



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**HÁBITAT TRÓFICO DE LA MANTA GIGANTE
(*Mobula birostris*) ASOCIADO A LA
VARIACIÓN DEL ZOOPLANCTON EN BAHÍA
DE BANDERAS, MÉXICO**

TESIS

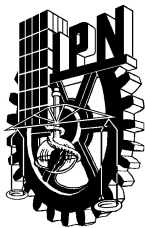
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

ILIANA ARACELI FONSECA PONCE

LA PAZ, B.C.S, JULIO DE 2020



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **18** del mes de **Junio** del **2020** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada:

HÁBITAT TRÓFICO DE LA MANTA GIGANTE (*Mobula birostris*) ASOCIADO A LA VARIACIÓN DEL ZOOPLANCTON EN BAHÍA DE BANDERAS, MÉXICO del (la) alumno (a):

| | | | | | |
|-------------------|---------|-------------------|-------|-------------|----------------|
| Apellido Paterno: | FONSECA | Apellido Materno: | PONCE | Nombre (s): | ILIANA ARACELI |
|-------------------|---------|-------------------|-------|-------------|----------------|

Número de registro: **B 1 8 0 5 6 6**

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

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 4 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

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

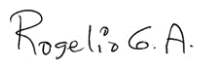
JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:

Es un trabajo original y se tiene 4% de similitud en lo que respecta a métodos y referencias

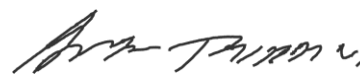
****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**


Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR SUSPENDER NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD o MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:
"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS


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


DR. FELIPE GALVAN MAGAÑA
Nombre completo y firma


DR. ARTURO TRIPP VALDEZ
Nombre completo y firma


DR. JOSHUA DAVID STEWART
2° Director de Tesis (en su caso)
Nombre completo y firma


DR. JAIME GOMEZ GUTIÉRREZ
Nombre completo y firma

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



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 18 del mes de Junio del año 2020

El (la) que suscribe BIÓL. ILIANA ARACELI FONSECA PONCE Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B180566 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS Y DR. JOSHUA DAVID STEWART
y cede los derechos del trabajo titulado:

"HÁBITAT TRÓFICO DE LA MANTA GIGANTE (*Mobula birostris*) ASOCIADO A
LA VARIACIÓN DEL ZOOPLANCTON EN BAHÍA DE BANDERAS, MÉXICO"

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: ilianafonseca@gmail.com - rarmas@ipn.mx -

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

Iliana A. Fonseca Ponce

BIÓL. ILIANA ARACELI FONSECA PONCE

Nombre y firma del alumno

Agradecimientos

A Joshua Stewart, gracias por apoyarme desde el primer día que entré a Proyecto Manta y ser mi inspiración en el mundo de la conservación por las mantas gigantes. Sin ti no hubiera sido posible realizar este trabajo.

A Aldo Zavala, por ser mi amigo y apoyarme en cada paso de esta etapa de mi vida. Por enseñarme a analizar datos, estadística y estar firme siempre durante esos 4 años de monitoreo semanal. Gracias.

Al profesor Adrián Maldonado, por apoyarme desde los inicios como estudiante de licenciatura y encaminarme hacia la investigación marina, por asesorarme en todo el desarrollo de mi investigación y por facilitar áreas de trabajo para mis compañeros del proyecto y yo.

A todo el equipo de Proyecto Manta. A Aldo, Ram, Toño y Santi por apoyar en los monitoreos y la obtención de muestras. En especial a Xime por su apoyo en campo durante mi ausencia estos dos años. A los incansables estudiantes que han voluntariado en el proyecto, Carlos, Eduardo, Aaron, Ale, Nevith, Darien, Moy y Pavan. A Mónica, Denise, Magui, Saraí, Miguel, Nayeli y Ana por su ayuda en el laboratorio separando muestras de zooplancton.

A la cooperativa de pescadores “Langosta de Yelapa” del poblado de Yelapa, en especial a, Jona, Edson, Denilson, Luis, Roberto, Samuel, Don Fiti, Don Eduardo y al “Gran Jefe”. GRACIAS por apoyarnos en cada una de las salidas a campo, compartirnos su experiencia en el mar y enseñarnos a trabajar de mejor manera con las mantas.

A David Connell por apoyar los monitoreos y obtención de muestras y a su increíble equipo de trabajo de Connell & Associates por su infaltable ayuda durante estos años.

Al Dr. Rogelio González por ser una increíble persona y director de tesis, por apoyarme en todo el proceso de la maestría y estar siempre disponible para sus estudiantes.

Al Dr. Felipe Galván por abrirme las puertas en su Laboratorio de Tiburones y Rayas de CICIMAR y ser un gran ejemplo en el mundo de la investigación con elasmobranquios.

Al Dr. Jaime Gómez por resolver mis dudas siempre, sus consejos y hacerme creer que todo es posible.

Gracias al Dr. Arturo Tripp por compartir sus conocimientos de isótopo estables, resolver mis dudas y su apoyo/revisión de esta tesis.

Gracias al Dr. Octavio Aburto por su apoyo para realizar mi estancia en el Instituto de Oceanografía Scripps, UC San Diego para preparar mis muestras de isótopos.

Gracias a mis amigas y amigos del posgrado por hacer de mis días más positivos, divertidos y por todo su apoyo en este proceso, los quiero.

A mi familia, gracias por apoyarme siempre, los amo.

Gracias al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de maestría otorgada durante 2018-2020 y al CICIMAR-IPN por ser mi casa de estudio durante estos dos años.

Al Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de movilidad al extranjero 2019-1 y al CICIMAR por su beca "Apoyos del CICIMAR a la movilidad" agosto-diciembre, 2019. para realizar mi estancia en el Instituto de Oceanografía Scripps, UC San Diego.

Este Proyecto fue financiado por Disney Conservation Fund, Conservation Leadership Programme, Gulf of California Marine Program, Save Our Seas Foundation, Fundación Punta de Mita y SQUALO México.

Tabla de contenidos

| | |
|---|-----|
| Tabla de contenidos | i |
| Lista de tablas | ii |
| Lista de Figuras | iii |
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| INTRODUCCIÓN | 3 |
| Hipótesis | 5 |
| Objetivo general | 5 |
| Objetivos específicos | 5 |
| MÉTODO..... | 6 |
| Área de estudio | 6 |
| Zooplancton | 7 |
| Censos visuales de mantas | 8 |
| Variables ambientales | 9 |
| Isótopos estables | 9 |
| Mantas | 9 |
| Zooplancton | 10 |
| Procesamiento de las muestras..... | 10 |
| Análisis estadísticos | 11 |
| Temporalidad climática en Bahía de Banderas | 11 |
| Variación espacial del zooplancton..... | 11 |
| Dinámica temporal del zooplancton | 11 |
| Dinámica temporal de <i>M. birostris</i> | 12 |
| Isótopos estables..... | 13 |

| | |
|---|----|
| RESULTADOS | 14 |
| Temporalidad climática en Bahía de Banderas..... | 14 |
| Zooplancton | 15 |
| Mantas y variables ambientales..... | 20 |
| Isótopos estables | 23 |
| DISCUSIÓN | 30 |
| Temporalidad en Bahía de Banderas..... | 30 |
| Zooplancton en el área de estudio | 30 |
| Mantas en el área de estudio en relación con las variables ambientales..... | 32 |
| Isotopos estables | 35 |
| CONCLUSIÓN | 36 |
| REFERENCIAS..... | 38 |
| ANEXO..... | 49 |

Lista de tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Densidad y dominancia relativa de la comunidad de zooplancton del 2014 al 2018. | 15 |
| Tabla 2. Valores p de las pruebas a posteriori para identificar diferencias en el número de mantas registradas por hora entre temporadas (fría y cálida) de agosto 2014 a agosto 2018 en Yelapa, Jalisco. Se utilizaron pruebas de Wilcoxon con corrección por múltiples pruebas..... | 21 |
| Tabla 3. Variables incluidas en los mejores 5 modelos. grados de libertad (gl), Criterio de información de Akaike con corrección (AICc) y valor delta (Δ). Colores verdes indican variable incluida y colores rojos variable excluida. | 22 |
| Tabla 4. Valores promedio de los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con su desviación estándar y numero de muestras en la especie <i>M. birostris</i> y el zooplancton mixto entre años y temporadas (fría=enero-junio, cálida =julio- diciembre)..... | 24 |

| | |
|--|----|
| Tabla 5. Comparación de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton y mantas entre temporadas climáticas (fría-cálida) de todos los años con la prueba de Wilcoxon..... | 26 |
|--|----|

Lista de Figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Localización del área de estudio. | 6 |
| Figura 2. Arrastres de zooplancton en el área de agregación de <i>Mobula birostris</i> . 8 | |
| Figura 3. <i>Mobula birostris</i> observadas desde la embarcación durante los monitoreos..... | 9 |
| Figura 4. Toma de muestra de tejido dorsal de <i>M. birostris</i> (A) utilizando una lanza tipo hawaiana con una punta de biopsia modificada (B). | 10 |
| Figura 5. A) Gráfico de cajas con bigotes de la variación intranual de la temperatura de 2014 a 2018 identificando los meses de enero a junio como la temporada fría y de julio a diciembre como la temporada cálida. B) Gráfico de cajas con bigotes de la temperatura en ambas temporadas climáticas. | 14 |
| Figura 6. Densidad relativa de los grupos taxonómicos del zooplancton colectados durante 2014-2018 en Yelapa, Jalisco (Se muestran los grupos con densidad relativa mayor al 1% del total) | 16 |
| Figura 7. Densidades relativas de los principales grupos taxonómicos del zooplancton dominantes recolectadas mensualmente de agosto 2014 a agosto 2018 pero expresadas en periodos climáticos, frío (enero-junio) y cálido (julio a diciembre) separado por año. Otros grupos de zooplancton incluye a los briozos, pterópodos, rotíferos, larva de equinodermos, larváceos, anfípodos, misidáceos, larva cipris, tintinidos y foraminíferos. | 17 |
| Figura 8. A) Serie de tiempo de abundancia del zooplancton (org/m^3) e B) individuos de <i>M. birostris</i> /hrs en relación con el ENSO. El color de cada barra representa el valor del MEI en ese mes, con valores positivos altos asociados a El Niño de color rojo, valores negativos altos asociados a La Niña de color azul y valores de años neutrales de color gris. La serie de tiempo abarca de agosto 2014 a agosto, 2018. (No hay datos para diciembre, 2014 y enero, 2015)..... | 17 |

| | |
|---|----|
| Figura 9. Densidad del zooplancton recolectado en superficie y a 20 m de profundidad de abril 2017 a febrero, 2018. | 18 |
| Figura 10. Gráfico triplot del análisis de redundancia canónica (RDA) de la densidad del zooplancton en relación con las variables ambientales del MEI (ambmei), Clorofila-a (ambchlorophyll), porcentaje de iluminación de la Luna (ambillum) y TSM (ambsst). Las flechas azules representan la contribución de cada variable explicativa al modelo, las abreviaciones indican los grupos del zooplancton, los puntos representan los meses muestreados, la coloración en los puntos indica azul para la temporada fría (ene-jun) y roja para la temporada cálida (jul-dic). | 19 |
| Figura 11. Número de mantas observadas por hora de agosto 2014 a agosto 2018. La temporada cálida comprende de julio a diciembre y la fría de enero a junio. La escala de colores indica el valor promedio del MEI para cada temporada | 21 |
| Figura 12. Gráfico de las curvas de probabilidad del modelo aditivo generalizado (GAM) con días del año (A), horas de monitoreo (B), índice multivariado de El Niño (C), Temperatura superficial del mar (D), Fracción iluminada de la Luna (E) y concentración superficial de clorofila-a (F)..... | 23 |
| Figura 13. Valores isotópicos de las muestras de zooplancton mixto analizadas de marzo, 2015 a junio, 2019. Los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se localizan en el eje vertical con la primera columna(A) mostrando los años y la segunda columna (B) los meses en el eje horizontal. | 25 |
| Figura 14. Valores isotópicos del Zooplancton y mantas entre temporadas climáticas cálida (julio- diciembre) y fría (enero-junio) 2015-2019..... | 26 |
| Figura 15. Gráficos de elipses de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ durante el 2015- 2019 (40% de los datos en cada elipse) y los valores estimados del área estándar de la elipse con métodos bayesianos (SEA_b) por años. La hilera A) es en individuos de mantas y la hilera B) en las muestras de zooplancton mixto..... | 28 |
| Figura 16. A) Datos de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tejido de la manta gigante, del zooplancton mixto y de los posibles grupos presa. B) Se aplicaron correcciones por etanol a los grupos mesopelágicos del trabajo de Vals et al., | |

2014 y corrección por lípidos a los grupos de zooplancton de nuestro estudio. Las barras de error verticales y horizontales representan la desviación estándar. Los valores de los grupos presa fueron corregidos por enriquecimiento trófico en ambos gráficos (Stock & Semmens, 2013) 29

Resumen

En 2013 se descubrieron agregaciones de manta gigante *Mobula birostris* en Yelapa, Jalisco asociadas a un cañón submarino (~1,400 m) cercano a la costa al sur de Bahía de Banderas, Jalisco. Esta población es vulnerable a impactos antropogénicos debido a su cercanía a la costa y los factores que favorecen sus agregaciones aún son desconocidos. Es posible que estas agregaciones estén asociadas a la disponibilidad de alimento. El presente estudio evalúa la variación temporal de la abundancia de mantas asociada a la estructura y abundancia del zooplancton en función de la variabilidad de la temperatura (TSM, °C), concentración de clorofila-a, fracción iluminada de la Luna, el índice multivariado de El Niño (MEI) y la similitud isotópica del zooplancton costero y las mantas. Se tomaron muestras de zooplancton y se realizaron conteos de individuos de *M. birostris* semanalmente de agosto 2014-2018, mientras que para isótopos se realizaron del 2015 al 2019. Se identificaron 25 grupos taxonómicos, siendo copépodos (36%) y cladóceros (31%) los más abundantes. El análisis RDA encontró una relación del 26% entre la dinámica intraanual de la comunidad del zooplancton y las variables de TSM, clorofila-a, fracción iluminada de la Luna y MEI. La comunidad del zooplancton colectado a 20 m fue más abundante que en la superficie (Wilcoxon $p = 0.02$). El análisis con modelos aditivos generalizados (GAM's) indicó que los días del año, horas de muestreo, MEI, clorofila-a y TSM explican en conjunto el 92% de la variación en la abundancia semanal de mantas de 2014 a 2018. Se encontró que las mantas presentan valores isotópicos costeros ($\delta^{15}\text{N} = 11.97$ a 15.26 , $\delta^{13}\text{C} = -17.01$ a -14.00) y una porción de estas tienen valores similares a los grupos del zooplancton decápodos (Fam. Solenoceridae) y quetognatos sin considerar correcciones por etanol y lípidos.

Palabras clave: Filtrador, Isótopos, co-ocurrencia, GAM

Abstract

In 2013, aggregations of giant manta rays *Mobula birostris* were discovered in Yelapa, Jalisco associated with an underwater canyon (~1,400 m) off the south coast of Banderas Bay, Jalisco. This population is vulnerable to anthropogenic impacts due to its proximity to the coast and the factors that favor its aggregations are still unknown. It is possible that these aggregations are associated with food availability. The present study evaluates the temporal variation of giant manta ray abundance associated with the structure and abundance of zooplankton as a function of temperature variability (SST, °C), chlorophyll-a concentration, moon-lit fraction, El Niño multivariate index (MEI) and isotopic similarity of coastal zooplankton and giant manta rays. Zooplankton samples were collected, and *M. birostris* individuals were counted weekly from August 2014-2018 (isotope stable samples were from 2015 to 2019). Twenty-five taxonomic groups were identified, with copepods (36%) and cladocera (31%) being the most abundant. The RDA analysis found a 26% relationship between the intra-annual dynamics of the zooplankton community and the SST, chlorophyll-a, Moon-lit fraction, and MEI. The zooplankton community collected at 20 m was more abundant than at the surface (Wilcoxon $p= 0.02$). Analysis with generalized additive models (GAM's) indicated that the days of the year, hours of sampling, MEI, chlorophyll-a and SST together explained 92% of the variation in weekly giant manta ray abundance from 2014 to 2018. Mantas were found to have coastal isotopic values ($\delta^{15}\text{N} = 11.97$ to 15.26 , $\delta^{13}\text{C} = -17.01$ to -14.00) and a portion of these have values related to the decapod zooplankton (Fam. Solenoceridae) and quetognath groups without considering ethanol and lipid corrections.

Keywords: Filter, Isotopes, co-occurrence, GAM

INTRODUCCIÓN

El uso de hábitat de las especies marinas altamente móviles está asociado a los procesos de reproducción, resguardo, crianza y alimentación (Block *et al.*, 2011). Los elasmobranquios se movilizan usualmente en un amplio rango de distribución biogeográfica. Las migraciones estacionales y la permanencia temporal de los elasmobranquios en un hábitat están influenciadas por numerosos factores ambientales (temperatura, fases lunares, eventos de surgencias, patrones de corrientes, productividad primaria y disponibilidad de sus presas a diferentes escalas de tiempo y espacio) (Dewar *et al.*, 2008, Luiz *et al.*, 2009, Clark, 2010, Rohner *et al.*, 2013, Hacoheh-Domené *et al.*, 2017, Beale *et al.*, 2019).

Las asociaciones del zooplancton son taxonómica y funcionalmente diversas cambiando rápidamente su abundancia y composición específica en respuesta a los eventos oceanográficos y climáticos debido a sus cortos ciclos de vida, altas tasas de desarrollo ontogenético y usualmente altas tasas de reproducción (Mackas *et al.*, 2012, Franco-Gordo *et al.*, 2015). La composición del zooplancton que consume el tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y la manta gigante (*Mobula birostris*) ha sido investigada en diferentes lugares en el mundo (Hacoheh-Domené *et al.*, 2006, Couturier *et al.*, 2013, Rohner *et al.*, 2013, Stewart *et al.*, 2016a, b. Hacoheh-Domené *et al.*, 2017, Burgess *et al.*, 2017, 2018) y en el Golfo de California (Ketchum *et al.*, 2013, Whitehead *et al.*, 2020).

La manta gigante *Mobula birostris* es la especie más grande de la familia Mobulidae (>7 m de disco; Marshall *et al.*, 2009). Tienen un cuerpo aplanado, aletas pectorales triangulares y dos aletas cefálicas que sobresalen por los costados de la abertura de su boca (Duffy & Abbott, 2010). La madurez sexual de *M. birostris* es desconocida, sin embargo, la *Mobula alfredi* presenta una madurez tardía (5- 10 años), lenta gestación (12 meses) con una sola cría y su longevidad es mayor a 28 años (Stewart *et al.*, 2018). Su distribución zoogeográfica es circumtropical (Marshall *et al.*, 2009). En México se tiene reportadas cuatro zonas de agregación: en el Caribe Mexicano, archipiélago de Revillagigedo (Dewar *et al.*, 2008; Graham *et al.*, 2012, Stewart *et al.*, 2016b), en Baja California (Notarbartolo, 1988) y en Bahía

de Banderas (Stewart *et al.*, 2016a.). La *Mobula birostris* es una especie vulnerable incluida en CITES Apéndice II y la Lista Roja de la UICN debido a sobrepesca y disminución de sus poblaciones (Marshall *et al.*, 2006). Por ejemplo, las poblaciones de mantas en la India, Indonesia y Perú tienen un valor de \$30 US dólares por kilogramo de peso seco en branquias que ha causado su sobrepesca (White *et al.*, 2006). En México la *M. birostris* se encuentra protegida en veda permanente (NOM-029-PESC-2006) prohibiendo su captura, retención viva o muerta y en el 2020 fue incluida en la NOM-059. El ecoturismo ha sido una opción viable para conservar a la especie y su hábitat. En las Islas Revillagigedo la manta gigante es la principal atracción turística con un valor estimado de \$28,799 US dólares anuales por manta (Malley *et al.*, 2013, Ruíz-Sakamoto, 2015).

Debido a que la manta gigante está protegida en México no es posible obtener especímenes de la pesca comercial. La técnica de isótopos estables de carbono y nitrógeno a partir de biopsias de músculo es un método adecuado para investigar su espectro trófico y estimar preferencias alimentarias en las distintas regiones de alimentación (Clark 2010; Stewart *et al.*, 2016a; 2017) así como los perfiles de ácidos grasos (Burgess *et al.*, 2018). Las técnicas de foto identificación (Marshall & Pierce, 2012) y seguimiento por medio de marcas acústicas y satelital (Graham *et al.*, 2012; Stewart *et al.*, 2016a) ha permitido inferir los patrones de movimiento vertical y ámbito de distribución de las mantas durante diferentes épocas del año. Conocer el uso de hábitat de la manta gigante en esta región donde frecuentemente se agrega permitirá recomendar estrategias de conservación y uso ecoturístico sustentable (Graham *et al.*, 2012; Jaine *et al.*, 2014; Stewart *et al.*, 2017). La manta gigante se agrega en regiones particulares, asociadas con alta disponibilidad de alimento, estaciones de limpieza y temperatura del agua (Dewar *et al.*, 2008; Marshall *et al.*, 2009; Clark 2010; Courtier *et al.*, 2011; Granham *et al.*, 2012; Stewart *et al.*, 2016a, b). En 2013 se descubrieron agregaciones recurrentes de la manta gigante *Mobula birostris* en Yelapa, asociadas a un cañón submarino (<1,400 m) cercano a la costa al sur de Bahía de Banderas, Jalisco, México (Sakamoto-Ruiz, 2015). Sin embargo, la razón por que estas se agregan aquí aún es poco comprendida (Girón-Nava *et al.*, 2015; Stewart *et al.*, 2016b, 2017).

Dado lo anteriormente expuesto, se planteó como objetivo de la presente investigación analizar la dinámica de los grupos taxonómicos del zooplancton y de variables ambientales importantes como el ENSO, la temperatura, la iluminación lunar y clorofila-a con la abundancia de mantas gigantes a lo largo de los años, así como la similitud en los valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tejido mantas y de grupos presa potenciales del zooplancton en la costa sur de Bahía de Banderas con el fin de conocer si la *M. birostris* utiliza esta zona como áreas de alimentación.

Hipótesis

Las agregaciones y mayores frecuencias de observación de mantas gigantes *M. birostris* en el sur de Bahía de Banderas (Yelapa) están asociadas con la abundancia del zooplancton superficial, la dinámica ambiental local y el evento de El Niño. De igual manera, la firma isotópica en los individuos de manta gigante reflejará valores similares al zooplancton mixto y posibles grupos presa en el área de estudio.

Objetivo general

Determinar el hábitat trófico de *M. birostris* en el sur de Bahía de Banderas analizando la relación entre la dinámica de los grupos taxonómicos del zooplancton y variables ambientales, con la presencia de *M. birostris* en el área de estudio, así como la comparación de la firma isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los individuos de manta gigante, zooplancton mixto y posibles grupos presa.

Objetivos específicos

Identificar la variación de los grupos taxonómicos del zooplancton costero en la costa sur de Bahía de Banderas y su relación con variables ambientales.

Determinar la presencia de mantas en función de la abundancia del zooplancton, el efecto ENSO, la temperatura superficial del mar (TSM), la iluminación lunar y concentración superficial de clorofila-a (Cl-a).

Determinar la similitud entre los valores isotópicos de *M. birostris* y del zooplancton mixto y presas potenciales.

MÉTODO

Área de estudio

Bahía de Banderas se localiza en el Pacífico central mexicano, comprendiendo los estados de Nayarit y Jalisco. La profundidad del fondo marino de Bahía de Banderas se incrementa de Norte a Sur alcanzando hasta 1600 metros en su costa sur como parte de un cañón submarino (Álvarez-Román, 2007). La circulación oceánica está influenciada por la masa de agua del Golfo de California, Corriente de California, la corriente de Costa Rica y la corriente Norecuatorial que interactúan en esta región transicional (Portela *et al.*, 2016).

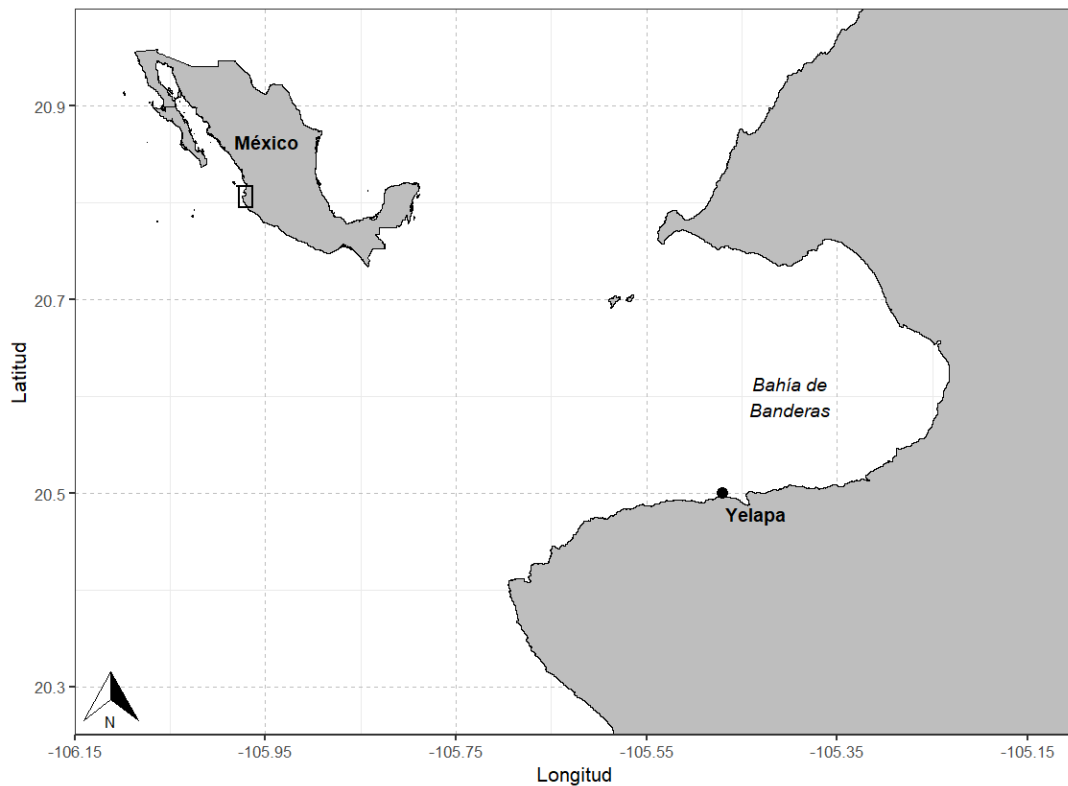


Figura 1. Localización del área de estudio.

La porción sur de la bahía se ve influenciada por descargas de ríos (Chimo, Yelapa y Pizota) alcanzando su máximo afluente durante el verano (Cotler-Ávalos, 2010).

Estos afluentes de ríos junto con eventos de surgencia introducen nutrientes que favorecen elevados valores de productividad marina durante la primavera (Mercado-Santana, 2019). El promedio de la temperatura superficial del mar en Bahía de Banderas es de 26.4 °C con variaciones estacionales de 20-30 °C (Fiedler, 1992). Los muestreos se realizaron cerca del poblado de Yelapa (20°29'42.66" N y -105°28'50.58" O) ubicado en el sur de Bahía de Banderas (**Fig. 1**).

Zooplankton

Las muestras de zooplankton fueron colectadas semanalmente entre agosto 2014 a agosto 2018 en un área de agregación de manta gigante (*M. birostris*). Los arrastres fueron diurnos, muestreando primero en la superficie (<1 m) y posteriormente a 20 metros de profundidad (colectadas en el periodo de abril 2017 a febrero 2018), de manera circular durante diez minutos, a una velocidad constante de 5-6 km h⁻¹ en una embarcación tipo panga, utilizando una red cónica con una luz de malla de 333 µm y diámetro de boca de 30 cm, equipado con un flujómetro (G.O. 2030R) colocado para estimar el volumen de agua filtrada (**Fig. 2**). Cada muestra fue etiquetada y preservada en alcohol al 96% no desnaturalizado. Posteriormente en el laboratorio todas las muestras fueron colocadas en frascos de plástico transparente con 100 ml de alcohol del cual se tomaba una alícuota utilizando una pipeta de Stempel de 10 ml. Se utilizó un estereoscopio (Zeiss- Stemi 305) para separar y contabilizar cada una de las muestras a nivel grupo taxonómico utilizando una guía taxonómica ilustrada (Todd *et al.*, 1996). Se calculó la densidad de cada grupo del zooplankton dividiendo el número total de organismos entre el volumen de agua filtrada marcado por el flujómetro.



Figura 2. Arrastres de zooplancton en el área de agregación de *Mobula birostris*.

Censos visuales de mantas

Se realizaron 224 monitoreos diurnos semanales de agosto 2014 a agosto 2018 a lo largo de la línea de costa aledaña al poblado de Yelapa. Los censos se realizaron en una embarcación tipo panga, de 9:00 a 15:00 hrs, aproximadamente. Se registró información del número de mantas observadas por hora. Por medio de buceo libre se corroboró el número de mantas avistadas desde la embarcación y se foto identificaron distintos individuos de mantas utilizando el método de foto identificación ventral (no incluido en este estudio) (**Fig. 3**).



Figura 3. *Mobula birostris* observadas desde la embarcación durante los monitoreos.

Variables ambientales

Las variables satelitales de temperatura superficial del mar (TSM, °C) y concentración de clorofila-a satelital (mg/m^3) calculadas por el sensor MODIS a bordo del satélite Aqua propiedad de la National Aeronautics and Space Agency (NASA) fueron descargadas del repositorio de datos de la ERDDAP utilizando el paquete R de “rerddap” (Chamberlain, 2019). El índice multivariado de El Niño (MEI por sus siglas en inglés) fue descargado del portal del laboratorio de ciencias físicas, perteneciente a la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). Los datos del porcentaje de iluminación de la Luna fueron descargados del portal Naval Observatory Astronomical Application Department (aa.usno.navy.mil/).

Isótopos estables

Mantas

Por medio de buceo libre se colectaron muestras de tejido, extraídas de la parte dorsal derecha en individuos de mantas, utilizando una lanza tipo hawaiana equipada con una punta modificada marca Pneu-Dartde de acero inoxidable (**Fig. 4**). Cada biopsia fue etiquetada y almacenada separadamente en viales con alcohol al 96% y congeladas.



Figura 4. Toma de muestra de tejido dorsal de *M. birostris* (A) utilizando una lanza tipo hawaiana con una punta de biopsia modificada Pneu-Dartde (B).

Zooplankton

Las muestras de zooplankton superficial para análisis isotópicos fueron colectadas de agosto 2015 a agosto 2019. Los arrastres fueron similares a los realizados para identificar la estructura comunitaria, con excepción del tiempo, el cual fue de cinco minutos, utilizando la misma red de zooplankton anteriormente mencionada. Las muestras fueron conservadas en alcohol al 96%. Las muestras fueron divididas en zooplankton mixto y algunos grupos taxonómicos como posibles presas potenciales (Copépoda, Cladóceras, Quetognatha y Decápoda (fam. Solenoceridae)).

Procesamiento de las muestras

Cada una de las muestras de tejido de manta y zooplankton se colocaron en una caja Petri en agua desionizada y se dejaron reposando por cinco minutos para eliminar el alcohol (Burgess & Bennett, 2016). Posteriormente fueron colocadas en la liofilizadora (LABCONCO 2.5) durante 24 horas para extraer la humedad a una temperatura de -40°C y una presión de 0.120 mbar, enseguida fueron maceradas en un mortero de vidrio hasta obtener un polvo homogéneo. El polvo obtenido fue pesado entre 0.5 y 1.0 mg de cada muestra para el análisis de isotópico. Las muestras ya pesadas se empaquetaron en cápsulas de estaño de 5x9 mm (Costech). Las muestras de zooplankton y tejido de manta fueron enviadas para ser

analizadas en el espectrómetro de masas de razones isotópicas de la Universidad de California Santa Cruz Stable Isotope Laboratory. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tejido de las mantas y de las presas (zooplancton) fueron medidos utilizando dos medidas estándar internacionales: Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) para $\delta^{13}\text{C}$ y aire atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$ (Peterson & Fry, 1987). Los resultados isotópicos fueron reportados en valores δ (‰). Se aplicó una corrección matemática a los datos de $\delta^{13}\text{C}$ del zooplancton según lo recomendado por Logan *et al.*, (2008) para contrarrestar el sesgo por la contribución de lípidos al valor isotópico $\delta^{13}\text{C}$

Análisis estadísticos

Temporalidad climática en Bahía de Banderas

Se definieron dos temporadas climáticas distintas en cada año: la temporada fría (enero-junio) y la temporada cálida (julio-diciembre) basándonos en lo reportado por investigaciones anteriores cercanas al área de estudio (Ambriz-Arreola *et al.*, 2012; Kozak *et al.*, 2020). Utilizando la temperatura superficial del mar obtenida por satélite se evaluó dicha temporalidad con la prueba de Mann-Whitney para dos muestras independientes.

Variación espacial del zooplancton

La densidad del zooplancton total de abril, 2017 a febrero, 2018 fue comparada por estratos de profundidad, superficial y a 20 m para evaluar diferencias en la densidad promedio del zooplancton en cada estrato utilizando un análisis no paramétrico de “Wilcoxon” para dos muestras pareadas.

Dinámica temporal del zooplancton

Utilizando el paquete “Vegan” (Oksanen *et al.*, 2019) en R, se realizó un análisis de redundancia canónica (RDA) con la matriz de datos de densidad de grupos del zooplancton por temporada climática como variable respuesta mientras que las variables respuesta fueron: la concentración superficial de Cl-a satelital (mg/m^3), temperatura superficial satelital del mar (TMS, °C), porcentaje de iluminación de la Luna y el índice multivariado de El Niño (MEI por sus siglas en inglés). La abundancia de zooplancton fue transformada a distancias Hellinger según lo recomendado por Borcard & Legendre (2018) para considerar la contribución de los

grupos taxonómicos menos dominantes a la densidad total pues esta distancia es utilizada para cuantificar la similitud entre dos distribuciones de probabilidad. La significancia estadística del modelo global fue evaluada con 9999 permutaciones. La colinealidad de las variables respuesta fue evaluada con un análisis de correlación de “spearman” y comprobando que el valor de inflación de la varianza (VIF) calculado fuera menor a 10 (Borcard & Legendre, 2018).

Dinámica temporal de M. birostris

Los datos del número de mantas avistadas por hora se agruparon por temporada fría (enero-junio) y cálida (julio-diciembre) de 2014 a 2018 para analizar su variación temporal con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Como prueba a posteriori, se aplicaron pruebas pareadas de Wilcoxon con el método de corrección de Bonferroni para múltiples pruebas con el fin de identificar las temporadas con mayores diferencias.

Se realizaron modelos aditivos generalizados (GAM's) para identificar la relación que las mantas presentan con la densidad de zooplancton y variables ambientales. Se utilizó el número de mantas observadas por día como variable dependiente en relación con las siguientes seis variables: Días del año juliano, horas de monitoreo, el índice multivariado de El Niño (MEI), densidad total de zooplancton, porcentaje iluminado de la Luna, concentración superficial de clorofila-a y temperatura superficial del mar. Para generar las funciones aditivas se utilizó el método de estimación de máxima probabilidad restringida (REML por sus siglas en inglés) el cual equilibra el ajuste del modelo y su complejidad, según lo propuesto y sugerido por Woods (2011). La variable respuesta fue ajustada con la familia de distribución de datos tipo ziP (zero inflated Poisson) al contener un elevado número de ceros (ausencias) en la variable dependiente de mantas. Se evaluaron todas las posibles combinaciones de variables posibles utilizando el criterio de información de akaike (AIC por sus siglas en inglés) para seleccionar el modelo con el mejor ajuste. Se consideró lo propuesto por Burnham & Anderson (2004), al considerar modelos con valores Δ_{AIC} de máximo 2 unidades. Para realizar el modelo global se utilizó el paquete “mgvc” (Woods, 2011) mientras que la evaluación de los 124 modelos

distintos y comparación del valor AIC y Δ_{AIC} se ejecutó con el paquete “MuMIn” (Barton, 2019).

Isótopos estables

Los valores de concentración de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en mantas y zooplancton fueron comparados entre temporada fría (enero-junio) y cálida (julio-diciembre) utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon para evaluar a nivel temporada la concentración isotópica de dichos grupos. La variación anual en los nichos isotópicos del zooplancton mixto y las mantas se evaluó con el método de elipses bayesianas del paquete SIBER (Jackson *et al.*, 2011) al calcular el valor del área estándar de la elipse (SEA_B) como indicador de variación en la amplitud isotópica del zooplancton mixto y la *M. birostris*, utilizando modelos bayesianos (10^6 iteraciones). Estos modelos toman en cuenta la incertidumbre generada en los datos por distintas causas como el esfuerzo de muestreo para calcular el espacio isotópico de las elipses (Jackson *et al.*, 2011). Se evaluó gráficamente la similitud isotópica de las mantas muestreadas en los distintos años con el zooplancton mixto y los grupos: Copépoda, Cladóceras, Quetognata y Decápoda (Fam. Solenoceridae) así como con tres especies de peces del micronecton mesopelágico (~200 a 100 metros de profundidad) del ecosistema del giro subtropical del Pacífico norte (Choy *et al.*, 2015): Estos grupos han sido usados anteriormente (Burgess *et al.*, 2017) como indicadores de valores isotópicos de carácter mesopelágico. Se aplicaron correcciones por lípidos en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del zooplancton analizado en este estudio según lo sugerido (Logan *et al.*, 2008) mientras que a las tres fuentes mesopelágicas se le restó 1‰ al valor promedio $\delta^{13}\text{C}$ para compensar el efecto del etanol al almacenar nuestras muestras (Stewart *et al.*, 2017). Se consideró el factor de enriquecimiento trófico al momento de graficar los resultados.

RESULTADOS

Temporalidad climática en Bahía de Banderas

Se identificaron dos regímenes de temperatura intraanual al evaluar la temperatura superficial del mar obtenida por el sensor MODIS del año 2014 al 2018. Se observó un aumento en los datos de temperatura registrados desde la mitad hasta finales de año. El análisis de Man-Whitney para muestras independientes arrojó diferencias significativas entre las dos temporadas climáticas sugeridas ($W=5432$, valor $p < 0.001$), indicando valores significativamente más altos de temperatura en la temporada cálida (julio-diciembre) a diferencia de la temporada fría (enero-junio) (Fig. 5)

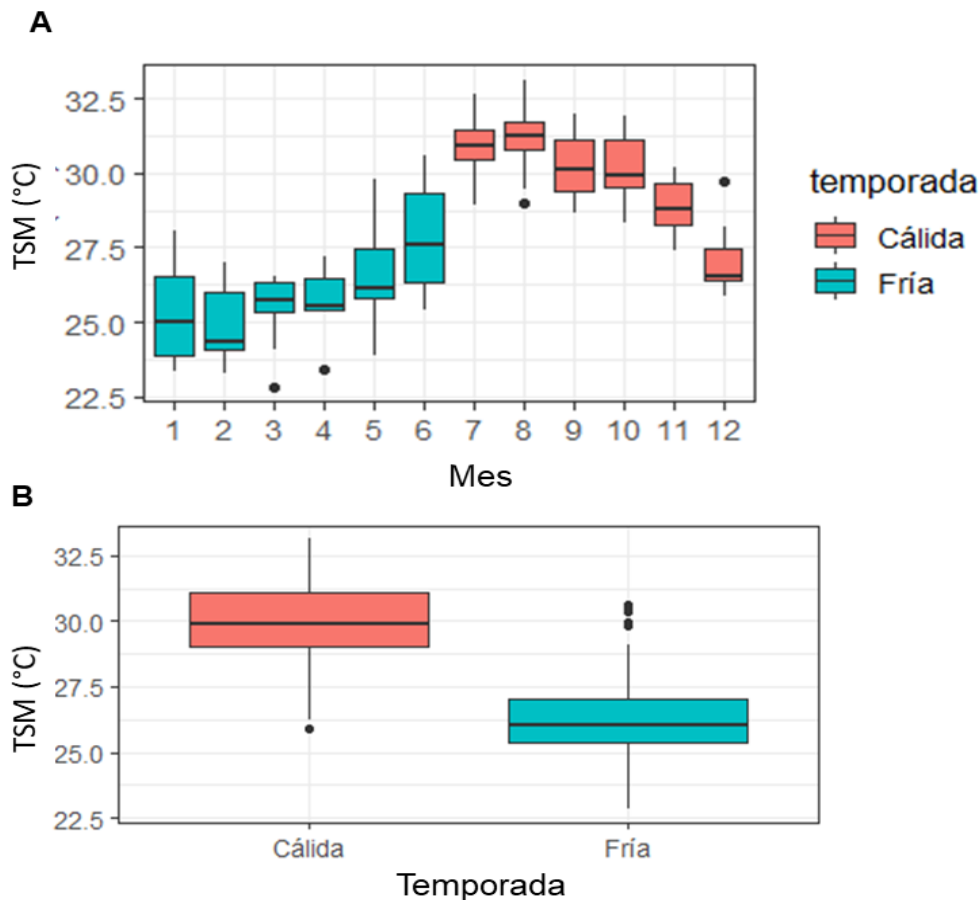


Figura 5. A) Gráfico de cajas con bigotes de la variación intraanual de la temperatura de 2014 a 2018 identificando los meses de enero a junio como la temporada fría y de julio a diciembre como la temporada cálida. B) Gráfico de cajas con bigotes de la temperatura en ambas temporadas climáticas.

Zooplancton

Un total de 218 muestras de zooplancton (agosto 2014-agosto 2018) fueron separadas y contabilizadas a nivel de grandes grupos taxonómicos. Se identificaron un total de 25 grupos taxonómicos.

Tabla 1. Densidad y dominancia relativa de la comunidad de zooplancton del 2014 al 2018.

| Grupo taxonómico | Densidad total | Abundancia relativa (%) |
|------------------------|----------------|-------------------------|
| Copépoda | 11758.8 | 36.0 |
| Cladóceras | 10262.4 | 31.4 |
| Ostrácoda | 2290.1 | 7.0 |
| Huevos de pez | 2001.1 | 6.1 |
| Radiolaria | 1672.4 | 5.1 |
| Briozoa | 1127.4 | 3.5 |
| Bivalva | 684.5 | 2.1 |
| Chaetognatha | 511.5 | 1.6 |
| Gasterópoda | 439.1 | 1.3 |
| Larva de Decápoda | 297. | 0.9 |
| Salpiadae | 282.3 | 0.9 |
| Euphausiacea | 220.2 | 0.7 |
| Polichaeta | 155.6 | 0.5 |
| Siphonophora | 154.3 | 0.5 |
| Pterópoda | 152.7 | 0.5 |
| Rotífera | 118.5 | 0.4 |
| Larva de Echinodermata | 117.9 | 0.4 |
| Larvas de pez | 107.7 | 0.3 |
| Medusea | 98.8 | 0.3 |
| Larvacea | 85.2 | 0.3 |
| Anphipodas | 51.7 | 0.2 |
| Mysidácea | 21.5 | 0.1 |
| Larva Ciprida | 20.4 | 0.1 |
| Tintínida | 13.4 | 0.0 |
| Foraminífera | 10.0 | 0.0 |

Los grupos con mayor abundancia relativa fueron los copépodos (36%) y cladóceros (31%), seguidos por ostrácodos (7%), huevos de pez (6%) y radiolarios (5%) (**Tabla 1, Fig. 6**). La relación con el porcentaje de la densidad del zooplancton (ind/m³) nos muestra que durante los meses fríos (enero-junio) los grupos dominantes son

copépodos y cladóceros y el resto de los grupos se encuentran con baja abundancia y durante la temporada cálida (resto del año), los demás grupos aumentan sus abundancias e incluso se observó que en la temporada cálida 2018, el resto de los grupos de zooplancton en conjunto fueron más abundantes que los copepodos y cladoceros (**Fig. 7**).

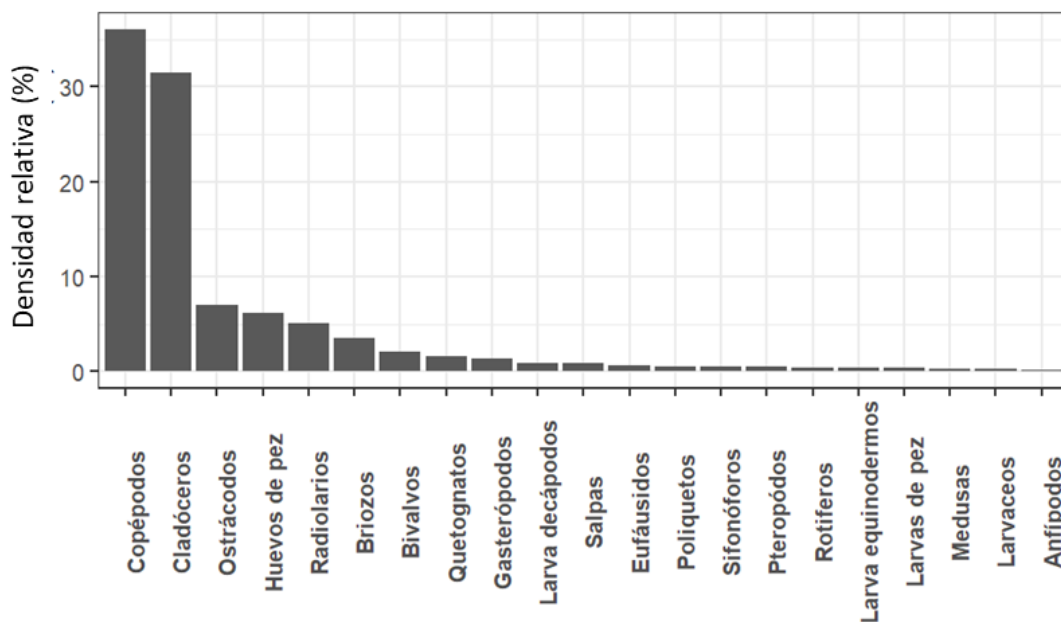


Figura 6. Densidad relativa de los grupos taxonómicos del zooplancton colectados durante 2014-2018 en Yelapa, Jalisco (Se muestran los grupos con densidad relativa mayor al 1% del total).

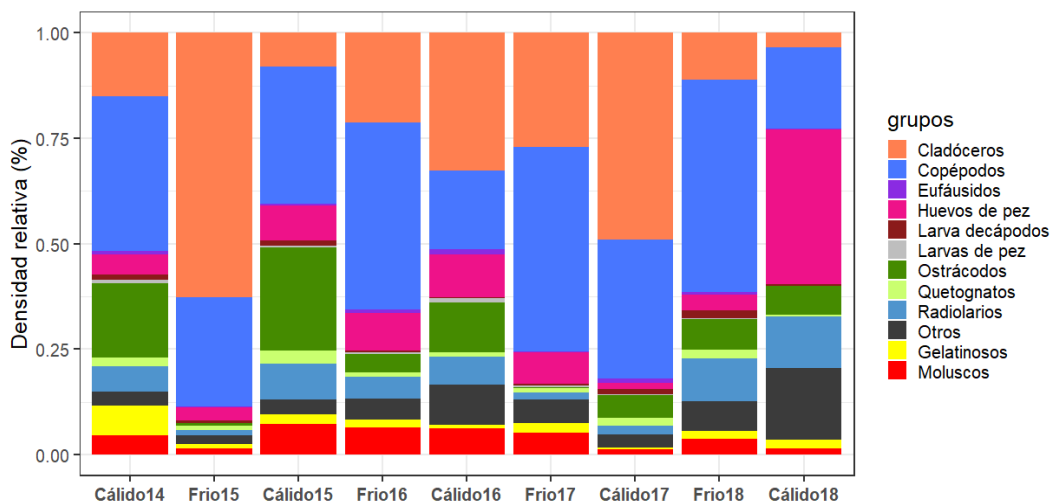


Figura 7. Densidades relativas de los principales grupos taxonómicos del zooplancton dominantes recolectadas mensualmente de agosto 2014 a agosto 2018 pero expresadas en periodos climáticos, frío (enero-junio) y cálido (julio a diciembre) separado por año.

Otros grupos de zooplancton incluye a los briozos, pterópodos, rotíferos, larva de equinodermos, larváceos, anfípodos, misidáceos, larva cipris, tintinidos y foraminíferos.

La abundancia del zooplancton fue menor durante el evento de El Niño, indicando valores bajos con barras de desviación estándar angostas. Por otro lado, en los meses con valores asociados a La Niña la variación mensual aumenta, así como los rangos de desviación estándar en cada mes. Se observó una disminución en las abundancias de mantas durante el evento de El Niño (2015-2016) y los primeros meses de 2017, mientras que las mayores abundancias se registraron durante La Niña (segunda mitad de 2017 y 2018) (**Fig. 8**).

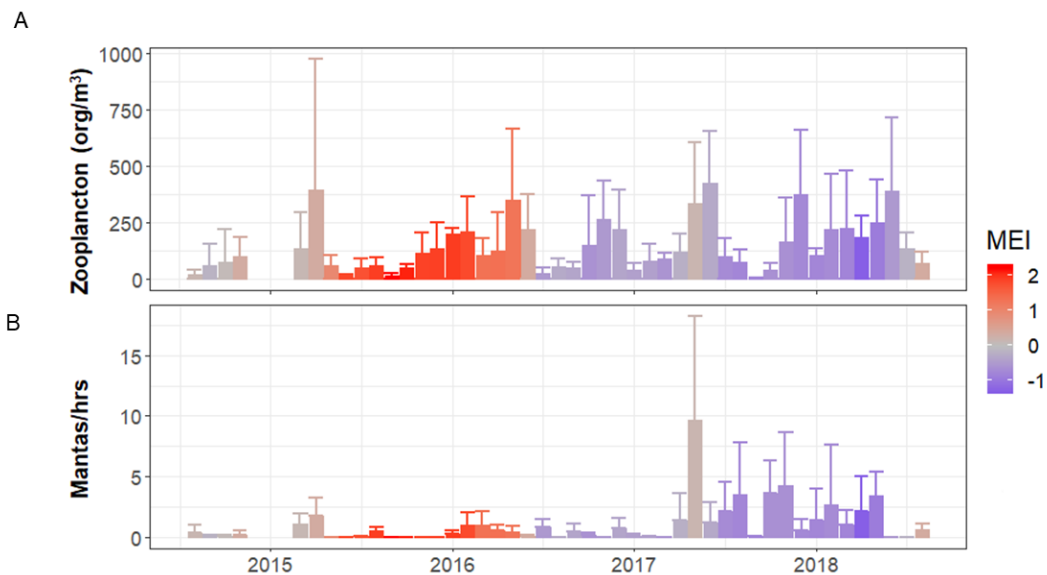


Figura 8. A) Serie de tiempo de abundancia del zooplancton (org/m^3) e B) individuos de *M. birostris*/hrs en relación con el ENSO. El color de cada barra representa el valor del MEI en ese mes, con valores positivos altos asociados a El Niño de color rojo, valores negativos altos asociados a La Niña de color azul y valores de años neutrales de color gris. La serie de tiempo abarca de agosto 2014 a agosto, 2018. (No hay datos para diciembre, 2014 y enero, 2015).

Se identificaron diferencias significativas en la proporción de la densidad encontrada en los distintos estratos de profundidad (Superficial y 20 metros, $W=255$, valor $p=0.02$), encontrándose una mayor densidad de organismos del zooplancton a 20 metros (**Fig. 9**).

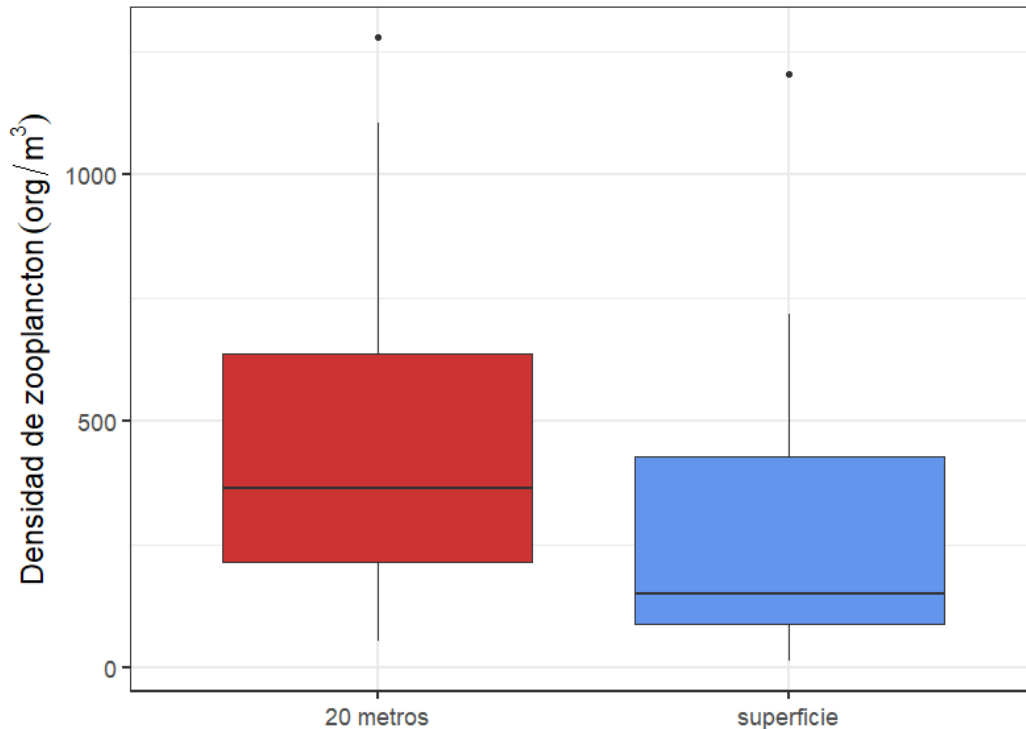


Figura 9. Densidad del zooplancton recolectado en superficie y a 20 m de profundidad de abril 2017 a febrero, 2018.

El análisis de redundancia (RDA) explicó el 26% del total de la varianza de la densidad del zooplancton en función de los gradientes de las variables ambientales: Clorofila-a, MEI, temperatura y luminiscencia de la Luna durante la temporada cálida y fría (**Fig. 10**). Las variables explicativas no mostraron correlación fuerte (**Anexo I**). El análisis mostró que las densidades de copépodos, bivalvos y poliquetos estuvieron asociadas a los meses de temporada fría (relación negativa con la temperatura) los cuales representan altos valores de abundancia de zooplancton en general. Las densidades de cladóceros relacionaron con los valores negativos del MEI, indicadores del fenómeno de La Niña y el porcentaje de iluminación de la Luna,

identificando altas abundancias tanto en temporada fría como en cálida. Los gasterópodos y radiolarios se asociaron con valores positivos del MEI (El Niño) y temperaturas altas en la temporada cálida mientras que los ostrácodos mostraron un fuerte efecto de preferencia en la temporalidad intraanual, al encontrarse en grandes cantidades en los meses de temporada cálida. El resto de los grupos del zooplancton (quetognatos, appendicularia, larvas de pez y larva cypris) mostraron una relación débil con las variables incluidas.

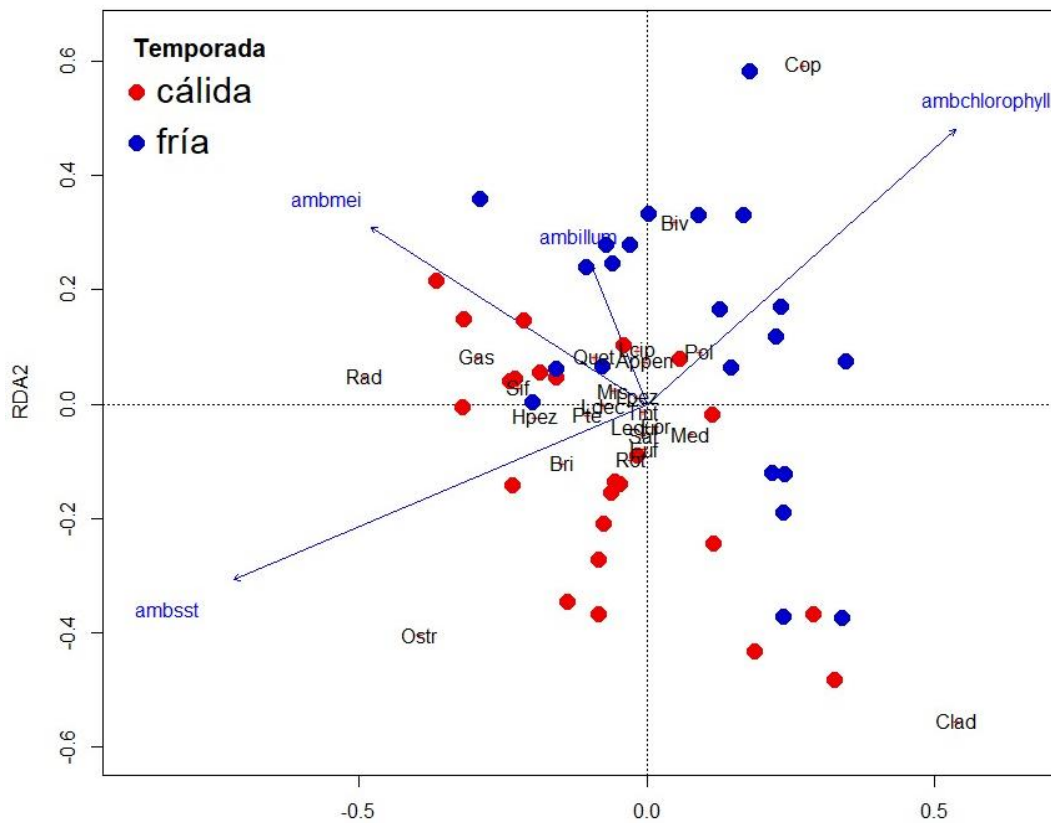


Figura 10. Gráfico triplot del análisis de redundancia canónica (RDA) de la densidad del zooplancton en relación con las variables ambientales del MEI (ambmei), Clorofila-a (ambchlorophyll), porcentaje de iluminación de la Luna (ambillum) y TSM (ambsst). Las flechas azules representan la contribución de cada variable explicativa al modelo, las abreviaciones indican los grupos del zooplancton, los puntos representan los meses muestreados, la coloración en los puntos indica azul para la temporada fría (ene-jun) y roja para la temporada cálida (jul-dic).

Mantas y variables ambientales

El número de mantas por hora observadas del año 2014 al 2018 mostró diferencias significativas entre la temporada cálida y fría (valor $p < 0.001$, $\chi^2 = 46.751$). La presencia de mantas disminuyó durante la temporada cálida del 2015, la cual presentó los valores del MEI más elevados (**Fig. 11**) y las mayores diferencias entre las comparaciones pareadas de todas las temporadas (**Tabla 2**). Las mayores densidades de mantas fueron registradas durante ambas temporadas del 2017, aunque la contribución de la temporada fría fue por datos extremos originados por días en los que se registraron más de 4 mantas por hora. Las temporadas con mayores avistamientos presentaron valores negativos del MEI asociados al fenómeno de La Niña (**Fig. 11**). Las abundancias de mantas durante las temporadas cálidas fueron similares entre sí, presentando bajos números en los años de 2014, 2015 y 2016, con excepción del 2017, el cual presentó diferencias significativas con las demás temporadas cálidas, así como una mayor similitud con las temporadas frías. La temporada cálida del 2017 fue la única temporada cálida asociada a un fuerte evento de La Niña (**Fig. 11**). Los meses de temporada fría no presentaron diferencias entre sí (**Tabla 2**) sin embargo, gráficamente se observó que frío 2017 presentó una distribución en sus datos particular por lo anteriormente expuesto (**Fig. 11**)

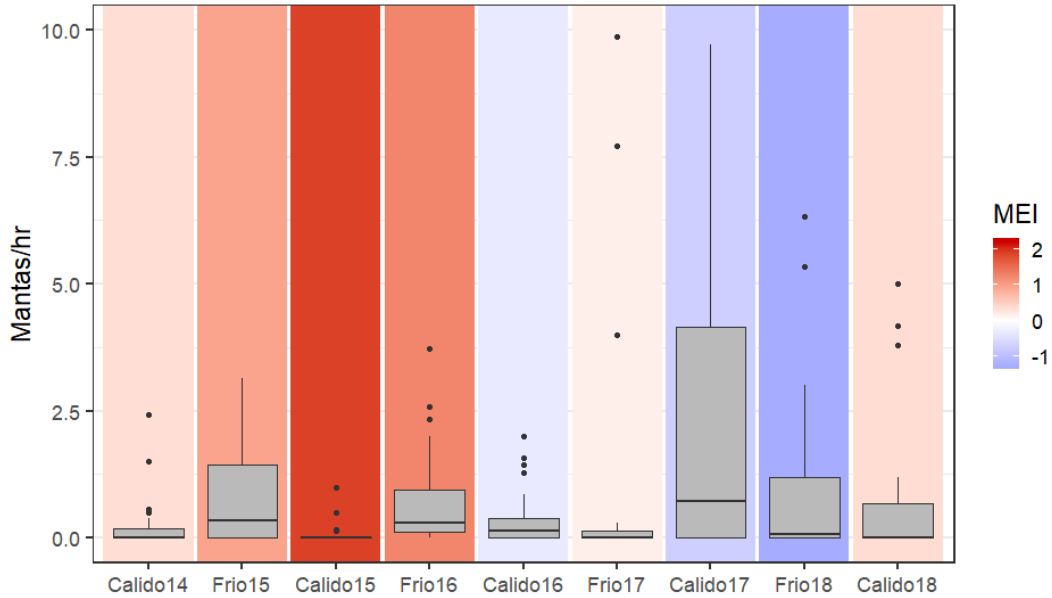


Figura 11. Número de mantas observadas por hora de agosto 2014 a agosto 2018. La temporada cálida comprende de julio a diciembre y la fría de enero a junio. La escala de colores indica el valor promedio del MEI para cada temporada.

Tabla 2. Valores p de las pruebas a posteriori para identificar diferencias en el número de mantas registradas por hora entre temporadas (fría y cálida) de agosto 2014 a agosto 2018 en Yelapa, Jalisco. Se utilizaron pruebas de Wilcoxon con corrección por múltiples pruebas

| Temporada | Calido14 | Frio15 | Calido15 | Frio16 | Calido16 | Frio17 | Calido17 | Frio18 |
|-----------------|-------------|-------------|-------------|--------|-------------|--------|----------|--------|
| Frio15 | 0.06 | - | - | - | - | - | - | - |
| Calido15 | 0.22 | 0.02 | - | - | - | - | - | - |
| Frio16 | 0.00 | 0.94 | 0.00 | - | - | - | - | - |
| Calido16 | 0.10 | 0.55 | 0.01 | 0.11 | - | - | - | - |
| Frio17 | 0.62 | 0.57 | 0.20 | 0.17 | 0.57 | - | - | - |
| Calido17 | 0.00 | 0.40 | 0.00 | 0.22 | 0.02 | 0.13 | - | - |
| Frio18 | 0.07 | 0.92 | 0.02 | 0.80 | 0.57 | 0.57 | 0.55 | - |
| Calido18 | 0.27 | 0.70 | 0.08 | 0.40 | 0.92 | 0.91 | 0.14 | 0.57 |

Se realizaron 124 modelos aditivos generalizados distintos (**Anexo II**). El valor mínimo de AICc obtenido fue de 503.31 y el máximo de 1942. El mejor modelo utilizó todas las variables explicativas a excepción de la variable de abundancia de zooplancton, explicando el 92.6% de la variación total observada. Las variables significativas fueron: días del año, horas de muestreo, densidad de zooplancton,

MEI, clorofila-a y temperatura (**Tabla 3**). El segundo mejor modelo presentó valores por encima del valor Δ 2 de tolerancia por lo que ningún otro modelo fue considerado.

Tabla 3. Variables incluidas en los mejores 5 modelos. grados de libertad (gl), Criterio de información de Akaike con corrección (AICc) y valor delta (Δ). Colores verdes indican variable incluida y colores rojos variable excluida.

| # de modelo | Cl-a | Días | Hrs | Illum | MEI | TSM | Zoop | gl | AICc | Δ |
|-------------|------|------|-----|-------|-----|-----|------|----|--------|----------|
| 1 | | | | | | | | 48 | 503.31 | 0.00 |
| 2 | | | | | | | | 49 | 509.34 | 6.03 |
| 3 | | | | | | | | 41 | 521.70 | 18.39 |
| 4 | | | | | | | | 45 | 536.04 | 32.73 |
| 5 | | | | | | | | 51 | 546.82 | 43.51 |
| | | | | | | | | | | |

Se identificaron mayores abundancias de mantas en la primera mitad del año con una notable disminución hacia el día 300 y el pico de abundancia localizado entre los días 100-150 (**Fig. 12, A**). Se observó una relación lineal entre el número de mantas registradas y las horas de monitoreo, aumentando el número de registros con relación al tiempo de búsqueda aplicado (**Fig. 12, B**). Se registró un pico de abundancia de manta gigante con valores del índice MEI relacionados a eventos Niña y una gradual disminución de individuos registrados con valores relacionados a eventos de El Niño (**Fig. 12,C**). Los individuos de manta gigante registrados mostraron preferencia por el rango de temperatura de 24-28 °C con una notable disminución en su presencia con valores arriba de los 30°C (**Fig. 12,D**). El efecto de la Luna nueva y Luna llena influyó positivamente en la abundancia de mantas, disminuyendo en número con fases lunares intermedias (**Fig. 12, E**). No se identificó un efecto evidente de la concentración de clorofila-a superficial y la presencia de mantas, sin embargo, con valores altos de clorofila-a, el número de mantas observadas disminuyó.

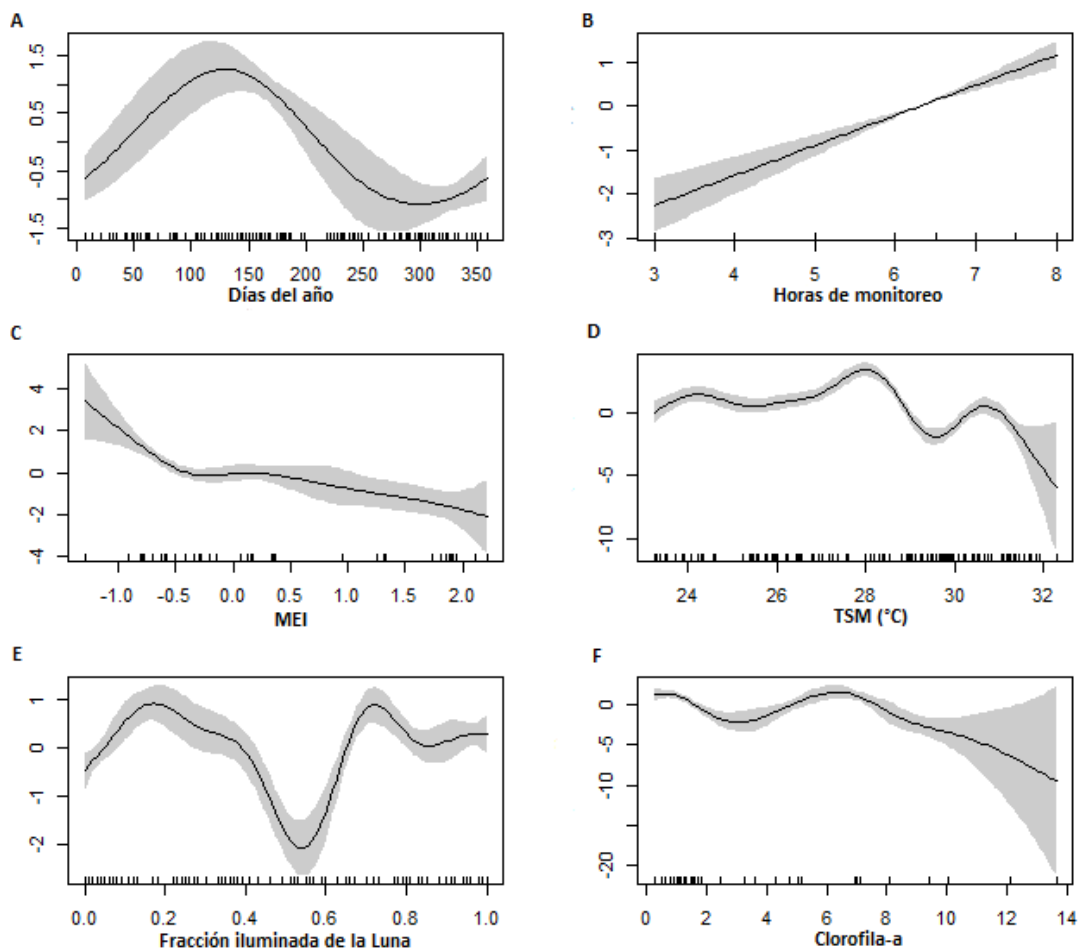


Figura 12. Gráfico de las curvas de probabilidad del modelo aditivo generalizado (GAM) con días del año (A), horas de monitoreo (B), índice multivariado de El Niño (C), temperatura superficial del mar (D), fracción iluminada de la Luna (E) y concentración superficial de clorofila-a (F).

Isótopos estables

Se obtuvieron los valores isotópicos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de 45 muestras de tejido de mantas, 62 muestras de zooplancton mixto (**Tabla 4**) y los siguientes grupos como posibles presas: Copépodos (4), Cladóceros (3), Decápodos (Familia Solenoceridae) (5) y Quetognatos (4).

Tabla 4. Valores promedio de los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con su desviación estándar y número de muestras en la especie *M. birostris* y el zooplancton mixto entre años y temporadas (Fría=enero-junio, Cálida =julio- diciembre).

| Grupo | Factor | $\delta^{15}\text{N}$ (prom \pm d.e.) | $\delta^{13}\text{C}$ (prom \pm d.e.) | n |
|-------------|------------------|---|---|----|
| Mantas | | 13.71 \pm 0.85 | -15.54 \pm 0.93 | 45 |
| | Año | | | |
| | 2015 | 13.60 \pm 1.06 | -15.29 \pm 0.83 | 8 |
| | 2016 | 13.22 \pm 1.66 | -15.25 \pm 0.70 | 2 |
| | 2017 | 13.67 \pm 0.73 | -15.71 \pm 1.12 | 15 |
| | 2018 | 13.55 \pm 0.87 | -15.25 \pm 0.75 | 13 |
| | 2019 | 14.34 \pm 0.47 | -16.07 \pm 0.89 | 7 |
| | Temporada | | | |
| Cálida | 13.78 \pm 0.48 | -15.69 \pm 1.08 | 14 | |
| Fría | 13.67 \pm 0.98 | -15.47 \pm 0.87 | 31 | |
| Zooplancton | | 11.35 \pm 1.48 | -19.36 \pm 1.49 | 62 |
| | Año | | | |
| | 2015 | 10.22 \pm 2.46 | -19.18 \pm 1.61 | 12 |
| | 2016 | 11.22 \pm 1.41 | -20.23 \pm 1.94 | 13 |
| | 2017 | 11.67 \pm 1.20 | -19.09 \pm 1.20 | 16 |
| | 2018 | 11.63 \pm 1.25 | -18.93 \pm 1.78 | 12 |
| | 2019 | 11.22 \pm 0.94 | -19.91 \pm 1.08 | 9 |
| | Temporada | | | |
| Cálida | 10.72 \pm 1.77 | -19.81 \pm 1.85 | 27 | |
| Fría | 11.70 \pm 1.16 | -19.11 \pm 1.19 | 35 | |

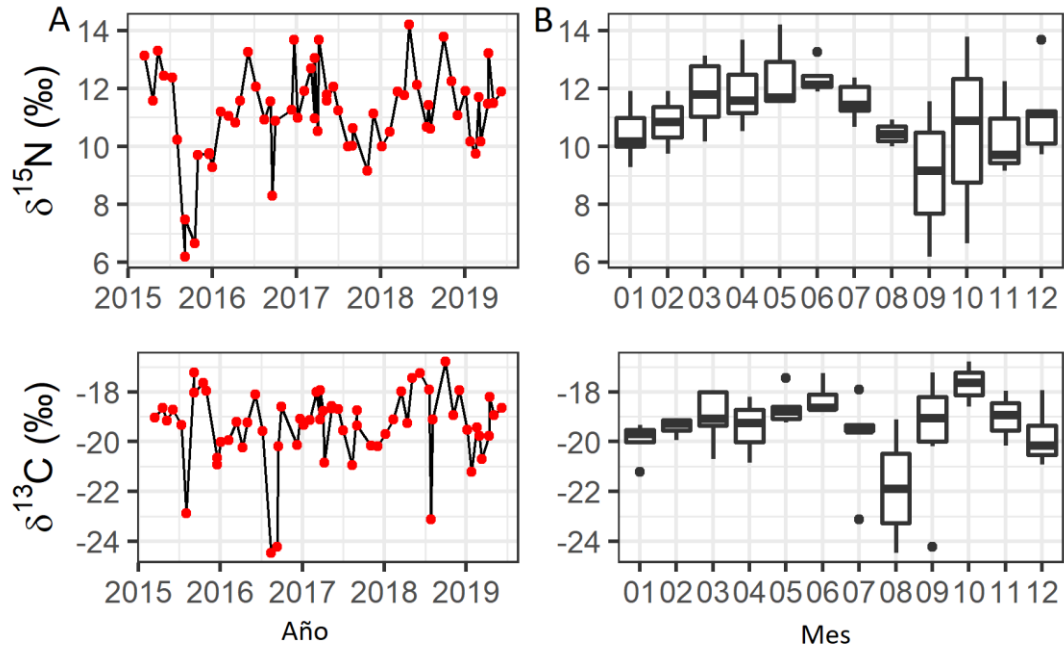


Figura 13. Valores isotópicos de las muestras de zooplancton mixto analizadas de marzo, 2015 a junio, 2019. Los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se localizan en el eje vertical con la primera columna (A) mostrando los años y la segunda columna (B) los meses en el eje horizontal.

Los valores isotópicos del zooplancton mixto mostraron una tendencia oscilatoria a lo largo del tiempo de estudio. Se registró una marcada disminución en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre mediados y finales de 2015 con picos de valores altos en 2018 mientras que los valores $\delta^{13}\text{C}$ mostraron valores bajos a mediados de 2015, 2016 y 2018 (**Fig.13, A**). Se observó una marcada temporalidad intraanual en los valores $\delta^{15}\text{N}$, con valores altos de enero a junio (01-06) tendiendo a disminuir gradualmente hacia finales de año. Por otro lado, los valores $\delta^{13}\text{C}$ mostraron una tendencia a permanecer entre -18 a -20 con excepción del mes de agosto, el cual presentó los valores más bajos (**Fig.13, B**).

Al comparar los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los individuos de manta gigante y del zooplancton mixto entre temporadas climáticas, se encontraron diferencias significativas solamente en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton mixto (**Tabla 5**), observándose valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ durante la temporada fría (**Figura 14**).

Tabla 5. Comparación de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton y mantas entre temporadas climáticas (Fría-Cálida) de todos los años con la prueba de Wilcoxon.

| Grupo | Isótopo estable | Valor W | p-valor |
|-------------|-----------------------|---------|---------|
| Zooplancton | $\delta^{13}\text{C}$ | 765.5 | 0.09 |
| | $\delta^{15}\text{N}$ | 635.5 | 0.006 |
| Mantas | $\delta^{13}\text{C}$ | 204 | 0.75 |
| | $\delta^{15}\text{N}$ | 202.5 | 0.73 |

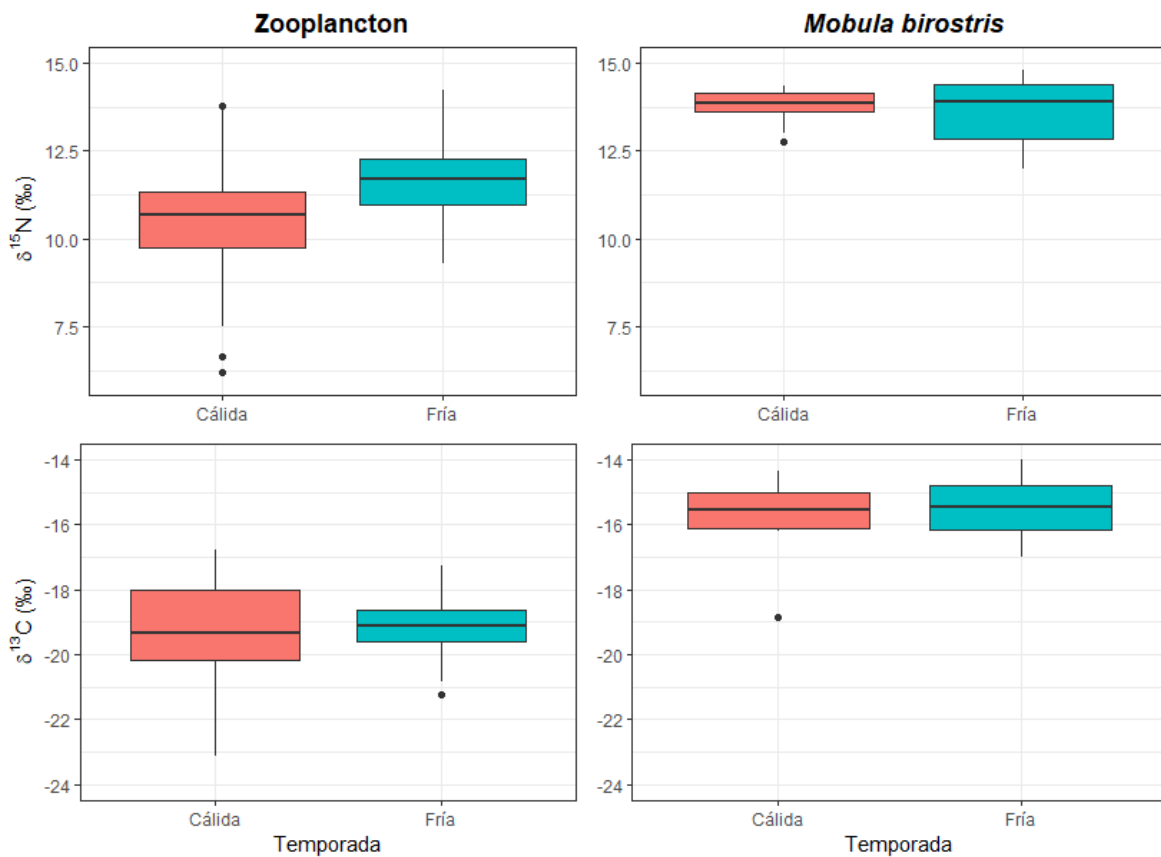


Figura 14. Valores isotópicos del Zooplancton y mantas entre temporadas climáticas cálida (julio- diciembre) y fría (enero-junio) 2015-2019.

Las elipses en los distintos años de los individuos de manta gigante mostraron un traslape general en sus valores. La elipse del año 2019 tuvo los valores $\delta^{13}\text{C}$ más bajos y valores $\delta^{15}\text{N}$ enriquecidos con relación a los demás años (**Fig.15, A**). El área estándar de la elipse alcanzó su extensión más amplia en el año 2015, disminuyendo gradualmente hacia el año 2019, sin embargo, se identificó una sutil expansión en 2018 (**Fig.15, A**). Las elipses anuales generadas del zooplancton mixto a través de los años presentaron un traslape general, con valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ y bajos en $\delta^{15}\text{N}$ en tres individuos muestreados en el año 2015 (**Fig.15, B**).

Los resultados del análisis SEA_B por año en los individuos de manta gigante mostraron una disminución en la amplitud de su nicho isotópico de 2015 al 2019, dada por los valores extremos del área estándar de la elipse con valores más cercanos a la mediana en el año 2019, en comparación con los años anteriores (**Fig.15, A**). El zooplancton mixto presentó una disminución significativa en la amplitud de su nicho isotópico del año 2015 al 2017, seguida de un aumento a valores cercanos a 7‰ en 2018 y otro descenso en la amplitud del área estándar en 2019 (**Fig.15, B**).

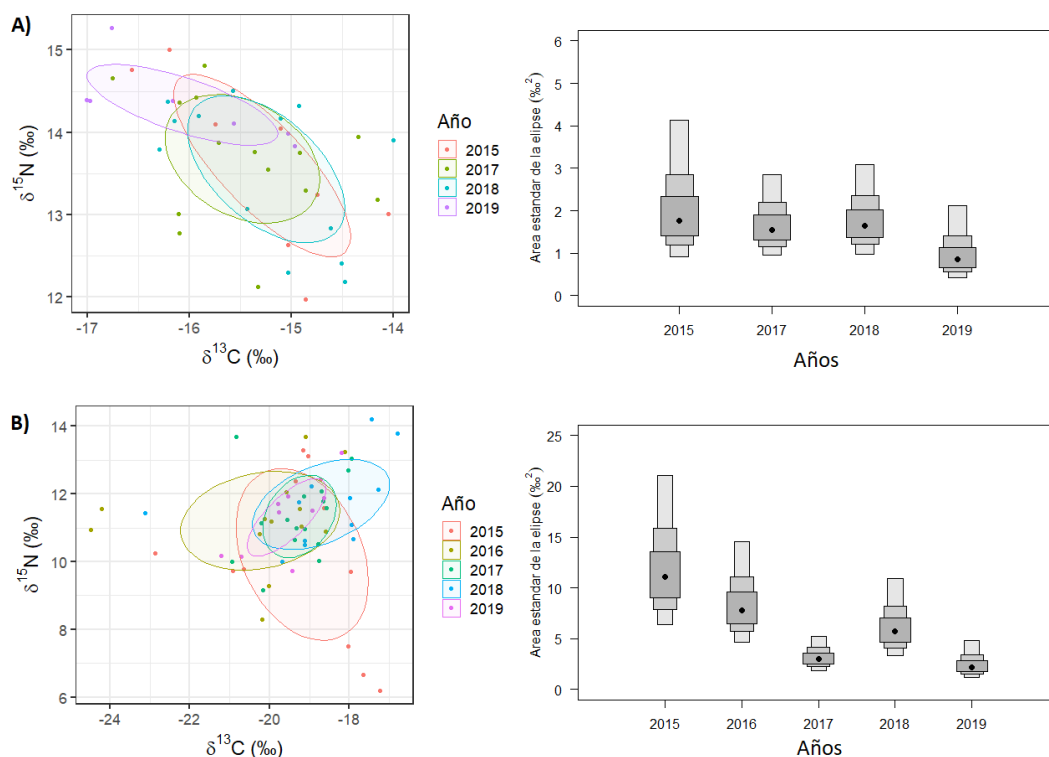


Figura 15. Gráficos de elipses de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ durante el 2015- 2019 (40% de los datos en cada elipse) y los valores estimados del área estándar de la elipse con métodos bayesianos (SEA_b) por años. La hilera **A)** es en individuos de mantas y la hilera **B)** en las muestras de zooplancton mixto.

Al graficar los grupos presa con los individuos de manta gigante, se observó que una proporción de individuos de todos los años se localizaron fuera de los rangos de los grupos presa potenciales, indicando valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ en los individuos de manta gigante, cercanos a los grupos mesopelágicos (Vals *et al.*, 2014) (**Fig. 16, A**). Al corregir nuestros grupos de zooplancton por lípidos (Logan *et al.*, 2018) e incluir el efecto de etanol en los grupos mesopelágicos (Stewart *et al.*, 2017), se mostró que los valores de decápodos (Fam. Solenoceridae), copépodos y zooplancton mixto tuvieron valores isotópicos similares al de la mayoría de los individuos de manta gigante (**Fig. 16, B**), sin embargo, algunos individuos de manta gigante siguieron presentando valores más cercanos a los grupos mesopelágicos (Vals *et al.*, 2014)

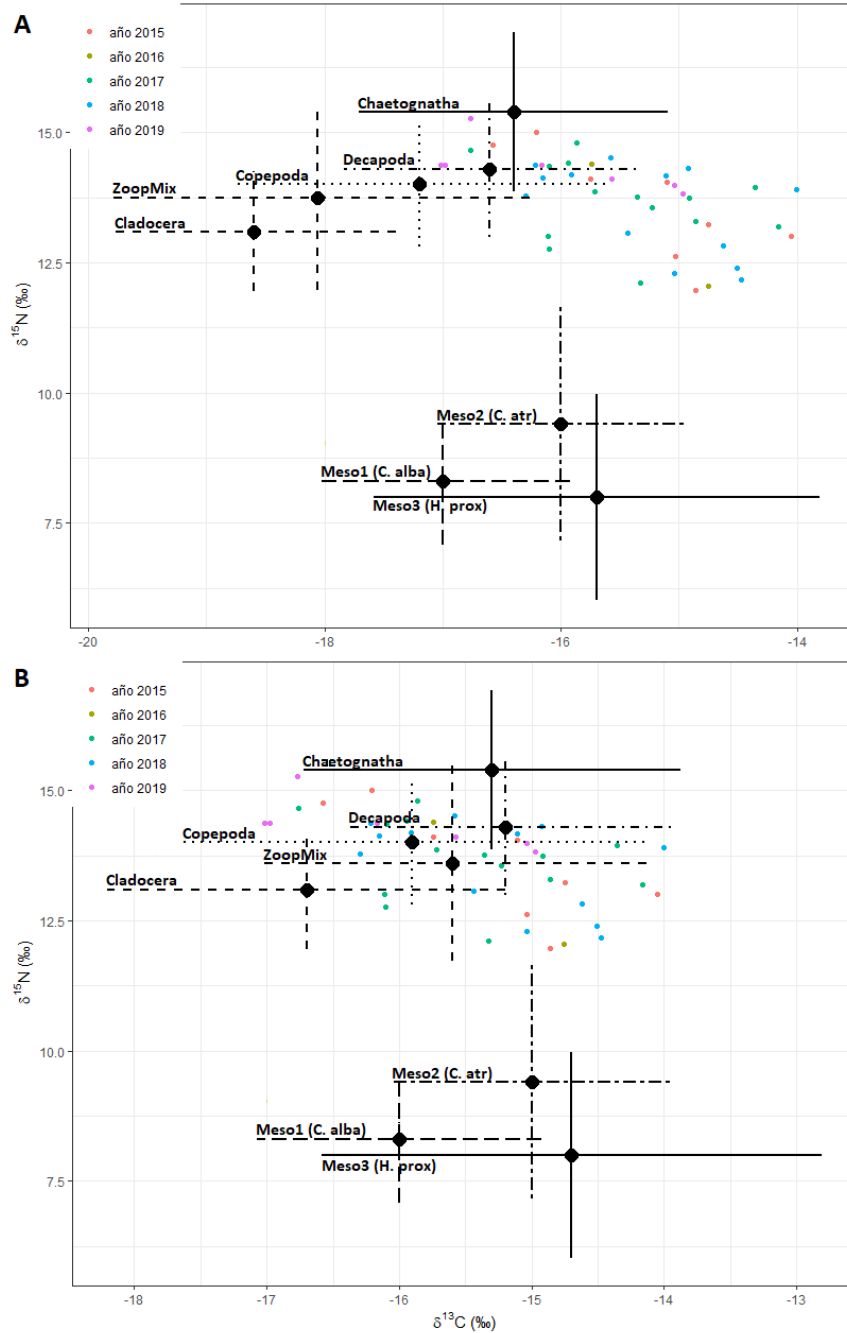


Figura 16. A) Datos de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tejido de la manta gigante, del zooplancton mixto y de los posibles grupos presa. **B)** Se aplicaron correcciones por etanol a los grupos mesopelágicos del trabajo de Vals et al., 2014 y corrección por lípidos a los grupos de zooplancton de nuestro estudio. Las barras de error verticales y horizontales representan la desviación estándar. Los valores de los grupos presa fueron corregidos por enriquecimiento trófico en ambos gráficos (Stock & Semmens, 2013)

DISCUSIÓN

Temporalidad en Bahía de Banderas

El presente estudio corroboró la temporalidad intraanual reportada, de acuerdo con los datos de TSM (°C) satelital. Los meses de temporada fría abarcan desde el mes de enero a junio, mientras que la temporada cálida se manifiesta de julio a diciembre. Nuestros resultados coinciden con lo reportado por Ambriz-Arreola *et al.*, (2012) y Kozak, *et al.*, (2020), los cuales identificaron una época mixta (enero-junio) y una época estratificada (julio-diciembre) en la costa sur de Jalisco. La literatura indica que en el Pacífico central mexicano, el efecto de corrientes frías provocadas por la corriente de California y la masa de agua del Golfo de California abarca desde enero a junio mientras que, de julio a diciembre, la corriente costera de Costa Rica genera un efecto inverso, al incrementar significativamente la temperatura del mar (Wyrski 1967; Kessler, 2006; Portella *et al.*, 2016). La temperatura intraanual en la Bahía de Banderas muestran un patrón de bajas temperaturas a inicios de año con un incremento significativo a mitad del año, el cual perdura hasta diciembre (**Fig. 5**).

Zooplankton en el área de estudio

Identificamos 25 grupos taxonómicos, de los cuales, los copépodos y cladóceros representaron el 67% de la abundancia total del zooplankton (**Fig.6**). Ambos grupos taxonómicos están presentes con mayor densidad durante la temporada fría (enero-junio) disminuyendo en sus densidades durante la temporada cálida (julio-diciembre) (**Fig.7**) como lo registrado por Ambriz-Arreola *et al.*, (2018) en la costa sur de Jalisco. Jiménez-Pérez *et al.*, (2013) reportaron copépodos y cladóceros como los grupos más abundantes en Bahía de Banderas durante el 2011 mientras que Franco-Gordo *et al.*, (2016) encontró que copépodos y decápodos fueron los más abundantes de 19 grupos taxonómicos identificados en la costa sur de Jalisco (2010-2011), (Franco-Gordo *et al.*, 2016). En el ecosistema insular de Islas Mariás, los copépodos y larvas de decápodos fueron los dos grupos más abundantes (83 %) de toda la comunidad de zooplankton superficial (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2014). Los grupos dominantes de zooplankton encontrados en nuestro estudio corroboran lo encontrado por Jiménez-Pérez *et al.*, (2013) mientras que las diferencias encontradas con los trabajos realizados en zonas de mar abierto pueden deberse a

fenómenos oceanográficos como remolinos y corrientes marinas (Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2014).

La dinámica de la comunidad del zooplancton en áreas cercanas al sitio de estudio es influenciada por los eventos de surgencias costeras estacionales que suceden en la costa de Jalisco y Colima (Ambriz-Arreola, *et al.*, 2012; Gómez-Gutiérrez, *et al.*, 2014; Kozak, *et al.*, 2014; Franco-Gordo *et al.*, 2016; Ambriz-Arreola, *et al.*, 2018). Estos estudios reportaron incrementos en la abundancia de distintos grupos del zooplancton durante la temporada fría (enero a mayo). Las surgencias de invierno y primavera son forzadas por los vientos del noroeste (Roden, 1972; Ambriz-Arreola *et al.*, 2012). La concentración de clorofila-a superficial fue influyente en el incremento de la abundancia de zooplancton (particularmente los copépodos) durante temporada fría (**Fig. 10**)

Es notable el cambio en la abundancia promedio mensual del zooplancton durante El Niño y La Niña, detectado en la disminución de la abundancia con valores MEI altos indicando un evento Niño, así como un incremento en la abundancia con valores negativos del MEI relacionados con La Niña (**Fig. 8**). La contribución de copépodos y cladóceros a la densidad total disminuye considerablemente en temporadas con valor MEI alto (**Fig. 7**). Franco-Gordo *et al.*, (2004) encontraron que el evento ENSO del 1997-1998 disminuyó la abundancia del zooplancton en la costa de Jalisco y Colima. Los copépodos calanoides, eufáusidos, anfípodos y larvas de peces, tuvieron un patrón de disminución en abundancia similar en el mismo evento de El Niño (Kozak *et al.*, 2014; Ambriz-Arreola *et al.*, 2018).

Al evaluar el MEI junto con las demás variables ambientales usadas identificamos que la estructura de la comunidad de zooplancton es influenciada de distintas formas en las temporadas cálidas y frías (**Fig. 10**). El porcentaje de iluminación de la Luna agrupó ciertos meses de ambas temporadas durante la Luna nueva. Alldredge & King, (1980) y Gliwicz, (1986) relacionaron la abundancia del zooplancton demersal (poliquetos, cumáceos, anfíoidos, miscidáceos) con la intensidad de la iluminación provocada por la Luna, migrando a la superficie de manera diferencial en las horas nocturnas o antes del amanecer. Ellos concluyeron

que el zooplancton grande migró con menos frecuencia a la columna de agua durante los períodos a la luz de la Luna llena que las formas pequeñas, lo que sugiere que la depredación nocturna por peces planctívoros orientados visualmente puede ser una significativa presión selectiva. La temperatura y la clorofila-a fueron las variables que explicaron la mayoría de la variación del zooplancton identificando una estructura de la comunidad del zooplancton particular para cada temporada climática.

Mantas en el área de estudio en relación con las variables ambientales

Se registraron mantas a lo largo de todo el año, con mayores abundancias en las temporadas frías y durante el evento de La Niña (**Fig. 11**). Stewart *et al.*, (2016a) identificó esta zona de agregación de la especie *Mobula birostris* en Bahía de Banderas, sin embargo, se desconocía variabilidad temporal estacional e interanual en función de las variables ambientales, sugiriendo que los eventos de surgencias costeras favorecen estas agregaciones. Son contados los trabajos donde se analice la temporalidad de *M. birostris* alrededor del mundo (Mozambique: Rohner *et al.*, 2013; Guiana Francesa: Girondot *et al.*, 2015; Ecuador: Burgess, 2017; Yucatán: Hacohe-Domené *et al.*, 2017; Nueva Guinea: Beale, *et al.*, 2019) pero todos apuntan a que *M. birostris* presenta patrones de distribución estacionales relacionados a variables ambientales como temperatura y disponibilidad de alimento, así como a efectos del ENSO.

Los resultados de los modelos GAM sugieren que la manta presenta una preferencia por la temporada fría (enero-junio) (**Fig. 12, A**) indicado por el incremento en la curva de ajuste durante los primeros 150 días del año y un notable descenso hacia el día 300 (octubre). En Ecuador, los meses con mayores registros de *M. birostris* son agosto y septiembre, asociándolos a eventos esporádicos de gran abundancia de zooplancton (Burgess, 2017). El periodo de temporada fría en nuestra zona de estudio está caracterizado por corrientes de agua fría y rica en nutrientes, así como de eventos de surgencia (Portela *et al.*, 2016).

Al evaluar el efecto del incremento en productividad primaria sobre la abundancia de mantas, encontramos que la variable de clorofila-a indicó un incremento en la

abundancia de mantas con valores intermedios mientras que los valores altos de clorofila-a se asociaron con una caída en la abundancia de mantas (**Fig.12, F**). Beale *et al.*, (2019) no encontraron una relación entre la abundancia de mantas en Indonesia y la concentración de clorofila-a. En Yucatán encontraron una relación positiva entre la abundancia de mantas y la concentración de clorofila-a (Hacohen-Domené *et al.*, 2017), sugiriendo que, en combinación con remolinos, se creaban zonas de alimentación con altos niveles de productividad primaria. Nuestros resultados sugieren patrones similares mientras que la disminución en la abundancia con valores altos de clorofila puede deberse a los patrones de movimiento a gran escala de la especie.

En Bahía de Banderas se tiene registro de un individuo de *M. birostris* alimentándose por una hora entre 10 y 20 metros de profundidad en una termoclina (Stewart *et al.*, 2019). Nuestros resultados indicaron que la densidad del zooplancton a 20 metros de profundidad es significativamente mayor que en la superficie (**Fig. 9**) por lo que es probable que la especie aproveche estas concentraciones de zooplancton para alimentarse.

El rango de temperatura identificado para las mantas fue aproximadamente de 24 a 28°C con disminución en su presencia con valores mayores a 29°C (**Fig.12, D**). En la costa de Yucatán el rango encontrado fue de 27 a 30 °C (Hacohen-Domené *et al.*, 2017). Ruiz-Sakamoto (2019) registró rangos de 22 a 27°C en un estudio previo en Bahía de Banderas. A pesar de que las mantas registradas en nuestro estudio mostraron una tolerancia amplia de temperatura, las altas temperaturas superficiales (>29°C) mostraron un efecto negativo en la presencia de mantas en la bahía.

Las altas temperaturas registradas en este estudio pueden estar asociadas al evento de El Niño 2015-2016. El modelo GAM indicó que en El Niño la abundancia de manta gigante disminuye considerablemente, mientras que, en el evento de La Niña, la abundancia de mantas aumenta (**Fig.12, C**). Burgess (2017) reporta que El Niño 2015-2016 afectó las abundancias de *M. birostris* en Ecuador mientras que observó un incremento en las abundancias de mantas en los meses cuando sucedió

La Niña. Beale *et al.*, (2019) reportaron un incremento en la presencia de mantas gigantes con el fenómeno de El Niño, en Raja Ampat, Indonesia, asociado con la llegada de agua rica en nutrientes. Nuestros resultados sugieren patrones similares a lo reportados por Burgess (2017) dado que ambas zonas se localizan en el Pacífico oriental tropical.

El efecto de la Luna sobre las mantas indicó que las fases intermedias a Luna nueva y Luna llena están asociadas a días con mayor número de mantas avistadas (**Fig.12, E**). Barr y Abelson (2019) en Filipinas y Rohner *et al.*, 2013 en Mozambique encontraron que, las mantas gigantes disminuyen en abundancia en fases cercanas a la Luna llena y Luna nueva. Dewar *et al.*, (2008) identificó un patrón similar al observado en este estudio con *Mobula alfredi* en Indonesia. Las fases de la Luna están influenciando procesos oceanográfico en los que se concentren parches de alimento para las mantas en Bahía de Banderas.

Se encontró poco poder explicativo en la variable de abundancia de zooplancton superficial por lo que la disponibilidad de alimento en la superficie no influye significativamente sobre la abundancia de mantas (**Tabla 3 y Fig.12**). Rohner *et al.*, (2013) no encontraron una relación significativa entre el número de *M. birostris* y la densidad del zooplancton presente en la costa sur de Mozambique utilizando tres variables categóricas para representar la densidad de zooplancton. En Ecuador (Burgess, 2017). y Bahía de Banderas, México (Stewart *et al.*, 2019) se han observado pocos individuos de mantas alimentándose en la superficie, sugiriendo una fuente de alimento mesopelágica como se observó en el archipiélago de Revillagigedo, México (Stewart *et al.*, 2016b). Aunque nuestro trabajo contabilizó la abundancia del zooplancton superficial a nivel semanal, no se encontró una relación significativa en comparación con las demás variables para explicar la dinámica en la abundancia de mantas, coincidiendo con los resultados de los trabajos antes mencionados. Es probable que la mayoría de los individuos observados en superficie se encontraran realizando otra actividad distinta a alimentarse. Thorrold *et al.*, (2014) observó comportamiento de reposo (“basking”) en individuos de *M. tarapacana* localizados en superficie, antes y después de realizar inmersiones

verticales profundas en Islas Azores, Portugal. Por otro lado, Ruiz-Sakamoto (2018) identificó este mismo comportamiento en un individuo de *M. birostris* en Bahía de Banderas utilizando seguimiento acústico activo.

Isotopos estables

Al evaluar la serie de tiempo de valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del zooplancton mixto, se identificaron meses con valores empobrecidos de ambos isótopos en el año 2015 y 2016 (**Fig. 13, A**). Esta disminución en los valores isotópicos puede deberse a cambios en la estructura del zooplancton asociados al evento de El Niño 2015-2016 (**Fig. 7**). Nuestros resultados mostraron una marcada temporalidad intraanual de los valores $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton (**Fig.13, B**) con valores significativamente más altos en la temporada fría (**Tabla 4**). Kozak *et al.*, (2020) también encontraron valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ en la comunidad de zooplancton en la costa sur de Jalisco en los meses de enero-junio y una consecuente disminución durante julio-diciembre,

Los valores isotópicos en los individuos de *M. birostris* analizados en este estudio arrojaron valores similares a lo reportado por Stewart *et al.*, (2016a) para individuos de Bahía de Banderas. En el mismo estudio, se analizaron mantas del archipiélago de Revillagigedo, las cuales arrojaron valores $\delta^{13}\text{C}$ empobrecidos en comparación con los individuos costeros. Las mantas no mostraron diferencias significativas en sus valores isotópicos entre temporadas climáticas (**Tabla 4 y Fig. 14**).

Las elipses generadas tanto para zooplancton como para *M. birostris* indicaron traslape trófico en todos los años analizados mientras que los resultados del análisis del área estándar de la elipse (SEA_B) indicaron que el zooplancton y las mantas experimentaron una reducción en su nicho isotópico de 2015 a 2019 (**Fig.15**). Esto puede deberse a que el evento del ENSO provocó valores isotópicos más variados en el zooplancton, mostrando una reducción secuencial en su elipse hasta llegar el 2019. En los individuos de *M. birostris* se mostró un patrón similar, aunque la magnitud de la reducción de su elipse fue menor.

Los gráficos de comparación entre individuos de *M. birostris* y los posibles grupos presa del zooplancton mostraron que gran parte de las mantas muestreadas entran

en los rangos los grupos presa potenciales, considerando correcciones por etanol y lípidos. un grupo considerable de mantas no muestra valores similares a los grupos presa, posicionándose cerca de los grupos referencia de fuentes isotópicas mesopelágicas (**Fig. 16**). Es probable que las posibles fuentes de alimento no analizado podría ser el zooplancton mesopelágico como fue observado en las mantas de Ecuador (Burgess *et al.*, 2016), en las islas Revillagigedo, México (Stewart *et al.*, 2016b) y en Filipinas (Rohner *et al.*, 2017). Stewart *et al.*, (2017) encontraron a los eufáusidos como presa más frecuentemente depredadas por la *M. birostris* en Filipinas. Los ácidos grasos de *M. birostris* en Ecuador demostró que éstas se alimentaban del 27% del zooplancton costero y 73% del zooplancton mesopelágico (Burgess *et al.*, 2016).

CONCLUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que la presencia de la especie *M. birostris* en la costa sur de Bahía de Banderas y la estructura de la comunidad del zooplancton responden a distintos factores ambientales con dinámicas particulares.

La dinámica en los números de los distintos grupos que conforman el zooplancton, durante las temporadas de agua cálida pobre en nutrientes y fría con elevada productividad mostraron influencia en el número de mantas registradas. Los copépodos y cladóceros fueron los grupos dominantes en la mayoría de las temporadas, sin embargo, en la temporada cálida se aprecia mayor contribución de los demás grupos al reducirse las abundancias de copépodos y cladóceros.

La variabilidad del fenómeno de El Niño, de la temperatura, la Luna, y la productividad primaria mostró que las mantas aumentan en número cuando se producen fenómenos de Niña débil asociados a una disminución en la temperatura superficial y a un incremento en la productividad asociado a fases intermedias de Luna nueva y Luna llena. Sin embargo, valores extremos de La Niña y valores intermedios con altos de El Niño afectaron negativamente el número de mantas registradas.

Se identificó una marcada temporalidad intraanual en los valores $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton, siendo significativamente más altos en temporadas frías (enero-junio). Las mantas no presentaron diferencias en sus valores isotópicos entre temporadas, aunque mostraron una reducción en su nicho isotópico del 2015 al 2019, posiblemente por efecto del Niño 2015-2016. El valor los individuos de *M. birostris* analizados mostraron valores isotópicos asociados a ambientes costeros y al ser comparados con las presas potenciales, se mostró que estas no constituyen la totalidad de la dieta de todos los individuos, indicando la posibilidad de que se alimenten de fuentes mesopelágicas, por lo que dada la baja relación en el zooplancton superficial y las mantas, los avistamientos en superficie pueden estar relacionados con otro comportamiento como el de reposo (“basking”).

REFERENCIAS

- Allredge, A. L., & King, J. M. 1980. Effects of moonlight on the vertical migration patterns of demersal zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44(2), 133–156. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90150-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90150-1)
- Alvarez, R. 2007. Submarine topography and faulting in Bahía de Banderas, México. *Geofísica internacional* vol. 46
- Ambriz-Arreola I, Gómez-Gutiérrez J, Franco-Gordo C, Lavaniegos BE, Godínez-Domínguez, E. 2012. Influence of coastal upwelling–downwelling variability on tropical euphausiid abundance and community structure in the inshore Mexican central Pacific. *Mar Ecol Prog Ser* 451:119-136. <https://doi.org/10.3354/meps09607>
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M. del C., Plascencia-Palomera, V., Gasca, R., Kozak, E. R., & Lavaniegos, B. E. 2018. Seasonal succession of tropical community structure, abundance, and biomass of five zooplankton taxa in the central Mexican Pacific. *Continental Shelf Research*. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2018.08.007>
- Armstrong, A., Armstrong, A., Jaine, F., Courtier, L., Flora, K., Uribe- Palomino, J., Weeks, S., Townsend, K., Bennett, M., Richardson, A. 2016. Prey density threshold and tidal influence on reef manta ray foraging at an aggregation site on the great barrier reef. *PLoS One* 11(5): e0153393. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153393>
- Barr, Y., & Abelson, A. 2019. Feeding–Cleaning Trade-Off: Manta Ray “Decision-Making” as a Conservation Tool. *Frontiers in Marine Science*.
- Barton, K. 2019. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.15. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Beale, CS., Stewart, JD., Setyawan, E., Sianipar, AB. Erdmann, MV. 2019. Population dynamics of oceanic manta rays (*Mobula birostris*) in the Raja Ampat Archipelago, West Papua, Indonesia, and the impacts of the El Niño–

Southern Oscillation on their movement ecology. *Diversity and Distributions* Vol. 25 <https://doi.org/10.1111/ddi.12962>

- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 57, 289–300 <http://www.jstor.org/stable/2346101>.
- Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., ... Costa, D. P. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475(7354), 86-90. <https://doi.org/10.1038/nature10082>
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2018. Numerical ecology with R. *Springer*.
- Burgess, K.B. 2017. Feeding ecology and habitat use of the giant manta ray *Manta birostris* at a key aggregation site off mainland Ecuador. Tesis de maestría, University of Queensland. Queensland, Australia.
- Burgess, KB. y Bennett, MB. 2016. Effects of ethanol storage and lipid and urea extraction on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ isotope ratios in a benthic elasmobranch, the bluespotted maskray *Neotrygon kuhlii*. *Fish Biology*- 90. 417-423: <https://doi.org/10.1111/jfb.13164>
- Burgess, KB., Couturier, L. I. E, Marshall, A. D., Richardson, A.J., Weeks, S. J. & Bennett, M. B. 2017. *Manta birostris*, predator of the deep? Insight into the diet of the giant manta ray through stable isotopes analysis. *Royal Society Open Science*, 3(11), 160717. <https://doi.org/10.1098/rsos.160717>
- Burgess, KB., Guerrero, M., Marshall, A.D., Richardson, A.J., Bennett, M. B. & Couturier, L. I. 2018. Novel signature fatty acid profile of the giant manta ray suggests reliance on an uncharacterized mesopelagic food source low in polyunsaturated fatty acids. *PLoS ONE*, 13(1): e0186464. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186464>

- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, 33(2), 261-304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Chamberlain, S. 2019. rerddap: General Purpose Client for 'ERDDAP' Servers. R package version 0.6.5. <https://CRAN.R-project.org/package=rerddap>
- Choy, C. A., Popp, B. N., Hannides, C. & Drazen, J. C. 2015. Trophic structure and food resources of epipelagic and mesopelagic fishes in the North Pacific Subtropical Gyre ecosystem inferred from nitrogen isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 60, 1156–1171. <https://doi.org/10.1002/lno.10085>
- Clark, T. 2010. Abundance, home range, and movement patterns of Manta rays (*Manta alfredi*, *M. birostris*) in Hawaii. Tesis de doctorado, Universidad de Hawaii en Manoa.
- Cotler-Ávalos, H., 2010. Las cuencas hidrográficas de México. Pluralia Ediciones e Impresiones S.A. de C.V.
- Coururier, L.I.E., Rohner, C.A., Richardson, A.J., Pierce, S.J., Marshall, A.D., Jaine, F.R.A., Townsend, K.A; M.B. Bennet., Weeks S.J. & Nichols, P.D. 2013. Unusually high levels of n-6 polyunsaturated fatty acids in whale shark and reef manta rays. *Lipids*. 48(10). pp. 1029-1034. <https://doi.org/10.1007/s11745-013-3829-8>
- Couturier, L. I.E., Rohner, C.A., Richardson, A. J., Marshall, A. D., Jaine, F. R.A., Bennett, M. B., Townsend, K. A., Weeks, S. J., Nichols, P. D. 2013. Stable Isotope and Signature Fatty Acid Analyses Suggest Reef Manta Rays Feed on Demersal Zooplankton. *PLoS ONE* <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077152>
- Couturier, Lydie I. E., Richardson, Anthony J., Marshall, Andrea D., Weeks, S. J. *Manta birostris*, predator of the deep? Insight into the diet of the giant manta

- ray through stable isotope analysis. 2016. *Royal Society Open Science* - November <https://doi.org/10.1098/rsos.160717>
- Dewar, H., Mous, P., Domeier, M., Muljadi, A., Pet, J., Whitty, J. 2008. Movements and site fidelity of the giant manta ray, *Manta birostris*, in the Komodo Marine Park, Indonesia. *Marine Biology*, 155(2), 121–133.
<https://doi.org/10.1007/s00227-008-0988-x>
- 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. *Marine and Freshwater Research* 37(4): 715–721
<https://doi.org/10.1080/00288330.2003.9517201>
- Franco-Gordo, C. & Godínez- Domínguez, E. 2001. Zooplankton biomass variability in the Mexican Eastern Tropical Pacific. *Pacific Science* 55(2)
<https://doi.org/10.1353/psc.2001.0013>
- Franco-Gordo, C., Ambriz-Arreola, I., Rose Kozak, E., Gómez-Gutiérrez, J., Plascencia-Palomera, V., Godínez-Domínguez, E. and A. Hinojosa-Larios. 2016. Seasonal succession of zooplankton taxonomic group assemblages in surface waters of Bahía de Navidad, Mexico (November 2010 - December 2011). *Hidrobiológica* 25 (3): 335-345.
- Franco-Gordo, C., Godínez-Domínguez, E., Filonov, A., Tereshchenko, I., and Freire, J. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997-1998 along the central pacific coast of México. *Prog. Oceanogr.* 63, 99–123.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.10.001>
- Girondot, M., Bedel, S., Delmoitiez, L., Russo, M., Chevalier, J., Guery, L., Ben Hassine, s., Féon, H y Jribi, I. 2014. Spatio-temporal distribution of *Manta birostris* in French Guiana waters. *Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2015, 95(1), 153–160.
<https://doi.org/10.1017/S0025315414001398>

- Girón-Nava, A., Stewart, J.D, Ruiz-Sakamoto, A. & Octavio Aburto-Oropeza. 2015. ¿Por qué hay mantas en Bahía de Banderas, Mexico? DataMares. InteractiveResource. <http://dx.doi.org/10.13022/M3MS31>
- Gliwicz, Z. M. 1986. A Lunar Cycle in Zooplankton. *Ecology*, 67(4), 883–897. <https://doi.org/10.2307/1939811>
- Gómez-Gutiérrez, J., Funes-Rodríguez, R., Arroyo-Ramírez, K., Sánchez-Ortíz, C., Beltrán-Castro, J., Hernández-Trujillo, S., Palomares-García, R., Aburto-Oropeza, O., y Ezcurra, E. 2014. Oceanographic mechanisms that possibly explain dominance of neritic-tropical zooplankton species assemblages around the Islas Mariás Archipelago, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 42(5), 1009-1034. <http://dx.doi.org/10.3856/vol42-issue5-fulltext-7>
- Graham, T., Matthew J., Castellanos, D., Remolina, F., Maxwell, S., Godley, B. y Hawkes, A. 2012. Satellite tracking of Manta rays' highlights challenges to their conservation. Howard Browman (Ed.). *PLoS ONE* 7, no. 5: e36834. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036834>
- Hacohen- Domené, A. 2015. Uso de hábitat trófico del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y la manta gigante (*Manta cf. birostris*) en el norte del Caribe Mexicano. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B. C. S., México.
- Hacohen-Domené, A., Galvan-Magaña, F. & Ketchum-Mejia, J. 2006. Abundance of whale shark (*Rhincodon typus*) preferred prey species in the southern Gulf of California, Mexico. *Cybium* 30(4): 99–102.
- Hacohen-Domené, A., Martínez-Rincón, R. O., Galván-Magaña, F., Cárdenas-Palomo, N., Herrera-Silveira, J. 2017. Environmental factors influencing aggregation of manta rays (*Manta birostris*) off the northeastern coast of the Yucatan Peninsula. *Marine Ecology*. <http://dx.doi.org/10.1111/maec.12432>

- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Animal Ecology* 80, 595e602.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jaine, F. R.A., Couturier, L. I.E., Weeks, S. J., Townsend, K. A., Bennett, M. B., Fiora, K., Richardson, A. J. 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(10): e46170.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046170>
- Jiménez-Pérez, Luis Clemente, Cortés-Lara, María del Carmen, & Cupul-Magaña, Amílcar Levy. 2013. Parches del zooplankton asociados con dos florecimientos algales nocivos en Bahía de Banderas. *Hidrobiológica*, 23(2)
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 181-217.
- Ketchum, J.T., Galván-Magaña, F. & Klimley, A.P. 2013. Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the southwestern Gulf of California. *Environmental Biology of fishes*, 96(6): 779–795.
<https://doi.org/10.1007/s10641-012-0071-9>
- Kozak ER, Franco-Gordo C, Suárez-Morales E, Palomares-García R. 2014. Seasonal and interannual variability of the calanoid copepod community structure in shelf waters of the Eastern Tropical Pacific. *Mar Ecol Prog Ser* 507:95-110. <https://doi.org/10.3354/meps10811>
- Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bunn, S. E., Cunjak, R. A., & Lutcavage, M. E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 838-846. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x>

- Luiz Jr, O. J., Balboni, A. P., Kodja, G., Andrade, M. & Marum, H. 2009. Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyological Research*, 56, 96–99. <https://doi.org/10.1007/s10228-008-0060-3>
- Mackas, D., Greve, W., Edwards, M., Chiba, S., Tadokoro, K., Eloire, D., Peluso, T. 2012. Changing zooplankton seasonality in a changing ocean: Comparing time series of zooplankton phenology. *Progress in Oceanography*, 97-100, 31–62. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.11.005>
- Marshall, A D., Pierce, S J. 2012. The use and abuse of photographic identification in sharks. *Fish Biology*. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03244>
- Marshall, A. D., Compagno, L. J. V., & Bennett, M. B. 2009. Redescription of the genus *Manta* with resurrection of *Manta alfredi* (Krefft, 1868) (Chondrichthyes; Myliobatoidei; Mobulidae). *Zootaxa*, 2301(1), 1–28. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2301.1.1>
- Marshall, A. D., Ishihara, H., Dudley, S. F. J., Clarck, T. B., Jorgensen, S., Smith, W. D., Bizarro, J. 2006. *Manta birostris*. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-1.RLTS.T198921A126669349.en>
- Marshall, A.D., Dudgeon, C.L. & Bennett, M.B. 2011. Size and structure of a photographically identified population of manta rays *Manta alfredi* in southern Mozambique. *Marine Biology*, 158(5), 1111–1124. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1634-6>
- Notarbartolo-di-Sciara, G. 1988. Natural history of the rays of the genus *Mobula* in the Gulf of California. *Fisheries Bulletin*, 86(1), 45–66.
- O'Malley, M. P., Lee-Brooks, K., & Medd, H. B. 2013. The Global Economic Impact of Manta Ray Watching Tourism. *PLoS ONE*, 8(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065051>

- Oksanen, J. F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara R. B., Simpson, G. L., Solymis, P., Stevens, H. H., Szoecs, E. y Wagner, H. 2019. *Vegan: Community Ecology Package*. R package versión 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Osmar J, L., Balboni, P., Kodja, G. Andade, M., Marum, H. 2009. Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes : Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyol Res* (2009) 56: 96. <https://doi.org/10.1007/s10228-008-0060-3>
- Peel LR, Daly R, Keating Daly CA, Stevens GMW, Collin SP, Meekan MG. 2019. Stable isotope analyses reveal unique trophic role of reef manta rays (*Mobula alfredi*) at a remote coral reef. *R. Soc. open sci.* 6: 190599. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.190599>
- Peterson, B. J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 18, 293–320.
- Portella, E., Beier, E., Barton, E., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fiedler, P., Sánchez-Velasco, L., Trasviña, A., Water masses and circulation in the tropical pacific off central Mexico and surrounding areas. 2016. *Physical oceanography*. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0068.1>
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C. G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods, and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oceanología* 152, 179-189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Roden, G. 1972. Thermohaline structure and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revillagigedo Islands region. *J. Phys.*

Oceanogr. 2: 177–183 [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1972\)002<0177:TSABFA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1972)002<0177:TSABFA>2.0.CO;2)

Rohner CA, Burgess KB, Rambahinirison JM, Stewart JD, Ponzo A, Richardson AJ. 2017. Mobulid rays feed on euphausiids in the Bohol Sea. *R. Soc. open sci.* 4: 161060. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.161060>

Rohner, C. A., Pierce, S. J., Marshall, A. D. Weeks, S. J., Bennett, M. B., Richardson, A. J. 2013. Trends in sightings and environmental influences on a coastal aggregation of manta rays and whale sharks. *Marine Ecology Progress Series* pp. 153- 168 <http://dx.doi.org/10.3354/meps10290>

Ruiz-Sakamoto, A. 2015. Estimación del valor económico total y catálogo de foto identificación de la manta gigante (*Manta birostris* Walbaum, 1792) en el Archipiélago Revillagigedo. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma De Baja California Sur.

Ruiz-Sakamoto, A. T. 2018. Movimientos y nivel de residencia de la manta gigante, *Mobula birostris* en Bahía de Banderas, México. Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Baja California Sur.

Simis, D.W. & Merrett, D.A. 1997. Determination of zooplankton characteristic in the presence of surface feeding basking shark *Cetorhinus maximus*. *Marine Ecology Progress Series* Vol. 158: 297-302 <https://doi.org/10.3354/meps158297>

Stewart, J.D., Beale, C.S., Fernando, D., Sianipar, A.B., Burton, R.S., Semmens, B.X. & Aburto-Oropeza, O. 2016a. Spatial ecology and conservation of *Manta birostris* in the Indo-Pacific. *Biological Conservation*. 200: 178–183. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.016>

Stewart, J.D., Hoyos-Padilla, E.M., Kumli, K. & Rubin, D.R. 2016b. Deep-water feeding and behavioral plasticity in *Manta birostris* revealed by archival tags and submersible observations. *Zoology*, 119(5): 406–413. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.010>

Stewart, JD., Jaine, FRA., Armstrong, AJ., Armstrong, AO., Bennett, MB., Burgess, KB., Couturier, LIE., Croll, DA., Cronin, MR., Deakos, MH., Dudgeon, CL., Fernando, D., Froman, N., Germanov, ES., Hall, MA., Hinojosa-Alvarez, S., Hosegood, JE., Kashiwagi, T., Laglbauer, BJL., Lezama-Ochoa, N., Marshall, AD., McGregor, F., Notarbartolo, di Sciara G., Palacios, MD., Peel, LR., Richardson, AJ., Rubin, RD., Townsend, KA., Venables, SK and Stevens GMW. 2018. Research Priorities to Support Effective Manta and Devil Ray Conservation. *Front. Mar. Sci.* 5:314.

<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00314>

Stewart, JD., Rohner CA., Araujo G., Avila., Fernando, D., Forsberg, K., Ponzo, A., Rambahiniarison JM., Kurle, CM y Semmens, BX. 2017 Trophic overlap in mobulid rays: insights from stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 580:131-151. <https://doi.org/10.3354/meps12304>

Stewart, JD., Smith, T., Marshall, G., Abernathy, K., Fonseca-Ponce, IA., Froman, N, Stevens, GMW. 2019. Novel applications of animal-borne Crittercams reveal thermocline feeding in two species of manta ray. *Mar Ecol Prog Ser* 632:145-158. <https://doi.org/10.3354/meps13148>

Stock, B.C. & Semmens, B.X. (2013) MixSIAR GUI User Manual, version 1.0.

<http://conserver.iugo-cafe.org/user/brice.semmens/MixSIAR>

Thorrold, S. R., Afonso, P., Fontes, J., Braun, C. D., Santos, R. S., Skomal, G. B., & Berumen, M. L. (2014). Extreme diving behaviour in devil rays links surface waters and the deep ocean. *Nature communications*, 5, 4274:

<https://doi.org/10.1038/ncomms5274>

Todd CD, Laverack MS, Boxshall G. 1996. Coastal marine zooplankton: a practical manual for students, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Whitehead, Darren A., Jakes-Cota, U., Pancaldi, F., Galván-Magaña, F., González-Armas, R. 2019. The influence of zooplankton communities on the feeding behavior of whale shark in Bahia de La Paz, Gulf of California.

Revista Mexicana d Biodiversidad 91 (2020): e913054

<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3054>

Whitty, Jeff. 2008. Movements and site fidelity of the giant manta ray, *Manta birostris*, in the Komodo Marine Park, Indonesia. *Marine Biology*. Vol. 155 pp. 121-133 <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0988-x>

Withe, WT., Giles, J., Dharmadi, Potter, Ic. 2006. Data on the bycatch fishery and reproductive biology of mobulid rays (Myliobatiformes) in Indonesia. *Fisheries Research*. vol. 83 <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.008>

Wood, S.N. (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Royal Statistical Society (B)* 73(1):3-36 <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x>

Wyrteki, K. 1967. Equatorial Pacific Ocean1. *Int. J. Oceanol. & Limnol.* Vol, 1(2), 117-147.

ANEXO

ANEXO I. Correlograma de valores de la prueba "Spearman" entre variables independientes del análisis de redundancia canónica (RDA)



ANEXO II. Análisis GAM

| # de modelo | Intercepto | Clorofila-a | Días del año | Horas de m. | Ilum.luna | MEI | TSM | Den. zoop. | df | AICc | delta |
|-------------|------------|-------------|--------------|-------------|-----------|-----|-----|------------|----|--------|-------|
| 1 | -0.645 | + | + | + | + | + | + | NA | 48 | 503.31 | 0.00 |
| 2 | -0.884 | + | + | + | + | + | + | + | 49 | 509.34 | 6.03 |
| 3 | -1.081 | + | + | + | + | NA | + | NA | 41 | 521.70 | 18.39 |
| 4 | 0.194 | + | + | NA | + | + | + | NA | 45 | 536.04 | 32.73 |
| 5 | -0.262 | + | + | NA | + | + | + | + | 51 | 546.82 | 43.51 |
| 6 | -0.249 | + | + | + | + | + | NA | + | 49 | 547.72 | 44.42 |
| 7 | -0.647 | + | + | + | + | NA | + | + | 48 | 548.24 | 44.93 |
| 8 | -0.224 | + | + | + | NA | + | + | + | 44 | 548.39 | 45.08 |
| 9 | 0.044 | + | NA | + | + | + | + | + | 48 | 550.66 | 47.35 |
| 10 | 1.215 | + | + | NA | + | + | NA | + | 45 | 553.68 | 50.37 |
| 11 | 0.830 | + | + | + | + | NA | NA | + | 41 | 554.46 | 51.15 |
| 12 | -0.286 | NA | + | + | + | + | + | NA | 37 | 557.48 | 54.18 |
| 13 | -0.044 | + | NA | + | + | + | + | NA | 41 | 567.95 | 64.64 |
| 14 | -0.142 | + | NA | + | NA | + | + | + | 40 | 568.08 | 64.77 |
| 15 | 0.354 | + | + | + | NA | + | + | NA | 39 | 570.29 | 66.99 |
| 16 | -0.156 | NA | + | NA | + | + | + | + | 45 | 573.46 | 70.15 |
| 17 | 0.197 | + | + | + | NA | + | NA | + | 37 | 575.72 | 72.41 |
| 18 | 0.007 | + | NA | + | + | NA | + | NA | 30 | 579.82 | 76.51 |
| 19 | 0.179 | + | NA | + | + | NA | + | + | 39 | 581.34 | 78.04 |
| 20 | -7.737 | NA | + | + | NA | NA | + | + | 32 | 583.43 | 80.12 |
| 21 | 0.311 | + | + | NA | NA | + | + | NA | 37 | 585.42 | 82.12 |

| | | | | | | | | | | | |
|----|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|--------|--------|
| 22 | 0.119 | + | + | NA | NA | + | + | + | 44 | 586.83 | 83.53 |
| 23 | 0.597 | NA | NA | + | + | + | + | + | 40 | 591.28 | 87.97 |
| 24 | 1.562 | + | + | NA | + | NA | + | + | 46 | 593.94 | 90.63 |
| 25 | 0.161 | NA | + | + | + | NA | + | + | 40 | 593.97 | 90.67 |
| 26 | -0.128 | NA | NA | NA | + | + | + | + | 38 | 595.43 | 92.12 |
| 27 | 0.198 | + | + | NA | NA | + | NA | + | 37 | 595.53 | 92.22 |
| 28 | 0.600 | + | NA | NA | + | + | + | + | 45 | 596.01 | 92.70 |
| 29 | -0.478 | + | + | + | NA | NA | + | + | 41 | 596.06 | 92.76 |
| 30 | -0.708 | NA | + | NA | + | + | + | NA | 37 | 600.18 | 96.87 |
| 31 | 0.157 | + | + | NA | + | NA | + | NA | 37 | 601.24 | 97.93 |
| 32 | 0.421 | NA | NA | + | + | + | + | NA | 32 | 604.02 | 100.71 |
| 33 | 0.332 | + | NA | NA | + | NA | + | + | 38 | 605.20 | 101.89 |
| 34 | 0.089 | + | NA | + | NA | + | + | NA | 32 | 605.93 | 102.62 |
| 35 | 0.355 | NA | + | + | + | + | + | + | 38 | 607.14 | 103.83 |
| 36 | 0.575 | + | + | + | + | + | NA | NA | 40 | 610.47 | 107.16 |
| 37 | 0.433 | NA | + | + | NA | + | + | NA | 31 | 612.26 | 108.95 |
| 38 | 0.629 | + | + | + | NA | + | NA | NA | 31 | 612.51 | 109.21 |
| 39 | 0.412 | NA | + | + | NA | + | + | + | 32 | 614.08 | 110.77 |
| 40 | 0.035 | + | + | NA | NA | + | NA | NA | 28 | 614.69 | 111.38 |
| 41 | -0.462 | NA | NA | + | + | NA | + | + | 32 | 619.65 | 116.34 |
| 42 | 0.615 | + | + | NA | + | + | NA | NA | 37 | 624.66 | 121.35 |
| 43 | -6.525 | + | + | + | NA | NA | NA | + | 32 | 629.38 | 126.07 |
| 44 | -0.574 | NA | + | NA | NA | + | + | NA | 28 | 630.84 | 127.53 |
| 45 | 0.325 | + | NA | NA | + | + | + | NA | 36 | 632.36 | 129.05 |
| 46 | -0.457 | NA | + | NA | NA | + | + | + | 29 | 633.37 | 130.06 |

| | | | | | | | | | | | |
|----|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|--------|--------|
| 47 | 0.904 | NA | + | + | + | + | NA | + | 40 | 634.27 | 130.96 |
| 48 | 0.125 | NA | + | + | + | NA | + | NA | 32 | 636.18 | 132.87 |
| 49 | 1.263 | + | + | NA | + | NA | NA | + | 37 | 637.49 | 134.18 |
| 50 | -6.422 | + | NA | + | + | + | NA | + | 40 | 643.11 | 139.80 |
| 51 | 0.361 | + | NA | + | NA | NA | + | + | 33 | 644.10 | 140.79 |
| 52 | 0.211 | NA | NA | + | NA | + | + | + | 30 | 648.12 | 144.81 |
| 53 | -0.189 | + | NA | NA | + | NA | + | NA | 29 | 652.07 | 148.76 |
| 54 | 0.115 | NA | NA | + | NA | + | + | NA | 21 | 652.50 | 149.20 |
| 55 | 0.601 | NA | + | + | NA | + | NA | + | 31 | 664.74 | 161.43 |
| 56 | 0.336 | + | + | + | NA | NA | + | NA | 32 | 671.70 | 168.39 |
| 57 | 0.667 | NA | + | NA | + | NA | + | + | 37 | 675.53 | 172.22 |
| 58 | 1.089 | NA | + | + | + | + | NA | NA | 28 | 688.92 | 185.61 |
| 59 | 1.532 | + | + | + | + | NA | NA | NA | 32 | 696.08 | 192.77 |
| 60 | 0.943 | NA | + | + | NA | + | NA | NA | 23 | 698.43 | 195.12 |
| 61 | -0.096 | NA | NA | NA | + | + | + | NA | 29 | 700.40 | 197.09 |
| 62 | 0.306 | + | NA | + | NA | NA | + | NA | 24 | 702.36 | 199.05 |
| 63 | -8.204 | + | + | NA | NA | NA | NA | + | 28 | 704.47 | 201.17 |
| 64 | 0.752 | NA | + | NA | + | + | NA | + | 36 | 704.77 | 201.46 |
| 65 | -4.767 | NA | NA | + | NA | NA | + | + | 24 | 727.27 | 223.96 |
| 66 | 1.131 | + | + | NA | + | NA | NA | NA | 28 | 733.93 | 230.63 |
| 67 | 0.468 | NA | NA | + | + | NA | + | NA | 24 | 735.58 | 232.27 |
| 68 | 0.577 | NA | NA | NA | + | NA | + | + | 29 | 736.17 | 232.86 |
| 69 | -4.901 | + | NA | + | NA | + | NA | + | 33 | 739.96 | 236.65 |
| 70 | 0.443 | + | NA | NA | NA | + | + | + | 36 | 740.48 | 237.17 |
| 71 | 0.638 | + | + | NA | NA | NA | + | + | 36 | 747.60 | 244.29 |

| | | | | | | | | | | | |
|----|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|--------|--------|
| 72 | 1.429 | + | NA | + | + | NA | NA | + | 33 | 748.13 | 244.82 |
| 73 | 1.371 | NA | NA | + | + | + | NA | + | 32 | 750.29 | 246.98 |
| 74 | -0.936 | NA | NA | NA | NA | + | + | + | 28 | 750.66 | 247.35 |
| 75 | 0.597 | + | + | NA | NA | NA | + | NA | 28 | 751.75 | 248.44 |
| 76 | 1.407 | NA | + | + | + | NA | NA | + | 32 | 754.77 | 251.46 |
| 77 | 0.929 | + | NA | + | + | + | NA | NA | 33 | 755.05 | 251.74 |
| 78 | 0.633 | + | NA | NA | NA | + | + | NA | 28 | 759.57 | 256.26 |
| 79 | 0.856 | NA | + | NA | + | NA | + | NA | 28 | 774.16 | 270.85 |
| 80 | 1.031 | + | + | + | NA | NA | NA | NA | 23 | 774.78 | 271.48 |
| 81 | 0.806 | NA | + | + | NA | NA | + | NA | 23 | 786.03 | 282.72 |
| 82 | 0.722 | + | NA | NA | NA | NA | + | + | 29 | 790.78 | 287.47 |
| 83 | -0.793 | NA | NA | NA | NA | + | + | NA | 20 | 791.02 | 287.71 |
| 84 | 1.164 | NA | + | NA | + | + | NA | NA | 28 | 800.53 | 297.22 |
| 85 | -2.859 | NA | NA | + | NA | + | NA | + | 24 | 823.81 | 320.50 |
| 86 | -6.623 | NA | NA | NA | + | + | NA | + | 29 | 823.91 | 320.60 |
| 87 | 0.476 | NA | + | NA | NA | + | NA | + | 27 | 826.83 | 323.52 |
| 88 | 0.838 | + | NA | NA | NA | NA | + | NA | 20 | 840.19 | 336.88 |
| 89 | 0.888 | + | NA | NA | + | + | NA | + | 37 | 844.50 | 341.19 |
| 90 | -4.103 | + | NA | + | NA | NA | NA | + | 24 | 854.24 | 350.93 |
| 91 | 0.684 | NA | NA | NA | + | NA | + | NA | 20 | 863.97 | 360.66 |
| 92 | 1.630 | NA | + | + | + | NA | NA | NA | 23 | 868.59 | 365.28 |
| 93 | 1.603 | NA | NA | + | + | + | NA | NA | 24 | 880.19 | 376.88 |
| 94 | 1.019 | NA | NA | + | NA | NA | + | NA | 15 | 881.67 | 378.36 |
| 95 | 1.386 | NA | + | NA | + | NA | NA | + | 28 | 883.75 | 380.44 |
| 96 | 1.280 | NA | + | + | NA | NA | NA | + | 23 | 885.45 | 382.14 |

| | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|---------|--------|
| 97 | 0.834 | + | + | NA | NA | NA | NA | NA | 19 | 904.44 | 401.13 |
| 98 | 0.988 | NA | + | NA | NA | NA | + | + | 27 | 909.52 | 406.21 |
| 99 | 1.152 | NA | + | NA | NA | NA | + | NA | 19 | 912.65 | 409.34 |
| 100 | 1.235 | + | NA | + | NA | + | NA | NA | 24 | 915.77 | 412.46 |
| 101 | 1.050 | NA | + | NA | NA | + | NA | NA | 19 | 921.10 | 417.79 |
| 102 | -6.271 | + | NA | NA | NA | + | NA | + | 29 | 928.16 | 424.85 |
| 103 | 1.956 | NA | NA | + | + | NA | NA | + | 24 | 937.38 | 434.07 |
| 104 | -7.850 | + | NA | NA | + | NA | NA | + | 29 | 942.19 | 438.88 |
| 105 | 1.734 | NA | + | + | NA | NA | NA | NA | 14 | 961.08 | 457.77 |
| 106 | 1.950 | + | NA | + | + | NA | NA | NA | 24 | 971.46 | 468.16 |
| 107 | -6.391 | NA | NA | NA | NA | NA | + | + | 20 | 988.39 | 485.08 |
| 108 | 1.588 | NA | + | NA | + | NA | NA | NA | 19 | 1018.05 | 514.74 |
| 109 | 1.716 | NA | NA | + | NA | + | NA | NA | 15 | 1021.71 | 518.40 |
| 110 | -1.730 | NA | NA | + | NA | NA | NA | + | 15 | 1033.14 | 529.83 |
| 111 | 1.341 | + | NA | NA | + | + | NA | NA | 29 | 1040.04 | 536.74 |
| 112 | -5.141 | NA | + | NA | NA | NA | NA | + | 19 | 1088.09 | 584.79 |
| 113 | 2.155 | NA | NA | + | + | NA | NA | NA | 15 | 1093.79 | 590.48 |
| 114 | 2.101 | + | NA | + | NA | NA | NA | NA | 15 | 1102.09 | 598.78 |
| 115 | -6.722 | + | NA | NA | NA | NA | NA | + | 20 | 1169.55 | 666.24 |
| 116 | -3.724 | NA | NA | NA | NA | + | NA | + | 20 | 1191.35 | 688.04 |
| 117 | -6.309 | NA | NA | NA | + | NA | NA | + | 20 | 1200.97 | 697.66 |
| 118 | 2.302 | NA | NA | + | NA | NA | NA | NA | 6 | 1222.29 | 718.98 |
| 119 | 1.493 | NA | NA | NA | NA | NA | + | NA | 11 | 1230.89 | 727.58 |
| 120 | 2.128 | + | NA | NA | + | NA | NA | NA | 20 | 1252.42 | 749.11 |
| 121 | 2.758 | + | NA | NA | NA | + | NA | NA | 20 | 1253.45 | 750.14 |

| | | | | | | | | | | | |
|-----|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|---------|---------|
| 122 | 1.706 | NA | + | NA | NA | NA | NA | NA | 10 | 1307.64 | 804.33 |
| 123 | 1.889 | NA | NA | NA | + | + | NA | NA | 20 | 1414.00 | 910.69 |
| 124 | -3.965 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | + | 11 | 1560.47 | 1057.16 |
| 125 | 2.435 | + | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 11 | 1591.47 | 1088.16 |
| 126 | 1.797 | NA | NA | NA | NA | + | NA | NA | 11 | 1634.38 | 1131.07 |
| 127 | 2.438 | NA | NA | NA | + | NA | NA | NA | 11 | 1664.83 | 1161.53 |
| 128 | 2.663 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 3 | 1942.14 | 1438.83 |