

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES
SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE LA MANTA
GIGANTE (*Manta birostris*) EN HOLBOX,
QUINTANA ROO.**

TESIS

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

PRESENTA

DANIEL ALEJANDRO MARTÍNEZ URREA

LA PAZ, B.C.S., NOVIEMBRE DEL 2015



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

SIP-14 BIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 26 del mes de Noviembre del 2015 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE
LA MANTA GIGANTE (*Manta birostris*) EN HOLBOX, QUINTANA ROO"**

Presentada por el alumno:

MARTÍNEZ

Apellido paterno

URREA

materno

DANIEL ALEJANDRO

nombre(s)

Con registro:

B	1	3	0	8	6	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

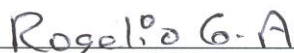
LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis


DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis

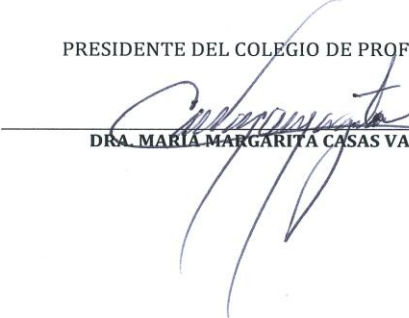

DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ
2º. Director de Tesis


DR. RENÉ FUNES RODRÍGUEZ


DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS


DR. EDUARDO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 2 del mes de Diciembre del año 2015

El (la) que suscribe BM. DANIEL ALEJANDRO MARTÍNEZ URREA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B130864 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA y DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE

LA MANTA GIGANTE (*Manta birostris*) EN HOLBOX, QUINTANA ROO"

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: damtzu@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - hector.villalobos.o@gmail.com

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


BM. DANIEL ALEJANDRO MARTÍNEZ URREA

Nombre y firma del alumno

Agradecimientos

A mis padres Virginia Urrea y Alfredo Martínez por ser un apoyo incondicional en las buenas y en las mejores. Gracias a ustedes he alcanzado una meta más. A hermanos Alfredo y Miguel por su compañía en este caminar que llamamos vida.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) por haberme aceptado en su programa de posgrado y haber sido mi segundo hogar durante este tiempo, así como todo el personal que de alguna forma participo en mi formación académica. A la Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada. Al Proyecto DOMINO de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por haberme facilitado datos e información para la elaboración de este trabajo.

A mis profesores que tuve a lo largo de la maestría, gracias por su tiempo, conocimiento y paciencia. En especial al Dr. Felipe Galván por haberme permitido integrarme a su equipo de trabajo y confiarme este tema de tesis. Dr. Héctor Villalobos y Dr. Eduardo González por su paciencia y asesorías en todo momento. Al Dr. René Funes y Dr. Rogelio González por sus observaciones y atención a este trabajo que no solo es mío, si no, de todos nosotros.

A mi familia paceña cada vez más grande, que si comenzará a nombrar nunca terminaría. A IEMANYA OCEANICA A. C. por permitirme seguir siendo parte de ellos al hacer salidas de campo y participar en sus eventos.

Y a todas aquellas personas que aunque parezca que están muy lejos, realmente están demasiado cerca de mí. Gracias por este tiempo han soportado mis corajes, alegrías, gritos, silencios, cambios de humor y demás locuras.

A todos Wabe matetera ba!!!!

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
GLOSARIO	vi
RESUMEN	viii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	4
OBJETIVOS.....	8
ÁREA DE ESTUDIO	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
CENSOS MARINOS	12
CENSOS AÉREOS	13
FACTORES AMBIENTALES	15
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	16
RESULTADOS.....	18
CENSOS MARINOS	18
CENSOS AÉREOS	20
FACTORES AMBIENTALES	24
<i>Productividad Primaria Neta</i>	24
<i>Temperatura superficial del mar</i>	28
<i>Corrientes Geostróficas.</i>	31
RELACIÓN DE LA ABUNDANCIA DE MANTAS CON LOS FACTORES AMBIENTALES.....	34
DISCUSIÓN	42

CENSOS	42
DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL	44
RELACIÓN CON EL AMBIENTE	45
MIGRACIÓN Y MANEJO	50
CONCLUSIONES	52
RECOMENDACIONES	53
BIBLIOGRAFIA	54
APÉNDICE I.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en la península de Yucatán en el sureste de México. Costas de Holbox e Isla Contoy.	11
Figura 2. Batimetría (resolución de 30", GEBCO, 2014) del área de estudio. Los números en las isóbatas representan la profundidad en metros. Las zonas núcleo se señalan con círculos azules (Az: el Azul; Ca: Norte de Cabo Catoche e IC: Isla Contoy).	14
Figura 3. Áreas naturales protegidas en la costa nororiental de la península de Yucatán y la ruta de vuelo (línea negra gruesa) seguida durante los censos aéreos (tomado de Parra-Venegas <i>et al.</i> , 2011).	14
Figura 4. Distribución geográfica del número de mantas (<i>Manta birostris</i>) avistadas en censos marinos en los meses de mayo a agosto de 2008 (verde) y 2010 (azul). El tamaño del círculo es proporcional al número de individuos. Se incluye para referencia las posiciones de las tres zonas consideradas: el Azul (Az), Norte de Cabo Catoche (Ca) e Isla Contoy (IC).	19
Figura 5. Número de mantas (<i>Manta birostris</i>) avistadas en censos marinos. A) Por mes y año y B) Por sexo durante el 2010 (NR: no hay registro).	20
Figura 6. Número de mantas (<i>Manta birostris</i>) avistadas por mes durante el periodo de 2007 al 2011 en tres áreas del Caribe mexicano: el Azul (Az), Cabo Catoche (Ca) e Isla Contoy (IC).	23
Figura 7. Productividad primaria neta mensual durante un año tipo (2007 al 2011) en la zona de estudio.	25
Figura 8. Series de tiempo de la productividad primaria neta (PPN) en tres zonas núcleo. El Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul).	26
Figura 9. Gráfica de cajas y bigotes de la productividad primaria neta (PPN) con respecto a la zona núcleo (panel izquierdo), a la temporada (panel central) y al año (panel derecho).	27
Figura 10. Temperatura superficial del mar mensual durante un año tipo (2007 al 2011) en la zona de estudio.	29
Figura 11. Series de tiempo de la temperatura superficial del mar (TSM) en tres zonas núcleo. El Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul).	30
Figura 12. Gráficas de cajas y bigotes de la temperatura superficial del mar (TSM) con respecto a la zona núcleo (panel izquierdo), a la temporada (panel central) y al año (panel derecho).	31
Figura 13. Corrientes geostróficas promedio de estudio (2007 al 2011).	32
Figura 14. Series de tiempo de la rapidez de las corrientes geostróficas en las tres zonas núcleo El Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul).	33
Figura 15 Gráficas de cajas y bigotes de la rapidez de las corrientes geostróficas con respecto a la zona núcleo (panel izquierdo), a la temporada (panel central) y al año (panel derecho).	34
Figura 16. Número de mantas (<i>Manta birostris</i>) avistadas mensualmente durante censos aéreos (2007-2011) y marinos (2008 y 2010) (Círculos en panel superior) y su relación con la temperatura superficial del mar (TSM), la productividad primaria neta (PPN) y la rapidez de las corrientes geostróficas (CG) en tres	

zonas núcleo: el Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul). El tamaño de los círculos es proporcional al número de individuos observados....	36
Figura 17. Gráficas en mosaico de las relaciones de asociación entre la abundancia de mantas (<i>Manta birostris</i>) y la temperatura superficial del mar (TSM), productividad primaria neta (PPN) y corrientes geostróficas (CG). Las celdas en rojo representan asociaciones negativas (evitamiento), mientras que las celdas en azul representan asociaciones positivas. El área de los rectángulos es proporcional a la frecuencia de datos en cada asociación.	38
Figura 18 Gráficas en mosaico de las relaciones de asociación entre las zonas núcleo (Az: el Azul; Ca: Cabo Catoche; IC: Isla Contoy) y la temporada de presencia (1) y ausencia (0) de mantas (<i>Manta birostris</i>) con la temperatura superficial del mar (TSM), productividad primaria neta (PPN) y corrientes geostróficas (CG). Las celdas en rojo representan asociaciones negativas (evitamiento), mientras que las celdas en azul representan asociaciones positivas. El área de los rectángulos es proporcional a la frecuencia de datos en cada asociación.	39
Figura 19. Efecto de la productividad primaria neta (PPN) (A), el mes (B), la temperatura superficial del mar (TSM) (C) y la rapidez de las corrientes geostróficas (CG) (D) sobre la abundancia de las mantas en el área de estudio. Las líneas punteadas representan las bandas de confianza al 95 % y las marcas en el eje "x" indican la densidad de los datos.	41
Figura 20. Promedio mensual de la PPN durante 2007.	61
Figura 21. Promedio mensual de la PPN durante 2008.	62
Figura 22. Promedio mensual de la PPN durante 2009.	63
Figura 23. Promedio mensual de la PPN durante 2010.	64
Figura 24. Promedio mensual de la PPN durante 2011.	65
Figura 25. Promedio mensual de la TSM durante 2007.	66
Figura 26. Promedio mensual de la TSM durante 2008.	67
Figura 27. Promedio mensual de la TSM durante 2009.	68
Figura 28. Promedio mensual de la TSM durante 2010.	69
Figura 29. Promedio mensual de la TSM durante 2011.	70
Figura 30. Promedio mensual de las CG durante el 2007.....	71
Figura 31. Promedio mensual de las CG durante el 2008.....	72
Figura 32. Promedio mensual de las CG durante el 2009.....	73
Figura 33. Promedio mensual de las CG durante el 2010.....	74
Figura 34. Promedio mensual de las CG durante el 2011.....	75

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Número total de mantas (<i>Manta birostris</i>) observadas por año durante los censos aéreos.....	21
Tabla II. Número total de mantas (<i>Manta birostris</i>) observadas por mes en los censos aéreos para todo el periodo de estudio (2007 al 2011).....	21
Tabla III. Valores correspondientes a los cuantiles de 0.33 y 0.66 del número de organismos avistados en censos aéreos (CA) y censos marinos (CM); productividad primaria neta (PPN, $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$); temperatura superficial del mar (TSM, en $^{\circ}\text{C}$) y corrientes geostróficas ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$).	35
Tabla IV. Análisis de devianza del modelo aditivo generalizado.	40

GLOSARIO

Ancho de disco (AD). Distancia entre las puntas de las aletas pectorales comúnmente utilizada en batoideos como medida morfométrica.

Devianza. Es una medida del grado de coincidencia de un modelo a los datos, análoga a la suma de cuadrados, cuando la estimación de parámetros se lleva a cabo mediante la maximización de las probabilidades.

Modelos Aditivos Generalizados (GAM por sus siglas en inglés). Modelos estadísticos en los que el predictor lineal (variable de respuesta) está dado por la suma de funciones suavizadoras de las variables predictoras, especificadas por el usuario, y que están relacionadas con la variable de respuesta mediante una función de enlace dependiente de la distribución de los datos (Wood, 2006).

MODIS. Sensor de 36 bandas del satélite Aqua-EOS, Espectrorradiómetro de Imágenes de Resolución Moderada (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*)

PAR. Radiación Fotosintéticamente Activa. Corresponde a la radiación solar en el espectro de luz visible (400-700 nm de longitud de onda).

P^b_{opt} . Coeficiente que determina la eficiencia de asimilación de carbono por hora por parte del fitoplancton. Que se utiliza en el Modelo Generalizado de Producción Vertical (VGPM) (Behrenfeld & Falkowski, 1997)

Productividad Primaria Neta (PPN). Tasa de carbono inorgánico fijado por organismos fotosintéticos, expresada en unidad de área por unidad de tiempo a la cual se le restó el carbono fijado que se utilizó para los diferentes procesos metabólicos del propio organismo.

Resolución espacial. Área geográfica representada en un pixel en las imágenes satelitales. Las más comunes son de 9x9, 4x4 y 1x1 km.

Resolución temporal. Es la Frecuencia de cobertura que proporciona el sensor y a la periodicidad con que este adquiere datos de la misma porción de la superficie terrestre.

Sensor activo. Son aquellos sensores que emiten su propia energía para iluminar a los objetos (Fallas, 2003).

Sensor pasivo. Son los sensores que utilizan la energía reflejada o emitida por los objetos (Fallas, 2003).

Sensor remoto. Dispositivo para obtener la información de un objeto o fenómeno sin estar en contacto directo con este (Schott, 2007).

Surgencia. Es un fenómeno oceanográfico, que ocasiona un movimiento de agua más densa y fría, usualmente rica en nutrientes, hacia la superficie del océano, en sustitución de aguas superficiales más cálidas por lo general libres de nutrientes.

RESUMEN

La manta gigante *Manta birostris* (Myliobatidae) es una especie pelágica que se caracteriza por realizar grandes migraciones, las cuales se han asociado a diferentes condiciones oceanográficas tanto físicas como biológicas, mismas que juegan un papel fundamental en su distribución, movimientos y agregaciones. En este trabajo se analiza la distribución espacio-temporal de la manta gigante y su asociación con la temperatura superficial del mar (TSM), la productividad primaria neta (PPN) y las corrientes geostróficas (CG) en tres zonas núcleo del Caribe Mexicano: Norte de Cabo Catoche (Ca), Isla Contoy (IC) y el Azul (Az). Se realizaron censos en panga registrándose 108 individuos (23 en 2008 y 85 en 2010). En 2010 se identificaron 64 hembras, 9 machos y a 12 individuos no se les pudo determinar el sexo. Por otro lado, del 2007 al 2011 se realizaron censos aéreos mensuales, confirmando la presencia de la especie en el área de estudio de mayo a septiembre. No se encontraron diferencias de abundancia entre localidades ni entre años, pero si entre los primeros dos meses de la temporada de presencia de las mantas (mayo y junio) que tuvieron una mayor abundancia comparada con los demás meses. En cuanto a las variables ambientales, se encontraron diferencias entre localidades, siendo Az el área con TSM mayor y PPN menor comparativamente con IC y Ca, además de ser el área en que se realizó el menor número de avistamientos. También se encontraron diferencias en las condiciones ambientales entre temporadas de presencia y ausencia, presentándose valores de TSM y PPN mayores en la primera. A través de modelos aditivos generalizados se identificó a la PPN y al mes (temporada) como las variables que explican la presencia de *M. birostris* en la zona (devianza explicada 36.7 %). Reafirmando la hipótesis de que esta pudiera ser un área de alimentación.

Palabras clave. Productividad primaria neta, temperatura superficial del mar, corrientes geostróficas, *Manta birostris*, caribe mexicano, modelos aditivos generalizados

ABSTRACT

The giant manta *Manta birostris* (Myliobatidae) is a pelagic species known for performing great migrations, which have been associated with several oceanographic conditions, both physical and biological, which are also key in their distribution, movements and aggregations. In this work, the spatio-temporal distribution of the giant manta and its association with sea surface temperature (SST), net primary productivity (NPP) and geostrophic currents (GC) is analyzed in three core areas of the Caribbean: North of Cabo Catoche (Ca), Isla Contoy (IC) and “el Azul” (Az). During censuses conducted in small boats, a total of 108 individuals were recorded (23 in 2008 and 85 in 2010). In 2010, 64 females and nine males were identified, and 12 individuals remained unsexed. From 2007 to 2011 monthly aerial surveys were conducted, confirming the presence of the species in the study area from May to September. No differences in abundance among sites nor between years were found, while the first two months of the season (May and June) showed greater abundance compared to the other months. As for the environmental variables, differences between localities were observed, Az showed a higher TSM and lower NPP in comparison with IC and Ca, as well as being the area where the least number of sightings took place. Also, differences in environmental conditions between seasons were found, with higher SST and NPP during the mantas presence season. Through generalized additive models, NPP and month (season) were the variables explaining the presence of *M. birostris* in the area (36.7% explained deviance). Reaffirming the hypothesis of which this one could be a feeding area.

Key words: Net Primary productivity, sea surface temperature, geostrophic currents, *Manta birostris*, Mexican Caribbean, Generalized Additive Models

INTRODUCCIÓN

Dentro de los elasmobranquios, las mantas de la familia Myliobatidae (subfamilia Mobulinae) (Bailly, 2015), se clasifican en dos géneros y once especies. Hasta hace unos años se consideraba a la manta gigante del género *Manta* como una sola especie a nivel mundial. Sin embargo, en los últimos años se definieron dos especies de este género (*M. birostris* y *M. alfredi*), las cuales se diferencian por sus patrones de coloración, morfología, hábitos migratorios y distribución geográfica. Habitan en las aguas tropicales de todos los océanos: *M. alfredi* se localiza en el Océano Pacífico occidental, el Océano Índico y en la costa Oeste de África; mientras que *M. birostris* se encuentra en el Océano Pacífico oriental, todo el Océano Atlántico, la costa oriental de África y en Indonesia. Además, se menciona la presencia de una posible tercera especie (*Manta* cf.¹ *birostris*) en el mar Caribe (Marshall *et al.*, 2009; Couturier *et al.*, 2011; Adnet *et al.*, 2012).

Las mantas se consideran uno de los peces marinos migratorios más grandes, llegando a medir hasta 9.1 m de ancho de disco (AD) y pesar cerca de 1,400 kg (Dewar *et al.*, 2008; Luiz *et al.*, 2009). Debido a las características de su historia de vida como la baja tasa reproductiva (una cría cada dos años), periodo de gestación largo (12 meses), maduración sexual tardía (3.37 y 2.80 m de AD en hembras y machos de *M. alfredi*, respectivamente) y crecimiento lento (Marshall & Bennett, 2010; Deakos, 2012), además de factores como la depredación, la pesca incidental o dirigida (Notarbartolo di Sciara & Hillyer, 1989; Duffy & Abbott, 2003; IUCN, 2007) y el uso de sus branquias en la medicina tradicional oriental (Alava *et al.*, 2002), la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) catalogó a las especies del género *Manta* en estado vulnerable (Marshall *et al.*, 2011). Además, está incluida en los apéndices I y II de la Convención sobre la conservación de las especies migratorias de los animales silvestres (CMS) (Graham *et al.*, 2012). El apéndice I de la CMS incluye una lista de las especies migratorias que se encuentran bajo un grado de amenaza, mientras que el apéndice II menciona

¹ El uso de **cf.** en la nomenclatura biológica expresa una posible identidad, o al menos una semejanza entre un nuevo espécimen y una especie o taxón conocido.

a las especies en las que se ha llegado a algún acuerdo internacional para su conservación. En México *M. birostris* fue incluida como especie amenazada dentro del Plan de Acción para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines debido a la poca información biológica disponible, y en la NOM-029-PESC-2006 dentro del principio precautorio (CONAPESCA-INP, 2004; DOF, 2007).

Las migraciones estacionales de las mantas se han asociado a las diferentes condiciones oceanográficas, tanto biológicas como físicas (corrientes oceánicas, fronteras térmicas, transporte y abundancia de fuentes de alimento, etc.), que generalmente juegan un papel importante en su distribución, movimientos y agregaciones (Sims *et al.*, 2003; Cárdenas-Palomo *et al.*, 2010; Couturier *et al.*, 2011; Freedman & Sen Roy, 2012). Por esta razón es de suma importancia evaluar con la mejor precisión posible los stocks de las especies altamente migratorias como *M. birostris* y poder identificar los cambios en las condiciones oceanográficas que alteran su abundancia (Carvalho *et al.*, 2011; Hacothen-Domené *et al.*, 2015).

Las mantas son organismos filtradores, por lo que es común observarlos en zonas de alta productividad primaria y con una biomasa de zooplancton elevada como el Golfo de México, ya sea en solitario o formando grupos pequeños. La búsqueda del alimento es una de las razones por las que estos grandes elasmobranquios realizan migraciones extensas (Cárdenas-Palomo *et al.*, 2010; Couturier *et al.*, 2011). De esta manera la productividad primaria neta (PPN) puede ser una pieza clave que permita comprender de una mejor manera la periodicidad, distribución y abundancia de las mantas en el Caribe (Girondot *et al.*, 2015).

Sin embargo la PPN no es la única variable oceanográfica que pudiera afectar a la manta gigante. Existen varios estudios en los que analizan otras variables como factores que pudieran afectar la abundancia de los elasmobranquios, tales como la temperatura superficial del mar (TSM) de manera directa o como anomalía, la ubicación geográfica (latitud y longitud), la concentración de clorofila *a* (CLO-*a*), la salinidad, el coeficiente de atenuación de la luz, la concentración de nutrientes (nitratos, nitritos, amonio, silicatos y fosfatos), la altura superficial del mar y corrientes geostróficas (CG), entre otros (Cárdenas-Palomo *et al.*, 2010; Anderson *et al.*, 2011b;

Camacho-Bareño, 2013; Marín-Enríquez, 2013; Jiménez-Tello, 2014; Hacohe-Domené, *et al.*, 2015).

En la actualidad, y gracias al avance científico y tecnológico, una de las maneras de evaluar las condiciones oceanográficas es a través de la percepción remota, técnica que permite medir por medio del "color del océano", la PPN, la CLO-a (González-Rodríguez, 2008), el coeficiente de atenuación de la luz y muchos otros, así como la TSM detectado por el infrarrojo. Entre los sensores remotos más utilizados para obtener este tipo de datos se encuentran el CZCS (*Costal Zone Color Scanner*), SeaWiFS (*Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor*), AVHRR (*Advance Very High Resolution Radiometer*) y MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*).

Se han propuesto diferentes modelos matemáticos, algoritmos empíricos y relaciones estadísticas que estiman la PPN a partir de datos de satélites. Los modelos que han dado mejores resultados son los que consideran a la TSM, la CLO-a y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) (González-Rodríguez, 2008). Un ejemplo de estos es el Modelo Generalizado de Producción Vertical (VGPM), de Behrenfeld & Falkowski, (1997) el cual es utilizado en este trabajo.

El caribe mexicano es una de las zonas que atrae una cantidad significativa de turismo el cual se ha incrementado exponencialmente en años recientes, pudiendo llegar a impactar de manera negativa a la población de manta en esa zona. Por esta razón es de gran importancia conocer qué variables oceanográficas afectan la distribución de las mantas y cómo influyen (ya sea de manera directa o indirecta) en su abundancia, para sobre esta base proponer un mejor esquema de manejo de las zonas en las que esta especie se encuentra con mayor frecuencia.

Es por esta razón que el presente estudio tiene como propósito evaluar las condiciones ambientales (PPN, TSM, CG) de las zonas que las mantas frecuentan, y analizar sus posibles relaciones bióticas y abióticas en la costa norte de Quintana Roo durante el periodo comprendido del 2007 al 2011.

ANTECEDENTES

Se han realizado numerosos trabajos alrededor del mundo con el fin de estudiar la ecología de los elasmobranquios. Uno de ellos es el de Carvalho *et al.* (2011) quienes se enfocan en la abundancia espacio-temporal del tiburón azul (*Prionace glauca*) y su relación con la concentración de clorofila *a* (CLO-*a*) y la temperatura superficial del mar (TSM) en las costas de Brasil. Estos autores mencionan la dificultad de estudiar especies de elasmobranquios que son altamente migratorios y cómo las condiciones oceanográficas pueden afectar su abundancia. Usando modelos aditivos generalizados encontraron que la latitud y la longitud son los factores más importantes que influyen en la abundancia de esta especie, seguido por el año, el mes, la TSM y CLO-*a*. Además, Carvalho *et al.* (2011) señalan que los grandes depredadores, como el tiburón azul, suelen ser atraídos a zonas tropicales por la gran disponibilidad de nutrientes que a su vez están asociados con el incremento de presas, lo que indica un rol más importante de la CLO-*a* de lo que el modelo sugiere.

En aguas mexicanas se encuentra el estudio de Ketchum *et al.* (2013) quienes reportan que en la Bahía de la Paz, México, el tiburón ballena (*Rhincodon typus*) se segrega por sexos y por edad. Aunque estos autores consideran que dicha segregación es debida a su comportamiento más que a factores oceanográficos, los machos juveniles (menores a 9 m de longitud total) se localizan cerca de la costa o en zonas de profundidades menores a los 200 m en donde hay una gran cantidad de presas para su rápido crecimiento, mientras que las hembras adultas se encuentran en zonas con más de 200 m de profundidad donde se alimentan de las presas disponibles.

Hacohen-Domené *et al.* (2015) afirman que las zonas cercanas a Holbox, México son sitios de gran importancia para la agregación de tiburón ballena ya que se han llegado a observar hasta 300 individuos en estas aguas. Y son justamente sus características como una productividad primaria alta y temperatura superficial del mar que varía de 23 a 32 °C en el área las que permiten la presencia de tantos organismos. Además mencionan que el norte de Isla Contoy y el sitio llamado "Afuera" o "el Azul" tienen una alta adecuación para que el tiburón ballena

permanezca en dichos lugares, mientras que el norte y noreste de Cabo Catoche tienen una aptitud media y baja respectivamente. También comentan que hay un mayor número de avistamientos de tiburón ballena en los meses de lluvia (junio a octubre), los que coinciden con una alta productividad primaria.

En cuanto a mobúlidos, Canese *et al.* (2011) mencionan que la raya diablo gigante (*Mobula mobular*), especie endémica del Mar Mediterráneo y que llega a medir hasta 5.2 m de AD se distribuye normalmente en aguas profundas, pero en ocasiones suele acercarse a zonas someras. Estos autores mostraron que aunque esta especie es capaz de realizar migraciones verticales de hasta 600 m para alimentarse, pasan cerca del 80 % de su tiempo (tanto de día como de noche) en los primeros 50 m, con una preferencia cercana al 50 % de permanecer en los primeros 10 m. En relación a la temperatura, prefieren estar en aguas con valores mayores a los 25 °C, aunque se les puede encontrar en aguas con temperaturas desde los 20 °C hasta los 29 °C. Canese *et al.* (2011) también señalan que el estrecho de Messina puede ser un punto en donde se reúnen individuos provenientes de diferentes partes del Mediterráneo para alimentarse durante la primavera y hasta mediados del otoño.

En lo que respecta al género *Manta*, Braun *et al.* (2014) utilizaron marcas satelitales para conocer el comportamiento en la columna de agua de *M. alfredi* en el Mar Rojo y relacionarlo con factores físicos. Estos autores encontraron que independientemente de la batimetría del lugar, las mantas normalmente se encuentran por encima de los 50 m, sin embargo, pueden llegar hasta los 432 m. Además pasan la mayor parte del día en aguas someras y durante la noche tienden a irse a aguas profundas para alimentarse.

Otro estudio con *M. alfredi* y su relación con procesos oceanográficos es el de Anderson *et al.* (2011b) quienes mencionan que la distribución de la manta en los 123 atolones de las Maldivas se debe a la estacionalidad del monzón y al efecto de masa de isla. Estos autores comentan que las mayores abundancias de *M. alfredi* se ubicaban del mismo lado del atolón con respecto a la dirección de la corriente. Por ejemplo, durante el monzón de invierno (diciembre a marzo) las corrientes oceánicas fluyen predominantemente hacia el oeste lo que provoca que del lado oeste de los

atolones se incremente la concentración de CLO-a y al mismo tiempo que se observe un mayor número de individuos; y durante el monzón de verano (mayo a octubre) ocurre lo contrario, el flujo de las corrientes es hacia el este y el incremento en los valores de CLO-a y la agregación de mantas ocurren del lado este de los atolones.

Freedman & Sen Roy (2010), en un estudio realizado en la costa este de Estados Unidos durante el periodo 2005 al 2008 e incluyendo observaciones realizadas en 1999, observaron mantas (*M. birostris*) durante todo el año en aguas con una temperatura entre 24 y 27 °C. Estos autores señalan que las mantas se mantuvieron en el borde de la Corriente del Golfo (*Gulf Stream*) ya que presenta ciertas características preferidas por la especie, principalmente su temperatura cálida, además mencionan que la abundancia del zooplancton es una fuente de alimento importante para las mantas y que dicha abundancia tiene una fuerte correlación con los patrones de temperatura y la CLO-a. En cuanto a la abundancia temporal de las mantas, mencionan que febrero fue el mes que presentó mayor abundancia con un total de 40 avistamientos, mientras que 2008 fue el año en que se tuvieron más observaciones, totalizando 43.

Entre los estudios realizados en el Mar Caribe, sitio donde coexisten *M. birostris* y la posible tercera especie *M. cf. birostris*, destaca el de Hinojosa-Álvarez (2008) quien analizó los hábitos alimentarios a través de isótopos estables de ^{13}C , y de ^{15}N . Este autor confirmó que *M. birostris* se alimenta en la surgencia producida por la Corriente de Yucatán y encontró que el valor isotópico cambia de 12 $\delta^{13}\text{C} \text{‰}$, cuando los organismos llegan a esta zona, a 14.5 $\delta^{13}\text{C} \text{‰}$ cuando se marchan, señalando que la principal fuente de carbono proviene de las larvas zoeas de crustáceos. Por su parte el valor isotópico de ^{15}N no mostró cambios, lo que indica que independientemente de donde se encuentre siempre se alimenta de zooplancton.

Damián-Guillén (2014) realizó otro estudio de isótopos estables en Holbox y sus alrededores durante tres años de muestreo (2008, 2010 y 2011), encontrando diferencias significativas en los valores del ^{15}N , lo que sugiere un cambio en la dieta de las mantas, misma que relacionó con las condiciones ambientales que se presentaron en los diferentes años. Por su parte los valores del isótopo ^{13}C no

mostraron diferencias por lo que Damián-Guillén (2014) argumenta que se alimentan en la misma zona. Además menciona que los copépodos y las larvas de peces son los grupos de zooplancton que contribuyen en mayor proporción a la señal isotópica encontrada en las mantas, con un 38 y 36 % respectivamente.

En un estudio de foto identificación, Martínez-Urrea (2013) describe cuatro patrones de coloración diferentes: el típico de *M. birostris*, *Manta* cf. *birostris* cola de ballena, *Manta* cf. *birostris* "T" y *Manta* cf. *birostris* "Negra". Dichos patrones de coloración se basan en la forma de los parches de los hombros, color de la boca y margen ventral-posterior. También realizó un catálogo fotográfico de las mantas en el área de Holbox donde se menciona que hay una mayor abundancia de hembras debido a una posible segregación sexual por poseer hábitos alimentarios diferentes, ya que las demandas energéticas de las hembras son mayores a las de los machos, pues estas tardan más tiempo en madurar e invierten una gran cantidad de energía en aspectos reproductivos como la producción de ovocitos y la gestación; por lo tanto migran a sitios donde hay una gran disponibilidad de alimento.

Otro trabajo sobre patrones de coloración en mantas es el de Ari (2014) quien menciona que la coloración dorsal (parches sobre los hombros, borde marginal de la boca) tienden a intensificarse, volviéndose más blancos unos pocos segundos antes que las mantas tengan alguna clase de interacción social intensa tal como la alimentación, el cortejo o la sola presencia de otro organismo, entre otras, al mismo tiempo aparecen manchas blancas en las puntas de las aletas pélvicas, pectorales y la dorsal. Además de esos cambios rápidos de coloración en la zona dorsal, Ari (2015) menciona que al menos una manta (*M. cf. birostris*) cambió su coloración ventral. Al momento en que la manta fue capturada con fines de investigación su patrón de coloración era característico de *M. cf. birostris* descrito con anterioridad por Marshall *et al.* (2009) y con el paso del tiempo (nueve meses) adquirió la coloración típica de *M. birostris*. Sin embargo, las manchas presentes en el área abdominal no cambiaron en ninguno de los dos estudios, por lo tanto, no hay complicación alguna al momento de querer realizar estudios de foto-identificación.

OBJETIVOS

GENERAL

Determinar la distribución de *Manta birostris* en el Caribe mexicano y su relación con la variabilidad espacio-temporal de las variables ambientales.

PARTICULARES

- Describir los patrones de distribución y la variación espacial y temporal de la abundancia de *M. birostris* en el área natural protegida en el noreste de la Península de Yucatán
- Describir el patrón anual de la productividad primaria neta, la temperatura superficial del mar y de las corrientes geostróficas determinadas por sensores remotos.
- Correlacionar las variables ambientales con la distribución y la variación y espacio-temporal de *M. birostris*.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de México se encuentra influenciado por un sistema de corrientes, entre las cuales se incluyen la corriente de Yucatán, la de Lazo y la de Florida. La primera se extiende desde el noroeste del Mar de Caimán hasta el canal de Yucatán, zona en la que el flujo de la corriente se ve modificado tanto por la topografía como por la temporalidad, teniendo los valores máximos en agosto y los mínimos en noviembre (Shirasago-German, 1991).

La Corriente de Lazo presenta las mayores variaciones en el plano horizontal, llegando a formar dos intrusiones en forma de meandro registradas hasta los 28° de latitud norte; la primera de febrero a julio y la segunda de diciembre a enero. Los meandros forman giros anticiclónicos que viajan al interior del Golfo entre julio y agosto. Dichos giros están asociados con anomalías negativas en el nivel del mar y con el retroceso de la Corriente de Lazo hacia el sur. Además tienen un transporte geostrófico de $7,000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ y una rapidez de $70 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Shirasago-German, 1991).

Por su parte la Corriente de Florida es la continuación de la corriente de Lazo cuando pasa por el estrecho de Florida para convertirse en el sistema de la Corriente del Golfo (*Gulf Stream*) (Shirasago-German, 1991; Alvera-Azcárete *et al.*, 2008).

Además de los giros anticiclónicos que se forman a partir de la intrusión de la Corriente de Lazo en el Golfo, Shirasago-German (1991) menciona que existen giros ciclónicos en la plataforma de Campeche, Texas-Luisiana y Florida. En las plataformas de Texas-Luisiana y Florida los giros ciclónicos están asociados a producción regenerada tanto primaria como secundaria (Teo *et al.*, 2007). El giro ciclónico de Campeche, puede deberse a la formación de un "domo" de agua fría, producto de una corriente generada por una surgencia en la costa norte de la Península de Yucatán o al efecto del viento.

El área de estudio se encuentra en el Caribe mexicano al norte de la península de Yucatán (Fig. 1). Esta zona se caracteriza por tener un talud continental con una pendiente somera que se extiende por más de 240 km. En cuanto al clima, presenta tres estaciones muy marcadas durante el año, la temporada de nortes o frentes fríos de noviembre a febrero con una precipitación de 20-50 mm; la estación seca que va

de marzo a mayo con una precipitación de 0-55 mm y la lluviosa con precipitación mayor a los 500 mm y se presenta durante junio y octubre (Hacohen-Domené *et al.*, 2015).

Además, en la temporada de nortes suelen presentarse vientos de 50-90 km·h⁻¹ y temperaturas menores a 22 °C. En lo que se refiere a la zona costera, esta presenta surgencias que son el producto de la penetración de aguas profundas provenientes del canal de Yucatán, lo que favorece la presencia de grandes filtradores como el tiburón ballena (Hacohen-Domené *et al.*, 2015) y la manta gigante. Dichas surgencias se intensifican durante primavera y verano (Cárdenas-Palomo *et al.*, 2015).

En esta área se encuentran tres áreas naturales protegidas que incluyen zonas marinas y terrestres. Una de ellas es la Reserva de la Biosfera Tiburón Ballena cuyo polígono es exclusivamente marino, mientras que el Área de Protección de Flora y Fauna de Yum Balam incluye una parte terrestre y una parte marina en su polígono que rodea a las comunidades de Holbox y Chiquilá, entre otras pertenecientes al municipio de Lázaro Cárdenas, Quintana Roo. Por su parte Isla Contoy tiene la categoría de Parque Nacional desde 1998 y ocupa tanto superficie terrestre como marina (DOF, 1994; DOF, 1998; DOF, 2009; Cárdenas-Palomo *et al.*, 2015; Hacohen-Domené *et al.*, 2015).

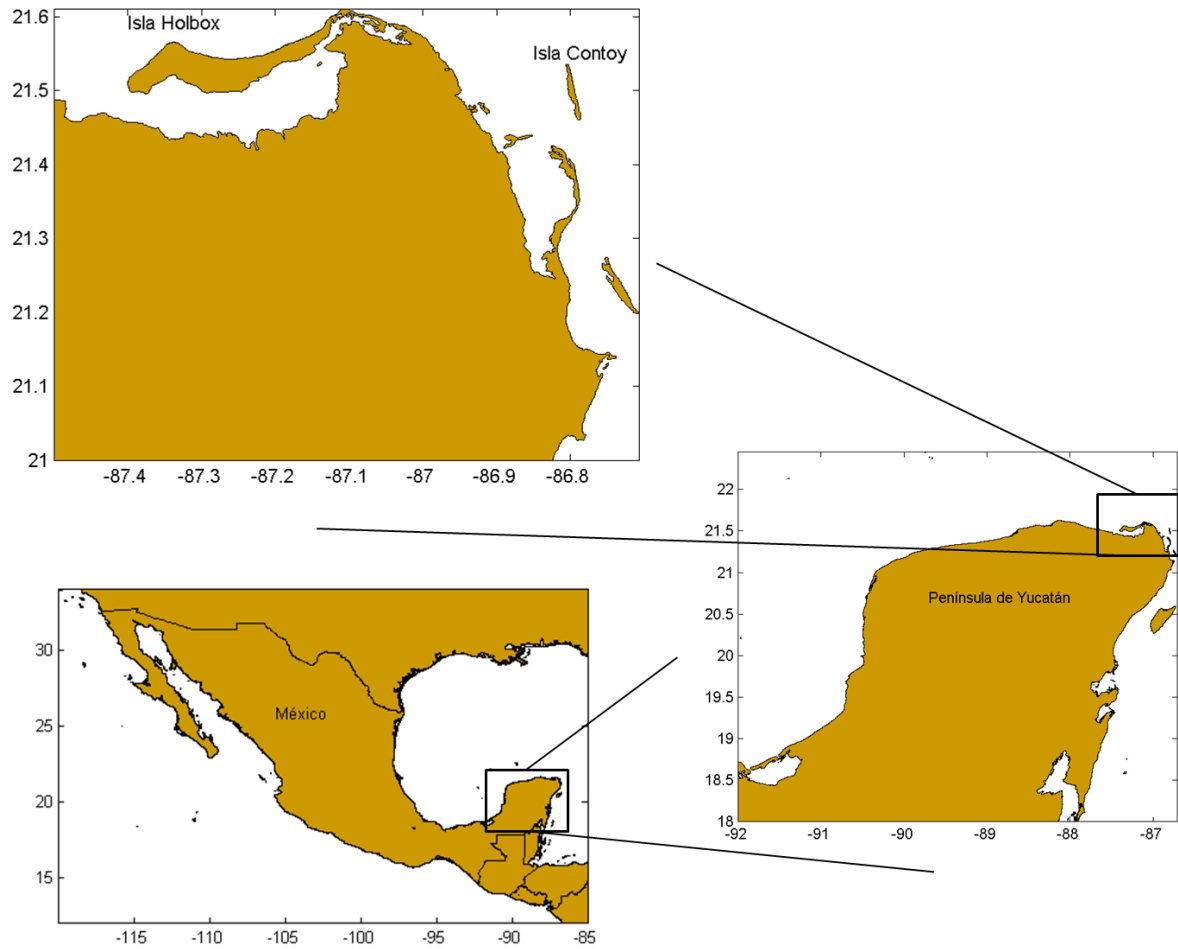


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en la península de Yucatán en el sureste de México. Costas de Holbox e Isla Contoy.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este estudio se analizaron datos provenientes de censos marinos y censos aéreos realizados entre 2007 y 2011 de los cuales se obtuvieron el número de mantas observadas en tiempo y espacio. La información de las variables ambientales (datos geofísicos) se obtuvo de los sitios web que se mencionan en la sección de Factores Ambientales.

CENSOS MARINOS

En los meses de mayo a agosto del 2008 y 2010 se realizaron avistamientos de manta gigante en la zona marina que corresponde al Área de Protección de Flora y Fauna de Yum Balam, en la Reserva de la Biosfera de Tiburón Ballena y en Isla Contoy (Fig. 2).

Los avistamientos se realizaron en una embarcación tipo panga de 27 pies de eslora equipada con motores fuera de borda. El patrón de muestreo consistió en transectos realizados al azar en cada una de las tres áreas o en sitios en los que los prestadores de servicios turísticos habían visto mantas. Una vez que se localizaba un grupo de mantas se registraba la posición geográfica del avistamiento, el número de individuos presentes y de ser posible el sexo de los organismos observados. Dichos sitios se siguieron visitando durante los días posteriores.

La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) anual y mensual se calculó dividiendo el número de organismos vistos entre el total de días en los que se hubo avistamientos efectivos. Se definió el día con avistamiento efectivo cuando al menos una manta fue observada.

Se realizaron mapas de la distribución geográfica del número de organismos avistados por mes y para cada año agregando los avistamientos en cuadrantes de 1 minuto. Para comparar el número de avistamientos entre años, se elaboró un histograma del número de organismos observados en toda la zona de estudio. En el caso del 2010 cuando fue posible determinar el sexo de las mantas, además se construyó un histograma del número de individuos de cada sexo por mes. Los

análisis estadísticos, figuras y mapas se hicieron con ayuda del lenguaje de programación R (R Core Team, 2015) y Matlab (Matlab toolbox 2013a).

CENSOS AÉREOS

Durante el 2007 y hasta el 2011 se realizaron censos aéreos mensuales en colaboración con el proyecto DOMINO de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) sobrevolando Yum Balam, la reserva de la biosfera Tiburón Ballena, Isla Contoy y el Azul o "afuera". Dichos censos estuvieron enfocados en la búsqueda y conteo del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en los sitios antes mencionados en cada uno de los meses del año. Además del tiburón ballena, también se registró el número de mantas vistas en cada uno de los vuelos, así como tortugas marinas (*Chelonia mydas*, *Eretmochelys imbricata* y *Caretta caretta*), delfines (*Tursiops truncatus*, *Stenella attenuata*, *Stenella frontalis*, *Steno bredanensis*, *Grampus griseus*) y mantas del género *Mobula*.

El número de avistamientos se asignó a tres zonas núcleo según su cercanía: al Norte de Cabo Catoche (Ca) (21° 44.6' N, 87° 6.6' O), esta zona se encuentra dentro de los límites entre Yum Balam y la reserva de la biosfera Tiburón Ballena; Norte de Isla Contoy (IC) (21° 34.8' N, 87° 7' O); y el Azul (Az) (21° 33.2' N, 86° 38.3' O) (Fig. 2). En la Figura 3 se muestran los límites de las áreas naturales protegidas, así como la ruta de vuelo que se siguió durante los censos aéreos.

Para explorar si existen diferencias entre el número de individuos avistados en cada zona núcleo, por año y por mes se aplicaron análisis de varianza de una vía (anova) (Daniel, 1995). En el caso encontrar diferencias se aplicó una prueba post hoc de Tukey.

Dado que para los censos aéreos solo se tuvo acceso a las coordenadas de las zonas núcleo y no a la posición geográfica exacta de los avistamientos de mantas, no fue posible realizar mapas para describir su distribución espacial. Sin embargo se elaboraron gráficas de barra comparativas del número de avistamientos por mes y por año en cada zona núcleo.

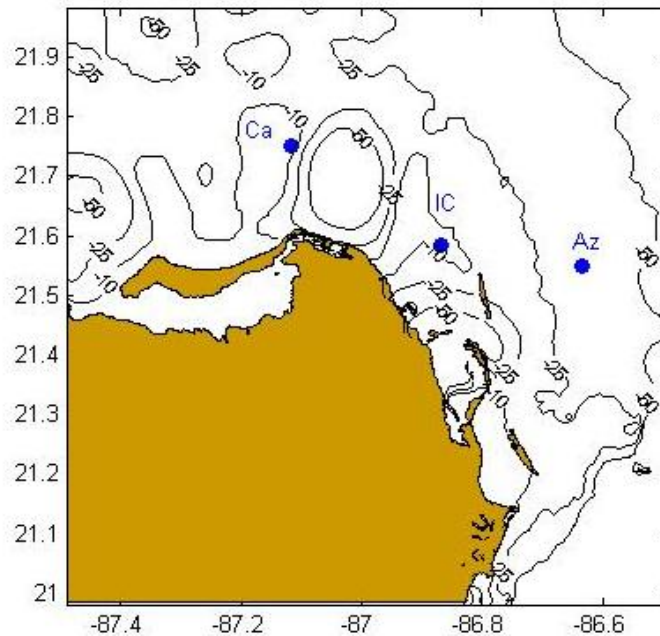


Figura 2. Batimetría (resolución de 30'', GEBCO, 2014) del área de estudio. Los números en las isóbatas representan la profundidad en metros. Las zonas núcleo se señalan con círculos azules (Az: el Azul; Ca: Norte de Cabo Catoche e IC: Isla Contoy).

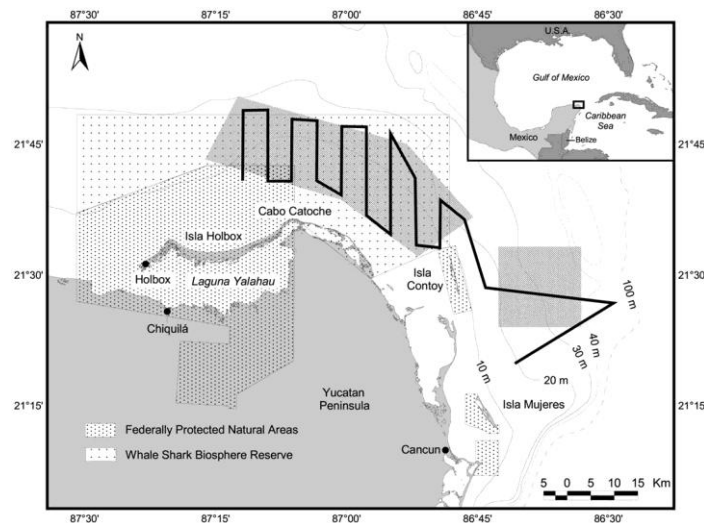


Figura 3. Áreas naturales protegidas en la costa nororiental de la península de Yucatán y la ruta de vuelo (línea negra gruesa) seguida durante los censos aéreos (tomado de Parra-Venegas *et al.*, 2011).

FACTORES AMBIENTALES

Se obtuvieron datos de Productividad Primaria Neta (PPN) a partir de imágenes mensuales del 2007 al 2011 con una resolución espacial de 9 x 9 km pertenecientes a la base de datos de la Universidad de Oregón². Dichas imágenes son un producto derivado del sensor MODIS-AQUA utilizando el Modelo Generalizado de Producción Vertical (VGPM) descrito por Behrenfeld & Falkowski (1997). Este modelo considera la biomasa de fitoplancton expresada como la clorofila *a* (*CLO-a*, mg CLO-a·m⁻³), la irradiancia de las horas luz en un día (*D_{irr}*, h), la profundidad de la zona eufótica (*Z_{eu}*, m), la atenuación de la radiación fotosintéticamente activa (*f(PAR)*, E·m⁻²·d⁻¹) y el *P_{opt}^b* (mg C·mg CLO-a·h⁻¹) que es la tasa de fijación máxima de carbono inorgánico de una biomasa de fitoplancton dada y de parámetros ecofisiológicos del mismo, principalmente la temperatura superficial del mar. La PPN queda expresada como miligramos de carbono por metro cuadrado por día (mg C·m⁻²·d⁻¹).

$$PPN = CLO-a * f(PAR) * P_{opt}^b * D_{irr} * Z_{eu}$$

Se utilizaron imágenes de temperatura superficial del mar (TSM) de la página web *OceanColor* perteneciente a la NASA³, mismas que fueron generadas a partir del sensor MODIS-AQUA con una resolución espacial de 4 x 4 km en el nadir y una resolución temporal mensual durante el periodo de 2007 al 2011.

Así mismo se utilizaron los componentes vectoriales de longitud y latitud de las corrientes geostróficas (CG) desde el sitio del proyecto CNES/CLS Aviso/Altimetry⁴. La resolución espacial fue de un tercio de grado y en escala temporal de una semana, también durante el periodo de 2007 al 2011.

Cada una de las variables ambientales, se organizó en un tensor (matriz o arreglo de más de dos dimensiones, tres en este caso) con la información de

² <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>

³ <http://www.oceancolor.gsfc.nasa.gov>

⁴ <http://www.aviso.oceanobs.com>

longitud, latitud, fecha y la magnitud de la variable correspondiente por pixel. Los límites del tensor fueron de 21° a 22° de latitud norte y 87.4° a 86.4° de longitud oeste. Con esta información se elaboraron mapas mensuales para observar la variación espacio-temporal de las variables ambientales por año. Además, para simplificar la presentación de los resultados, se promediaron los valores de cada mes de los cinco años considerados, representando dichos promedios como el año tipo. En particular para las corrientes geostróficas, además del promedio aritmético se calculó el promedio utilizando las coordenadas polares de los componentes vectoriales para identificar posibles diferencias en dirección y magnitud de las corrientes, al no observarse diferencias se trabajó con los promedios aritméticos. De cada uno de los tensores se obtuvieron los valores más cercanos a las diferentes zonas núcleo (IC, Ca y Az) para crear series de tiempo que permitieran identificar si existían diferencias en las variables geofísicas entre las zonas núcleo y para relacionarlas con el número de mantas observadas. La elaboración de tensores, mapas y series de tiempo se hizo con el programa Matlab (Matlab toolbox 2013a) mientras que el análisis estadístico se realizó en el programa R (R Core Team, 2015).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Además de los análisis mencionados para la información de censos marinos y aéreos, para cada variable ambiental se realizaron pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y de homocedasticidad de Bartlett y se buscaron diferencias entre las zonas núcleo, entre temporadas (presencia: mayo-septiembre; ausencia: octubre-abril) y entre años utilizando anova o de ser necesario su contraparte no paramétrica (Daniel, 1995).

Con el fin de explorar las relaciones entre la abundancia de las mantas, las variables ambientales, la zona núcleo y las temporadas de presencia y ausencia de mantas se utilizaron tablas de contingencia y gráficas de mosaico (Friendly, 1994; Meyer *et al.*, 2005). Dado que el análisis de tablas de contingencia requiere variables factoriales o cualitativas, para cada variable numérica X se definieron intervalos para

valores bajos, medios y altos de acuerdo con los cuantiles de 0.33 y 0.66. El intervalo donde $X < 0.33$ se denominó como bajo, el intervalo medio fue aquel en donde $0.33 < X < 0.66$ y el intervalo alto quedó definido por los valores de $X > 0.66$.

Por último, con el mismo propósito se utilizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM), Los GAM representan una generalización de los modelos lineales donde la parte del predictor lineal es especificado como una suma de funciones suavizadoras de las variables predictivas (Wood, 2006). En el caso de la abundancia de mantas, el modelo quedó construido de la siguiente manera:

$$AM = f_1(PPN) + f_2(TSM) + f_3(CG) + f_4(mes)$$

Donde AM representa la abundancia de las mantas, mientras que las variables ambientales (PPN , TSM , CG) y la variable mes fueron las variables predictivas. En esta ecuación f_x representa la función suavizadora de la variable predictiva correspondiente. Dada la naturaleza de los datos se utilizó la distribución gaussiana cuya función de enlace es la función identidad (Wood, 2006).

RESULTADOS

CENSOS MARINOS

Durante el 2008 hubo siete días de avistamiento efectivo y una CPUE de 3.28 mantas·día⁻¹, mientras que en el 2010 fue de 7.81 mantas·día⁻¹ con 11 días de avistamiento efectivo.

En la Figura 4 se muestra la distribución del número de mantas observadas en los censos marinos para los meses de mayo a agosto del 2008 y 2010. En el 2008 las mantas permanecieron en las cercanías de Isla Contoy durante mayo y junio mientras que en agosto se desplazaron al área al norte de Cabo Catoche permaneciendo alejadas de la costa. Durante 2010 las mantas mostraron una mayor abundancia en la costa de Cabo Catoche en el mes de mayo; en junio se encontraron en Isla Contoy; para julio se localizaron dos grupos, uno con mayor abundancia al norte de Cabo Catoche (alejado de la costa) y el segundo en Isla Contoy, en el mes de agosto permanecieron al norte de Cabo Catoche.

La mayor abundancia de mantas se presentó en agosto de ambos años, con 12 avistamientos para el 2008 y 37 en el 2010. El mes en el que se registró la menor cantidad de avistamientos en el 2008 fue julio, mientras que en el 2010 fue junio con 0 y 10 avistamientos respectivamente (Fig. 5A). Durante el 2010 fue posible determinar el sexo de los organismos avistados, observándose un total de 9 machos y 64 hembras. Mayo fue el mes con mayor abundancia de machos; mientras que agosto lo fue para las hembras. En el mes de junio no fue posible determinar el sexo de ningún individuo (Fig. 5B).

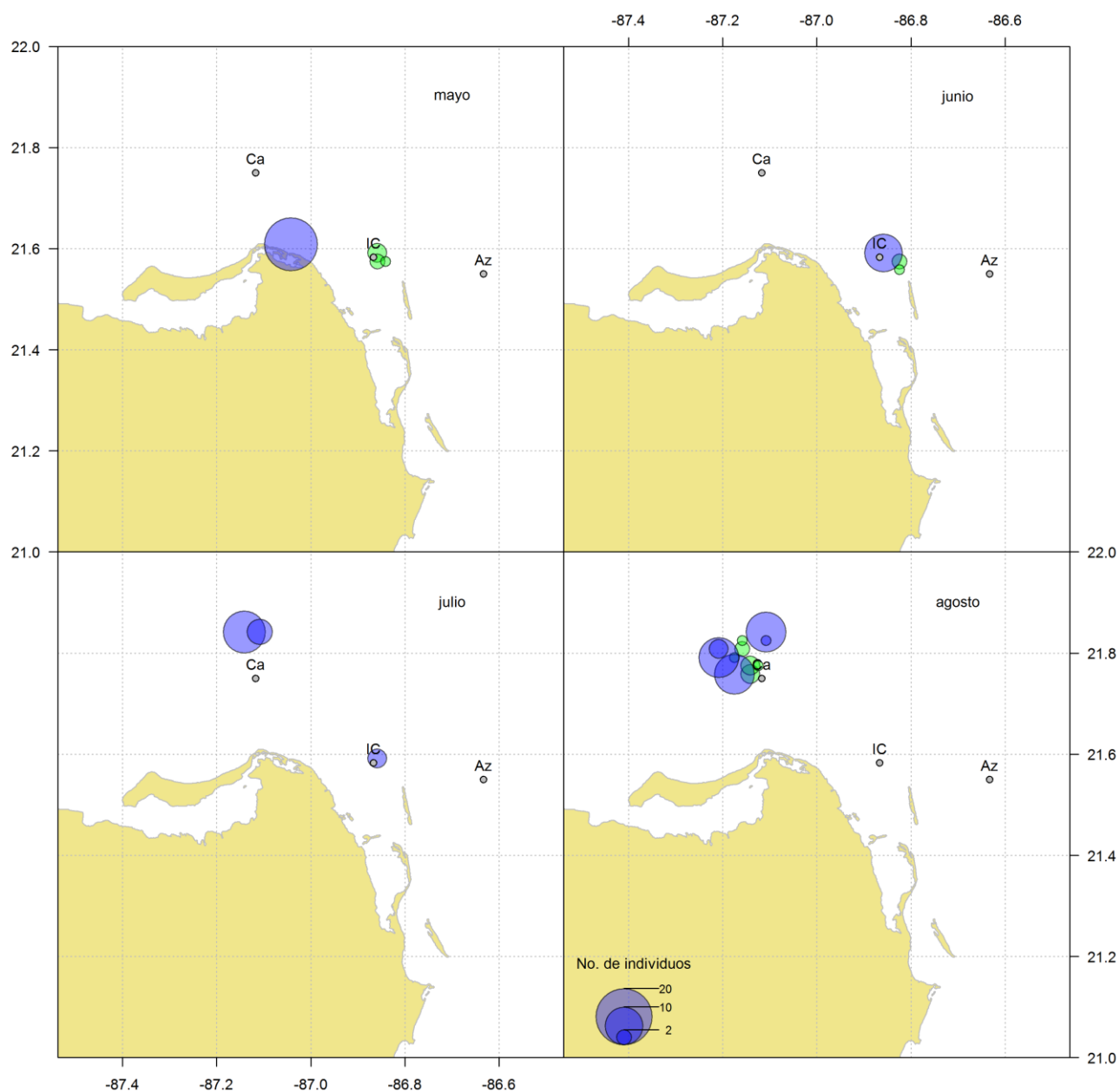


Figura 4. Distribución geográfica del número de mantas (*Manta birostris*) avistadas en censos marinos en los meses de mayo a agosto de 2008 (verde) y 2010 (azul). El tamaño del círculo es proporcional al número de individuos. Se incluye para referencia las posiciones de las tres zonas consideradas: el Azul (Az), Norte de Cabo Catoche (Ca) e Isla Contoy (IC).

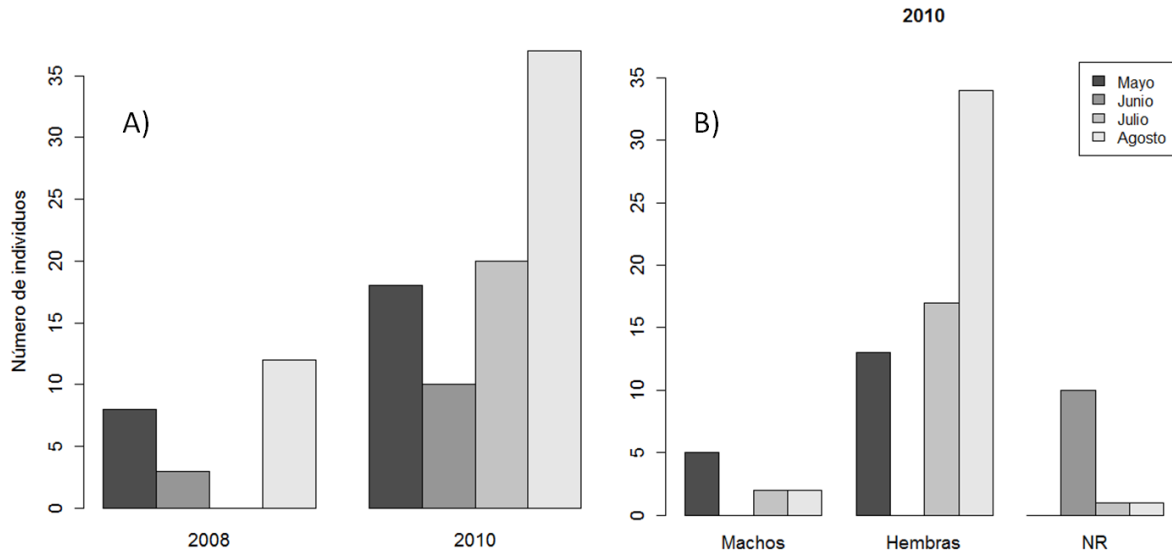


Figura 5. Número de mantas (*Manta birostris*) avistadas en censos marinos. A) Por mes y año y B) Por sexo durante el 2010 (NR: no hay registro).

CENSOS AÉREOS

A partir de los censos aéreos se observó un total de 1,419 organismos durante el periodo del 2007 al 2011. El lugar que presentó una mayor abundancia fue Isla Contoy (601 organismos vistos) seguido de Cabo Catoche (574) y el Azul (240), sin embargo no se encontraron diferencias estadísticas significativas ($F_{(2/40)} = 0.486$, $p = 0.619$). El 2010 fue el año con el mayor número de avistamientos con un total de 556, mientras que el que tuvo menos avistamientos fue el 2007 con 123 individuos (Tabla I), aunque no se encontraron diferencias significativas en la variación interanual de la abundancia de mantas ($F_{(4/38)} = 1.836$, $p = 0.142$). En cuanto a los meses, agrupando todo el periodo de estudio, en junio se registró el mayor número de avistamientos con un total de 482, mientras que el mes con menos organismos vistos fue septiembre con 156 individuos (Tabla II). En este caso se encontró una diferencia significativa entre la abundancia mensual de las mantas ($F_{(5/37)} = 5.34$, $p < 0.001$), destacando los meses de mayo y junio con el mayor número de avistamientos respecto a los demás meses ($p < 0.36$). Dado que los censos aéreos se realizaron durante todos los

meses, este resultado delimita bien la temporada de presencia (mayo a septiembre) de la especie en la zona de estudio. Cabe mencionar que durante el 2007 se observaron tres individuos durante en el mes de febrero, uno en Cabo Catoche y dos en Isla Contoy.

Tabla I. Número total de mantas (*Manta birostris*) observadas por año durante los censos aéreos.

Año	Mantas observadas
2007	123
2008	146
2009	276
2010	556
2011	316

Tabla II. Número total de mantas (*Manta birostris*) observadas por mes en los censos aéreos para todo el periodo de estudio (2007 al 2011).

Mes	Mantas observadas
febrero	3
mayo	368
junio	482
julio	195
agosto	215
septiembre	156

El número de mantas observadas por mes del 2007 al 2011 en cada una de las zonas núcleo se muestra en la Figura 6. En Isla Contoy no se observaron individuos durante el 2007 ni en mayo ni junio de 2008, mientras que en 2009 únicamente se avistaron en el mes de agosto. En los dos años siguientes se observó una predominancia al inicio de la temporada. En cambio en el área de Cabo Catoche la presencia de las mantas fue relativamente constante durante todo el periodo de

estudio, con excepción de mayo del 2008 cuando no se avistó ningún individuo y 2009 en que únicamente se observaron mantas durante el mes de agosto, al igual que en Isla Contoy. Por último, en el Azul la mayoría de los avistamientos se realizó durante el 2009 en los meses en que ningún individuo fue observado en las otras dos áreas (junio, julio y septiembre). En esta área no se observaron mantas durante el 2007 ni en 2008 y solamente unos pocos organismos en julio de 2010 y de julio a septiembre de 2011

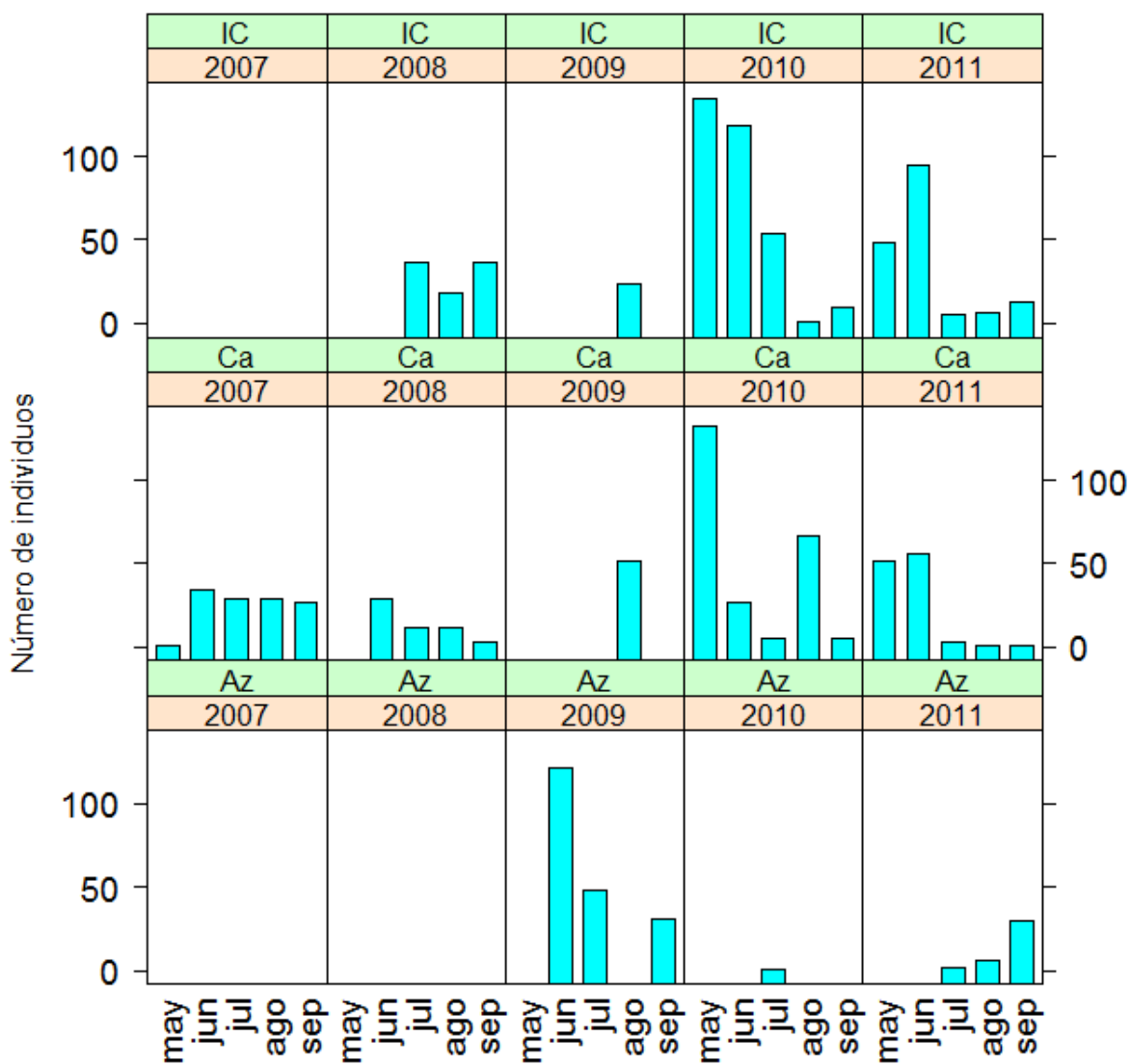


Figura 6. Número de mantas (*Manta birostris*) avistadas por mes durante el periodo de 2007 al 2011 en tres áreas del Caribe mexicano: el Azul (Az), Cabo Catoche (Ca) e Isla Contoy (IC).

En cuanto a los meses de avistamiento, se observó una mayor abundancia de organismos en los meses de mayo a julio tanto en Isla Contoy como en Cabo Catoche durante el 2010 y 2011. Mientras que en el 2009 las mayores abundancias se encontraron en el Azul, exceptuando en el mes de agosto, mes en el cual se

registraron los únicos avistamientos para Isla Contoy y Cabo Catoche en dicho año (Fig. 6).

FACTORES AMBIENTALES

Productividad Primaria Neta

El año tipo de la productividad primaria neta presentó a lo largo de todo el año los valores más bajos ($< 1,000 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) se observaron al este de la zona de estudio, mientras que en los alrededores de la Isla Holbox, Cabo Catoche e incluso al Oeste de Isla Contoy se observa un incremento progresivo de la productividad primaria a partir de enero, pasando de aproximadamente $2,000 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ hasta alcanzar los valores más altos ($4,500 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) y su máxima extensión espacial de junio a agosto, para disminuir nuevamente hacia el final del año (Fig. 7). Este comportamiento es más o menos estable en cada uno de los años analizados (ver Apéndice I).

En lo que respecta a la variación temporal, en la Figura 8 se muestran las series de tiempo de los valores de PPN en las tres zonas núcleo. Se observa que en el Azul se presentaron los valores más bajos, con una media de $1,012 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ mientras que en Cabo Catoche e Isla Contoy estuvieron entre $1,000 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ y $5000 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, con valores promedio de $2,728$ y $2,689 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, respectivamente. También se observa en las dos zonas más productivas un claro patrón estacional con valores máximos durante los meses de mayo a septiembre, que coinciden con la temporada de presencia de mantas. En cambio en el Azul no se observa un patrón estacional claro.

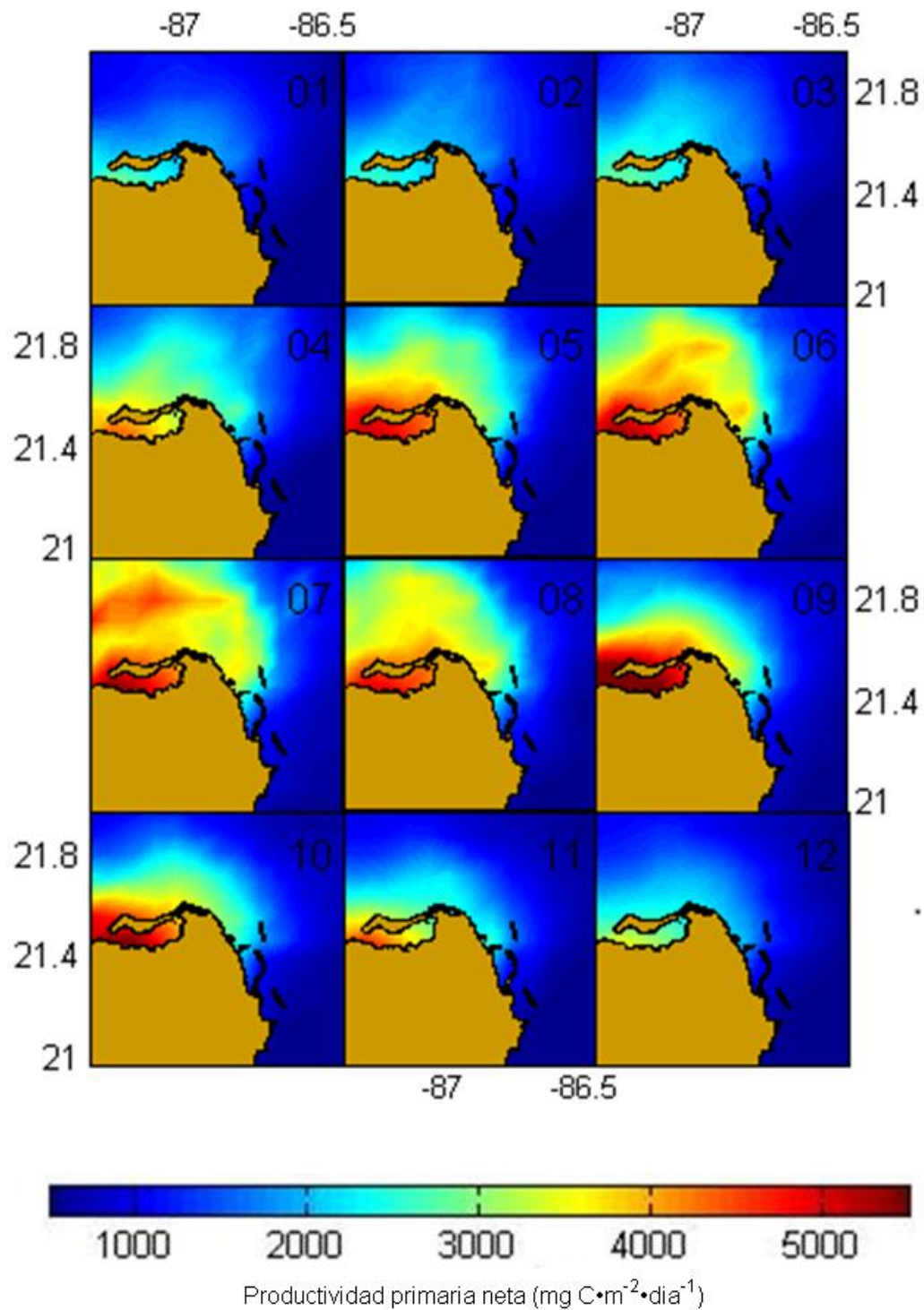


Figura 7. Productividad primaria neta mensual durante un año tipo (2007 al 2011) en la zona de estudio.

La PPN máxima en todo el periodo de estudio fue de $5,070 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ que se presentó en el mes de junio en Isla Contoy; mientras que el valor más bajo fue de $670 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en el mes de enero en el Azul, ambos durante el 2010 (Fig. 8).

Para cada año los valores más altos de la PPN fueron de $4,100 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ registrado en Cabo Catoche (agosto de 2007); $4,840 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en Isla Contoy (agosto de 2008); $5,000 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en Cabo Catoche (junio de 2009); $5,070 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en Isla Contoy (junio de 2010) y $4,364 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ registrado en Isla Contoy (de 2011) (Fig. 8).

Por su parte los valores mínimos anuales se registraron en el Azul siendo de $680 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (mayo de 2007); $770 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (enero de 2008); $660 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (febrero de 2009); $660 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (enero de 2010) y $690 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (mayo de 2011).

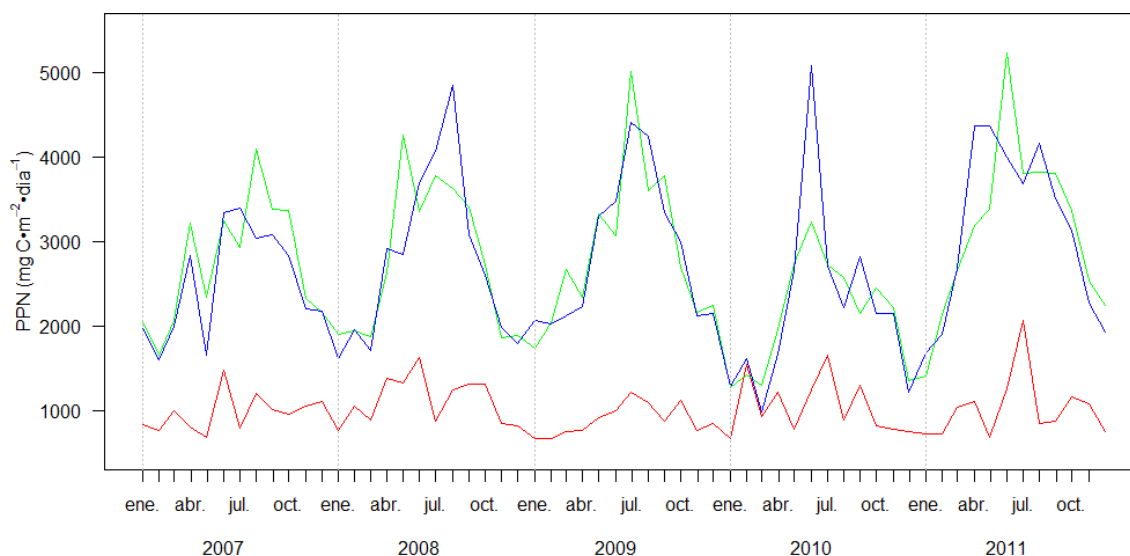


Figura 8. Series de tiempo de la productividad primaria neta (PPN) en tres zonas núcleo. El Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul).

La PPN tuvo una distribución normal ($D = 0.098$, $p = 0.062$), aunque las variancias por zona no fueron homogéneas ($K^2 = 73.94$, g.l. = 2, $p < 0.01$), por lo que la comparación se hizo mediante la prueba de Kruskal-Wallis, encontrándose diferencias entre las zonas núcleo ($\text{Chi}^2 = 111$, g.l. = 2, $p < 0.01$), así como entre temporadas de presencia o ausencia de las mantas ($\text{Chi}^2 = 25.153$, g.l. = 1, $p < 0.01$),

sin embargo no se encontró diferencia entre los años ($\chi^2 = 4.793$, g.l. = 4, $p = 0.309$). Estos resultados se aprecian gráficamente en la Figura 9. En el panel izquierdo se presenta la gráfica de cajas y bigotes de la PPN por zona núcleo, con diferencias claras entre el Azul que presentó los valores más bajos y las otras dos zonas que se comportan de manera similar. En el panel central se observa que durante la temporada de presencia de mantas los valores de productividad son más altos. Por último, en el panel de la derecha se presentan los valores de PPN por año, mostrando un comportamiento similar a lo largo de los cinco años analizados.

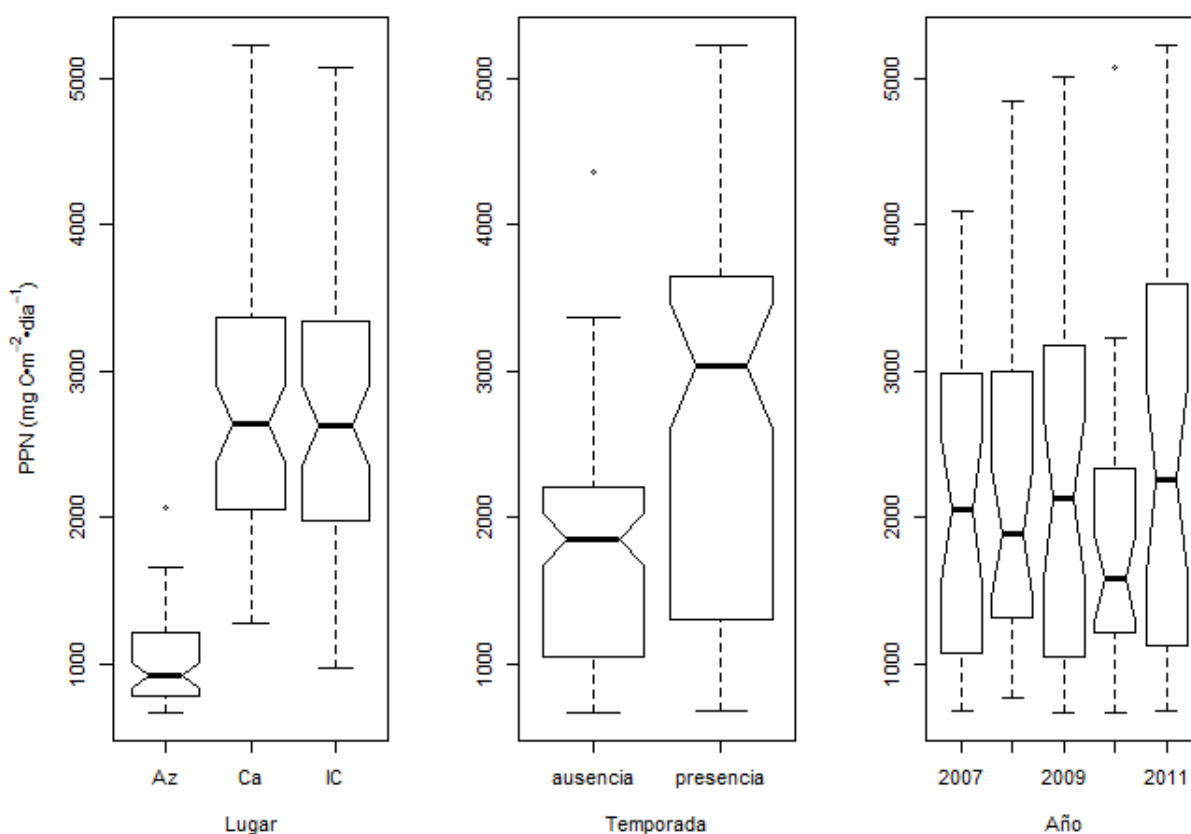


Figura 9. Gráfica de cajas y bigotes de la productividad primaria neta (PPN) con respecto a la zona núcleo (panel izquierdo), a la temporada (panel central) y al año (panel derecho).

Temperatura superficial del mar

De manera similar a la PPN la temperatura superficial del mar (TSM) mantuvo una oscilación anual similar en todos los años analizados (ver Apéndice I). El comportamiento del año tipo muestra un ciclo estacional claro, con temperaturas bajas en invierno, un incremento paulatino en primavera hasta alcanzar los valores más altos en verano (agosto y septiembre), para comenzar a bajar en otoño. Es posible distinguir dos zonas durante todo el año diferenciadas por sus temperaturas. La zona templada, ubicada en la parte norte de Isla Holbox y que limita de manera longitudinal con Isla Contoy, mientras que la zona cálida ocupa la costa este de la península de Yucatán. A lo largo del año la zona templada se mantuvo uno o dos grados Celsius por debajo de la zona cálida. Durante el invierno la zona templada presenta temperaturas promedio de 24.4 °C, mientras que en la zona cálida predominan temperaturas de 25.8 °C. En primavera, la temperatura promedio en la zona templada fue de 25.7 °C, mientras en la cálida la temperatura se incrementó hasta 27.4 °C. En verano las temperaturas promedio de ambas zonas fueron de 28 y 29.3 °C, respectivamente. Por último, en otoño la región templada presentó temperaturas de 26.3 °C y la cálida de 27.4 °C en promedio (Fig. 10).

Los valores extremos de temperatura superficial del mar se registraron en el 2009. La TSM máxima fue de 30.1 °C y se registró en el Azul durante septiembre, mientras que la TSM mínima fue de 22.9 °C en Cabo Catoche durante febrero.

En las series de tiempo de la TSM el ciclo estacional se hace evidente en las tres zonas núcleo (Fig. 11). En todos los meses de todos los años en el Azul se registraron temperaturas más altas, mientras que en Isla Contoy y Cabo Catoche las temperaturas fueron similares, aunque ligeramente más altas en la primera zona.

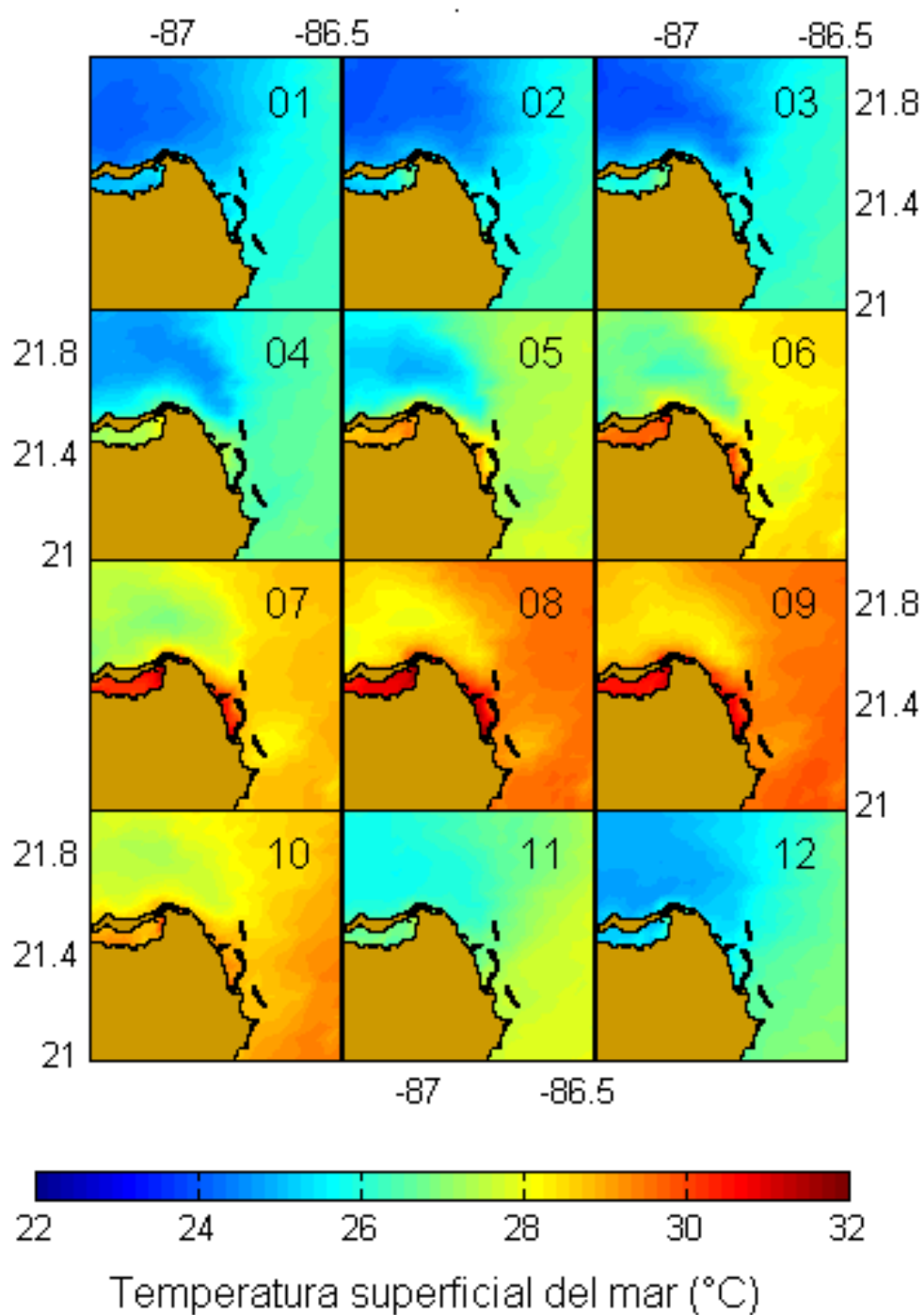


Figura 10. Temperatura superficial del mar mensual durante un año tipo (2007 al 2011) en la zona de estudio.

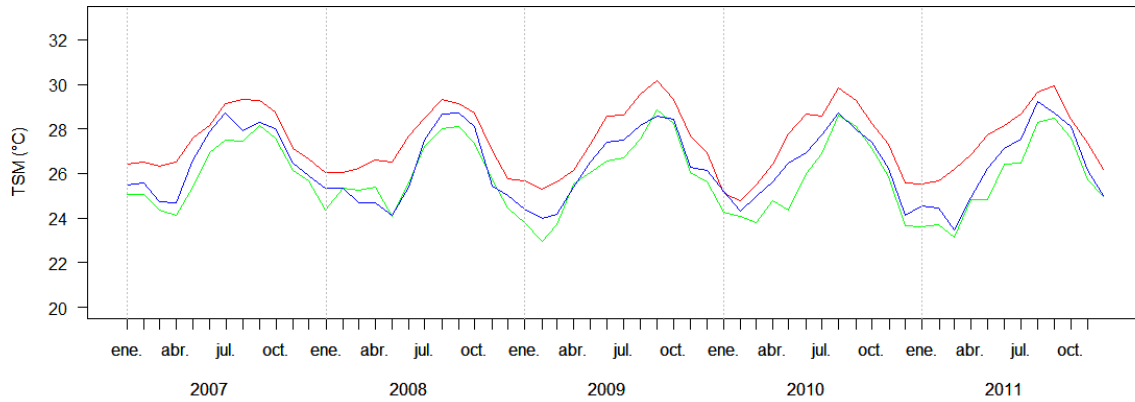


Figura 11. Series de tiempo de la temperatura superficial del mar (TSM) en tres zonas núcleo. El Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul).

En la Figura 12 se presenta la comparación de los valores de TSM por zona núcleo (panel izquierdo), por temporada (panel central) y por año (panel derecho). Los datos de TSM se comportaron de manera normal ($D = 0.066$, $p = 0.4124$) y fueron homocedásticos ($K = 0.551$, g.l. = 2, $p = 0.759$) por lo que para probar las diferencias se aplicaron anovas. Dichas pruebas confirmaron diferencias en la TSM entre localidades ($F_{(2/177)} = 16.81$, $p < 0.01$), resultando el Azul (TSM promedio de $27.46\text{ }^{\circ}\text{C}$) diferente a Cabo Catoche ($25.85\text{ }^{\circ}\text{C}$) e Isla Contoy ($26.35\text{ }^{\circ}\text{C}$) ($p < 0.01$ en ambos casos). En el caso de la comparación entre temporadas, también se encontraron diferencias significativas ($F_{(1/178)} = 91.43$, $p < 0.01$). Por último, con relación a la variación interanual de la TSM no se encontraron diferencias entre los años ($F_{(4/175)} = 0.3883$, $p = 0.817$) (Fig. 12).

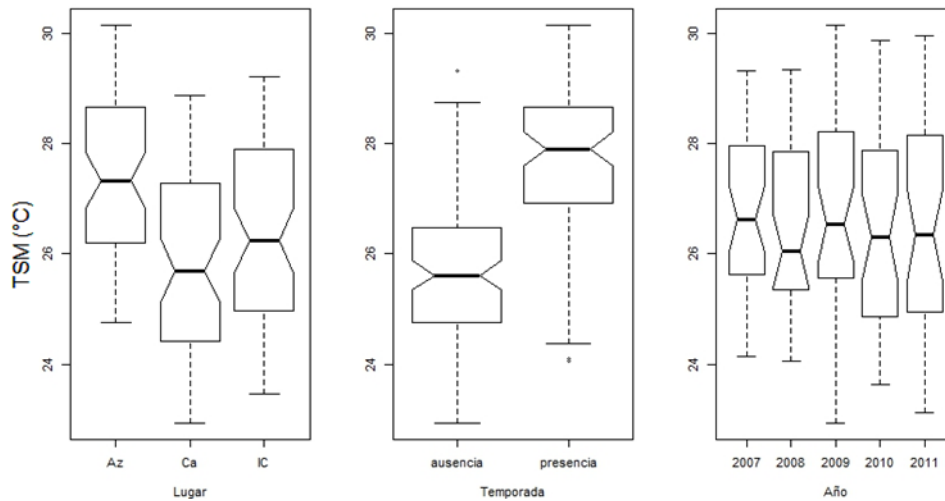


Figura 12. Gráficas de cajas y bigotes de la temperatura superficial del mar (TSM) con respecto a la zona núcleo (panel izquierdo), a la temporada (panel central) y al año (panel derecho).

Corrientes Geostróficas.

En la Figura 13 se presentan los vectores de velocidad promedio de las corrientes geostroficas, los cuales se describen por la rapidez con la que se desplazan y su dirección. A partir de la observación de estos vectores para cada año se hace evidente una alta variabilidad tanto en rapidez como en dirección (Apéndice I), por lo que la descripción del año tipo en la Figura 13 debe considerarse con reservas.

Durante el periodo de estudio no se distinguió ningún patrón estacional en la rapidez de las corrientes, aunque la dirección de las mismas sugiere que en la costa este de la Península de Yucatán durante los meses de enero y febrero se presentan fuertes corrientes en dirección suroeste, las cuales se desvían hacia el oeste en marzo. Dicha desviación continúa pronunciándose hasta abril, mes en el que se dirigen al norte. Durante mayo y junio la dirección y velocidad de la corriente se mantienen constantes ($20 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ en dirección norte), sin embargo, para julio la velocidad comienza a disminuir y en agosto su dirección es con rumbo noreste. A

partir de septiembre y hasta diciembre la dirección de las corrientes es hacia el sur con una rapidez variable (Fig. 13).

La variabilidad de las CG también es evidente en las series de tiempo por zona núcleo (Fig. 14). La rapidez promedio fue de $9 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ con un máximo de $23.7 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en Cabo Catoche y un mínimo de $1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en el Azul registrados en los meses de noviembre y julio respectivamente. Para el 2008 la CG media fue de $7.8 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, en el mes de agosto en el Azul se registró la CG más rápida con un valor de $18 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ mientras que en Isla Contoy se obtuvo el valor mínimo $0.7 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ durante el mes de enero (Fig. 14).

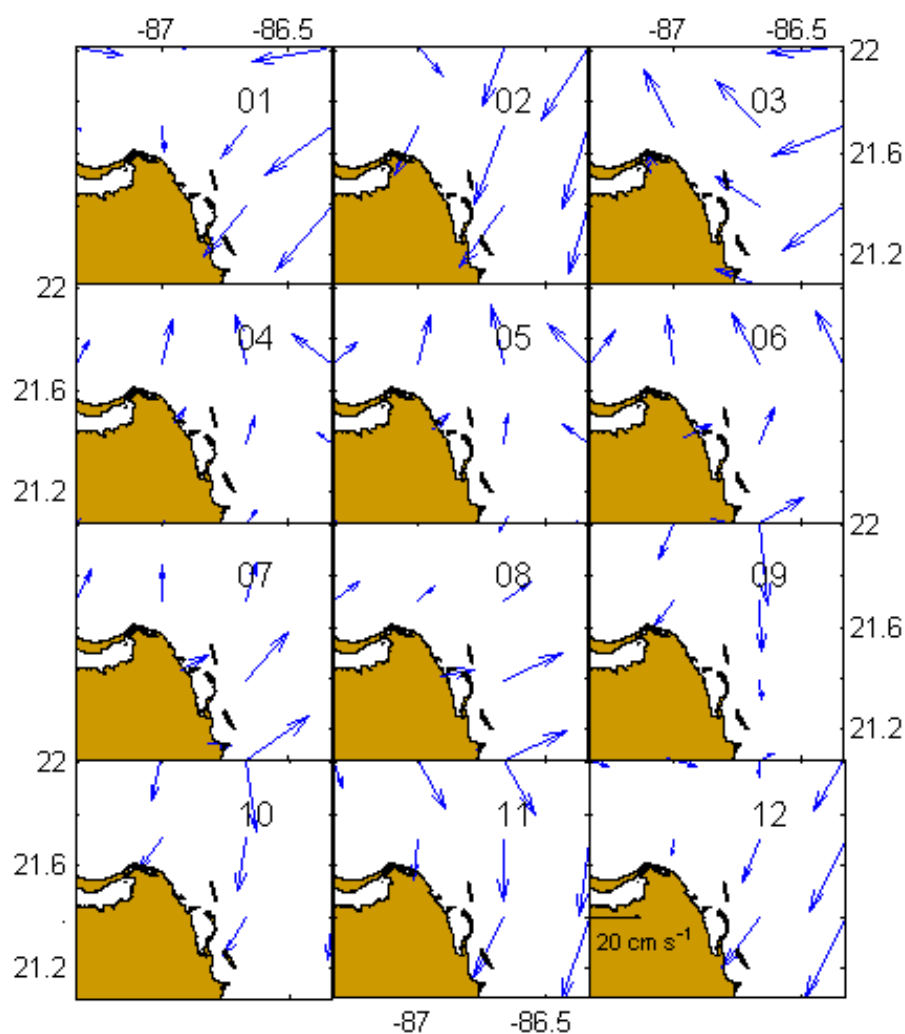


Figura 13. Corrientes geostróficas promedio de estudio (2007 al 2011).

Durante el 2009 se registró una rapidez promedio de $9.5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ con un valor mínimo registrado de $0.6 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en IC durante marzo y un máximo de $17.9 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en el Azul durante abril. En 2010 se tuvo un promedio de $9.3 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, en julio se obtuvo la velocidad máxima la cual fue de $22.4 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ mientras que en noviembre se tuvo mínima de $0.3 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ambas en el Azul. Durante el 2011 la rapidez máxima registrada fue en $18.5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ durante septiembre y $2.4 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ fue la mínima la cual se registró en febrero, los dos registros fueron en el Azul, este año fue el que presentó el promedio más alto de $10.1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (Fig. 14).

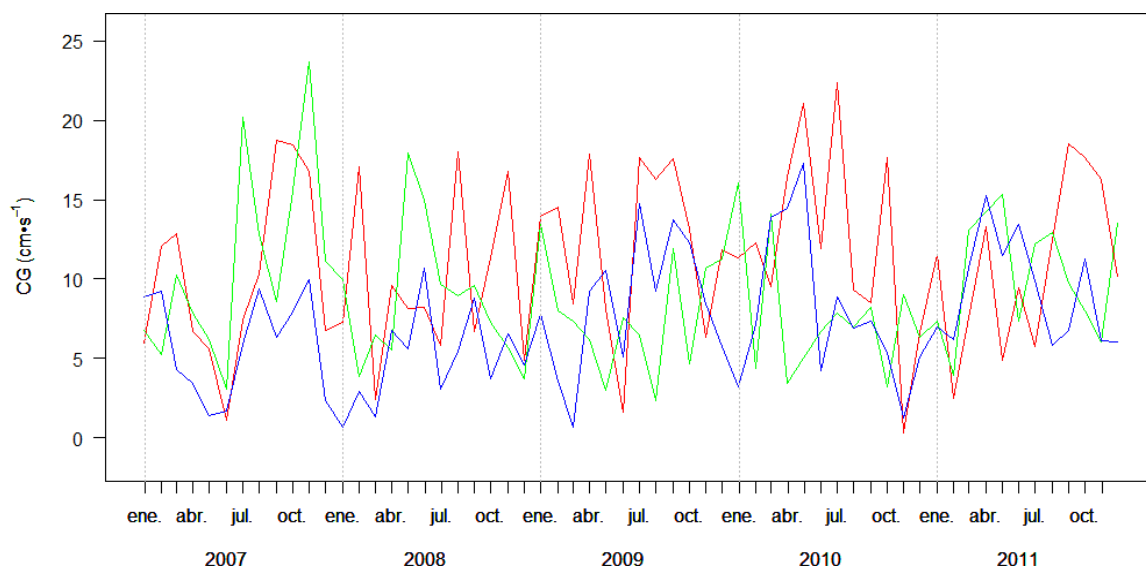


Figura 14. Series de tiempo de la rapidez de las corrientes geostróficas en las tres zonas núcleo El Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul).

La rapidez de las corrientes geostróficas presentaron una distribución normal ($D = 0.09$, $p = 0.137$) y fueron homocedásticas ($k^2 = 5.66$, g.l. = 2, $p = 0.06$). Por lo que se realizaron anovas. Dichas pruebas mostraron que existe diferencia en la rapidez de las corrientes en las diferentes zonas ($F_{(2/177)} = 16.81$, $p < 0.001$), siendo el azul diferente a Cabo Catoche ($p < 0.05$) e Isla Contoy ($p < 0.01$) (Fig. 15 panel izquierdo). Por otro lado no se encontraron diferencias entre temporadas ($F_{(1/178)} = 0.86$, $p = 0.35$), ni entre años ($F_{(4/175)} = 1.12$, $p = 0.35$) (Fig. 15 panel central y derecho respectivamente).

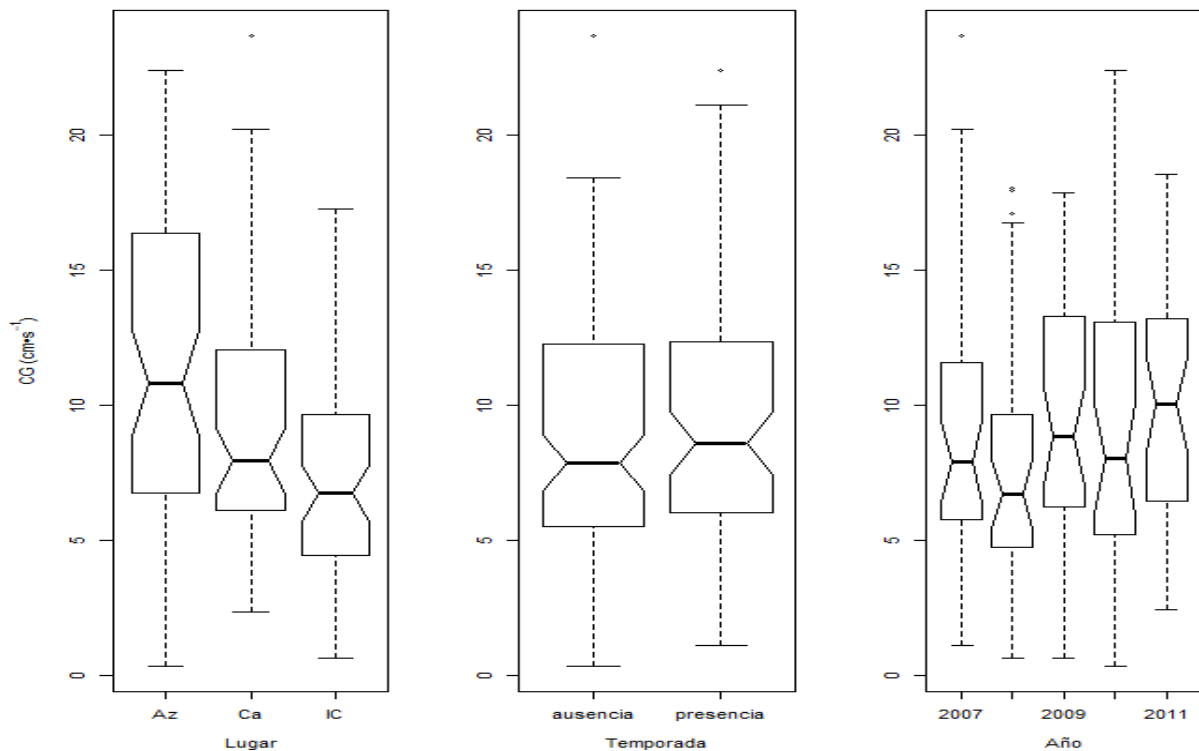


Figura 15 Gráficas de cajas y bigotes de la rapidez de las corrientes geostróficas con respecto a la zona núcleo (panel izquierdo), a la temporada (panel central) y al año (panel derecho).

RELACIÓN DE LA ABUNDANCIA DE MANTAS CON LOS FACTORES AMBIENTALES.

Las series de tiempo de las tres variables ambientales consideradas y el número de mantas observadas en los censos aéreos y marinos del 2007 al 2011 se presentan en la Figura 16. Se observa que en mayo los valores de la PPN y la TSM se acercan a sus máximos, lo que coincide con los primeros avistamientos de mantas. En agosto se observan los valores más altos para ambas variables, así como el mayor número de avistamientos de mantas en las tres zonas núcleo, mientras que para septiembre la PPN y la TSM disminuyen, coincidiendo con un menor número de organismos al final de la temporada de presencia de mantas. En el

caso de la rapidez de las corrientes geostróficas, ninguna relación con el número de avistamientos es evidente.

Con el fin de darle soporte estadístico a las relaciones sugeridas en la Figura 16 entre las variables ambientales y la abundancia de mantas, se realizaron tablas de contingencia. En la tabla III se muestran para cada variable los valores correspondientes a los cuantiles de 0.33 y 0.66 utilizados para definir las categorías de valores bajos, medios y altos de cada variable.

Tabla III. Valores correspondientes a los cuantiles de 0.33 y 0.66 del número de organismos avistados en censos aéreos (CA) y censos marinos (CM); productividad primaria neta (PPN, $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$); temperatura superficial del mar (TSM, en $^{\circ}\text{C}$) y corrientes geostróficas ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$).

Variable	0.33	0.66
CA	6	36
CM	8	15
PPN	1,370	2,640
TSM	25.6	27.5
CG	6.2	10.7

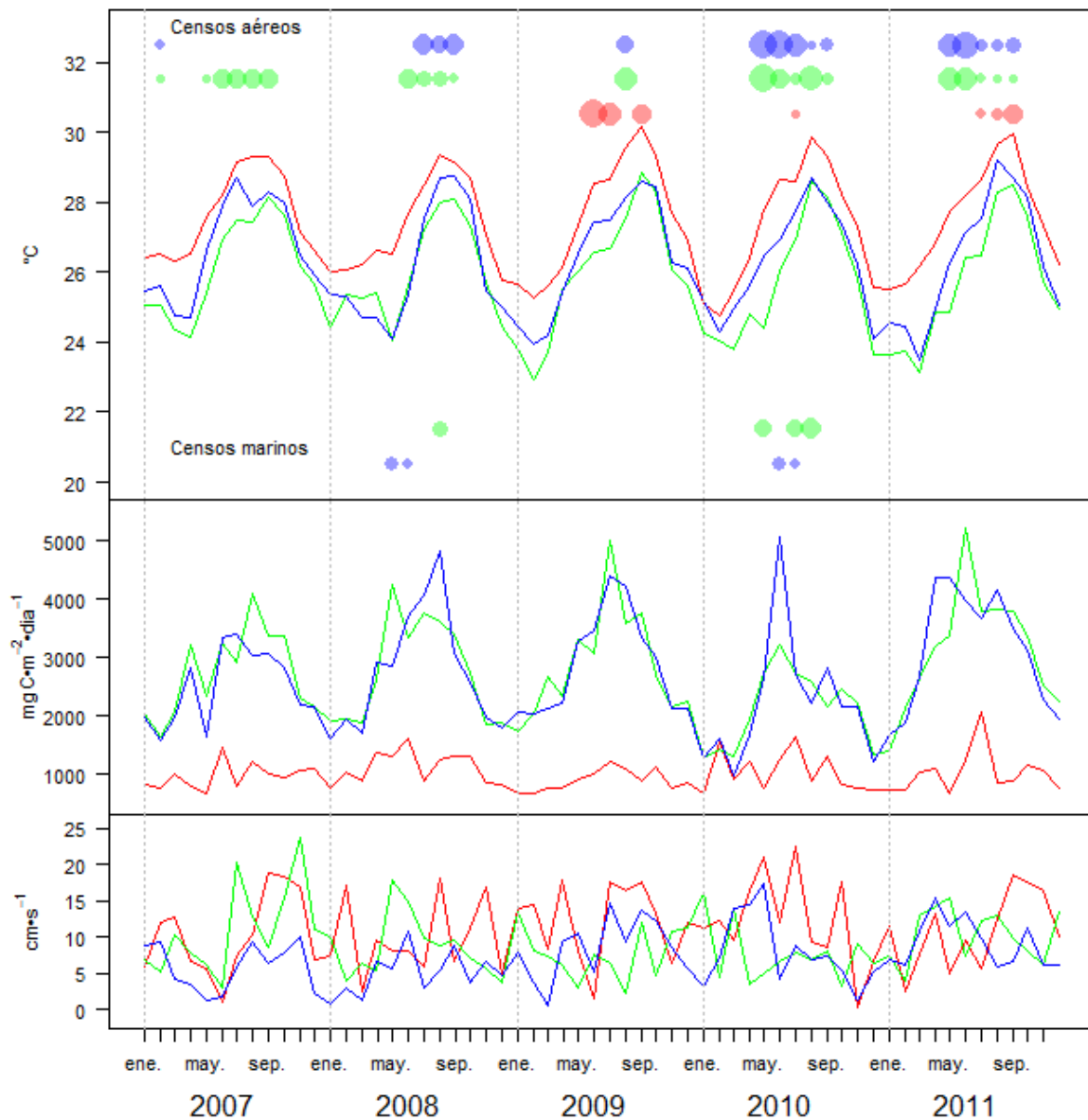


Figura 16. Número de mantas (*Manta birostris*) avistadas mensualmente durante censos aéreos (2007-2011) y marinos (2008 y 2010) (Círculos en panel superior) y su relación con la temperatura superficial del mar (TSM), la productividad primaria neta (PPN) y la rapidez de las corrientes geostróficas (CG) en tres zonas núcleo: el Azul (rojo), Cabo Catoche (verde) e Isla Contoy (azul). El tamaño de los círculos es proporcional al número de individuos observados.

En la Figura 17 se muestran las asociaciones entre la abundancia de mantas en censos aéreos y marinos con las variables ambientales. En los censos aéreos, además de las categorías de abundancia baja (1: menos de 6 individuos), media (2: entre 6 y 36 individuos) y alta (3: más de 36 individuos) (Tabla III) se incluyó la categoría 0 para la ausencia de mantas, ya que los sobrevuelos se realizaron durante todos los meses del año, de tal manera que la ausencia de avistamientos es informativa. Las tres categorías de abundancia en los censos marinos quedaron definidas de la siguiente manera: baja (1: menos de 8 individuos), media (2: entre 8 y 15 individuos) y alta (3: más de 15 individuos). En el gráfico en mosaico únicamente se observan relaciones entre los censos aéreos y la TSM y la PPN. Destaca la asociación positiva (preferencia) entre abundancias medias (2) y bajas (1) con temperaturas altas ($TSM > 27.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) y productividad primaria neta alta ($PPN > 2,640\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$); de igual forma, se observa una asociación negativa (evitamiento) entre la ausencia de mantas y la misma categoría de productividad más alta ($PPN > 2,640\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$). En el caso de la rapidez de las corrientes geostóficas no se encontraron relaciones de asociación evidentes con la abundancia de mantas.

Hablando de las asociaciones entre los sitios y temporada de presencia con las variables ambientales, las asociaciones positivas que destacan con la zona núcleo El Azul son: con temperaturas altas ($TSM > 27.5\text{ }^{\circ}\text{C}$), productividad baja ($PPN < 1,370\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$) y corrientes geostóficas con una rapidez $> 10.7\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, lo que la hace la zona con temperaturas más altas, menor productividad y corrientes más fuertes. Por su parte, en el caso de las otras dos zonas, se observa una asociación positiva con productividad alta ($PPN > 2,640\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$). En cuanto a las temporadas, destaca que la temporada de presencia tiene lugar cuando las temperaturas y la productividad son más altas (Fig.18).

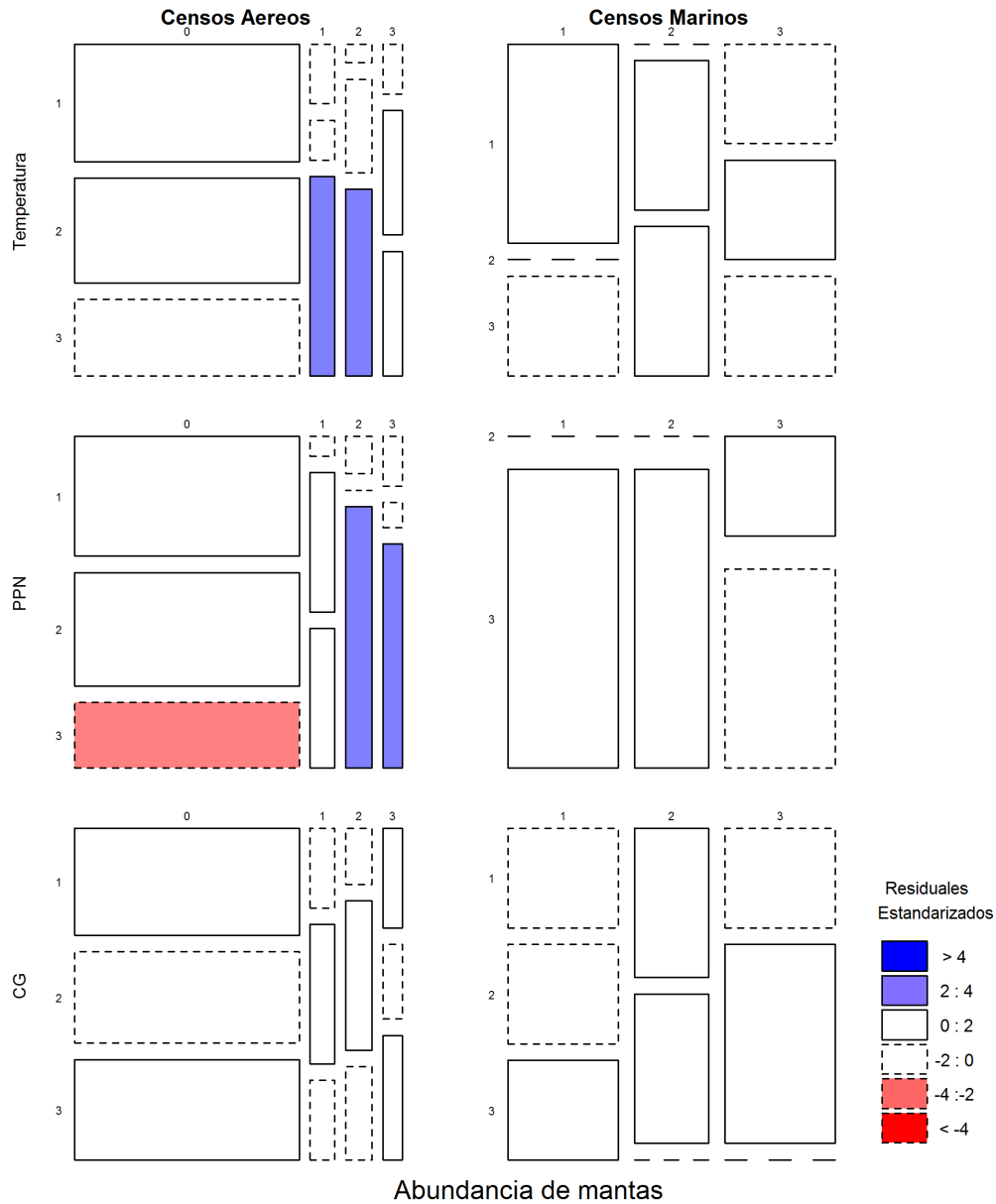


Figura 17. Gráficas en mosaico de las relaciones de asociación entre la abundancia de mantas (*Manta birostris*) y la temperatura superficial del mar (TSM), productividad primaria neta (PPN) y corrientes geostróficas (CG). Las celdas en rojo representan asociaciones negativas (evitamiento), mientras que las celdas en azul representan asociaciones positivas. El área de los rectángulos es proporcional a la frecuencia de datos en cada asociación.

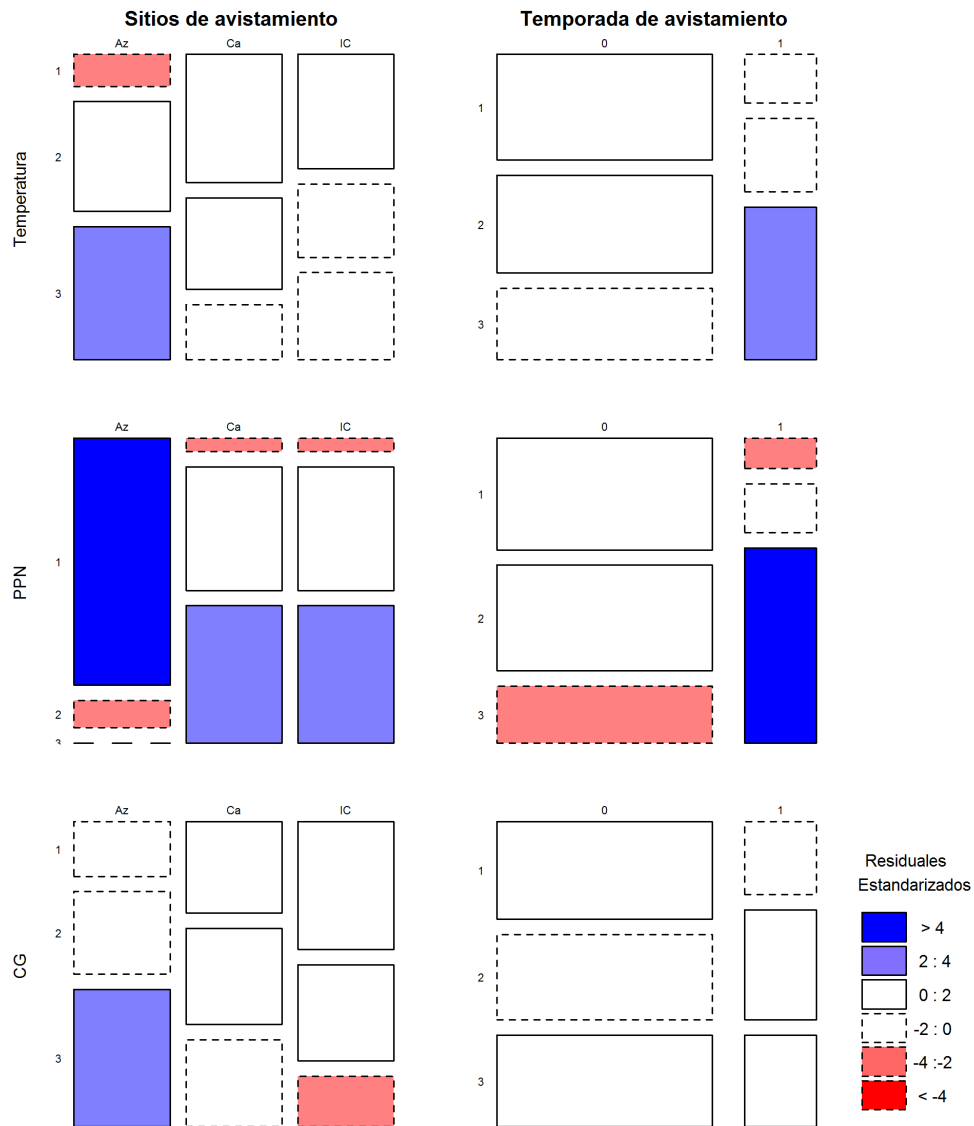


Figura 18 Gráficas en mosaico de las relaciones de asociación entre las zonas núcleo (Az: el Azul; Ca: Cabo Catoche; IC: Isla Contoy) y la temporada de presencia (1) y ausencia (0) de mantas (*Manta birostris*) con la temperatura superficial del mar (TSM), productividad primaria neta (PPN) y corrientes geostróficas (CG). Las celdas en rojo representan asociaciones negativas (evitamiento), mientras que las celdas en azul representan asociaciones positivas. El área de los rectángulos es proporcional a la frecuencia de datos en cada asociación.

En cuanto a los modelos aditivos generalizados, se probaron diferentes combinaciones de las variables predictivas, resultando que únicamente la PPN y el mes del año tuvieron un efecto significativo en la abundancia de las mantas (Tabla IV).

Tabla IV. Análisis de devianza del modelo aditivo generalizado.

Modelo	P(X ²)	Devianza explicada (%)
+PPN	6.83x10 ⁻⁰⁵	18.1
+Mes	8.24x10 ⁻⁰⁴	33.7
+TSM	0.84352	33.7
+CG	0.19211	36.5

El modelo final para la abundancia de las mantas (AM) quedó de la siguiente manera (devianza explicada 36.5 %):

$$AM \approx f_1(PPN_i) + f_2(Mes_i)$$

En la Figura 19 se muestra la relación entre la abundancia de las mantas y las variables predictivas (*PPN*, *Mes*, *TSM* y *CG*). En el caso de la productividad, la abundancia es mayor con valores ligeramente por debajo de 3,000 mg C·m⁻²·dia⁻¹ y mayores a 5,000 mg C·m⁻²·dia⁻¹, aunque el intervalo de confianza es más amplio. En cuanto al mes del año es evidente que existe una mayor probabilidad de observar mantas en los meses de avistamiento con un pico de abundancia uno en mayo y junio.

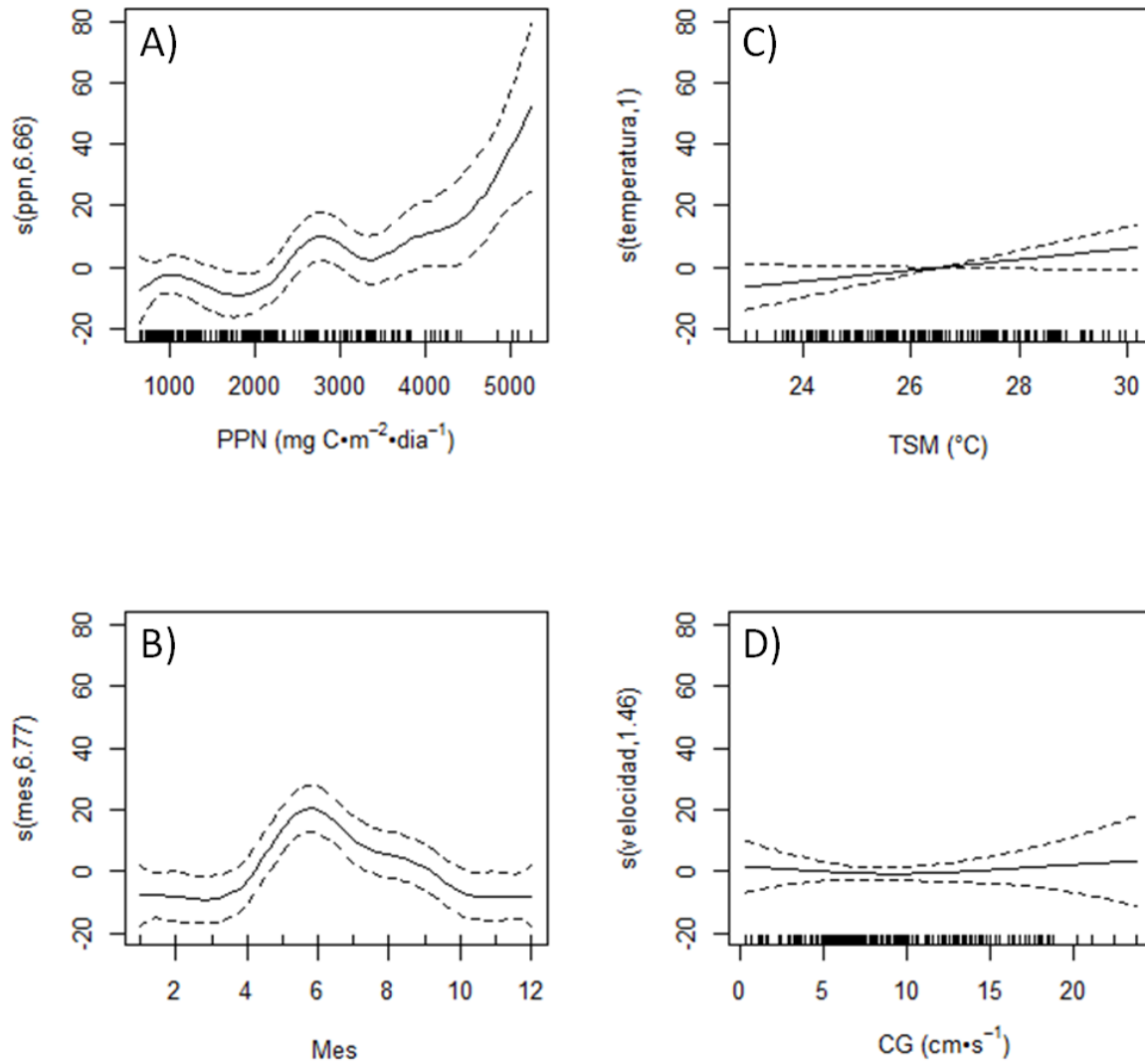


Figura 19. Efecto de la productividad primaria neta (PPN) (A), el mes (B), la temperatura superficial del mar (TSM) (C) y la rapidez de las corrientes geostróficas (CG) (D) sobre la abundancia de las mantas en el área de estudio. Las líneas punteadas representan las bandas de confianza al 95 % y las marcas en el eje "x" indican la densidad de los datos.

DISCUSIÓN

CENSOS

Los censos marinos enfocados a estudiar la abundancia de la manta gigante (*M. birostris*) proporcionan información espacial detallada. En los dos años en que se realizaron estos censos, la presencia de mantas se concentró en las zonas núcleo Norte de Cabo Catoche e Isla Contoy, aunque la falta de avistamientos en el Azul, no necesariamente significa que no hubiera mantas en esa zona. Dado que por lo general se contó solamente con una panga para realizar los censos, la cobertura espacial y temporal fue limitada. La cantidad de esfuerzo de muestreo que se requeriría para cubrir mensualmente las tres zonas núcleo consideradas en este trabajo es enorme, de tal manera que se concentró en la temporada de presencia y en los lugares que según reportes de prestadores de servicios turísticos de la zona había presencia de mantas. Sin embargo, estos resultados, además de ubicar con precisión a los individuos avistados, facilitan la obtención de otra información importante como sexo, estado de madurez, talla, identificación de los individuos (Dewar *et al.*, 2008; Martínez-Urrea, 2013), así como la colecta de biopsias para estudios de ecología trófica (Hinojosa-Álvarez 2009; Damián-Guillén, 2014) y observaciones para estudios de comportamiento. Por ejemplo, Dewar *et al.* (2008) realizaron 61 salidas a tres sitios diferentes en el Parque Marino de Komodo (Indonesia) de manera continua entre mayo del 2001 y junio del 2003 (25 meses) y además de realizar censos lograron colocar marcas acústicas en 41 organismos para monitorear de manera constante sus movimientos relacionándolos con la temperatura del mar, la productividad y los monzones estacionales.

Otro estudio en el que se registraron avistamientos desde embarcaciones fue el de Notarbartolo di Sciara & Hillyer (1989) quienes únicamente indicaron la presencia de las mantas en localidades muy particulares de Venezuela, sin reportar el esfuerzo de muestreo aplicado. Otros autores que han efectuado censos en botes son Cárdenas-Torres y colaboradores (2007) quienes encontraron de 15 a 30 tiburones ballena cada año, entre el 2001 y 2004 en Bahía de los Ángeles dentro del Golfo de California y reportaron una estacionalidad de mayo a diciembre con

mayores abundancias entre agosto y noviembre con una distribución espacial heterogénea, sin embargo no especifican si los censos se realizaron en todos los meses de los años que duró el estudio.

Por otro lado, los censos aéreos permiten una cobertura espacial mucho más amplia en un menor tiempo, aunque a diferencia de los censos marinos difícilmente se puede obtener información adicional de los individuos. En cuanto a la posición geográfica de los avistamientos, es posible que esta se pueda determinar a un nivel de detalle comparable al de los censos marinos, sin embargo en este trabajo solamente se tuvo acceso a la información agregada a nivel de las tres zonas núcleo. Un resultado importante derivado de los censos aéreos analizados en este trabajo es la delimitación de la temporada de presencia de la especie en la zona de estudio entre los meses de mayo y septiembre, ya que los sobrevuelos se realizaron durante todos los meses de los cinco años analizados, observándose mantas exclusivamente en dichos meses, aunque hubo tres avistamientos en Cabo Catoche y en Isla Contoy durante el mes de febrero de 2007. Cabe mencionar que varios estudios realizados con anterioridad en esta área se han concentrado en esos meses (Hinojosa-Álvarez, 2009; Graham *et al.*, 2012; Martínez-Urrea, 2013; Damián-Guillén, 2014). También se observó que las zonas más importantes para las mantas son precisamente Cabo Catoche e Isla Contoy, pues los sobrevuelos cubrieron también el Azul, donde la abundancia fue menor, e incluso no se observaron individuos en dos de los cinco años analizados (2007 y 2008).

Notarbartolo di Sciara & Hillyer (1989) también realizaron censos aéreos para estimar la abundancia poblacional de *M. birostris* en Venezuela, contabilizando 118 organismos en 188 horas de vuelo. Estos autores consideran que los censos aéreos subestiman la abundancia debido a que, a diferencia de los mamíferos marinos, las mantas no dependen del oxígeno atmosférico, por lo que los avistamientos en la superficie pudieran no ser representativos de la población. Por otro lado, las condiciones del mar podrían afectar la visibilidad, como en el caso de Cabo Catoche e Isla Contoy cuyas aguas son más turbias (casi verdes) durante la temporada de presencia (Cárdenas-Palomo *et al.*, 2010), de tal forma que no se podría detectar a los organismos que se encontraran por debajo de los primeros metros de

profundidad. Anderson *et al.* (2011b) también reportan la presencia de *M. birostris* en aguas verdosas debido a las altas concentraciones de CLO-a en las Islas Maldivas.

A pesar de esta posible dificultad de visualización, la información obtenida de los censos aéreos resultó congruente para delimitar la temporada de presencia de manta en la zona de estudio. Por otro lado, los censos aéreos y marinos podrían complementarse uno al otro si se realizan de manera coordinada. Por un lado los censos aéreos abarcan una mayor área posibilitando encontrar agrupaciones de mantas en poco tiempo. La ubicación de estas agrupaciones se podría informar a embarcaciones, dirigiendo el esfuerzo de estas y así obtener información más detallada de los individuos como se mencionó antes.

DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL

La presencia estacional de *M. birostris* en el Caribe mexicano no es exclusiva de la especie ni de la zona. En la costa Atlántica de Venezuela la temporada de presencia de *M. birostris* ocurre durante el verano (Notarbartolo di Sciara & Hillyer, 1989), mientras que en el hemisferio sur, en Brasil, se reportan avistamientos en el invierno austral (junio a septiembre) (Luiz *et al.*, 2009). En el Océano Pacífico Dewar *et al.* (2008) mencionan que *M. alfredi* se encuentra todo el año en las costas del Parque Marino de Komodo, aunque presenta mayores abundancias en la parte sur durante el verano y en el norte durante el invierno. En el Mar Mediterráneo Canese *et al.* (2011) mencionan que *Mobula mobular* está presente durante primavera y verano.

Esta estacionalidad en la presencia de las diferentes especies del género *Manta* en todo el mundo se ha asociado a estaciones de limpieza (Duffy & Abbott, 2003; Anderson *et al.*, 2011b), zonas de reproducción (Deakos *et al.*, 2011; Marshall *et al.*, 2008 y 2011) y alimentación (Notarbartolo di Sciara & Hillyer 1989; Dewar *et al.*, 2008; Luiz *et al.*, 2009). En el caso de las zonas núcleo censadas en este trabajo, no se tiene evidencia de que se trate de una zona de reproducción o de crianza. Los pocos datos sobre el sexo de los individuos avistados en los censos marinos muestran que la proporción de machos es muy baja, no se observaron cicatrices de cortejo, hembras grávidas ni neonatos (Martínez-Urrea, 2013). Por el contrario, se ha

mencionado que Cabo Catoche e Isla Contoy son sitios de alimentación, por ejemplo Hinojosa-Álvarez (2009) y Damián-Guillén (2014) realizaron estudios de ecología trófica en esas zonas y durante los censos marinos de 2010 se observaron conductas de alimentación, tales como lóbulos cefálicos desenrollados, boca abierta y movimientos de nado en círculos.

RELACIÓN CON EL AMBIENTE

Dada la sucesión de las estaciones durante el año, la presencia de *M. birostris* en el área de estudio está fuertemente asociada con las condiciones ambientales. La temporada de presencia coincide con los valores máximos de productividad primaria neta (junio a agosto) y la parte ascendente del ciclo anual de temperatura superficial del mar, que por lo general alcanza su valor máximo en agosto o septiembre. Son poco los estudios que utilizan la productividad primaria neta (PPN) como variable para explicar la abundancia y distribución de organismos marinos, en su mayoría utilizan la concentración de clorofila a (CLO-a). Sin embargo en este estudio se decidió utilizar la productividad primaria neta dado que esta integra la concentración de CLO-a, la temperatura superficial del mar (TSM) y otras variables incluidas en el Modelo Generalizado de Producción Vertical de Behrenfeld & Falkowski (1997).

En el caso de *M. alfredi*, los cambios de distribución observados en verano e invierno en el Parque Marino de Komodo, corresponden con cambios en la temperatura y productividad ocasionados por el monzón del Indo-Pacífico (Dewar *et al.*, 2008). Carvalho *et al.* (2011) mencionan que la CLO-a y la TSM explicaron las capturas de juveniles de *Prionace glauca* en aguas brasileñas usando análisis de regresiones generalizadas y predicciones espaciales (GRASP por sus siglas en inglés). Asimismo, Cárdenas-Palomo *et al.* (2010) y Hacohe-Domené *et al.* (2015) reportaron diferencias significativas en la concentración de CLO-a y de productividad primaria, respectivamente, durante la temporada de presencia de tiburón ballena en el caribe mexicano con respecto al resto del año.

Una productividad primaria alta favorece a los siguientes niveles tróficos en la cadena alimentaria, generando un aumento de la productividad secundaria y por

ende una mayor riqueza y abundancia de presas disponibles para los depredadores de hábitos migratorios como *M. birostris*, *R. typus*, *M. mobular* o *P. glauca*, quienes son atraídos a las grandes fuentes de presas (Canese *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2011; Hacohe-Domené *et al.*, 2015).

El caribe mexicano presenta una gran variedad de presas potenciales para los grandes elasmobranquios de hábitos filtradores. Hacohe-Domené *et al.* (2015) mencionan que para el norte y noreste de Cabo Catoche las potenciales presas del tiburón ballena son los copépodos, mientras que en Isla Contoy lo son las larvas de gasterópodos, huevos de peces, sergéstidos, quetognatos y apendicularios. Por su parte Hinojosa-Álvarez (2009) y Damían-Guillén (2014) mencionan que *M. birostris* se alimenta de copépodos (*Acaria spinata*, *Calanopia americana*), anfípodos (Hyperidae y Gammaridae), quetognatos (*Ferrosagiatta hispida*), sergestídeos (*Lucifer faxoni*), zoeas (*Squilla sp.*), larvas de peces de diferentes familias (Clupeidae, Gobidae, Haemulidae, Monacanthidae, Gerreidae, Tetraodontidae y Sparidae), misidáceos, pterópodos, nauplios, decápodos, cirrípedos y ostrácodos. Esos mismos autores dicen que los copépodos fueron el grupo dominante y que la gran abundancia de zooplancton pueden deberse a los valores altos de productividad primaria en Cabo Catoche e Isla Contoy registrados durante la temporada de presencia (Hacohe-Domené *et al.*, 2015), por lo que estos sitios serían adecuados para proveer de alimento tanto a la manta gigante como al tiburón ballena.

Otro de los lugares considerado como un posible sitio de alimentación de mantas en el Atlántico es la costa este Venezuela, ya que sus características oceanográficas permiten tener una productividad alta en el verano ($1,860 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$) (Notarbartolo di Sciara & Hillyer, 1989).

A pesar de que el Azul presenta valores de productividad bajos en comparación con Cabo Catoche e Isla Contoy, durante el 2009 se observó un gran número de mantas (casi 300 organismos) y al mismo tiempo la mayor agregación vista hasta el momento de tiburón ballena con cerca de 400 individuos (de la Parra-Venegas *et al.*, 2011; Cárdenas-Palomo *et al.*, 2015; Hacohe-Domené *et al.*, 2015). Estos avistamientos tan numerosos se atribuyen a la liberación masiva de huevos de

atún pequeño (*Euthynnus alletteratus*) que hubo en ese momento y que sirvió como alimento, para ambas especies de elasmobranquios filtradores (Hartup *et al.*, 2013).

En cuanto a la temperatura superficial del mar, durante la temporada de presencia predominan temperaturas superiores a los 26 °C lo cual es consecuencia del incremento de la radiación solar propia de la estación, aunque en las capas subsuperficiales se presenta un gradiente vertical fuerte y una termoclina muy marcada causada por una intrusión de aguas frías las cuales pueden deberse a la presencia de surgencias estacionales (Ruiz-Renteria, 1979; Shirasago-German, 1991). Dichas surgencias pueden ser la razón por la que Cabo Catoche e Isla Contoy hayan tenido aguas menos cálidas en comparación con el Azul. Además, Cabo Catoche e Isla Contoy son zonas poco profundas (cerca de 50 m) por lo que es más fácil que aguas frías del fondo hayan llegado a la superficie, proporcionando nutrientes al fitoplancton y favoreciendo altos valores de productividad durante la temporada de presencia de mantas.

Con relación a las corrientes geostróficas, durante la temporada de presencia su flujo se da predominantemente hacia el norte, lo que podría originar o intensificar la surgencia estacional en las áreas de Cabo Catoche e Isla Contoy. Por otra parte, la rapidez de las corrientes fue muy variable.

Como se mencionó previamente, la temporada de presencia de *M. birostris* coincide con valores altos de PPN y de TSM, variables cuyos máximos tienen un desfase de un mes. La PPN tiene su valor mínimo durante el invierno y comienza a ascender desde principios de año, por lo que para el inicio de la temporada de presencia sus niveles podrían haber favorecido el incremento de la biomasa de zooplancton (Hacohen-Domené *et al.*, 2015) hasta alcanzar valores adecuados para la alimentación de *M. birostris*, que por lo general es más abundante en mayo y junio. La PPN alcanza su valor más alto, al menos en Cabo Catoche e Isla Contoy, entre julio y agosto, mientras que la temperatura sigue aumentando hasta alcanzar su máximo entre agosto y septiembre. La abundancia de *M. birostris* baja cuando la productividad ha comenzado a disminuir mientras que la temperatura aún sigue aumentando. El final de la temporada de presencia coincide con el máximo de la

TSM. Este desfase entre la abundancia y ambas variables físicas se aprecia gráficamente en la Figura 15.

Es posible las mantas se vayan del área durante septiembre, mes en el que se registraron temperaturas entre 27.5 y 31 °C y que a pesar de estar dentro del rango en el que se han registrado avistamientos (Canese *et al.*, 2011), se ha reportado que *M. birostris* prefiere permanecer en aguas con temperaturas menores a los 29 °C (Dewar *et al.*, 2008). El análisis de tablas de contingencia apoya estos resultados pues se hace patente una asociación de preferencia entre productividad alta y las abundancias medias y altas de *M. birostris*, en cambio las temperaturas más altas se asocian con abundancias bajas y medias (Fig. 16). En este análisis además se hace evidente el menor alcance de los datos provenientes de censos marinos, dado que el bajo tamaño de muestra no permitió observar ningún tipo de relación estadísticamente significativa entre la abundancia y las variables físicas.

En cambio, las relaciones entre las zonas núcleo y la temporada con las variables ambientales caracterizan bien el hecho de que las zonas norte de Cabo Catoche e Isla Contoy tienen temperaturas más bajas y productividades más altas comparativamente con el Azul que fue la zona núcleo que presentó las abundancias más bajas de *M. birostris* y al mismo tiempo las temperaturas más altas y la PPN más baja. Como se señaló previamente, la temporada de presencia se caracteriza por tener temperaturas y productividad primaria altas.

En relación con el modelo aditivo generalizado, la PPN explicó por si sola el 18 % de la devianza, y en conjunto con el mes explicaron el 33.7 % de esta. El acoplamiento existente entre las estaciones del año y el ciclo de la productividad descrito anteriormente, pudiera apoyar la hipótesis de que *M. birostris* utiliza las zonas de Cabo Catoche e Isla Contoy como zonas de alimentación. Por su parte la TSM, no tuvo un efecto significativo en la abundancia y la distribución de las mantas. En un estudio similar Ketchum *et al.* (2013) encontraron que la temperatura no estaba correlacionada con la abundancia del tiburón ballena (*R. typus*), especie cuya presencia en el Caribe coincide con la de *M. birostris*, tanto en espacio como en tiempo (Cárdenas *et al.*, 2010; de la Parra-Venegas *et al.*, 2011). Por otro lado, Dewar *et al.* (2008) si reporta que la temperatura influyó en la abundancia de las

mantas ya que el 83 % de los avistamientos realizados en la parte sur del Parque Marino de Komodo ocurrieron entre los 25 y 27 °C mientras que en la parte norte el 91 % de los avistamientos se registraron de los 26 a los 28 °C. En lo que coinciden estos autores es en que no se observó ningún organismo a temperaturas mayores a los 30 °C, sin embargo en este estudio si se avistaron mantas a dicha temperatura en el Azul durante el mes de septiembre de dos años de la serie analizada (31 individuos en 2009 y 30 en el 2011). Se señaló antes que la presencia de mantas en el Azul durante el 2009 pudo deberse a la liberación de huevos de atún en la zona (de la Parra-Venegas *et al.*, 2011).

El hecho de que la TSM no parezca influir en la abundancia de *M. birostris* en el área de estudio puede deberse al amplio rango de tolerancia térmica de las mantas (*Mobula sp.* y *Manta sp.*). Canese *et al.* (2011) mencionan que en el Mar Mediterráneo *M. mobular* permanece en aguas con temperaturas superiores a los 24 °C, mientras que Braun *et al.* (2014) mencionan que en el Mar Rojo *M. alfredi* se puede encontrar en temperaturas entre 21.6 a 34.2 °C, intervalo más amplio que el que se registró durante la temporada de presencia en nuestra área de estudio (22.93 y 30.14 °C).

Las corrientes geostroficas tampoco tuvieron efecto sobre la distribución y la abundancia de las mantas, aunque como se señaló previamente la dirección de las corrientes podría favorecer las surgencias estacionales durante la temporada de presencia, favoreciendo el proceso de enriquecimiento de la zona. Este fenómeno se observó durante agosto del 2007, junio y agosto del 2008 y toda la temporada de presencia de 2009 ya que durante ese tiempo se registraron corrientes hacia el norte (perpendiculares a la línea de costa de Holbox) (Apéndice I), valores altos de PPN y bajos de TSM en Cabo Catoche e Isla Contoy principalmente. Para el 2010 y durante los primeros dos tercios del 2011 también se observa este patrón pero con un desfase de un mes. Esta surgencia estacional en verano ya había sido documentada por Ruiz-Renteria (1979) y Shirasago-German (1991). Un estudio en las Islas Maldivas, menciona que la dirección de las corrientes influye en la agregación temporal de *M. alfredi* y en la concentración de CLO-a. Durante verano la corriente fluye hacia el este y la mayor abundancia de mantas junto con valores altos de CLO-

a se encontraron del lado este de las islas, mientras que en invierno el flujo de la corriente cambia hacia el oeste encontrando valores altos de CLO-a y agrupaciones de mantas del lado oeste de las islas (Anderson *et al.*, 2011b).

Como se mencionó antes, la rapidez de las CG tampoco tuvo efecto sobre la abundancia de *M. birostris*, esto puede deberse a que no son lo suficientemente fuertes como para delimitar su distribución. La rapidez máxima alcanzada fue de $23 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, que es tres veces menor que la rapidez de nado de las mantas durante la alimentación ($68 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) (Paig-Tran, 2013), por lo que en teoría podrían nadar y alimentarse en contra de la corriente. Braun *et al.* (2014) también reportan para *M. alfredi* una rapidez de nado de $25 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ con rachas de 187 y $227 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$.

MIGRACIÓN Y MANEJO

Las mantas suelen moverse entre las estaciones de limpieza, zonas de alimentación y reproducción llegando a realizar grandes migraciones. Es posible que las mantas que se encuentran en las áreas cercanas a Holbox, lleguen desde el Mar Caribe siguiendo la corriente de Yucatán y continúen su recorrido hasta llegar al norte de América recorriendo la Corriente del Golfo (*Gulf Stream*) teniendo al menos dos posibles rutas.

La primera es que cuando la TSM comienza a disminuir en septiembre, al final de la temporada de presencia de las mantas en los alrededores de Holbox, se dirijan hacia las Bahamas y de ahí a las Bermudas, lugar donde se han realizado avistamientos durante diciembre (Hinojosa-Álvarez, 2009; Graham *et al.*, 2012; Martínez-Urrea, 2013), para después dirigirse a Carolina del Norte y Virginia, en la costa este de Estados Unidos, donde se han reportado grandes abundancias principalmente en el mes de febrero (Freedman & Sen Roy, 2010).

La segunda ruta posible, es que se adentren al Golfo de México, a un sitio donde se ha registrado desoves del atún de aleta azul (*Thunnus thynnus*) (Teo *et al.*, 2007), que les puede servir como alimento (Hartup *et al.*, 2013) en la parte frontal de la Corriente de Lazo y salgan por la Corriente del Golfo (*Gulf Stream*) hacia Virginia.

Existen diversos estudios acerca de la ecología espacial de los elasmobranquios que mencionan la importancia de identificar y al mismo tiempo proteger áreas o hábitats críticos para la conservación de especies (Heupel *et al.*, 2006; Carraro & Gladston, 2006; Weng *et al.*, 2007; Jorgensen *et al.*, 2010; Anderson *et al.*, 2011a; Carvalho *et al.*, 2011; Martínez-Rincón, 2012; Ketchum *et al.*, 2013; Hacohe-Domené *et al.*, 2015). En este caso, las zonas Cabo Catoche e Isla Contoy, que presentaron las mayores abundancias, están dentro del polígono de la reserva de la biosfera Tiburón Ballena, lo cual reafirma la importancia de esta reserva como área de conservación de esta y otras especies de elasmobranquios protegidas según la NOM-029-PESC-2006 (DOF, 2007) así como la necesidad de elaborar un plan de manejo para las diferentes áreas protegidas que tome en cuenta la distribución de las mantas.

Por último, es importante seguir realizando evaluaciones de cómo influyen los factores ambientales sobre la distribución geográfica de los stocks pesqueros o de importancia para el sector turístico, para poder entender la influencia del ambiente en los aspectos migratorios, de supervivencia, reproducción y de las áreas de mayor probabilidad de ocurrencia de organismos (Watson *et al.* 2009; Carvalho *et al.* 2011; Camacho-Bareño, 2013; Marín-Enríquez, 2013; Jiménez-Tello, 2014) y así tener un conocimiento más detallado de la ecología de los organismos estudiados y poder utilizar dicha información de forma adecuada y que satisfaga de igual manera las necesidades de la población humana y de los organismos mismos, tanto en el presente como para las generaciones futuras.

CONCLUSIONES

- La manta gigante, *Manta birostris*, tiene una temporada de presencia en el área de estudio bien definida entre mayo y septiembre. Las mayores abundancias se observaron al inicio de la temporada (mayo y junio) en las zonas núcleo de Cabo Catoche e Isla Contoy, mientras que en el Azul el número de avistamientos fue menor.
- La productividad primaria neta y la temperatura superficial del mar presentaron un ciclo estacional claro en las tres zonas núcleo, con excepción de la PPN en el Azul. Los valores máximos se observaron en verano y los mínimos en invierno. El Azul fue significativamente diferente de las otras dos áreas, teniendo temperaturas más altas y productividad primaria neta más baja.
- Las corrientes geostróficas fueron variables y sin un patrón estacional claro en cuanto a su rapidez, aunque su dirección sugiere un comportamiento cíclico recurrente. En los meses de marzo a agosto las corrientes se dirigen al norte, mientras que de septiembre a febrero se dirigen hacia el sur.
- Las abundancias medias y altas de *M. birostris* están asociadas a los valores elevados de productividad primaria neta en Cabo Catoche e Isla Contoy, los cuales se ven favorecidos por la surgencia estacional (temperaturas medias a bajas y valores de PPN altos) provocada por la corrientes geostróficas que se dirigen al norte durante los meses de avistamiento.

RECOMENDACIONES

El uso de marcas satelitales y marcas acústicas en individuos de *M. birostris* sería muy útil para el monitoreo de la especie, definir el uso del hábitat e inclusive discernir la existencia de diferentes poblaciones de manta en el Caribe mexicano.

Realizar en la medida de lo posible censos marinos y aéreos coordinados, ya que ambos se pueden complementar de tal manera que se podrían cubrir áreas extensas, dirigir el esfuerzo de muestreo de las pangas a las zonas con mayor abundancia para obtener mayor información a nivel individual.

Seguir monitoreando los valores de productividad primaria neta y comenzar a monitorear la productividad secundaria y otras variables ambientales en las diferentes zonas núcleo para identificar otras asociaciones posibles.

BIBLIOGRAFIA

- Adnet, S., H. Cappetta, G. Guinot & G. Notarbartolo di Sciara. 2012. Evolutionary History of devil rays (Chondrichthyes: Myliobatiformes) from fossil and morphological inference. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 166:132-159.
- Alava, M.N. R., E. R. Z. Dolumbaló, A. A. Yaptinchay & R. B. Trono. 2002. Fishery and trade of whale sharks and manta ray in the Bohol Sea, Philippines. En: S. L. Fowler, T. M Reed y F.
- Alvera-Azcárate, A., A. Barth & R. H. Weisberg. 2008. The surface circulation of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico as inferred from satellite altimetry. *Journal of physical oceanography*.39:640-657.
- Anderson, S. D., T. K. Chapple, S. J. Jorgensen, A. P. Kimley & B. A. Block. 2011 (a). Long-term individual identification and site fidelity of white sharks, *Carcharodon carcharias* off California using dorsal fins. *Marine Biology*. 158:1233-1237.
- Anderson, R. C., M. S. Adams & J. I. Goes. 2011 (b). From monsoons to mantas: seasonal distribution of *Manta alfredi* in the Maldives. *Fisheries Oceanography*. 20(2):104-113.
- Ari, C. 2014. Rapid coloration changes of manta rays (Mobulidae). *Biological Journal of Linnean Society*.113:180-196.
- Ari, C. 2015. Long-term body pigmentation changes on a manta ray (Mobulidae). *Biological Journal of Linnean Society*.
- Bailly, N. 2015. Myliobatidae Bonaparte, 1835. In: Froese, R. and D. Pauly. Editors FishBase. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=105710> el 2015-10-30
- Behrenfeld, M. J & P. G. Falkowski. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-base chlorophyll concentration. *Limnology and oceanography*. 42(1):1-20.
- Braun, C. D., G. B. Skomal, S. R. Thorroid & M. L. Berumen. 2014. Diving behavior of reef manta ray links coral reefs with adjacent deep pelagic habitats. *PLoS ONE* 9(2): e88170. doi:10.1371/journal.pone.0088170.

- Camacho-Bareño, E. 2013. Efecto de la variabilidad ambiental en la distribución espacio - temporal de las tasas de capturas de marlín rayado (*Kajikia audax*) en la Región de Los Cabos, B.C.S.. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 64p
- Canese, S., A. Cardinali, T. Romeo, M. Giusti, E. Salvati, M. Angiolillo & S. Greco. 2011. Diving behavior of giant devil ray in the Mediterranean Sea. *Endangered species research*. 14:171-176.
- Cárdenas-Torres, N. R. Enríquez-Andrade & N. Rodríguez-Dowdell. 2007. Community based management through ecotourism in Bahía de los Angeles, Mexico. *Fisheries Research*. 84:114-118.
- Cárdenas-Palomo, N., J. Herrera-Solveira & O. Reyes. 2010. Distribución espacio-temporal de variables fisicoquímicas y biológicas en el hábitat del tiburón ballena *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) al norte del Caribe Mexicano. *Revista de Biología Tropical* 58(1): 399-412.
- Cárdenas-Palomo, N., J. Herrera-Silveira, I. Velázquez-Abunader, O. Reyes & U. Ordoñez. 2015. Distribution and feeding habitat characterization of whale sharks *Rhincodon typus* in a protected area in the north Caribbean Sea. *Journal of fish biology*. 86:668-686.
- Carraro, R. & W. Gladstone. 2006. Habitat preferences and site fidelity of the ornate wobbegong shark (*Orectolobus ornatus*) on Rocky Reefs of South Wales. *Pacific Science*. 60(2):207-223.
- Carvalho, F. C., D. J. Murie. F. H. V. Hazin, H. G. Hazin, B. Leite-Mourato & G. H. Burgess. 2011. Spatial predictions of blue shark (*Prionace glauca*) catch rate and catch probability of juvenils in the southwest Atlantic. *Journal of Marine Science*. 68(5):890-900.
- CONAPESCA-INP. 2004. Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de Pesca, Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Mazatlán, México. 85 pp.
- Couturier, L. I. E., F. R. A. Jaine, K. A. Townsend, S. J. Weeks, A. J. Richardson & M. B. Bennett. 2011. Distribution, site affinity and regional movements of manta

- ray *Manta alfredi* (Krefft, 1868), along the east coast of Australia. *Marine and freshwater research*. 62: 628-637.
- Damián-Guillén, M. I. 2014. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en manta gigante, *Manta birostris* (Donndorff, 1789), del caribe mexicano. Tesis de Maestría. UNAM. 58 pp.
- Daniel, W. W. 1995, Biostatistics a foundation for analysis in the health science. John Wiley & Sons, Inc. 780 pp.
- Deakos, M. H. 2012. The reproductive ecology of resident manta rays (*Manta alfredi*) off Maui, Hawaii, with emphasis on body size. *Environment Biology Fishes* 94: 443-456
- Dewar, H; P. Mous, M. Domeier, A. Muljadi, J. Pet & J. Whitty. 2008. Movements and site fidelity of the giant manta ray, *Manta birostris*, in the Komodo Marine Park, Indonesia. *Marine Biology* 155:121-133.
- DOF. 1994. Diario Oficial de la Federación. 6 de junio de 1994 DECRETO por que se declara como área natural protegida, con carácter de área de protección de flora y fauna, la región conocida como Yum Balam, ubicada en el Municipio de Lázaro Cárdenas, Estado de Quintana Roo.
- DOF. 1998. Diario Oficial de la Federación. 2 de febrero de 1998 DECRETO por el que se declara área natural protegida, con el carácter de parque nacional, la región denominada Isla Contoy, y la porción marina que la circunda, con una superficie total de 5,126-25-95 hectáreas.
- DOF. 2007. Diario Oficial de la Federación. 14 de Febrero del 2007. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas. Especificaciones para su aprovechamiento.
- DOF. 2009. Diario Oficial de la Federación. 5 de junio de 2009. DECRETO por lo que se declara área natural protegida, con la categoría de reserva de la biosfera el área marina conocida como Tiburón Ballena, localizada frente a las costas del norte del Estado de Quintana Roo, México
- Duffy C. A. J. & D. Abbott. 2003. Sightings of mobulid rays from northern New Zealand, with confirmation of occurrence of *Manta birostris* in New Zealand Waters. *Marine Freshwater Research* 37:715-721.

- Fallas, J. 2003. Teledetección espacial. Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional Autónoma. Costa Rica. 114 pp.
- Freedman, R & S. Sen Roy. 2012. Spatial patterning of *Manta birostris* in United States east coast offshore habitat. *Applied Geography*. 32:652-659.
- Friendly, M. 1994. Mosaic displays for multi-way contingency tables. *Journal of the American Statistical Association*. Vol: 89. Núm. 425. 190-200
- Girondot, M., S. Bédel, L. Delmoitié, M. Russo, J. Chevalier, L. Guéry, S. Ben Hassine, H. Féon & I. Jribi. 2015. Spatio-temporal distribution of *Manta birostris* in French Guiana waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 95(1):153-160.
- González-Rodríguez, E. 2008. Variabilidad de la productividad primaria en el golfo de Ulloa, costa occidental de Baja California. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 155 pp.
- Graham, R. T., M. J. Witt, D. W. Castellanos, F. Remolina. S. Maxwell, B. J. Godley & L. A. Hawkes. 2012. Satellite tracking of manta rays highlights challenges to their conservation. *Plosone* 7 (5):1-6.
- Hacohen-Domené, A., R. O. Martínez-Rincón, F. Galván-Magaña, N. Cárdenas-Palomo, R. de la Parra-Venegas, B. Galván-Pastoriza & A.D. M. Dove. 2015. Habitat suitability and environmental factors affecting whale shark (*Rhincodon typus*) aggregations in the Mexican Caribbean. *Environmental Biology of fishes*. DOI 10.1007/s10641-015-0413-5.
- Hartup. J. A., A. Marshall, M. Kottermair, P. Carlson & G. Stevens. 2013. *Manta alfredi* target multispecies surgeonfish spawning aggregations. *Coral Reefs*. 32:367.
- Heupel, M. R., C. A. Simpfendorfer, A. B. Collins & J. P. Tyminski. 2006. Residency and movement patterns of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, in a large Florida estuary. *Environmental Biology of Fishes*. 76:47-67.
- Hinojosa-Álvarez, S. A. 2009. Ecología trófica de la Manta gigante (*Manta birostris*, Dondorff 1798) mediante el análisis de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en las áreas naturales protegidas de Yum Balam e Isla Contoy, Quintana Roo. Tesis de Maestría. UNAM. México. 63 pp.

- IUCN Shark Specialist Group. 2007. Review of migratory chondrichthyan fishes. UNEP/CMS. Convention of Migratory Species. Bonn, Germany. 68 pp.
- Jiménez-Tello, P. 2014. Efecto de la variabilidad ambiental en la distribución temporal de cardúmenes no asociados de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el Noroeste de México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 77p
- Jorgensen, S. J., C. A. Reeb, T. K. Chapple, S. Anderson, C. Perle, S. R. va Sommeran, C. Fritz-Cope, A. C. Brown, A. P. Klimley & B. A. Block. 2010. Philopatry and migration of pacific white shark. *Proceedings of the Royal Society*. 277:679-688.
- Ketchum, J. T., F. Galván-Magaña & A.P. Klimley. 2013. Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in southwestern Gulf of California. *Environmental Biology of Fishes*. 96(6):779-795.
- Luiz, O. J., A. P. Balboni., G. Kodja., M. Andrade & H. Marum. 2009. Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes, Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyological Research* 56:96-99.
- Marín-Enríquez, E. 2013. Variabilidad de las tasas de captura de marlín azul *Makaira nigricans* (Lacépède, 1802) en la entrada del Golfo de California, y su relación con algunas variables. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN.
- Marshall, A. D., S. J. Pierce & M. B. Bennett. 2008. Morphological measurements of manta rays (*Manta birostris*) with description of a foetus from the east coast of Southern Africa. *Zootaxa*. 1717:24-30.
- Marshall, A. D., L. J. V. Compagno & M. B. Bennett. 2009. Redescription of genus *Manta* with resurrection of *Manta alfredi* (Krefft, 1868) (Chondrichthyes; Myliobatoidei; Mobulidae). *Zootaxa* 2301:1-28.
- Marshall. A. D. & M. B. Bennett. 2010. Reproductive ecology of the reef manta ray *Manta alfredi* in southern Mozambique. *Journal of Fish Biology*. 77(1):169-190.
- Marshall, A. D., Bennett, M.B., Kodja, G., Hinojosa-Alvarez, S., Galvan-Magana, F., Harding, M., Stevens, G. & Kashiwagi, T. 2011. *Manta birostris*. In: IUCN 2011 (A). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on **02 April 2012**. (<http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/198921/0> revisado el

02/03/2012)

- Martínez-Rincón, R. O. 2012. Efecto de la variabilidad ambiental en la distribución de las capturas incidentales de pelágicos mayores en el Océano Pacífico Oriental. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 100 pp.
- Martínez-Urrea, D. A. 2013. Foto Identificación de manta gigante (*Manta birostris*; Walbaum, 1792) en las áreas naturales protegidas del Caribe mexicano. Tesis de Licenciatura. UABCS. 71 pp.
- MATLAB and statistics Toolbox Release 2013a. The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, United States.
- Meyer, D., A. Zeileis & K.Hornik. 2005. The structure framework: visualizing multi-way contingency tables with vcd. Research Report Series Department of Statistics and Mathematics, 22. Department of Statistics and Mathematics, WU Vienna University of Economics and Business, Vienna. Disponible en: <http://epub.wu.ac.at/480/>
- Notarbartolo di Sciara, G & E. V. Hillyer. 1989. Mobulid rays off Eastern Venezuela (Chondrichthyes, Mobulidae). *Copeia*. 1989:607-614.
- Paig-Tran, E. W. M., T. Kleinteich & A. P. Summers. 2014. The filter pads and filtration mechanism of the devil rays: variation at macro and microscopic scales. *Journal of Morphology*.
- de la Parra-Venegas, R., R. Hueter, J. González-Cano, J. Tyminski, J. G. Remolina, M. Maslanka, A. Ormos. L. Weigt, B. Carlson & A. Dove. 2011. An unprecedented aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in mexican costal waters of the Caribbean Sea. *PloS ONE* 6(4): e18994.
- R Development Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Ruiz-Renteria, F. G. 1979. Upwelling north of Yucatan peninsula. Tesis de Maestría. Texas A&M University. 86 pp.
- Schott, J. R. 2007. Remote sensing. Oxford University Press. 666 pp.
- Shirasago-German, B. 1991. Hidrografía y análisis frontogenético en el sur de la Bahía de Campeche. Tesis de Maestría. UNAM. 141 pp.

- Sims, D. W., E. J. Southall, A. J. Richardson, P. C. Reid & J.D. Metcalfe. 2003. Seasonal movements and behavior of basking sharks from archival tagging: no evidence of winter hibernation. *Marine Ecology Progress Series*. 248: 187-196.
- Teo, S. L. H., A. M. Boustany & B.A. Block. 2007. Oceanographic preference of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus*, on their Gulf of Mexico breeding grounds. *Marine Biology* 152:1105-1119.
- Watson, J. T., T. E. Essington, C. E. Lennert-Coddy & M. A. Hall. 2009. Trade-offs in the design of fisheries closures: management of silky shark in the eastern Pacific ocean tuna fisheries. *Conservation Biology*.
- Weng, K. C., A. M. Boustany, P. Pyle, S. D. Anderson, A. Brown & B. A. Block. 2007. Migration and habitat of white shark(*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology*. doi: 10.1007%2Fs00227-007-0739-4
- Wood, S. 2006. Generalized Additive Models, An Introduction with R. Chapman & Hall/CRC. Florida. EUA. 384 pp.

APÉNDICE I.

Promedio mensual de la productividad primaria neta alrededor del área de estudio durante los años censados.

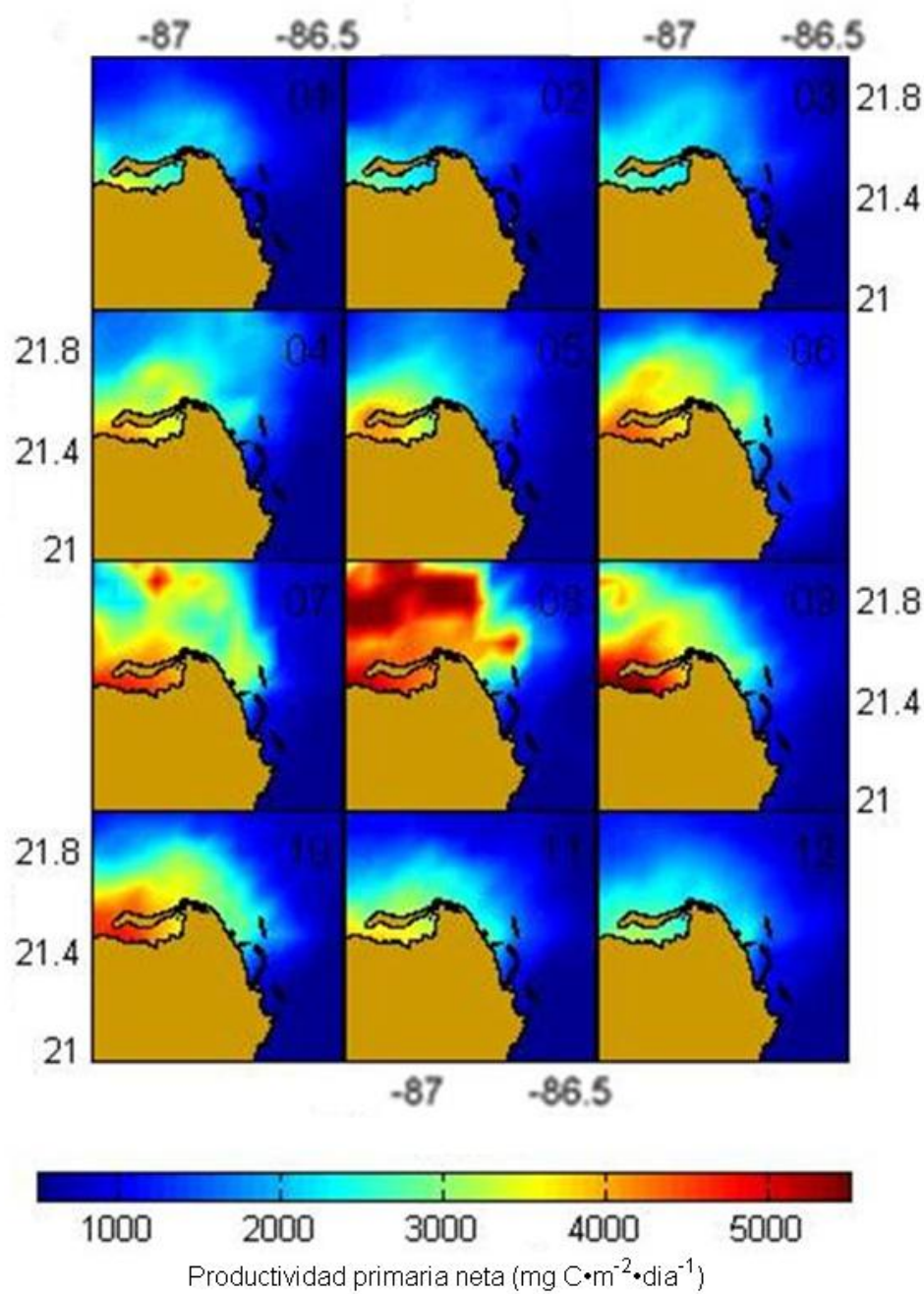


Figura 20. Promedio mensual de la PPN durante 2007.

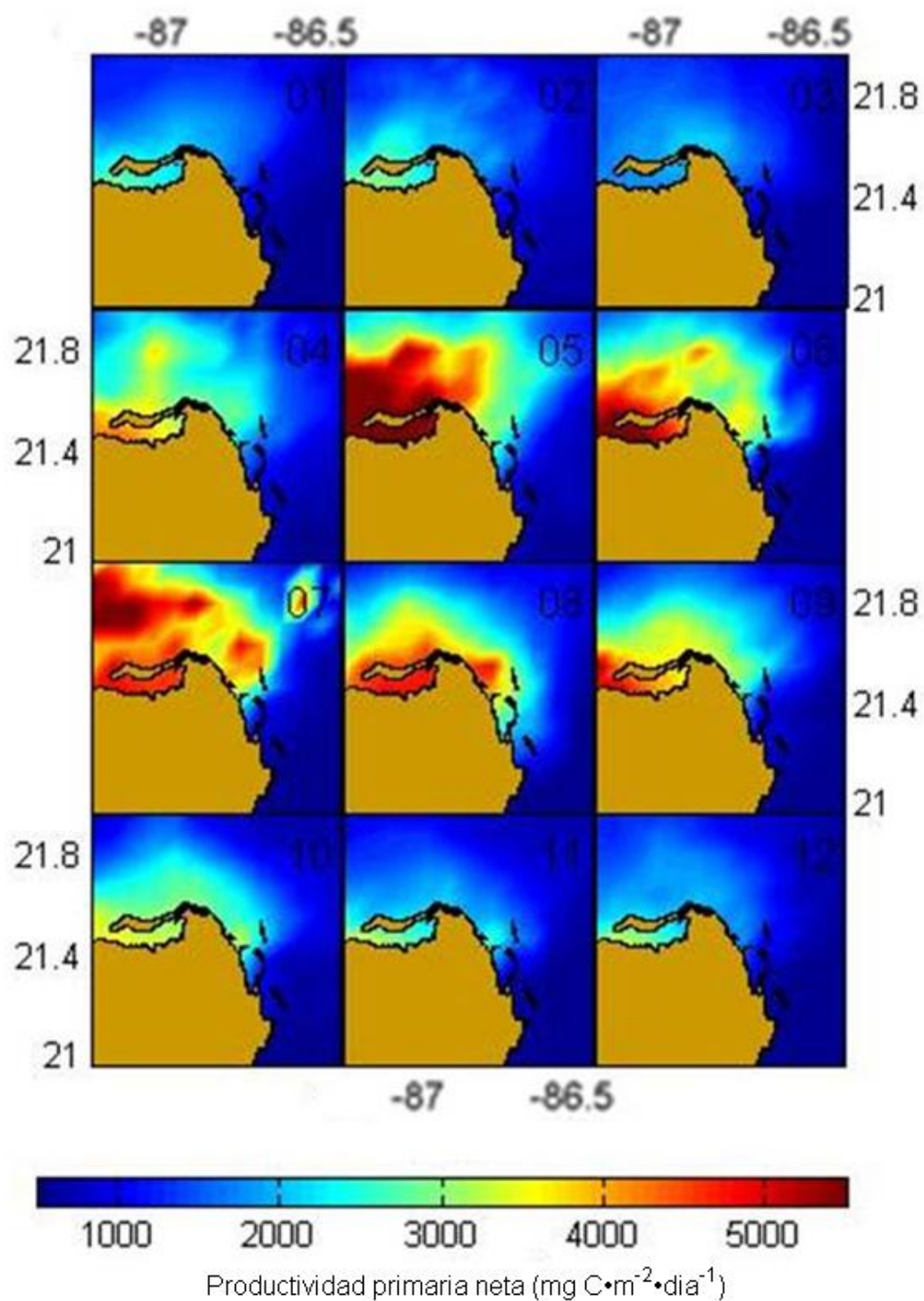


Figura 21. Promedio mensual de la PPN durante 2008.

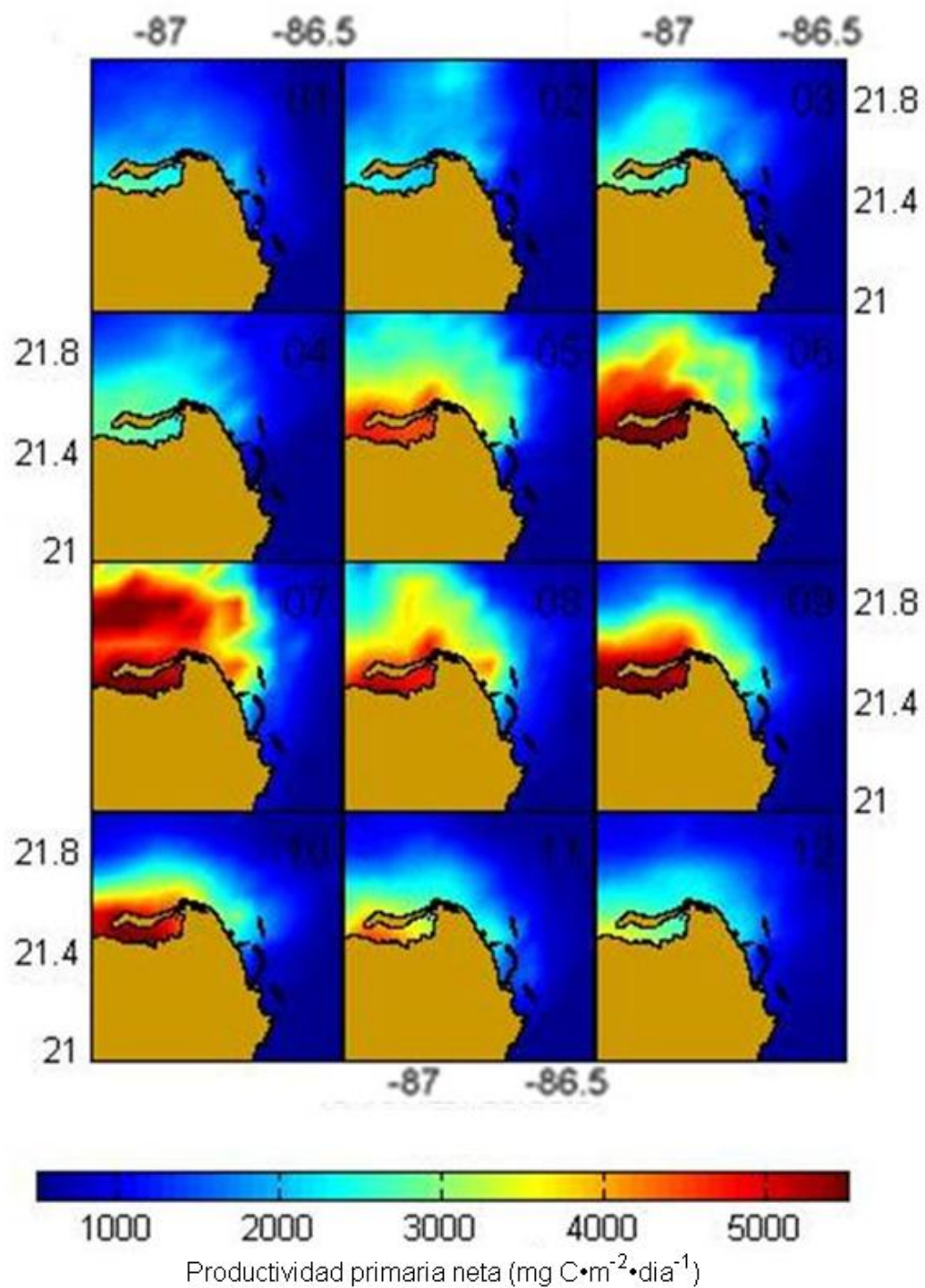


Figura 22. Promedio mensual de la PPN durante 2009.

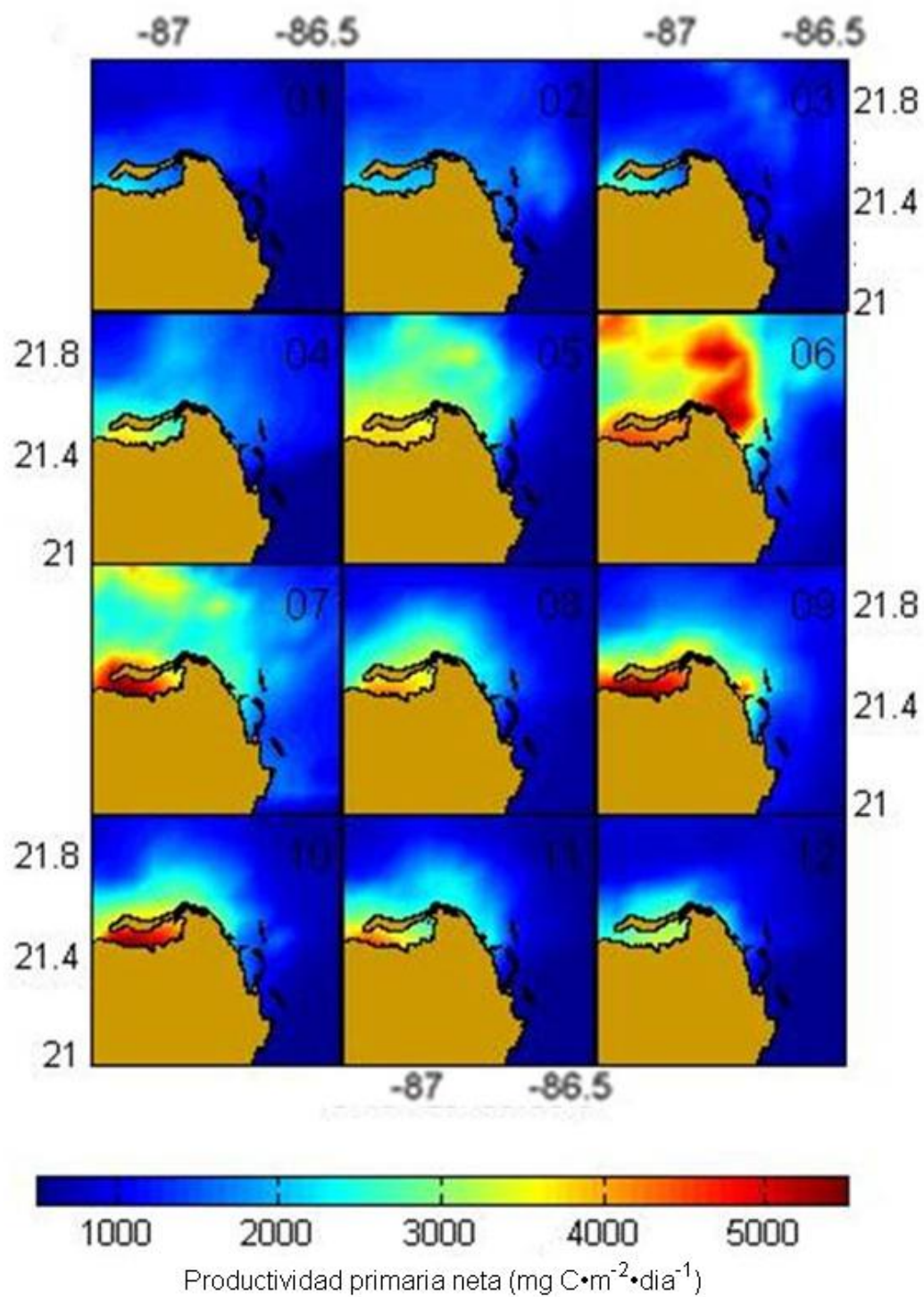


Figura 23. Promedio mensual de la PPN durante 2010.

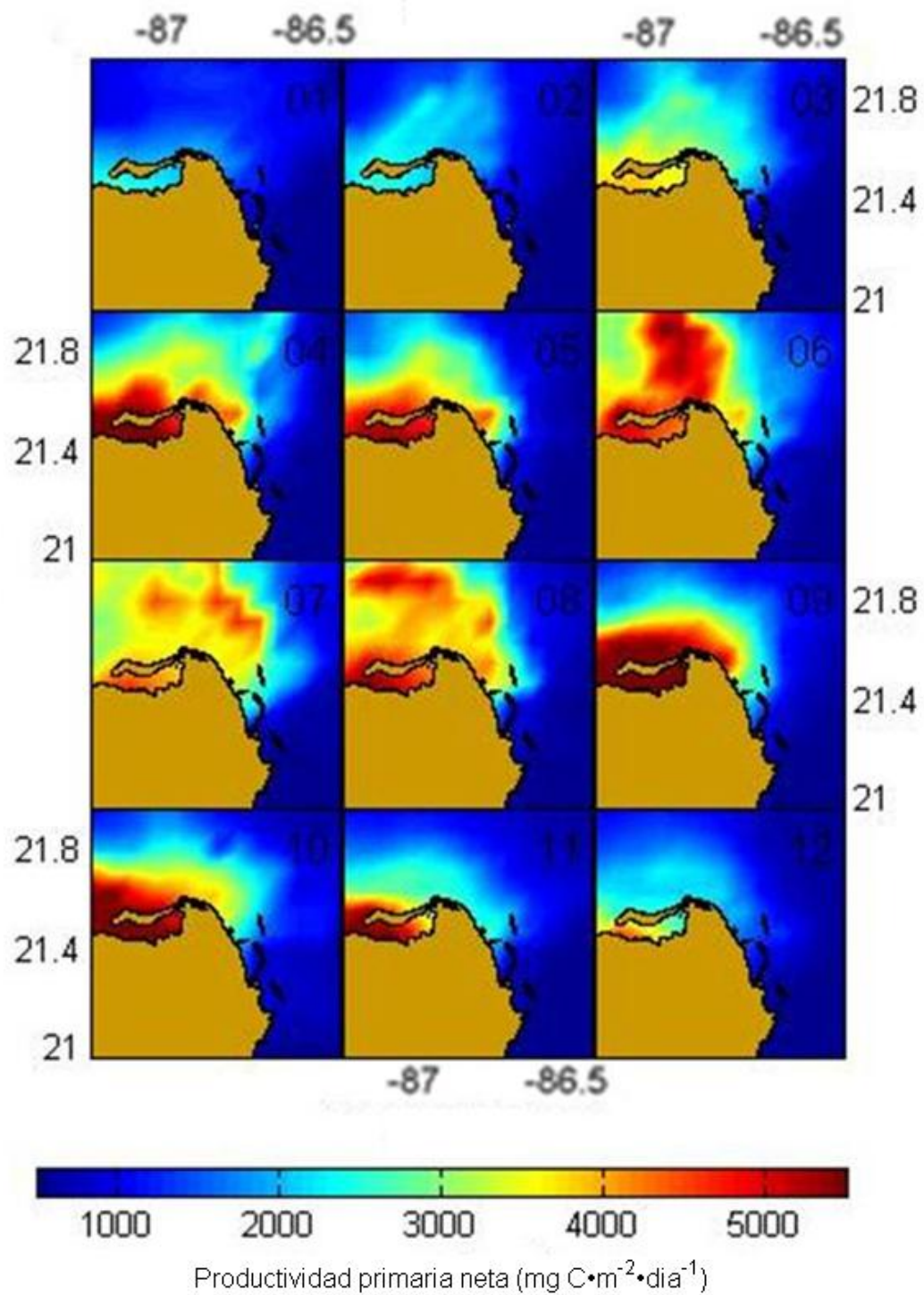


Figura 24. Promedio mensual de la PPN durante 2011.

Promedios mensuales de la temperatura superficial del mar en el área de estudio durante los años censados.

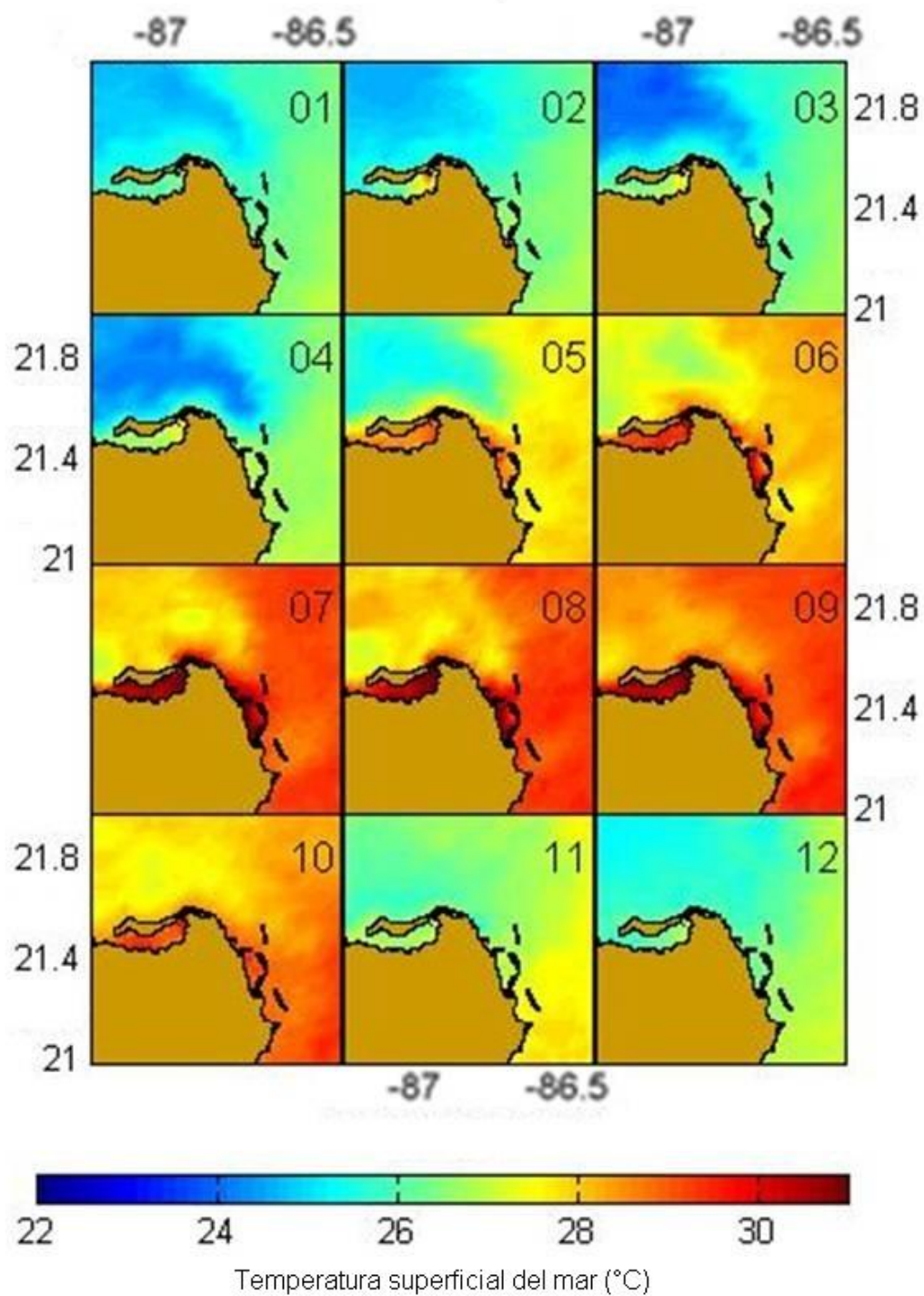


Figura 25. Promedio mensual de la TSM durante 2007.

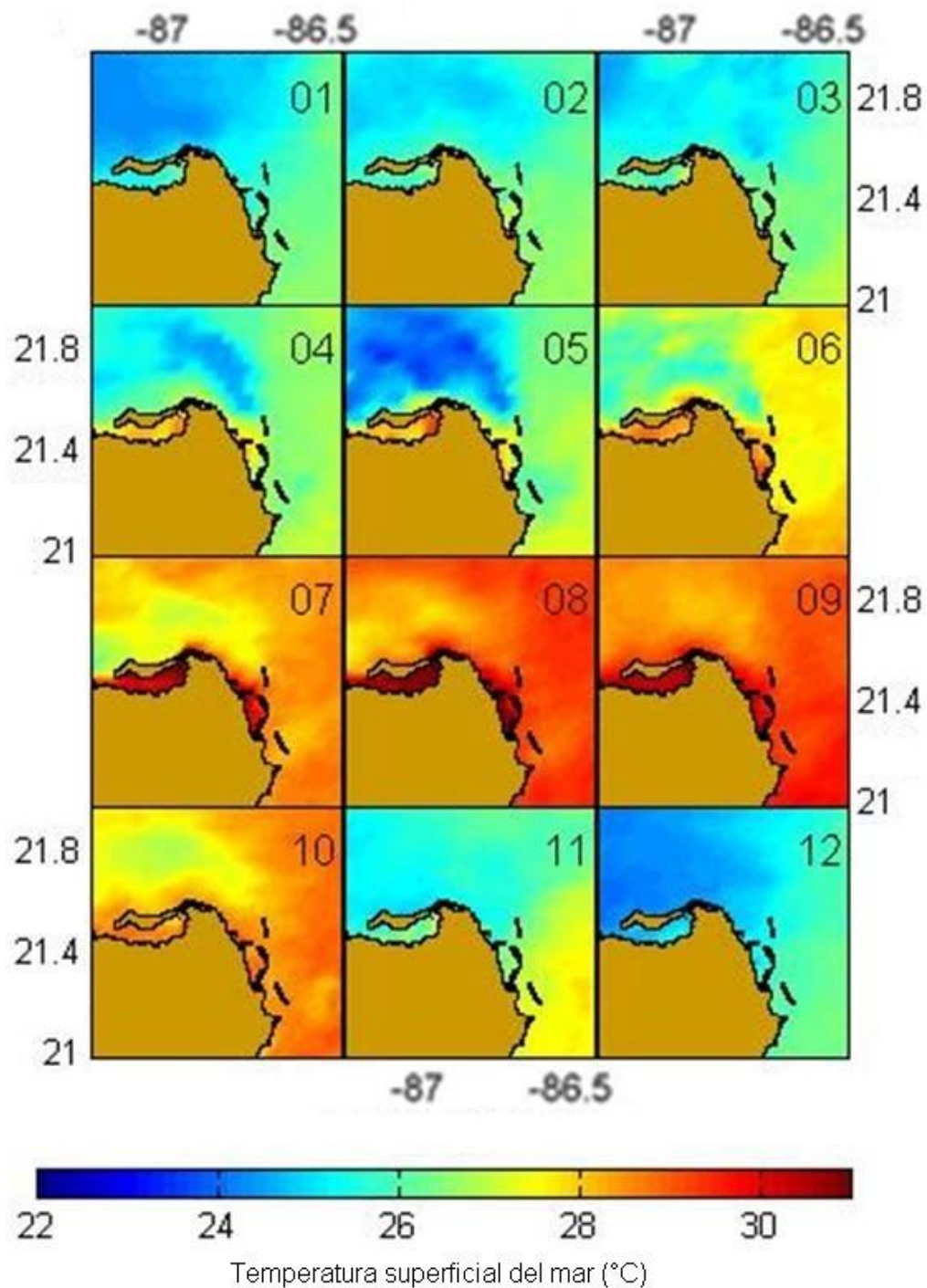


Figura 26. Promedio mensual de la TSM durante 2008.

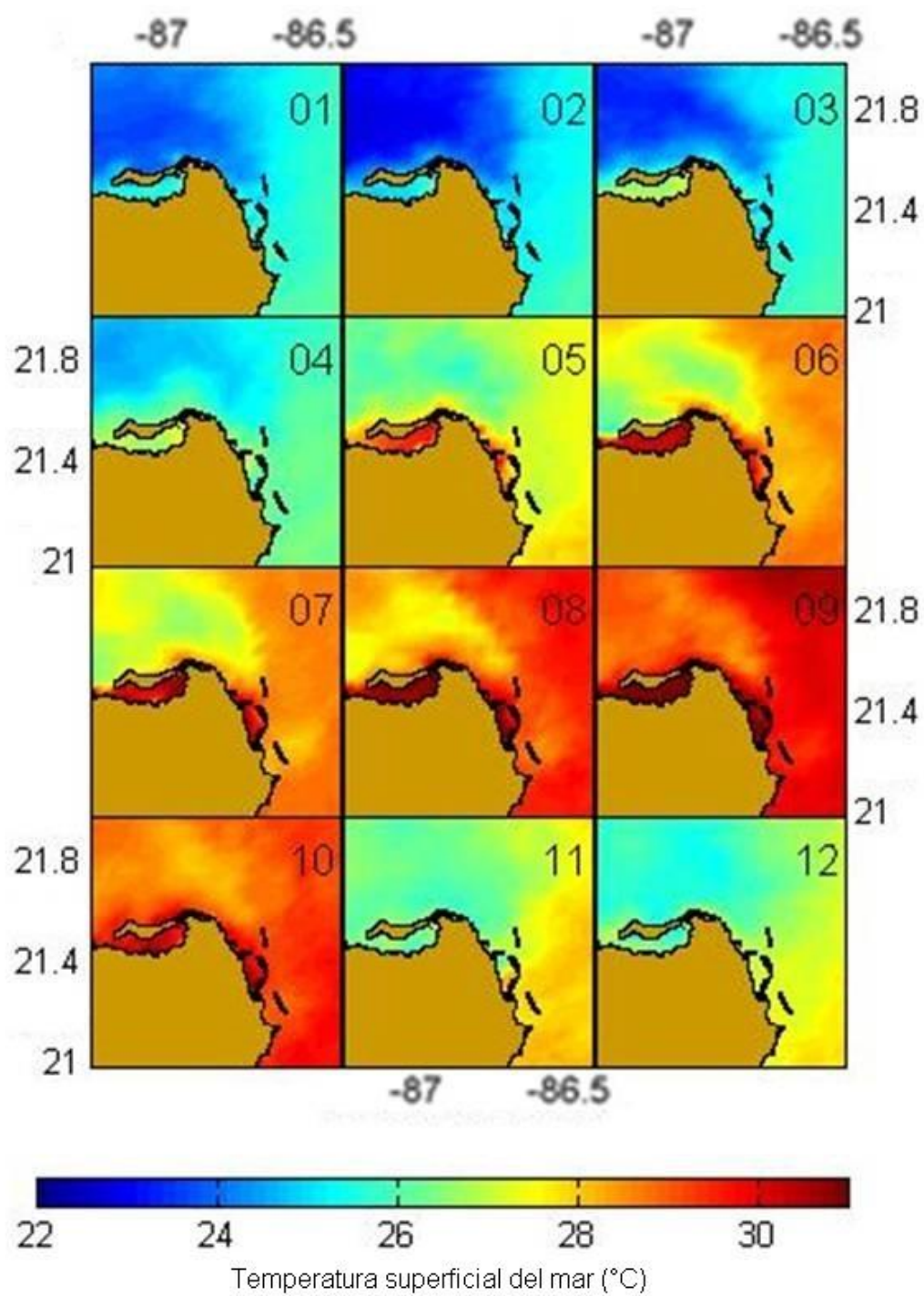


Figura 27. Promedio mensual de la TSM durante 2009.

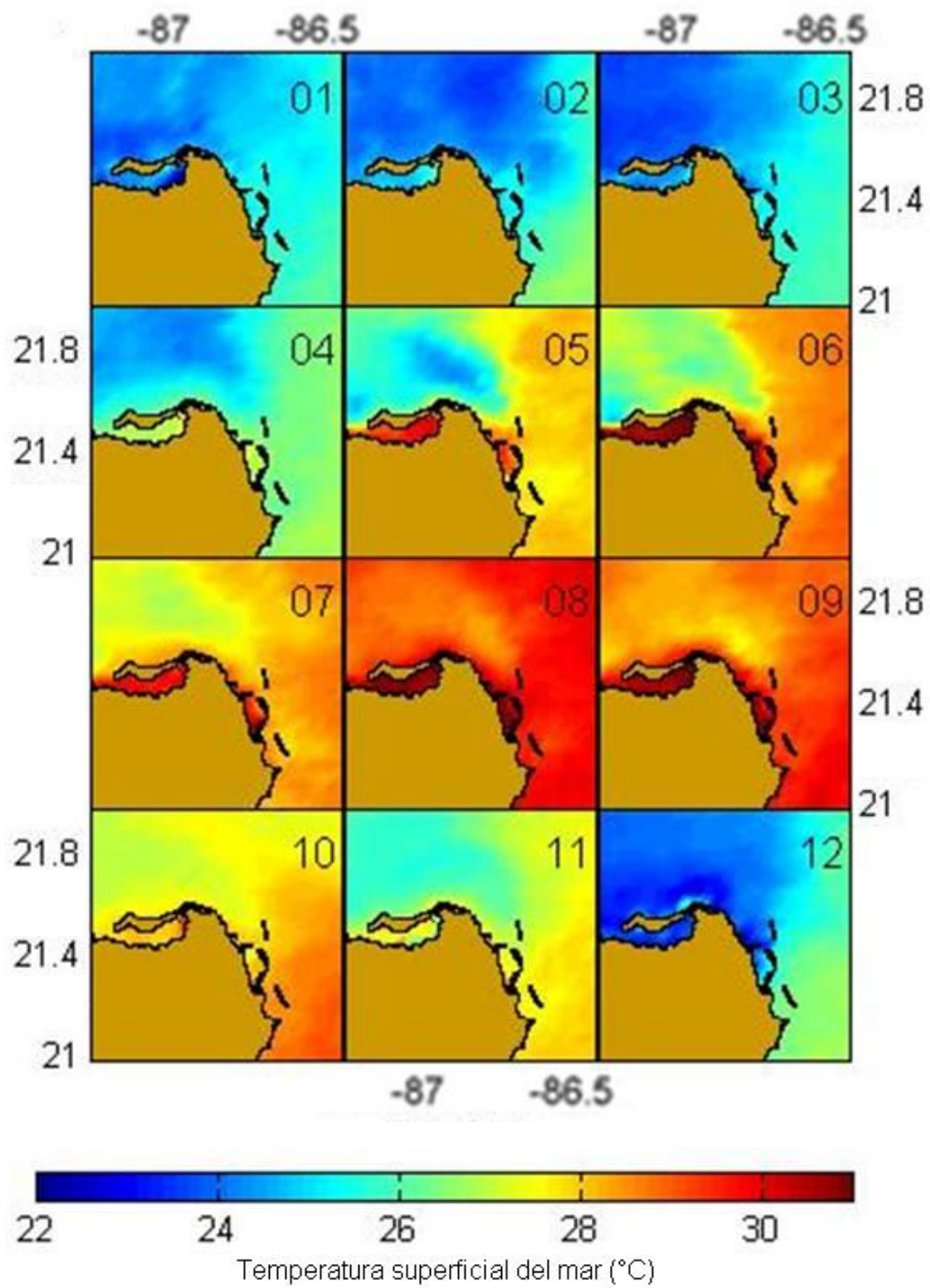


Figura 28. Promedio mensual de la TSM durante 2010.

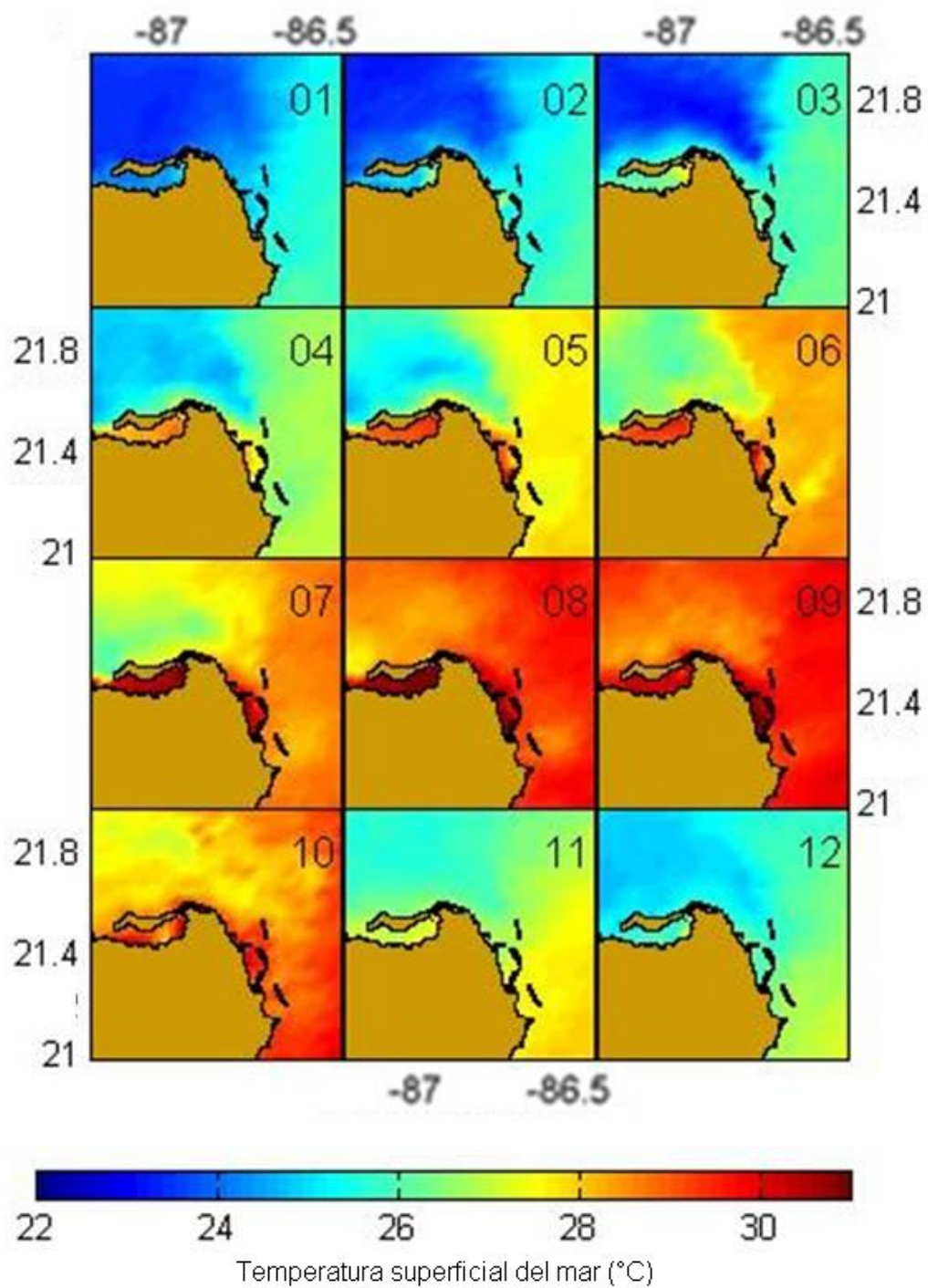


Figura 29. Promedio mensual de la TSM durante 2011.

Promedio mensual de las corrientes geostróficas alrededor del área de estudio durante los años censados.

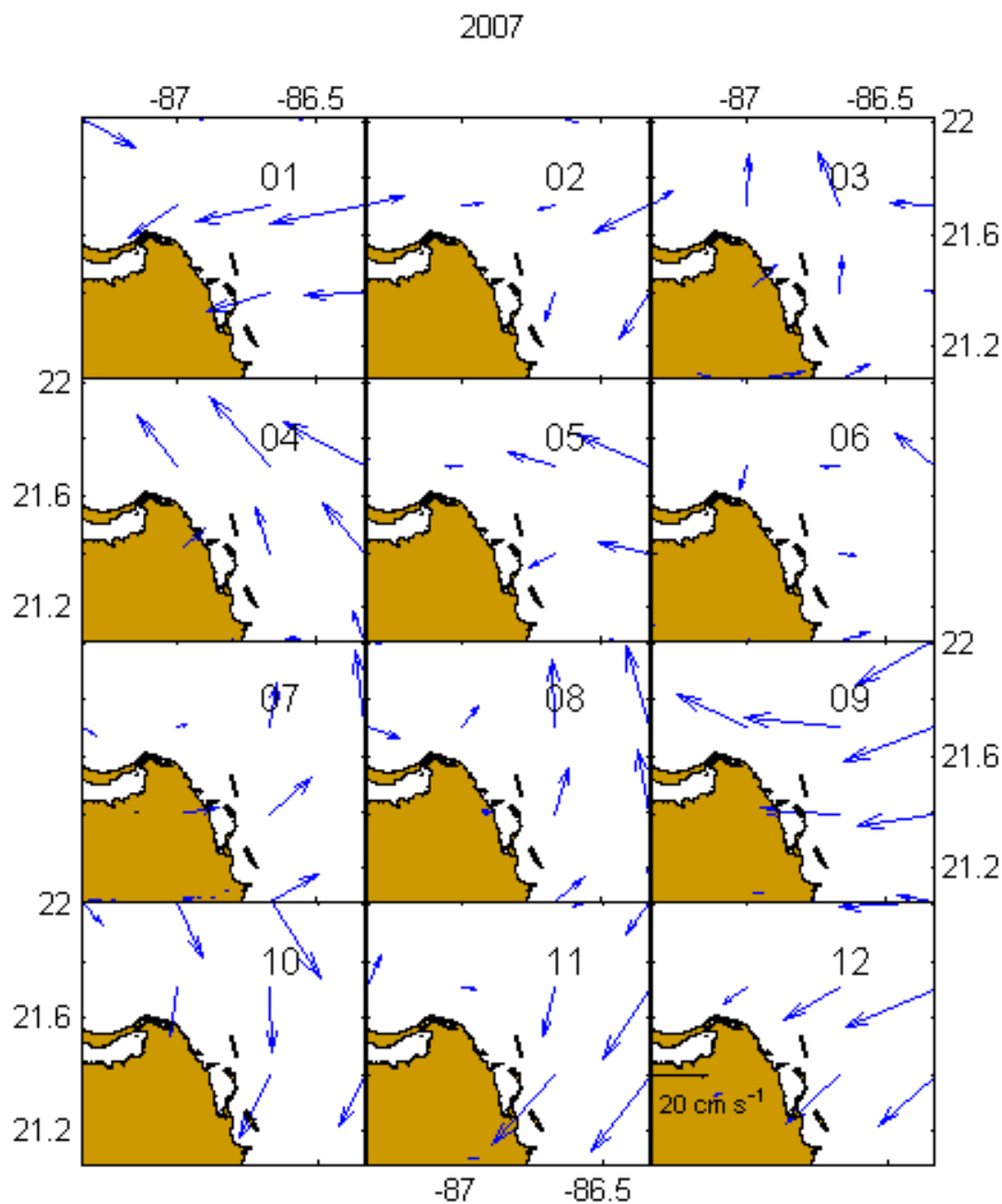


Figura 30. Promedio mensual de las CG durante el 2007

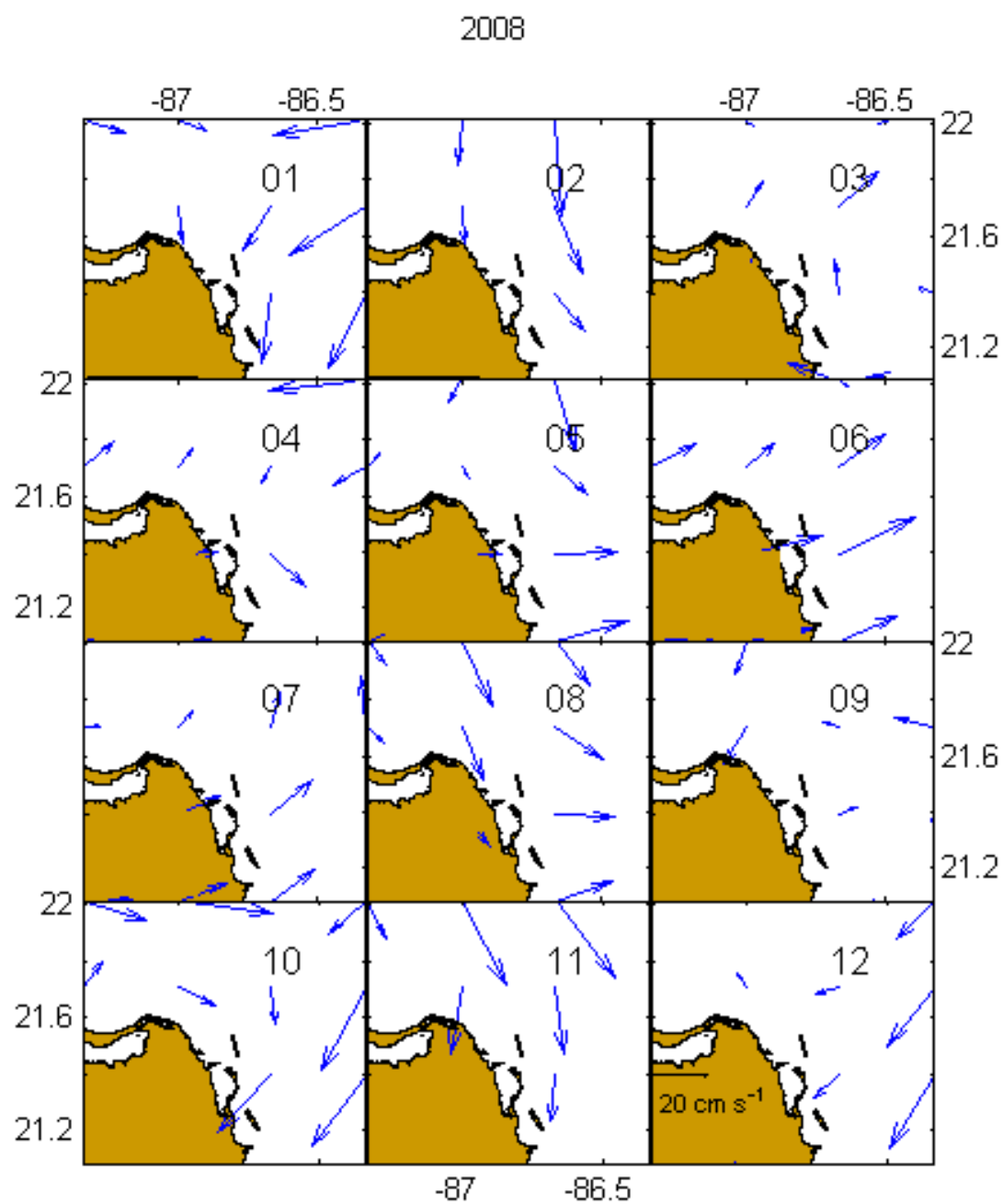


Figura 31. Promedio mensual de las CG durante el 2008.

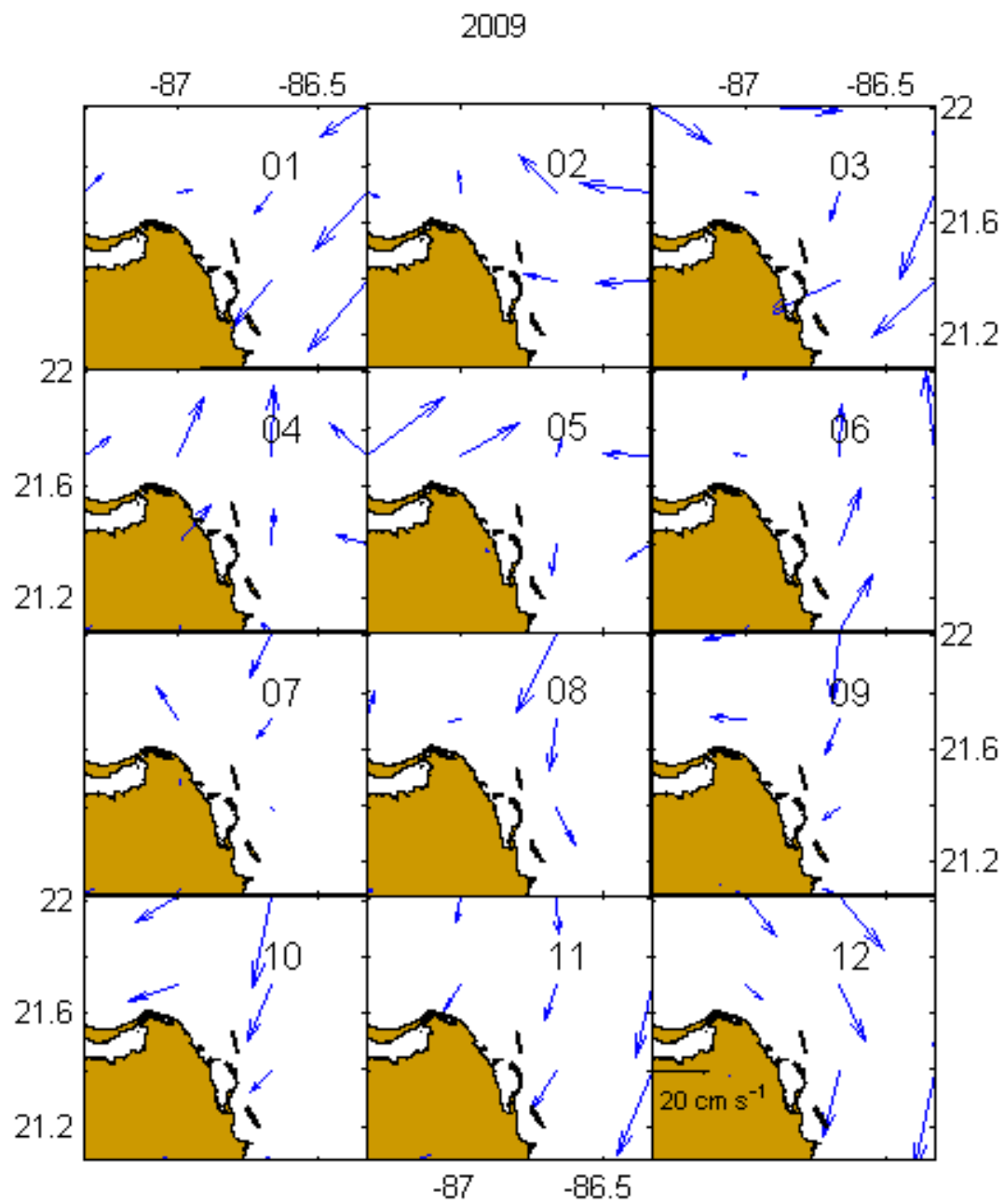


Figura 32. Promedio mensual de las CG durante el 2009.

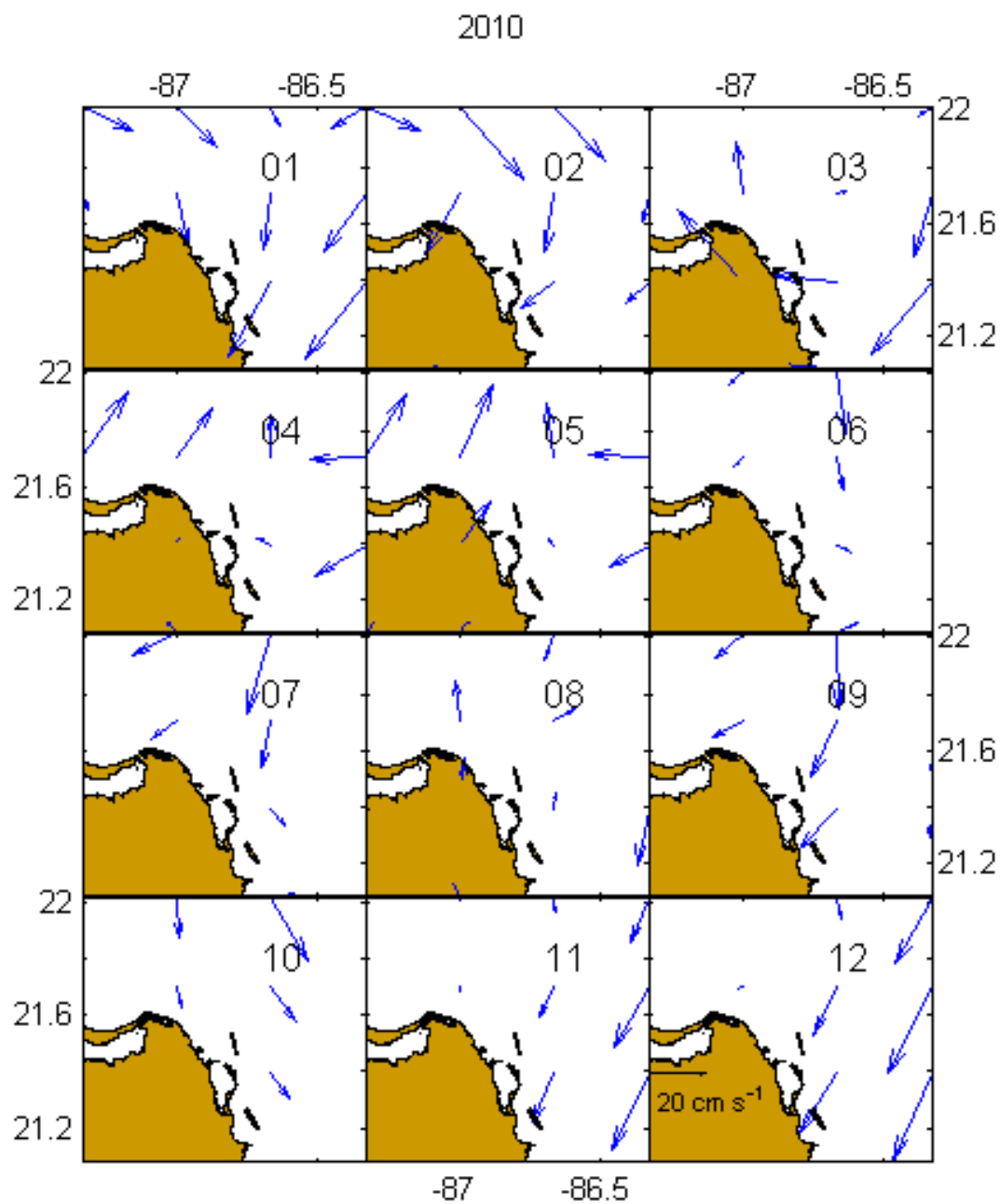


Figura 33. Promedio mensual de las CG durante el 2010.

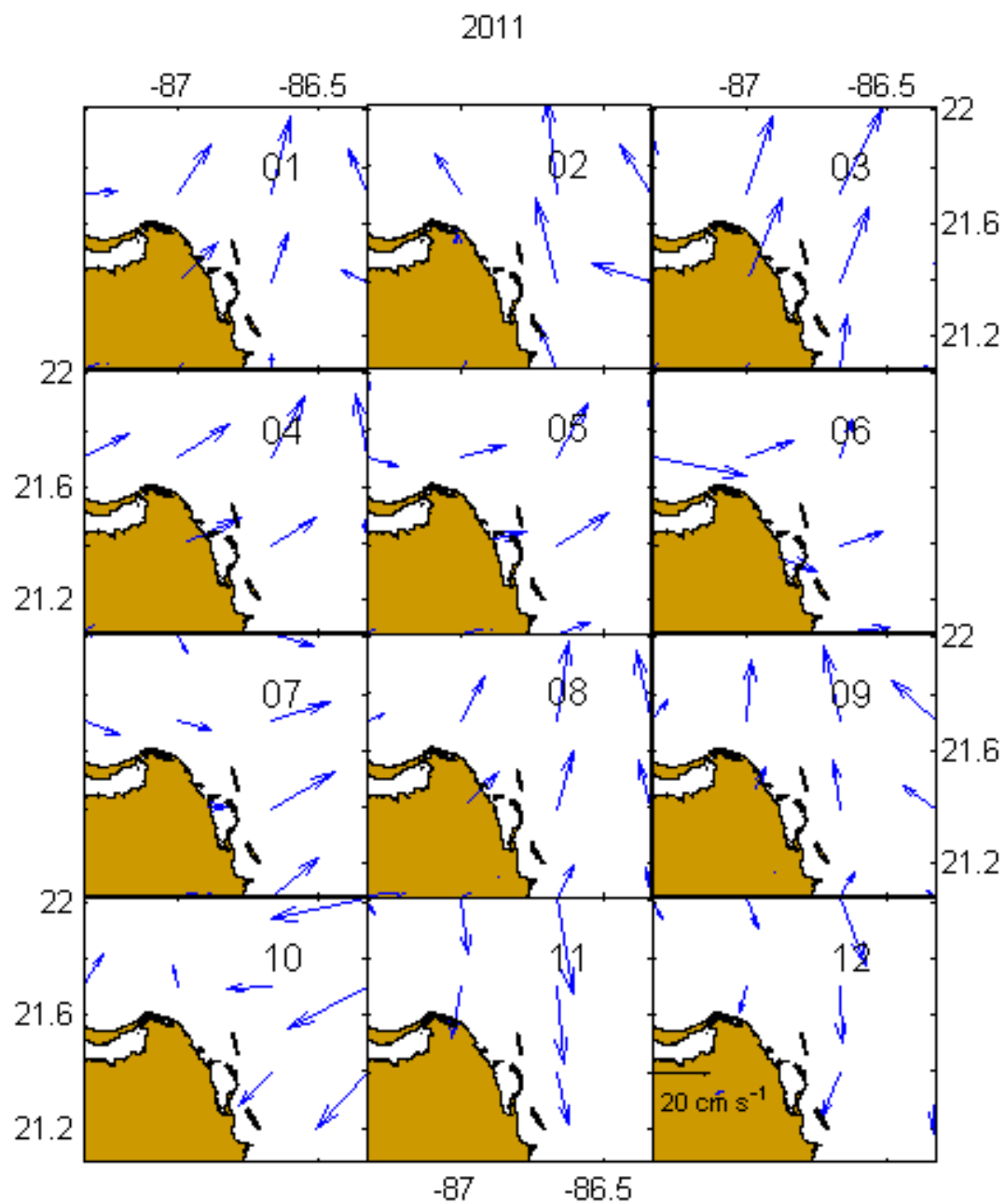


Figura 34. Promedio mensual de las CG durante el 2011.