Mexicano, se utilizó el mejor ajuste del modelo; estas predicciones pueden ser interpretadas como un índice de idoneidad del hábitat. Además, se utilizaron datos ambientales de 5 meses (Mayo,

Junio, Julio, Agosto y Septiembre), meses en los que se observaron la mayor parte de los organismos, con el fin de evaluar y describir la variabilidad estacional de las especies en el Caribe Mexicano.

Resultados

Distribución espacial de *R. typus* y *M. cf. birostris*

Los datos de presencia de tiburón ballena incluyeron en total 250 ocurrencias, recolectadas durante Abril a Septiembre (2008 al 2012). Sin embargo el período en el cual se observó la mayor cantidad de mantas fue de Mayo a Septiembre. La mayor parte de los organismos se observaron en la zona oceánica denominada como el “Afuera”, frente a Isla Mujeres. También se observaron organismos en aguas poco profundas, al noroeste de la Isla Contoy y al frente de Cabo Catoche. De manera general, los tiburones ballena se observaron sobre la isobata de los 100m (Fig. 11).

Los datos de presencia para manta incluyeron en total 149 ocurrencias, recolectadas desde Marzo a Septiembre, durante el 2006 al 2011. De igual manera, el período en el cual se observó la mayor cantidad de mantas fue de Mayo a Septiembre. La mayor parte de los organismos se observaron en aguas cercanas a la costa, frente a la Isla Holbox y Cabo catoche y al noroeste de Isla Contoy. Se observaron pocos organismos en la zona oceánica del “Afuera”,

localizada frente a Isla Mujeres. Además, las mantas se observaron sobre la isobata de los 100m (Fig. 12).

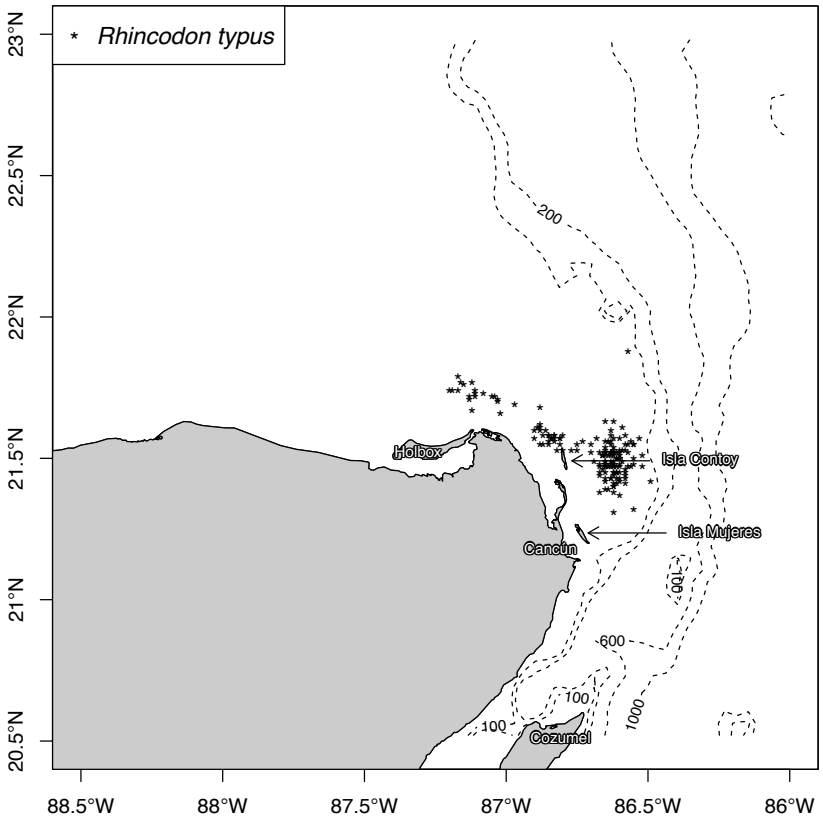

Figura 11. Avistamientos de tiburones ballena en la zona de estudio durante 2008-2012 (las estrellas representan la posición geográfica de los avistamientos de tiburones ballenas durante el periodo 2008-2012, las líneas discontinuas representan las isobatas en metros).

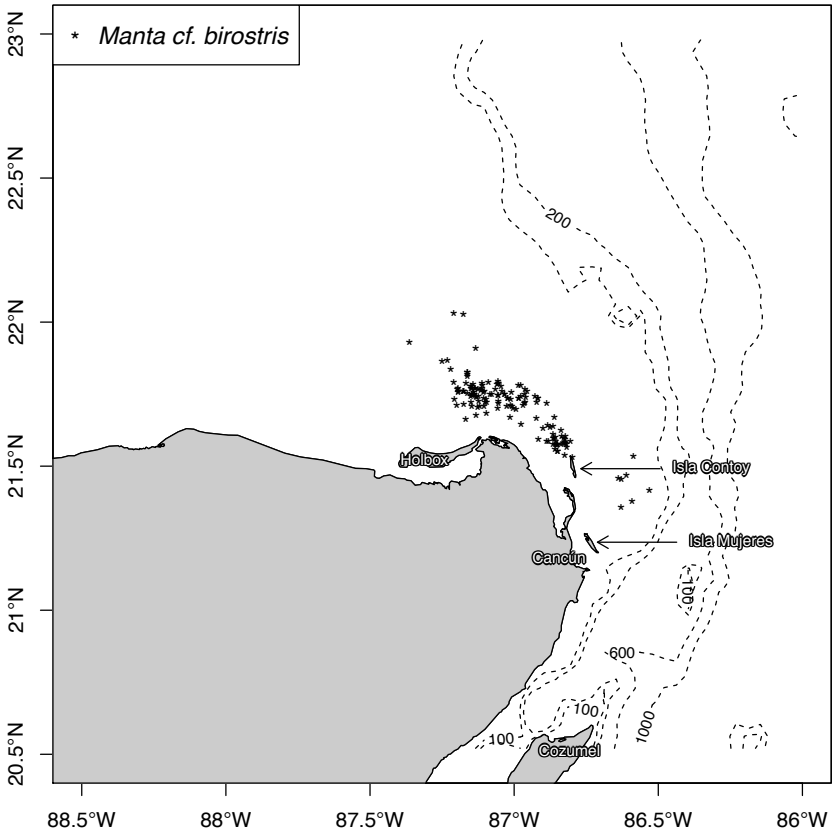

Figura 12. Avistamientos de manta rayas en la zona de estudio durante 2006-2011 (las estrellas representan la posición geográfica de los avistamientos de manta rayas durante el periodo 2007-2011, las líneas discontinuas representan las isobatas en metros).

Variación del ambiente

En cuanto a las condiciones ambientales, se observó TSM más frías durante Enero a Febrero (TMS promedio = 24.8°C), mientras que los valores de TSM más cálidos se observaron durante Agosto a Septiembre (TSM promedio=

29.1°C) (Fig. 12). Además, se observó un período de transición durante Mayo a Septiembre.

En cuanto a la Cl-a, los valores más altos se observaron durante Julio (Cl-a promedio= 1.7 mg C m^{-3}); mientras que en Noviembre y Diciembre, se observaron los valores de Cl-a mínimos (Cl-a mínimo= 0.9 mg C m^{-3}) (Fig. 12). Esto concuerda con los valores de PP máximos registrados en la zona, los cuales se registraron durante Julio (PP promedio = 2766.7 mg C m^{-2} day^{-1}) (Fig. 12).

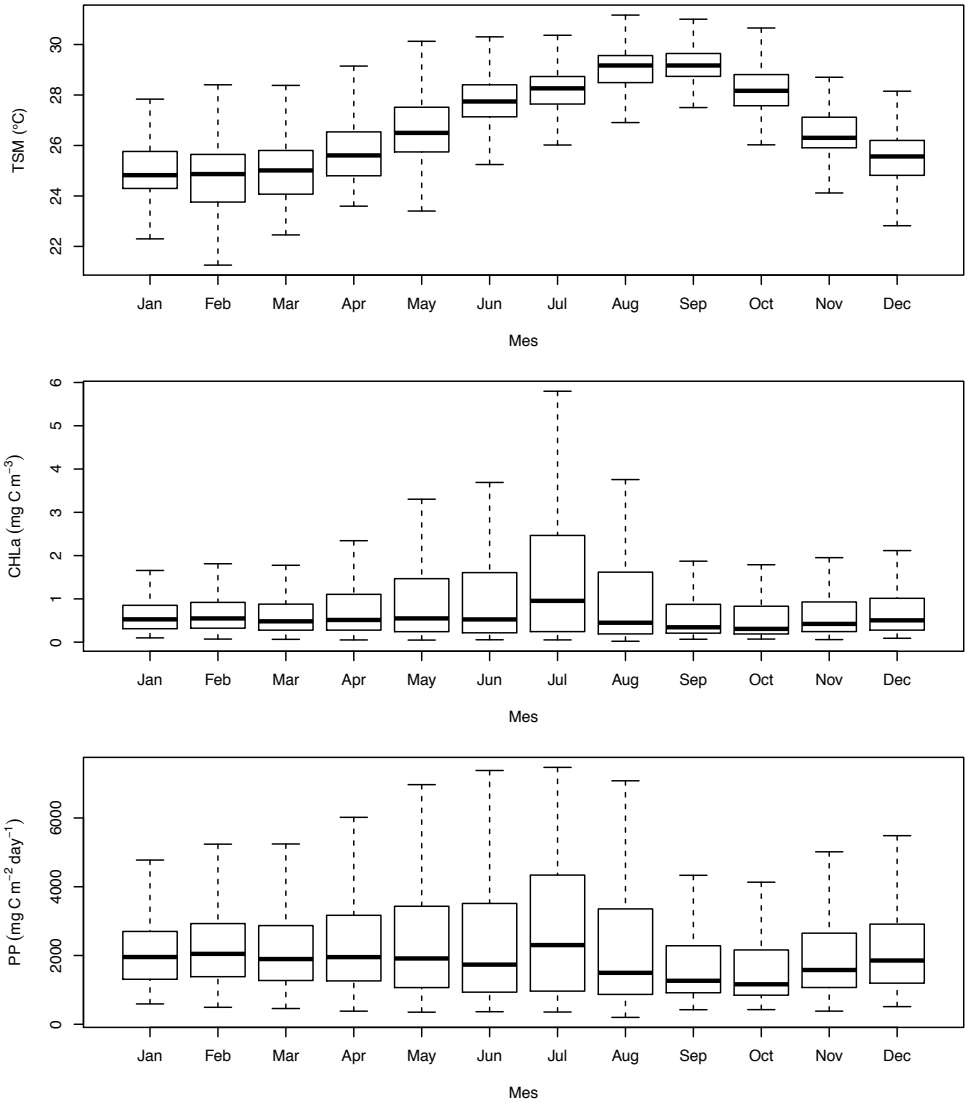

Figura 12. Variación estacional de las variables ambientales en el Caribe Mexicano durante 2006-2012.

Modelo de MaxEnt

R. typus

El modelo de MaxEnt produjo un valor de área debajo de la curva (AUC) de 0.981. En cuanto a las variables ambientales, se observó que la distancia a la costa, fue la variable con mayor influencia sobre el modelo MaxEnt (Tabla 4). Sin embargo, durante el periodo de 5 años (2008-2012) las variables más relevantes (en orden de importancia) fueron distancia a la costa, batimetría, pendiente, el aspecto (la dirección de la pendiente), TSM, PP y Cl-a. El porcentaje de contribución de cada variable fue distancia a la costa= 62.8%, batimetría= 16.7%, pendiente = 5.7%, Aspecto= 5.4%, TSM= 5%, PP=2.5% y Cl-a=2 (Tabla 4).

Tabla 4. Contribución relativa de las variables ambientales para el tiburón ballena calculado a partir del modelo de distribución de máxima entropía.

Variable	Contribución (%)	Importancia (%)
Aspecto	14.2	5.4
Batimetría	12.7	16.7
Clorofila-a	12	2
Distancia a la Costa	49.3	62.8
Producción primaria	3.6	2.5
Temperatura Superficial del Mar	3.2	5
Pendiente	5.1	5.7

M.cf. birostris

El modelo de MaxEnt produjo un valor de área debajo de la curva (AUC) de 0.971. En cuanto a las variables ambientales, se observó que la Cl-a y la distancia a la costa, fueron las variables con mayor influencia sobre el modelo MaxEnt. Sin

embargo, durante el periodo de 6 años (2006-2011) las variables con mayor importancia (en orden de importancia) fueron distancia a la costa, batimetría, PP, pendiente, TSM, Cl-a y el aspecto (la dirección de la pendiente). El porcentaje de contribución de cada variable fue Cl-a= 47.8%, distancia a la costa= 19%, PP= 17.9%, Aspecto= 8.3, batimetría= 4.9%, TSM= 4.6% y pendiente = 0.9 (Tabla 5).

Tabla 5. Contribución relativa de las variables ambientales para la manta gigante calculado a partir del modelo de distribución de máxima entropía.

Variable	Contribución (%)	Importancia (%)
Aspecto	8.3	1.1
Batimetría	4.9	15.4
Clorofila-a	44	1.6
Distancia a la Costa	19	64.9
Producción primaria	17.9	7.3
Temperatura Superficial del Mar	4.6	3.4
Pendiente	0.9	6.2

El efecto de las variables ambientales sobre la especie se evaluó por medio de gráficas de dependencia parcial, también conocidas como gráficas de efectos. Estas gráficas sugieren que la posibilidad de observar tiburón ballena en la zona de estudio es mayor cuando la TSM es mayor a 28°C, a valores de PP altos (> 3000 $gCm^{-2}d^{-1}$), en aguas poco profundas y en zonas cerca de la costa (Fig. 13). De igual manera, el modelo predice que la posibilidad de observar mantas gigantes en la zona de estudio es mayor cuando, la TSM es mayor a 27°C, a

valores de PP altos (> 300 $gCm^{-2}d^{-1}$), en aguas poco profundas y en zonas cerca de la costa (Fig. 14).

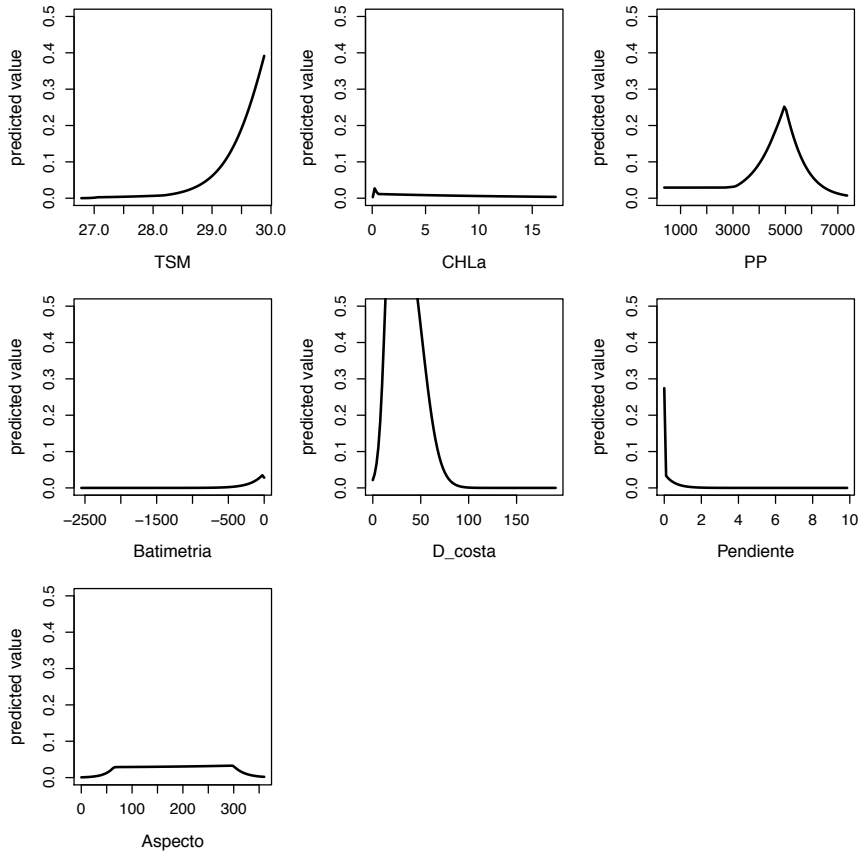

Figura 13. Efecto de las variables predictivas en la presencia del tiburón ballena *R. typus*, explicado por el modelo MaxEnt. El eje y representa la probabilidad de presencia**.**

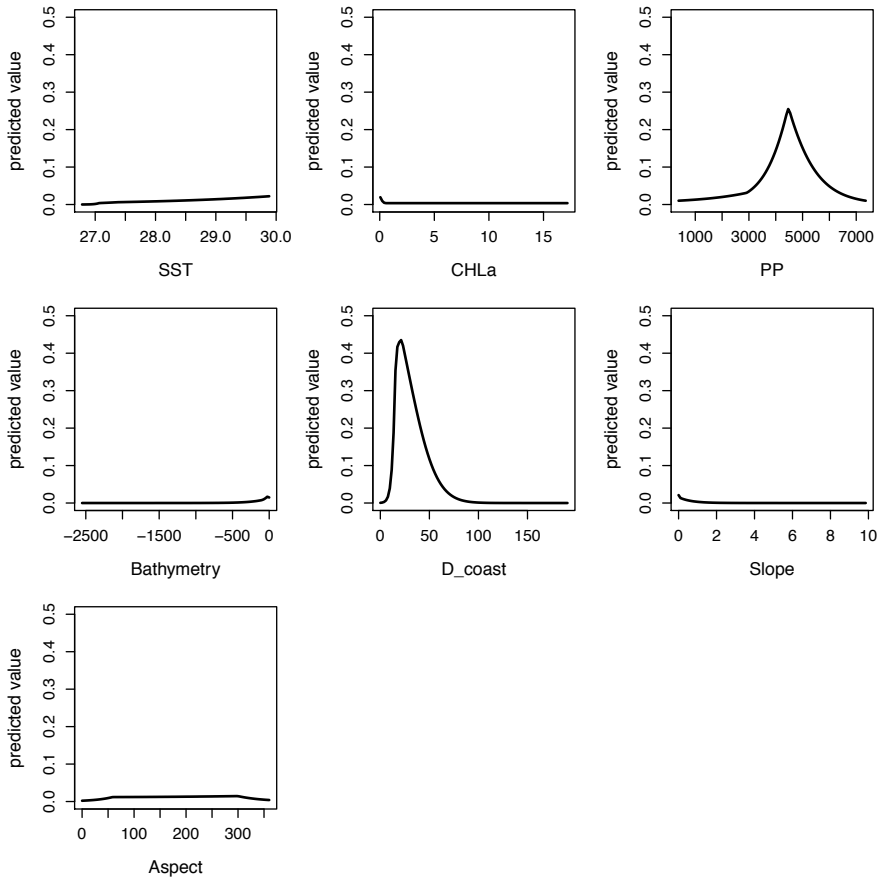

Figura 14. Efecto de las variables predictivas en la presencia de la manta gigante *Manta cf. birostris*, explicado por el modelo MaxEnt. El eje y representa la probabilidad de presencia.

Los mapas de predicción de hábitat muestran idoneidad del hábitat en las zonas localizadas en la zona este de la Península de Yucatán, frente a Islas Mujeres (60-80%). Además el modelo predijo idoneidad del hábitat para el tiburón ballena al noreste de la Isla Holbox y Cabo Catoche (40-60%) y al noreste de Isla Contoy (40%). Por otro lado, el modelo predijo una menor idoneidad (<40%) del

hábitat para el tiburón ballena en las zonas costeras localizadas al oeste de la Península de Yucatán (Fig. 15).

Asimismo, los mapas de predicción de hábitat mensuales mostraron una mayor idoneidad del hábitat durante los meses de Julio, Agosto y Septiembre, mediana durante Junio y menor durante Mayo (Fig. 16). En mayo el modelo predice mayor idoneidad en la zona localizada el noreste de Isla Contoy y frente a Isla Mujeres. En Junio, las zonas localizadas al noroeste muestran mayor idoneidad. Finalmente durante Julio a Agosto, el modelo predice mayor idoneidad en el noreste de la Península de Yucatán, en las áreas localizadas el frente de Isla Contoy e Islas Mujeres, así como al frente de Holbox y Cabo Catoche. En septiembre el modelo predice una mayor idoneidad del hábitat en las zonas localizadas el noreste de la Península, sin embargo también se observa idoneidad del hábitat en la zona oeste.

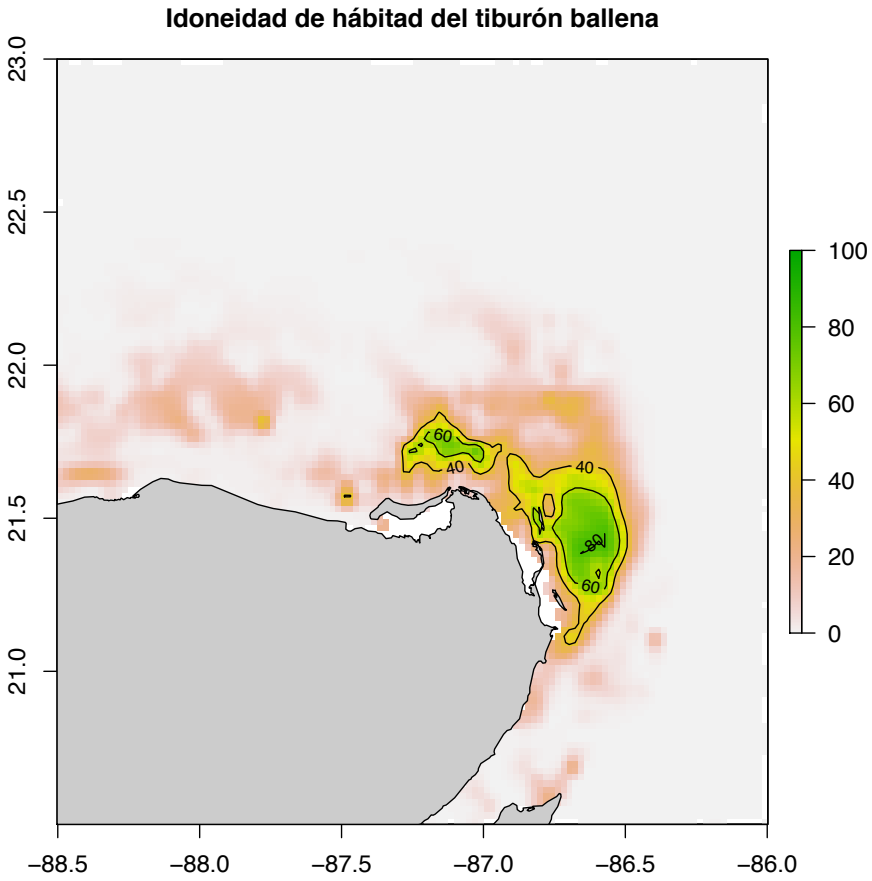

Figura 15. Mapas de la idoneidad de hábitat del tiburón ballena *R. typus* en el Caribe Mexicano. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje.

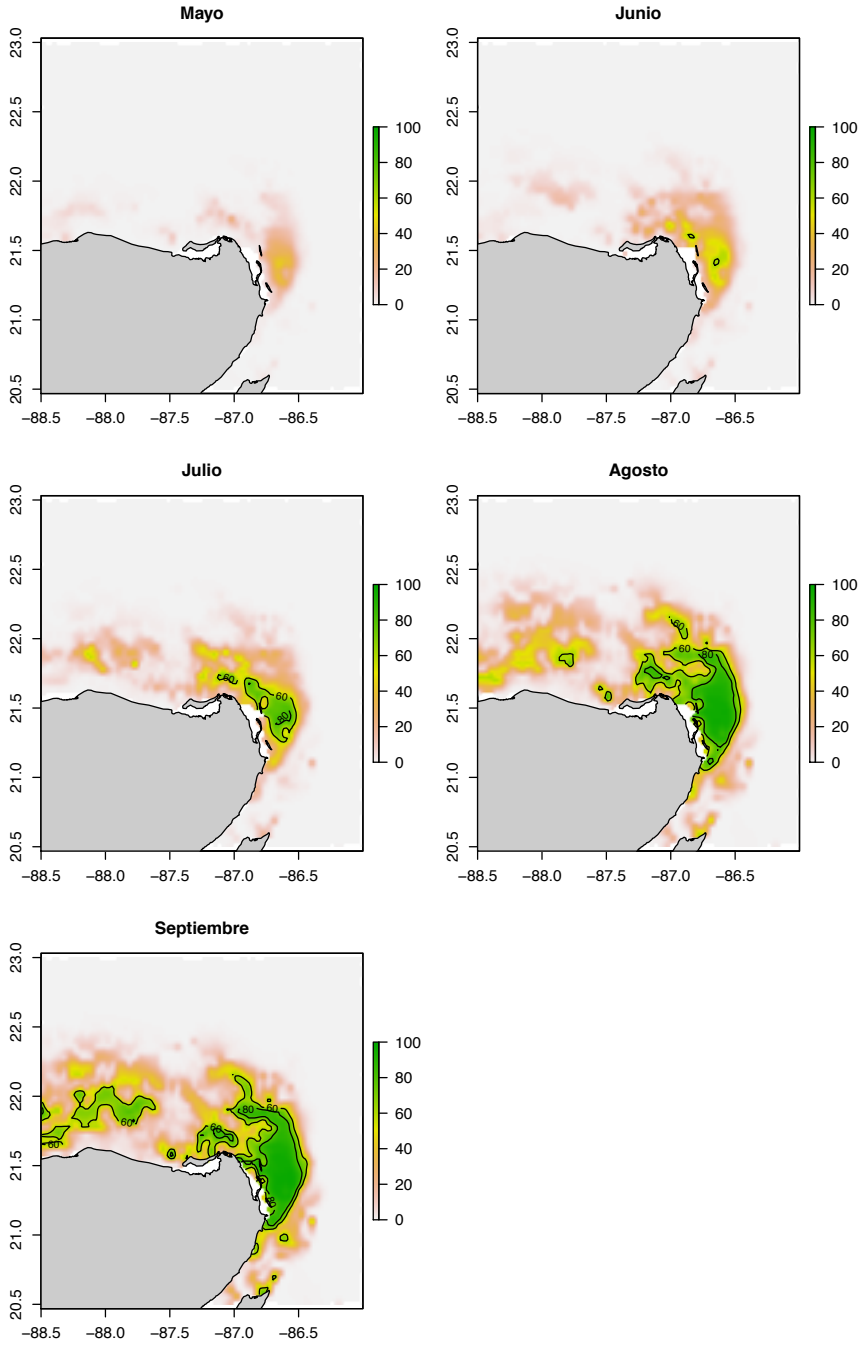

Figura 16. Mapas de la idoneidad de hábitat del tiburón ballena *R. typus* en el Caribe Mexicano durante mayo a septiembre. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje**.**

En cuanto a las mantas gigantes, los mapas de predicción de hábitat muestran idoneidad del hábitat en las zonas localizadas al noroeste de Isla Contoy (60-80%) y frente la Isla Holbox y Cabo Catoche (40-60%). El modelo predijo una menor idoneidad del hábitat para la manta raya al este de la zona de estudio, cerca de Isla Mujeres (40%) e incluso menor idoneidad (< 40%) en las zonas costeras localizadas al oeste de la Península de Yucatán (Fig. 17).

Además, los mapas de predicción de hábitat mensuales mostraron una mayor idoneidad del hábitat durante los meses de Julio, Agosto y Septiembre, mediana durante Junio y menor durante Mayo (Fig. 18). En mayo el modelo predice mayor idoneidad en las zonas localizadas el norte de Contoy e Isla Mujeres. En Junio, las zonas localizadas al noroeste muestran mayor idoneidad. Finalmente durante Julio y Septiembre, el modelo predice mayor idoneidad en las áreas localizadas el frente de Isla Holbox y Cabo Catoche, así como al noroeste de Isla Contoy.

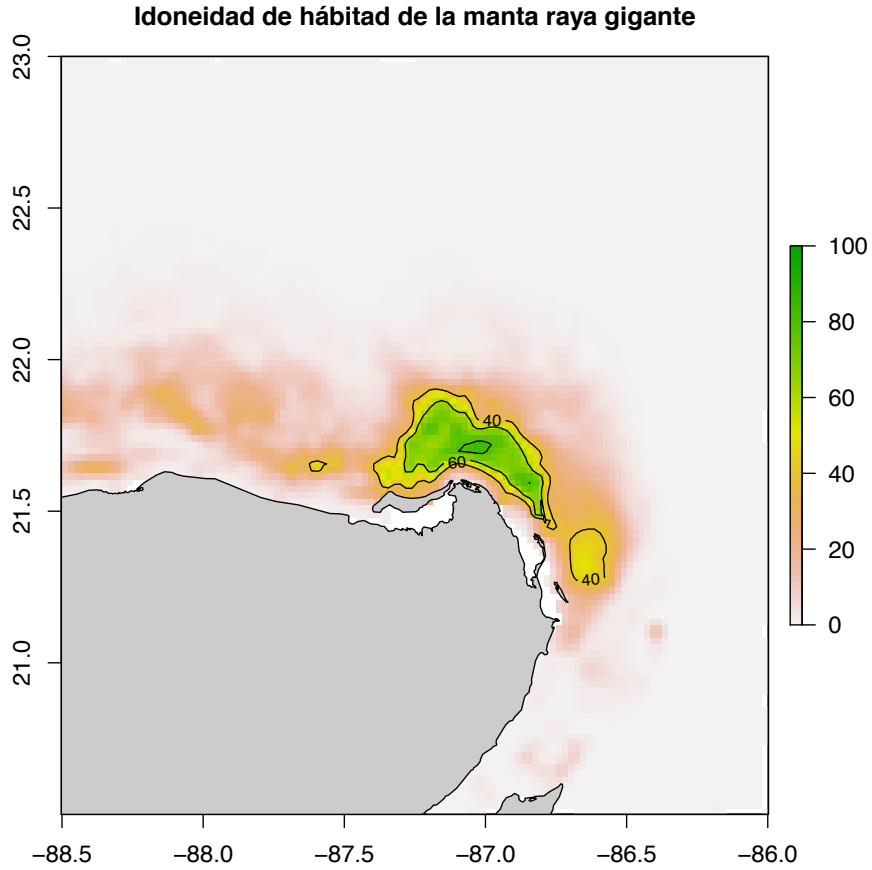

Figura 17. Mapas de la idoneidad de hábitat de la manta gigante *Manta cf. birostris* en el Caribe Mexicano. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje.

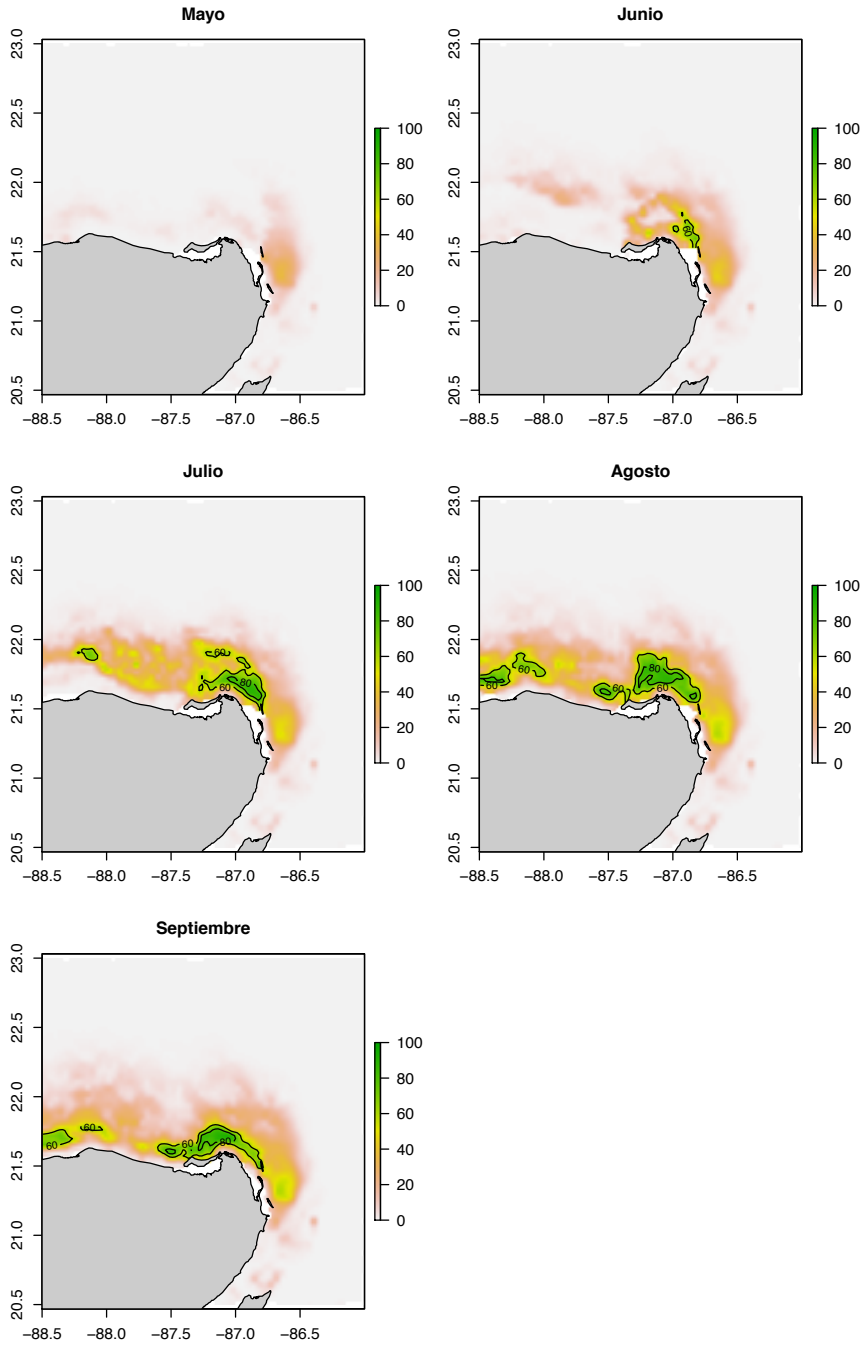

Figura 18. Mapas de la idoneidad de hábitat de la manta gigante *Manta cf. birostris* en el Caribe Mexicano durante mayo a septiembre. La leyenda representa la idoneidad de hábitat expresado como porcentaje.

Discusión

En el caribe mexicano, es común observar tiburones ballena y mantas gigantes durante los meses de Marzo a Septiembre (Hinojosa 2009; Cárdenas-Palomo *et al.* 2010; de la Parra *et al.* 2011; Graham *et al.* 2012). En este estudio, se examinó la variación estacional y espacial de ambos elasmobranquios planctívoros en la zona norte del Caribe.

Durante el período utilizado para este estudio se observó que los tiburones ballena y las mantas se encontraban presentes en la zona desde Abril a Septiembre, reflejando de esta manera la presencia estacional de ambas especies en el caribe Mexicano. En el caso del tiburón ballena su presencia parece ser estacional en la mayoría de los sitios de agregación en el mundo y su visita a las zonas costeras normalmente coincide con un aumento en la disponibilidad de presas (Taylor 1996; Nelson y Eckert 2007; Riley *et al.*2010; de la Parra *et al.* 2011; Rowat *et al.*2011). En el caso de las mantas se ha sugerido que la variabilidad estacional de la manta raya puede estar asociada a cambios en la temperatura del mar o la productividad (Dewar *et al.* 2008; Luiz *et al.* 2009).

Durante este estudio, la distribución espacial de los tiburones ballena y las mantas cambió de Mayo a Septiembre (Fig. 16 y 18). Es posible que esta variabilidad sea estimulada por cambios en las condiciones ambientales, preferenciales por parte de ambos elasmobranquios, así como variaciones en la concentración de las principales especies de presas, como ha sido sugerido Cárdenas-Palomo *et al*. (2010).

Para este modelo, se examinó el efecto de la batimetría, distancia a la costa, y pendiente en presencia de los tiburones ballena y las mantas, debido a que investigaciones previas (Sleeman *et al*. 2007; Dewar *et al.* 2008; Jaine *et al.* 2012) han mencionado que la plataforma continental es un factor importante que afecta los procesos oceánicos y costeros (ej. surgencias).

Las plataformas continentales son sitios importantes para eventos de afloramientos y productividad primaria (Lalli y Parsons 1997). Cuando la Corriente de Yucatán es más intensa, se tiene la surgencia en la plataforma de Yucatán, creando de esta manera una columna de agua de dos capas (Merino 1997). Esta batimetría crea condiciones óptimas para el incremento de la productividad primaria y el desarrollo de la biomasa zooplanctónica (Cárdenas-Palomo *et al*. 2010), la principal fuente de alimento para los tiburones ballena y las mantas gigantes en la zona.

Los resultados del modelo de MaxEnt del tiburón ballena muestran que las variables que más contribuyeron fueron distancia a la costa y aspecto (dirección de la pendiente) (Tabla 4). En el caso del modelo para las mantas, las variables que más contribuyen al modelo son Cl-a y distancia a la costa (Tabla 5). La mayor parte de los avistamientos de tiburón ballena se observaron en la zona noreste de la Península de Yucatán (Fig. 11), un poco más alejados de la costa y cercanos a donde la plataforma cambia abruptamente. De manera contraria, la mayor parte de los avistamientos de manta gigantes se registraron en la zona norte de la Península de Yucatán (Fig. 12), donde la plataforma continental es muy extensa (aguas poco profundas).

En el estudio realizado por Timinsky *et al.* (2013), se analizaron los patrones de movimientos verticales del tiburón ballena, a partir de datos obtenidos por medio de marcas satelitales colocadas a individuos en el Caribe Mexicano. Los resultados de este estudio muestran la mayoría de los organismos están durante el verano y que durante el día se encuentran la mayor parte cerca de la superficie (arriba de los 10m de profundidad); posteriormente, al atardecer, los movimientos de los organismos muestran buceos poco profundos y de poca duración. Los buceos a mayor profundidad y de mayor duración, se registraron en el resto del año en aguas oceánicas una vez que los organismos abandonan el área de estudio.

En el estudio realizado por Graham *et al*. (2012), los datos obtenidos por medio de marcas satelitales en mantas en la zona demostraron que las manta gigantes raramente son observadas en aguas más profundas que los 50 m (Graham *et al*. 2012). Graham *et al*. (2012) sugieren que los resultados satelitales muestran que los movimientos de las mantas son principalmente hacia aguas costeras, sitio donde las surgencias y los frentes termales se encuentran presentes, presumiblemente para alimentarse.

En el modelo se utilizó PP y Cl-a como proxis indirectos de productividad local. Estas variables han sido previamente utilizadas para relacionar la presencia de tiburones ballena y mantas en otras áreas (McKinney *et al*. 2012; Rohner *et al*. 2013). En el modelo de MaxEnt aplicado para tiburón ballena, la Cl-a presentó una contribución moderada, mientras que en el caso de la manta gigante, la Cl-a presentó una mayor contribución (Tabla 4, 5). Durante Mayo a Septiembre, los

valores promedio de Cl-a son mayores al resto del año. Como se mencionó anteriormente, durante primavera y verano el fenómeno de surgencia se intensifica (Merino 1997), aumentando la productividad local y subsecuentemente la disponibilidad de alimento. Esto coincide con los meses en los que es común observar tiburones ballena y mantas gigantes en la zona de estudio así como en los meses en los que se ha registrado su presencia (ej. Junio y Julio), por lo que se sugiere que el sistema de surgencia en el área genera condiciones favorables para las agregaciones de tiburones ballena y mantas gigantes.

Además la mayor parte de los avistamientos de tiburones ballena y mantas gigantes fueron en los meses de Julio y Agosto, meses en los que los valores de Cl-a y PP son mayores. Posteriormente en Noviembre y Diciembre los valores de Cl-a disminuyen (Fig. 12). Cárdenas-Palomo *et al*. (2010) mencionan que los valores de Cl-a son mayores en el Caribe Mexicano durante la temporada de tiburón ballena por el efecto fertilizador de la intensificación de la surgencia.

De tal manera la abundancia de tiburones ballena y mantas gigantes parece aumentar, en el norte del Caribe, cuando el alimento es más fácilmente disponible. Este mismo comportamiento se ha observado en otras zonas donde las manta rayas se agregan (Dewar *et al.* 2008, Anderson *et al.* 2011, Jaine *et al.* 2012), así como el tiburón ballena (McKinney *et al*. 2012, Taylor y Pearce 1999, Graham *et al*. 2012) y de igual manera en otros elasmobranquios planctívoros, como el tiburón peregrino (Siders *et al.* 2013).

Se incluyó la TSM en el análisis debido a que ha sido correlacionada anteriormente con elasmobranquios planctívoros (Dewar *et al.* 2008; Rowat *et al.* 2009; McKinney *et al*. 2012; Sequeira *et al.* 2012, 2013; Rohner *et al.* 2013). Durante el período de estudio, la TSM se encontró dentro de rango óptimo de temperatura registrado para *R. typus* y *M. birostris* (Sleeman *et al*. 2007; Dewar *et al.* 2008; Clark 2010; Graham *et al*. 2012; Ketchum *et al*. 2012) y similar a valores reportados previamente para la zona de estudio (Merino 1997; Cárdenas-Palomo *et al.* 2015).

Incluso, el patrón de abundancia de tiburones ballena y mantas gigantes durante el período de estudio concuerda con el período de transición de invierno a verano, de TSM más frías a más cálidas (Fig. 12). Se observaron más tiburones ballena y mantas gigantes durante Julio y Agosto, cuando los valores de TSM son mayores (TSM promedio= 28.7°C).

De manera contraria, se observaron menos tiburones ballena (n=3) y mantas gigantes (n=2) durante Abril cuando la TSM promedio fue de 25.6°C. El rango de temperaturas observado prevaleció dentro del rango óptimo reportado para el tiburón ballena (Hoffman *et al*. 1981; Ketchum 2003; Wilson *et al*. 2006; Graham y Roberts 2007; Nelson y Eckert 2007). Los resultados obtenidos en este estudio concuerdan con lo obtenido por Cárdenas-Palomo *et al.* (2010) en el área de estudio. Cárdenas-Palomo *et al*. (2010) registraron valores de TSM promedio de 27.8°C ±1.5, valores mayores a los obtenidos durante la ausencia de los tiburones en la zona (25°C ± 0.96). Se ha observado la presencia de manta rayas en sitios con temperaturas menores (Kashiwagi *et al.* 2011). En efecto, Dewar *et*

al. (2008) argumentan que las manta rayas pueden tolerar un amplio rango de temperaturas, entre 21- 30°C.

Durante la temporada de tiburón ballena y manta gigantes la TSM promedio fue mayor, debido probablemente a que estos meses corresponden a las estaciones climatológicas más cálidas en la región (secas y con lluvias) (Herrera-Silveira *et al*. 1998). Sin embargo cabe señalar que la TSM no está correlacionada con la temperatura del período de surgencia. La TSM obtenida a partir de imágenes satelitales es a nivel superficial, por lo que la temperatura indicadora de surgencia no siempre se registra superficialmente.

En Septiembre, los mapas de predicción mensual predicen para ambas especies, un área más extensa en el área del norte del Caribe (Fig. 16 y 18); siendo la zona costera la zona con mayor probabilidad de observar tiburones ballena y manta gigantes. Freedman y Roy (2012) han argumentado que un comportamiento de este tipo refleja el aumento de la productividad primaria en la zona costera y la búsqueda de alimento cuando las aguas costeras son más calientes, lo que sugiere que la temperatura del agua aumenta su importancia cuando la productividad primaria es baja.

La variabilidad temporal de la TSM sugiere que la estacionalidad es importante en cuanto a la movilidad de ambas especies. En el Parque Marino de Komodo, Indonesia, Dewar *et al*. (2008) sugieren que un aumento en la temperatura, vinculada a una disminución en la productividad primaria, da como resultado la ausencia de *M. birostris*; mientras en Brasil durante el invierno austral (Junio a Septiembre) se ha observado un aumento de las manta como resultado

de la presencia de un frente costero en invierno y como consecuencia un enriquecimiento planctónico, proporcionando a las manta una oportunidad de alimentarse (Luiz *et al.* 2009). Robinson *et al*. (2013) han reportado la presencia de tiburones ballena alimentándose activamente en aguas con temperaturas de 30°C y hasta 33.8°C, lo cual contradice a lo mencionado por Sequeira *et al*. (2012) quien menciona que los tiburones ballena pueden evitar altas temperaturas.

Además esto demuestra que los tiburones ballena son capaces de tolerar un intervalo de temperaturas mayores al que antes se pensaba. La TSM también ha sido utilizada para predecir la presencia de los tiburones en los Azores, tiempo en el que la presencia de los tiburones coincide con el período de mayores TSM (Afonso *et al*. 2014).

En Noviembre, la TSM baja, por lo que se ha sugerido que en Octubre los tiburones ballena abandonan la zona del Caribe Mexicano. Hueter *et al*. (2013) ha sugerido que el descenso en la TSM puede ser una de las razones para que los tiburones abandonen el área a partir de Septiembre-Octubre, además de un decline en la productividad del área. Por otro lado, como ya se mencionó anteriormente se ha sugerido la presencia de las mantas durante el resto del año en el área de estudio. Hasta la fecha, no se han realizado censos dirigidos durante el resto del año para corroborar su presencia. Sin embargo, los mapas de predicción mensual muestran que la idoneidad del hábitat varía de Marzo a Septiembre, lo que refleja el uso heterogéneo del hábitat por parte de las mantas. Las observaciones realizadas durante el período de estudio, los resultados del modelo (Fig. 14 y 15) y los mapas predictivos (Fig. 16 y 18) indican que las ambos

elasmobranquios utilizan regularmente áreas discretas, especialmente durante Julio a Septiembre. Esta es una observación importante que debe ser considerada al desarrollar estrategias de manejo en la zona.

Se considera que la variabilidad en la distribución de los tiburones ballena y las mantas gigantes se relaciona con los efectos de la surgencia, lo que es reflejado en el aumento de la productividad biológica. Sin embargo, se desconoce los mecanismos específicos implicados en el movimiento de ambos en la zona del norte del Caribe, aspecto que debe ser explorado en el futuro. Al identificar la variabilidad estacional de la distribución de los tiburones ballena y las mantas, así como la idoneidad de su hábitat, este estudio sirve como un paso inicial en el desarrollo de estrategias de manejo en la zona

CONCLUSIONES

- Los valores isotópicos demuestran que no existe una segregación por sexo entre machos y hembras, tanto para manta gigante como para tiburón ballena. Así mismo los valores de isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ entre tiburones ballena adultos y juveniles, demuestras que no existe una segregación por talla en el área de estudio.
- Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de piel de tiburones ballena y manta gigante no muestran diferencias significativas, por lo que es posible que ambas especies compartan presas y zonas de alimentación. Los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ en manta gigante muestran una mayor variabilidad en comparación con los encontrados en tiburón ballena.
- El análisis de las presas potenciales identificó que la composición del zooplancton se encuentra principalmente dominada por los copépodos, huevos de peces, sergéstidos, quetognatos y misidáceos.
- Los efectos de las variables ambientales sobre ambas especies de elasmobranquios sugieren que su abundancia está fuertemente relacionada a la disponibilidad del alimento (áreas con alta productividad primaria), en zonas poco profundas cercanas a la costa.
- Finalmente, los resultados muestran la relación entre la distribución estacional del tiburón ballena y manta rayas y la idoneidad de su hábitat, los cuales pueden ser utilizados para desarrollar estrategias de manejo como el diseño del área marina protegida para esta especie en el Mar Caribe Mexicano.

LITERATURA CITADA

Alderete, M.J. 2010. Ecología Trófica del Tiburón Ballena (*Rhincodon typus*) en zonas de agregación de la Isla Holbox, Quintana Roo. Tesis maestría. CIBNOR. La Paz, BCS. 61 pp

Anderson, R. C. & H. Ahmed 1993. The shark fisheries of the Maldives.FAO, Rome, and Ministry of Fisheries, Male, Maldives

Anderson, S.D. & P. Pyle. 2003. A temporal, sex-specific occurrence pattern among white sharks at the South Farallon Islands, California. California Fish and Game 89: 96-101

Anderson, R.C., M.S. Adam & J.I. Goes. 2011. From monsoons to mantas: seasonal distribution of *Manta alfredi* in the Maldives. Fish Oceanogr 20: 104-113

Borrell, A., A, Aguilar, M. Gazo, R.P. Kumarran & L. Cardona. 2011a. Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. Environ Biol Fishes 92: 559–567

Borrell, A., L. Cardona, R.P. Kumarran & A. Aguilar. 2011b. Trophic ecology of elasmobranchs caught off Gujarat, India, as inferred from stable isotopes. CES J Mar Sci 68: 547–554

Bres, M .1993. The behaviour of sharks. Rev Fish Biol Fisher 3: 133–159

Boucher, J., F. Ibanez & L. Prieur. 1987. Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea front. J Mar Res 45: 133−173

Cárdenas-Palomo, N. 2007. Distribución espacio-temporal de variables hidrobiológicas asociadas con el uso del habitat del tiburón ballena (*Rhinocodon typus*) en el noreste de la peninsula de Yucatán.Tesis de Maestría. CINVESTAV Unidad Merida, Merida. 88pp

Cárdenas-Palomo, N., J. Herrera-Silveira & O. Reyes. 2010. Distribución espacio-temporal de variables fisicoquímicas y biológicas en el hábitat del tiburón ballena *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) al norte del Caribe Mexicano. Rev Biol Trop 58: 399–412

Carleton, S. A. & C. Martinez del Rio. 2005. The effect of cold-induced increased metabolic rate on the rate of ^{13}C and ^{15}N incorporation in house sparrows (*Passer domesticus*). Oecologia 144: 226–232

Carlisle, A.B., S.L. Kim, B.X. Semmens, D.J. Madigan, S.J. Jorgensen, C.R. Perle, S.D. Anderson, T.K. Chapple, P.E. Kanive & B.A. Block. 2012. Using stable isotope analysis to understand the migration and trophic ecology of Northeastern Pacific White Sharks (Carcharodon carcharias). PLoS ONE 7 (2): e30492

Clark, T. 2010. Abundance, home range, and movement patterns of manta rays (*Manta alfredi, M. birostris*) in Hawaii. Tesis de Doctorado, University of Hawaii, Hawaii, 149 pp

Clark, E. & D.R. Nelson. 1997. Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, Mexico. Environ Biol Fishes 50: 63-73

Cole, R.J. 1916. Natural history notes on the devilfish, *Manta birostris* (Walbaum) and *Mobula olfersi* (Müller). Bulletin American Museum of Natural History 35: 649-657

Colman, J.G. 1997. A review of the biology and ecology of the whale shark. J Fish Biol 51: 1219-1234

Compagno, L.J.V. 1984. FAO species catalogue. Vol. 4, parts 1 and 2: Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO Fish Synopsis 125: l-655

Couturier, L.I., F.R .Jaine, K.A. Townsend, S.J. Weeks, A.J. Richardson & M.B. Bennett. 2011. Distribution, site affinity and regional movements of the manta ray, *Manta alfredi* (Krefft, 1868), along the east coast of Australia. Mar Freshwater Res 62: 628-637

Couturier, L.I.E., A.D. Marshall, F.R.A. Jaine, T. Kashiwagi, S.J. Pierce, K.A. Townsend, S.J. Weeks, M.B. Bennett, & A.J. Richardson. 2012. Biology, ecology and conservation of the Mobulidae. J Fish Biol 80: 1075–1119

Couturier, L.I..E, C.A.Rohner, A.J. Richardson, A.D. Marshall, F.R.A. Jaine, M.B. Bennett, K.A.Townsend, S.J. Weeks & P.D. Nichols. 2013. Stable isotope and signature fatty acid analyses suggest reef mantas feed on demersal zooplankton. PLoS One 8:e77152

Deakos, M.H., J.D. Baker & L. Bejder. 2011. Characteristics of a manta ray *Manta alfredi* population off Maui, Hawaii, and implications for management. Mar Ecol Prog Ser 429: 245–260

De la Parra-Venegas R., R. Hueter, J. González-Cano, J. Tyminski, J.G. Remolina, M. Maslanka, A. Ormos, L. Weig, B. Carlson & A. Dove. 2011. An unprecedented aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican coastal waters of the Caribbean Sea. PLoS One. 6, e18994. doi: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0018994

Dewar, H., P. Mous, M. Domeier, A. Muljadi, J. Pet, & J Whitty. 2008. Movements and site fidelity of the giant manta ray, *Manta birostris*, in the Komodo Marine Park, Indonesia. Mar Biol 155: 121-133.

Duffy, C.A.G. 2002. Distribution, seasonality, lengths and feeding behavior of whale sharks (*Rhincondon typus*) observed in New Zealand waters. New Zeal J Mar Fresh Res 36: 575-560

Duffy, C. A. J. & D. Abbott. 2003. Sightings of mobulid rays from northern New Zealand, with confirmation of the occurrence of *Manta birostris* in New Zealand waters. J Mar Fresh Res 37: 715-721

Eckert, S.A. & B.S. Stewart. 2001. Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the sea of Cortez, Mexico, and the North Pacific Ocean. Environ Biol Fish 60: 299–308.

Elith, J. & J.R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. Annu Rev Ecol Evol S 40: 677-697

Estrada, J.A., A.N. Rice, M.E. Lutcavage, G.B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. J Mar Biol Assoc UK 83:1347-1350

France, R.L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. Mar Ecol Prog Ser 124: 307-312

Freedman, R. & S.S. Roy. 2012. Spatial patterning of *Manta birostris* in United States east coast offshore habitat. Applied Geography 32: 652-659

Freon, P. & O.A. Misund. 1999. Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Fisheries and Stock Assessment. Oxford: Blackwell Science

García-García, B. M. 2002. *Relación entre la biomasa zooplanctónica y los avistamientos de tiburón ballena (Rhincodon typus; Smith 1828) en Bahía de Los Ángeles, BC, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, 50 pp

Graham, R.T., C.M. Roberts & C.R. James. 2006. Diving beh*aviour* of whale sharks in relation to a predictable food pulse. J R Soc Interface 3: 109–116

Graham, R.T., & C.M. Roberts. 2007. Assessing the size, growth rate and structure of a seasonal population of whale sharks (*Rhincodon typus* Smith 1828) using conventional tagging and photo identification. Fish Res 84: 71-80

Graham, R.T., M.J. Witt, D.W. Castellanos, F. Remolina, S. Maxwell, B.J. Godley & L.A. Hawkes. 2012. Satellite Tracking of Manta Rays Highlights Challenges to Their Conservation. PLoS ONE. 7(5): e36834

Gunn, J.S., J.D. Stevens, T.L.O. Davis. & B.M. Norman. 1999 Observations on the short-term movements and behaviour of whale sharks (*Rhincodon typus*) at Ningaloo reef, Western Australia. Mar Biol 135: 553–559

Hacohen-Domené, A., F. Galván-Magaña, & J.T. Ketchum. 2006. Abundance of whale shark (*Rhincodon typus*) preferred prey in the southern Gulf of California, Mexico. Cybium 30: 99-102

Hacohen, A.D. 2007. Ecología trófica alimentaria del tiburón ballena (*Rhincodon typus,* Smith, 1828) en la costa occidental del Golfo de California, México. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. 57 pp

Heithaus, M.R. & L.M Dill. 2002. Food availability and predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. Ecology 83: 480–491

Heithaus, M.R. 2004. Predator–prey interactions. En: Carrier J.C., J.A. Musick, M.R. Heithaus (eds) Biology of sharks and their relatives. CRC Press, Boca Raton, FL. 487–523

Herrera-Silveira, J. A. 1998. Overview and characterization of the hydrology and primary producer communities of selected coastal lagoons of Yucatán, México. Aquat Ecosys Health 1(3-4): 353-372

Heyman, W.D., R.T. Graham, B. Kjerfve & R.E. Johannes. 2001. Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize. Mar Ecol Prog Ser 215: 275–282

Hijmans, RJ & J Elith. 2011. Species distribution modeling with R Introduction. http:// http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf

Hinojosa-Álvarez, S.A. 2009. Ecología trófica de la Manta gigante (*Manta birostris,* Dondorff 1798), mediante el análisis de isótopos estables de δ^{15}N y δ^{13}C en las áreas naturales protegidas de Yum Balam e Isla Contoy, Quintana Roo. Tesis de Maestria, UNAM, México, 63 pp

Hutto, R.L. 1985. Habitat selection by nonbreeding migratory land birds. p. 455-476 En: M.L. Cody (Ed.). Habitat Selection in Birds. Academic Press, Orlando, Fl.

Homma, K., T. Maruyama, I.H. Ishihara & S. Uchida. 1997. Biology of the manta ray, *Manta birostris* Walbaum, in the Indo-Pacific. En: Séret B. y J.-Y. Sire, Proc. 5th Indo-Pac. Fish Conf., Nouméa. 209-216p

Hussey, N.E., M.A. MacNeil & A.T. Fisk. 2010. The requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks. Hydrobiologia 654: 1–5

Hussey, N.E., D.D. Chapman, E. Donnelly, D.L. Abercrombie & A.T. Fisk. 2011. Fin-icky samples: an assessment of shark fin as a source material for stable isotope analysis. Limnol Oceanogr-Meth 9: 524–532

Hsu, H.H., S.J. Joung, R.E. Hueter & K.M. Liu. 2014. Age and growth of the whale shark (*Rhincodon typus*) in the north-western Pacific. Mar Fresh Res 65: 1145-1154

Iwasaki, Y. 1970. On the distribution and environment of the whale shark, *Rhincodon typus*, in skipjack fishing grounds in the western Pacific Ocean. Journal of the College of Marine Science and Technology 4: 37–51

Jaine, F.R., L.I. Couturier, S.J. Weeks, K.A. Townsend, M.B. Bennett, K. Fiora & A.J. Richardson. 2012. When Giants Turn Up: Sighting Trends, Environmental Influences and Habitat Use of the Manta Ray *Manta alfredi* at a Coral Reef. PloS one 7: e46170

Jonahson, M. & S. Harding. 2007. Occurrence of whale sharks (*Rhincodon typus*) in Madagascar. Fish Res 84: 132-135

Joung, S. J., C.T. Chen, E. Clark, S. Uchida & W.Y. Huang. 1996. The whale shark, *Rhincodon typus*, is a livebearer: 300 embryos found in one 'megamamma'supreme. Environ Biol Fishes 46: 219-223

Kashiwagi, T., A.D. Marshall, M.B. Bennett & J.R. Ovenden. 2012. The genetic signature of recent speciation in manta rays (*Manta alfredi* and *M. birostris).* Mol Phylogenet Evol 64(1): 212-218

Ketchum J.T., F. Galván-Magaña & A.P. Klimley. 2012. Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the southwestern Gulf of California. *Environ Biol Fishes 96: 779–795*

Kim, S. L., D.R. Casper, F. Galván-Magaña, R .Ochoa-Díaz, S.B. Hernández-Aguilar & P.L. Koch. 2012a. Carbon and nitrogen discrimination factors for

elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environ Biol Fishes* 95: 37-52

Kim, S.L., C.M. del Rio, D. Casper & P.L. Koch. 2012b. Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study J Exp Biol 215: 2495-2500

Klimley, A. P., S.B. Butler, D.R. Nelson & A.T. Stull. 1988. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California. J Fish Biol 33: 751-761

Krausman, P. 1999. Some Basic Principles of Habitat Use. p 85-90. K.L. Launchbaugh, K.D. Sanders, J.C. Mosley.(eds) En: Grazing Behavior of Livestock and Wildlife. Univ. of Idaho, Moscow.

Lalli, C. & T. Parsons. 1997. Biological oceanography: an introduction. Second edition. Pergamon. 301 p.

Last, P.R. & J.D. Stevens. 1994. Sharks and rays of Australia, CSIRO, Australia

Logan, J.M. & M.E. Lutcavage. 2010. Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. Hydrobiologia 644(1): 231-244

Luiz, O.J., Jr. Balboni, A.P. Kodja, G.M. Andrade & H. Marum. 2009. Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. Ichtyol Res. 56: 96-99

Malpica-Cruz, L., S.Z. Herzka, O. Sosa-Nishizaki & J.P. Lazo. 2012. Tissue-specific isotope trophic discrimination factors and turnover rates in a marine

elasmobranch: empirical and modeling results. Canadian Can J Fish Aquat Sci 69: 551-564

MacNeil, M.A., G.B. Skomal & A.T. Fisk. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. Mar Ecol Pro Ser 302:199–206

MacNeil, M. A., K.G. Drouillard & A.T. Fisk. 2006. Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. Canadian J Fish Aquat Sci 63: 345-353

Marshall, A. D., S.J. Pierce & M.B. Bennett. 2008. Morphological measurements of manta rays (*Manta birostris*) with a description of a foetus from the east coast of Southern Africa. Zootaxa 1717: 24-30

Marshall, A.D., L.J. Compagno & M.B. Bennett. 2009. Redescription of the genus Manta with resurrection of *Manta alfredi* (Krefft, 1868) (Chondrichthyes; Myliobatoidei; Mobulidae). Zootaxa 2301: 1-28

Marshall, A.D. & M.B. Bennett. 2010a. Reproductive ecology of the reef manta ray *Manta alfredi* in southern Mozambique. J Fish Biol 77: 169-190

Marshall, A.D. & M.B. Bennett. 2010b. The frequency and effect of shark-inflicted bite injuries to the reef manta ray *Manta alfredi.* Afri J Mar Sci 32: 573-580

Marshall A.D., C.L. Dudgeon & M.B. Bennett. 2011. Size and structure of a photographically identified population of manta rays *Manta alfredi* in southern Mozambique. Mar Biol 158: 1111–1124

Martínez-Urrea, D. 2012. Foto identificación de manta gigante (*Manta birostris*; Walbaum, 1792) en las Áreas Naturales Protegidas del Caribe Mexicano.

Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Mexico, 83 pp

Matich, P., M.R. Heithaus & C.A. Layman. 2010. Size-based variation in inter-tissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks and tiger sharks. Can J Fish Aquat Sci 67: 877–885

McKinney, J., E. Hoffmayer, W. Wu, R. Fulford & J. Hendon. 2012. Feeding habitat of the whale shark *Rhincodon typus* in the northern Gulf of Mexico determined using species distribution modelling. Mar Ecol Progr Ser 458: 199-211

Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. J Mar Syst 13: 101-121

Morrison, M.L., K.A. Timossi & P.N. Manley. 1985. Use of tree species by forest birds during winter and summer. J Wildl Manage 49:1098-1102

Motta, P.J., M. Maslanka, R. Hueter, J. Davis, R. de la Parra, S. Mulvany, M.L. Habegger, M. Strother, K.R. Mara, J.M.Gardiner, R. Tyminski & L.D. Zeigler. 2010. Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatan Peninsula, Mexico. Zoology 113: 199-212

Nakaya, K., R. Matsumoto & K. Suda. 2008. Feeding strategy of the megamouth shark Megachasma pelagios (Lamniformes: Megachasmidae). J Fish Biol 73(1): 17-34

Nelson, J.D. & S.A. Eckert. 2007. Foraging ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) within Bahia de Los Angeles, Baja California Norte, Mexico. Fish Res 84(1): 47-64

Notarbartolo-di-Sciara, G. & E.V. Hillyer. 1989. Mobulid rays off eastern Venezuela (Chondrichthyes, Mobulidae). Copeia 1989: 607–614

NOM-029-PESC-2006. Norma Oficial Mexicana de pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento. Diario Oficial de la Federación, Secretaría de Gobernación, México

Norman, B. 2005. "The Whale Shark." MESA Information Sheet, Marine Education Society of Australia

Pauly, D.1997. Growth and mortality of the basking shark Cetorhinus maximus and their implications for management of whale sharks *Rhincodon typus*. En: Elasmobranch Biodiversity, Conservation and Management: Proceedings of the International Seminar and Workshop, Sabah, Malaysia. pp. 309-331

de la Parra Venegas, R., R. Hueter, J.G.Cano, J. Tyminski, J.G. Remolina, M. Maslanka, A. Ormos, L. Weigt, B. Carlson & A. Dove. 2011. An unprecedented aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican coastal waters of the Caribbean sea. PloS one 6: e18994

Phillips, S.J., R.P. Anderson & R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190(3): 231-259

Pimm, S.L. 2002. Food Webs, 2nd edn. The University of Chicago Press, Chicago

Ramírez-Macías, D., A. Vázquez-Haikin, R. Vázquez-Juárez. 2012a. Whale shark *Rhincodon typus* populations along the west coast of the Gulf of California and implications for management. Endang Species Res 18:115-128

Ramírez-Macías, D., M. Meekan, R. La Parra-Venegas, F. Remolina-Suárez, M. Trigo-Mendoza, R. Vázquez-Juárez. 2012b. Patterns in composition, abundance and scarring of whale sharks *Rhincodon typus* near Holbox Island, Mexico. J Fish Biol 80: 1401-1416

Richardson, A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 65: 279-295

Riley, M., M. Hale, A. Harman & R. Rees. 2010. Analysis of whale shark *Rhincondon typus* aggregations near South Ari Atoll, Maldives Archipelago. Aquat Biol 8: 145-150

Robbins, R.L. 2007. Environmental variables affecting the sexual segregation of great white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune Islands South Australia. J Fish Biol 70: 1350–1364

Rohner, C., S. Pierce, A. Marshall, S. Weeks, M. Bennett & A. Richardson. 2013. Trends in sightings and environmental influences on a coastal aggregation of manta rays and whale sharks. Mar Ecol Progr Ser 482: 153-168

Rowat, D. & M. Gore. 2007. Regional scale horizontal and local scale vertical movements of whale sharks in the Indian Ocean off Seychelles. Fish Res 84: 32–40

Rowat, D., K. Brooks, A. March, C. McCarten, D. Jouannet, L. Riley, G. Jeffreys, M. Perri, M. Vely & B. Pardigon. 2011. Long-term membership of whale sharks (*Rhincodon typus*) in coastal aggregations in Seychelles and Djibouti. Mar Fresh Res 62: 621-627

Rowat, D., & Brooks, K. S. 2012. A review of the biology, fisheries and conservation of the whale shark *Rhincodon typus.* J Fish Biol 80: 1019-1056

Rubin, R. 2002. Manta rays: not all black and white. Shark Focus 15: 4-5

Siders Z.A., A.J. Westgate, D.W. Johnston, L.D. Murison & H.N. Koopman. 2013. Seasonal Variation in the Spatial Distribution of Basking Sharks (*Cetorhinus maximus*) in the Lower Bay of Fundy, Canada. PLoS ONE 8(12): e82074

Sims D.W., E.J. Southall, G.A.Tarling & J.D. Metcalfe. 2005. Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. J Anim Ecol 74: 755– 761

Sims, D. W. 2008. Sieving a Living: A Review of the Biology, Ecology and Conservation Status of the Plankton‐Feeding Basking Shark Cetorhinus Maximus. Adv Mar Biol 54: 171-220

Sleeman, J.C., M.G. Meekan, S.G. Wilson, C.K.S. Jenner, M.N Jenner, G.S. Boggs, C.C. Steinberg, C.J.A. Bradshaw. 2007. Biophysical correlates of relative abundances of marine megafauna at Ningaloo Reef, Western Australia. Marine and Freshwater Research 58: 608–623

Speed, C.W., M.G. Meekan, I.C. Field, C.R. McMahon, K. Abrantes & C.J.A. Bradshaw. 2011. Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry. Coral Reefs 31(2): 357–367

Stevens, J. D. 2007. Whale shark (*Rhincodon typus*) biology and ecology: A review of the primary literature. Fish Res 84: 4-9

Stewart, B.S. & S.G.Wilson. 2005. Threatened fishes of the world: *Rhincodon typus* (Smith 1828) (Rhincodontidae). Environ Biol Fishes *74*: 184-185

Taylor J.G. 1994. Whale sharks. The giants of Ningaloo Reef. Angus & Robertson, Sydney. 176p

Taylor, J. G. & A.F. Pearce. 1999. Ningaloo Reef currents: implications for coral spawn dispersal, zooplankton and whale shark abundance. J Roy Soc West Aus 82: 57-65

Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl & N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{15}N$ analysis of diet. Oecologia 57: 32–37

Tyminski, J.P., R. Hueter & , R. de la Parra 2013. Vertical movements and patterns in diving behavior of whale sharks identified through pop-up satellite archival tagging off the Yucatan Peninsula, México. En: Stewart B., Hueter R. and Dove A.D.M. (eds). Proceedings of the 3rd International Whale Shark Conference. Atlanta USA, October 6-10, 2013. p. 9.

Wiley, E. O., K.M. McNyset, A.T. Peterson, C.R. Robins & A.M. Stewart. 2003. Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. Oceanography 16: 120-127

Wilson, S.G. & D.R. Newbound. 2001. Two whale shark faecal samples from Ningaloo Reef, Western Australia. Bull Mar Sci 68: 362–367

Wilson, S.G., J.G. Taylor & A.F. Pearce. 2001. The seasonal aggregation of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia: currents, migrations and the El Nino/Southern Oscillation. Environ Biol Fishes. 61: 1–11

Wilson, S.G., J.J. Polovina, B.S. Stewart & M.G. Meekan. 2006. Movement of whale sharks (*Rhincodon typus*) tagged at Ningaloo Reef, Western Australia. Mar Biol 148: 1157–1166

Wolfson F.H. 1987. The whale shark, *Rhincodon typus*, Smith 1828, off Baja California, México (Chondrichthyes:Rhinocodontidae). Memoria del V Simposio de Biología Marina. UABCS, La Paz. 103–110

Yano K., F. Sato, T.Takahashi. 1999. Observations of mating behavior of the manta ray, *Manta birostris*, at the Ogasawara Islands, Japan. Ichthyol Res 46: 289-296