

UC San Diego

Technical Reports

Title

Condrictios: Perspectivas ecológicas y de conservación

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/4z4572fs>

ISBN

978-1-4951-2227-9

Authors

Carone, Erica

Hoyos Padilla, Edgar Mauricio

Ayala Bocos, Arturo

et al.

Publication Date

2025-03-27

Peer reviewed

6



Condriictios: Perspectivas ecológicas y de conservación

Erica Carone¹,
Edgar Mauricio Hoyos Padilla^{2,3},
Arturo Ayala Bocos⁴,
James Ketchum^{2,3,5}

¹Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C. Calle del Pirata 420, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.

²Pelagios Kakunjá A.C., Sinaloa 1540, Las Garzas, 23070, La Paz, México.

³MigraMar, Bodega Bay, California, USA.

⁴Ecosistemas y Conservación: Proazul Terrestre A. C., La Paz, Mexico.

⁵Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), 23096 La Paz, México.

[Página anterior](#): Dos mantas gigantes (*Manta birostris*) en Revillagigedo. Foto por: Erick Higuera.

Introducción

Los condriictios, que abarcan tiburones, rayas y quimeras, constituyen un linaje distintivo de vertebrados cartilaginosos que han prosperado en los océanos de la Tierra durante más de 400 millones de años. Este grupo se caracteriza por sus esqueletos totalmente cartilaginosos, divergiendo significativamente de los esqueletos óseos de otros vertebrados. Los condriictios están adaptados a una amplia variedad de hábitats acuáticos, desde aguas dulces y salobres hasta predominantemente marinos. Sus patrones de distribución son variados, con muchas especies que se encuentran predominantemente a lo largo de las plataformas continentales y las laderas, así como alrededor de las islas. Ciertas especies exhiben distribuciones muy localizadas, endémicas de regiones específicas o confinadas a rangos de profundidad limitados, mientras que otras muestran distribuciones disjuntas, con poblaciones dispersas en lugares separados globalmente. La diversidad taxonómica dentro de los condriictios es notable, comprendiendo al menos 536 especies de tiburones, 646 especies de rayas y 49 especies de quimeras. Estas especies ocupan un vasto rango batimétrico, que se extiende desde la superficie del océano hasta profundidades de 4 000 m. Los condriictios demuestran un amplio espectro de estrategias reproductivas, que abarcan la puesta de huevos (oviparidad), diversas formas de viviparidad aplacentaria y viviparidad placentaria, lo que refleja su adaptabilidad evolutiva. Del mismo modo, han evolucionado diversos métodos locomotores, que van desde la natación axial, donde el movimiento se genera a través de las ondulaciones

de la cola, hasta los movimientos ondulantes u oscilantes de las aletas pectorales, e incluso el “punteo” a través del sustrato utilizando aletas pélvicas (Last et al., 2016; Weigmann, 2017; Ebert et al., 2021).

Si bien ciertas especies de peces cartilaginosos exhiben comportamientos carroñeros o se dedican a la succión o a la alimentación por filtración de plancton y peces pequeños, la gran mayoría de estos organismos adoptan predominantemente un estilo de vida depredador (particularmente los tiburones). Estos depredadores vienen en diferentes tamaños y algunas de las especies de tiburones más grandes se consideran superpredadores. Los condriktios ejercen una influencia crítica en la regulación de los flujos de materiales y energía, desempeñando así un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio dinámico de los ecosistemas marinos junto con otras especies de depredadores y presas, incluidos los *Osteichthyes* (peces óseos), los crustáceos y los cefalópodos (Stevens et al., 2000; Heupel et al., 2014; Valls et al., 2017; Ebert et al., 2021; Dedman et al., en prensa). En los últimos años, se ha reconocido cada vez más la importancia ecológica de los condriktios y su impacto en la estructura de las complejas comunidades de peces, especialmente a medida que las prácticas de pesca intensiva han causado perturbaciones en los ecosistemas marinos. Stevens et al. (2000), llevaron a cabo una revisión exhaustiva del conocimiento limitado sobre las interacciones tróficas influenciadas por la pesca de condriktios y aplicaron modelos de ecosistemas para evaluar las consecuencias de su agotamiento. Sus hallazgos indican que las respuestas de los ecosistemas a la eliminación de tiburones son multifacéticas y en gran medida impredecibles, pero potencialmente profundas tanto en contextos ecológicos como económicos, lo que justifica una mayor investigación. Por ejemplo, la extracción de tiburones tigre de un ecosistema tropical conduce a una reducción de las poblaciones de ciertas especies de peces de importancia comercial, como el atún. Este resultado fue inesperado, dado que el atún no constituye una parte significativa de

la dieta de los tiburones tigre, y podría haberse esperado que prosperara en ausencia de estos depredadores. Sin embargo, la disminución de las poblaciones de atún se produjo debido al papel fundamental de los tiburones en la regulación de las poblaciones de otros depredadores de estos peces (Stevens et al., 2000).

En los ecosistemas marinos de México se ha registrado una notable diversidad taxonómica de condrictios, que abarca al menos 111 especies de tiburones, 98 especies de rayas y 8 especies de quimeras. A pesar de las percepciones negativas asociadas con este grupo, las últimas décadas han presenciado un notable aumento en la popularidad del buceo y nado con algunas de las especies más carismáticas de condrictios (Neves et al., 2021). Así, en México, lugares como la Isla de Guadalupe (cerrada al turismo desde 2022), Cabo Pulmo, Playa del Carmen y el Archipiélago de Revillagigedo se han convertido en sitios fundamentales para el ecoturismo, ofreciendo oportunidades inigualables para observar especies como el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), el tiburón ballena (*Rhincodon typus*), el tiburón martillo común (*Sphyrna lewini*), el tiburón toro (*Carcharhinus leucas*) y la manta gigante (*Mobula birostris*), entre otros. Este aumento en el interés también representa una invaluable oportunidad para el conocimiento y la conservación de estas especies, ya que promueve la participación pública en iniciativas de ciencia ciudadana, reduciendo la distancia entre la investigación científica y la comunidad.

Investigación sobre condrictios

El Archipiélago de Revillagigedo, un reconocido santuario de biodiversidad marina, alberga una gran variedad de especies de condrictios (Fourriere et al., 2016). Estas especies están estrechamente vinculadas a las características ecológicas únicas de las islas oceánicas, las cuales desempeñan un papel

significativo en su historia de vida. La primera presencia documentada de este grupo de animales en el archipiélago se remonta al informe del capitán Colnett a finales del siglo XVIII (Baske, 2008). Este primer relato sentó las bases para exploraciones y observaciones posteriores. En 1889, en una expedición del buque estadounidense *Albatross*, Tanner observó una importante presencia de tiburones tentativamente del género *Carcharhinus* alrededor de las islas de Clarión y Socorro. A pesar de las limitaciones en la identificación ictiológica precisa, este informe se erige como uno de los registros pioneros de la presencia de tiburones en el archipiélago (Tanner, 1889). En 1892, se registró una captura notable: un espécimen identificado como tiburón renacuajo, *Cephalurus cephalus* (Museo Sudafricano de Iziko, 1892). Este hallazgo fue seguido por otro evento significativo en 1897, donde la pesca con dinamita condujo a la adquisición de dos tiburones juveniles de punta plateada, *Carcharhinus albimarginatus*, en la Isla Clarión (Jordan y McGregor, 1897).

A pesar de estos valiosos registros, no fue hasta la década de 1960 cuando aumentó la investigación sobre este grupo. Este progreso se vio reforzado por la introducción del buceo y la fotografía submarina, que aumentaron significativamente los registros de especies de megafauna. El siglo XXI fue testigo de un aumento en la industria del buceo *vida a bordo* en México, lo que resultó en una afluencia anual de más de tres mil buzos al archipiélago de noviembre a junio (Ruíz-Sakamoto 2015; Cisneros-Montemayor et al., 2020). Esta mayor accesibilidad de los científicos a la zona, junto con la participación activa de los operadores turísticos en proyectos de investigación y la adopción de nuevas técnicas de investigación, como el despliegue de estaciones remotas de video subacuático con carnada (en inglés *Baited Remote Underwater Videos*, BRUVS), así como la utilización de telemetría acústica y satelital, ha contribuido significativamente a ampliar nuestro conocimiento de los condriktios en el Archipiélago de Revillagigedo (Lara-Lizardi, 2018;

Ketchum et al., 2020; Sánchez-Gómez, 2022).

La revisión bibliográfica para este estudio abarcó un análisis exhaustivo de 54 documentos que abarcan de 1793 a 2024. Este extenso conjunto incluye una amplia gama de fuentes académicas: 26 artículos científicos, cinco libros y capítulos, 17 tesis, cuatro informes y dos actas de congresos. De estos, más de la mitad ($n=39$) de los estudios se han generado desde 2011 como resultado de la cooperación entre el sector turístico, la academia y las asociaciones civiles. En general, los intereses de investigación han sido diversos, con especial énfasis en los estudios ecológicos (Figura 1). El tema más investigado, que representa el 46% de los estudios, se centró en comprender la abundancia y la distribución espacial de las especies de condrictios. La segunda área de investigación más común se centra en la estructura de las comunidades, representando el 22% de los estudios, lo que indica interés en la coexistencia e interacciones entre diferentes especies dentro de los ecosistemas. En comparación con estos temas, áreas como la fisiología, la dieta y la genética de poblaciones están menos exploradas, lo que las destaca como posibles vías de investigación futura. Por último, pero de importancia crítica, un aspecto que merece mayor atención es la investigación de los impactos de las actividades turísticas en esta región.

La rápida expansión del turismo de elasmobranquios en las últimas décadas ha sido reconocida como una alternativa sostenible a la pesca, proporcionando medios de vida a muchas familias (Cisneros-Montemayor et al., 2013, 2020). Las excursiones de buceo al Archipiélago de Revillagigedo generan aproximadamente 14 millones de dólares en actividad económica anualmente (Ruíz-Sakamoto, 2015). Si bien esta afluencia de actividad económica beneficia a la red de operadores turísticos, también aumenta el interés público y el compromiso con la conservación de estas especies. Esta mayor conciencia de conservación no solo se refleja en el creciente número de visitantes a estos sitios, sino también en la participación activa de los turistas en actividades de investigación dirigidas por científicos. Sin embargo, el au-

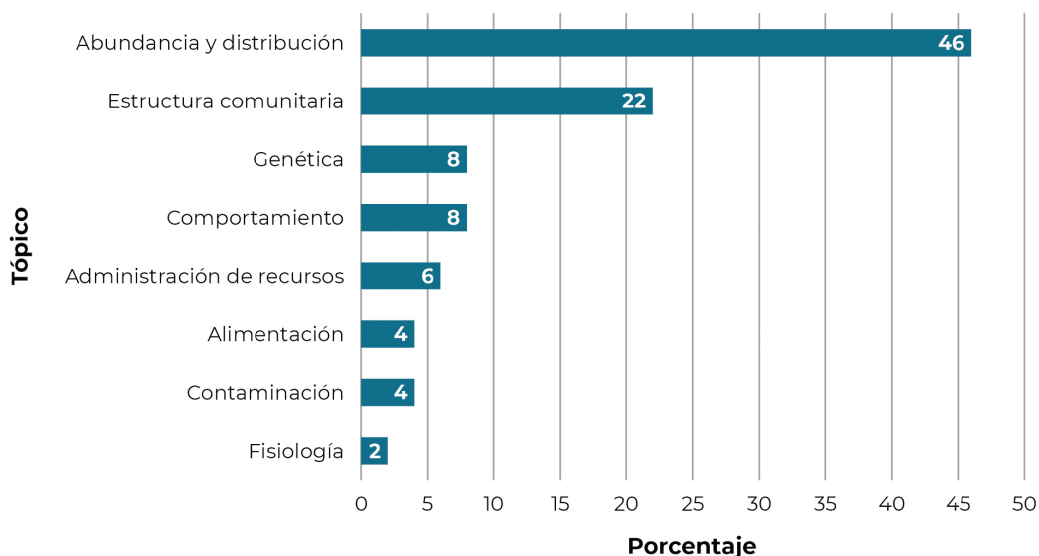


Figura 1: Temas explorados en proyectos de investigación relacionados con los condriktios del Archipiélago de Revillagigedo durante los años 1793-2024.

mento sustancial de visitantes requiere la optimización y el monitoreo continuo de los avistamientos, ya que la presión antropogénica podría estresar las diferentes especies de condriktios presentes en el archipiélago. Los limitados estudios realizados en el archipiélago hasta ahora no han mostrado un efecto en la comunidad local de elasmobranquios. Por ejemplo, Cacho-Movellan (2022), utilizando BRUVS y censo visual submarino para determinar la abundancia de tiburones en diferentes sitios, no encontró una relación significativa entre el número de buzos y la abundancia de tiburones. Además, algunos estudios sobre mantas gigantes sugieren una posible adaptación fisiológica a los impactos que aumentan año con año (Gómez-García et al., 2021; Hernández-Navarro et al., 2023). A pesar de esto, la investigación en este campo aún se encuentra en sus primeras etapas y requiere una evaluación consistente del estado de los elasmobranquios para evaluar la salud de su población utilizando varios indicadores como fotografías, hormonas, estrés oxidativo, contaminación, isótopos estables y otros. Además, es esen-

cial prestar especial atención a las especies vulnerables y/o a las zonas del archipiélago que han sido designadas como críticas. Por ejemplo, el islote de Roca Partida es el hogar de tiburones nocturnos (*Triaenodon obesus*) que descansan en grietas durante el día y pueden ser molestados por los buzos. A largo plazo, esto podría conducir a cambios en el uso del hábitat y pérdidas de energía como resultado directo del ecoturismo (Fitzpatrick et al., 2011).

Tiburones, rayas y quimeras

En el Archipiélago de Revillagigedo se han documentado 30 especies de condrictios confirmadas (Tabla I). Es importante señalar que dentro de esta lista, dos especies están categorizadas como en peligro crítico y seis como en peligro de extinción, lo que resalta la importancia ecológica del Archipiélago de Revillagigedo y la necesidad de proteger este entorno único para las generaciones futuras. En el archipiélago, especies de aguas profundas como el tiburón dormilón del Pacífico (*Somniosus pacificus*), la quimera púrpura (*Hydrolagus purpureus*), el tiburón narizón (*Apristurus nasutus*), y la raya de aguas profundas (*Bathyraja abyssicola*) también se han registrado (Aburto-Oropeza et al., 2017; Becerril-García et al., 2020). Además, se considera potencial la presencia de otras 10 especies, cuya existencia se infiere a partir de modelos de distribución influenciados por las condiciones ambientales de la región, o se basa en informes que datan de hace más de 20 años (Tabla II).

De acuerdo con la literatura, la Isla Socorro cuenta con la mayor diversidad, con 22 especies registradas. Las quimeras, u holocéfalas, se han documentado únicamente en el lado oriental de la isla Socorro, a profundidades que oscilan entre los 1 456 y los 1 857 m (Aburto-Oropeza, 2017; Becerril-García et al., 2020). Le sigue la Isla San Benedicto con 17 especies y se distingue por ser la única isla del archipiélago con registros del tiburón zorro, *Alopias superciliosus* (Becerril-García et al., 2020). Roca Partida es el hogar de 15 es-

Tabla 1: Especie de condrictios confirmada en las islas del Archipiélago de Revillagigedo. Isla: SB = San Benedicto, C = Clarión, S = Socorro, RP = Roca Partida, NS = No especificada; Referencia: 1) Becerril-García et al. 2020; 2) Fourrière et al. 2016; 3) Del Moral Flores et al. 2016; 4) Lara-Lizardi et al. 2018; 5) Museo Sudafricano de Iziko; 6) Colección de peces del Museo Canadiense de la Naturaleza; 7) Chávez-Comparán et al. 2010; 8) Aburto et al. 2017. Categorías UICN: (DD) Datos Deficientes, (LC) Preocupación menor, (NT) Casi Amenazada, (VU) Vulnerable, (EN) En Peligro, (CR) Peligro Crítico, (NM) No mencionado.

Nombre científico	Nombre en español	Isla	Referencia	UICN
<i>Hydrolagus cf. melanophasma</i>	Quimera negra oriental	S	1	LC
<i>Hydrolagus cf. trolli</i>	Quimera azul narizona	S	1	LC
<i>Hydrolagus purpureus</i>	Quimera púrpura	NS	8	LC
<i>Echinorhinus cookei</i>	Tiburón espinoso negro	S	1	DD
<i>Somniosus pacificus</i>	Tiburón dormilón del Pacífico	RP	1	NT
<i>Rhincodon typus</i>	Tiburón ballena	SB, C, S, RP	1, 2	EN
<i>Alopias superciliosus</i>	Tiburón zorro	SB	1	VU
<i>Carcharodon carcharias</i>	Tiburón blanco	RP	1	VU
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	Tiburón punta plateada	SB, C, S, RP	1, 2, 3	VU
<i>Carcharhinus altimus</i>	Tiburón de hocico grande	S, RP	2, 3	NT
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Tiburón sedoso	SB, C, S, RP	1, 2, 3	VU
<i>Carcharhinus galapagensis</i>	Tiburón de Galápagos	SB, C, S, RP	1, 2, 3	LC
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Tiburón punta negra	SB, S, RP	1, 2, 3	VU
<i>Carcharhinus obscurus</i>	Tiburón arenero	SB, S, RP	1, 2	EN
<i>Carcharhinus longimanus</i>	Tiburón oceánico de puntas blancas	S	2	CR
<i>Galeocerdo cuvier</i>	Tiburón tigre	SB, S, C, RP	1, 2	NT
<i>Nasolamia velox</i>	Tiburón pico blanco	SB, S, RP	1, 4	EN
<i>Triaenodon obesus</i>	Tiburón punta blanca de arrecife	SB, S, C, RP	1, 2	VU
<i>Apristurus brunneus</i>	Pejegato marrón	SB	1	DD
<i>Apristurus nasutus</i>	Tiburón narizón	S	1	LC
<i>Cephalurus cephalus</i>	Tiburón renacuajo	C	5	LC
<i>Sphyrna lewini</i>	Tiburón martillo común	SB, S, RP	1, 3	CR
<i>Galeorhinus galeus</i>	Tiburón vitamínico	S	6	CR
<i>Bathyrhaja abyssicola</i>	Raya de profundidad	SB	1	DD
<i>Diplobatis ommata</i>	Raya eléctrica diana	SB	1	LC
<i>Narcine entemedor</i>	Raya eléctrica común	SB, S	1, 3, 7	VU
<i>Mobula birostris</i>	Manta gigante	SB, S, RP, C	1, 2	EN
<i>Mobula tarapacana</i>	Manta cornuda	S	1	EN
<i>Hypanus dipterus</i>	Raya diamante	S	1, 3	VU
<i>Hypanus longus</i>	Raya látigo	SB, S, C, RP	1, 2, 3, 7	VU

Tabla II: Especies no confirmadas de condrictios en las Islas del Archipiélago de Revillagigedo. Referencias: 1) Castro-Aguirre y Balart, 2002; 2) Bautista-Romero et al. 1994; 3) Robertson y Allen 2015; 4) Villalobos, 1960; 5) Valencia, 2012.

Nombre científico	Nombre en español	Referencia	UICN
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Tiburón trozo	1	EN
<i>Galeus piperatus</i>	Tiburón gato pimentado	1	LC
<i>Parmaturus xaniurus</i>	Tiburón gato lima	1	LC
<i>Sphyrna media</i>	Cornuda cuchara	2	CR
<i>Sphyrna tiburo</i>	Cabeza de pala	1	EN
<i>Sphyrna zygaena</i>	Tiburón martillo liso	1	VU
<i>Aetobatus laticeps</i>	Raya águila oriental	3	VU
<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	Raya pelágica	3	LC
<i>Mobula mobular</i>	Manta de espina	4	EN
<i>Alopias pelagicus</i>	Tiburón zorro pelágico	5	EN

pecies, donde se ha documentado una notable residencia de cuatro especies de tiburones: tiburón arenero, de Galápagos, de punta plateada y punta blanca de arrecife (Klimley et al., 2022b). Además, se ha observado la partición espacial de los recursos dentro de su hábitat tanto vertical como horizontalmente. Desde una perspectiva horizontal, se ha observado que ciertos tiburones permanecen en un lado de Roca Partida durante todo el período de estudio, mientras que otros utilizan ambos lados de la isla. Verticalmente, la evidencia sugiere que en Roca Partida los tiburones de Galápagos ocupan menores profundidades en comparación con los tiburones punta blanca de arrecife o los tiburones de punta plateada (Klimley et al., 2022b). Las investigaciones futuras están dirigidas a discernir si este patrón de distribución distintivo está asociado con preferencias alimentarias específicas, lo que contribuiría a una comprensión más profunda de la dinámica ecológica y las interacciones entre especies dentro de este ecosistema marino. Por último, la Isla Clarión se destaca por albergar nueve especies. Entre estas, es relevante mencionar el registro de la presencia de abundantes juveniles de *C. galapagensis* durante el mes de abril (Hoyos-Padilla 2019, obs. pers.), lo que

sugiere que las costas de la Isla Clarión pueden constituir sitios relevantes para el estudio, evaluación y conservación de sus poblaciones.

Es importante tener en cuenta que el esfuerzo de muestreo en estas localidades ha sido variable. Clarión, al ser una de las islas más remotas, rara vez se incluye en los itinerarios de *vida a bordo*, lo que puede haber dado lugar a una recopilación de datos más limitada en su caso. Otra observación significativa es que más de la mitad de las investigaciones realizadas (n=29) abarcan más de una especie, oscilando entre 2 y 28 especies. Esta diversidad se deriva de las metodologías de monitoreo utilizadas, que comprenden muestreos activos o pasivos destinados a documentar la presencia y abundancia relativa de más especies de elasmobranquios.

Manta gigante: la protagonista indiscutible

La especie de elasmobranquio más frecuentemente estudiada en el archipiélago es la manta gigante (Figura 2). Esta especie pertenece al orden Myliobatiformes, familia Mobulidae y género *Mobula*. Las recientes reevaluaciones que la comparan con el género *Manta* han llevado a una importante consolidación taxonómica. La evidencia genética ha demostrado, de hecho, que no existen diferencias distinguibles entre estos géneros, lo que lleva a su clasificación como sinónimos (White et al., 2018).

La manta gigante se caracteriza por tener un cuerpo romboidal, dos veces más ancho que largo, con una cabeza ancha con dos lóbulos cefálicos, un par de ojos grandes y espiráculos laterales (Ebert et al., 2021). Su boca terminal está revestida con numerosos dientes pequeños y aplanados dispuestos en bandas, con un total aproximado de 270 filas transversales. Esta disposición forma un patrón compacto en forma de placa, que ocupa tres cuartas partes de la longitud de la mandíbula y se complementa con largas aletas pectorales (Fischer et al., 1981). La piel está adornada con denticulos dérmicos y, a diferencia de otras especies, carece de una aleta caudal, con

una pequeña aleta dorsal en la base de una cola larga, en forma de látigo y sin espinas (Compagno et al., 1989). Con base en la coloración externa se han descrito dos morfotipos: el melanístico o negro, y el chevron (Couturier et al., 2012). Cada morfotipo se caracteriza por manchas ventrales distintivas, ya sea en blanco o negro, que forman un patrón único utilizado para la identificación fotográfica (Marshall y Bennett, 2010).

A nivel mundial, las poblaciones de manta gigante están disminuyendo. Inicialmente clasificadas como vulnerables en 2011, el impacto de la pesca comercial y otras presiones han escalado su estatus a en peligro de extinción. En respuesta, más de 110 países han implementado medidas de protección (Booth et al., 2020), y la especie ha sido incluida en los Apéndices I y II de la Convención sobre la Conservación de las Especies Migratorias de Animales Silvestres (CMS). En México, las protecciones bajo la NOM-059-SE-MARNAT-2010 y la NOM-029-PESC-2006 prohíben la captura y retención de mobúlidos, entre otras especies. La manta gigante frecuenta cuatro sitios principales de agregación en México: la Península de Yucatán (Hinojosa-Álvarez et al., 2016), Bahía de Banderas, Nayarit (Stewart et al., 2016a; Fonseca-Ponce et al., 2022), el Golfo de California (Sáenz-Arroyo et al., 2006) y el Archipiélago de Revillagigedo (Bautista-Romero et al., 1994; Cisneros-Montemayor et al., 2020). Cabe destacar que dentro del Archipiélago de Revillagigedo, Pereira-Cabral et al. (2022) proporcionaron la primera estimación del tamaño de la superpoblación para los años 2015 a 2019, revelando un total de 1 172 (± 90) individuos. Se encontró un notable sesgo sexual, con una proporción de hembras a machos de 1,4:1. Es probable que este sesgo se deba a que el muestreo se lleva a cabo principalmente en estaciones de limpieza, lo que indica un uso preferencial de ciertas áreas, un patrón que también se observa en otras regiones (Couturier et al., 2014).

Esta especie en el archipiélago habita comúnmente tanto en las capas superficiales como en las aguas más profundas, como documentan varios

estudios (Stewart et al., 2016b; Becerril-García et al., 2020). Sin embargo, el patrón migratorio de estas mantas en la región es objeto de debate. Stewart y sus colegas (2016), utilizando un conjunto de datos completo de telemetría satelital, isótopos estables y análisis genéticos de individuos marcados en cuatro ubicaciones distintas en la región del Indo-Pacífico (Bahía de Banderas, Archipiélago de Revillagigedo, Raja Ampat y Sri Lanka), identificaron un patrón de movimientos restringidos y una estructuración poblacional significativa a gran escala. En contraste, Kumli y Rubin (2011) documentaron dos mantas gigantes a través de marcadores satelitales, revelando un viaje de 12 días que cubrió distancias entre 1 000 y 2 500 km desde Revillagigedo hasta el extremo sur de la península de Baja California. Apoyando esta perspectiva, Preciado-González (2021) observó movimientos entre Revillagigedo y Bahía de Banderas, así como movimientos considerables dentro del propio Revillagigedo. La ruta entre El Boiler y Punta Tosca fue particularmente notable por su alto número de movimientos entre estos sitios, lo que posiblemente indica un corredor migratorio dentro del archipiélago para la alimentación, las estaciones de limpieza y las áreas de cortejo para la especie.

Por último, los cambios en el comportamiento de buceo y los movimientos horizontales pueden estar relacionados con la comida disponible. Los informes sobre el comportamiento alimentario de *Manta* spp. en varias localidades del mundo revelan diversas estrategias, probablemente influenciadas por la densidad de presas y la eficiencia de la alimentación (Ari y Correia 2008; Stewart et al., 2016b; Stevens, 2018). Los análisis del contenido estomacal indican que los mobúlidos se alimentan predominantemente de zooplancton, especialmente eufáusidos, y peces óseos pequeños (Burgess et al., 2016; Marshall y Bennett 2010; Stewart et al., 2016; Stevens 2018). En el Archipiélago de Revillagigedo, las marcas satelitales desplegadas en cuatro mantas han registrado cambios estacionales en el comportamiento de buceo, atribuidos a variaciones en la ubicación y disponibilidad de presas de



Figura 2: Manta gigante (*Mobula birostris*). Foto por: Erick Higuera.

zooplankton (Stewart et al., 2016b). Durante la temporada de huracanes (junio-septiembre), se ha observado que las mantas se desplazan hacia aguas más profundas durante la noche, mientras que en la primavera (abril-mayo), su alimentación en aguas profundas parece ser independiente de la hora del día, posiblemente debido a la influencia de las corrientes oceánicas estacionales en la disponibilidad de presas en toda la columna de agua.

Entre las especies notables que residen durante todo el año dentro del archipiélago, se encuentra el tiburón punta blanca de arrecife, *Triaenodon obesus* (Figura 3) (Klimley et al., 2022b). Esta especie de tamaño mediano, con una longitud total promedio de aproximadamente 1,8 m, es conocida por su comportamiento de permanecer inmóvil en cuevas, descansando por períodos prolongados durante el día y emergiendo por la noche para alimentarse de presas bentónicas dentro de agujeros y grietas de arrecifes (Randall y Museum, 2004).

Tiburones

El primer registro de esta especie en el archipiélago data de 1994, cuando Ochoa-López et al. (1997) filmaron a un grupo de 10 a 12 individuos de *T. obesus* a una profundidad de 25 m en una cueva de Isla Clarión. En 2018, Lara-Lizardi realizó un estudio con BRUVs, a profundidades que oscilan entre los 12 y los 45 m, en las cuatro islas del archipiélago. Este estudio encontró que los tiburones sedosos y los tiburones punta blanca de arrecife fueron las especies más frecuentes. Esta observación fue corroborada también por el estudio de Cortés-Fuentes (2018), quien llevó a cabo una investigación exhaustiva que incluyó un total de 380 inmersiones en seis diferentes sitios de buceo en tres islas del archipiélago (Socorro, San Benedicto, Roca Partida), durante dos períodos distintos, desde diciembre de 2015 hasta junio de 2016 y de diciembre de 2016 hasta junio de 2017. Específicamente, Roca Partida mostró una prevalencia particularmente alta de tiburones punta blanca de arrecife, con un promedio de 37,8 individuos por inmersión observados. En contraste, esta especie mostró abundancias comparativamente menores en San Benedicto y Socorro, con promedios de 6,6 y 6,2 individuos por inmersión, respectivamente. Estos resultados proporcionan información valiosa sobre la distribución y abundancia relativa de *T. obesus* dentro del ecosistema marino del archipiélago.

Otra especie clave que se encuentra en el archipiélago es el tiburón martillo común, en peligro crítico de extinción, conocido con el nombre científico de *Sphyrna lewini*. Con una distribución circumtropical, habita en ambientes marinos templados y tropicales. En el Pacífico Oriental Tropical, su área de distribución se extiende desde el sur de California, EE.UU., hasta Ecuador, lo que demuestra su adaptabilidad a una amplia gama de condiciones ecológicas (Compagno, 1984). Los tiburones martillo son conocidos por formar cardúmenes en las zonas costeras, alrededor de los montes submarinos y

en las proximidades de las islas volcánicas (Klimley y Nelson 1984). En el archipiélago, Cortés-Fuentes (2018) revela una clara correlación entre la abundancia relativa de *S. lewini* y la temperatura del mar. Significativamente, la población de *S. lewini* aumenta con el aumento de la temperatura del agua (la mayor abundancia relativa se presentó cuando la temperatura del mar in situ aumentó a 26°C). La relación con la temperatura, que también ha sido observada en otras partes del mundo, puede deberse a que, siendo animales ectotermos, las tasas metabólicas y fisiológicas de funciones importantes como la digestión, el crecimiento somático y la reproducción están relacionadas con la temperatura exterior (Ward-Paige et al., 2014; White et al., 2015; Yates et al., 2015).

Asimismo, el estudio realizado por Aldana-Moreno (2020), que implicó el marcaje de nueve hembras y dos machos de tiburón martillo común, ofreció información valiosa sobre los patrones de residencia y movimiento de esta especie dentro del Archipiélago de Revillagigedo. Sorprendentemente, la actividad de los tiburones fue detectada exclusivamente por los receptores en la Isla San Benedicto, revelando un patrón diurno distintivo en su comportamiento espacial con detecciones máximas por la mañana y por la tarde, y una disminución significativa durante la noche. El estudio reveló además que las tasas de residencia fueron significativamente elevadas en las regiones de Cañón y Flujo de Lava (al sur de la isla) en comparación con las observadas en el Boiler y Cuevitas, lo que sugiere una probable preferencia por las características ambientales específicas de estas áreas. La persistencia y alta fidelidad al sitio demostrada por estos tiburones martillo resalta la importancia ecológica de la Isla San Benedicto como un sitio de agregación esencial para esta especie. En consecuencia, la investigación futura deberá incorporar estudios oceanográficos y geomagnéticos exhaustivos realizados *in situ*, especialmente a profundidades favorecidas por los tiburones martillo comunes. Esto es esencial para avanzar en nuestra comprensión y contribuir a la conservación de esta especie en peligro de extinción.

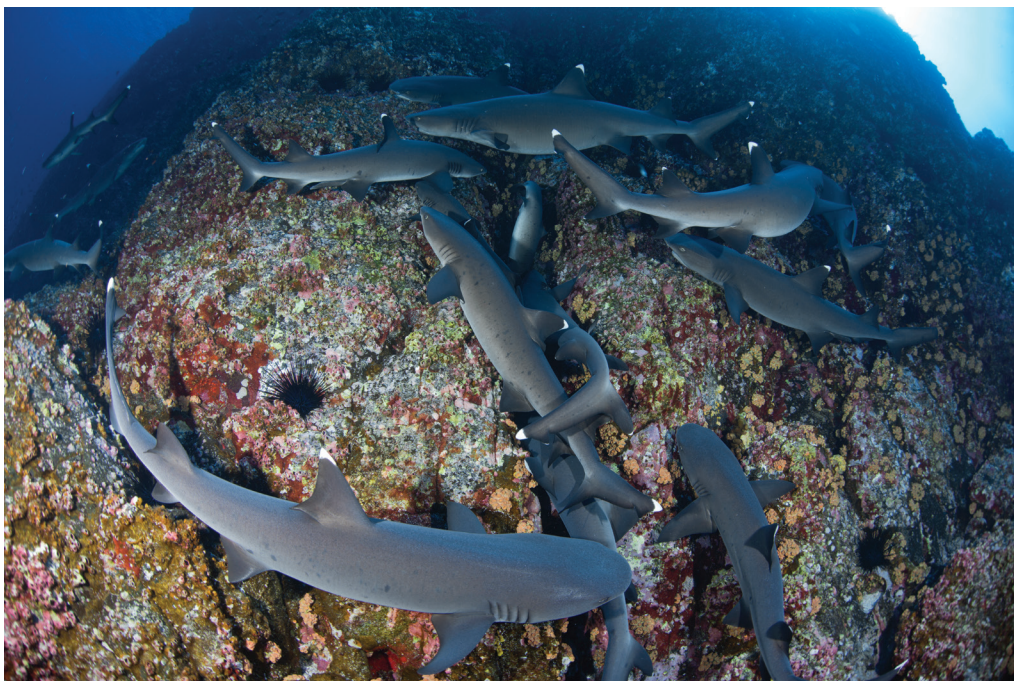


Figura 3: Tiburón punta blanca de arrecife (*Triaenodon obesus*). Foto por: Erick Higuera.

Otra especie que se encuentra con frecuencia en el archipiélago es el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*; Figura 4). En abril de 1996, durante un censo, se capturó una hembra de tiburón tigre preñada de 4 m de longitud en Isla Socorro (Sandoval-Castillo et al., 2006). El examen reveló 48 crías prenatales, incluido un macho albino, lo que sugiere el papel potencial del archipiélago como un hábitat crucial para la gestación y el parto de las hembras maduras. Sin embargo, esta hipótesis necesita mayor apoyo debido a la escasez de estudios reproductivos detallados en la región (Sandoval-Castillo et al., 2006). La presencia de tiburones tigre también se documentó durante estudios de campo en 1994-1999, 2010 y 2012-2013 (Fourriere et al., 2016). Becerril-García et al. (2020) reportaron un avistamiento de esta especie a una profundidad de 178 m (18°46'33"N 11°53'58"W; 2 de abril de 2016), alineándose con la capacidad conocida de *G. cuvier* de bucear hasta 1 136 m (Werry et al., 2014). En

noviembre de 2010, Ketchum y sus colaboradores equiparon a seis hembras de tiburón tigre con transmisores satelitales y acústicos en las islas Socorro y San Benedicto. Posteriormente, en abril de 2013, otro tiburón fue equipado con transmisores acústicos (Ketchum et al., 2020). El análisis de este estudio muestra un índice de residencia del 36% para las hembras de tiburón tigre en el Archipiélago de Revillagigedo, con una residencia más alta durante los meses más cálidos (julio-noviembre) cuando las temperaturas oscilan entre 25 y 29 °C, y una residencia disminuida durante los meses más fríos (diciembre-junio), junto con movimientos interinsulares de larga distancia (Ketchum et al., 2020). Sorprendentemente, se registró un importante viaje de ida y vuelta de 1 014 km desde San Benedicto a Cabo Pulmo y de regreso a Socorro. El rastreo satelital también puso de manifiesto una fuerte tendencia de los tiburones a permanecer cerca de las islas Socorro y San Benedicto. A diferencia de sus contrapartes hawaianas, que se mueven rápidamente para optimizar el forrajeo, los tiburones tigre en Revillagigedo tienden a permanecer por períodos prolongados (Ketchum et al., 2020), posiblemente debido a diferentes estrategias de forrajeo adaptadas a la dinámica de las islas del Pacífico Oriental Tropical. La presencia de depredadores cerca del norte de Isla Socorro, por ejemplo, se alinea con la abundancia de presas disponibles, incluidas las tortugas marinas que anidan en estas playas. Los datos satelitales también evidencian un tiempo de superficie significativo, potencialmente relacionado con la caza de tortugas marinas y aves (Ketchum et al., 2020). Estas observaciones sugieren que el archipiélago representa un espacio vital para la realización de ciclos biológicos esenciales necesarios para la supervivencia de esta y otras especies dentro del archipiélago.

Entre las especies que visitan estacionalmente el Archipiélago de Revillagigedo se encuentran el tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*) y el tiburón de Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*). Un estudio realizado por Ketchum et al. (2020) sobre estas especies demostró una conectividad

significativa dentro y entre las islas del archipiélago. De los 40 tiburones monitoreados, el 63,5% permaneció en las cercanías de la misma isla, el 25,4% se movió entre dos o más islas, y solo el 10,1% cruzó a diferentes Áreas Marinas Protegidas. Un caso particularmente notable involucró a un tiburón de Galápagos que fue marcado en el Archipiélago de Revillagigedo, posteriormente detectado en el Atolón Clipperton y finalmente observado en la Isla Darwin en Galápagos, lo que representa la migración más larga registrada para esta especie (Lara-Lizardi 2018; Lara-Lizardi et al. 2020; Lara-Lizardi et al., en preparación).

El tiburón ballena también realiza visitas estacionales al Archipiélago de Revillagigedo (Bautista-Romero et al., 1994; Fourriére et al., 2016). Los estudios han indicado que las hembras maduras, identificables por una longitud total de más de nueve m (Norman y Stevens, 2007), se observan principalmente en noviembre, mientras que los juveniles se observan durante todo el año (Ramírez-Macías et al., 2017; Cortés-Fuentes, 2018). Ketchum et al. (2020) equiparon a hembras adultas de tiburón ballena con transmisores satelitales en varios lugares, incluyendo la Bahía de Los Ángeles, la Bahía de La Paz y las Islas de San Benedicto y Clarión. Sus hallazgos revelaron que algunos tiburones viajaron desde la Bahía de La Paz hasta el Archipiélago de Revillagigedo y luego hacia el este hasta la costa continental de México. Además, se observó una migración de esta especie desde Roca Partida a las Islas Marquesas (Hoyos-Padilla et al., en preparación). Estas observaciones son significativas porque arrojan luz sobre el uso del hábitat de una especie que, si bien no es objetivo para la pesca en México, exhibe una tendencia a nadar lentamente cerca de la superficie, lo que la hace vulnerable a colisiones de embarcaciones en áreas con mucho tráfico marítimo.

El Archipiélago de Revillagigedo es también un lugar esencial para la investigación de especies cuya utilización del hábitat y funciones ecológicas son poco conocidas. Esto incluye el tiburón pico blanco (*Nasolamia velox*),



Figura 4: Tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*). Foto por: Erick Higuera.

que se encuentra comúnmente a lo largo de la costa del Pacífico Oriental y ocasionalmente en el Archipiélago de Galápagos. Lara-Lizardi et al. (2017) empleando telemetría acústica y grabaciones de video, rastrearon a un tiburón pico blanco que se movió desde el Parque Nacional Cabo Pulmo en la costa hasta el Archipiélago de Revillagigedo. Además, Beauvais et al. (2024) han proporcionado información importante sobre el uso del hábitat del tiburón punta plateada (*Carcharhinus albimarginatus*). Utilizando receptores, se ha observado la alta residencia de esta especie y su marcada fidelidad al sitio, evidenciada por patrones diurnos pronunciados. Además, se ha registrado segregación ontogenética espacial, encontrándose juveniles exclusivamente en San Benedicto y Socorro. Por último, los estudios isotópicos realizados en juveniles sugieren que la población de Revillagigedo se alimenta tanto de redes tróficas bentónicas como pelágicas, en contraste con los hallazgos en Clipperton, donde la población de tiburones depende exclusivamente de las redes tróficas bentónicas (Le Croizier et al., 2020).

Interacciones de limpieza

Numerosas especies marinas participan en conductas de limpieza dentro de áreas designadas conocidas como “estaciones” (Youngbluth, 1968), estableciendo relaciones mutualistas vitales y co-evolucionadas que benefician tanto a los limpiadores como a sus clientes (Hay et al., 2004). Estos limpiadores eliminan eficazmente los ectoparásitos, la mucosidad, el tejido muerto o enfermo y las escamas, a cambio de ganancias nutricionales. Entre los que participan en tales comportamientos se encuentran los elasmobranquios, incluidos los tiburones y las mantas, que se han documentado en el uso de estaciones de limpieza en varios hábitats marinos (O’Shea et al., 2010). La importancia ecológica de las estaciones de limpieza es innegable, ya que la eliminación de los peces limpiadores conduce a un aumento en la frecuencia de infecciones entre los habitantes de los arrecifes. Gran parte de nuestro entendimiento sobre las interacciones de limpieza se ha centrado en extensas áreas de arrecifes de coral, como la Gran Barrera de Coral de Australia. Sin embargo, también se han observado actividades de limpieza entre elasmobranquios y peces óseos en otras áreas, incluyendo el Archipiélago de Revillagigedo (Aldana-Moreno et al., 2019). La investigación realizada por Nicolás-Chávez (2022), empleando censos visuales, ha identificado siete especies de peces limpiadores que interactúan con al menos 15 especies de peces óseos y ocho especies de elasmobranquios. Entre estas relaciones, una de las interacciones limpiador-cliente más frecuentes se observa entre *Holacanthus clarionensis* y *M. birostris* en las islas Socorro y San Benedicto (Nicolás-Chávez, 2022).

Por último, dentro de las interacciones de limpieza, se puede identificar el comportamiento de frotamiento, que consiste en que un organismo curve una parte de su cuerpo para frotarla contra la superficie rugosa de otro

organismo (Williams et al., 2022). Observaciones recientes han detectado un comportamiento de frotamiento por parte de los tiburones sedosos y tiburones Galápagos sobre tiburones ballena en Roca Partida (Pancaldi et al., 2021). Se sugiere que este comportamiento puede ser más eficiente para eliminar los ectoparásitos en los tiburones, probablemente debido a la estructura de sus dentículos dérmicos, que facilitan una limpieza más efectiva en comparación con otros métodos (Pancaldi et al., 2021).

Conclusiones

El establecimiento de Áreas Marinas Protegidas juega un papel crucial en la conservación de especies amenazadas por actividades pesqueras, como los condrictios. Sin embargo, la gestión y vigilancia del Archipiélago de Revillagigedo enfrenta importantes obstáculos debido a su ubicación remota y extensión, que está marcada por una accesibilidad limitada y condiciones ambientales adversas. Estos factores pueden obstruir también el despliegue de equipos de investigación para un sistema de monitoreo continuo, incurriendo en altos costos en términos de tiempo y recursos. El estudio de los condrictios implica complejidades adicionales debido a sus características típicas, como una abundancia relativamente baja, una alta movilidad y una naturaleza esquiva. Además, mientras que algunas especies son residentes, otras que visitan el archipiélago son altamente migratorias y tienden a desplazarse más allá de los límites del área marina protegida, lo que aumenta su vulnerabilidad a las presiones pesqueras.

A pesar de estos desafíos, el uso de tecnologías avanzadas, como la telemetría acústica y satelital, la teledetección, los drones (tanto submarinos como aéreos), los sistemas de estaciones remotas de video subacuático con carnada, los sumergibles y los vehículos autónomos, está ayudando a ampliar nuestro conocimiento de la ecología, el comportamiento y la fisiología

de los condictios, así como a determinar la efectividad de las áreas marinas protegidas. Además, la participación de los operadores turísticos locales en iniciativas de ciencia ciudadana, respaldada por las autoridades del parque, ha sido fundamental hasta la fecha para avanzar en la investigación científica sobre este grupo en el archipiélago. Por esta razón, las acciones futuras requerirán cada vez más el fomento de la participación de las partes interesadas en el monitoreo de la vida silvestre y la garantía del cumplimiento de las regulaciones de comportamiento. Paralelamente, los estudios futuros deberán concentrarse en investigar el impacto de las actividades turísticas en la zona, para preservar el entorno único del área marina protegida más grande de América del Norte: el Archipiélago de Revillagigedo.

Referencias

- Aburto-Oropeza, O., E. Ballesteros, E. Ezcurra, A. Friedlander, B. Henning, M. Hoyos-Padilla, A. F. Johnson, I. Mascareñas Osorio, J. S. Mayorga, A. Muñoz, P. Salinas de León, C. Sánchez-Ortiz, C. Thompson, and E. Sala. (2017). *Archipiélago de Revillagigedo: biodiversidad, amenazas y necesidades de conservación. Informe Técnico. National Geographic Pristine Seas/ Mares Mexicanos*. <https://escholars-hip.org/uc/item/31f8s4hj>
- Aldana-Moreno, A., E. M. Hoyos-Padilla, R. González-Armas, F. Galván-Magaña, A. Hearn, A. P. Klimley, ... J. T. Ketchum. (2019). *Residency and diel movement patterns of the endangered scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* in the Revillagigedo National Park*. *Journal of Fish Biology*, 96. 543–548. <https://doi.org/10.1111/jfb.14239>.
- Ari, C., and J. P. Correia. (2008). *Role of sensory cues on food searching behavior of a captive *Manta birostris* (Chondrichthyes, Mobulidae)*. *Zoo Biology* 27. 294–304. <https://doi.org/10.1002/zoo.20189>
- Bautista Romero, J., H. Reyes Bonilla, D. B. Lluch Cota, and S. E. Lluch Cota. (1994). *Aspectos generales sobre la fauna marina*. In A. Ortega-Rubio and A. Castellanos Vera (Eds.), *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México*. La Paz, Bolivia: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). 247–264.
- Baske, A. (2008). *Can Recreational Diver Surveys Lead to Conservation Action? A Case Study of the Revillagigedo Archipelago*. UC San Diego: Center for Marine Biodiversity and Conservation. 41. Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/71s470sp>
- Beauvais, S. M. S., R. O. Martínez Rincón, J. T. Ketchum, G. Schaal, S. E. Lluch Cota and M. Hoyos Padilla. (2024). *Movement patterns and residency of silvertip sharks (*Carcharhinus albimarginatus*) in a remote archipelago of the Eastern Tropical Pacific*. *Environmental Biology of Fish*. <https://doi.org/10.1007/s10641-024-01523-4>
- Becerril García, E. E., M. A. Gutiérrez Ortiz, P. A. Preciado González, and A. Ayala Bocos. (2019). *Presence of *Remora remora* on *Mobula birostris* in Revillagigedo National Park, Mexico*. *Marine and Freshwater Research*, 71(3), 414–417. <https://doi.org/10.1071/MF19089>
- Becerril García, E. E., E. M. Hoyos Padilla, B. Henning, and P. Salinas De León. (2020). *Sharks, rays, and chimaeras of the Revillagigedo National Park: An update of new and confirmed records*. *Journal of Fish Biology*, 97(4). 1228–1232. DOI: 10.1111/jfb.14457

- Booth, H., S. Pooley, T. Clements, M. I. H. Putra, W. P. Lestari, S. Lewis, L. Warwick, and E. J. Milner Gulland. (2020). *Assessing the impact of regulations on the use and trade of wildlife: An operational framework, with a case study on manta rays*. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00953. <https://doi.org/10.1016/j.gec-co.2020.e00953>
- Burgess, K. B., L. I. E. Couturier, A. D. Marshall, A. J. Richardson, S. J. Weeks, and M. B. Bennett. (2016). *Manta birostris*, predator of the deep? Insight into the diet of the giant manta ray through stable isotope analysis. *Royal Society Open Science* 3. <https://doi.org/10.1098/rsos.160717>
- Cacho Movellán, O. (2022). *Abundancia de tiburones y el efecto del buceo recreativo en el archipiélago de Revillagigedo*. Master 's Thesis. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). 58.
- Castro-Aguirre, J. L., and E. F. Balart. (2002). *La ictiofauna de las Islas Revillagigedo y sus relaciones zoogeográficas, con comentarios acerca de su origen y evolución*. In M. L. Lozano-Vilano (Ed.), *Libro jubilar en honor del Dr. Salvador Contreras Balderas*. Monterrey, México: Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). 153-170.
- Chávez-Comparán, J. C., M. Patiño Barragán, G. Calderón Riveroll, C. Lezama Cervantes, B. Lara-Chávez, M. Ibarra Casillas, and S. Bautista Laureano. (2010). *Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima*. México. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 27. ISSN 0138-8452. 72-78.
- Cisneros Montemayor, A. M., M. Barnes Mauthe, D. Al Abdulrazzak, E. Navarro Holm, and U. R. Sumaila. (2013). *Global economic value of shark ecotourism: implications for conservation*. *Oryx*, 47(3). 381-388.
- Cisneros Montemayor, A. M., E. E. Becerril García, O. Berdeja Zavala, and A. Ayala Bocos. (2020). *Shark ecotourism in Mexico: Scientific research, conservation, and contribution to a Blue Economy*. *Advances in Marine Biology*. Elsevier Ltd. ISSN 0065-2881. 22. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2019.08.003>
- Compagno, L. J. V. (1984). *FAO species catalogue. Vol.4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*, FAO. Rome, Italy. Retrieved from <https://policycom-mons.net/artifacts/1422268/fao-species-catalogue/2036355/> on 17 Feb 2024. CID: 20.500.12592/3js2v5.
- Compagno, L., D. Ebert, and M. J. Smale. (1989). *Guide to the sharks and rays of southern Africa*. London: New Holland.

- Cortés Fuentes, C. (2018). *Distribución espacio-temporal y preferencias ambientales de tiburones en el Área Natural Protegida Archipiélago de Revillagigedo*. Master 's Thesis. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR). 82.
- Couturier, L. I. E., A. D. Marshall, F. R. A. Jaine, T. Kashiwagi, S. J. Pierce, K. A. Townsend, S. J. Weeks, M. B. Bennett, and A. J. Richardson. (2012). *Biology, ecology and conservation of the Mobulidae*. *Journal of Fish Biology* 80, 1075–1119. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03264.x>
- Del Moral Flores, L. F., J. M. G. Negrete, and A. F. G. Camacho. (2016). *Peces del archipiélago de las Islas Revillagigedo: una actualización sistemática y biogeográfica*. *Biocyt: Biología, Ciencia y Tecnología*, 9 (33). ISSN 2007-2082. 596-619.
- Ebert, D. A., M. Dando, and S. Fowler. (2021). *Sharks of the world: a complete guide* (Vol. 19). Princeton University Press.
- Fischer W, G. Bianchi, and W. B. Scott. (1981). *Eastern Central Atlantic Fishing Area 34 and part of 47. FAO Species ID Sheets Fish. Purp.*
- Fitzpatrick, R., K. G. Abrantes, J. Seymour, and A. Barnett. (2011). *Variation in depth of whitetip reef sharks: does provisioning ecotourism change their behaviour?* *Coral Reefs* 30 (3). 569–577.
- Fonseca-Ponce, I., A. Zavala Jiménez, O. Aburto Oropeza, A. Maldonado Gasca, F. Galván Magaña, R. González Armas, and J. Stewart. (2022). *Physical and environmental drivers of oceanic manta ray Mobula birostris sightings at an aggregation site in Bahía de Banderas, Mexico*. *Marine Ecology Progress Series*. 133-148. <https://doi.org/10.3354/meps14106>
- Fourriere, M., H. Reyes Bonilla, A. Ayala Bocos, J. A. Ketchum, and J. C. Chávez Comparan. (2016). *Checklist and analysis of completeness of the reef fish fauna of the Revillagigedo Archipelago, Mexico*. *Zootaxa*, 4150(4). 436-466. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4150.4.4>
- Gómez García, M. de J., M. del C. Blázquez Moreno, J. D. Stewart, V. Leos Barajas, I. A. Fonseca Ponce, A. A. Zavala Jiménez, K. Fuentes, and J. T. Ketchum. (2021). *Quantifying the Effects of Diver Interactions on Manta Ray Behavior at Their Aggregation Sites*. *Frontiers in Marine Science* 8. 1-17. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.639772>
- Hay, M. E., J. D. Parker, D. E. Burkepile, C. C. Caudill, A. E. Wilson, Z. P. Hallinan, and A. D. Chequer. (2004). *Mutualisms and aquatic community structure: The enemy of my enemy is my friend*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34. 175–197. doi:10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.34.011802.132357

- Hermoso, M., S. Narváez, and M. Thiel. (2021). *Engaging recreational scuba divers in marine citizen science: Differences according to popularity of the diving area. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(2). 441-455.
- Hernández Navarro, C., F. R. Elorriaga Verplancken, F. Galván Magaña, G. Valdivia Anda, R. Peña, J. T. Ketchum, and E. M. Hoyos Padilla. (2023). *Stress Biomarkers in the Giant Manta Mobula birostris Associated to Tourism in the Revillagigedo National Park, Mexico* 136-146. <https://doi.org/10.4236/ojvm.2023.137012>
- Heupel, M. R., D. M. Knip, C. A. Simpfendorfer, and N. K. Dulvy. (2014). *Sizing up the ecological role of sharks as predators. Marine Ecology Progress Series*, 495. 291-298.
- Hinojosa Alvarez, S., R. P. Walter, P. Diaz Jaimes, F. Galván Magaña, E. Misty Paig Tran. (2016). *A potential third Manta Ray species near the Yucatán Peninsula? Evidence for a recently diverged and novel genetic Manta group from the Gulf of Mexico. PeerJ* 2016. 1-20. <https://doi.org/10.7717/peerj.2586>
- Jordan D. S. and R. C. McGregor. (1898). *List of fishes collected at the Revillagigedo Archipelago and Neighboring Island*. 273-288.
- Ketchum J. T., M. Hoyos Padilla, A. Aldana Moreno, K. Ayres, F. Galván Magaña, A. Hearn, F. Lara Lizardi, G. Muntaner Lopez, M. Grau, A. Trejo Ramírez, D. Whitehead, and A. P. Klimley. (2020). *Shark movement patterns in the Mexican Pacific: A conservation and management perspective. In: S. Larson & D. Lowry (Eds.), Conservation of Mexican Sharks, Advances in Marine Biology. London, UK: Academic Press. ISSN 0065-2881. https://doi.org/10.1016/bs.amb.2020.03.002*
- Klimley, A. P., and D. R. Nelson. (1984). *Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (Sphyrna lewini) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position system. Behavior Ecology and Sociobiology*, 15. 45-54.
- Klimley, A. P., R. Arauz, S. Bessudo, E. J. Chávez, N. Chinacalle, E. Espinoza, ... and C. Peñaherrera Palma. (2022a). *Studies of the movement ecology of sharks justify the existence and expansion of marine protected areas in the Eastern Pacific Ocean. Environmental Biology of Fishes*, 105(12). 2133-2153. <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01204-6>.
- Klimley, A. P., J. T. Ketchum, F. Lara Lizardi, Y. P. Papastamatiou, and E. M. Hoyos Padilla. (2022b). *Evidence for spatial and temporal resource partitioning of sharks at Roca Partida, an isolated pinnacle in the eastern Pacific. Environmental Biology of Fishes*, 105(12), 1963-1974. <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01206-4>.

- Kumli, K. R., and R. D. Rubin. (2011). *Photo-Identification of the Manta Ray, Manta birostris, in the Revillagigedo Islands, Mexico. Las Memorias de la IV Reunión Internacional de Investigadores del Archipiélago de Revillagigedo*. 13.
- Lara-Lizardi, F., M Hoyos Padilla, J. T. Ketchum, and F. Galván Magaña. (2017). *Range expansion of the whitenose shark, Nasolamia velox, and migratory movements to the oceanic Revillagigedo Archipelago (west Mexico). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 5. doi:10.1017/S0025315417000108
- Lara-Lizardi F. (2018). *Distribution patterns of sharks in the Revillagigedo Archipelago and their connectivity in the eastern tropical pacific. Doctoral Thesis. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). México*. 177.
- Lara-Lizardi, F., M. Hoyos-Padilla, A. Hearn, A. P. Klimley, F. Galván-Magaña, R. Arauz, S. Besudo, E. Castro, E. Clua, E. Espinoza, C. Fischer, C. Peñaherrera-Palma, T. Steiner, and J. T. Ketchum. (2020). *Shark movements in the Revillagigedo Archipelago and connectivity with the Eastern Tropical Pacific*. 40. doi:https://doi.org/10.1101/2020.03.02.972844;
- Last, P., W. White, M. de Carvalho, B. Séret, M. Stehmann, and G. Naylor. (2016). *Rays of the world. London: CSIRO*.
- Le Croizier, G., A. Lorrain, G. Schaal, J. Ketchum, M. Hoyos-Padilla, L. Besnard, J. M. Munaron, F. Le Loc'h, and D. Point. (2020). *Trophic resources and mercury exposure of two silvertip shark populations in the Northeast Pacific Ocean. Elsevier. Chemosphere* 253, 126645. 10. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.126645
- Lucrezi, S., M. Milanese, M. Palma, and C. Cerrano. (2018). *Stirring the strategic direction of scuba diving marine Citizen Science: A survey of active and potential participants. PLoS One*, 13(8), e0202484.
- Marshall, A. D. and M. B. Bennett. (2010). *Reproductive ecology of the reef manta ray Manta alfredi in southern Mozambique. Journal of Fish Biology*. 77. 169–190. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02669.x
- Neves, J., J. C. Giger, N. Piçarra, V. Alves, and J. Almeida. (2021). *Social representations of sharks, perceived communality, and attitudinal and behavioral tendencies towards their conservation: An exploratory sequential mixed approach. Marine Policy*. 104660. 132.
- Nicolás Chávez, A. (2022). *Interacciones de limpieza y estructura de la comunidad de peces en arrecifes rocosos del archipiélago de Revillagigedo. Master's Thesis. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE)*. 93.

- Norman B. M. and J. D. Stevens. (2007). *Size and maturity status of the whale shark (Rhincodon typus) at Ningaloo Reef in Western Australia. Fisheries Research*. 84. 81-86.
- Ochoa-Lopez, E., C. Villavicencio Garayzar, and A. Ruiz Gaytan. (1997). *First record of the whitetip reef shark, Triaenodon obesus in the west coast of México (Revillagigedo Archipelago). Revista de Biología Tropical*. 45.1 B. 687-688.
- O'Shea, O. R., M. J. Kingsford, and J. Seymour. (2010). *Tide-related periodicity of manta rays and sharks to cleaning stations on a coral reef. Marine and Freshwater Research*. 61(1). 65-73.
- Pancaldi, F., E. Becerril-García, and J.E. Higuera-Rivas. (2022). *Chafing behaviour from two carcharhinid shark species Carcharhinus falciformis and C. galapagensis on whale sharks Rhincodon typus. Revista de biología marina y oceanografía*, 57(2), 119-123. <https://dx.doi.org/10.22370/rbmo.2022.57.2.3531>
- Pereira-Cabral, M. M., J. D. Stewart, T. A. Marques, J. T. Ketchum, A. Ayala-Bocos, E. M. Hoyos-Padilla, and H. Reyes-Bonilla. (2022). *The influence of El Niño Southern Oscillation on the population dynamics of oceanic manta rays in the Mexican Pacific. Springer. Hydrobiologia*. 11. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05047-9>
- Preciado-González, P. A. (2021). *Movimiento y residencia de la manta gigante Mobula birostris en el Océano Pacífico mexicano. Master 's Thesis. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN)*. 71.
- Ramírez-Macías, D., N. Queiroz, S. J. Pierce, N. E. Humphries, D. W. Sims, and J. M. Brunnschweiler. (2017). *Oceanic adults, coastal juveniles: tracking the habitat use of whale sharks off the Pacific coast of Mexico. PeerJ* 5:e3271; DOI10.7717/peerj.3271
- Randall, J. E., and B. P. B. Museum. (2004). *Food Habits of Reef Fishes of the West Indies. NOAA. Puerto Rico*. 94.
- Robertson D. R., and R. G. Allen. (2015). *Peces costeros del Pacífico Oriental tropical: sistema de información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. http://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages. (accesado el 14 de enero de 2016)*.
- Ruíz-Sakamoto, A. T. (2015). *Estimación del valor económico total del catálogo de foto identificación de la manta gigante (Manta birostris, Walbaum, 1792) en el Archipiélago de Revillagigedo. Bachelor 's Thesis. Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS)*. 55.
- Sáenz-Arroyo, A., C. M. Roberts, J. Torre, M. Cariño-Olvera, and J. P. Hawkins. (2006). *The value of evidence about past abundance: Marine fauna of the Gulf of California through the eyes of 16th to 19th century travellers. Fish and Fisheries*. 7. 128-146. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00214.x>

- Sánchez-Gómez, H. (2022). *Uso de cámaras remotas para el estudio de comunidades de peces pelágicos en el suroeste del Golfo de California y el Archipiélago de Revillagigedo*. Master 's Thesis. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR). 85.
- Sandoval-Castillo, J., E. Mariano-Melendez, and C. Villavicencio-Garayzar. (2006). New records of albinism in two elasmobranchs: the tiger shark *Galeocerdo cuvier* and the giant electric ray *Narcine entemedor*. *Cybium*, 30(2). 191-192.
- Stevens, G. F. (2018). *Guide to Manta and Devil Rays of the World*. Plymouth: Wild Nature Press.
- Stevens, J. D., R. Bonfil, N. K. Dulvy, and P. A. Walker. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57. 476-494.
- Stewart, J. D., C. S. Beale, D. Fernando, A. B. Sianipar, R. S. Burton, B. X. Semmens, and O. Aburto Oropeza. (2016a). Spatial ecology and conservation of *Manta birostris* in the Indo-Pacific. *Biol. Conserv.* 200. 178-183. <https://doi.org/10.1016/j.bio-con.2016.05.016>
- Stewart, J. D., E. M. Hoyos-Padilla, K. R. Kumli, and R. D. Rubin. (2016b). Deep-water feeding and behavioral plasticity in *Manta birostris* revealed by archival tags and submersible observations. *Zoology* 119. 406-413. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.010>
- Tanner, Z. L. (1889). Report upon the investigations of the U. S. Fish Commission steamer *Albatross* for the year ending June 30, 1889. 395-510.
- Valencia, D. (2012). A rare encounter...this thresher shark was feeding on a baitball in open water. Isla San Benedicto, Mexico...This gives photographic evidence that threshers exists in Revillagigedo (Socorro Is.). Visto el 30 de julio de 2023 en: <https://www.pinterest.com.mx/pin/501166264754497089/>
- Valls, M., L. Rueda, and A. Quetglas. (2017). Feeding strategies and resource partitioning among elasmobranchs and cephalopods in Mediterranean deep-sea ecosystems. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 128. 28-41.
- Villalobos, A., (1960). VII. Notas acerca del aspecto hidrobiológico de la parte sur de la isla. En: Adem J., E. Cobo, L. Blásquez, F. Miranda, A. Villalobos, T. Herrera, B. Villa, and L. Vásquez. Eds. *La Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo*. Monografías del Instituto de Geofísica. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 153-180.
- Ward-Paige, C. A., G. L. Britten, D. M. Bethea, and J. K. Carlson. (2014). Characterizing and predicting essential habitat features for juvenile coastal sharks. *Marine Ecology*. 36(3). 419-431.
- Werry, J. M., S. Planes, M. L. Berumen, K. A. Lee, C. D. Braun, and E. Clua. (2014). Reef-fidelity and migration of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, across the Coral Sea. *PloS one*, 9(1), e83249.

- White, E. R., M. C. Myers, J. M. Flemming, and J. K. Baum. (2015). *Shifting elasmobranch community assemblage at Cocos Island-an isolated marine protected area: elasmobranch community shifts. Conservation Biology*. 29:1186_1197.
- White, W. T., S. Corrigan, L. Yang, A. C. Henderson, A. L. Bazinet, D. L. Swofford, and G. J. P. Naylor. (2018). *Phylogeny of the manta and devilrays (Chondrichthyes: Mobulidae), with an updated taxonomic arrangement for the family. Zoological Journal of the Linnean Society*. 182, 50–75. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx018>
- Williams L. H., A. Anstett, V. Bach Muñoz, J. Chisholm, C. Fallows, J. R. Green, J. E. Higuera-Rivas, G. Skomal, M. Winton, and N. Hammerschlag. (2022). *Sharks as exfoliators: widespread chafing between marine organisms suggests an unexplored ecological role. Ecology*. 103(1), e03570. <https://doi.org/10.1002/ecy.3570>
- Yates, P. M., M. R. Heupel, A. J. Tobin, and C. A. Simpfendorfer. (2015). *Ecological drivers of shark distributions along a tropical coastline. PLoS One*. 10(4):e0121346.
- Youngbluth, M. J. (1968). *Aspects of the ecology and ethology of the cleaning fish Labroides phthirophagus Randall. Zeitschrift für Tierpsychologie* 25. 915–932.