



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**PATRONES DE RESIDENCIA DEL TIBURÓN PUNTAS NEGRAS
Carcharhinus limbatus Y PUNTAS PLATEADAS *Carcharhinus
albimarginatus* EN EL PARQUE NACIONAL ISLA DEL COCO**

TESIS

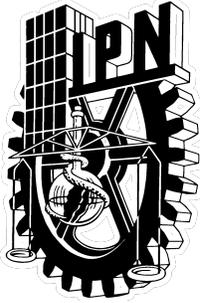
**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

MARIBEL ESTEFANÍA BRAVO ORMAZA

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR

DICIEMBRE, 2021



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 30 del mes de Noviembre del año 2021

El (la) que suscribe BM. MARIBEL ESTEFANÍA BRAVO ORMAZA Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A200521 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS Y DR. CESAR RENET PEÑAHERRERA PALMA
y cede los derechos del trabajo titulado:

“Patrones de residencia del tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* y puntas
plateadas *Carcharhinus albimarginatus* en el Parque Nacional Isla del Coco”

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: estefy_b8@hotmail.com - rarmas@ipn.mx -

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

BM. MARIBEL ESTEFANÍA BRAVO ORMAZA

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A mis padres, por siempre estar. A mi familia y amigos por el apoyo.

Pero especialmente a mi madre y a CP por haber creído en mí, incluso más que yo...

AGRADECIMIENTO

A los doctores César Peñaherrera Palma y Rogelio González Armas por su calidez, guía y predisposición en todo momento.

A los doctores James Ketchum, Felipe Galván, Manuel Zetina, Héctor Villalobos por sus sugerencias y ayuda durante todo el proceso de la tesis.

A la doctora Vianney Leos por compartir su conocimiento y guiarme en el análisis de modelos Bayesianos.

Al CICIMAR-IPN por recibirme en su programa de maestría y a su personal por la atención brindada.

Al CONACYT y BEIFI por el apoyo económico para mi residencia en México durante mi estancia de estudio.

A MigraMar por el apoyo al proyecto y las bases de datos que hicieron posible esta investigación.

A Pelagios Kakunjá y al Proyecto Tiburones y Rayas CICIMAR por abrirme las puertas en el mundo de la investigación de tiburones en México.

A mi familia por estar del otro lado del charco mandándome ánimos en cada momento.

Mi padre, mi madre hermosa, mi hermanito Leo, Antho, Nally, mi bebita Anthonella, Mini, tía Chini, tío Roque, tía Yina, mis primos, especialmente a Steffi, Kare, Leilany, Javier, Jamil, chiqui, Carlos. A mis KELYAAN, Pablo César, Danilo, Chris, César José, Maxi, Jair, Andrea VI, Mishell, Edmundo, Mario, Moiso, Andrés, Puyol, Marcita y a cada una de las personas que estuvieron acompañándome a la distancia.

A las personas que conocí y más que amigos se volvieron mi familia de la Paz: Isis, Viri, Abel, Kike, Pancho, Checo, Walter, Andrea Casaucao, Isabel, Clau, Jasivi, Vladi, Perla, Polanco, Mariana, Mafe, Felipe.

A Dámaris, por ser mi apoyo incondicional desde el día uno, gracias por hacerme sentir siempre en casa con tu hermosa familia.

A mis amigos y grupo de trabajo, quienes me apoyaron a la distancia y terminaron compartiendo conmigo esta experiencia desde La Paz, Jean Pierre, Elka, Carlos y especialmente a Nicky por ser y estar.

ÍNDICE

DEDICATORIA.....	1
AGRADECIMIENTO	2
ÍNDICE	3
ÍNDICE DE FIGURAS	5
ÍNDICE DE TABLAS	6
ÍNDICE DE ANEXOS	7
RESUMEN	8
ABSTRACT	10
INTRODUCCIÓN	12
ANTECEDENTES	17
JUSTIFICACIÓN	21
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	24
HIPÓTESIS	24
OBJETIVO GENERAL	25
Objetivos específicos.....	25
METODOLOGÍA	26
Área de estudio	26
Telemetría acústica	27
Datos ambientales.....	28
Análisis de datos	28
Índice de residencia.....	29
Análisis de redes	29
Modelo de construcción Bayesiana.....	30
RESULTADOS	33
Patrones de residencia	34
Preferencias ambientales e interacción entre especies	37
DISCUSIÓN	40
Segregación espacio-temporal del hábitat	40
Efecto ambiental sobre la selección de hábitat	42
Implicaciones para la conservación y el manejo	45

Limitaciones del estudio	48
CONCLUSIONES	50
RECOMENDACIONES	52
REFERENCIAS.....	53
ANEXOS	67

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Datos de ocurrencia de las dos especies de estudio en Isla del Coco. En la parte superior se observa la variación mensual desde 1992 hasta 2006 tomado de (Sibaja-Cordero, 2008a). En la parte inferior la probabilidad de ocurrencia observada (línea con círculos) y modelada (línea con triángulos) para ambas especies (A: <i>C. limbatus</i> , B: <i>C. albimarginatus</i>) hasta el 2010 tomado de (White <i>et al.</i> , 2015).	19
Figura 2. Ubicación del área de estudio. Los puntos negros indican la posición de los receptores acústicos.	27
Figura 3. Gráfica de detecciones de ambas especies. Las cruces rojas indican la fecha de marcado e inicio de detecciones.	34
Figura 4. Índice de residencia de individuos de <i>C. limbatus</i> y <i>C. albimarginatus</i> en la Isla del Coco durante el periodo de detecciones. Los meses de enero a marzo (1-3) presentan una residencia nula porque las detecciones eran insuficientes para establecer un índice de residencia (<15 minutos).	35
Figura 5. Comportamiento diario de <i>C. limbatus</i> y <i>C. albimarginatus</i> para el periodo de estudio. Las barras representan el número de detecciones en la hora marcada. En la parte inferior se describe el comportamiento diario por sitio de detección.	37
Figura 6. Análisis de red de <i>C. limbatus</i> y <i>C. albimarginatus</i> en la Isla de Coco. Los círculos representan la ubicación de cada receptor.	37
Figura 7. Efectos de las variables en la probabilidad de residencia de <i>C. limbatus</i> (a) y <i>C. albimarginatus</i> (b), y curvas de predicción mensual sobre la probabilidad de residencia de ambas especies de estudio (c) en Isla del Coco.	39

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Designación de las variables aleatorias en el ajuste de modelos. La variable aleatoria en los modelos se representa entre paréntesis.	31
Tabla 2. Resumen de las actividades de marcaje y detección de los individuos de estudio durante 2015-2016 en la Isla del Coco.	33
Tabla 3. Selección del mejor modelo a través de la diferencia de los datos del LOO: densidad predictiva logarítmica esperada (dple) y la desviación estándar de la probabilidad (de). También el peso de probabilidad con WAIC.	38

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Tabla informativa de los resultados sobre el modelo elegido para <i>C. limbatus</i>	67
Anexo 2. Tabla informativa de los resultados sobre el modelo elegido para <i>C. albimarginatus</i>	67
Anexo 3. Resultados de los modelos Bayesianos donde se evidencia la distribución de probabilidad de residencia de <i>C. limbatus</i> frente a cada variable analizada a) probabilidad de residencia de <i>C. albimarginatus</i> , b) profundidad, c) año de muestreo, d) temporada climática, e) mes de detecciones, f) tipo de suelo, g) viento prevaleciente, h) hora del día.	68
Anexo 4. Resultados de los modelos Bayesianos donde se evidencia la distribución de probabilidad de residencia de <i>C. albimarginatus</i> frente a cada variable analizada a) probabilidad de residencia de <i>C. limbatus</i> , b) profundidad, c) fuerza de corriente, d) año de muestreo, e) mes de detecciones, f) temperatura superficial del mar, g) viento prevaleciente, h) temporada climática.	68

RESUMEN

Los patrones de residencia permiten comprender el uso e importancia de hábitat de las especies. La elección de un hábitat está ligada con las condiciones físicas del ambiente y biológicas de cada especie. La Isla del Coco, Costa Rica es un Parque Nacional con categoría de Patrimonio Natural de la Humanidad por la UNESCO que posee una alta diversidad de especies en la zona marítima. A pesar de que se ha detectado la presencia de tiburones puntas negras *Carcharhinus limbatus* (16.7%) y puntas plateadas *Carcharhinus albimarginatus* (1.1%), no existen estudios que relacionen el uso de hábitat de estas especies en el área. El objetivo de esta investigación es determinar los patrones de residencia y uso de hábitat de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* en la Isla del Coco utilizando datos de telemetría acústica pasiva. Se colocaron marcas acústicas internas y externas a seis *C. limbatus* y un *C. albimarginatus*. Se instalaron siete receptores acústicos alrededor de la Isla que detectan las frecuencias de las marcas en un diámetro inferior a 300 m. Los datos ambientales que se analizaron corresponden a temperatura superficial del mar (TSM en °C), fase lunar, tipo de fondo, profundidad máxima del sitio, horario diario, fuerza de la corriente superficial, viento prevaeciente, temporada climática y posición geográfica de cada sitio con receptor. Las detecciones se analizaron para el periodo 2015-2016 que fue el tiempo en que las marcas coincidían para ambas especies. Se realizaron análisis descriptivos de los datos, índice de residencia, análisis de redes y modelos Bayesianos para determinar los patrones de residencia, las preferencias ambientales y la interacción de ambas especies en la Isla. Se obtuvieron un total de 65 115 detecciones y se determinó la interacción de ambas especies en los sitios Bajo Amigos Pequeños (AP), Punta María (PM) y Roca Sucia (RS). AP fue el sitio de mayor uso para *C. limbatus*, mientras PM lo fue para *C. albimarginatus*. La residencia fue alta de mayo a noviembre para *C. limbatus* y de abril a julio para *C. albimarginatus*, lo que sugiere segregación espacial. La residencia de ambas especies estuvo influenciada por el mes, año, profundidad, temporada climática y viento. La residencia de *C. limbatus* se influenció también por el horario diario y tipo de fondo, con preferencia al día y fondos rocosos; mientras para *C. albimarginatus* las variables que influyeron la probabilidad de residencia en la Isla fueron TSM y corriente, con preferencias a TSM altas pero inferiores a 30 °C y corrientes débiles (<3). Por otro lado, la presencia de *C. limbatus* no afectó la

presencia ni residencia de *C. albimarginatus*, y viceversa. Este estudio sugiere que ambas especies coexisten sin competencia por diferencias en el uso del hábitat influenciado por sus preferencias ambientales. Además, aporta de información esencial para desarrollar estrategias que permitan una mejor gestión de manejo para la conservación de estas especies en la Isla y en todas sus áreas de distribución.

Palabras claves: preferencias ambientales, partición de hábitat, fidelidad de hábitat, análisis de redes.

ABSTRACT

The residence patterns allow us to understand the use and importance of the habitat of the species. The choice of a habitat is linked to the physical and biological conditions of the environment of each species. Isla del Coco, Costa Rica is a National Park with category of Natural Heritage of Humanity by UNESCO that has a high diversity of species in the maritime zone. Although the presence of blacktip sharks *Carcharhinus limbatus* (16.7%) and silvertip sharks *Carcharhinus albimarginatus* (1.1%) have been detected, there are no studies that relate the habitat use of these species in the area. The objective of this research is to determine the patterns of residence and habitat partition of *C. limbatus* and *C. albimarginatus* in Cocos Island using passive acoustic telemetry data. Internal and external acoustic markings were placed on six *C. limbatus* and one *C. albimarginatus*. Seven acoustic receivers were installed around the Island, this detect the frequencies of the marks in a diameter of less than 300 m. The environmental data that were analyzed correspond to sea surface temperature (SST in °C), moon phase, type of bottom, maximum depth of the site, daily schedule, surface current strength, prevailing wind, climatic season and geographical position of each site with receiver. The detections were analyzed for the period 2015-2016, which was the time when the marks coincided for both species. Descriptive analyzes of the data, residence index, network analysis and Bayesian models were carried out to determine the residence patterns, environmental preferences and the interaction of both species on the Island. A total of 65 115 detections were obtained and the interaction of both species was observed at the Bajo Amigos Pequeños (AP), Punta María (PM) and Roca Sucia (RS) sites. AP was the site of greatest use for *C. limbatus*, while PM was for *C. albimarginatus*. Residence was high from May to November for *C. limbatus* and from April to July for *C. albimarginatus*, suggesting spatial segregation. The residence of both species was influenced by the month, year, depth, climatic season and wind. The residence of *C. limbatus* was also influenced by the daily schedule and type of bottom, with preference to the day and rocky bottoms; while for *C. albimarginatus* the variables that influenced the probability of residence on the Island were SST and current, with preferences for high SST but lower than 30 °C and weak currents (<3). On the other hand, the presence of *C. limbatus* did not affect the presence or residence of *C. albimarginatus*, and vice versa. This study suggests that both

species coexist without competition for differences in habitat use influenced by their environmental preferences. In addition, it provides essential information to develop strategies that allow better management for the conservation of these species on the Island and in all its areas of distribution.

Keywords: environmental preferences, habitat partition, habitat fidelity, network analysis.

INTRODUCCIÓN

Los patrones de movimiento y residencia reflejan la complejidad de comportamiento sobre especies de tiburones costeros o asociados a arrecifes (White et al., 2017). La residencia está asociada con el tiempo que un individuo pasa dentro de un área geográfica específica (Wells & Scott, 1990), mientras que la fidelidad al sitio es el hábito de regresar continuamente a un sitio después de un periodo de tiempo (White & Garrot, 1990). Los patrones de residencia están afectados por las condiciones físicas del ambiente como temperatura, salinidad y corrientes (Goetz, 2016). Las condiciones biológicas de las especies como protección ante los depredadores, tolerancias ambientales y disponibilidad de presas también afectan la residencia en los sitios donde éstas se mueven (Speed et al., 2010). Los patrones de residencia son útiles para identificar la fidelidad al sitio (Speed et al., 2010), la cual a su vez permite determinar la respuesta individual de los organismos así como la dinámica poblacional de una especie (Blums et al., 2002).

Los factores oceanográficos son importantes en los estudios de residencia de especies. El cambio brusco de factores oceanográficos como la temperatura superficial del mar (TSM) provoca modificaciones en la distribución y abundancia de las especies (Forney, 2000). La TSM es uno de los impulsores más influyentes de la resistencia, comportamiento fisiológico de los organismos, relación con sus ecosistemas y capacidad para tener éxito en hábitats particulares (Lear et al., 2019). Por ejemplo, la probabilidad de encontrar *Mobula* spp. en Isla del Coco disminuyó 11.2% cuando la TSM aumentó 1 °C y 42.5% con un aumento de 5 °C (Osgood et al., 2021). La Clorofila *a* (Cl *a*) es ampliamente usada para entender el comportamiento de las especies de acuerdo al flujo trófico de materia y energía que se genera mediante la alimentación (Wolff et al., 2012; D'Alelio et al., 2016). La concentración de Cl *a* es el determinante principal de la distribución e idoneidad de hábitat del tiburón peregrino *Cetorhinus maximus* en el Atlántico Sur (Lucifora et al., 2015). Del mismo modo, otras características oceanográficas que afectan a los sitios como corrientes, viento y sedimento son importantes al momento de caracterizar patrones conductuales de una especie (White et

al., 2015). Los movimientos y el uso de sitios de agregación de *Sphyrna lewini* están asociados a características como períodos de luz-oscuridad, geomagnetismo, batimetría, corrientes, temperatura, termoclina (Klimley *et al.*, 1988; Klimley, 1993; Hearn *et al.*, 2010; Bessudo *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014a; Ketchum *et al.*, 2014b). El uso de variables oceanográficas permite esclarecer la dinámica de las relaciones entre especies o grupos de especies, y el papel que desempeña cada componente para el mantenimiento general del sistema (Pörtner & Farrell, 2008; Cruz-Escalona *et al.*, 2013).

De los factores biológicos, las principales relaciones inter-específicas entre especies incluyen la coexistencia y la competencia (Tilman & Kareiva, 1997). La coexistencia se logra cuando los organismos utilizan áreas sin afectar los procesos biológicos entre las especies (Narwani *et al.*, 2017). Por ejemplo, los peces limpiadores coexisten en mutualismo al extraer los ectoparásitos o tejidos muertos de otros organismos, mientras esos organismos les proveen alimento (Vaughan *et al.*, 2017). Las interacciones competitivas entre las especies surgen cuando existe selección por un mismo recurso y una especie generalmente desplaza a la otra (Broekhuis *et al.*, 2018). Se ha evidenciado que los delfines nariz de botella *Tursiops truncatus* y los tiburones sedosos *Carcharhinus falciformis* se alimentan del mismo banco de peces. El tamaño de grupos y el nivel de ingesta de *T. truncatus* está influenciado por la presencia y número de individuos de *C. falciformis* (Acevedo-Gutiérrez, 2002). La competencia ayuda a impulsar los patrones de distribución y la segregación espacial para los depredadores marinos, que son frecuentes o dependientes de las características físicas y biológicas que les provee un determinado ambiente (Papastamatiou *et al.*, 2017).

La segregación de hábitat se puede atribuir a una combinación de estos factores, como la competencia, la disponibilidad de alimento, evasión de depredadores naturales y el alcance de desplazamiento de cada especie (Speed *et al.*, 2010; Yates *et al.*, 2012; Ceccarelli *et al.*, 2013). Por ejemplo, especies asociadas a arrecifes ocupan distintos espacios dentro del mismo ecosistema. *Carcharhinus brevipinna* se encuentra en aguas poco profundas (0-75 m) mientras *C. obscurus* ocupa un rango más amplio (0-400 m) (Ceccarelli *et al.*, 2013). Asimismo, se ha sugerido que especies simpátricas pueden

presentar segregación de hábitat vinculada a la dieta. Los juveniles de *C. leucas* y *Glyphis* spp. comparten hábitat en una limitada extensión de espacio dentro su zona de cría en el norte de Australia. Estos juveniles han desarrollado una división de recursos al consumir presas que provienen de zonas distintas (Tillett *et al.*, 2014). Las relaciones inter-específicas de las especies, sumadas al tamaño del área y el uso que los organismos le den, aumenta la dificultad de conservación aún en áreas marinas protegidas (AMP) (White *et al.*, 2017; Pennock *et al.*, 2018).

Los tiburones son organismos importantes en los ecosistemas marinos por su rol como reguladores de las cadenas tróficas (Dulvy *et al.*, 2014). Se caracterizan por tener crecimiento lento y madurez tardía (Goldman & Cailliet, 2004). Los tiburones puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Müller & Henle, 1839) son especies cosmopolitas de aguas tropicales y subtropicales (Compagno, 1984). Estos tiburones presentan movimientos rápidos y a menudo se observan cerca de la superficie (Castro, 1996). *C. limbatus* está catalogada como vulnerable en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Rigby *et al.*, 2021). Esta categorización se debe principalmente a que esta especie es utilizada como un recurso comercial importante en las pesquerías artesanales (Pérez-Jiménez & Mendez-Loeza, 2015; Ovenden *et al.*, 2010). Los tiburones puntas plateadas *Carcharhinus albimarginatus* (Rüppell, 1837) son especies asociadas a arrecifes de coral (Smart *et al.*, 2017). Esta especie es regularmente observada en agua claras con pendientes profundas (Allen, 2004). *C. albimarginatus* se encuentra en estado vulnerable de extinción en la lista roja de la UICN (Espinoza *et al.*, 2016). Se ha sugerido que su vulnerabilidad se relaciona a la sobreexplotación pesquera (Bond *et al.*, 2015).

C. limbatus tiene una longitud máxima de 275 cm (Dávalos-Malo, 2018), con tallas de primera madurez sexual que van de 120-190 cm en hembras y de 135-180 cm en machos (Castro, 1996). El período de gestación dura entre 11 a 12 meses (Castro, 1996) y las crías nacen en temporada cálida (Llerena *et al.*, 2015). La temporada cálida corresponde a los meses de diciembre-abril en Galápagos (Zevallos-Rosado, 2020), mientras en zonas como Georgia y Las Carolinas EE.UU. El nacimiento de crías de *C. limbatus* se

ha reportado durante mayo e inicios de junio (Castro, 1996). *C. albimarginatus* presenta tallas de primera madurez sexual que van de 160-200 cm en hembras y de 160-180 cm en machos, con una máxima de 300 cm (Bond *et al.*, 2015; Muntaner-Lopez, 2016). El período de gestación de puntas plateadas dura aproximadamente un año y el nacimiento de las crías sucede en verano (julio-septiembre) (Shark-Reference, 2009). Ambas especies reportan alta fidelidad de hábitat a pesar de que recorren grandes distancias entre islas. *C. limbatus* ha presentado distancias máximas recorridas de hasta 900 km en el Pacífico mexicano (Ketchum *et al.*, 2020) y *C. albimarginatus* más de 100 km entre las islas del Archipiélago de Revillagigedo (Muntaner-Lopez, 2016; Ketchum *et al.*, 2020). Se ha demostrado que el uso que le da *C. limbatus* a las áreas de cría no está relacionado con la abundancia o disponibilidad de presas dentro de los sitios, pero sí con la protección frente a depredadores (Heupel & Hueter, 2002), además de la termorregulación (Ayres *et al.*, 2021). Del mismo modo, Muntaner-Lopez (2016) destaca la primer evidencia de que *C. albimarginatus* utiliza distintas áreas de acuerdo al estado de madurez.

La Isla del Coco es el único punto emergido de la Cordillera de Cocos que se extiende desde la Dorsal de Galápagos hasta Costa Rica continental (Cortes, 2008). Esta Isla yace sobre una cordillera volcánica que conecta la zona de Galápagos (Ecuador), incrementando la presencia de especies de origen común entre estas AMP (Lizano, 2012). Isla del Coco aloja aproximadamente 513 especies de peces, de las cuales el 42% pertenece a peces pelágicos y de aguas profundas. Además posee alto nivel de endemismo (20%) y especies en peligro de extinción (Bussing & López, 2005; Cortés, 2012). *C. limbatus* y *C. albimarginatus* han sido reportadas en estudios dentro de Isla del Coco como parte de las poblaciones de tiburones que habitan sus aguas (Sibaja-Cordero, 2008a; White *et al.*, 2015; Zanella *et al.*, 2016). Las investigaciones con datos de telemetría acústica y satelital revelan patrones de migración y conectividad de hábitats importantes entre las poblaciones de depredadores marinos (Heupel *et al.*, 2015). Los estudios de telemetría acústica y satelital han sido ampliamente aplicados en *C. limbatus* desde las primeras etapas de vida para comprender su comportamiento y uso de hábitat (Legare *et al.*, 2015; Legare *et al.*, 2018). Estas metodologías también han sido aplicadas en *C. albimarginatus* para conocer y describir sus patrones de movimiento (Bond *et al.*,

2015). Pese a la gran documentación existente sobre su biología, aún no se conoce cómo se relacionan en el medio natural estas dos especies que comparten hábitat y son frecuentes en la misma área. El conocimiento de sus patrones de movimiento y residencia puede contribuir a gestionar eficazmente a las poblaciones, caracterizar la efectividad de las AMP y evaluar la respuesta de las especies ante cambios climáticos (Espinoza *et al.*, 2015a).

ANTECEDENTES

Los patrones de residencia evalúan el tiempo que un individuo permanece dentro de una zona específica (Wells & Scott, 1990). Esta residencia está ligada a las características necesarias de una especie para su supervivencia (Goetz, 2016). El tiempo que permanecen los individuos en un espacio determinado es medido a través del índice de residencia (O'Toole *et al.*, 2011). El índice de residencia se establece con rangos que van de 0 a 1, siendo los valores cercanos a 0 una baja residencia y los valores cercanos a 1 alta residencia (Daly *et al.*, 2014). Los estudios de residencia permiten comprender la fidelidad y uso de espacio en los organismos (Speed *et al.*, 2010). La fidelidad al sitio determina la preferencia de un individuo por regresar a una misma área después de un periodo (White & Garrot, 1990). Los estudios de residencia y fidelidad de sitio en animales marinos se centran en datos provenientes de telemetría acústica y satelital (Bruce *et al.*, 2005; Schreer, 2010; Bessudo *et al.*, 2011; Barnett *et al.*, 2012; Hueter *et al.*, 2013).

Es poco lo que se conoce del comportamiento de *C. albimarginatus* (Bond *et al.*, 2015; Espinoza *et al.*, 2015a), así como sobre adultos de *Carcharhinus limbatus* (Peñaherrera-Palma, 2016; Spencer, 2017; Dávalos-Malo, 2018; Martin *et al.*, 2019) a través de datos de telemetría acústica y satelital. El estudio de Legare *et al.* (2018) determinó el movimiento a pequeña escala de neonatos de *C. limbatus* en Coral Bay, EE.UU., encontrando que esta especie tiene patrones marcados de movimiento. Estos neonatos se encontraban dentro de la bahía por la mañana, en la tarde avanzaban hasta el centro y en la noche recorrían hasta la desembocadura de la bahía y regresaban. Un patrón similar fue descrito por Llerena *et al.* (2015) en las Islas Galápagos, donde además se reporta que esta especie usa zonas de manglar como áreas de crianza. *C. limbatus* muestra segregación de hábitat con otras especies como el tiburón limón (*Nagaprion brevirostris*), esta segregación se debe a la preferencia sobre características físicas del medio que tiene cada especie (Legare *et al.*, 2015).

Los mecanismos de movimiento de las especies están relacionados con la fidelidad de hábitat. Los individuos de *C. limbatus* utilizan el transporte selectivo de corrientes,

información geomagnética, mareas y señales olfativas para reconocer su hábitat específico durante las migraciones (Gardiner *et al.*, 2015). También se ha evidenciado que esta especie no muestra conectividad entre poblaciones de localidades contiguas (Isla del Coco con Islas Galápagos) debido a su marcada residencia en las islas oceánicas del Océano Pacífico Tropical Oriental (PTO) (Dávalos-Malo, 2018). Por otro lado, los movimientos de *C. albimarginatus* suceden por debajo de 200 m durante la noche y es común que su desplazamiento neto sea <18 km (Bond *et al.*, 2015). *C. albimarginatus* tiene una residencia media con organismos detectados dentro o cerca del área de marcaje en La Gran Barrera de Coral (GBC), además de mostrar patrones estacionales de movimiento (Espinoza *et al.*, 2015a). El índice de residencia de esta especie varía de acuerdo a las características que provea la isla para cada estado reproductivo (p.ej., los juveniles permanecen en áreas de cría mientras los adultos migran a áreas de alimentación) (Muntaner-Lopez, 2016; Ketchum *et al.*, 2020).

Ambas especies asocian sus abundancias y movimientos con la fase lunar, ciclo diario, mensualidad, fuerza de la corriente, visibilidad, año de muestreo y el evento de El Niño Oscilación del Sur (Sibaja-Cordero, 2008a; Espinoza *et al.*, 2015a; Legare *et al.*, 2015; White *et al.*, 2015). *C. limbatus* y *C. albimarginatus* presentan mayores abundancias y desplazamientos cuando la temperatura es ≤ 25 °C (Espinoza *et al.*, 2015a; Kajiura & Tellman, 2016). Los alimentos preferenciales de *C. limbatus* están conformados por *Thunnus albacares*, *Exocoetus monocirrhus*, *Auxis thazard*, *Katsuwonus pelamis*, peces de la familia Ophichthidae y otros elasmobranquios (Estupiñán-Montaña *et al.*, 2018). De modo similar, se ha documentado que la dieta de *C. albimarginatus* consiste principalmente en teleósteos bentónicos y pelágicos, rayas águila, otros tiburones y cefalópodos (Cortes, 1999).

Estas dos especies de tiburones han sido documentadas en la Isla del Coco. La abundancia de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* ha presentado cambios opuestos en la Isla a través del tiempo (Figura 1) (Sibaja-Cordero, 2008a; White *et al.*, 2015). La frecuencia de ocurrencia de *C. albimarginatus* era mayor a la de *C. limbatus* desde 2000 hasta el 2007 (Sibaja-Cordero, 2008a). Sin embargo, entre 1992-2001 y desde el 2008

hasta el 2010 la frecuencia de ocurrencia se invirtió (White *et al.*, 2015). Ambas especies suelen ser capturadas cerca de la bahía Wafer, *C. limbatus* ha sido observada en esta bahía generalmente en etapas inmaduras (Zanella *et al.*, 2016).

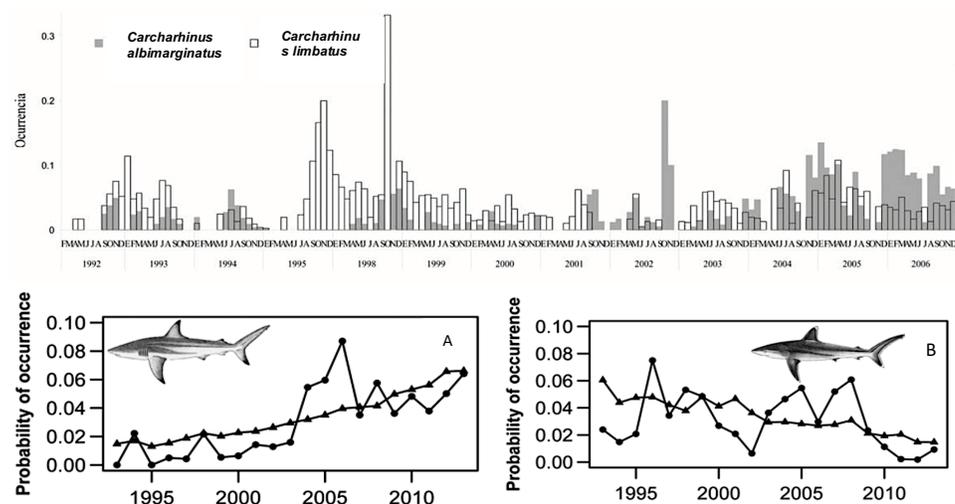


Figura 1. Datos de ocurrencia de las dos especies de estudio en Isla del Coco. En la parte superior se observa la variación mensual desde 1992 hasta 2006 tomado de (Sibaja-Cordero, 2008a). En la parte inferior la probabilidad de ocurrencia observada (línea con círculos) y modelada (línea con triángulos) para ambas especies (A: *C. limbatus*, B: *C. albimarginatus*) hasta el 2010 tomado de (White *et al.*, 2015).

En Costa Rica se capturan tiburones como parte de las pesquerías industriales y artesanales. El Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA) es el ente encargado de promover y ordenar el desarrollo pequeño y la caza marítima, así como de fomentar la conservación y el uso sostenible de los recursos acuáticos (Asamblea Legislativa, 1994). *C. limbatus* se encuentra dentro de las regulaciones que emite INCOPECA por ser una especie con alto número de capturas (Saavedra, 2018). Los decretos establecidos para Costa Rica mencionan que *C. limbatus* puede ser capturada desde tallas de 120 cm. Este decreto también establece que se puede capturar hasta un 20% de organismos de *C. limbatus* del total de la pesca (INCOPECA, 2013). No obstante, *C. albimarginatus* no cuenta con normas que regulen su extracción para las aguas costarricenses (INCOPECA, 2013). Isla del Coco es una AMP que sufre de pesca ilegal (López-Garro *et al.*, 2016). Se ha mencionado que la interacción entre las especies pelágicas, las pesquerías ilegales y la sobreexplotación de recursos en el

Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) representa una de las mayores amenazas para la conservación de las especies marinas en la zona (SINAC, 2016).

JUSTIFICACIÓN

Las especies de tiburones que residen en islas oceánicas tienen complejas interacciones con sus entornos (Meyer *et al.*, 2018; Fourriére *et al.*, 2019). La selección de hábitat y los patrones de residencia de este tipo de especies se ve ligado a factores fisicoquímicos, bióticos o de interacción social (Carrier *et al.*, 2012; Goetz, 2016). Los tiburones *C. limbatus* y *C. albimarginatus* son especies con alto índice de fidelidad al sitio y residencia en islas oceánicas (Muntaner-Lopez, 2016; Smart *et al.*, 2017; Dávalos-Malo, 2018), ambas especies han sido reportadas en Isla del Coco. En sistemas experimentales dentro de Singapur, Asia, individuos de *C. albimarginatus* no han mostrado competencia inter-específica, incluso no se han presentado incidentes al compartir un hábitat limitado con *C. limbatus* (Lötter & Squire, 2017). Sin embargo, los resultados de estudios sobre abundancias en Isla del Coco permiten apreciar que cuando la probabilidad de ocurrencia de *C. limbatus* se incrementa, la de *C. albimarginatus* decrece (Sibaja-Cordero, 2008a; White *et al.*, 2015). El estudio de Zanella *et al.* (2016) también indica que los tiburones puntas plateadas se observan en menor porcentaje (1.1%) en comparación con los puntas negras (16.7%) en áreas cercanas de bahías en la Isla del Coco.

La presencia de estos depredadores (*C. limbatus* y *C. albimarginatus*) en la Isla del Coco asegura una red trófica saludable dentro del AMP (Dulvy *et al.*, 2004). Entender cómo estas especies usan la Isla es útil para el manejo efectivo de los recursos marinos (Espinoza *et al.*, 2015a). Los estudios de censos visuales, marcado y recaptura han permitido determinar la presencia y abundancia de las especies en la Isla del Coco (Sibaja-Cordero, 2008a; White *et al.*, 2015; Zanella *et al.*, 2016). No obstante, no se han realizado investigaciones que relacionan el espacio que ocupa cada especie en esta AMP. *C. albimarginatus* y *C. limbatus* muestran un alta fidelidad a los sitios donde habitan (Lötter & Squire, 2017; Dávalos-Malo, 2018). Ambas especies comparten ciertas características como preferencias de presas, temperatura (Espinoza *et al.*, 2015a; Kajiura & Tellman, 2016) y horarios de actividad (Zanella *et al.*, 2016), pero no se ha analizado si las preferencias ambientales de cada especie influyen en sus patrones de distribución dentro o si existe segregación de hábitat entre especies dentro de Isla del

Coco. Las interacciones ecológicas son importantes porque implican efectos recíprocos entre los involucrados y el medio (Jordano, 2016). Estas interacciones afectan patrones de movimientos, estabilidad y resistencia en los individuos, permitiendo estimar la estructura de un ecosistema (Valiente-Banuet *et al.*, 2014; Jordano, 2016). Por ejemplo, se ha evidenciado que los tiburones tigre *Galeocerdo cuvier* modifican su actividad en superficie dentro de áreas de alta superposición con tortugas bobas *Caretta caretta* en el Atlántico Norte, este comportamiento aumenta las oportunidades de depredación de *G. cuvier* (Hammerschlag *et al.*, 2015). Otro ejemplo de interacciones es la raya *Dasyatis lata*, que modifica sus patrones de actividad diarios como respuesta a una mayor disponibilidad de presas (*Alpheus malabaricus*, *Oxyurichthys lonchotus* y *Podophthalmus vigil*) o por evitación a depredadores (*Sphyrna lewini* y *Galeocerdo cuvier*) (Cartamil *et al.*, 2003).

Las características ambientales podrían determinar la presencia-ausencia y la residencia de las especies dentro de un sitio específico (Goetz, 2016). Alcyone, Bahía Catham, Bahía Wafer, Manuelita, Dos Amigos Grandes, Dos Amigos Pequeño, Lobster, Pájara, Punta María, Roca Sucia, y Silverado son principales sitios de buceo en Isla del Coco (Chasqui-Velasco, 2008). La mayoría de estos sitios presentan características oceanográficas (p.ej. distintos tipos de sustrato y fuerzas de corriente) que posibilitan la coexistencia de varias especies (Gordon, 2000; Chasqui-Velasco, 2008), y también poseen de una a tres estaciones de limpieza para los tiburones (O'Shea *et al.*, 2010). Las estaciones de limpieza son zonas que generan una relación mutualista limpiador-cliente. Los limpiadores (*Ancylomenes pedersoni*, *Elacatinus* spp., *Johnrandallia nigrirostris*, *Holacanthus passer*, *Holacanthus clarionensis*) eliminan los parásitos alojados en los clientes (tiburones, mantarrayas) y se nutren de ellos (Rose *et al.*, 2020; Whitley *et al.*, 2021). Todos los sitios en Isla del Coco son visitados por una alta biodiversidad de especies desde peces óseos (*Serranus tico*, *Halichoeres discolor*, *Caranx sexfasciatus*, *Thunnus albacares*), peces cartilagosos (*Taeniura meyeri*, *Mobula birostris*, *Sphyrna lewini*, *Carcharhinus albimarginatus*, *C. limbatus*, *Galeocerdo cuvier*) y tortugas marinas (*Chelonia mydas*, *Eretmochelys imbricata*) (Chasqui-Velasco, 2008). Estas características convierten a la Isla del Coco en un lugar de interés para el

manejo y conservación regional de las especies. El área aporta recursos al sector pesquero (SINAC, 2016), varios estudios han demostrado que la creación y expansión de las AMP aumentan las capturas y capturas por unidad de esfuerzos de las pesquerías en los bordes de estas AMP (Boerder *et al.*, 2017; Bucaram *et al.*, 2018; Lynham *et al.*, 2020), pero el aporte principal de Isla del Coco se da al sector turístico y a la investigación (Moreno-Díaz, 2012). Los estudios sobre patrones de residencia son valiosos para conocer el uso y preferencia de hábitat de las especies. Del mismo modo esta clase de investigaciones permite comprender si la elección y fidelidad del sitio están ligados a variables ambientales y/o la interacción entre especies. Esta información es importante para establecer los factores que influyen en los cambios poblacionales que presentan las especies a lo largo del tiempo. A pesar de que existe información acerca de *C. limbatus* y *C. albimarginatus*, se conoce poco sobre sus movimientos y residencia en la Isla. Los resultados de esta investigación aportarán información para generar una línea base sobre los movimientos de estas dos especies de tiburones, los sitios y temporadas de mayor residencia en la Isla del Coco y las variables ambientales que influyen en su presencia. Además, esta información científica ayudará a dar pautas para el manejo efectivo de las especies en el área.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

1. ¿Los patrones de movimiento y residencia de *Carcharhinus limbatus* y *C. albimarginatus* están influenciados por las preferencias ambientales de cada especie?
2. ¿Interfiere la presencia de *C. limbatus* con los patrones de residencia y uso de hábitat de *C. albimarginatus*?
3. ¿Existe segregación de hábitat entre *C. limbatus* y *C. albimarginatus*?

HIPÓTESIS

Los tiburones presentan una alta vulnerabilidad a decrecer a nivel poblacional, aún en AMP como Isla del Coco. Es poco lo que se conoce sobre movimientos y residencia de los tiburones puntas negras *Carcharhinus limbatus* y puntas plateadas *C. albimarginatus* en Isla del Coco, pese a su importancia como reguladores de las cadenas tróficas marinas y a nivel comercial. Este estudio plantea que los patrones de residencia de los tiburones punta negra *C. limbatus* y punta plateada *C. albimarginatus* están relacionados con variables ambientales y con la interacción entre ambas especies en la Isla del Coco.

OBJETIVO GENERAL

Determinar los patrones de residencia y uso de hábitat de *Carcharhinus limbatus* y *C. albigmarginatus* en la Isla del Coco.

Objetivos específicos

- Caracterizar los patrones de movimiento y residencia por especie.
- Determinar las preferencias ambientales que determinan la presencia de ambas especies dentro de la Isla del Coco.
- Evaluar si existe segregación de hábitat entre ambas especies.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El PNIC se encuentra a 500 km de la costa pacífica de Costa Rica (Alvarado *et al.*, 2016). Esta área fue declarada como Parque Nacional en 1978 por la administración vigente (1978-1982) de Costa Rica y como Patrimonio Natural de la Humanidad en 1997 por la UNESCO (Cortes, 2008). El clima en la Isla del Coco está asociado con la migración meridional de la Zona de Convergencia Intertropical (Alfaro & Hidalgo, 2016).

Esta área está influenciada por la Contracorriente Ecuatorial del Norte y presenta una variación promedio en la temperatura que va desde 26 °C de julio a noviembre hasta 30 °C de enero a mayo (Zevallos-Rosado, 2020). El PNIC está conformado por acantilados basálticos y playas rocosas (Sibaja-Cordero, 2008b). Además cuenta con una gran biodiversidad marina y reporta el mayor número de especies endémicas de Costa Rica (Sánchez-Jiménez *et al.*, 2018).

La Isla del Coco es de origen volcánico (Sallarès & Charvis, 2003) y constituye la única parte emergida de la Cordillera Submarina de Cocos (Lizano, 2001). Esta Isla está conectada por una cadena de montes submarinos que son ampliamente usados por especies migratorias (Lizano, 2012). El perfil batimétrico de la Isla es irregular, los profundidades de sus montes submarinos van de 2 a 800 m acentuándose en el norte, y presenta elevaciones de más de 2 500 m desde el fondo oceánico (Lizano, 2012). En los meses de diciembre a abril esta Isla es influenciada por procesos de afloramientos que elevan la productividad primaria de sus aguas (Acevedo, 2010). La Isla está ubicada en una zona de convergencia importante para los vientos alisios (esfuerzo superficial del viento ciclónico de $\sim 3-6 \times 10^{-8} \text{ Nm}^{-3}$), conjuntamente está asociada a procesos de rotación ciclónica y anticiclónica que permite procesos constantes de hundimiento al sur y afloramiento de sus aguas al norte (Alfaro, 2008).

El PNIC está conformado por un área de pesca regulada de 9 640 km² perteneciente al Área Marina de Manejo Montes Submarinos (AMMMS) y una zona de prohibición total de pesca alrededor de 1 520 km² en la Isla del Coco (Cajiao, 2005; Arias *et al.*, 2014).

Los receptores están ubicados alrededor de la Isla del Coco dentro de la franja de prohibición (Figura 2), abarcando de esta manera la totalidad del sitio de interés. Los sitios con receptores son Alcyone (AL), Canal (CN), Dos Amigos Pequeño (AP), Lobster Rock (LR), Manuelita (MT), Punta María (PM) y Roca Sucia (RS).

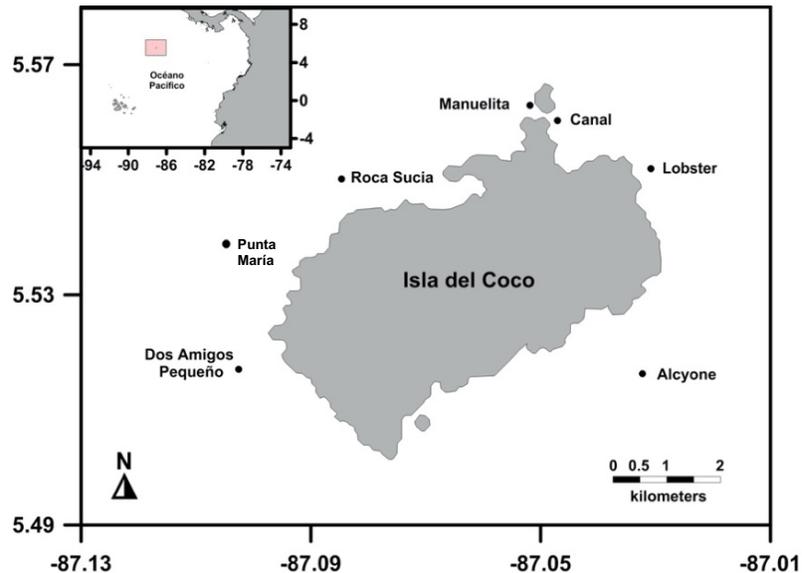


Figura 2. Ubicación del área de estudio. Los puntos negros indican la posición de los receptores acústicos.

Telemetría acústica

Se realizaron viajes de marcaje investigación a Isla del Coco desde el 2011 hasta 2019, durante los cuales se codificaron etiquetas ultrasónicas y se colocaron a 15 tiburones puntas negras y siete tiburones puntas plateadas. Las etiquetas usadas fueron transmisores V16, tipo codificado (VEMCO Ltd, Halifax, Canadá), con diámetro de 16 mm, longitud de 68 mm, 158 dB de potencia de salida y 69 kHz de frecuencia. Cada etiqueta tenía 1 350 días de duración de la batería y retraso pseudoaleatorio de 60– 90 segundos para evitar la colisión repetida de la señal. La inserción de las etiquetas a los tiburones se realizó siguiendo la metodología de Nalesso *et al.* (2019), a través de la técnica de marcaje de tiburones con arpón y por captura.

Las técnicas de marcaje con arpón y por captura son ampliamente usadas para los estudios con megafauna marina (Jacobsen & Hansen, 2005; Gillanders, 2009). Los datos de especie, sexo y talla (LT=longitud total) de cada individuo se tomaron durante el

marcaje tanto con arpón y por captura. De los 22 tiburones marcados, 12 fueron hembras, ocho machos y uno de sexo no identificado.

Los receptores estuvieron colocados en las localidades de buceo a profundidades entre 25 y 30 m (Figura 2). Estos receptores detectan las pulsaciones emitidas por cada marca acústica. Debido a las características del fondo marino y pruebas de rango realizadas en Isla del Coco, las etiquetas no se detectaron a distancias superiores a 300 m (Nalesso *et al.*, 2019). Cada receptor registró los datos de código de identificación de la etiqueta (ID), fecha y hora. La descarga de los datos se realizó todos los años en los meses de agosto y diciembre. Se registraron detecciones de siete marcas correspondientes a un individuo de *C. albimarginatus* y seis de *C. limbatus* para el periodo 2015-2016.

Datos ambientales

Los datos ambientales correspondieron a información sobre viento prevaleciente (barlovento, sotavento) (Fiedler, 2002), fuerza de corriente superficial (1=débil, 4=fuerte) (Fiedler, 2002; Lizano, 2008), tipo de fondo (Bakus, 1975; Alvarado *et al.*, 2016), profundidad máxima (Lizano, 2001, 2012) y promedio mensual de TSM (en °C) para cada sitio con receptor de acuerdo a las fechas de detección. Los datos de TSM se extrajeron desde sensores remotos de la Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica (NOAA, por sus siglas en inglés), a través de la base de datos del Análisis Multi-Escala de Alta-Resolución (MUR) fv04.1, con resolución de 0.65 km (JPL MUR MEaSURES Project, 2015). Para todas las descargas se utilizó el paquete “xtractomatic” v.3.4.2 para el software computacional R (R Core Team, 2021).

Análisis de datos

Los patrones de residencia se evaluaron a nivel diario con gráficos circulares utilizando los paquetes “lubridate”, “circular” y “ggplot2” del programa computacional R (R Core Team, 2021). También se implementó una prueba Rao para comprobar la uniformidad de los patrones diarios detectados con los paquetes utilizados (Landler *et al.*, 2019). Además, se utilizó el índice de residencia y análisis de redes para la descripción completa de los patrones de residencia. Los modelos Bayesianos se utilizaron para relacionar la

residencia de cada especie con las preferencias ambientales y la interacción con la otra especie.

Índice de residencia

El índice de residencia se calculó como la cantidad de días en que se detectó un tiburón dentro del sitio de estudio dividido por la cantidad de días monitoreados (la cantidad de días desde la primer fecha de detección hasta el último día del período de estudio) (Espinoza *et al.*, 2015a). El índice de residencia en este estudio varía de 0 a 1, donde los valores entre 0.8 y 1 indican alta residencia, valores entre 0.4 y 0.6 indican residencia media y valores inferiores a 0.4 indican baja residencia.

Análisis de redes

Se aplicó un análisis de redes para determinar los patrones de movimiento en la residencia de las especies. La base de datos fue organizada por fechas y hora para este análisis. Las detecciones con una duración menor a 15 minutos se catalogaron como ausencia y no se usaron para el análisis. Esta determinación se realizó basado en el supuesto del tiempo que tarda un individuo en pasar por un sitio de acuerdo a su velocidad de nado, para poder ser detectado por el receptor (Hearn *et al.*, 2010). Las redes se construyeron estableciendo como nodos a los sitios con receptores, mientras las conexiones entre sitios estaban representadas por el movimiento de los tiburones. Además, para determinar la importancia de los sitios dentro de la Isla se utilizaron dos indicadores de centralidad que miden la relevancia de un nodo (sitio) con base en su conectividad (Espinoza *et al.*, 2015b). El primer indicador de centralidad que se usó fue el índice de grado (DC, por sus siglas en inglés), este índice se basa en cuantificar el número de conexiones de los nodos (sitios) de acuerdo a los movimientos y al tiempo empleado entre nodos (Borgatti, 2005). Por otro lado, el índice de intermediación (BC, por sus siglas en inglés) destaca la importancia de un nodo de acuerdo a la frecuencia con que aparecen en las rutas que conectan con los demás nodos de la red (Newman, 2005). Los análisis de redes se realizaron por especie, agrupando las detecciones de los tiburones detectados. Los resultados de este análisis se representaron en función del tamaño y color de los nodos, así como la dirección (flechas) y grosor de las líneas que

conectan a cada nodo. Entre más grande es el nodo existen más movimientos hacia ese sitio. Se usó una escala de colores para representar el uso del hábitat, que va de naranja (mayor) a blanco (menor). Todos los análisis se realizaron usando los paquetes “igraph” y “qgraph” del software computacional R (R Core Team, 2021).

Modelo de construcción Bayesiana

Se realizaron modelos Bayesianos de variables múltiples para explorar la variabilidad en la probabilidad de residencia. Estos modelos permiten integrar toda la información en lugar de separarla en dos (Nalborczyk *et al.*, 2019). Los modelos de dos o más variables tienen una estructura similar al modelo de una variable, esto permite observar la interacción de múltiples variables, establecer un valor para n-1 variables y evaluar la función en un rango para una variable (Gelman *et al.*, 2014). La probabilidad de residencia se estimó usando un modelo con todo el conjunto de datos, el cual se fue modificando con efectos aleatorios o quitando variables sin efecto (Arslan *et al.*, 2017). El número total de detecciones se resumió mediante observaciones diarias por especie, considerando las siguientes respuestas:

Residencia (0,1): 1 si los tiburones estuvieron presentes al menos dos veces en la misma fecha.

Número total de detecciones

Número de detecciones en la isla

Número de detecciones por sitio de receptor

Se realizaron modelos para cada especie por separado, considerando las variables ambientales (TSM, fase lunar, viento, tipo de fondo, fuerza de corriente, profundidad) más el horario diario, mes y año como covariables. La residencia de la otra especie se usó como covariable en cada modelo correspondiente. Los modelos Bayesianos se realizaron usando el paquete “brms” del software computacional R (Burkner, 2018; R Core Team, 2021), con la siguiente estructura:

Residencia ~ Bernoulli (Función de Logaritmo Inverso ($\beta_1 + \beta_2 \text{Variable1} \beta_3 \text{Variable2} \beta (N + 1) * \text{Variable} (N)))$)

Donde β_1 corresponde al parámetro independiente y β_2 el parámetro asociado a la variable. Ambos se extraen de una distribución normal. Con esta fórmula se realizaron cuatro series de 4000 iteraciones de 2000 datos que al final dieron un vector de 4000 valores para β_1 y β_2 . Estos valores reflejan el comportamiento de la variable y el grado de incertidumbre que se tiene de acuerdo con la información con la que se diseña el modelo (Gelman *et al.*, 2014; Bürkner, 2017). Se realizaron seis modelos de acuerdo a la importancia de las variables para representar el comportamiento de los datos. El único efecto aleatorio estuvo representado por la variable sitio (Tabla 1).

Tabla 1. Designación de las variables aleatorias en el ajuste de modelos. La variable aleatoria en los modelos se representa entre paréntesis.

Modelos	Variables para <i>C. limbatus</i>	Variables para <i>C. albimarginatus</i>
M1	Presencia de CA+mes+año+sitio+TSM+% de brillo lunar+hora del día+corriente+posición geográfica+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento	Presencia de CL+mes+año+sitio+TSM+% de brillo lunar+hora del día+corriente+posición geográfica+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento
M2	Presencia de CA+mes+año+sitio+TSM+hora del día+corriente+posición geográfica+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento	Presencia de CL+mes+año+TSM+% de brillo lunar+hora del día+corriente+posición geográfica+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento+(sitio)
M3	Presencia de CA+mes+año+sitio+TSM+hora del día+corriente+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento	Presencia de CL+mes+año+TSM+hora del día+corriente+posición geográfica+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento+(sitio)
M4	Presencia de CA+mes+año+sitio+hora del día+corriente+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento	Presencia de CL+mes+año+TSM+corriente+posición geográfica+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento+(sitio)
M5	Presencia de CA+mes+año+sitio+hora del día+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento	Presencia de CL+mes+año+TSM+corriente+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento+(sitio)
M6	Presencia de CA+mes+año+hora del día+profundidad+tipo de fondo+temporada climática+viento+(sitio)	Presencia de CL+mes+año+TSM+corriente geográfica+profundidad+temporada climática+viento+(sitio)

Se realizaron una serie de corroboraciones de la integridad de las cadenas generadas para garantizar la fiabilidad de esa información (Gelman *et al.*, 2014). El modelo se modificó para el mes usando funciones de seno y coseno, de esta manera el ciclo se basó en los meses donde el mes 12 es el predecesor del mes 1. Los modelos se compararon y la elección del modelo que mejor representaba el ajuste de los datos se estimó con el Criterio de Información Ampliamente Aplicable (WAIC, por sus siglas en

inglés) (Vehtari *et al.*, 2017) y con validación cruzada (LOO, por sus siglas en inglés) que permiten validar la precisión predictiva de un modelo estadístico al compararlo con otro (Burkner *et al.*, 2020). WAIC permite estimar el error de predicción y la precisión del modelo predictivo a través de la densidad predictiva de cada punto de datos por factor (Gelman *et al.*, 2013). LOO evalúa la precisión predictiva del modelo a través del cálculo inicial de una medida predictiva específica y luego calcula la suma de estos valores sobre las observaciones restantes para obtener una única medida de precisión sobre la predicción (Vehtari *et al.*, 2016). Los datos de los modelos seleccionados para cada especie permitieron construir curvas mensuales para representar la probabilidad de residencia de los individuos analizados en la Isla.

RESULTADOS

La presencia de seis tiburones punta negra y uno puntas plateadas fue detectada en la Isla del Coco de abril del 2015 a diciembre del 2016 (Tabla 2; Figura 3). Se obtuvieron 65 115 detecciones, 52 094 para puntas negras y 18 315 para puntas plateadas. El rango de longitudes fue de 118-188 cm (media=149 cm LT) para *C. limbatus*, mientras el individuo *C. albimarginatus* presentó 135 cm LT. Basado en la primera talla de madurez sexual cinco tiburones punta negra fueron adultos y uno juvenil. El tiburón puntas plateadas detectado era juvenil. El periodo de registro promedio en la Isla de Coco fue 422 días (± 241.179) para *C. limbatus* y 197 días (± 117.6501) para *C. albimarginatus*. Este registro se contabilizó desde el día de colocación de la marca hasta el último día de registro en los receptores (tiempo en libertad), representando el 54% y 49% de presencia respectivamente para cada especie. *C. albimarginatus* solo fue detectado en los sitios AP, PM y RS, mientras *C. limbatus* se detectó en los siete sitios de estudio (Figura 3).

Tabla 2. Resumen de las actividades de marcaje y detección de los individuos de estudio durante 2015-2016 en la Isla del Coco.

Tiburón	Sexo	Madurez sexual	Sitio de marcado	Días de detección	Receptores visitados
CA	Hembra	Juvenil	PM	197	3
CL1	Macho	Adulto	RS	277	6
CL2	Hembra	Juvenil	RS	226	6
CL3	Macho	Adulto	RS	60	3
CL4	Hembra	Adulto	RS	287	7
CL5	Macho	Adulto	RS	237	5
CL6	Hembra	Adulto	RS	303	5

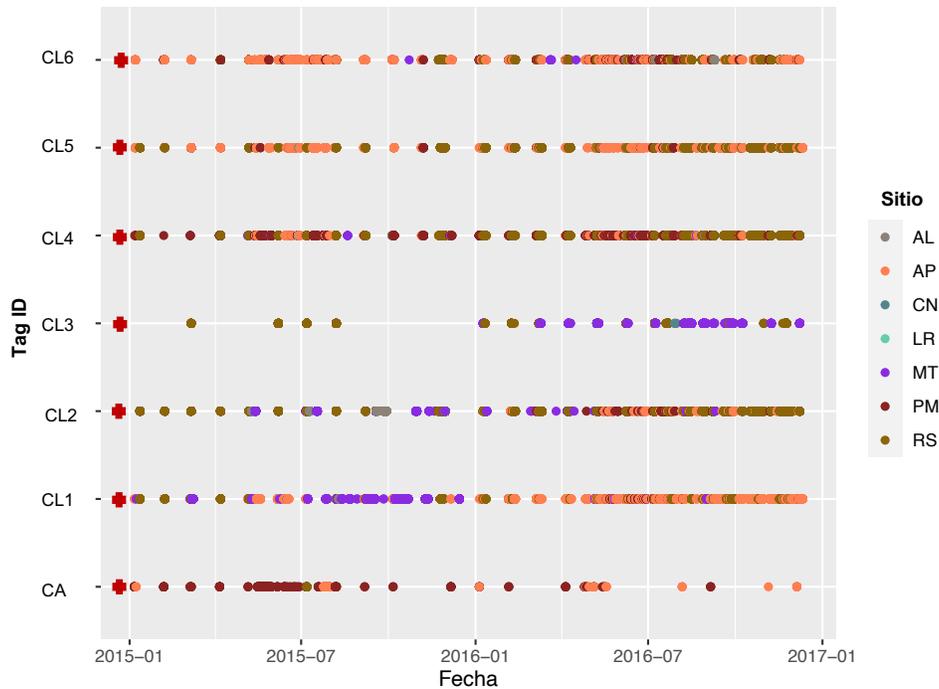


Figura 3. Gráfica de detecciones de ambas especies. Las cruces rojas indican la fecha de marcado e inicio de detecciones.

Patrones de residencia

El índice de residencia presentó una media de 0.65 (± 0.33) para *C. limbatus* y de 0.40 (± 0.39) para *C. albimarginatus* (Figura 4). Los tiburones puntas negras presentaron alta residencia (≥ 0.8) durante los meses de mayo a julio, y una residencia media ($< 0.8; > 0.4$) en abril y diciembre. El tiburón puntas plateada presentó una residencia alta (≥ 0.8) de abril a julio. Los demás meses presentaron baja residencia (< 0.4) para estas especies en el periodo de estudio.

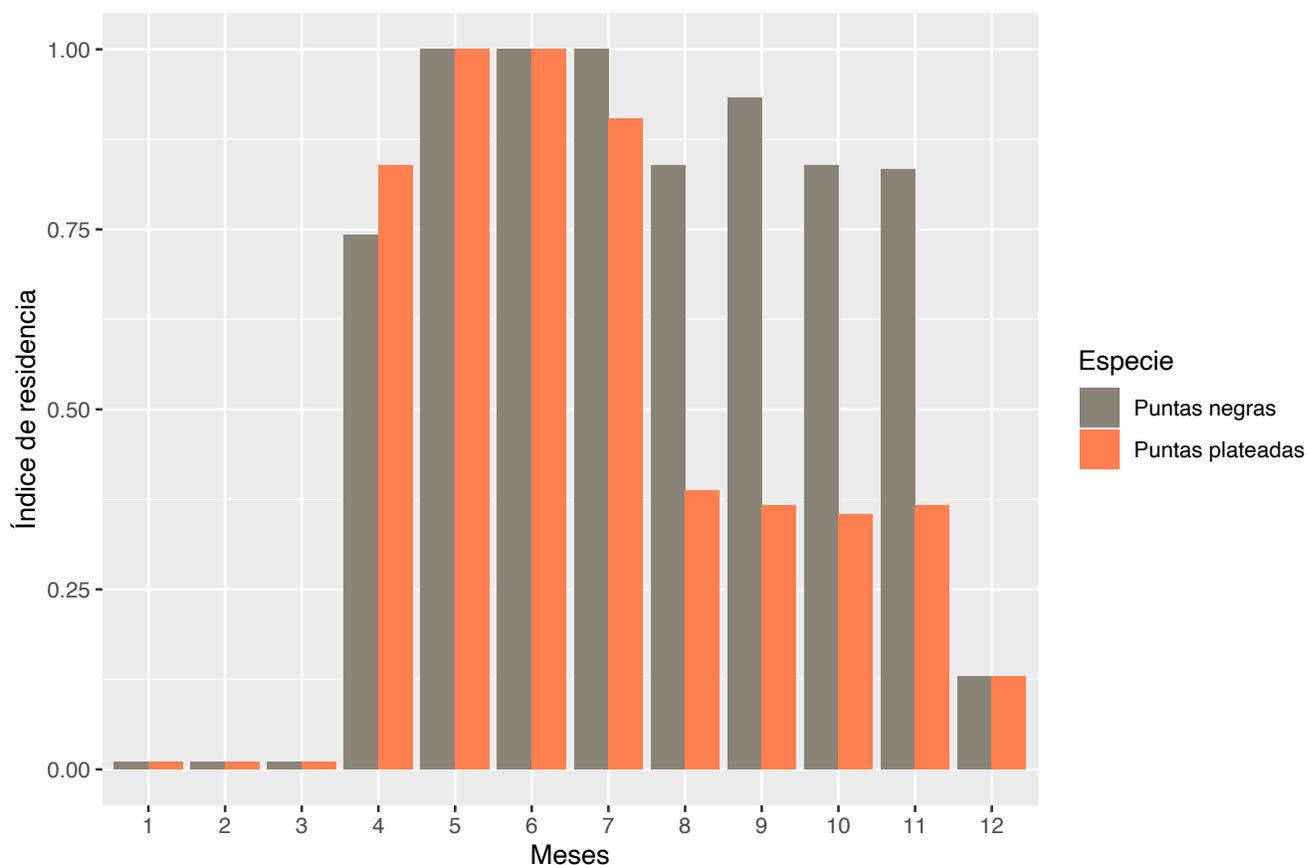


Figura 4. Índice de residencia de individuos de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* en la Isla del Coco durante el periodo de detecciones. Los meses de enero a marzo (1-3) presentan una residencia nula porque las detecciones eran insuficientes para establecer un índice de residencia (<15 minutos).

Ambas especies mostraron mayor actividad diurna, pero la presencia de *C. limbatus* disminuyó en el horario de 11:00 a 12:00 horas contrario a lo observado para *C. albimarginatus* (Figura 5). Para ambos casos las detecciones no fueron aleatorias, y ciertos horarios fueron más importantes para reflejar la actividad diaria de estas especies (Rao $p < 0.001$). La actividad diaria fue distinta a nivel de sitio. El índice de grado indicó que los sitios de mayor importancia y uso para individuos *C. limbatus* fueron AP (DC =1.0) y RS (DC =0.9). Por otro lado, los sitios de mayor intermediación fueron MT (BC=8.8) y RS (BC=8.0) (Figura 6). Las detecciones diarias de *C. limbatus* fueron inferiores a 50% para CN, LR y AL y superiores a 50% para MT, PM y AP. El sitio RS obtuvo entre 50 y 100% en actividad diurna (Figuras 5). Los sitios menos visitados por los individuos *C. limbatus* fueron CN y LR (Figura 6). Los individuos *C. limbatus* permanecieron más tiempo dentro de los sitios AP, AL y MT que moviéndose entre ellos.

No obstante, los movimientos identificados fueron de AP a AL, RS y PM. De MT a AP, RS, AL y PM. De AL y LR a MT. De RS a AP, MT, AL, PM, LR. De CN a MT y RS (Figura 6).

La hembra juvenil *C. albimarginatus* fue detectada en tres de los siete receptores, los cuales estaban ubicados en la posición oeste y sur-oeste de la Isla del Coco. Las detecciones diarias del individuo *C. albimarginatus* mostraron menos del 60% en los sitios AP y RS, mientras que presentó entre 40 y 100% en el sitio PM (Figuras 5). El sitio con mayor número de conexiones para la juvenil *C. albimarginatus* fue PM (DC=1.0), seguido por AP (DC=0.1). El único sitio de intermediación para este individuo fue PM (BC=1.0) (Figura 6). *C. albimarginatus* solo se presentó en PM durante el día, mientras *C. limbatus* tuvo detecciones en el día y la noche. Las detecciones en PM fueron mayores de 10:00 a 12:00 horas para *C. albimarginatus* y de 13:00 a 16:00 para *C. limbatus* (Figura 5). RS fue el sitio de menor uso para *C. albimarginatus*. Esta especie también pasa más tiempo en los sitios que moviéndose entre estos. Los movimientos del individuo *C. albimarginatus* fueron más frecuentes entre AP-PM y entre PM-RS. No obstante, se observaron movimientos de ida y vuelta entre AP y RS (Figura 6).

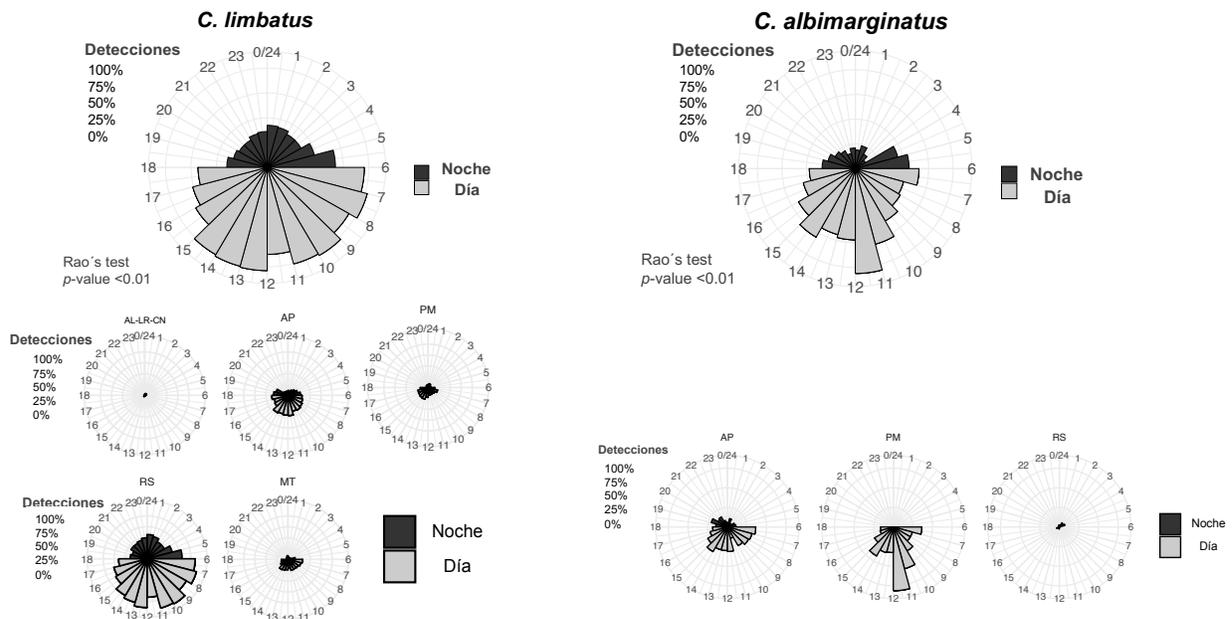


Figura 5. Comportamiento diario de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* para el periodo de estudio. Las barras representan el número de detecciones en la hora marcada. En la parte inferior se describe el comportamiento diario por sitio de detección.

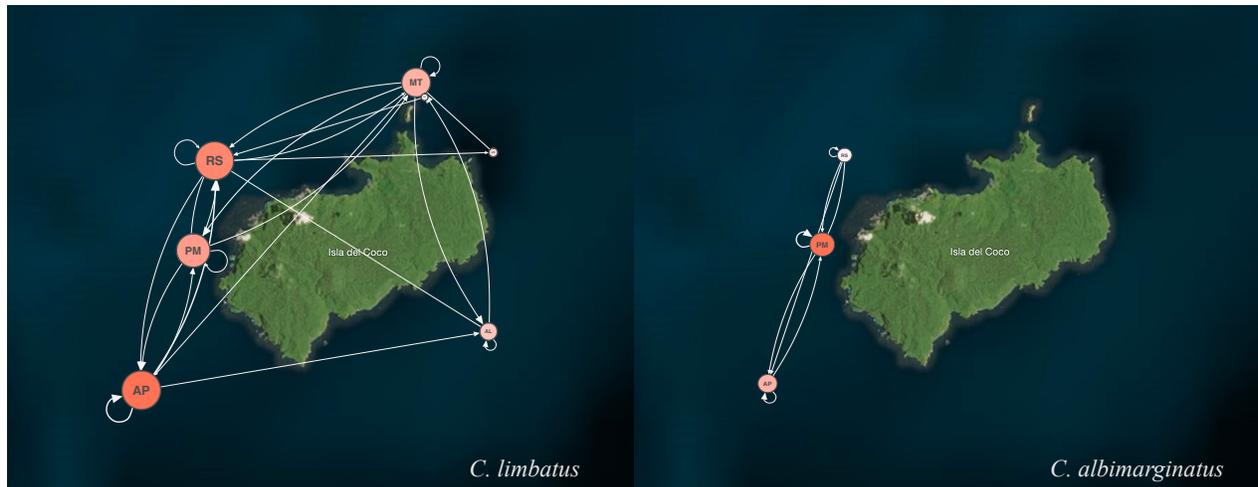


Figura 6. Análisis de red de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* en la Isla de Coco. Los círculos representan la ubicación de cada receptor.

Preferencias ambientales e interacción entre especies

El modelo escogido (M6) explicó el 90% de la probabilidad de residencia para puntas negras y el 30% para puntas plateadas con relación a las variables ambientales y la interacción entre especies en Isla del Coco (Tabla 3; Anexos 3 y 4). El sitio fue una variable aleatoria importante para predecir la residencia de ambas especies (intervalo de confianza del 95% de 0.01 a 1.03 para puntas negras; y de 0.04 a 4.67 para puntas plateadas; Anexos 1 y 2). La presencia de *C. albimarginatus* fue importante para predecir los patrones de residencia de *C. limbatus* pero no tuvo efectos negativos sobre sus patrones de residencia (intervalo de confianza del 95% de 0.25 a 1.61; Figura 7a). La residencia a nivel mensual tuvo un efecto negativo caracterizado principalmente por los últimos meses del año (intervalo de confianza del 95% coseno [-1.01, -0.18]; seno [-1.03, 0.46]; Figura 7a). La residencia de *C. limbatus* se incrementó entre 2015 y 2016 (intervalo de confianza del 95% de -0.11 a 0.97; Figura 7a). Las horas diurnas influyeron una mayor residencia para esta especie (intervalo de confianza del 95% de 0.20 a 0.97; Figura 7a). Los individuos *C. limbatus* presentaron mayor residencia en fondos rocosos y fondos con corales (intervalo de confianza del 95% roca [3.69, 7.14]; coral [1.31, 4.18]; Figura 7a). La probabilidad de residencia *C. albimarginatus* tampoco se vio afectada por la presencia

de *C. limbatus* (intervalo de confianza del 95% de 0.00 a 1.49; Figura 7b). Las detecciones de la hembra juvenil *C. albimarginatus* decrecieron entre 2015 y 2016 (intervalo de confianza del 95% de -2.27 a 0.03; Figura 7b). La residencia de *C. albimarginatus* tuvo un impacto positivo al incremento de temperaturas (intervalo de confianza del 95% de -0.26 a 1.81; Figura 7b), contrario a lo observado sobre corrientes fuertes (intervalo de confianza del 95% de -3.46 a -0.17; Figura 7b).

La residencia fue menor en relación con el aumento de profundidad de los sitios con receptores para ambas especies (intervalo de confianza del 95% de -0.22 a -0.11 para puntas negras; Figura 7a. De -0.62 a 0.34 para puntas plateadas; Figura 7b). Las detecciones de ambas especies fueron menos frecuentes en temporada fría (intervalo de confianza del 95% de -0.88 a 0.62 para puntas negras; Figura 7a. De -2.90 a 0.97 para puntas plateadas; Figura 7b) y con sotavento prevaleciente (intervalo de confianza del 95% de -2.78 a -1.38 para puntas negras; Figura 7a. De -5.64 a 0.14 para puntas plateadas; Figura 7b). La variable mes presentó un efecto negativo sobre la residencia del individuo *C. albimarginatus*, aunque en el caso de esta hembra juvenil el efecto negativo fue más marcado (intervalo de confianza del 95% coseno [-10.47, -1.25]; seno [-2.41, 2.19]; Figura 7b). La variación de residencia mensual de los individuos *C. limbatus* fue ligera en comparación con la del individuo *C. albimarginatus* (Figura 7c). La probabilidad de residencia con las variables del modelo elegido es alta de abril a agosto y media de septiembre a noviembre para los individuos *C. limbatus*. Para la juvenil *C. albimarginatus* la probabilidad de residencia es media de abril a julio y cambia a residencia baja de agosto a diciembre (Figura 7c).

Tabla 3. Selección del mejor modelo a través de la diferencia de los datos del LOO: densidad predictiva logarítmica esperada (dple) y la desviación estándar de la probabilidad (de). También el peso de probabilidad con WAIC.

Modelos	<i>C. limbatus</i>			<i>C. albimarginatus</i>		
	dple	de	WAIC	dple	de	WAIC
M1	-6.1	1.6	0.002	-1.4	1.6	0.076
M2	-5.1	1.6	0.005	-1.4	1.6	0.071
M3	-4.5	1.5	0.01	-1.5	0.8	0.067
M4	-3.8	1.3	0.02	-0.1	0.5	0.265

M5	-2.5	1	0.072	-0.3	0.5	0.226
M6	0	0	0.891	0	0	0.294

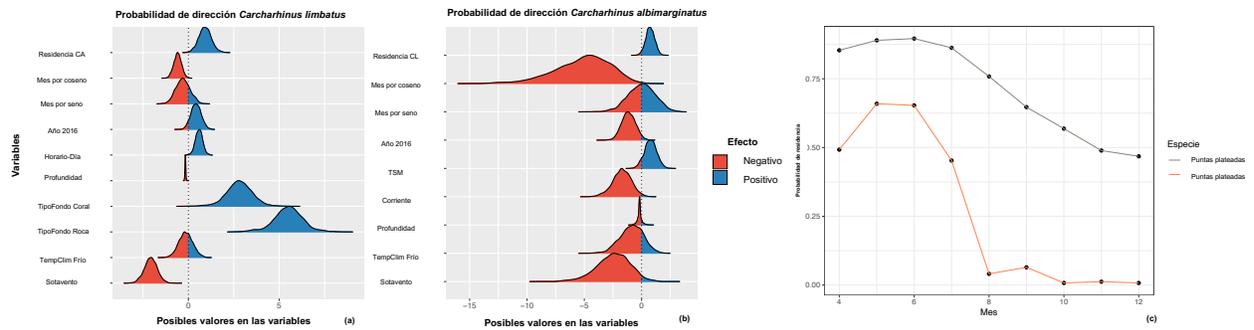


Figura 7. Efectos de las variables en la probabilidad de residencia de *C. limbatus* (a) y *C. albimarginatus* (b), y curvas de predicción mensual sobre la probabilidad de residencia de ambas especies de estudio (c) en Isla del Coco.

DISCUSIÓN

El estudio comparativo del uso de sitios entre depredadores tope es importante para comprender las interacciones bióticas que inducen a una modificación de hábitat (Palomares *et al.*, 2016). Estas modificaciones provocan desplazamientos de características ecológicas basadas en pequeñas diferencias sobre el uso de recursos y factores ambientales (Dayan & Simberloff, 2005). Este estudio evaluó los patrones de residencia de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* en la Isla del Coco, y muestra que, aunque ambas especies se encuentran presentes en la Isla, su grado de residencia difiere temporal y espacialmente. Estas diferencias son mediadas por las preferencias de hábitat que poseen ambas especies, y que se ven evidenciadas en la probabilidad de residencia específica. La actividad diaria y tipo de fondo solo influyeron en la probabilidad de residencia de *C. limbatus*, mientras la TSM y la fuerza de corriente presentaron efectos sobre la probabilidad de residencia de *C. albimarginatus*. Las variaciones en preferencias ambientales dentro de un hábitat permiten la convivencia de distintas especies en un sitio (Legare *et al.*, 2015). El uso de hábitat por *C. limbatus* se dio en toda la Isla con una probabilidad de residencia que fluctuó de alta durante abril-agosto a media durante septiembre-diciembre, mientras la hembra juvenil *C. albimarginatus* se mantuvo en el lado suroeste con probabilidad de residencia media durante abril-julio a baja durante agosto-diciembre.

Segregación espacio-temporal del hábitat

La presencia y abundancia de individuos *C. limbatus* presentan variaciones estacionales (Legare *et al.*, 2015; Santander-Neto *et al.*, 2020). La mayoría de los estudios de residencia de esta especie han sido realizados en juveniles habitando áreas de crianza. Por ejemplo, los neonatos de esta especie permanecieron en la parte norte de Tampa Bay, Golfo de México durante mayo a julio, mientras en los meses de agosto a octubre usaban toda el área de la bahía, con mayor tiempo en las partes central y extremos nortesur (Heupel & Hueter, 2001). En el mar Caribe, Islas Vírgenes, EE.UU., la presencia de juveniles *C. limbatus* se observó durante todos los meses del año (índice de residencia promedio 0.9), con ausencias graduales de abundancia durante julio a octubre (Legare

et al., 2015). Estos juveniles han mostrado un patrón de presencia diurna y ausencia nocturna, durante la noche se alejan de las áreas con receptores para alimentarse (Legare *et al.*, 2018). Este patrón ha sido reportado de manera similar para neonatos en Islas Galápagos, Ecuador (Llerena *et al.*, 2015). En el caso de adultos, esta especie muestra altos índices de residencia y una marcada estacionalidad de ausencia en los meses de diciembre a mayo en Isla del Coco (Dávalos-Malo, 2018). En Carolina del Sur, se ha reportado que el tiempo de residencia también es mayor durante el día para adultos de *C. limbatus* en muelles de pesca, cerca de la costa (Spencer, 2017). Estos trabajos son consistentes con los resultados sobre los patrones de residencia de *C. limbatus* en el presente estudio. De la misma manera, *C. albimarginatus* presenta diferentes grados de residencia dependiendo del área y estado de madurez. Particularmente en la Gran Barrera de Coral (GBC), *C. albimarginatus* presenta patrones de residencia tanto transitorios como permanentes (Espinoza *et al.*, 2015a; Espinoza *et al.*, 2015b). Esta especie ha mostrado presencia constante durante muestreos hechos en Osprey Reef, Australia (Barnett *et al.*, 2012), pero también patrones estacionales de presencia muy marcados, con detecciones mayores de julio a noviembre que decrecieron entre septiembre y febrero cuando la TSM era superior (promedio de 28.3 °C) en GBC (Espinoza *et al.*, 2015a).

A nivel espacial, los movimientos de los elasmobranquios describen una variedad de comportamientos diarios en el hábitat, que van desde migraciones estacionales hasta desplazamientos cortos por alimentación y descanso (Papastamatiou & Lowe, 2012). La actividad diaria representa entre 33 y 67% de segregación de hábitat (Ross, 1986). Varios estudios se han dedicado a identificar patrones sobre el movimiento de tiburones y fidelidad al sitio (Garla *et al.*, 2006; Wetherbee *et al.*, 2007; Yeiser, 2008; Cartamil *et al.*, 2010; Araujo *et al.*, 2017). Estos estudios proveen información importante para preservar áreas de interés para la conservación de las especies, como zonas de crianza (Cartamil *et al.*, 2010), reclutamiento (Clarke *et al.*, 2011), alimentación y descanso (Speed *et al.*, 2010). El análisis de redes es útil para identificar conectividad estructural (Kininmonth *et al.*, 2009) y funcional de depredadores marinos (Jacoby *et al.*, 2012) a través de la conexión entre sitios. El presente estudio mostró que los individuos *C.*

limbatus visitaron todos los sitios analizados de la Isla, pero tenían movimientos consecutivos dentro de ellos. La hembra juvenil *C. albimarginatus* también presentó movimientos repetitivos dentro de los sitios, pero se mantuvo en el lado suroeste de la Isla. Se ha sugerido que los individuos *C. limbatus* usan diariamente un espacio pequeño, con altos niveles de fidelidad al sitio, espacios de actividad restringidos y regímenes de movimiento repetitivo (Heupel *et al.*, 2004). Por otro lado, los individuos *C. albimarginatus* se mueven entre arrecifes, pero tienden a permanecer en su arrecife de marcado por largos periodos. Los movimientos de esta especie ocupan más sitios cuando son machos de mayor LT en comparación con hembras y juveniles (Espinoza *et al.*, 2015b). De acuerdo a González-Andrés *et al.* (2021), todos los sitios dentro de Isla del Coco representan un hábitat idóneo probable para *C. limbatus* y *C. albimarginatus* sin diferencias significativas entre ambas especies. No obstante, los resultados de nuestro estudio sugieren que los movimientos entre sitios y el área de mayor actividad es distinta entre los individuos de cada especie en la Isla. Se ha demostrado que los movimientos y el centro de actividad es distinto entre tiburones asociados a arrecifes (p. ej. *C. albimarginatus*, *C. amblyrhynchos* y *C. leucas*) (Espinoza *et al.*, 2015b).

Efecto ambiental sobre la selección de hábitat

Las preferencias ambientales de cada especie determinan su distribución vertical y horizontal, contribuyendo entre 50 y 100% a la segregación de hábitat con otras especies (Ross, 1986). Los movimientos y uso de hábitat de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* se han asociado principalmente a la alimentación (Compagno, 1984; Legare *et al.*, 2018), a una respuesta de protección ante depredadores (Ferrari & Ferrari, 2002; Heupel & Hueter, 2002; Doan & Kajiura, 2020) y a los cambios ontogenéticos que realizan, a medida que incrementan la talla se van moviendo a espacios más amplios (Heupel *et al.*, 2004; Heupel *et al.*, 2012; Muntaner-Lopez, 2016). Según Speed *et al.* (2010) la segregación de hábitats en tiburones se relaciona con frecuencia a diferencias en uso de profundidad y tipo de bentos. Se ha demostrado que los juveniles *C. limbatus* prefieren sitios con aguas someras, fondos arenosos y mixtos arenosos-rocosos en Galápagos (Hirschfeld, 2013). En Fish Bay y Coral Bay, EE.UU., los individuos de esta especie aprovechan las características de fondo asociadas a pastos marinos, macroalgas, lodo,

arena y parches de arrecife (Legare *et al.*, 2015). Por otro lado, los individuos de *C. albimarginatus* son más frecuentes en islas protegidas de pesca (Espinoza *et al.*, 2020), bancos de coral y zonas con amplia cobertura de arrecifes (Compagno, 1984). Esta especie es común en la GBC, que mantiene una gran cobertura de corales duros vivos, principalmente de los órdenes Scleractinia, Stolonifera, Coenothecalia y Milleporina y los géneros *Acropora*, *Porites* y *Alcyonium* (DeVantier *et al.*, 1998; MacNeil *et al.*, 2019). La Isla del Coco se destaca por presentar fondos rocosos, arenosos y con arrecifes de coral (Bakus, 1975; Alvarado *et al.*, 2016). Dentro de esta Isla, el sitio RS posee un sustrato rocoso con cobertura heterogénea (coral duro, balanos vivos y muertos, algas), y con predominancia de invertebrados marinos. En tanto que en PM hay una presencia media a baja de corales masivos del género *Pavona* y una cobertura de ~40% de algas filamentosas (Chasqui-Velasco, 2008). Roca Sucia fue el sitio de mayor actividad diaria para *C. limbatus* y Punta María para *C. albimarginatus* en Isla del Coco. Estos hallazgos indican que parte de la segregación observada en el hábitat entre ambas especies se atribuye a la preferencia de sitios de cada una. Este tipo de segregación de hábitat ha sido observado entre juveniles de *C. limbatus* y tiburón limón *Negaprion brevirostris*. *N. brevirostris* permaneció cerca de la superficie (< 1 m de profundidad) en áreas con pastos marinos y manglares, mientras *C. limbatus* prefería áreas con arena y lodo a profundidades entre 1.5 a 6 m, abarcando un mayor espacio de actividad (Legare *et al.*, 2015). Esta segregación de hábitat es contundente y se ha observado en todo tipo de ensamblajes de peces, desde zonas intermareales hasta arrecifales (Ross, 1986; Davis, 2000; Munsch *et al.*, 2016).

Los tiburones desarrollan interacciones de dominancia o ventaja competitiva en las áreas que les proveen condiciones óptimas para su especie (Papastamatiou *et al.*, 2018). Por ejemplo, se ha documentado que la presencia de tiburones grises de arrecife *C. amblyrhyncos* disminuye el éxito en la búsqueda de alimento de tiburones punta negra de arrecife *C. melanopterus* en diferentes hábitats (Sabando *et al.*, 2020). Los juveniles de *C. limbatus* utilizan áreas de manera simultánea y se superponen con otras especies como *Sphyrna tiburo*, *S. lewini*, *Carcharhinus isodon*, *C. brevipinna*, y *Rhizoprionodon terraenovae* sin generar desplazamiento (White & Potter, 2004; Ward-Paige *et al.*, 2015).

Estas interacciones son posibles debido a que las especies se segregan con relación a sus propias preferencias sobre variables físicas como la temperatura, profundidad, salinidad, entre otras (White & Potter, 2004; Ward-Paige *et al.*, 2015; Lea *et al.*, 2020). La profundidad y la energía cinética de turbulencia son variables predictoras importantes en los modelos de comportamiento de *C. limbatus* (Peñaherrera-Palma, 2016). Los resultados de Peñaherrera-Palma (2016) corroboran que el uso de espacio de los individuos *C. limbatus* está relacionado con sitios más someros en las diferentes zonas de distribución de la especie. Por otra parte, los individuos de *C. albimarginatus* son comunes dentro de toda la columna de agua con profundidades entre 30 a 800 m (Compagno, 1984). Los resultados de este estudio mostraron que el incremento de profundidad disminuye la probabilidad de residencia para *C. albimarginatus* en Isla del Coco (Anexo 4). En el Archipiélago de Fiyi, los movimientos verticales de un individuo de esta especie variaron entre los 0 y 382 m; no obstante, su actividad se mantuvo un 97% del tiempo entre los primeros 150 m (Bond *et al.*, 2015). Se conoce que *C. albimarginatus* utiliza la profundidad como estrategia para optimizar energía y aprovechar el alimento (Espinoza *et al.*, 2015a; Le Croizier *et al.*, 2020). Este uso de la profundidad puede generar largos periodos de ausencia porque los individuos pasan más tiempo en áreas donde los receptores tienen baja cobertura (Barnett *et al.*, 2012). Los organismos de esta especie también utilizan la profundidad como respuesta a cambios en la TSM (Bond *et al.*, 2015). Modelos de idoneidad de hábitat realizados en Isla del Coco indican que solo la distancia a la costa y la pendiente se relacionan con *C. limbatus* y *C. albimarginatus*, pero no la TSM (González-Andrés *et al.*, 2021). Los resultados de este estudio demostraron que la TSM tiene un efecto positivo sobre la probabilidad de residencia de *C. albimarginatus* en Isla del Coco, pero sugieren que las detecciones decrecen cuando la TSM sobrepasa los 30 °C (Anexo 4). La TSM no ha mostrado relación con las fluctuaciones de abundancia de *C. albimarginatus* en Isla del Coco (White *et al.*, 2015), pero las anomalías de TSM sí tuvieron una correlación negativa con su abundancia (Sibaja-Cordero, 2008a). En Revillagigedo, México, la TSM mostró una relación inversa con la presencia y abundancia de individuos *C. albimarginatus* (Lara-Lizardi, 2018).

Para *C. limbatus*, la TSM también exhibe una relación inversa con su abundancia en Revillagigedo (Lara-Lizardi, 2018). Los individuos de esta especie no se observaban en la zona cuando la TSM superaba los 27 °C (Ketchum *et al.*, 2020). Este mismo patrón ha sido identificado para tiburones puntas negras en Galápagos (Peñaherrera-Palma, 2016). Por el contrario, la abundancia de *C. limbatus* no se ha visto afectada por la TSM en Isla del Coco (Sibaja-Cordero, 2008a; White *et al.*, 2015). Los datos de censos visuales en Isla del Coco son consistentes con nuestros resultados de telemetría acústica. La TSM no fue una variable importante para describir la abundancia ni la probabilidad de residencia de los individuos *C. limbatus* en esta Isla. Las diferencias encontradas en estos estudios sobre ambas especies se pueden atribuir a que la TSM es menos variable en Isla del Coco que en Galápagos y Revillagigedo (Flores-Palacios *et al.*, 2009; Zevallos-Rosado, 2020). Además, la temperatura puede estar creando una división espacio-temporal de recursos que impide la competencia entre las especies (Attrill & Power, 2004). Los patrones de movimiento como respuesta a cambios de TSM han sido observados en otras especies de tiburones. Por ejemplo, *S. lewini* utiliza zonas más profundas durante la temporada cálida, cuando la termoclina es mayor a 22 °C en la Isla Malpelo, Colombia (Bessudo *et al.*, 2011). El conocimiento de estos patrones es importante porque brinda un acercamiento a las respuestas que tendrán los individuos frente a cambios sobre las condiciones oceanográficas óptimas de cada especie (Alfaro & Hidalgo, 2016; Smith & Spillman, 2019). Asimismo, la segregación documentada entre especies expone la selectividad de hábitat que desarrollan los organismos y las interacciones que se pueden tener dentro y entre las especies para conservar el equilibrio natural de los ecosistemas (Moulton *et al.*, 2016; Eurich *et al.*, 2018).

Implicaciones para la conservación y el manejo

El comportamiento de las poblaciones de tiburones está ligado a las señales ambientales (Heupel *et al.*, 2003). Los cambios ambientales desencadenan expansión del área de distribución y residencia de las especies en espacio y tiempo (Heupel *et al.*, 2004). Un estudio realizado en Gran Bretaña indica que el 84% de las especies analizadas (insectos, peces, reptiles, aves, mamíferos) expandieron sus límites de distribución hacia el Polo norte como respuesta al cambio ambiental (Thomas, 2010). Los patrones de

residencia son indicadores importantes del uso del hábitat, pero estos se complementan con interacción de variables ambientales e información ecológica de los depredadores y sus presas (Barnett *et al.*, 2011). La tercera parte de las poblaciones de organismos marinos ha decrecido en la última década. Los peces pelágicos y costeros tienen los mayores índices de vulnerabilidad a la extinción, vinculado principalmente a factores como la sobrepesca, cambio climático, destrucción de hábitat y contaminación (Dulvy *et al.*, 2014; Pacoureau *et al.*, 2021). Los resultados de este estudio mostraron que la elección de hábitat comprende una serie de factores ambientales que influyen sobre el índice de residencia de cada especie en la Isla del Coco. La ecología espacial es una herramienta esencial para solventar las carencias de información relacionadas al comportamiento de las especies, además genera datos para implementar planes de manejo y conservación en distintas áreas de interés (Barnett *et al.*, 2012).

C. limbatus y *C. albimarginatus* son especies de interés para el turismo de buceo y la pesca comercial. Se ha estimado que el turismo por observación de tiburones produce anualmente más de 215 millones de dólares en 20 países alrededor del mundo (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2013). En Costa Rica se paga alrededor de \$4 400 dólares americanos por un tour de varios días de buceo con tiburones (Costa Rica Vibes, 2021). Por otro lado, la carne de *C. limbatus* genera una elevada demanda con una rápida comercialización en Costa Rica (López-Garro, 2011; López-Garro & Zanella, 2014). El comercio de esta carne blanca se conoce como “Bolillo” y ocurre a nivel local y nacional (López-Garro, 2011; O’Byrhim *et al.*, 2017). Además, las leyes implementadas para esta especie no son eficientes sobre toda la población. La captura de *C. limbatus* está permitida a partir de los 120 cm, pero la primera talla de madurez sexual en machos es a partir de 135 cm (Burgess & Branstetter, 2009; INCOPECA, 2013). Por su parte, la captura de *C. albimarginatus* en Costa Rica no cuenta con marcos legales (INCOPECA, 2013). No obstante, esta especie es un importante recurso pesquero en sus áreas de distribución. *C. albimarginatus* se encuentra entre las nueve especies de mayor captura incidental de embarcaciones atuneras del Pacífico occidental (Fowler *et al.*, 2005; Ward & Myers, 2005). Se ha sugerido que ambas especies tendrían poblaciones en aumento si no sufrieran presión pesquera. Uno de los requisitos para conservar el 16% y 13% de

la población de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* respectivamente a lo largo del tiempo sería implementar prohibición de captura sobre organismos que sobrepasen la talla de primer madurez sexual o en estado reproductivo (Smart *et al.*, 2017). Pese a esto, esta cohorte es la que genera mayor preferencia por los importadores mayoristas de aletas de tiburón *C. limbatus* (Fong & Anderson, 2002).

La Isla del Coco es una AMP con alta biodiversidad de peces, por lo que es objeto frecuente de pesca ilegal asociada a la captura de atunes (*Thunnus albacares*) principalmente entre mayo y agosto (Arias *et al.*, 2014; López-Garro *et al.*, 2016). Estos meses coinciden con las residencias más altas de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* reportadas en este estudio para la Isla del Coco. Debido a la presión existente sobre las especies, la gestión pesquera en las AMP debe basarse en estudios que expliquen el movimiento parcial de las especies (Chapman *et al.*, 2012) y cómo están respondiendo a los cambios ambientales (Papastamatiou *et al.*, 2013) e impactos antropogénicos (Dulvy *et al.*, 2014). La protección que brindan las AMP depende del conocimiento de patrones de residencia y desplazamiento de las especies. Por ejemplo, se ha sugerido que la conservación de *C. albimarginatus* funciona mejor cuando se protegen arrecifes sanos con alta disponibilidad de presas y aquellos con distancias <20 km del núcleo central de hábitat (Espinoza *et al.*, 2015a). Las migraciones ontogenéticas y la necesidad de cambiar los rangos de hábitat con el aumento de tamaño corporal eleva la vulnerabilidad de los tiburones a ser capturados (Speed *et al.*, 2010). Sin embargo, las AMP son eficientes para facilitar la conservación de especies con alta fidelidad de hábitat como *C. limbatus* (Speed *et al.*, 2010; Peñaherrera-Palma, 2016; Spencer, 2017; Dávalos-Malo, 2018). En Isla del Coco se ha generado poca información sobre las especies de captura (Camhi *et al.*, 2008), pero los esfuerzos de monitoreo y vigilancia han incrementado y se realizan con más frecuencia (Rodríguez-Otero & Rosero-Quirós, 2018). A pesar de las dificultades logísticas y económicas (p.ej. difícil acceso al área, costos elevados para la navegación y equipos) de los muestreos biológicos en esta área (Chacón & Soley, 2020), actualmente se están desarrollando proyectos a largo plazo que permitan estimar los cambios poblacionales de tiburones incluso en un mismo año (Martínez-Villalobos, 2017).

Se ha documentado que la exposición al aire en eventos asociados a pesca (comercial y recreativa) aumenta el nivel de estrés en *C. limbatus*. Este estrés es detectado en los cambios sobre la temperatura corporal externa de los organismos, donde los juveniles conservaron mayor calidez que los adultos en su cuerpo al ser sometidos a captura y manipulación (Wosnick *et al.*, 2018). Además de los riesgos de pesca, la residencia de estas especies se puede afectar por la presencia de depredadores naturales. Los adultos de *C. limbatus* utilizan aguas poco profundas como refugio durante persecuciones alimenticias de tiburón martillo gigante *Sphyrna mokarran* (Doan & Kajjura, 2020). En el caso de *C. albimarginatus* hasta el momento no se han identificado depredadores para su especie. *C. albimarginatus* comparte el mismo nivel trófico (4.1-4.2) con especies más dominantes como el tiburón tigre *Galeocerdo cuvier* y el tiburón Galápagos *C. galapagensis* (Cortes, 1999). Debido a estos múltiples factores, los tiburones permanecen en sitios donde sus preferencias ambientales son constantes para evitar que se genere estrés metabólico inapropiado y perjudicial sobre los organismos (Alfonso *et al.*, 2020). La preferencia de ciertos sitios dentro de la Isla del Coco puede ser un indicador de que las especies están usando un área específica para aumentar la adquisición de recursos (Papastamatiou *et al.*, 2012). Por ello, el conocimiento de los factores que determinan la incidencia de *C. limbatus* y *C. albimarginatus* en la Isla del Coco permite hacer aproximaciones del comportamiento y respuesta que estos tiburones y especies similares tendrían sobre cambios ambientales (Field *et al.*, 2009; Rosa *et al.*, 2017), interacción con otras especies (White & Potter, 2004) y alteraciones de espacio (Speed *et al.*, 2010).

Limitaciones del estudio

El tamaño limitado de la muestra para *C. albimarginatus* dificultó obtener conclusiones para la especie, no obstante los resultados presentados brindan un acercamiento del comportamiento que pueden tener los juveniles y las hembras de esta especie frente a las variables analizadas (Bond *et al.*, 2015). Aunque la metodología de receptores acústicos es ampliamente utilizada (Andrews *et al.*, 2007; Schreer, 2010; Papastamatiou *et al.*, 2013), el rendimiento de detección de señal puede reducirse por el comportamiento

de organismos que permanecen entre rocas o corales y esto ocasiona un bloqueo en la recepción de información entre la marca y el receptor (Simpfendorfer *et al.*, 2008; Welsh *et al.*, 2012). El periodo de tiempo evaluado en este estudio fue corto, pero suficiente para responder a los objetivos planteados. Las marcas colocadas en los organismos de ambas especies contenían información de cinco años, pero los registros en Isla del Coco solo coincidieron en dos años para ambas especies. Sin embargo, los resultados presentados fueron consistentes y comparables con la información existente en otras partes del mundo sobre el comportamiento y características ambientales de ambas especies (Heupel *et al.*, 2019). No obstante, es recomendable incluir más receptores en el lado este de la Isla para establecer la conectividad de los movimientos en otros puntos de interés (Espinoza *et al.*, 2015a). Los resultados de este estudio sugieren que el manejo efectivo de las especies en Isla del Coco se fortalecería con la implementación conjunta de otras metodologías. La telemetría satelital así como estudios de superposición de presas objetivo y pesca incidental en las áreas de distribución de las especies permitirán establecer lo que sucede con los organismos cuando se mueven entre sitios o abandonan la Isla (Lowe *et al.*, 2006; Soler *et al.*, 2013; Chinacalle-Martínez, 2020). Pese a estas limitaciones, la información generada en esta investigación brinda una mejor comprensión de los factores que influyen en el movimiento y residencia de los tiburones en la Isla del Coco y el uso potencial que las especies tienen sobre sitios específicos dentro de la Isla.

CONCLUSIONES

Los adultos de *C. limbatus* detectados en la Isla son residentes permanentes. Los meses de agosto a diciembre presentan una tendencia marcada de disminución en la residencia de esta especie en Isla del Coco. La residencia de *C. limbatus* en la Isla se relaciona con preferencias sobre los sitios de receptores con profundidades máximas menores a 50 m, con fondos rocosos y coralinos, con barlovento prevaleciente. La residencia alta también se vincula con la temporada cálida (temperatura promedio aproximada 28 °C en la Isla del Coco) y con mayor actividad en el día.

La hembra juvenil de *C. albimarginatus* presentó una residencia de media a baja en la Isla. Esta hembra se considera residente estacionario por la variación marcada de presencia durante todo el periodo de estudio. La residencia fue mayor de abril a julio, pero de julio a diciembre decayó. Este individuo relacionó su residencia con el incremento de temperatura que no sobrepasara los 30 °C, temporada cálida, fuerza de corriente superficial baja (<3), sitios con profundidades menores a 50 m y con viento barlovento prevaleciente.

La presencia de adultos *C. limbatus* no afectó la presencia de la juvenil *C. albimarginatus*. Del mismo modo, ni la presencia ni la residencia del juvenil *C. albimarginatus* tuvo efectos negativos sobre la residencia de los adultos de *C. limbatus*. Ambas especies visitaron tres sitios en común (AP, PM y RS) con un uso de tiempo distinto en cada espacio dentro de la Isla del Coco. Aunque *C. limbatus* visitó todos los sitios con receptores, AP y RS fueron los sitios con más detecciones. *C. albimarginatus* presentó mayor actividad en PM y fue menos frecuente en RS.

La progresión temporal tuvo un efecto positivo con incremento de detecciones para *C. limbatus* mientras las detecciones redujeron para la juvenil *C. albimarginatus*. Es probable que este patrón responda a los cambios globales de temperatura y de movilidad de presas objetivo para las especies de estudio. Con esta información se pueden establecer medidas de manejo para conservar estas especies con importancia ecológica

en los sitios donde residen y saber cómo actuar frente a eventos de perturbación de hábitat.

RECOMENDACIONES

Se requiere continuar con este tipo de análisis para asociar la interacción de otras especies en la Isla del Coco. Es importante determinar si existe desplazamiento por otros depredadores que puedan afectar la presencia y residencia de estas especies en esta área.

Es importante evaluar el efecto de la pesca sobre estas dos especies que son de interés comercial. Los datos de residencia reflejan los sitios y temporadas en que estos tiburones se mueven, al asociar esta información con datos de movimientos de flotas pesqueras en la zona se podría ejercer un mejor control sobre esta área de difícil acceso y en la cual se ha evidenciado la pesca ilegal.

Se recomienda usar datos de telemetría satelital para complementar los datos sobre patrones de residencia presentados en este estudio y tener el plano completo de los movimientos de estos tiburones en espacio y tiempo.

Los resultados de este estudio mostraron detecciones de adultos puntas negras y una hembra juvenil de puntas plateadas; no obstante, es aconsejable colocar marcas en mayor cantidad de organismos de ambas especies, sobretodo en puntas plateadas, y comprobar qué parte de la población usa los distintos sitios de Isla del Coco con mayor frecuencia.

REFERENCIAS

- Acevedo, E. 2010. *Spatial ecology of round dwarf stingray Urotrygon nana, in the Gulf of Nicoya, Costa Rica*. (Master of science Tesis de maestría). University of Bremen,
- Acevedo-Gutiérrez, A. 2002. Interactions between marine predators: dolphin food intake is related to number of sharks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 240, 267-271.
- Alfaro, E. 2008. Ciclo diario y anual de variables troposféricas y oceánicas en la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 56(2), 19-29.
- Alfaro, E., & Hidalgo, H. 2016. Climate of an oceanic island in the Eastern Pacific: Isla del Coco, Costa Rica, Central America. *Rev. Biol. Trop.*, 64, S59-S74.
- Alfonso, S., Gesto, M., & Sadoul, B. 2020. Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming. *J. Fish Biol.* doi:10.1111/jfb.14599
- Allen, G. 2004. *Handy Pocket Guide to Tropical Coral Reef Fishes*. North Claredon: Tuttle Publishing.
- Alvarado, J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., Guzmán-Mora, A., & Cortés, J. 2016. Ecosistemas coralinos del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica: estructura y comparación 1987-2014. *Rev. Biol. Trop.*, 64, S153-S175.
- Andrews, K. S., Levin, P. S., Katz, S. L., Farrer, D., Gallucci, V. F., & Bargmann, G. 2007. Acoustic monitoring of sixgill shark movements in Puget Sound: evidence for localized movement. *Canadian Journal of Zoology*, 85(11), 1136-1143. doi:10.1139/z07-088
- Araujo, G., Snow, S., So, C. L., Labaja, J., Murray, R., Colucci, A., & Ponzio, A. 2017. Population structure, residency patterns and movements of whale sharks in Southern Leyte, Philippines: results from dedicated photo-ID and citizen science. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.*, 27(1), 237-252. doi:10.1002/aqc.2636
- Arias, A., Pressey, R. L., Jones, R. E., Álvarez-Romero, J. G., & Cinner, J. E. 2014. Optimizing enforcement and compliance in offshore marine protected areas: a case study from Cocos Island, Costa Rica. *Oryx*, 50(01), 18-26. doi:10.1017/s0030605314000337
- Arslan, R. C., Willfuhr, K. P., Frans, E. M., Verweij, K. J. H., Burkner, P. C., Myrskylä, M., Voland, E., Almqvist, C., Zietsch, B. P., & Penke, L. 2017. Older fathers' children have lower evolutionary fitness across four centuries and in four populations. *Proc Biol Sci*, 284(1862). doi:10.1098/rspb.2017.1562
- Asamblea Legislativa. 1994. *Ley 7384: Creación del Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPESCA)*. Retrieved from Costa Rica: <http://extwprlegs1.fao.org/docs/pdf/cos1882.pdf>
- Attrill, M. J., & Power, M. 2004. Partitioning of temperature resources amongst an estuarine fish assemblage. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 61(4), 725-738. doi:10.1016/j.ecss.2004.07.010
- Ayres, K. A., Ketchum, J. T., González-Armas, R., Galván-Magaña, F., Hearn, A., Elorriaga-Verplancken, F. R., Martínez-Rincón, O., Hoyos-Padilla, E. M., & Kajiura, S. M. 2021. Seasonal aggregations of blacktip sharks *Carcharhinus limbatus* at a marine protected area in the Gulf of California, assessed by unoccupied aerial vehicle surveys. *Marine Ecology Progress Serie*, 678, 95-107. doi:<https://doi.org/10.3354/meps13897>

- Bakus, G. 1975. Marine Zonation and Ecology of Cocos Island, off Central America.
- Barnett, A., Abrantes, K. G., Seymour, J., & Fitzpatrick, R. 2012. Residency and spatial use by reef sharks of an isolated seamount and its implications for conservation. *PLoS One*, 7(5), e36574. doi:10.1371/journal.pone.0036574
- Barnett, A., Abrantes, K. G., Stevens, J. D., & Semmens, J. M. 2011. Site fidelity and sex-specific migration in a mobile apex predator: implications for conservation and ecosystem dynamics. *Anim. Behav.*, 81(5), 1039-1048. doi:10.1016/j.anbehav.2011.02.011
- Bessudo, S., Soler, G., Klimley, A. P., Ketchum, J. T., Hearn, A., & Arauz, R. 2011. Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environ. Biol. Fishes*, 91(2), 165-176. doi:10.1007/s10641-011-9769-3
- Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., & Mednis, A. 2002. Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks. *J. Anim. Ecol.*, 71(3), 438-450.
- Boerder, K., Bryndum-Buchholz, A., & Worm, B. 2017. Interactions of tuna fisheries with the Galápagos marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 585, 1-15. doi:10.3354/meps12399
- Bond, M. E., Tolentino, E., Mangubhai, S., & Howey, L. A. 2015. Vertical and horizontal movements of a silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) in the Fijian archipelago. *Animal Biotelemetry*, 3(1). doi:10.1186/s40317-015-0055-6
- Borgatti, S. P. 2005. Centrality and network flow. *Social Networks*, 27(1), 55-71. doi:10.1016/j.socnet.2004.11.008
- Broekhuis, F., Thuo, D., & Hayward, M. W. 2018. Feeding ecology of cheetahs in the Maasai Mara, Kenya and the potential for intra-and interspecific competition. *J. Zool.*, 304(1), 65-72.
- Bruce, B. D., Stevens, J. D., & Bradford, R. W. 2005. *Site fidelity, residence times & home range patterns of white sharks around pinniped colonies*. Retrieved from
- Bucaram, S. J., Hearn, A., Trujillo, A. M., Rentería, W., Bustamante, R. H., Morán, G., Reck, G., & García, J. L. 2018. Assessing fishing effects inside and outside an MPA: The impact of the Galapagos Marine Reserve on the Industrial pelagic tuna fisheries during the first decade of operation. *Mar. Policy*, 87, 212-225. doi:10.1016/j.marpol.2017.10.002
- Burgess, H. G., & Branstetter, S. 2009. *Carcharhinus limbatus*. Retrieved from <http://www.iucnredlist.org/details/3851/0>. Retrieved Downloaded on 14 August 2015, from IUCN 2015 <http://www.iucnredlist.org/details/3851/0>
- Burkner, P.-C. 2018. Advanced Bayesian multilevel modeling with the R package brms. *The R Journal*, 10, 395-411.
- Bürkner, P.-C. 2017. brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of statistical software*, 80(1), 1-28.
- Burkner, P. C., Gabry, J., & Vehtari, A. 2020. Efficient leave-one-out cross-validation for Bayesian non-factorized normal and Student-t models. *Computational Statistics*, 5, 18.
- Bussing, W. A., & López, M. I. 2005. *Fishes of Cocos Island and reef fishes of the Pacific coast of lower Central America: an illustrated guide* (E. U. d. C. Rica Ed. Vol. 52). San José, Costa Rica: Revista de Biología Tropical.

- Cajiao, M. 2005. *Manual de Legislación del Parque Nacional Isla del Coco*. Retrieved from San José, Costa Rica:
- Camhi, M., Pikitch, E. K., & Babcock, E. A. 2008. *Sharks of the Open Ocean Biology, Fisheries and Conservation*: Blackwell Publishing.
- Carrier, J. C., Musick, J. A., & Heithaus, M. R. 2012. *Biology of sharks and their relatives*: CRC press.
- Cartamil, D., Wegner, N., Kacev, D., Ben-aderet, N., Kohin, S., & Graham, J. 2010. Movement patterns and nursery habitat of juvenile thresher sharks *Alopias vulpinus* in the Southern California Bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 404, 249-258. doi:10.3354/meps08495
- Cartamil, D. P., Vaudo, J. J., Lowe, C. G., Wetherbee, B. M., & Holland, K. N. 2003. Diel movement patterns of the Hawaiian stingray, *Dasyatis lata*: implications for ecological interactions between sympatric elasmobranch species. *Mar. Biol.*, 142(5), 841-847. doi:10.1007/s00227-003-1014-y
- Castro, J. I. 1996. Biology of the Blacktip Shark, *Carcharhinus limbatus*, off the Southeastern United States. *Bull. Mar. Sci.*, 59(3), 508-522.
- Ceccarelli, D. M., Frisch, A. J., Graham, N. A. J., Ayling, A. M., & Beger, M. 2013. Habitat partitioning and vulnerability of sharks in the Great Barrier Reef Marine Park. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 24(1), 169-197. doi:10.1007/s11160-013-9324-8
- Chacón, I., & Soley, F. 2020. Investigación para la toma de decisiones de manejo en áreas marinas protegidas como la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 68, 1-17.
- Chapman, B. B., Hulthen, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L. A., & Bronmark, C. 2012. Partial migration in fishes: causes and consequences. *J. Fish Biol.*, 81(2), 456-478. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03342.x
- Chasqui-Velasco, L. 2008. *Capacidad de carga turística del Parque Nacional Isla del Coco*. Costa Rica PNUD, FFEM.
- Chinacalle-Martínez, N. 2020. *Dinámica espacio-temporal del esfuerzo pesquero de las flotas nacionales y extranjeras alrededor de la Zona Económica Exclusiva Insular de Ecuador*. (Bióloga Marina Tesis de Licenciatura). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Bahía de Caráquez, Manabí, Ecuador.
- Cisneros-Montemayor, A. M., Barnes-Mauthe, M., Al-Abdulrazzak, D., Navarro-Holm, E., & Sumaila, U. R. 2013. Global economic value of shark ecotourism: implications for conservation. *Oryx*, 47(03), 381-388. doi:10.1017/s0030605312001718
- Clarke, C., Lea, J. S. E., & Ormond, R. F. G. 2011. Reef-use and residency patterns of a baited population of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in the Red Sea. *Marine and Freshwater Research*, 62(6). doi:10.1071/mf10171
- Compagno, L. 1984. *Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes* (Vol. 4). California, USA: FAO Fishery Synopsis.
- Cortes, E. 1999. Standardized diet composition trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56, 707-717.
- Cortes, J. 2008. Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 56(2), 1-18.
- Cortés, J. 2012. Marine biodiversity of an Eastern Tropical Pacific oceanic island, Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60(3), 131-185.

- Costa Rica Vibes. 2021. Cocos Island-Dive with sharks in Costa Rica. Retrieved from <https://www.costaricavibes.com/cocos-island/>
- Cruz-Escalona, V. H., Morales-Zárte, M. V., Navia, A. F., Rodríguez-Baron, J. M., & Del Monte-Luna, P. 2013. Functional analysis of the food web of Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3), 519-544.
- D'Alelio, D., Libralato, S., Wyatt, T., & Ribera d'Alcalà, M. 2016. Ecological-network models link diversity, structure and function in the plankton food-web. *Scientific Reports*, 6(21806), 1-13.
- Daly, R., Smale, M. J., Cowley, P. D., & Froneman, P. W. 2014. Residency patterns and migration dynamics of adult bull sharks (*Carcharhinus leucas*) on the east coast of southern Africa. *PLoS One*, 9(10), e109357. doi:10.1371/journal.pone.0109357
- Dávalos-Malo, N. A. 2018. *Patrones de residencia y uso de hábitat del tiburón "punta negra" Carcharhinus limbatus en las Islas Galápagos y la Isla del Coco*. (Licenciatura de Biología Tesis de licenciatura). Universidad San Francisco de Quito, Quito, Ecuador.
- Davis, J. L. 2000. Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 196, 253-268.
- Dayan, T., & Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecol. Lett.*, 8(8), 875-894. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00791.x
- DeVantier, L. M., De'Ath, G., Done, T. J., & Turak, E. 1998. Ecological assessment of a complex natural system: a case study from the Great Barrier Reef. *Ecol. Appl.*, 8(2), 480-496.
- Doan, M. D., & Kajiura, S. M. 2020. Adult blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) use shallow water as a refuge from great hammerheads (*Sphyrna mokarran*). *J. Fish Biol.*, 96(6), 1530-1533. doi:10.1111/jfb.14342
- Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J. K., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Francis, M. P., Pollock, C. M., Simpfendorfer, C. A., Burgess, G. H., Carpenter, K. E., Compagno, L. J., Ebert, D. A., Gibson, C., Heupel, M. R., Livingstone, S. R., Sanciangco, J. C., Stevens, J. D., Valenti, S., & White, W. T. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife*, 3, e00590. doi:10.7554/eLife.00590
- Dulvy, N. K., Freckleton, R. P., & Polunin, N. V. 2004. Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, 7, 410-416.
- Espinoza, M., Araya-Arce, T., Chaves-Zamora, I., Chinchilla, I., & Cambra, M. 2020. Monitoring elasmobranch assemblages in a data-poor country from the Eastern Tropical Pacific using baited remote underwater video stations. *Sci Rep*, 10(1), 17175. doi:10.1038/s41598-020-74282-8
- Espinoza, M., González-Medina, E., Dulvy, N. K., & Pillans, R. D. 2016. *Carcharhinus albimarginatus* (Publication no. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T161526A68611084.en>). Retrieved Downloaded on 17 November 2019, from IUCN 2016
- Espinoza, M., Heupel, M. R., Tobin, A. J., & Simpfendorfer, C. A. 2015a. Movement patterns of silvertip sharks (*Carcharhinus albimarginatus*) on coral reefs. *Coral Reefs*, 34(3), 807-821. doi:10.1007/s00338-015-1312-0

- Espinoza, M., Lédée, E., Simpfendorfer, C., Tobin, A., & Heupel, M. R. 2015b. Contrasting movements and connectivity of reef-associated sharks using acoustic telemetry: implications for management. *Ecol. Appl.*, 25(8), 2101-2118.
- Estupiñán-Montaño, C., Pacheco-Triviño, F., Cedeño-Figueroa, L. G., Galván-Magaña, F., & Estupiñán-Ortiz, J. F. 2018. Diet of three shark species in the Ecuadorian Pacific, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharhinus limbatus* and *Nasolamia velox*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 98(4), 927-935.
- Eurich, J. G., McCormick, M. I., & Jones, G. P. 2018. Habitat selection and aggression as determinants of fine-scale partitioning of coral reef zones in a guild of territorial damselfishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 587, 201-215. doi:10.3354/meps12458
- Ferrari, A., & Ferrari, A. 2002. *Sharks* (Vol. 118). Toronto, Ontario: Firefly Books.
- Fiedler, P. C. 2002. Annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep-Sea Research*, 49, 321-338.
- Field, I. C., Meekan, M. G., Buckworth, R. C., & Bradshaw, C. J. A. 2009. Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. In (pp. 275-363).
- Flores-Palacios, A., Martínez-Gómez, J. E., & Curry, R. L. 2009. La vegetación de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 84, 13-23.
- Fong, Q. S. W., & Anderson, J. L. 2002. International shark fin markets and shark management: an integrated market preference-cohort analysis of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*). *Ecol. Econ.*, 40, 117-130.
- Forney, K. A. 2000. Environmental models of cetacean abundance: reducing uncertainty in population trends. *Conserv. Biol.*, 14(5), 1271-1286.
- Fourrière, M., Alvarado, J. J., Cortés, J., Taylor, M. H., Ayala-Bocos, A., Azofeifa-Solano, J. C., Arauz, R., Heidemeyer, M., López-Garro, A., Zanella, I., & Wolff, M. 2019. Energy flow structure and role of keystone groups in shallow water environments in Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Ecol. Model.*, 396, 74-85. doi:10.1016/j.ecolmodel.2019.01.004
- Fowler, S., Cavanagh, R. D., Camhi, M., & Burgess, G. 2005. *Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes* (Vol. 63): IUCN.
- Gardiner, J. M., Whitney, N. M., & Hueter, R. E. 2015. Smells Like Home: The Role of Olfactory Cues in the Homing Behavior of Blacktip Sharks, *Carcharhinus limbatus*. *Integr. Comp. Biol.*, 55(3), 495-506. doi:10.1093/icb/icv087
- Garla, R. C., Chapman, D. D., Shivji, M. S., Wetherbee, B. M., & Amorim, A. F. 2006. Habitat of juvenile Caribbean reef sharks, *Carcharhinus perezii*, at two oceanic insular marine protected areas in the southwestern Atlantic Ocean: Fernando de Noronha Archipelago and Atol das Rocas, Brazil. *Fisheries Research*, 81(2-3), 236-241. doi:10.1016/j.fishres.2006.07.003
- Gelman, A., Carlin, J., Stern, H., Dunson, D., Vehtari, A., & Rubin, D. 2014. *Bayesian Data Analysis* (Third ed.). Boca Raton, FL CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Gelman, A., Hwang, J., & Vehtari, A. 2013. Understanding predictive information criteria for Bayesian models. *Journal of Machine Learning Research*, 14, 867-897.
- Gillanders, B. M. 2009. Tools for Studying Biological Marine Ecosystem Interactions—Natural and Artificial Tags. In *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems* (pp. 457-492): Springer Science+Business Media.

- Goetz, F. 2016. *Migration and Residence Patterns of Salmonids in Puget Sound, Washington*. (Doctor of Philosophy Doctoral). University of Washington, Washington.
- Goldman, K., & Cailliet, G. 2004. Age Determination and Validation in Chondrichthyan Fishes. In *Biology of Sharks and Their Relatives* (pp. 399-447).
- González-Andrés, C., Sánchez-Lizaso, J. L., Cortés, J., & Pennino, M. G. 2021. Predictive habitat suitability models to aid the conservation of elasmobranchs in Isla del Coco National Park (Costa Rica). *J. Mar. Syst.*, 224. doi:10.1016/j.jmarsys.2021.103643
- Gordon, C. E. 2000. The coexistence of species. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 73(1), 175-198.
- Hammerschlag, N., Broderick, A., Coker, J., Coyne, M., Dood, M., Frick, M., Godfrey, M., Godley, B. J., Griffing, D., Hartog, K., Murphy, S., Murphy, T., Nelson, E., Williams, K., Witt, M. J., & Hawkes, L. A. 2015. Evaluating the landscape of fear between apex predatory sharks and mobile sea turtles across a large dynamic seascape. *Ecology*, 98(8), 2117-2126. doi:<https://doi.org/10.1890/14-2113.1>
- Hearn, A., Ketchum, J., Klimley, A. P., Espinoza, E., & Peñaherrera, C. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Mar. Biol.*, 157(9), 1899-1915. doi:10.1007/s00227-010-1460-2
- Heupel, M. R., & Hueter, R. E. 2001. Use of an automated acoustic telemetry system to passively track juvenile blacktip shark movements. In *Electronic tagging and tracking in marine fisheries* (pp. 217-236): Springer, Dordrecht.
- Heupel, M. R., & Hueter, R. E. 2002. Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Marine Freshwater Research* 53, 543-550.
- Heupel, M. R., Papastamatiou, Y. P., Espinoza, M., Green, M. E., & Simpfendorfer, C. A. 2019. Reef Shark Science – Key Questions and Future Directions. *Frontiers in Marine Science*, 6. doi:10.3389/fmars.2019.00012
- Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A., Espinoza, M., Smoothey, A. F., Tobin, A., & Peddemors, V. 2015. Conservation challenges of sharks with continental scale migrations. *Frontiers in Marine Science*, 2. doi:10.3389/fmars.2015.00012
- Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A., & Hueter, R. E. 2003. Running before the storm: blacktip sharks respond to falling barometric pressure associated with Tropical Storm Gabrielle. *J. Fish Biol.*, 63(5), 1357-1363. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00250.x
- Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A., & Hueter, R. E. 2004. Estimation of Shark Home Ranges using Passive Monitoring Techniques. *Environ. Biol. Fishes*, 71(2), 135-142. doi:10.1023/B:EBFI.0000045710.18997.f7
- Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A., Olsen, E. M., & Moland, E. 2012. Consistent movement traits indicative of innate behavior in neonate sharks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 432-433, 131-137. doi:10.1016/j.jembe.2012.07.013
- Hirschfeld, M. 2013. *Habitat use and movement patterns of juvenile and neonate blacktip sharks, Carcharhinus limbatus, in nursery areas on San Cristobal Island, Galapagos*. (Master in tropical ecology and natural resources.). University San Francisco de Quito., Quito, Ecuador.
- Hueter, R. E., Tyminski, J. P., & de la Parra, R. 2013. Horizontal movements, migration patterns, and population structure of whale sharks in the Gulf of Mexico and

- northwestern Caribbean sea. *PLoS One*, 8(8), e71883. doi:10.1371/journal.pone.0071883
- INCOPESCA. 2013. Establecimiento de tallas de primera madurez para la captura y comercialización de elasmobranchios (tiburones y rayas) en Costa Rica, N° 38027- MAG. Retrieved from www.pgrweb.go.cr/scij/Busqueda/Normativa/Normas/nrm_texto_completo.aspx?param1=NRTC&nValor1=1&nValor2=78857&nValor3=99505&strTipM=TC
- Jacobsen, J. A., & Hansen, L. P. 2005. Internal and External Tags. In *Stock Identification Methods* (pp. 415-433): Elsevier.
- Jacoby, D. M. P., Croft, D. P., & Sims, D. W. 2012. Social behaviour in sharks and rays: analysis, patterns and implications for conservation. *Fish Fish.*, 13(4), 399-417. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00436.x
- Jordano, P. 2016. Chasing Ecological Interactions. *PLoS Biol.*, 14(9), e1002559. doi:10.1371/journal.pbio.1002559
- JPL MUR MEaSURES Project. 2015. GHRSSST Level 4 MUR Global Foundation Sea Surface Temperature Analysis (v4.1). Retrieved from <https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1>
- Kajiura, S. M., & Tellman, S. L. 2016. Quantification of massive seasonal aggregations of blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) in Southeast Florida. *PLoS ONE*, 11(3), e0150911. doi:10.1371/journal.pone.0150911
- Ketchum, J., Hearn, A., Klimley, A. P., Espinoza, E., Peñaherrera, C., & Largier, J. L. 2014a. Seasonal changes in movements and habitat preferences of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) while refuging near an oceanic island. *Mar. Biol.*, 161(4), 755-767. doi:10.1007/s00227-013-2375-5
- Ketchum, J. T., Hearn, A., Klimley, A. P., Peñaherrera, C., Espinoza, E., Bessudo, S., Soler, G., & Arauz, R. 2014b. Inter-island movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) and seasonal connectivity in a marine protected area of the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* doi:10.1007/s00227-014-2393-y
- Ketchum, J. T., Hoyos-Padilla, M., Aldana-Moreno, A., Ayres, K., Galvan-Magana, F., Hearn, A., Lara-Lizardi, F., Muntaner-Lopez, G., Grau, M., Trejo-Ramirez, A., Whitehead, D. A., & Klimley, A. P. 2020. Shark movement patterns in the Mexican Pacific: A conservation and management perspective. *Adv. Mar. Biol.*, 85(1), 1-37. doi:10.1016/bs.amb.2020.03.002
- Kininmonth, S. J., De'ath, G., & Possingham, H. P. 2009. Graph theoretic topology of the Great but small Barrier Reef world. *Theoretical Ecology*, 3(2), 75-88. doi:10.1007/s12080-009-0055-3
- Klimley, A. 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Mar. Biol.*, 117, 1-22.
- Klimley, A. P., Butler, S. B., Nelson, D. R., & Stull, A. T. 1988. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California. *J. Fish Biol.*, 33, 751-761.
- Landler, L., Ruxton, G. D., & Malkemper, E. P. 2019. Circular statistics meets practical limitations: a simulation-based Rao's spacing test for non-continuous data. *Mov Ecol*, 7, 15. doi:10.1186/s40462-019-0160-x

- Lara-Lizardi, F. 2018. *Distribution patterns of sharks in the Revillagigedo Archipelago and their connectivity in the Eastern Tropical Pacific*. (Doctor en Ciencias Marinas). CICIMAR, La Paz, BCS, México.
- Le Croizier, G., Lorrain, A., Schaal, G., Ketchum, J., Hoyos-Padilla, M., Besnard, L., Munaron, J. M., Le Loc'h, F., & Point, D. 2020. Trophic resources and mercury exposure of two silvertip shark populations in the Northeast Pacific Ocean. *Chemosphere*, 253, 126645. doi:10.1016/j.chemosphere.2020.126645
- Lea, J. S. E., Humphries, N. E., Bortoluzzi, J., Daly, R., von Brandis, R. G., Patel, E., Patel, E., Clarke, C. R., & Sims, D. W. 2020. At the Turn of the Tide: Space Use and Habitat Partitioning in Two Sympatric Shark Species Is Driven by Tidal Phase. *Frontiers in Marine Science*, 7, 1-13. doi:10.3389/fmars.2020.00624
- Lear, K. O., Whitney, N. M., Morgan, D. L., Brewster, L. R., Whitty, J. M., Poulakis, G. R., Scharer, R. M., Guttridge, T. L., & Gleiss, A. C. 2019. Thermal performance responses in free-ranging elasmobranchs depend on habitat use and body size. *Oecologia*, 191(4), 829-842. doi:10.1007/s00442-019-04547-1
- Legare, B., Kneebone, J., De Angelis, B., & Skomal, G. 2015. The spatiotemporal dynamics of habitat use by blacktip (*Carcharhinus limbatus*) and lemon (*Negaprion brevirostris*) sharks in nurseries of St. John, United States Virgin Islands. *Mar. Biol.*, 162(3), 699-716. doi:10.1007/s00227-015-2616-x
- Legare, B., Skomal, G., & De Angelis, B. 2018. Diel movements of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) in a Caribbean nursery. *Environ. Biol. Fishes*, 101(6), 1011-1023.
- Lizano, O. G. 2001. Batimetría de la plataforma insular alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*, 42(2), 163-170.
- Lizano, O. G. 2008. Dinámica de aguas alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*, 56(2), 31-48.
- Lizano, O. G. 2012. Rasgos morfológicos alrededor de la Isla del Coco y de sus montes submarinos vecinos, Pacífico de Costa Rica. *Revista Biológica Tropical*, 60(3), 43-51.
- Llerena, Y., Peñaherrera, C., Espinoza, E., Hirschfeld, M., Wolff, M., & Vinueza, L. R. 2015. Nursery grounds of blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) in mangrove-fringed bays in the central part of the Galapagos Archipelago. In L. J. Cayot, D. Cruz, & R. Knab (Eds.), *Galapagos Report 2013-2014*: GNPD, GCREG, CDF and GC.
- López-Garro, A. 2011. *Identificación, evaluación y manejo de hábitats críticos utilizados por el tiburón martillo (Sphyrna lewini) y otros elasmobranchios en el Golfo Dulce, Costa Rica*. (Maestría en Ciencias Marinas y Costeras). Universidad Naacional, Puntarenas, Costa Rica. Retrieved from <http://www.golfodulce.org/pdfs/lopez-tesis-2012.pdf>
- López-Garro, A., & Zanella, I. 2014. Tiburones y rayas capturados por pesquerías artesanales con línea de fondo en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 63(2), 183-198.
- López-Garro, A., Zanella, I., Martínez, F., Golfín-Duarte, G., & Pérez-Montero, M. 2016. La pesca ilegal en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 64, S249-S261.

- Lötter, P., & Squire, L. 2017. Capture, transport and husbandry of Silvertip Sharks, *Carcharhinus albimarginatus*. In M. Smith, D. Warmolts, D. Thoney, R. Hueter, M. Murray, & E. Ezcurra (Eds.), *The Elasmobranch Husbandry Manual II: Recent Advances in the Care of Sharks, Rays and their Relatives* (pp. 53-58). Columbus, Ohio: Ohio Biological Survey.
- Lowe, C. G., Wetherbee, B. M., & Meyer, C. G. 2006. Using acoustic telemetry monitoring techniques to quantify movement patterns and site fidelity of sharks and giant trevally around french frigate shoals and midway atoll. *Atoll Res. Bull.*, 543, 281-303.
- Lucifora, L. O., Barbini, S. A., Di Giacomo, E. E., Waessle, J. A., & Figueroa, D. E. 2015. Estimating the geographic range of a threatened shark in a data-poor region: *Cetorhinus maximus* in the South Atlantic Ocean. *Current Zoology*, 61(5), 811-826.
- Lynham, J., Nikolaev, A., Raynor, J., Vilela, T., & Villasenor-Derbez, J. C. 2020. Impact of two of the world's largest protected areas on longline fishery catch rates. *Nat Commun*, 11(1), 979. doi:10.1038/s41467-020-14588-3
- MacNeil, M. A., Mellin, C., Matthews, S., Wolff, N. H., McClanahan, T. R., Devlin, M., Drovandi, C., Mengersen, K., & Graham, N. A. 2019. Water quality mediates resilience on the Great Barrier Reef. *Nature Ecology & Evolution*, 3(4), 620-627.
- Martin, K. L., Abel, D. C., Crane, D. P., Hammerschlag, N., & Burge, E. J. 2019. Blacktip shark *Carcharhinus limbatus* presence at fishing piers in South Carolina: association and environmental drivers. *J. Fish Biol.*, 94(3), 469-480. doi:10.1111/jfb.13917
- Martínez-Villalobos, M. 2017. Isla del Coco es Monitoreada para evaluar poblaciones de tiburones. *Universidad de Costa Rica*.
- Meyer, C. G., Anderson, J. M., Coffey, D. M., Hutchinson, M. R., Royer, M. A., & Holland, K. N. 2018. Habitat geography around Hawaii's oceanic islands influences tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) spatial behaviour and shark bite risk at ocean recreation sites. *Sci Rep*, 8(1), 4945. doi:10.1038/s41598-018-23006-0
- Moreno-Díaz, M. L. 2012. Actividades socioeconómicas en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica y posibles efectos de la variabilidad climática. *Rev. Biol. Trop.*, 60, 113-129.
- Moulton, D. L., Dance, M. A., Williams, J. A., Sluis, M. Z., Stunz, G. W., & Rooker, J. R. 2016. Habitat Partitioning and Seasonal Movement of Red Drum and Spotted Seatrout. *Estuaries and Coasts*, 40(3), 905-916. doi:10.1007/s12237-016-0189-7
- Munsch, S. H., Cordell, J. R., & Toft, J. D. 2016. Fine-scale habitat use and behavior of a nearshore fish community: nursery functions, predation avoidance, and spatiotemporal habitat partitioning. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 557, 1-15. doi:10.3354/meps11862
- Muntaner-Lopez, G. 2016. *Movement patterns and habitat use of silver tip shark Carcharhinus albimarginatus at the Revillagigedo Archipiélago*. (Grado en Ciencias del Mar Tesis de grado). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas.
- Nalborczyk, L., Batailler, C., Løvenbrück, H., Vilain, A., & Bürkner, P.-C. 2019. An introduction to Bayesian multilevel models using brms: A case study of gender effects on vowel variability in standard Indonesian. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 62(5), 1225-1242.

- Nalesso, E., Hearn, A., Sosa-Nishizaki, O., Steiner, T., Antoniou, A., Reid, A., Bessudo, S., Soler, G., Klimley, A. P., Lara, F., Ketchum, J. T., & Arauz, R. 2019. Movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) at Cocos Island, Costa Rica and between oceanic islands in the Eastern Tropical Pacific. *PLoS One*, *14*(3), e0213741. doi:10.1371/journal.pone.0213741
- Narwani, A., Bentlage, B., Alexandrou, M. A., Fritschie, K. J., Delwiche, C., Oakley, T. H., Cardinale, B. J., & Swenson, N. 2017. Ecological interactions and coexistence are predicted by gene expression similarity in freshwater green algae. *J. Ecol.*, *105*(3), 580-591. doi:10.1111/1365-2745.12759
- Newman, M. E. J. 2005. A measure of betweenness centrality based on random walks. *Social Networks*, *27*(1), 39-54. doi:10.1016/j.socnet.2004.11.009
- O'Bryhim, J. R., Parsons, E. C. M., & Lance, S. L. 2017. Forensic species identification of elasmobranch products sold in Costa Rican markets. *Fisheries Research*, *186*, 144-150. doi:10.1016/j.fishres.2016.08.020
- O'Shea, O. R., Kingsford, M. J., & Seymour, J. 2010. Tide-related periodicity of manta rays and sharks to cleaning stations on a coral reef. *Marine and Freshwater Research*, *61*, 65-73.
- O'Toole, A. C., Danylchuk, A. J., Goldberg, T. L., Suski, C. D., Philipp, D. P., Brooks, E., & Cooke, S. J. 2011. Spatial ecology and residency patterns of adult great barracuda (*Sphyrna barracuda*) in coastal waters of The Bahamas. *Mar. Biol.*, *158*(10), 2227-2237. doi:10.1007/s00227-011-1728-1
- Osgood, G. J., White, E. R., & Baum, J. K. 2021. Effects of climate-change-driven gradual and acute temperature changes on shark and ray species. *J. Anim. Ecol.* doi:10.1111/1365-2656.13560
- Ovenden, J. R., Morgan, J. A. T., & Kashiwagi, T. 2010. Towards better management of Australia's shark fishery: genetic analyses reveal unexpected ratios of cryptic blacktip species *Carcharhinus tilstoni* and *C. limbatus*. *Mar Freshw Res*, *61*(2), 253-262. doi:doi:10.1071/MF09151
- Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., Fordham, S. V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M. P., Jabado, R. W., Herman, K. B., Liu, K. M., Marshall, A. D., Pollom, R. A., Romanov, E. V., Simpfendorfer, C. A., Yin, J. S., Kindsvater, H. K., & Dulvy, N. K. 2021. Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, *589*(7843), 567-571. doi:10.1038/s41586-020-03173-9
- Palomares, F., Fernandez, N., Roques, S., Chavez, C., Silveira, L., Keller, C., & Adrados, B. 2016. Fine-Scale Habitat Segregation between Two Ecologically Similar Top Predators. *PLoS One*, *11*(5), e0155626. doi:10.1371/journal.pone.0155626
- Papastamatiou, Y. P., Bodey, T. W., Friedlander, A. M., Lowe, C. G., Bradley, D., Weng, K., Priestley, V., & Caselle, J. E. 2017. Spatial separation without territoriality in shark communities. *Oikos*, *127*(6), 767-779.
- Papastamatiou, Y. P., Bodey, T. W., Friedlander, A. M., Lowe, C. G., Bradley, D., Weng, K., Priestley, V., & Caselle, J. E. 2018. Spatial separation without territoriality in shark communities. *Oikos*, *127*(6), 767-779. doi:10.1111/oik.04289
- Papastamatiou, Y. P., DeSalles, P. A., & McCauley, D. J. 2012. Area-restricted searching by manta rays and their response to spatial scale in lagoon habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *456*, 233-244. doi:10.3354/meps09721

- Papastamatiou, Y. P., & Lowe, C. G. 2012. An analytical and hypothesis-driven approach to elasmobranch movement studies. *J. Fish Biol.*, 80(5), 1342–1360.
- Papastamatiou, Y. P., Meyer, C. G., Carvalho, F., Dale, J. J., Hutchinson, M. R., & Holland, K. N. 2013. Telemetry and random-walk models reveal complex patterns of partial migration in a large marine predator. *Ecology*, 94(11), 2595-2606. doi:10.1890/12-2014.1
- Peñaherrera-Palma, C. 2016. *Abundance, distribution and conservation value of sharks in the Galapagos Marine Reserve*. (Doctor of Philosophy in Quantitative Marine Science). Institute for Marine and Antarctic Sciences, University of Tasmania, Hobart, Tasmania, Australia.
- Pennock, C. A., Nathan Cathcart, C., Hedden, S. C., Weber, R. E., & Gido, K. B. 2018. Fine-scale movement and habitat use of a prairie stream fish assemblage. *Oecologia*, 186(3), 831-842. doi:10.1007/s00442-018-4073-y
- Pérez-Jiménez, J. C., & Mendez-Loeza, I. 2015. The small-scale shark fisheries in the southern Gulf of Mexico: Understanding their heterogeneity to improve their management. *Fish. Res.*, 172, 96–104. doi:doi:10.1016/j.fishres.2015.07.004
- Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. 2008. Physiology and Climate Change. *Science*, 322, 690-692.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Rigby, C. L., Carlson, J., Chin, A., Derrick, D., Dicken, M., & Pacoureaux, N. 2021. *Carcharhinus limbatus*.
- Rodríguez-Otero, A., & Rosero-Quirós, O. 2018. *Caracterización y análisis de la presión de la pesca industrial en el Área de Consercavióon Marina Cocos y la Zona Económica Exclusiva aledaña de Costa Rica*. Retrieved from San José, Costa Rica:
- Rosa, R., Rummer, J. L., & Munday, P. L. 2017. Biological responses of sharks to ocean acidification. *Biol. Lett.*, 13(3), 1-7. doi:10.1098/rsbl.2016.0796
- Rose, A., Titus, B. M., Romain, J., Vondriska, C., & Exton, D. A. 2020. Multiple cleaner species provide simultaneous services to coral reef fish clients. *Biol. Lett.*, 16(12).
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 2, 352-388.
- Saavedra, J. 2018. Reglamentos. *La Gaceta*, pp. 34-38.
- Sabando, M. A., Rieucan, G., Bradley, D., Caselle, J. E., & Papastamatiou, Y. P. 2020. Habitat-specific inter and intraspecific behavioral interactions among reef sharks. *Oecologia*, 193(2), 371-376. doi:10.1007/s00442-020-04676-y
- Sallarès, V., & Charvis, P. 2003. Crustal thickness constraints on the geodynamic evolution of Galapagos Volcanic Province. *Earth and Planetary Science Letters*, 214, 545-559.
- Sánchez-Jiménez, A., Naranjo-Elizondo, B., Rodríguez-Arrieta, A., Quesada, A. J., Blum, S., McCosker, J. E., Robertson, D. R., Auster, P. J., & Cortés, J. 2018. Updated catalogue of bony fishes observed in deep waters at Isla del Coco National Park and Las Gemelas Seamount, Costa Rica (Eastern Tropical Pacific). *Rev. Biol. Trop.*, 66(5), S1-S113.

- Santander-Neto, J., Yokota, L., & Meneses, T. S. d. 2020. Parturition time for the Blacktip shark, *Carcharhinus limbatus* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae), in Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 18(3), 1-12. doi:10.1590/1982-0224-2020-0029
- Schreer, J. 2010. Seasonal Residency and Movement Patterns of Blacktip Sharks, *Carcharhinus limbatus*, in a South Carolina Estuary. 75. Retrieved from <https://digitalcommons.coastal.edu/etd/75>
- Shark-Reference. 2009. *Carcharhinus albimarginatus* (RÜPPELL, 1837). Retrieved from <https://shark-references.com/species/view/Carcharhinus-albimarginatus>
- Sibaja-Cordero, J. A. 2008a. Spatial-temporal tendencies of marine faunal observations in touristic dives (Isla del Coco, Costa Rica). *Journal of Tropical Biology*, 56(2), 19.
- Sibaja-Cordero, J. A. 2008b. Vertical zonation in the rocky intertidal at Cocos Island (Isla del Coco), Costa Rica: A comparison with other tropical locations. *Rev. Biol. Trop.*, 56(2), 171-187.
- Simpfendorfer, C. A., Heupel, M. R., & Collins, A. B. 2008. Variation in the performance of acoustic receivers and its implication for positioning algorithms in a riverine setting. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65(3), 482-492. doi:10.1139/f07-180
- SINAC. 2016. *Propuesta de actualización del Plan General de Manejo del Parque Nacional Isla del Coco 2017-2026* (H. Acevedo, V. Obando, & Y. Villalobos Eds.). San José, Costa Rica: Sistema Nacional de Áreas de Conservación, CR.
- Smart, J. J., Chin, A., Tobin, A. J., White, W. T., Kumasi, B., & Simpfendorfer, C. A. 2017. Stochastic demographic analyses of the silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) and the common blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) from the Indo-Pacific. *Fisheries Research*, 191, 95-107.
- Smith, G., & Spillman, C. 2019. New high-resolution sea surface temperature forecasts for coral reef management on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 38(5), 1039-1056. doi:10.1007/s00338-019-01829-1
- Soler, G. A., Bessudo, S., & Guzmán, A. 2013. Long term monitoring of pelagic fishes at Malpelo Island, Colombia. *Latin American Journal of Conservation*, 3(2), 28-37.
- Speed, C., Craig, I., Meekan, M., & Bradshaw, C. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series* 408, 275-305. doi:10.3354/meps08581
- Spencer, K. 2017. *Habitat use of Blacktip Sharks (Carcharhinus limbatus) at fishing piers*. (Master). Coastal Carolina University, South Carolina.
- Thomas, C. D. 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Divers. Distrib.*, 16(3), 488-495. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00642.x
- Tillett, B. J., Meekan, M. G., & Field, I. C. 2014. Dietary overlap and partitioning among three sympatric carcharhinid sharks. *Endangered Species Research*, 25(3), 283-293. doi:10.3354/esr00615
- Tilman, D., & Kareiva, P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions* (Vol. 30). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M., Zamora, R., & Johnson, M. 2014. Beyond species loss: the extinction of ecological

- interactions in a changing world. *Funct. Ecol.*, 29(3), 299-307. doi:10.1111/1365-2435.12356
- Vaughan, D. B., Grutter, A. S., Costello, M. J., & Hutson, K. S. 2017. Cleaner fishes and shrimp diversity and a re-evaluation of cleaning symbioses. *Fish Fish.*, 18(4), 698-716. doi:10.1111/faf.12198
- Vehtari, A., Gelman, A., & Gabry, J. 2016. loo: Efficient leave-one-out cross-validation and WAIC for Bayesian models. Retrieved from <https://github.com/stan-dev/loo>
- Vehtari, A., Gelman, A., & Gabry, J. 2017. Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Statistics and Computing*, 27(5), 1413-1432. doi:10.1007/s11222-016-9696-4
- Ward, P., & Myers, R. A. 2005. Shift in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology*, 86(4), 835-847.
- Ward-Paige, C. A., Britten, G. L., Bethea, D. M., & Carlson, J. K. 2015. Characterizing and predicting essential habitat features for juvenile coastal sharks. *Mar. Ecol.*, 36(3), 419-431. doi:10.1111/maec.12151
- Wells, R. S., & Scott, M. D. 1990. Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Report of the International Whaling Commission* (12), 407-416.
- Welsh, J. Q., Fox, R. J., Webber, D. M., & Bellwood, D. R. 2012. Performance of remote acoustic receivers within a coral reef habitat: implications for array design. *Coral Reefs*, 31(3), 693-702. doi:10.1007/s00338-012-0892-1
- Wetherbee, B., Gruber, S., & Rosa, R. 2007. Movement patterns of juvenile lemon sharks *Negaprion brevirostris* within Atol das Rocas, Brazil: a nursery characterized by tidal extremes. *Marine Ecology Progress Series*, 343, 283-293.
- White, E. R., Myers, M. C., Flemming, J. M., & Baum, J. K. 2015. Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island-an isolated marine protected area. *Conserv. Biol.* doi:10.1111/cobi.12478
- White, G. C., & Garrot, R. A. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. San Diego, CA: Academic Press.
- White, T. D., Carlisle, A. B., Kroodsma, D. A., Block, B. A., Casagrandi, R., De Leo, G. A., Gatto, M., Micheli, F., & McCauley, D. J. 2017. Assessing the effectiveness of a large marine protected area for reef shark conservation. *Biol. Conserv.*, 207, 64-71. doi:10.1016/j.biocon.2017.01.009
- White, W. T., & Potter, I. C. 2004. Habitat partitioning among four elasmobranch species in nearshore, shallow waters of a subtropical embayment in Western Australia. *Mar. Biol.*, 145(5), 1023-1032. doi:10.1007/s00227-004-1386-7
- Whitney, K. E., Dunkley, K., Young, G. C., Cable, J., & Perkins, S. E. 2021. Microhabitats of sharknose goby (*Elacatinus evelynae*) cleaning stations and their links with cleaning behaviour. *Coral Reefs*, 40(4), 1069-1080. doi:10.1007/s00338-021-02105-x
- Wolff, M., Peñaherrera-Palma, C., & Krutwa, A. 2012. Food web structure of the Galapagos Marine Reserve after a decade of protection: insights from trophic modeling. In M. Wolff & M. Gardener (Eds.), *The role of science for conservation*. UK: Routledge.
- Wosnick, N., Navas, C. A., Niella, Y. V., Monteiro-Filho, E. L. A., Freire, C. A., & Hammerschlag, N. 2018. Thermal Imaging Reveals Changes in Body Surface

- Temperatures of Blacktip Sharks (*Carcharhinus limbatus*) during Air Exposure. *Physiol. Biochem. Zool.*, 91(5), 1005-1012. doi:10.1086/699484
- Yates, P. M., Heupel, M. R., Tobin, A. J., & Simpfendorfer, C. A. 2012. Diversity in young shark habitats provides the potential for portfolio effects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 458, 269-281. doi:10.3354/meps09759
- Yeiser, B. G. 2008. Occurrence, home range and movement patterns of juvenile bull (*Carcharhinus leucas*) and lemon (*Negaprion brevirostris*) sharks within a Florida estuary. *Marine and Freshwater Research*, 59, 489-501.
- Zanella, I., López-Garro, A., Martínez, F., Golfín-Duarte, G., & Morales, K. 2016. Poblaciones de tiburones en las bahías Chatham y Wafer del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 64, S117-S186.
- Zevallos-Rosado, J. 2020. *Análisis comparativo de la temperatura superficial del mar (TSM) en la región del Pacífico Este Tropical (PET)*. (Biólogo marino). Pontificia Universidad Católica del Ecuador - Sede Manabí, Bahía de Caráquez, Manabí, Ecuador.

ANEXOS

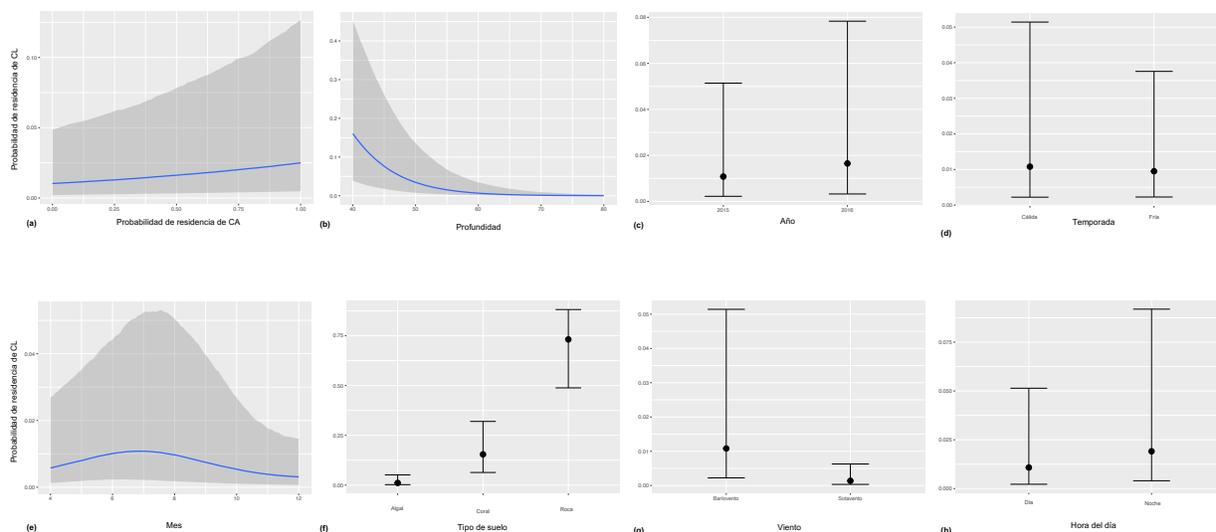
Anexo 1. Tabla informativa de los resultados sobre el modelo elegido para *C. limbatus*.

Efectos a nivel de grupo							
Sitio	Número de niveles:7						
	Estimate	Est.Error	l-95% CI	u-95% CI	Rhat	Bulk_ESS	Tail_ESS
sd(Intercepto)	0.28	0.28	0.01	1.03	1.00	1321	1533
Efectos a nivel de población							
	Estimate	Est.Error	l-95% CI	u-95% CI	Rhat	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercepto	4.31	1.35	1.61	6.95	1.00	2301	1800
Presencia de CA	0.92	0.34	0.25	1.61	1.00	4697	2862
Coseno mes	-0.59	0.21	-1.01	-0.18	1.00	2749	2946
Seno mes	-0.30	0.38	-1.03	0.46	1.00	2193	3142
Año 2016	0.42	0.28	-0.11	0.97	1.00	4012	2934
Hora del día	0.59	0.20	0.20	0.97	1.00	4768	2729
Profundidad	-0.17	0.03	-0.22	-0.11	1.00	1803	1538
Tipofondo coral	2.81	0.72	1.31	4.18	1.00	1650	1477
Tipofondo roca	5.51	0.81	3.69	7.14	1.00	1460	1283
Tempclim frío	-0.14	0.38	-0.88	0.62	1.00	2233	2844
Viento sotavento	-2.07	0.36	-2.78	-1.38	1.00	2882	2482

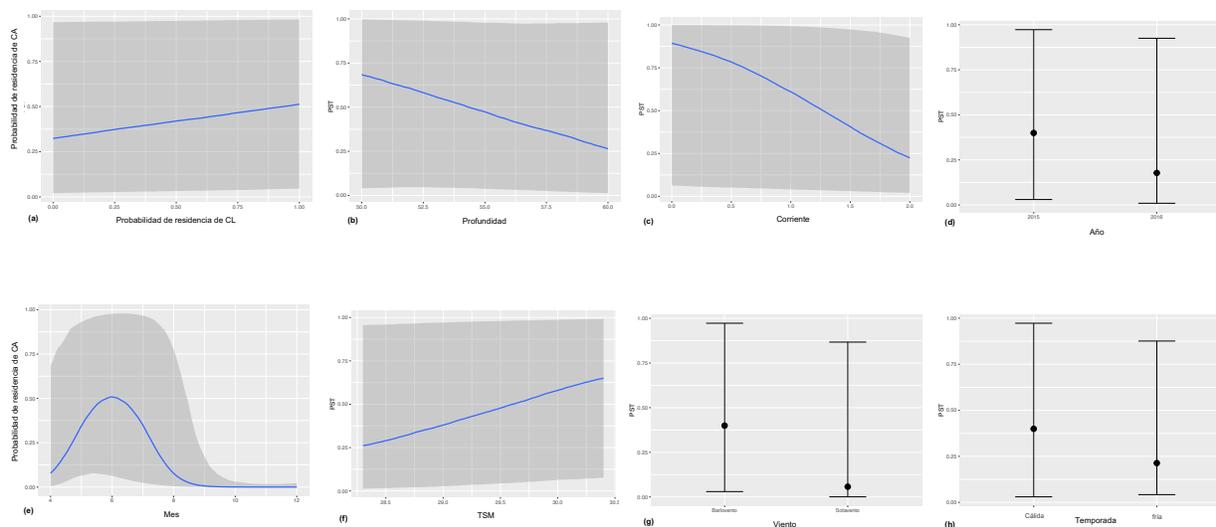
Anexo 2. Tabla informativa de los resultados sobre el modelo elegido para *C. albimarginatus*.

Efectos a nivel de grupo							
Sitio	Número de niveles:3						
	Estimate	Est.Error	l-95% CI	u-95% CI	Rhat	Bulk_ESS	Tail_ESS
sd(Intercepto)	1.36	1.25	0.04	4.67	1.00	1016	1286
Efectos a nivel de población							
	Estimate	Est.Error	l-95% CI	u-95% CI	Rhat	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercepto	-15.48	19.78	-56.36	23.28	1.00	1588	1305
Presencia de CL	0.75	0.38	0.00	1.49	1.00	3319	2812
Coseno mes	-5.16	2.39	-10.47	-1.25	1.00	1555	1642
Seno mes	0.00	1.18	-2.41	2.19	1.00	1682	1869
Año 2016	-1.13	0.59	-2.27	0.03	1.00	2796	2699
TSM	0.78	0.53	-0.26	1.81	1.00	2538	1644
Corriente	-1.72	0.81	-3.46	-0.17	1.00	1670	2213
Profundidad	-0.17	0.21	-0.62	0.34	1.00	1386	822

Tempclim frío	-0.87	1.01	-2.90	0.97	1.00	1553	2067
Viento sotavento	-2.47	1.47	-5.64	0.14	1.00	3536	2205



Anexo 3. Resultados de los modelos Bayesianos donde se evidencia la distribución de probabilidad de residencia de *C. limbatus* frente a cada variable analizada a) probabilidad de residencia de *C. albimarginatus*, b) profundidad, c) año de muestreo, d) temporada climática, e) mes de detecciones, f) tipo de suelo, g) viento prevaleciente, h) hora del día.



Anexo 4. Resultados de los modelos Bayesianos donde se evidencia la distribución de probabilidad de residencia de *C. albimarginatus* frente a cada variable analizada a) probabilidad de residencia de *C. limbatus*, b) profundidad, c) fuerza de corriente, d) año de muestreo, e) mes de detecciones, f) temperatura superficial del mar, g) viento prevaleciente, h) temporada climática.