

ÁREA MARINA
DEL PARQUE **NACIONAL**
REVILLAGIGEDO

*Pasado, presente y futuro
de la investigación marina*

Presentado a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).
México, 2024 — Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)
en el contexto del proyecto “*Línea base del Parque Nacional Revillagigedo*”. Un
proyecto financiado por Blue Nature Alliance.

Fotografía de Portada:

Buzos admiran una manta en *El Boiler*, un sitio de buceo famoso en Revillagigedo.

© Octavio Aburto

Diseño editorial: Amanda González Moreno <amandagm.editorialsolutions@gmail.com>

Editores: Fabio Favoretto y Erica Carone

Forma de citar:

Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C. (2024). Área Marina del Archipiélago de Revillagigedo: Presente, pasado y futuro de la investigación marina (F. Favoretto & E. Carone, Eds.). La Paz, Baja California Sur, México

Forma de citar los Capítulos (ejemplo):

Rodríguez de la Peña, A., Carey, S., Siebe Garbach, C., & Salgado Castrejón, M. (2024). Origen volcánico y características geológicas. En F. Favoretto & E. Carone (Eds.), Área Marina del Archipiélago de Revillagigedo: Presente, pasado y futuro de la investigación marina (Cap. 1, pp. xx-xx). Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C.

Los derechos de las fotografías utilizadas en el presente material corresponden exclusivamente a sus autores.

Queda prohibida la reproducción de cualquier imagen sin autorización previa y por escrito.

© 2024. Todos los Derechos Reservados.

Queda prohibida la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento.

ÁREA MARINA DEL PARQUE NACIONAL REVILLAGIGEDO



Con las colaboraciones de:

Albores Barajas, Yuri Vladimir
Ayala Bocos, Arturo
Carey, Steven
Carmona Ruiz, Yamili A.
Carone, Erica
De la Cueva, Horacio
Favoretto, Fabio
Fernández Sanz, Helena
Flores Gasca, Laura Andrea
Gómez Gutiérrez, Jaime
Guevara Franco, José Alfredo
Hernández Burgos, Fernando Iván
Hernández González, Osvaldo
Holguín Quiñones, Oscar E.
Hoyos Padilla, Edgar Mauricio
Ketchum, James
León Cisneros, Karla
León Solórzano, Eduardo
López Hernández, Joel A.

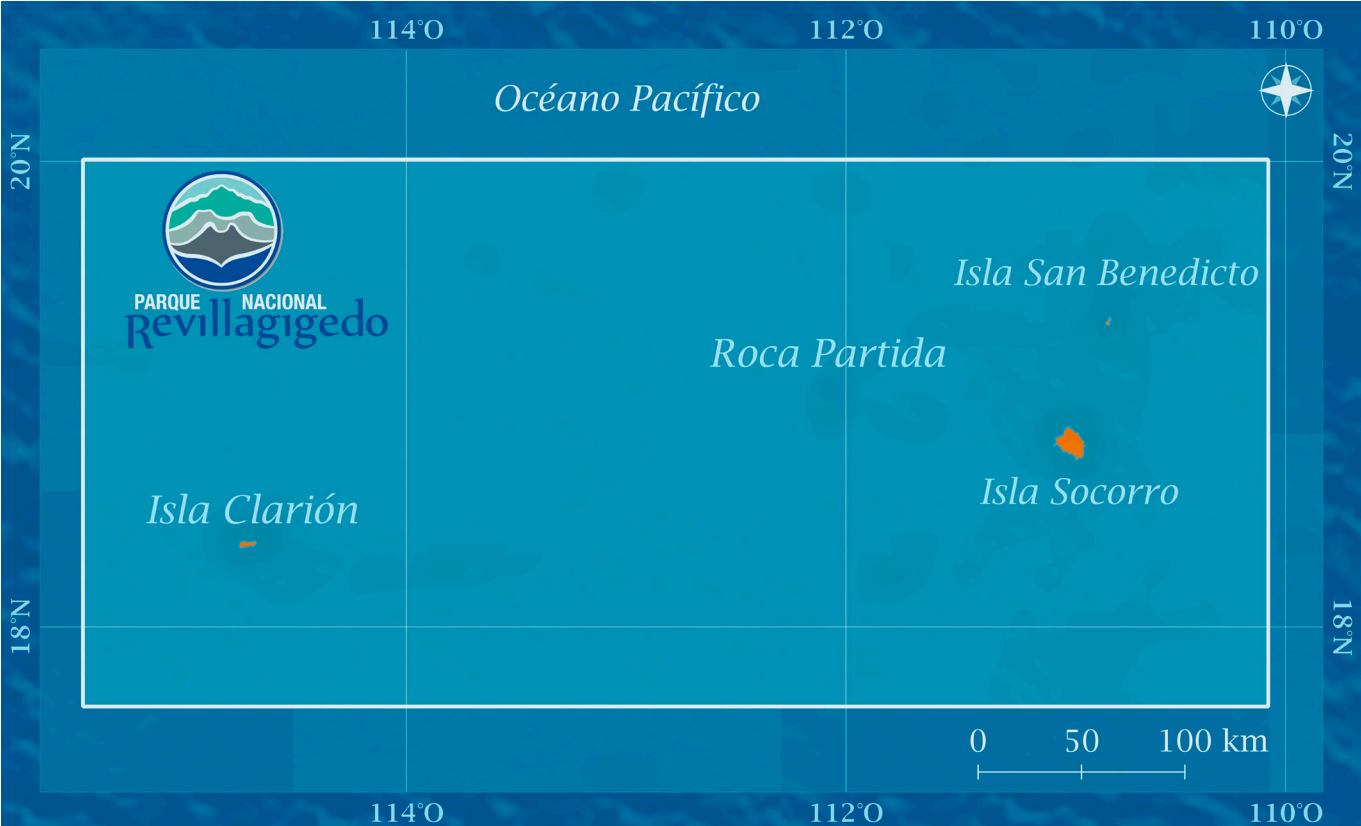
López Vivas, Juan Manuel
Magallón Flores, Lorena Citlalli
Mazariegos Villareal, Alejandra
Medrano González, Luis
Molina Alonso, Ariadne
Ramírez Zúñiga, Magali A.
Reséndiz, Eduardo
Rodríguez de la Peña, Alexandro
Rodríguez Villalobos, Jenny C.
Salgado Castrejón, Melissa
Sánchez Ortiz, Carlos A.
Seminoff, Jeffrey A.
Serviere Zaragoza, Elisa
Siebe, Claus
Soldatini, Cecilia
Urbán Ramirez, Jorge
Vázquez Cuevas, María de Jesús
Villalobos Ortiz, Héctor
Viloria Gómora, Lorena

Extendemos nuestro más sincero agradecimiento a la Blue Nature Alliance y a Beta Diversidad por su apoyo que ha sido fundamental para realizar este trabajo. También estamos muy agradecidos con el personal del Parque Nacional Revillagigedo, especialmente al director, Josué Melesio Tiscareño Villorin, Luz Erendida Frias Hernandez y Osvaldo Hernández González, por su dedicación constante, esfuerzo incansable y entusiasmo contagioso en la protección de estas islas extraordinarias frente a desafíos imponentes. Su liderazgo en la organización de la expedición 2023 y en promover un nuevo modelo de colaboración entre instituciones académicas y el gobierno en Revillagigedo es verdaderamente loable. Asimismo, agradecemos a todos los científicos y organizaciones representados en este informe, y a los revisores externos que aportaron su experiencia a este proyecto. Por último, pero no menos importante, agradecemos a la tripulación del buque Quino el Guardian Liveaboard y a Dora Sandoval por su profunda dedicación a la conservación del Archipiélago Revillagigedo.

Contenidos

Prefacio	vii
Introducción	xi
Origen volcánico y características geológicas	1
Aspectos oceanográficos y cambios climáticos	25
Arrecifes rocosos	83
Megafauna en Revillagigedo: investigación, riesgos y rumbo futuro	145
Una visión general de las especies de Mamíferos Marinos	165
Condrictios: Perspectivas ecológicas y de conservación	203
Perspectivas actuales sobre la ecología de las tortugas marinas	235
Aves marinas y costeras	253





Prefacio

En 2006, durante mi primera visita a las Islas Revillagigedo, no podía prever la trascendencia que este archipiélago tendría en mi vida profesional y en los esfuerzos de conservación marina en México y el mundo. Como científico, fotógrafo naturalista y explorador, llegué a estas aguas remotas motivado por la curiosidad científica, pero pronto comprendí que su valor excedía cualquier observación académica. Estas islas, con su imponente origen volcánico y rica biodiversidad, representan un ejemplo ineludible de la necesidad de conservación efectiva.

La investigación que se presenta en este libro refleja un esfuerzo continuo, que comenzó con el descubrimiento y evolucionó hacia la defensa activa de este ecosistema único. En 2017, tuve el privilegio de liderar una expedición bajo la iniciativa Pristine Seas, en la que fui testigo del reconocimiento formal del Archipiélago de Revillagigedo como área protegida. Este logro marcó un paso significativo en la conservación marina, pero también nos recordó que la protección de estos espacios no es un destino final, sino parte de un proceso más amplio y permanente.

Hoy, el trabajo realizado en las Revillagigedo sigue siendo un pilar en los esfuerzos por alcanzar metas como la iniciativa 30x30 en México, que busca proteger el 30% de nuestras áreas oceánicas para 2030. La protección de este archipiélago no solo es un logro importante, sino también un ejemplo clave de lo que se puede alcanzar mediante el compromiso científico y la colaboración interdisciplinaria.

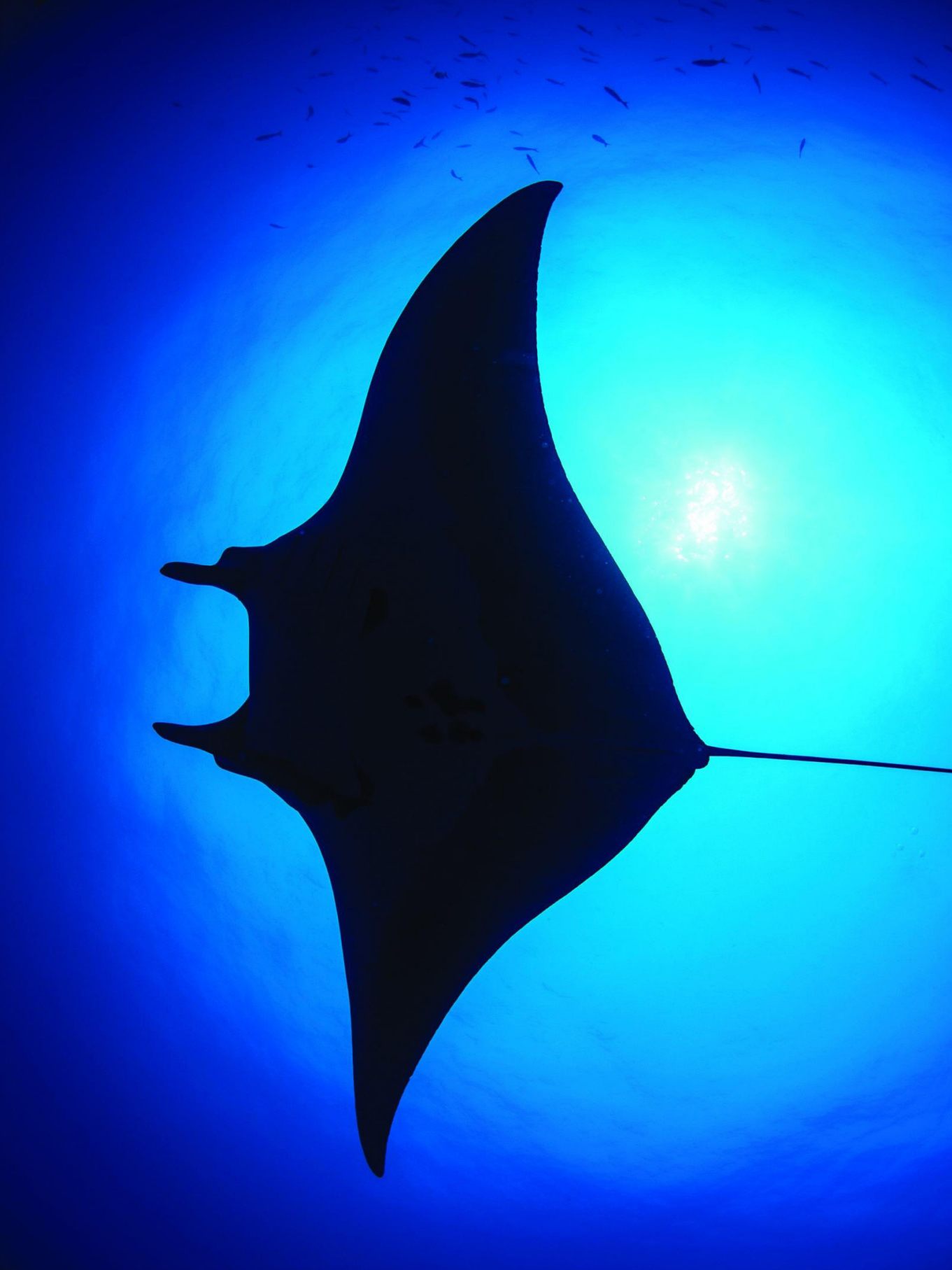
Este informe es el resultado de años de investigación rigurosa y dedicación inquebrantable. Aquí se exploran aspectos clave del archipiélago: su for-

mación volcánica, las dinámicas oceanográficas que lo moldean, su biodiversidad excepcional y los retos de conservación que enfrenta. Mi esperanza es que este trabajo sirva no solo para enriquecer nuestro entendimiento científico, sino también para informar políticas y acciones concretas que aseguren la protección de nuestros océanos.

Nos encontramos en un momento decisivo para el futuro de los ecosistemas marinos. Las decisiones que tomemos hoy tendrán repercusiones duraderas. Que este libro sea un testimonio del valor científico y ecológico de las Islas Revillagigedo y una herramienta para avanzar hacia un futuro donde los océanos sigan siendo fuente de vida y resiliencia, gracias al esfuerzo conjunto de la ciencia y la conservación.

Dr. Octavio Aburto Oropeza

*Profesor en la Institución de Oceanografía Scripps,
Universidad de California en San Diego,
Explorador de National Geographic,
Investigador y Defensor de la Conservación Marina.*



¹ Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, 9500 Gilman Drive, La Jolla, CA. 92093, USA.

² Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A. C., Calle del Pirata 450, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.

[Página anterior](#): Una manta gigante Foto por: Octavio Aburto Oropeza

Introducción

Fabio Favoretto^{1,2}, Erica Carone²

El Archipiélago Revillagigedo, un cuarteto de islas volcánicas en el Océano Pacífico frente a la costa de México, se erige como un testimonio de una rica historia que abarca la exploración marítima temprana, la investigación científica y las iniciativas de conservación. Compuesto por Socorro, Clarión, San Benedicto y Roca Partida, estas islas son celebradas por su importancia ecológica, albergando una serie de especies endémicas y proporcionando hábitats críticos para la fauna marina, incluyendo numerosas especies en riesgo de extinción. La primera vista y cartografía de Socorro y San Benedicto se remontan al siglo XVI, acreditadas a navegantes españoles. Los descubrimientos subsiguientes incluyeron a Roca Partida, seguida por Clarión, inicialmente bautizada como Santa Rosa. El archipiélago recibió su nombre en honor al Conde de Revillagigedo, entonces Virrey de la Nueva España, por el capitán de la Marina Real Británica, James Colnett. La primera cartografía comprensiva de las “Islas Revillagigedo” fue completada por el polímata Alexander von Humboldt a principios del siglo XIX (Figura 1).

El Archipiélago Revillagigedo, aunque a veces se le compara con las Galápagos de México, se destaca por derecho propio como un tesoro ecológico de singularidad inigualable. Las surgencias oceánicas crean un oasis fértil en un océano por lo demás pobre en nutrientes, sirviendo como un punto crítico para especies tanto migratorias como residentes. Estas condiciones contribuyen a crear un importante escalón para el funcionamiento del ecosistema marino, actuando como un punto de conexión crucial para la conectividad de la biogeografía marina del Pacífico. La diversidad de los arrecifes



Mapa de México dibujado por Alexander von Humboldt donde por la primera vez aparecen todas las islas del archipiélago en un mapa. Esta es la versión traducida al inglés para la Biblioteca del Congreso de EE. UU. Humboldt, Alexander von. A map of New Spain, from 16° to 38° North latitude reduced from the large map.

[London, Longman, Hurst, Rees, Orme and Browne, Paternoster Row, 1804] Map.

Retrieved from the Library of Congress, www.loc.gov/item/2006626018.

de coral abanico y pétreo, macroalgas, esponjas, bacterias y hongos marinos, comprende una comunidad biótica que aún oculta mucho por descubrir y comprender. Además, el archipiélago es notable por su megafauna, con una biomasa significativa y una variedad de especies como tiburones, atunes, mamíferos marinos y tortugas, entre las más diversas y abundantes del planeta. Las maravillas naturales del archipiélago no solo atraen a científicos, sino también a buceadores y entusiastas marinos de todo el mundo, contribuyendo a una economía próspera basada en el uso sostenible de sus singulares recursos marinos.

Reconociendo su papel fundamental en la conservación ecológica, el gobierno mexicano designó al Archipiélago de Revillagigedo como Reserva de la Biosfera en 1994. A partir de este esfuerzo, el archipiélago fue nombrado Sitio del Patrimonio Mundial de la UNESCO en julio de 2016. En una medida posterior en noviembre de 2017, se declaró como Parque Nacional. Estas medidas establecieron el Parque Nacional Revillagigedo como la reserva marina sin pesca más grande de América del Norte y la decimotercera más grande del mundo. En términos numéricos, representa el 1,4% de las áreas del mundo completa o altamente protegidas y es una de las zonas selectas totalmente protegidas. Estas acciones decisivas, que prohíben tanto la pesca como la minería, son celebradas por los conservacionistas como avances significativos en la conservación marina, asegurando la salud y la integridad continuas de este ecosistema sin igual en beneficio de las futuras generaciones.

El Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C., fue encomendado por el personal del Parque Nacional Revillagigedo de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) para coordinar el proyecto Línea Base Marina para el Parque Nacional Revillagigedo, con la responsabilidad de compilar y supervisar el informe de la expedición de noviembre de 2023. A medida que el proyecto se desarrollaba, se hizo evidente que era

necesario un enfoque más integral, uno que abarcara los esfuerzos científicos acumulados más allá de sólo 2023. Esta realización llevó a la necesidad de congregarse a los expertos de cada campo para coordinar una composición de toda la información disponible, marcando un punto decisivo para fomentar un nuevo grado de cooperación. Nos sentimos privilegiados de haber facilitado la convergencia de la investigación realizada a lo largo de los años, ofreciendo así una síntesis del conocimiento marino actual y destacando las futuras necesidades y lagunas que requieren ser llenadas mediante una acción coordinada para ayudar a preservar este archipiélago único.

El contenido de este documento ofrece una visión general de la investigación pasada realizada, abarcando ocho capítulos. Comienza con un viaje a través de las áreas marinas del Parque Nacional Revillagigedo, comenzando con el origen de estas islas, mientras profundizamos en sus orígenes volcánicos y las fuerzas geológicas que esculpieron sus paisajes marinos únicos (Capítulo 1). A continuación, hay una descripción de los dinámicos procesos oceanográficos y los climas cambiantes que han dado forma a la vida en y alrededor de estas islas (Capítulo 2). El Capítulo 3 ofrece una visión de los intrincados ecosistemas de los arrecifes rocosos, desde invertebrados hasta la ecología de los peces de arrecife. Más adelante, el Capítulo 4 ofrece una visión integral del papel y las amenazas que enfrenta la megafauna, así como el estado actual de la investigación en esta área. Posteriormente, el Capítulo 5, Capítulo 6 y Capítulo 7 se adentran en la comprensión actual de los grupos clave de megafauna marina, enfocándose en mamíferos marinos, elasmobranchios y tortugas marinas, respectivamente. Finalmente, el Capítulo 8 describe las especies de aves marinas y costeras presentes en el archipiélago. Cada capítulo no solo relata el estado actual del conocimiento y las listas actualizadas de especies presentes, sino que también ilumina el camino a seguir, identificando preguntas esenciales para la investigación futura.

El dominio oceánico del Archipiélago de Revillagigedo ha sido objeto de

estudio desde 1793, comenzando con el diario marítimo de James Colnett. Al mirar hacia atrás más de 231 años, somos testigos de una historia de exploración científica que rodea estas islas. La investigación enfocada comenzó a tomar forma en la década de 1960, significando un aumento en los estudios marinos (Figura 1A). Con el nuevo milenio, las actividades de investigación continuaron en aumento. Sin embargo, la tasa anual de trabajos publicados se mantuvo constante hasta después de 2014 (Figura 1B). Este período vio un salto notable en la investigación, reflejando una mayor conciencia de la importancia ambiental del archipiélago y reforzando la presión por su protección en 2017. Los estudios sobre mamíferos marinos fueron los más publicados (Figura 2C). En particular, los estudios se refieren a la ballena jorobada, una especie migratoria que visita las aguas del archipiélago de noviembre a mayo, cuyo conocimiento sobre distribución y abundancia ha sido posible gracias a los esfuerzos de múltiples grupos de investigación en el Océano Pacífico. Las investigaciones sobre invertebrados vinculados a arrecifes rocosos, tiburones y rayas también han sido significativas.

El conocimiento adquirido no solo ha completado piezas del rompecabezas ecológico del archipiélago, sino que también ha planteado nuevas preguntas y expandido horizontes. Aún investigamos cuánto productivas son estas aguas, cómo las corrientes oceánicas influyen en la vida del fondo marino, el comportamiento de grandes animales oceánicos y la identificación de numerosas especies en aguas profundas y someras. Estos desconocimientos no son deficiencias, sino oportunidades para la curiosidad y colaboración. Nos inspiran a ampliar esfuerzos colectivos y profundizar nuestra comprensión holística para proteger los océanos para las futuras generaciones.

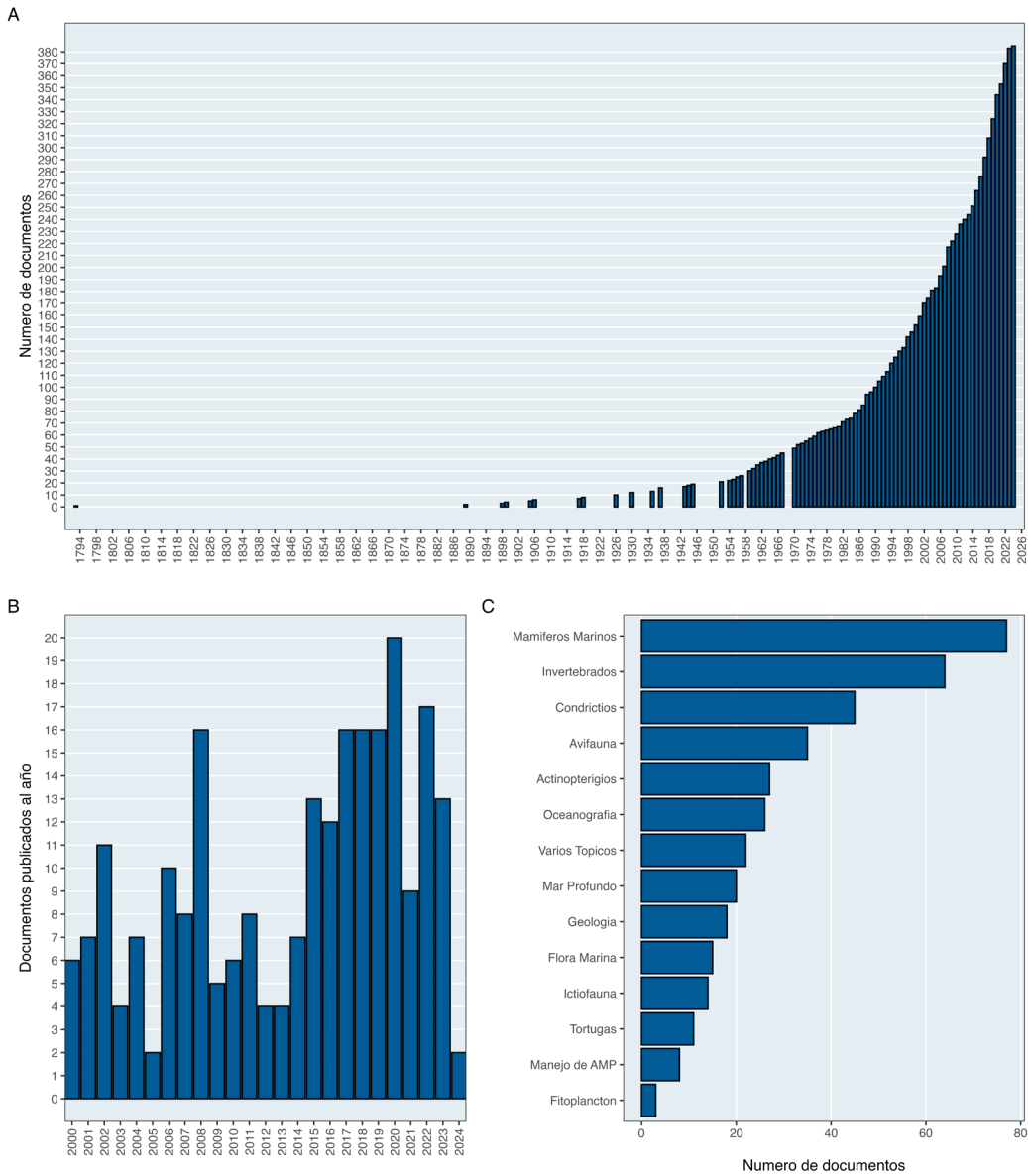


Figura 1: Gráficos del número de todos los documentos sobre ciencias marinas acerca del Archipiélago Revillagigedo procesados en esta revisión. A) es la suma acumulativa de todos los documentos encontrados; B) es el número de documentos por cada año de publicación; C) el número de documentos encontrados por cada tema.

1



Origen volcánico y características geológicas

Alexandro Rodríguez de la Peña¹,
Steven Carey²,
Claus Siebe³,
Melissa Salgado Castrejón¹

¹ Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A. C., Calle del Pirata 450, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.

² Graduate School of Oceanography, University of Rhode Island, Kingston, Rhode Island, USA.

³ Departamento de Vulcanología, Instituto de Geofísica. Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, México.

[Página anterior](#): Roca monumento en Isla Clarión. Foto por: Walter Wust Morán

Introducción

El Archipiélago Revillagigedo está compuesto de cuatro islas oceánicas: Socorro, Clarión, San Benedicto y Roca Partida. Estas islas se formaron a partir de grandes volcanes submarinos cuyas cumbres emergen a una profundidad promedio de 3 800 m bajo el nivel del mar en el Océano Pacífico. Están ubicadas en el extremo norte de la Cordillera Oceánica de los Matemáticos (Figura 1). Esta cordillera experimentó una rápida expansión a un ritmo de 43 mm por año, hasta que fue abandonada hace aproximadamente 3,5 millones de años y actualmente continúa sin expandirse. Su actividad resultó en dos grandes dorsales submarinas que se extendieron hacia el norte y el sur de San Benedicto (Mammerickx et al., 1988). Si bien la actividad volcánica ha disminuido en gran medida, aún persisten ciertos efectos del vulcanismo debido a la presencia de una zona debilitada caracterizada por fallas y fracturas.

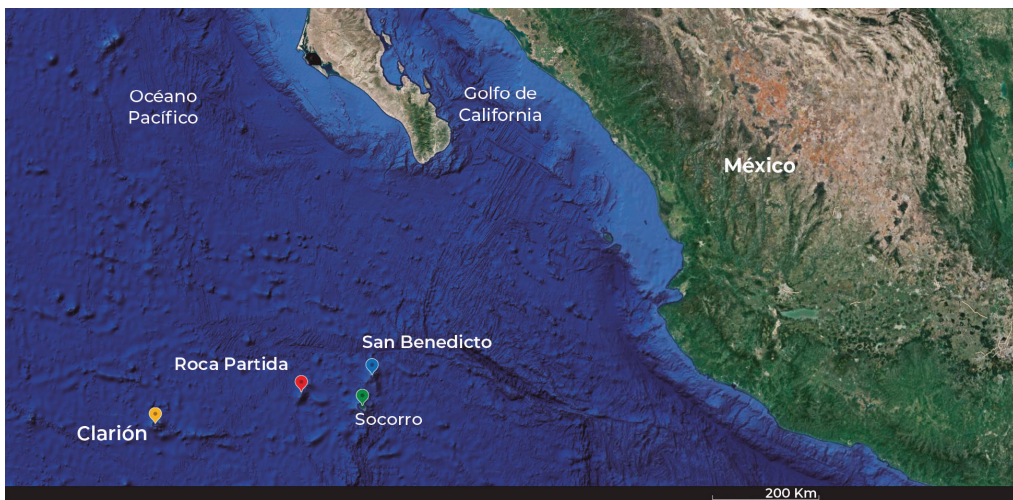


Figura 1: Localización de las Islas Revillagigedo (Socorro, Clarión, San Benedicto y Roca Partida) en el Océano Pacífico Oriental. Mapa base de Google Earth, GEBCO.

El entramado tectónico del margen noroeste de México se formó durante el Plioceno (entre 5,3 a 2,6 millones de años) y el Pleistoceno (entre 2,6 millones de años a 11 700 años), marcando el inicio del ambiente geobiótico del Archipiélago de Revillagigedo. Su formación derivó de interacciones complejas entre los límites de las placas tectónicas, incluida la microplaca de Rivera, la Zona de Fractura de Rivera, la Placa del Pacífico, la Dorsal del Pacífico Oriental, la Zona de Fractura de Clarión y la Cordillera Oceánica de los Matemáticos, que ocurrió después de la separación del continente, hace aproximadamente entre 13 y 4,5 millones de años (Aguayo-Camargo y Marín-Córdova, 1987; Mammerickx et al., 1988; De Cserna, 1989; CONANP, 2019; García-Navarrete et al., 2023). Las Islas Revillagigedo son probablemente el resultado del vulcanismo asociado con la Cordillera Oceánica de los Matemáticos, ya que su actividad coincide aproximadamente con las edades de las islas, según la datación de muestras (García-Navarrete et al., 2023).

A excepción de Roca Partida, las islas exhiben volúmenes de magma anormalmente altos en el Pacífico, ya que sus volúmenes se ubican entre 1% y 2% superior de los montes submarinos e islas oceánicas del Pacífico que se encuentran sobre la corteza oceánica del Plioceno (Bohrson y Reid, 1995). La morfología submarina actual es el resultado de una larga historia geológica que ha dado forma a la topografía única del parque. Este parque alberga llanuras abisales que varían en profundidad de 200 a 500 m sobre sus bases profundas, así como montañas aisladas que alcanzan alturas de 500 a 1 000 m. Se pueden encontrar zonas con profundidades de hasta 3 500 m, junto con características notables como la Fosa de Rivera con una profundidad de 5 726 m y varias cordilleras. Entre ellos se encuentran formaciones volcánicas que emergen del fondo marino, correspondientes a las islas, así como numerosos cráteres volcánicos circulares ubicados entre Socorro y San Benedicto. También existe un sistema de montes submarinos compuestos por rocas volcánicas cubiertas por sedimentos, como los montes submarinos Kepler, Lobachevsky y Cantor (CONANP, 2019).

Isla Socorro

Ubicada en el Océano Pacífico a unos 600 km al oeste de la costa mexicana (18,699 °N y 110,942 °W), la Isla Socorro tiene una superficie de 132 km², con una longitud de 16,8 km y un ancho máximo de 15,6 km (Figura 2). La Isla Socorro cuenta con un volcán central llamado Evermann, acompañado de conos de escoria en sus laderas inferiores. La cumbre del volcán se eleva desde el fondo marino a una profundidad aproximada de 3 kilómetros y tiene un diámetro de base de alrededor de 24 kilómetros (Bryan, 1966). No hay manantiales de agua fría en la isla y las únicas fuentes de agua dulce son pequeños estanques o lagos temporales de agua de lluvia dentro de los conos de escoria. Actualmente, el abastecimiento de agua para la población de la isla se consigue mediante la desalinización del agua de mar (Taran et al., 2002). Esta isla forma parte de la intersección con la Zona de Fractura Clarión y está situada al norte de la Cordillera Oceánica de los Matemáticos (Tapia-Ugalde, 2019).

Los orígenes de la isla se remontan al Mioceno, con el posible surgimiento del nivel del mar en el Pleistoceno temprano (hace 2,6 a 1,8 millones de años) (Brattstrom, 1990; CONANP, 2004; García-Navarrete et al., 2023). Sin embargo, mediante datación argón-argón, Bohrsen et al. (1996) sugieren que los depósitos peralcalinos más antiguos tienen una edad de aproximadamente 540 000 años, lo que marca el comienzo de la actividad volcánica subaérea en la Isla Socorro.

Bryan (1996) identifica dos períodos importantes de actividad volcánica en la isla: durante la etapa de precaldera, caracterizada por la emisión constante y gradual de magma basáltico alcalino y rocas traquíticas, se observa una progresión estratigráfica: basalto, traquibasalto, traquita y finalmente traquita de cuarzo o pantellerita. El proceso de erupción durante esta fase fue predominantemente efusivo más que explosivo. En un período poste-



Figura 2: Isla Socorro. Foto por: CONANP - Parque Nacional Revillagigedo

rior de la secuencia previa a la caldera, se registraron emisiones de basaltos alcalinos de olivino desde el centro de emisión a una altura de aproximadamente 560 m. Uno de estos flujos se puede rastrear hacia el sureste hasta un acantilado al sur de Cabo Pearce, mientras que el otro tiene una extensión limitada hacia el sur, hacia Caleta Binner. Este episodio marcó la construcción del volcán desde el fondo marino (Bryan, 1966).

Posteriormente, se formó una caldera en la cumbre como resultado del colapso del techo de la cámara de magma después de una serie de erupciones violentas y explosivas de rocas riolíticas ricas en sodio, incluidas variedades de transición hacia pantellerita. Tras un período de inactividad, el hundimiento en el lado occidental de la isla a lo largo de fracturas norte-sur, desencadenó un nuevo ciclo eruptivo, esta vez predominantemente explosivo, que persistió hasta tiempos recientes (Bryan, 1966).

En la etapa posterior a la caldera, cuando los conductos centrales quedaron obstruidos con densas cúpulas de obsidiana, la actividad eruptiva se des-

plazó hacia afuera y hacia abajo a lo largo de fracturas y fisuras tectónicas. Durante esta fase, surgieron erupciones de bajo volumen de riolita viscosa rica en sodio, incluida pantellerita, que dieron como resultado la formación de numerosos domos; también hubo erupciones efusivas de hawaiiitas y mugearitas (Bryan, 1966; Bohrson y Reid, 1995). Las erupciones basálticas fueron menos frecuentes y se limitaron a conductos de niveles inferiores en el lado sureste de la isla, con 19 complejos de flujos de lava y conos de basalto alcalino identificados. Estas erupciones ocurrieron predominantemente hace entre 70 y 150 mil años, cubriendo un área de aproximadamente 20 km² con un volumen de 0,1 km³ (Bryan, 1966; Bohrson y Reid, 1995).

La dirección de la ruptura activa ha cambiado a lo largo del crecimiento del volcán, de este-oeste a noroeste-sureste y finalmente de norte a sur, opuesta a la tendencia de la Zona de Fractura Clarión. La historia eruptiva sugiere una estratificación de la columna de magma subyacente hacia el final del período de actividad volcánica (Bryan, 1966). La historia geológica de la isla indica que la actual cámara de magma debería estar en una posición poco profunda, probablemente dentro de la corteza oceánica superior o incluso dentro de la estructura del volcán Evermann (Taran et al., 2002).

Bohrson y Reid (1995) realizaron un análisis detallado de muestras de basalto de la Isla Socorro. Estos basaltos alcalinos exhibieron fenocristales de plagioclasa y, en menor medida, microfenocristales de óxidos de Fe-Ti. Su investigación infiere que los basaltos alcalinos de la Isla Socorro derivaron de un magma parental que se sometió a procesos de cristalización fraccionada y se mezcló con un componente de silicato enriquecido con aluminio. Además, se observó que los basaltos alcalinos de la Isla Socorro comparten una composición isotópica de estroncio y plomo similar a otros basaltos alcalinos en el Pacífico Oriental, lo que sugiere una fuente común para estas rocas.

En el ambiente submarino, Moore (1970a) recolectó basaltos al sur de la Isla Socorro, que se caracterizan por no ser porfídicos. Además, estas rocas

son menos ricas en K_2O , TiO_2 , Al_2O_3 , P_2O_5 y H_2O y más ricas en SiO_2 . La muestra obtenida mediante dragado en la región sureste de la Isla Socorro, a una profundidad de 2 600 m, contenía fragmentos de almohada de basalto toleítico bajo en K_2O y una proporción menor de cuarzo normativo.

Actividad hidrotermal

Los fluidos hidrotermales son una mezcla de agua y gases que emergen a la superficie a través de respiraderos. Estos fluidos resultan de la interacción entre el agua subterránea y las rocas volcánicas calientes. En la Isla Socorro, la zona de la cumbre del volcán Evermann exhibe una importante actividad hidrotermal. Los fluidos hidrotermales de este volcán contienen información valiosa sobre la composición química y dinámica del sistema hidrotermal. En el domo activo y laderas cercanas se observan más de 100 respiraderos de vapor (Figura 3B) y piscinas de agua burbujeante, con una temperatura de ebullición cercana a los 97 °C (Figura 3A). Las aguas termales de Playa Armada y Playa Blanca descargan agua de mar diluida, mientras que Palma Sola tiene agua con aproximadamente 300 ppm de cloro (Cl), que representa la composición isotópica del agua meteórica. También se detectó un acuífero dominado por vapor debajo de la caldera del volcán Evermann, evidencia de la interacción entre el agua subterránea y las rocas calientes del manto (Taran et al., 2010). Taran et al. (2002; 2010) encontraron que los fluidos hidrotermales de la Isla Socorro tienen una composición química e isotópica inusual, con altas concentraciones de hidrógeno (H_2) y metano (CH_4), y una proporción isotópica de carbono que sugiere una producción parcial de estos gases debido a la interacción de rocas ultramáficas con agua meteórica. Esto se atribuye a la poca profundidad de la cámara de magma dentro de la estructura volcánica. El metano podría tener un origen abiogénico, lo que implica que su producción proviene de procesos químicos dentro del interior de la Tierra en lugar de ser generado biológicamente.



Figura 3: Características hidrotermales cercanas a la cumbre de Everman. A) Fotografía de una piscina de barro hirviendo. B) Fotografía de cristales de azufre precipitando directamente de un respiradero de gas con un marcador en un lado como tamaño de referencia. Foto por: Claus Siebe.

Expediciones realizadas en respuesta a la erupción volcánica registrada a 4 km al oeste de la Isla Socorro en 1993 han documentado actividad hidrotermal submarina. Esta erupción submarina es una de las cinco que se sabe que generaron grandes bloques flotantes de lava, conocidos como globos basálticos (Carey et al., 2018). A 275 m de profundidad se ubicó un campo hidrotermal de baja temperatura, situado en la cima de un pequeño cono volcánico. Esta cumbre exhibió un amplio campo de bacterias filamentosas blancas y amarillas que rodeaban bloques de escoria del tamaño de un decímetro (Figura 4A).

Erupción submarina de 1993

Los hidrófonos SOFAR cerca de Hawaii y Tahití detectaron, por primera vez, indicios de una erupción submarina frente a la costa de la Isla Socorro en 1993. Diez días después, el 29 de enero de 1993, se observaron globos de lava flotantes en la superficie, a unos 3 km al oeste de la isla (Figura 5A) (Siebe et al., 1995). Los globos desprendían vapor y eventualmente se rompían en

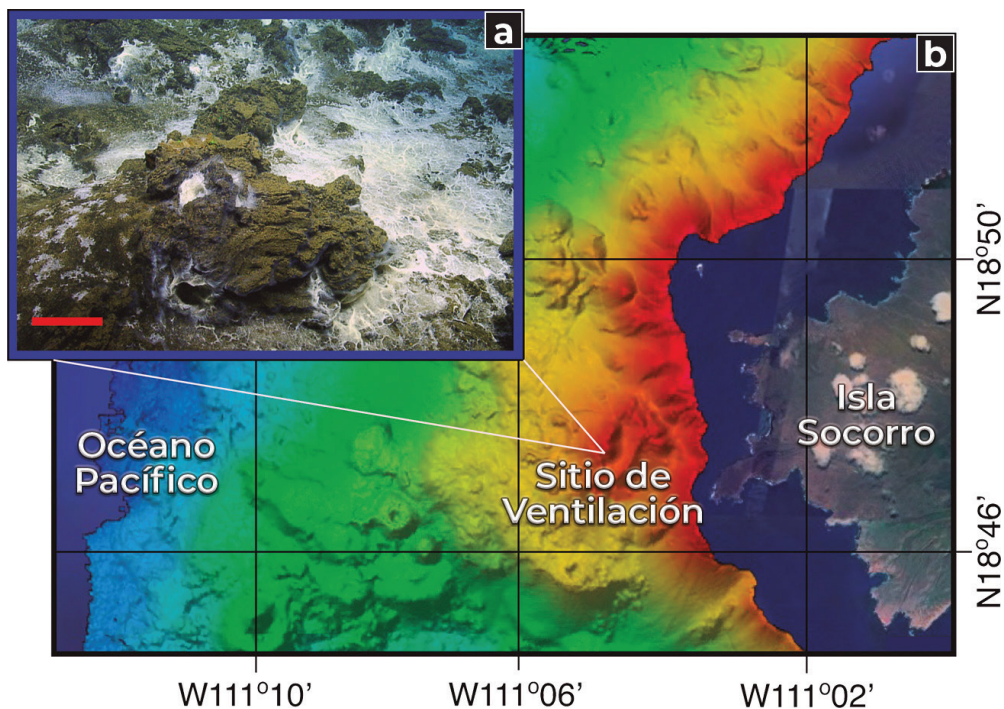


Figura 4: A) Foto de un bloque de escoria rodeado de tapetes bacterianos blancos en la cima del sitio de ventilación submarina de 1993 al oeste de la Isla Socorro. B) Mapa que muestra la morfología del fondo marino en las proximidades del sitio de erupción de 1993 y la abundancia de otros centros eruptivos y conos circulares. Los datos batimétricos en el panel b son proporcionados cortesía de Ocean Exploration Trust (Raineault et al., 2018).

pedazos y, a menudo, eran impulsados lateralmente por potentes chorros de vapor. Un área de hasta 6 000 m² fue cubierta por globos de lava flotantes que permanecieron en la superficie hasta 15 minutos antes de hundirse. La actividad duró de forma intermitente durante al menos 15 meses. Los globos de lava parecían generarse en dos áreas a profundidades de agua de 30 y 210 m, lo que concordaba con la batimetría recopilada en ese momento (Siebe et al., 1995).

Las muestras de globos de lava del tamaño de un metro recolectadas en la superficie en 1993 consistían en basalto de olivino alcalino homogéneo y altamente vesicular con relativamente pocos cristales (Siebe et al., 1995).

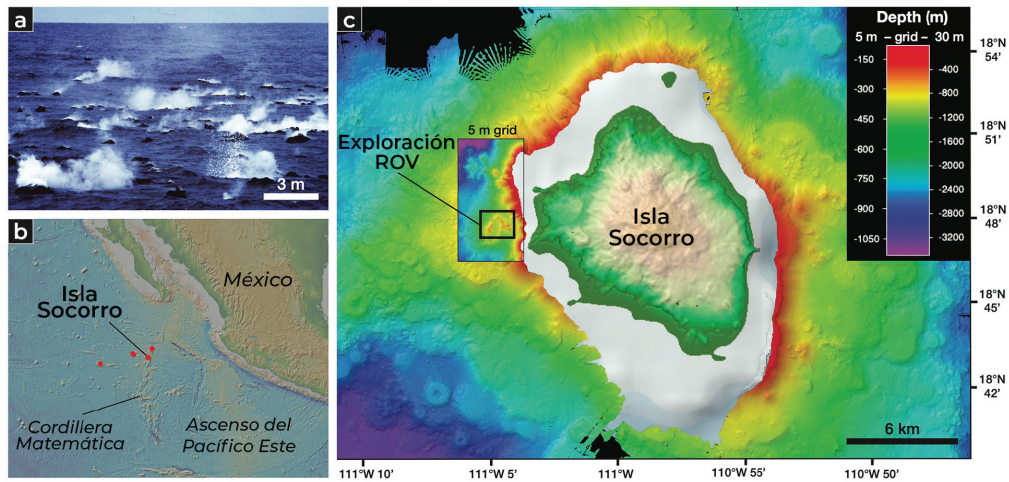


Figura 5: A) Escoria flotante humeante, o globos de lava de la erupción submarina de 1993 al oeste de la isla Socorro antes de hundirse (Foto: Mystique). B) Las islas del Archipiélago de Revillagigedo (círculos rojos) en relación con los principales límites geotectónicos en el Pacífico oriental (Figura realizada con GeoMapApp 3.6.8; Ryan et al., 2009). C) Isla Socorro (cuadrícula de 5 m, leyenda de profundidad izquierda) y la región circundante (cuadrícula de 30 m, leyenda de profundidad derecha) recopilada durante los cruceros NA089 y NA092.

Algunos clastos contienen reticulita, una espuma magmática extremadamente vesicular que se produce únicamente mediante altos niveles de desgasificación de CO_2 .

Un nuevo mapeo multihaz y una exploración con vehículos operados remotamente permitieron localizar y tomar muestras del sitio eruptivo de 1993. Éste es un cono volcánico que se encuentra a 272 m de profundidad (Figura 5C). Está compuesto por abundante lava y almohadilladas de tefra cubiertas por un sistema hidrotermal activo de baja temperatura (Carey et al., 2018). Las imágenes de microscopía electrónica de barrido (SEM) de sedimentos volcánicos de grano fino muestran un predominio de clastos basálticos vesiculares, incluidos Limu o Pele y el cabello de Pele. Las lavas almohadilladas altamente vesiculares exhiben características inusuales, como grandes cavidades de gas, zonas reticulíticas internas y estructuras verticales similares

a hornitos. Las facies volcánicas en el sitio de erupción indican que tanto la actividad efusiva (lava almohadillada) como la explosiva (escoria, tefra) ocurrieron simultáneamente durante la erupción submarina de 1993. La generación de escoria flotante de gran tamaño probablemente fue causada por la formación episódica de un tapón escoriáceo que fallaba periódicamente, lo que provocaba la descarga de pulsos de escoria a la superficie del mar. La erupción submarina produjo traquibasaltos con 47,4-48,7% en peso de SiO_2 y 5,1-6,2% en peso de $\text{Na}_2\text{O}+\text{K}_2\text{O}$. Los modelos de evolución de fusión mineral indican que la cristalización fraccionada de un magma parental máfico puede explicar los cambios en elementos mayores y traza desde muestras evolucionadas en etapas tempranas que se recuperaron inicialmente en la superficie del mar hasta productos más primitivos en etapas tardías encontrados en el sitio del centro eruptivo submarino. Las inclusiones fundidas alojadas en olivino contienen altos contenidos de CO_2 con un máximo de 2006 ppm de CO_2 y 1,35% en peso de H_2O (Lubetkin et al., 2023). El flujo de CO_2 durante la desgasificación de sistemas abiertos en profundidad, similar a lo que ocurre durante muchas erupciones estrombolianas subaéreas, puede haber desempeñado un papel en el enriquecimiento de magmas a niveles menos profundos y contribuido a la vesiculación extrema observada en los productos de la erupción y a la naturaleza explosiva del evento.

Isla Clarión

La Isla Clarión, localizada en la parte más al occidente del archipiélago, tiene una superficie de 19,8 km², con una longitud de 8,5 km y un ancho máximo de 3,7 km (Figura 6), lo que la convierte en la segunda isla más grande del grupo (18.1 °N y 110.942 °O). La evidencia fósil indica que también es la más antigua de las cuatro islas y que su origen se remonta al Eoceno-Mioceno. Las erupciones volcánicas submarinas se convirtieron en subaéreas durante



Figura 6: Isla Clarión. Foto por: CONANP-PNR.

el Pleistoceno temprano, alrededor de 5,3 a 3,6 millones de años (Brattstrom, 1990; García-Navarrete et al., 2023).

La evolución geológica de Clarión comenzó en la costa sur, donde se evidencian restos de erupciones subaéreas de lava y escoria durante el Terciario medio a tardío, según lo informado por Bryan (1967). La porción oriental alberga productos volcánicos compuestos por traquita y traquita cuarzosa, mientras que en el lado occidental, durante el Terciario tardío, las últimas erupciones se manifestaron en forma de flujos basálticos (porfíricos) delgados y altamente vesiculares. La isla ha sido moldeada por la erosión del agua y el viento, especialmente en áreas expuestas a cambios en el nivel del mar o subsidencia.

El monte Gallegos, en el lado occidental de la isla, y sus conos satélites produjeron flujos de lava basáltica que se originaron a partir de la actividad a lo largo de fisuras orientadas hacia el norte y noroeste. En una etapa posterior, flujos de traquiandesita emergieron del centro eruptivo en las áreas centro-norte y oeste. Desde entonces, la isla se ha mantenido tectónica e

isostáticamente estable, al menos desde finales del Terciario (Bryan, 1967).

La disminución de la actividad volcánica desde finales del Terciario se refleja en cambios en las fisuras. Las fisuras asociadas con la Zona de Fractura Clarión cambiaron de una orientación hacia el este, a una más al norte. Esto sugiere un posible cese de la actividad a lo largo de esta zona, quizás relacionado con un cambio en el estrés regional a finales del Terciario o principios del Pleistoceno.

Los principales tipos de rocas de la Isla Clarión, según lo documentado por Bryan (1964), son basalto, traquibasalto y toba basáltica, con una pequeña proporción de traquita (9%) y una cantidad muy limitada de traquian-desita (<1%). El enriquecimiento en elementos alcalinos prevalece sobre el enriquecimiento en hierro en composiciones magmáticas, posiblemente influenciado por el fraccionamiento de la serie de plagioclasas. Desviaciones menores en las tendencias apuntan a un enriquecimiento adicional en elementos alcalinos debido a procesos de difusión (Bryan, 1967).

Isla San Benedicto

Con una superficie de 4,8 km², una longitud de 4,8 km, un ancho máximo de 2,4 km y una altura máxima de 310 m, la Isla San Benedicto emerge majestuosa en la región norte del archipiélago, ubicada a 18,699 °N y 114,716 °W (Figura 7). El origen de su actividad volcánica parece estar vinculado a la existencia pasada de un lago de lava en el fondo marino, teoría apoyada por Richards (1966), quien sugiere que durante el Cenozoico tardío, este lago se fracturó debido a una o más fisuras. Esto resultó en una emisión de lava efusiva acompañada de actividad explosiva a una profundidad de alrededor de 2 844 m. Brattstrom (1990) postula que la Isla San Benedicto es la más joven de las cuatro Islas Revillagigedo, y emergió sobre el nivel del mar durante el Pleistoceno tardío, hace entre 1,8 y 0,012 millones de años.



Figura 7: Isla San Benedicto. Foto por: Matty During.

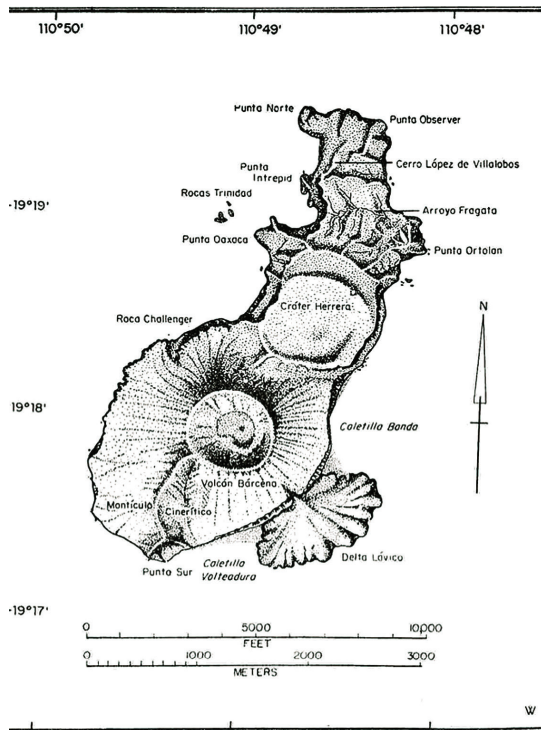


Figura 8: Mapa de la Isla San Benedicto. Fuente: Richards (1959).

A medida que avanzaban las erupciones máficas, se formó un edificio volcánico que se elevó a más de 3 290 m sobre el fondo del océano. Sin embargo, el edificio probablemente se vio afectado por la erosión causada por las olas, la lluvia y el viento. Se ha observado que cerca del Cerro López de Villalobos podrían haber existido uno o más volcanes, asociados a la erupción de traquibasaltos, traquiandesitas y tapones de traquita (Richards, 1959).

En los flancos norte y sur de la actual isla existen formas geomorfológicas cónicas, consideradas parásitos, que pudieron haber surgido durante los bajos niveles del mar en el Pleistoceno o como volcanes submarinos (Richards, 1966). El tamaño y la naturaleza de los depósitos piroclásticos debajo de la cúpula del Cráter Herrera en el norte de la isla indican que hubo erupciones explosivas de gran magnitud durante su etapa formativa y que fueron significativas. La apariencia del Cráter Herrera y Roca Challenger indica que han estado bajo un intenso y prolongado proceso erosivo por el oleaje tras la disminución de la actividad volcánica en esta parte de la isla (Figura 8).

La Isla San Benedicto también es conocida por la formación del Volcán Bárcena en 1952. Este es el volcán más joven de México y su erupción comenzó el 2 de agosto con el surgimiento de un cono de toba que se elevó unos 300 m sobre el nivel del mar. En noviembre y principios de diciembre, la lava de traquita sódica formó dos domos dentro del cráter Bárcena. El 8 de diciembre, la lava fluyó desde la base del volcán y creó un delta que se extendió hacia el mar (Figura 9). La erupción se caracterizó por corrientes piroclásticas diluidas y alta explosividad derivada de las interacciones magma-agua, con un índice de explosividad cercano al 90% (Richards, 1959).

Las rocas volcánicas de las islas Clarión, Socorro y San Benedicto comparten afinidades geoquímicas, lo que indica un origen volcánico común durante el Neógeno-Cuaternario (Reed et al., 2005). La distribución de esta litología podría ser el resultado de erupciones de fisuras a lo largo de fracturas y posterior formación de conos volcánicos antes de emerger a la superficie (García-Navarrete et al., 2023).



Figura 9: Delta generado por flujo de lava en la Isla San Benedicto. Foto por: White Holly (Sea Shepherd)

En comparación con las otras islas del Archipiélago de Revillagigedo, San Benedicto muestra una plataforma insular menos desarrollada y estrecha, con un relieve dominado por cúpulas de traquita erosionadas y volcanes piroclásticos recientes. El análisis geológico revela que la traquita sódica es la roca más voluminosa sobre el nivel del mar. Los flujos de traquibasalto y traquiandesita se encuentran en niveles más bajos, y el traquibasalto se ha recuperado mediante el dragado en la cresta que se extiende al norte de la isla.

En la región submarina que se extiende entre las Islas Socorro y San Benedicto, se evidencia una notable presencia de cráteres volcánicos circulares con cimas planas caracterizadas por lados empinados. Se han identificado al menos un centenar de estos cráteres alrededor de ambas islas. En varios

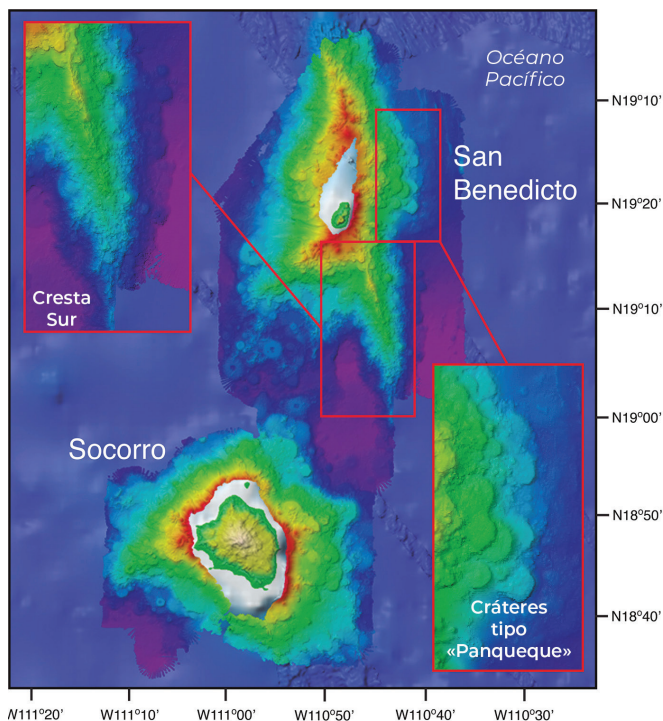


Figura 10: Batimetría multihaz que rodea las islas de Socorro y San Benedicto en el Archipiélago de Revillagigedo, México. El recuadro superior izquierdo muestra una prominente cresta volcánica con tendencia sur-sureste que es aproximadamente paralela a la estructura de fallas remanentes de la cercana Dorsal Matemática, un centro de expansión abandonado. El recuadro inferior derecho muestra los centros volcánicos tipo “panqueque” de superficie plana que son comunes en ambas islas. (cuadrícula de 30 m, exageración vertical 2x) (Raineault et al., 2018).

puntos, como en el flanco oriental de San Benedicto, estos cráteres están apilados como capas de panqueques, lo que sugiere que podrían constituir cimientos profundos sobre los cuales descansan las islas (Figura 10). Esta característica particular es posiblemente el resultado de una actividad volcánica monogenética, donde cada cráter representa un evento eruptivo independiente. La forma única de cima plana de estos cráteres se ha asociado con la existencia de un lago de lava submarino que se acumuló durante el proceso de formación del cráter (Clague et al., 2000; Raineault et al., 2018).

Una característica notable adicional en San Benedicto es la presencia de dos crestas submarinas prominentes que se extienden hacia el norte y el sur de la isla (Figura 10). Estas crestas exhiben una orientación paralela a las fallas normales que se extienden de norte a sur y emergen en aguas profundas al este-noreste de la isla. Estas fallas parecen ser estructuras remanentes asociadas con la Cordillera Oceánica de los Matemáticos, un sistema de dorsales

oceánicas que fue abandonado hace unos 3,5 millones de años (Mammericx et al., 1988). Es probable que las características estructurales orientadas de norte a sur, que se originaron durante la expansión de las placas tectónicas en la Dorsal Matemática, continúen influyendo en la distribución del magma que actualmente alimenta la actividad volcánica en San Benedicto (Raineault et al., 2018).

Roca Partida

El islote Roca Partida está ubicado a 19 °N y 112,083 °W. Destaca por ser la isla más pequeña y menos hospitalaria del Archipiélago de Revillagigedo, con una superficie de apenas 0,014 km², una longitud de 91 m y una anchura máxima de 45 m (Figura 11).

Este islote de 28 m de altura se eleva como la cumbre de un impresionante estratovolcán submarino y está compuesta principalmente de traquiandesita (Richards, 1964). La parte subaérea ha sido ampliamente erosionada por la acción de las olas. Es importante señalar que Roca Partida exhibe características litológicas distintas, evidentes en la presencia de rocas intermedias, y tiene un rango de edad diferente, que abarca desde el Plioceno hasta el Cuaternario (Reed et al. 2005; García-Navarrete et al. 2023). Esto sugiere que el proceso volcánico que dio origen a Roca Partida pudo haber sido diferente al que generó Clarión, Socorro y San Benedicto (García-Navarrete et al. 2023).

Según Brattstrom (1990), establecer con certeza la edad geológica de Roca Partida es difícil, se estima que es más joven que Clarión y más antigua que las otras islas. Por otro lado, Richards (1964) fechó la posible edad geológica de Roca Partida en el Pleistoceno tardío, abarcando un período estimado entre hace 1,8 y 0,012 millones de años durante una etapa glacial. La composición geológica inicial sugerida para Roca Partida por Hanna (1926)



Figura 11: Roca Partida. Foto por: Gerónimo Jara-Miramontes.

fue que estaba compuesta de granito, lo que llevó a la creencia de que las Islas Revillagigedo tenían corteza continental debajo.

Sin embargo, Richards (1964) demostró que Roca Partida en realidad está compuesta de traquiandesita, que es análoga a la riolita alcalina basalto-sódica, típica de las islas oceánicas. Moore (1970) mencionó haber encontrado piedra pómez traquítica fresca cerca de Roca Partida, así como al sur de la Isla Socorro. Las dragas submarinas también han recuperado basaltos alcalinos químicamente similares a los de la Isla San Benedicto. Además, los nódulos de la cresta al noreste de Roca Partida tienen incrustaciones relativamente gruesas de óxido de hierro y manganeso (Moore, 1970). En general, las rocas de Roca Partida están dominadas por anfíboles y piroxenos ricos en sodio, donde el sodio predomina sobre el potasio y la presencia de plagioclasa es escasa (CONANP, 2019).

Conclusiones

Este estudio recopila la literatura existente sobre los aspectos geológicos de las Islas Revillagigedo, con el objetivo de establecer una línea de base actual para este parque nacional. La literatura revela detalles sobre el origen y evolución del archipiélago. La Isla Clarión, bastión occidental del archipiélago, relata su génesis alrededor del límite Eoceno-Mioceno. Además de ser la primera isla en emerger, surgió a principios del Plioceno según los registros fósiles marinos. Roca Partida, que se presenta como la segunda más antigua, tiene un origen volcánico supuestamente diferente al del resto del archipiélago. Debido a complicaciones logísticas de acceso y al estado erosionado de la cresta, su edad no ha sido determinada, pero se cree que oscila entre el Plioceno y el Cuaternario.

La Isla Socorro, centinela del Pacífico, alberga el volcán Evermann, que surgió hace unos 540 000 años, mientras que la isla en sí se remonta al Mioceno. La Isla San Benedicto, con su majestuosa silueta, deja al descubierto las cicatrices de erupciones pasadas, en particular el explosivo nacimiento del Volcán Bárcena en 1952, un capítulo significativo en las crónicas volcánicas mexicanas. Es la más joven de las cuatro (se originó a finales del Pleistoceno), y su última erupción formó el volcán Bárcena, que ha servido como referencia mundial para describir el nacimiento de los volcanes.

Todavía queda mucho trabajo por hacer, especialmente en lo que respecta a la descripción de las profundidades del océano, y al origen de los magmas y su evolución a lo largo del tiempo. Aunque se han realizado descripciones topográficas del fondo marino alrededor de Socorro y San Benedicto, se necesitan descripciones más precisas de las otras islas, así como obtener más muestras de roca de los flancos submarinos de sus edificios volcánicos. Su aportación serviría de referencia para otras disciplinas científicas.

Referencias

- Aguayo-Camargo, J. E., & Cordova, S. M. (1987). Origen y evolución de los rasgos morfotectónicos postcretácicos de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 15-39.
- Bohrson, W. A., & Reid, M. R. (1995). Petrogenesis of alkaline basalts from Socorro Island, Mexico: Trace element evidence for contamination of ocean island basalt in the shallow ocean crust. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 100(B12), 24555-24576.
- Bohrson, W. A., Reid, M. R., Grunder, A. L., Heizler, M. T., Harrison, T. M., & Lee, J. (1996). Prolonged history of silicic peralkaline volcanism in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 101(B5), 11457-11474.
- Brattstrom, B. H. (1990). Biogeography of the Islas Revillagigedo, Mexico. *Journal of Biogeography*, 177-183.
- Briole, P., Willis, P., Dubois, J., & Charade, O. (2009). Potential volcanological applications of the DORIS system. A geodetic study of the Socorro Island (Mexico) coordinate time-series. *Geophysical Journal International*, 178(1), 581-590.
- Bryan, W. B. (1964). Relative abundance of intermediate members of the oceanic basalt-trachyte association: Evidence from Clarion and Socorro Islands, Revillagigedo Islands, Mexico. *Journal of Geophysical Research*, 69(14), 3047-3049.
- Bryan, W. B. (1966). History and mechanism of eruption of soda-rhyolite and alkali basalt, Socorro Island, Mexico. *Bulletin Volcanologique*, 29, 453-479.
- Bryan, W. B. (1967). Geology and petrology of Clarion Island, Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 78(12), 1461-1476.
- Carey, S., Wishner, K., Siebe, C., Kelley, K. A., Phillips, B., Roman, C., Lubetkin, M., Morales Domínguez, E. (2018). Exploring and Mapping the Revillagigedo Archipelago World Heritage Site in Mexico, *New frontiers in ocean exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2017 field season. Oceanography* 31(1), supplement, 44-45.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2019). Programa de Manejo Parque Nacional Revillagigedo.
- De Cserna, Z. (1989). An outline of the geology of Mexico., en Bally, A. W., Palmer, A. R. (eds.), *The geology of North America-An overview: Boulder, Colorado, Geological Society of America, The Geology of North America, A*, 233-264.

- García-Navarrete, P. G., Escalante, T., Espinosa, D., & Morrone, J. J. (2023). Evolutionary biogeography of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Journal of Natural History*, 57(9-12), 685-709.
- Lubetkin, M., Carey, S., Kelley, K.A., Siebe, C., Balcanoff, J., Kueppers, U., Roman, C. & Ballard, R.D. (2023). Investigating lava balloon formation: explosive-effusive activity, compositional diversity, and degassing of trachybasalts from the 1993 submarine vent site near Socorro Island, Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* (submitted for publication).
- Mammerickx, J., & Sharman, G. F. (1988). Tectonic evolution of the North Pacific during the Cretaceous quiet period. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 93(B4), 3009-3024.
- McBirney, A. R., & Gass, I. G. (1967). Relations of oceanic volcanic rocks to mid-oceanic rises and heat flow. *Earth and Planetary Science Letters*, 2(4), 265-276.
- Moore, J. G. (1970a). Submarine basalt from the Revillagigedo Islands region, Mexico. *Marine Geology*, 9(5), 331-345.
- Moore, J. G. (1970b). Water content of basalt erupted on the ocean floor. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 28(4), 272-279.
- Moore, J. G., & Fabbi, B. P. (1971). An estimate of the juvenile sulfur content of basalt. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 33, 118-127.
- Northrop, J., Stixrud, T. E., & Lovett, J. R. (1976, June). Sonobuoy measurements of seaquakes on the East Pacific rise near San Benedicto island. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* (Vol. 23, No. 6, pp. 519-IN2). Elsevier.
- Raineault, N.A, J. Flanders, & A. Bowman, eds. (2018). *New frontiers in ocean exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2017 field season. Oceanography* 31(1), supplement, 126 pp., <https://doi.org/10.5670/ocea-nog.2018.supplement.01>
- Reed, J. C., Wheeler, J. O., Tucholke, B. E., Stettner, W. R., & Soller, D. R. (2005). *Decade of North American geology geologic map of North America—Perspectives and explanation.*
- Richards, A. F. (1959). *Geology of the Islas Revillagigedo, México: 1. Birth and development of Volcán Bárcena, Isla San Benedicto (1).* *Bulletin Volcanologique*, 22, 73-123.
- Richards, A. F. (1965). *Geology of the Islas Revillagigedo, 3. Effects of erosion on Isla San Benedicto 1952–61 following the birth of Volcán Bárcena.* *Bulletin Volcanologique*, 28, 381-403.
- Richards, A. F. (1966). *Geology of the Islas Revillagigedo, México: 2. Geology and petrography of Isla San Benedicto.*

- Siebe, C., Komorowski, J. C., Navarro, C., McHone, J., Delgado, H., & Cortés, A. (1995). Submarine eruption near Socorro Island, Mexico: Geochemistry and scanning electron microscopy studies of floating scoria and reticulite. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 68(4), 239-271.
- Taran, Y., Fischer, T. P., Cienfuegos, E., & Morales, P. (2002). Geochemistry of hydrothermal fluids from an intraplate ocean island: Everman volcano, Socorro Island, Mexico. *Chemical Geology*, 188(1-2), 51-63.
- Taran, Y. A., Varley, N. R., Inguaggiato, S., & Cienfuegos, E. (2010). Geochemistry of H₂- and CH₄-enriched hydrothermal fluids of Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. Evidence for serpentinization and abiogenic methane. *Geofluids*, 10(4), 542-555.

2



Aspectos oceanográficos y cambios climáticos

Fabio Favoretto¹,
Melissa Salgado Castrejon²,
Alexandro Rodríguez de la Peña²,
Héctor Villalobos³,
Jaime Gómez Gutiérrez³

¹ Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, 9500 Girman Drive, La Jolla, CA. 92093, USA.

² Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A. C., Calle del Pirata 450, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.

³ Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, C.P., 23096, México.

[Página anterior](#): Oleaje en Isla San Benedicto. Foto por: Octavio Aburto.

Introducción

El Archipiélago de Revillagigedo, constituye un ecosistema único y extraordinariamente rico en biodiversidad marina. Formado por cuatro islas remotas que emergen de una cadena montañosa de volcanes sumergidos, este archipiélago presenta tanto un paisaje terrestre impresionante como un entorno marino diverso, caracterizado por volcanes activos, arcos, acantilados y afloramientos rocosos aislados (Claudino-Sales, 2019). Estas islas actúan como un auténtico “oasis” oceánico, proporcionando un refugio vital para innumerables especies marinas y sirviendo como un laboratorio natural para el estudio de procesos oceanográficos, ecológicos y evolutivos. En este capítulo, realizamos una revisión exhaustiva de los procesos oceanográficos y climáticos que definen esta área extraordinaria, ubicando al Archipiélago de Revillagigedo dentro del complejo y dinámico sistema oceanográfico del Pacífico Oriental Tropical.

Nos adentraremos en la exploración y análisis de recientes datos oceanográficos recopilados en las proximidades del Archipiélago, integrando esta información con investigaciones previas centradas en temáticas específicas de oceanografía a nivel regional e insular, con especial atención a la escala espacial impuesta por las islas. Discutiremos la dinámica meteorológica y oceanográfica predominante en la región, incluyendo el destacado “efecto de masa de isla”, que potencia la surgencia de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes, catalizando una productividad primaria típicamente baja (oligotrófica), la cual paradójicamente sostiene la rica biodiversidad insular y del hábitat pelágico-oceánico.

Además, examinaremos cómo fenómenos climáticos significativos como las ondas de calor marinas, El Niño y la variabilidad climática a largo plazo están moldeando y alterando los patrones oceánicos y climáticos en el Pacífico Oriental Tropical, centrándonos en el área del Parque Nacional Revillagigedo. La influencia del cambio climático, con sus múltiples escalas de tiempo y espacio, desde el aumento de la temperatura superficial del mar hasta los cambios en los patrones de circulación oceánica, está reconfigurando el escenario en el que flora y fauna del Archipiélago de Revillagigedo han prosperado durante milenios. Este análisis nos permitirá comprender mejor las interconexiones entre los sistemas marinos y climáticos, así como los desafíos actuales que enfrenta la resiliencia de estos ecosistemas insulares.

Oceanografía del Pacífico Oriental Tropical:

El Archipiélago de Revillagigedo está ubicado en el sector norte del Pacífico Oriental Tropical que se distingue por sus características ambientales tropicales con una somera termoclina y capa del mínimo de oxígeno ($< 0,5 \text{ mL O}_2 \text{ L}^{-1}$) (Serrano, 2012; Fiedler y Lavín, 2017). El Pacífico Oriental Tropical es una región biogeográfica con numerosas especies endémicas marinas que se han adaptado a su clima tropical y a una columna de agua altamente estratificada y somera capa de mínimo oxígeno (Brinton, 1979; Hastings, 2000; Robertson y Crammer, 2019; Victor y Wellington, 2000; Wicksten y Hendrickx, 2003; Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006). La región del Pacífico Oriental Tropical alberga el extremo oriental del sistema de corrientes ecuatoriales del Pacífico y una parte importante de la piscina cálida del Pacífico Oriental, influenciando significativamente la evolución de la vida marina de plancton, corales, peces, aves y mamíferos marinos (Wang y Enfield, 2001); particularmente después del cierre del istmo de Panamá que separó la fauna del

océano Atlántico y el Pacífico hace cerca de 2,8 millones de años (Coates et al., 1992; O’Dea et al., 2016). Aproximadamente el 12% de las >1 600 especies de aves, mamíferos y tortugas marinas conocidas en el Pacífico Oriental Tropical se encuentran en categorías amenazadas, lo que indica un elevado riesgo de extinción ante futuros estresores climáticos y antropogénicos. La distribución de especies amenazadas en el Pacífico Oriental Tropical está vinculada principalmente a áreas con altas tasas de sobrepesca, pérdida de hábitat y crecientes impactos de eventos de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), así como a islas oceánicas con altos factores de riesgo estocástico para especies endémicas (Polidoro et al., 2012). Las especies asignadas a las categorías de amenaza más altas tienen rasgos de historia de vida que probablemente disminuyen su resiliencia a diversas amenazas regionales y específicas del sitio (Polidoro et al., 2012). García-Navarrete et al. (2023) investigaron el ensamblaje biótico del Archipiélago de Revillagigedo bajo un marco biogeográfico evolutivo con un análisis parsimónico de endemidad con carácter progresivo de eliminación de 194 especies vegetales y animales lo que permitió identificar el archipiélago como un área o nodo complejo donde se superponen componentes bióticos Neárticos y Neotropicales. Estos resultados sugieren que el Archipiélago de Revillagigedo puede clasificarse como una provincia, aunque ellos prefieren mantenerlo como un distrito de la provincia de las Tierras Bajas del Pacífico. García-Navarrete et al. (2023) identificaron dos cenocrones (conjunto de taxones temporalmente integrados) que pueden fecharse en el Plioceno-Pleistoceno: uno Neártico que se dispersó desde la Península de Baja California y otro Neotropical donde las especies se dispersaron desde la costa del Pacífico hacia las islas. De esta forma ellos concluyen que las islas son probablemente resultado del vulcanismo asociado a la Cordillera Oceánica de los Matemáticos, y la llegada de los cenocrones al archipiélago sucedió posiblemente durante el Plioceno–Pleistoceno (5-2,5 millones de años), después de que las islas estuvieran disponibles para la colonización.

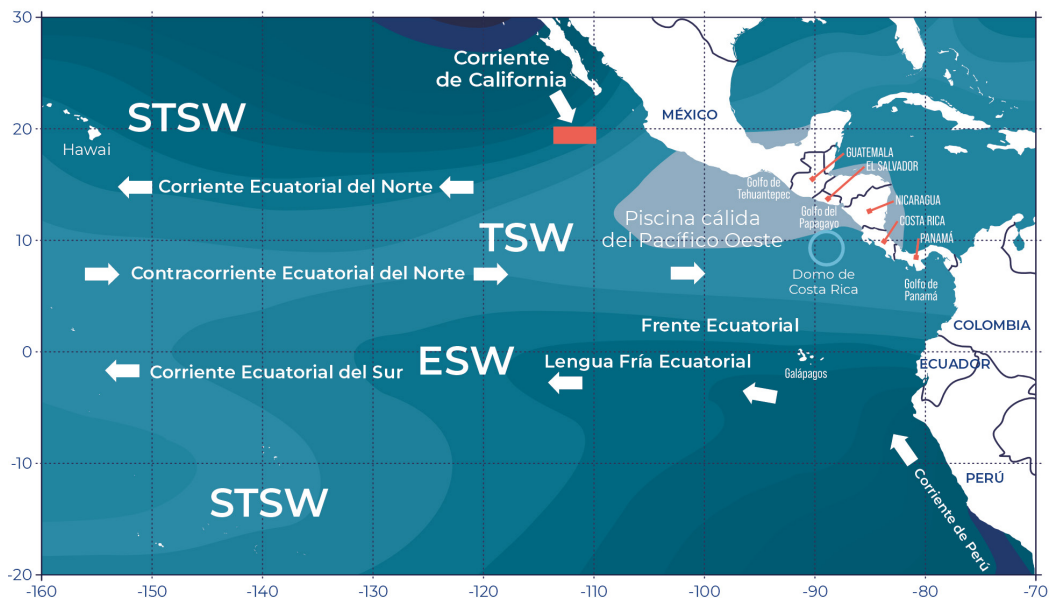


Figura 1: Toponimia y principales características oceanográficas del Océano Pacífico Oriental Tropical. El rectángulo rojo representa la ubicación del Parque Nacional Archipiélago de Revillagigedo. Masas de agua superficiales: agua superficial subtropical (STSW), agua superficial tropical (TSW), agua superficial ecuatorial (ESW). El sombreado de fondo corresponde a la temperatura superficial promedio, cuyo rango oscila entre los 18 ° y 29 °C (gradiente de oscuro a claro) (Shea et al., 1992). Mapa modificado por Fiedler y Lavín (2017).

Las corrientes provenientes del norte y sur, junto con los procesos solares y atmosféricos, definen las masas de agua y la circulación en el Pacífico Oriental Tropical. Además, la costa y la orografía de México y Centroamérica modifican estos procesos, especialmente en zonas costeras ricas en arrecifes de coral en el sur y manglares en la región norte de la costa Pacífica de México. El Pacífico Oriental Tropical se extiende desde la costa de América Central y del Sur hasta aproximadamente los 140 °W, es decir, hasta cerca de la mitad del Océano Pacífico. El Pacífico Oriental Tropical está delimitado por los Trópicos de Cáncer (23,5 °N) y Capricornio (23,5 °S) cubre una superficie de 28 millones de kilómetros cuadrados (Figura 1). La región comprende el giro subtropical del Pacífico Norte con vientos que soplan en dirección

ciclónica y el giro subtropical Sur con vientos que soplan en dirección anticiclónica (Pennington et al., 2006; Fiedler y Lavín, 2017). Las corrientes de borde oriental, tales como la Corriente de California al norte y la Corriente de Perú o Humboldt al sur, están influenciadas por factores solares y atmosféricos tanto intrínsecos como extrínsecos del Pacífico Oriental Tropical (Fiedler y Lavín, 2017) (Figura 1).

El noreste del Pacífico Oriental Tropical incluye cinco regiones distintas basadas en sus características hidrográficas: la región Tropical, el Pacífico Central Mexicano Tropical, la región de Transición, el Golfo de California y el Sistema de la Corriente de California (Figura 2).

Portela et al. (2016) identificaron que estas regiones demarcan las áreas de origen de diferentes masas de agua dentro del noreste del Pacífico Oriental Tropical. Las zonas del Sistema de la Corriente de California (SCC), Golfo de California (GOC), y Pacífico Central Mexicano Tropical (PCMT) se destacan

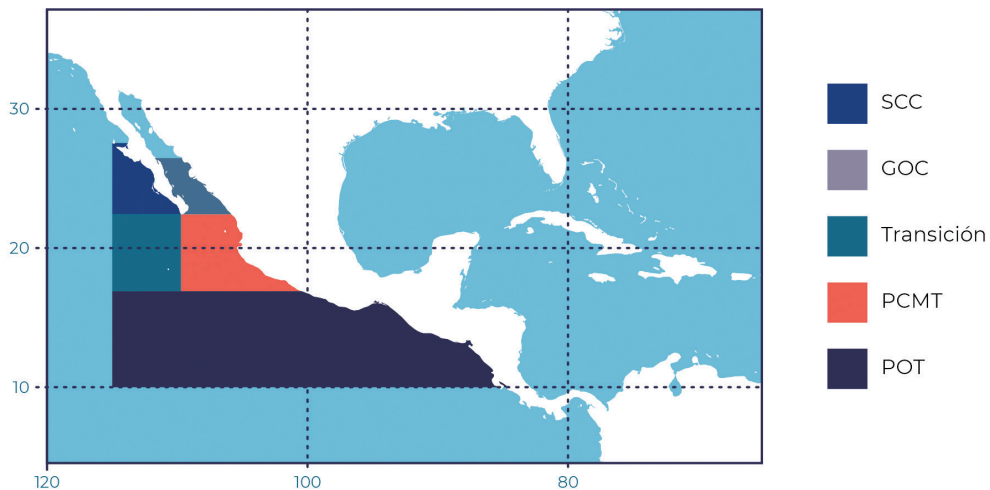


Figura 2: Mapa de distribución espacial de las masas de agua superficiales. Sistema de la Corriente de California (SCC), Golfo de California (GOC), Pacífico Central Mexicano Tropical (TPCM) y Pacífico Oriental Tropical (POT).

como puntos de origen de estas tres masas de agua superficiales. Por otro lado, la región de Transición es única por presentar condiciones hidrográficas termohalinas intermedias entre las restantes masas de agua circundantes, con una extensión latitudinal y de cobertura que varía a escala estacional e interanual (Figura 2). La dinámica hidrográfica del Pacífico Central Mexicano Tropical está marcada por una notable actividad de remolinos que se desplazan típicamente hacia el suroeste (Kurczyn et al., 2012, 2013; Lavín et al., 2013).

Termoclina y variaciones en la columna del Pacífico Oriental Tropical

Una característica distintiva del Pacífico Oriental Tropical es su termoclina somera típicamente ubicada a <80 m de profundidad (Figura 3). Esta termoclina presenta un incremento de profundidad de este a oeste, con dos crestas termoclínicas zonales alineadas con la corriente predominante de oeste a este, especialmente al oeste de los 110 °W (Fiedler y Talley, 2006). La termoclina, definida por un pronunciado gradiente de temperatura que frecuentemente excede 1 °C cada 10 m, exhibe diferencias térmicas notables entre sus capas superior e inferior (Wyrki, 1964b; Fiedler y Talley, 2006). La picnoclina es igual de pronunciada y poco profunda que la termoclina, teniendo significativas implicaciones ecológicas, influenciando los límites de tolerancia térmica de diversos organismos pelágicos y alterando los gradientes de nutrientes y concentración de oxígeno disuelto entre otros factores ambientales limitantes (Fiedler y Lavín, 2017).

El máximo gradiente de la termoclina se ubica entre los 5 °S y 15 °N, con excepción de las áreas ubicadas directamente sobre el ecuador. La variabilidad vertical de las isothermas dentro de la termoclina ecuatorial es influenciada por el flujo geostrofico de la Corriente Subecuatorial, la divergencia ecuatorial y las surgencias en las aguas tropicales oceánicas (Fiedler y Talley,

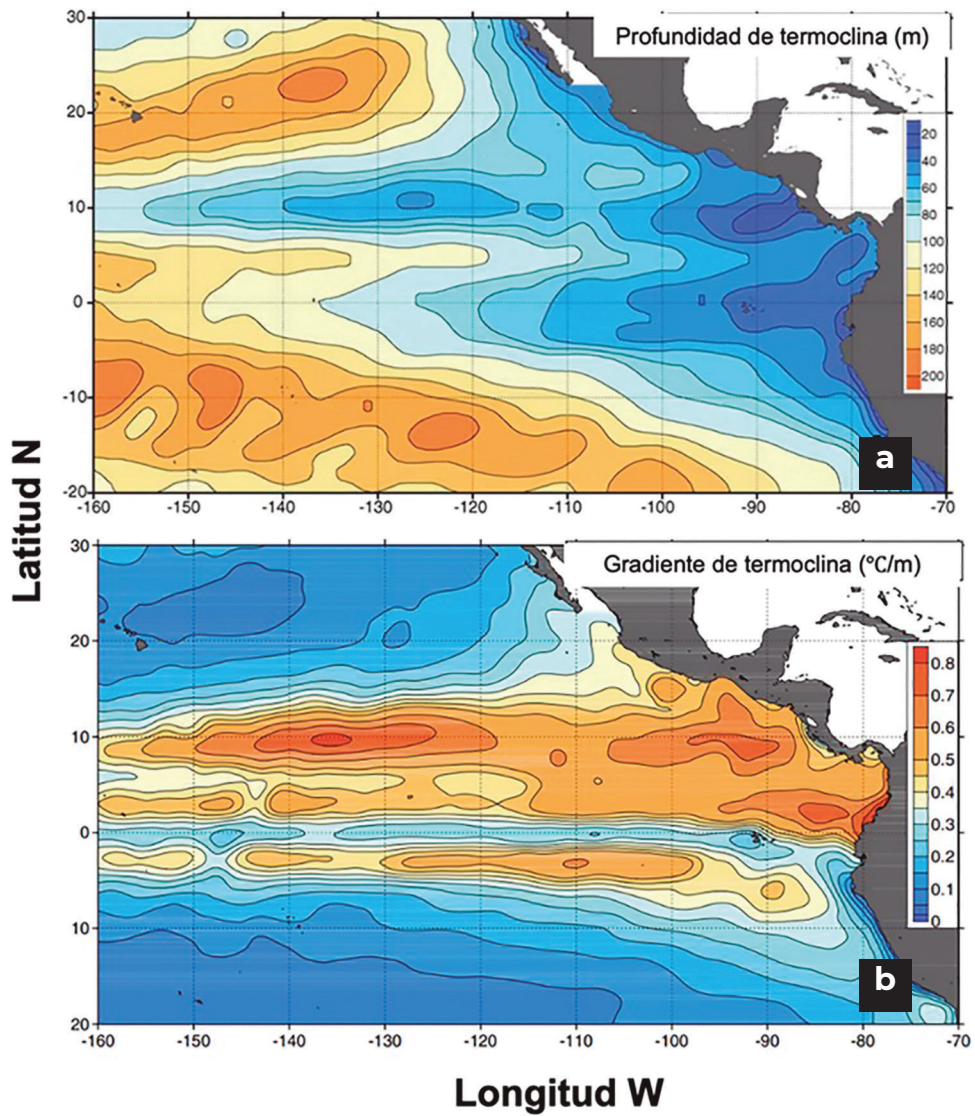


Figura 3: A) Profundidad media de la termoclina (m); B) gradiente medio de la termoclina ($^{\circ}\text{C m}^{-1}$) calculados a partir de datos registrados con batitermógrafos y CTD. Mapas tomados de Fieldler y Talley (2006).

2006; Kessler, 2006). La termoclina es resultado de la convergencia de los vientos alisios en la Zona de Convergencia Intertropical, alejada del continente americano y el punto convergencia de los giros del Pacífico Norte y Sur, lo que resulta en una zona triangular con corrientes de menor velocidad promedio en el Pacífico Oriental Tropical (Figura 1 y Figura 2). Esta disposición de corrientes da lugar a una “zona de sombra” al oeste de México y América Central, con vientos más débiles, baja tasa de evaporación y reducida mezcla vertical, junto con un calentamiento superficial intenso, manteniendo así la termoclina superficial fuertemente pronunciada y, por ende, temperaturas superficiales del mar elevadas en comparación con otras regiones del Océano Pacífico (Lavín et al., 2006). Estas condiciones favorecen la formación de una capa subsuperficial con bajas concentraciones de oxígeno disuelto que se ha extendido en grosor y hacia latitudes mayores en las últimas décadas (Stramma et al., 2008 y Figura 4).

La concentración de oxígeno disuelto es considerablemente baja en profundidades entre 200-800 m. Esto propicia la zonación de la fauna bentónica a lo largo de la ladera de montes submarinos (Raineault, 2018). Las zonas del mínimo de oxígeno del Pacífico modifican la diversidad alfa y beta de los distintos grupos taxonómicos de fauna bentónica, así como la composición de las asociaciones de la macrofauna, particularmente en el estrato núcleo de la zona del mínimo de oxígeno. Las condiciones de hipoxia se asocian con una disminución en la riqueza de especies en todos los grupos taxonómicos de la fauna bentónica, pero también existe evidencia de endemismo en entornos con condiciones de hipoxia en la zona del mínimo de oxígeno (Gooday et al., 2010). Dicha zonación fue confirmada por la expedición del Nautilus de la cual provienen las observaciones de Raineault (2018). Sin embargo, con la información actual y la carencia de monitoreos sistemáticos de la influencia de la zona del mínimo de oxígeno en la meiofauna, la diversidad regional (gamma) de macrofauna y megafauna en la fauna insular de Revillagigedo es aún difícil de evaluar.

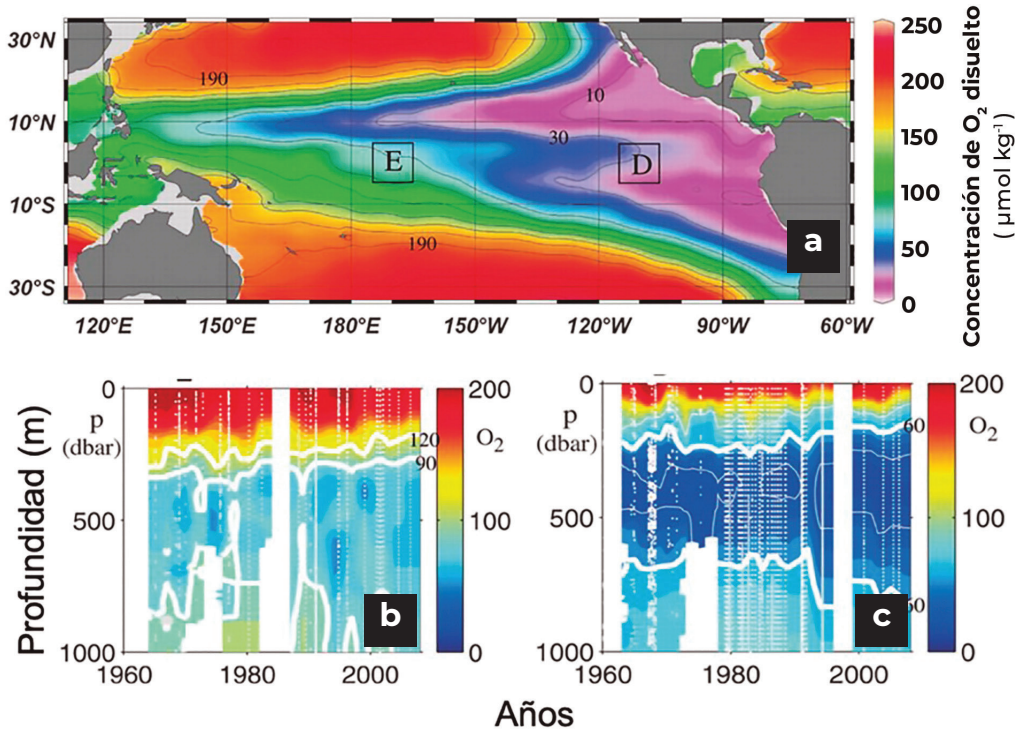


Figura 4: A) Concentraciones medias climatológicas (18) de oxígeno disuelto ($\mu\text{mol kg}^{-1}$, mostradas en color) a 400 m de profundidad contorneadas en intervalos de 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ desde 10 hasta 230 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (líneas negras); B y C) perfiles verticales en función del tiempo (1960-2008) y la presión (1 dbar \sim 1 m) con ubicaciones de muestra (puntos blancos) en los recuadros (E y D) mostrados en el mapa. Panel abajo a la izquierda (B) Océano Pacífico ecuatorial central (5 °S a 5 °N 165 ° a 175 °W), con contornos de 90 y 120 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (línea blanca gruesa). Panel abajo a la derecha (C) Océano Pacífico ecuatorial oriental (5 °S a 5 °N, 105 ° a 115 °W), con contornos de 60 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (línea blanca gruesa). Figura simplificada de Stramma et al., (2008).

Capa de mínimo de oxígeno

La capa de mínimo de oxígeno (**OMZ**, por sus siglas en inglés *oxygen minimum zone*) es una región oceánica caracterizada por bajas concentraciones de oxígeno disuelto, esencial para la vida marina con metabolismo aeróbico (Figura 3A,B). Esta capa tiene una función crucial en los ciclos biogeoquímicos globales y es un parámetro fundamental para evaluar la salud de los eco-

sistemas marinos (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009). Los cambios en la extensión vertical o latitudinal de la capa de mínimo de oxígeno, como resultado de procesos naturales y antropogénicos, tienen implicaciones significativas en la distribución de especies marinas, la biodiversidad, y la trama alimentaria (Stramma et al., 2010).

En el contexto del Pacífico Oriental Tropical, la capa superior del mínimo de oxígeno ha sido definida con varios umbrales $< 0.5 \text{ mL O}_2 \text{ L}^{-1}$ (Serrano et al., 2012) a $< 1 \text{ mL O}_2 \text{ L}^{-1}$; (Fiedler y Talley 2006) y representa una de las características más distintivas de la estructura oceánica de esta región. Esta capa se encuentra entre la pycnoclina y las aguas subpicnoclinales, extendiéndose su límite superior entre los 60 y 80 m de profundidad (Figura 3A). La capa de mínimo de oxígeno en esta región es notable por su amplia distribución y la extrema deficiencia de oxígeno disuelto, lo que refleja condiciones únicas que afectan a la fauna marina (Karstensen et al., 2008; Stramma et al., 2008). La formación de esta zona está influenciada por una combinación de alta productividad primaria en la capa fotosintética superficial, una pycnoclina persistente que limita la mezcla de agua rica en oxígeno desde la superficie hacia profundidades mayores y una lenta ventilación en la subpicnoclina debido a lentas velocidades de corrientes (Fiedler et al., 2017).

Stramma et al. (2008) concluyeron que estas zonas de bajo contenido de oxígeno disuelto se han expandido verticalmente, tanto en el Atlántico tropical oriental como en el Pacífico ecuatorial durante los últimos cincuenta años. Se ha estimado que la tasa de disminución de la concentración de oxígeno disuelto entre 300 y 700 m en las regiones este y central del Pacífico tropical oscila entre 0,09 y 0,34 $\mu\text{mol/kg/año}$ (Figura 4B,C). De continuar esta tendencia de disminución de la concentración de oxígeno disuelto en las próximas décadas, podríamos anticipar efectos significativos en la riqueza y biomasa, distribución y abundancia de los organismos presentes en los ecosistemas epipelágicos, con posibles repercusiones adversas para las eco-

nomías costeras (Stramma et al., 2008). Esto hace necesario monitorear y comprender la dinámica de la capa de mínimo de oxígeno para la gestión y conservación de los recursos marinos en el Pacífico Oriental Tropical.

El límite superior de la Zona del Mínimo de Oxígeno (OMZ, por sus siglas en inglés) en el Pacífico Mexicano Oriental Tropical durante el 2023 se localizó en promedio alrededor de los 150 m de profundidad, con un rango de desviación estándar entre 8,6 y 15 m y un grosor entre 700 y 1000 m (Figura 5A,B). Esto concuerda con los registros de la prospección acústica realizados

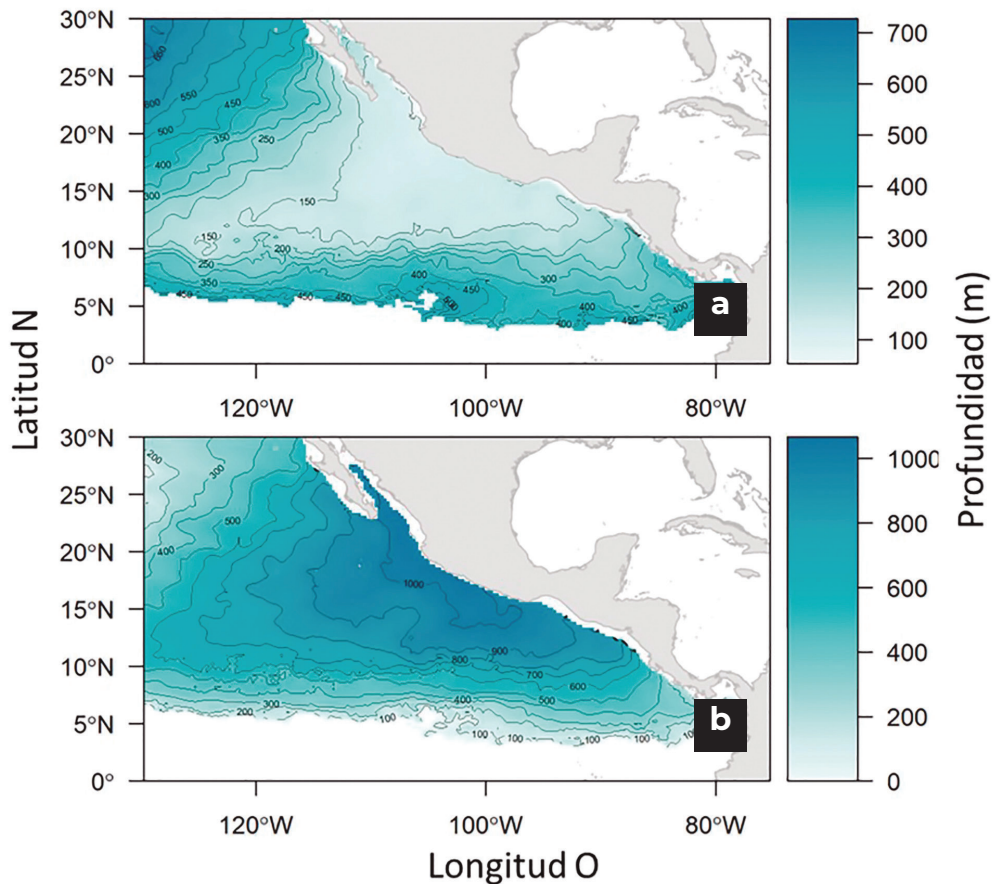


Figura 5: A) Profundidad media del límite superior (m) y B) grosor (m) de la zona del mínimo de oxígeno calculados con datos del 2023 a partir del análisis y pronóstico biogeoquímico global del Servicio Marino de Copernicus (<http://doi.org/10.48670/moi-00015>).

en abril 2023 en la zona insular y entre islas donde las capas de dispersión con organismos pelágicos tuvieron una considerable baja densidad en estratos >150 m de profundidad (Villalobos-Ortiz, datos sin publicar). Las Islas Revillagigedo se encuentran en una región donde la profundidad de la OMZ presenta una baja desviación estándar sugiriendo una relativa estabilidad en la profundidad de esta capa crítica. La profundidad relativamente somera de la OMZ y su amplio grosor podría comprimir verticalmente el hábitat potencial de los organismos marinos con metabolismo primariamente aeróbico (Prince y Goodyear, 2006; Färber-Lorda y Färber- Data, 2023). Carey et al. (2017) reportaron solamente un tapete bacteriano y la ausencia casi total de macrofauna en el nivel de mínimo de oxígeno en los flancos de Isla Socorro. Es necesario tener monitoreos continuos de las concentraciones de oxígeno disuelto para detectar si la capa de mínimo de oxígeno tiene una influencia notable en la biota de los arrecifes rocosos alrededor de las cuatro islas de Revillagigedo.

Este patrón en la profundidad de la OMZ es relevante para la comprensión del hábitat epipelágico debido a que la disponibilidad de oxígeno disuelto es un crítico factor limitante para numerosas formas de vida marina aeróbicas. Además, la estabilidad en la profundidad de la OMZ alrededor de las Islas Revillagigedo podría reflejar procesos oceanográficos subyacentes que contribuyen a la rica biodiversidad observada en el área. Estudios adicionales podrían proporcionar una mayor comprensión de cómo interactúan las corrientes, la temperatura y otros factores físicos y químicos para mantener estas condiciones hipóxicas someras, lo que podría ser crucial para futuros esfuerzos de conservación y manejo de las especies y hábitats únicos de las Islas Revillagigedo.

Vientos y circulación oceánica

Los vientos alisios son la principal forzante de la Corriente Norecuatorial que va adquiriendo características tropicales a medida que se mueve hacia el Pacífico Ecuatorial Occidental. Los cambios estacionales en la presión atmosférica y el viento fuerzan la dirección norte-sur e intensidad de esta corriente. Los vientos predominantes durante el invierno en el Archipiélago de Revillagigedo son predominantemente del noroeste, y en abril son predominantemente del oeste cuando se produce la máxima intrusión al sur de la Corriente de California causando las temperaturas superficiales del mar más bajas (CONANP, 2019).

Los vientos del noreste y del oeste son en parte responsables de la existencia de la Corriente Norecuatorial. La máxima temperatura del mar está asociada con los vientos de verano procedentes del sur, los cuales aportan agua cálida proveniente de bajas latitudes (CONANP, 2019). Los vientos alisios en los trópicos constituyen un importante mecanismo de intercambio de energía y humedad norte-sur (como parte de la rama de bajo nivel de la circulación de Hadley), que determina en gran medida la distribución de las precipitaciones en el Pacífico Oriental Tropical, es decir, la humedad asociada a la Zona de Convergencia Intertropical (Amador et al., 2006).

La actividad de huracanes en el Pacífico Oriental es variable y puede ser influenciada por patrones climáticos a gran escala, como El Niño Oscilación del Sur (ENSO) en su tipo ecuatorial y central. Durante la fase negativa (La Niña), en cambio, suele estar asociada con temporadas de huracanes por debajo del promedio debido al aumento de la cizalladura vertical (Figura 6A). Durante la fase positiva (El Niño), la actividad ciclónica suele ser más intensa de lo normal debido a la disminución de la cizalladura vertical del viento (Jin et al., 2014, Figura 6B). Sin embargo, los impactos del ENSO pueden ser influenciados por otros patrones climáticos (CONANP, 2019). Las cuatro islas del Archipiélago de Revillagigedo son frecuentemente impactadas por tor-

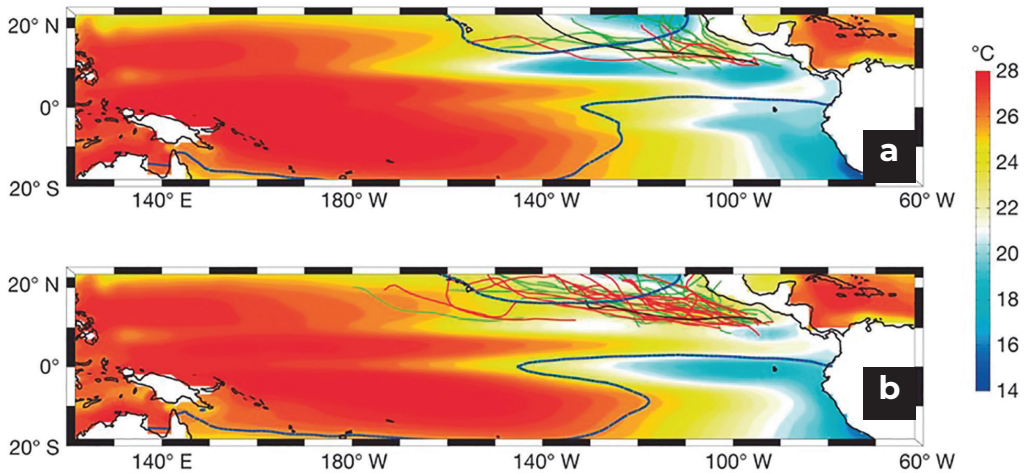


Figura 6: Temperatura subsuperficial de verano (junio-noviembre) promediada durante los períodos en A) $PC2 < -1$ desviación estándar y B) cuando $PC2 > 1$ desviación estándar. La línea azul gruesa denota la isoterma de $26\text{ }^{\circ}\text{C}$ de la temperatura superficial del mar promediada durante los períodos de baja (A) y alta (B) actividad de $PC2$. En cada panel, las líneas coloreadas representan las trayectorias de los ciclones tropicales fuertes que ocurrieron durante los períodos correspondientes: verde = categoría 3; rojo = categoría 4; negro = categoría 5 en la escala Saffir-Simpson. Figura tomada de Jin et al. (2014).

mentas tropicales y huracanes con vientos entre 70-250 km/h (Figura 6A,B). Por lo tanto, la biota insular, tanto terrestre como marina, deben adaptarse a estas perturbaciones climáticas estacionales que en ocasiones resultan devastadoras para los hábitats bénticos someros. Esto se logra a través de morfologías robustas, tamaños reducidos y estrategias de vida que confieren resiliencia al impacto físico de las tormentas y huracanes de verano (Olvera et al., 2018).

En la región costera del Pacífico central Mexicano, particularmente en Cabo Corrientes se generan surgencias intensas causadas por la variación estacional de los vientos procedentes del noroeste debido al abrupto cambio de orientación de la línea de costa (Kessler, 2006). Estas surgencias transportan una abundante cantidad de nutrientes desde profundidades subsuper-

ficiales, fundamentales para los complejos ciclos ecológicos que ocurren en la región insular. Además, la productividad biológica en los océanos se ve impulsada por fenómenos de mesoescala, como remolinos que suelen desplazarse en dirección suroeste por el efecto de Coriolis. Los remolinos transportan y mezclan nutrientes, y redistribuyen las masas de agua (Kurczyn et al., 2012, 2013).

El análisis de la región Noroeste del Pacífico Tropical revela la notable influencia de las corrientes de Viento Costero de bajo nivel, también conocidas en inglés como Low Level Coastal-Jet, en la dinámica oceánica regional (Lavin et al., 2006). Estos vientos tienen una función crucial al modular las surgencias de aguas profundas ricas en nutrientes, impactando directamente en la productividad biológica de las zonas costeras. Las corrientes oceánicas, que constituyen masas de agua con movimientos tridimensionales influenciados por factores como la temperatura, salinidad y el forzamiento debido a la rotación terrestre (fuerza de Coriolis), flujo geostrofico, así como por la acción de los vientos, exhiben patrones complejos de circulación. El desplazamiento horizontal de estas corrientes es inducido principalmente por el viento y la fuerza de Coriolis, mientras que el movimiento vertical está asociado con el relieve submarino y fenómenos como el viento y las ondas marinas internas (Lavin et al., 2006).

En el hemisferio norte del Pacífico Oriental Tropical, la convergencia de diversas corrientes a lo largo de las costas mexicanas provoca un patrón de temperaturas oceánicas que varían estacionalmente. La Corriente de California, caracterizada por aguas frías, tiene su origen en la costa sur de Alaska y fluye hasta la parte sur de la Península de Baja California donde se dirige hacia el oeste como parte del gran giro oceánico del Pacífico norte, contrastando con la cálida Corriente Ecuatorial que se desplaza hacia el norte bordeando el continente (Lavin y Marinone, 2003; Lavin et al., 2006).

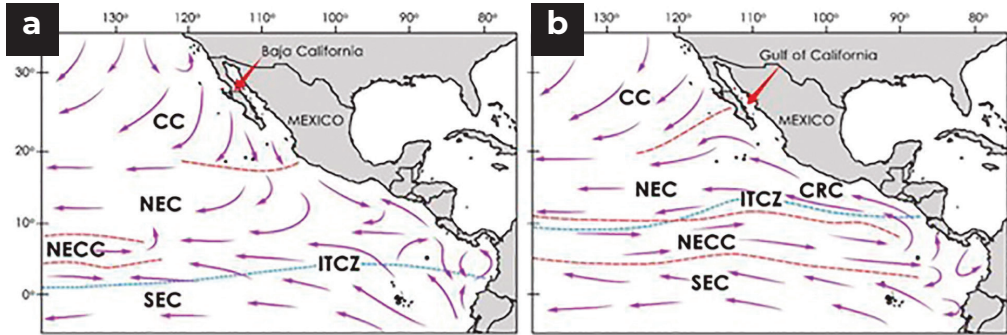


Figura 7: Corrientes superficiales predominantes del Océano Pacífico Tropical Este: A) invierno; B) verano. CC = Corriente de California; NEC = Corriente Ecuatorial del Norte; CRC = Corriente de Costa Rica; NECC = Contracorriente Ecuatorial del Norte; SEC = Corriente Ecuatorial del Sur; ITCZ = Zona de Convergencia Intertropical. Figura modificada de Wyrтки (1965) y Ketchum et al. (2020).

En el hemisferio sur, las corrientes de Humboldt y Perú, junto con la corriente Ecuatorial, aportan aguas más frías a la región sur del Pacífico Oriental Tropical (Figura 7). Además, en las profundidades del Pacífico, existen corrientes abismales y hadales cuyas dinámicas aún son objeto de estudio (Lavín et al., 2003; Espinosa, 2004; Lavín et al., 2006; Marinone, 2012).

La circulación en el Pacífico Oriental Tropical experimenta notables variaciones estacionales. Durante febrero-abril, con la convergencia intertropical cerca de los 23 °N, la Corriente de California se intensifica, fluyendo a una velocidad promedio de 0,37 km h⁻¹ y extendiéndose hacia el sur. Durante este periodo, se convierte en la corriente dominante en la región norte del Archipiélago de Revillagigedo (Figura 7) (Wyrтки, 1965; Portela et al., 2016). Entre mayo y julio, la convergencia se desplaza hacia los 10 °N, y la Corriente de California, aunque fuerte, no alcanza latitudes tan meridionales, por la influencia de la Contracorriente Norecuatorial Pacífica y la Corriente Surecuatorial, por lo que en verano, la Corriente de Costa Rica se convierte en la corriente predominante en la región del Archipiélago de Revillagigedo, desplazándose

hacia el noroeste desde América Central (Figura 7) (Wyrтки, 1965; Portela et al., 2016).

La circulación en el Pacífico Oriental Tropical es estable entre agosto y diciembre con la convergencia intertropical por encima de los 10 °N y un flujo predominante de la Contracorriente alrededor del Domo de Costa Rica, mientras que la Corriente de California se desvía hacia el oeste (Portela et al., 2016). Rafter et al. (2017) investigaron los niveles de radiocarbono en corales del Archipiélago de Revillagigedo demostrando la conexión entre el índice Giro del Pacífico Norte y la circulación oceánica. En años con índice Giro del Pacífico Norte positivos, la intensificación de la circulación del giro subtropical incrementa la influencia de la Corriente de California y el transporte hacia el sur de aguas con alta salinidad y baja concentración de ^{14}C en la región de Revillagigedo.

Este esquema de circulación superficial conceptual destaca la intrincada relación entre los procesos físicos y biológicos que ocurren en el Pacífico Oriental Tropical, donde la interacción entre las corrientes oceánicas y los fenómenos climáticos da lugar a una matriz de variabilidad ambiental que impacta desde los ecosistemas marinos regionales hasta las dinámicas climáticas globales. Las Islas Revillagigedo pueden estar vinculadas a un proceso aún no explícitamente explorado en el archipiélago, conocido como el “efecto de masa de isla”. Este fenómeno implica la generación de mezcla y turbulencia en el lado opuesto de la dirección del flujo de corrientes marinas en cada isla, causando una productividad insular relativamente alta en comparación con los hábitats oceánicos circundantes. El término “efecto de masa de isla” fue acuñado por Doty y Oguri (1956), para referirse al incremento en la biomasa y productividad que se registra alrededor de zonas insulares oceánicas de manera permanente por efecto turbulento de las corrientes marinas.

Mareas

Las mareas en el Archipiélago de Revillagigedo son influenciadas principalmente por fuerzas astronómicas como los principales componentes lunares (M2, con un período de 12,42 h), solares (S2, con un período de 12,00 h) y los componentes diurnos luni-solares (K1, con un período de 23,93 h) siendo los picos más significativos a las 12,45 y 24 h (M2 y K1) (Salas et al., 2015). Estos datos fueron obtenidos con una boya oceanográfica, anclada aproximadamente a 700 m al sur de la Isla Socorro del 2005 al 2007 (Salas et al., 2015).

Además de las oscilaciones mareales, los eventos de viento fuerte pueden generar corrientes oscilatorias conocidas como “oscilaciones inerciales”, caracterizadas por el parámetro de Coriolis (f). Estas oscilaciones se manifiestan como corrientes horizontales que giran en un período influenciado por la latitud, que varía desde 12 h en los polos hasta infinito en el ecuador. Teóricamente, al igual que las oscilaciones mareales, las oscilaciones inerciales pueden inducir eventos de surgencias frías en las islas. El período inercial en las latitudes del Archipiélago de Revillagigedo (18–19,5 °N) oscila entre 35 y 40 h. Es crucial distinguir entre los períodos mareales y los períodos inerciales. En estas latitudes, mientras que los períodos mareales pueden crear ondas internas que se propagan libremente, las oscilaciones inerciales no tienen la capacidad de propagar su energía de un lugar a otro. En consecuencia, cualquier corriente inercial observada en una isla debe ser, en teoría, generada in situ; mientras que las ondas internas de frecuencia mareal pueden tener un origen local o remoto. La boya oceanográfica de Isla Socorro detectó picos espectrales bien definidos para la temperatura y la componente u de los datos de corrientes oceánicas correspondientes a una oscilación inercial con un período de 37,4 h (Salas et al., 2015).

Los análisis espectrales de la temperatura realizados en tres sitios distintos mediante sensores de temperatura HOBO indican una variabilidad térmica más acentuada en el período de la marea semidiurna M2. Esta variabilidad

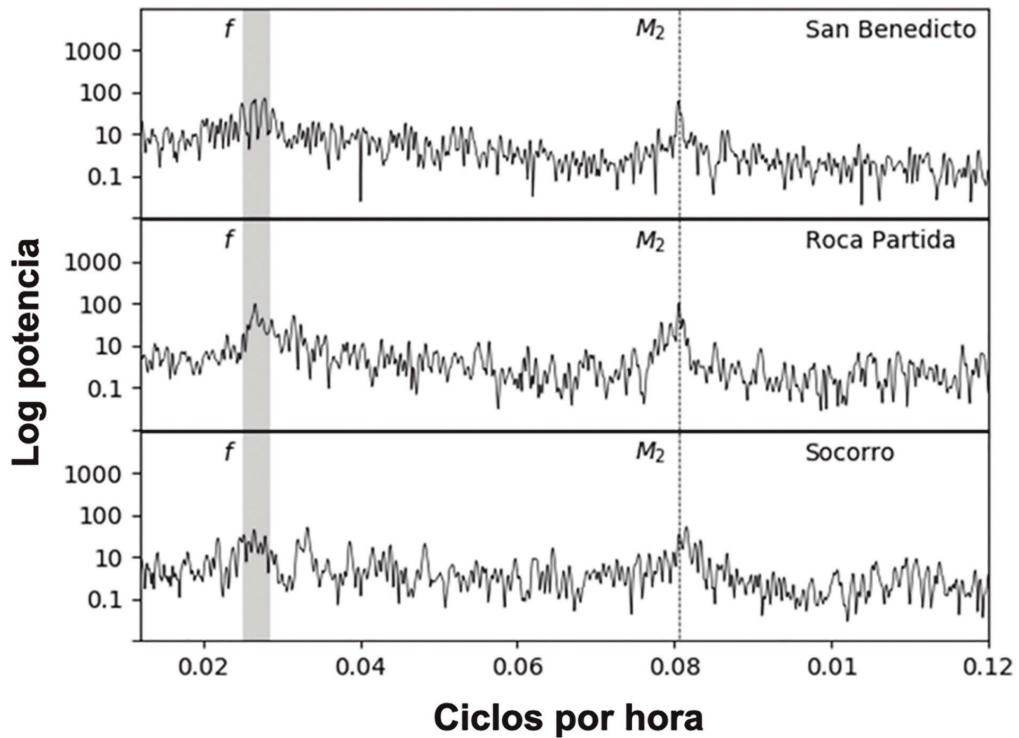


Figura 8: Mediciones de temperatura tomadas a intervalos de 13 minutos registradas por los sensores de temperatura HOBO in situ en tres islas del Archipiélago de Revillagigedo: San Benedicto, Roca Partida y Socorro. Se puede observar una mayor variabilidad de temperatura alrededor del período lunar principal (M_2 : Línea vertical discontinua) y el período inercial en 18°N a $19,5^\circ\text{N}$ (f : Barra vertical sombreada). Figura obtenida de Carter et al. (2020).

es especialmente pronunciada en la Isla San Benedicto y Roca Partida en comparación con la Isla Socorro (Figura 8). Sin embargo, debido a la ausencia de datos sobre la intensidad de los gradientes verticales de temperatura, o sea, la estratificación térmica alrededor de estas tres islas, no es posible inferir la magnitud de las ondas internas responsables de estas variaciones periódicas de la temperatura en los arrecifes rocosos y coralinos insulares. Es plausible que las señales correspondientes a los componentes M_2 y S_2 estén contribuyendo a la elevada varianza espectral en los períodos semidiurnos observados. No se detecta una señal distintiva para el período K_1 , lo cual es

coherente con las expectativas teóricas, debido a que la influencia del componente K1 es $< 25\%$ de la contribución combinada de los componentes M2 y S2 (Carter et al., 2020).

Las variaciones diarias en la temperatura superficial del mar medida *in situ* generalmente oscilan entre 2 y 3 °C, determinadas por la diferencia entre los registros máximos y mínimos (Carter et al., 2020) (Figura 8). Sin embargo, se han detectado períodos de elevada variabilidad térmica a escala diaria, con fluctuaciones de hasta 7 °C (Carter et al., 2020) (Figura 8). Estos cambios no son uniformes y pueden estar influenciados por procesos dinámicos como las ondas marinas internas que, de manera intermitente, pueden causar surgencias de aguas más frías, aumentando así el rango térmico diario detectado en la columna de agua en el área insular (Aston et al., 2019; Williams et al., 2018). En el caso de las islas oceánicas, la surgencia es a menudo el resultado de la interacción entre la estratificación térmica de la columna de agua y las corrientes de marea oscilantes, que promueven un desplazamiento vertical alternante del agua.

En mediciones de temperatura del agua tomadas a una profundidad constante, se esperarían variaciones térmicas que reflejen el ciclo de las corrientes de marea dominantes. No obstante, en el Archipiélago de Revillagigedo, los mecanismos subyacentes son probablemente más intrincados que esta descripción simplificada, debido a la complejidad de la batimetría volcánica local y las variaciones en la estratificación térmica del agua. Por ejemplo, se anticipa una mayor mezcla en lugares de poca profundidad o aquellos con una mayor influencia de las corrientes de marea y la dirección y velocidad de la circulación de las corrientes regionales. Por otro lado, en Roca Partida, caracterizada por una pendiente casi vertical y una profundidad de aproximadamente 80 m en la región insular, se esperarían menores efectos de las mareas y una estratificación más definida (Carter et al., 2020).

Huracanes

Los huracanes tropicales ejercen efectos episódicos significativos en las condiciones oceanográficas, manifestándose en aumentos de la energía del viento, oleaje intensificado y notables anomalías de enfriamiento en la temperatura superficial del mar (Williams et al., 2018). Estos fenómenos meteorológicos tienen consecuencias importantes en la biota de los arrecifes insulares, en particular en organismos bentónicos como los corales y abanicos de mar, cuyas estructuras se han adaptado a ser pequeñas y robustas para resistir tales perturbaciones que ocurren estacionalmente durante el periodo de tormentas y huracanes tropicales (mayo-noviembre) (Olvera et al., 2018). Las islas del Archipiélago de Revillagigedo han sido afectadas por al menos 100 tormentas desde 1980 hasta la actualidad (2023) dentro de un radio de 200 km alrededor de cualquiera de las cuatro islas (<https://coast.noaa.gov/hurricanes>). Las Islas Revillagigedo están geográficamente posicionadas en la trayectoria de numerosas tormentas y huracanes, como se ejemplifica en el año 2014 (Figura 6, Figura 9). Las islas experimentan efectos de enfriamiento significativos post-ciclones, con disminuciones de hasta 6 °C en la TSM debido a la surgencia y mezcla de aguas subsuperficiales frías (Price et al., 2008).

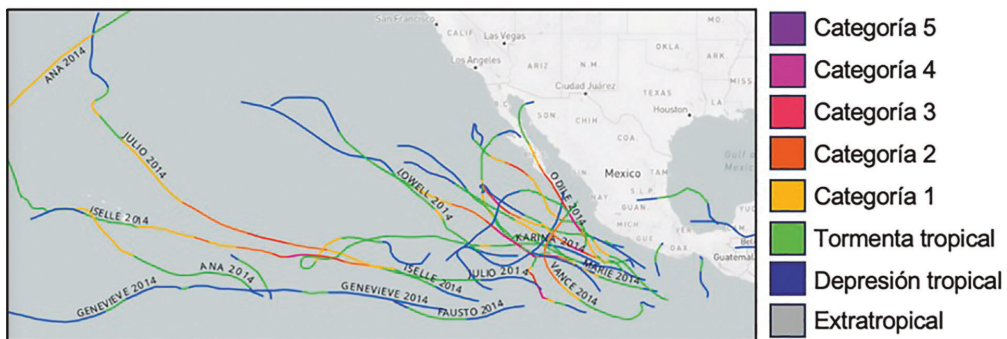


Figura 9: Ejemplo de tormentas y huracanes clasificadas mediante la escala de Saffir-Simpson que ocurrieron durante 2014 en el este del Pacífico Oriental Tropical frente a México, la mayoría de estas pasan en el Archipiélago de Revillagigedo. Figura tomada de la NOAA (<https://coast.noaa.gov/hurricanes>).

Los impactos de enfriamiento de los cuatro ciclones tropicales que se aproximaron a un radio de 200 km de la Isla San Benedicto, la Isla Socorro y Roca Partida durante 2016 son evidentes en las mediciones de temperatura in situ (Figura 10). Además, el análisis espectral indica un incremento de la energía espectral en torno al rango del período inercial (Figura 8), sugiriendo que, además de los efectos de las mareas internas, las frecuentes tormentas regionales desempeñan una función mecánica en la generación de variaciones periódicas de la temperatura en escalas de tiempo de horas a días. La intensidad del impacto de enfriamiento post-tormenta probablemente varía

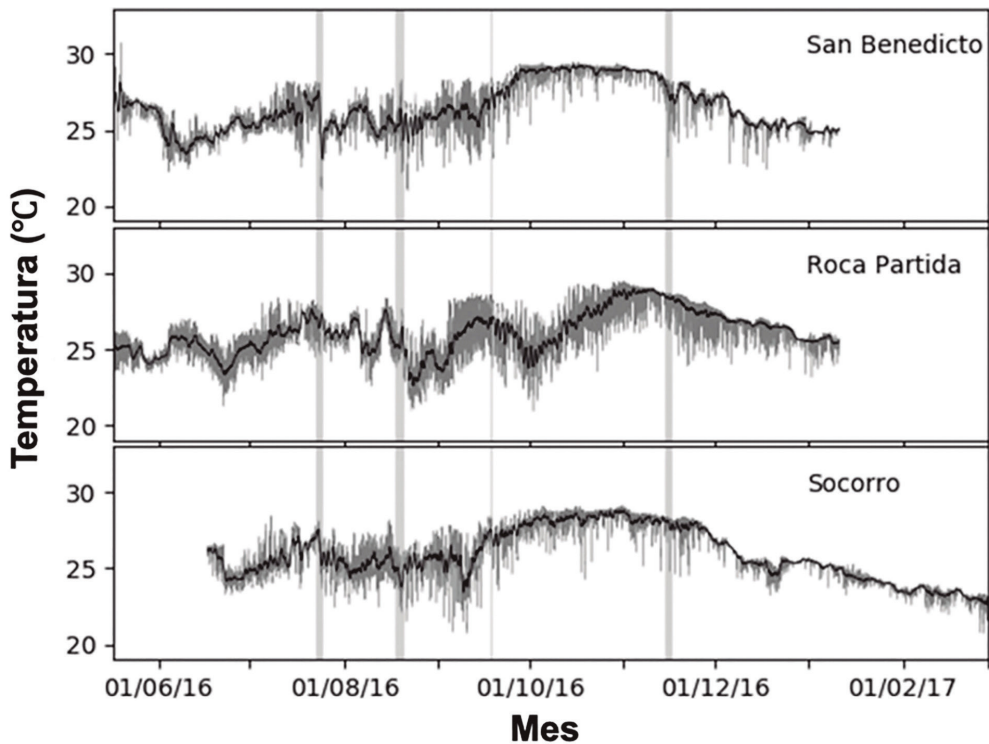


Figura 10: Temperatura registrada diariamente in situ con termómetros HOBO en las islas San Benedicto (23 m de profundidad), Socorro (28 m) y Roca Partida (38 m). Datos observados (gris) a intervalos de 13 minutos y promedio diario móvil (línea negra). Las barras verticales sombreadas indican períodos cuando ciclones tropicales estuvieron dentro de un radio de 200 km de las islas (Carter et al., 2020).

según la proximidad y la intensidad en la escala de Saffir-Simpson de cada evento, así como el tiempo que permanecen influyendo en la el área circundante de cada isla (Williams et al., 2018). Los ciclones tropicales en esta región suelen presentarse entre mayo y noviembre, coincidiendo con el período de las SST más elevadas que es la energía que promueve la ruta más probable de las tormentas y huracanes (Figura 9).

Condiciones de la columna del agua

Los perfiles de temperatura y salinidad de la columna de agua obtenidos a través de flotadores Argo (ver Anexo Metodológico) en la región del Archipiélago de Revillagigedo muestran las características de aguas transicionales entre las zonas más costeras y oceánicas del Pacífico Mexicano, donde los gradientes verticales son más evidentes en salinidad en los primeros 500 m de profundidad que en la temperatura (Figura 11). El Archipiélago de Revillagigedo muestra una variación térmica y de salinidad (curva verde) característica de aguas insulares oceánicas, con una capa superficial relativamente cálida y salina que se extiende hasta aproximadamente 200 m de profundidad. Este patrón sugiere la presencia de una termoclina y haloclina bien definidas (Figura 11).

En el diagrama de temperatura-salinidad (diagrama TS) se observa como la curva roja presenta un perfil típico tomado en una región oceánica abierta, la curva blanca representa un perfil característico de una región costera frente a Cabo Corrientes (Figura 12). La curva verde muestra las condiciones termo-halinas presentes en el Archipiélago de Revillagigedo. Los gradientes de color en el fondo del diagrama representan la variación de la densidad del agua de mar desde valores más bajos (violeta) presentes en aguas profundas hasta más altos (amarillo) en aguas cerca de la superficie, ofreciendo una comparación visual entre las firmas termo-halinas de las tres áreas comparadas en Figura 11. Detalles metodológicos sobre la obtención de los

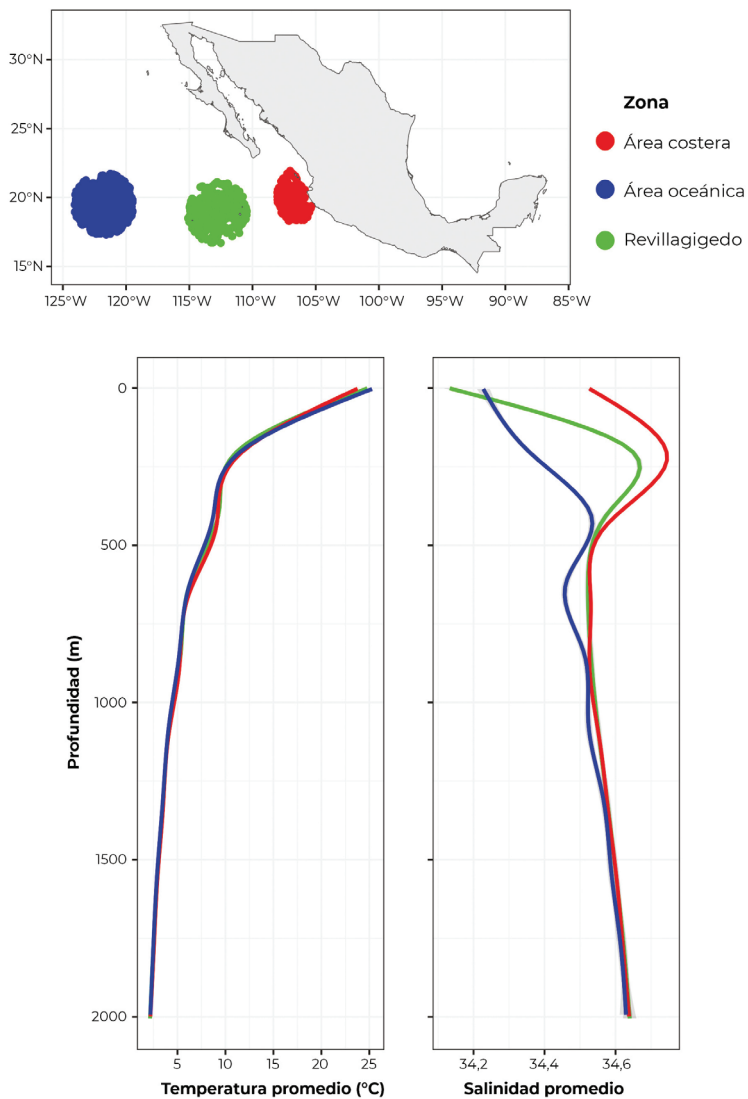


Figura 11: Mapa mostrando las regiones analizadas con datos de flotadores Argo en la zona costera (rojo), Parque Nacional Revillagigedo (verde) y zona oceánica (azul) en el Pacífico Oriental Tropical. Perfiles promedio de temperatura y salinidad del Archipiélago de Revillagigedo (en verde), de la zona costera de México (en rojo) y de la zona Oceánica del Pacífico (en azul). Detalles metodológicos sobre la obtención de los datos Argo de perfiles está disponible en el anexo metodológico mostrado al final del presente capítulo.

datos de flotadores Argo están disponibles en el Anexo Metodológico al final del presente capítulo. El análisis de la variabilidad térmica en el Archipiélago de Revillagigedo entre 1982 y 2023 (definido en adelante como el intervalo “histórico”) muestra una temperatura superficial del mar (TSM) media anual de 25,3 °C ($\pm 1,3$ °C). Este promedio engloba fluctuaciones estacionales caracterizadas por temperaturas máximas promedio de 27,5 °C ($\pm 0,03$) y mínimas promedio de 23,7 °C ($\pm 0,01$). La amplitud térmica, capturada a través de la teledetección remota (Reynolds et al., 2007), refleja una oscilación significativa con extremos que alcanzan un máximo de 31,4 °C y un mínimo de 19,0 °C, subrayando la dinámica térmica estacional e interanual de la región. Las metodologías aplicadas para la adquisición y tratamiento de estos datos están documentadas en la sección metodológica presentada al final del presente capítulo.

El Archipiélago de Revillagigedo registra sus más bajas temperaturas superficiales del mar durante enero a junio. Esta tendencia térmica descendente es atribuible a la influencia de las aguas modificadas por la Corriente de California, cuyas aguas frías se extienden a lo largo de la costa occidental de la península de Baja California y avanzan hacia el suroeste. Sin embargo, a partir de junio, se observa una transición térmica; la influencia de la Corriente de California se atenúa, dando paso a la predominancia del agua cálida de la Contracorriente Ecuatorial Norte. Este cambio estacional ejerce un impacto directo en el aumento de la temperatura superficial del mar que se alinea con los patrones de circulación oceánica documentados para la región (Kessler, 2006).

El Archipiélago de Revillagigedo experimenta alteraciones en su estructura termoclinal inducidas por el desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical. El desplazamiento norte de la Zona de Convergencia Intertropical propicia eventos de surgencia costera que, a su vez, disminuyen la extensión vertical de la termoclina. Este fenómeno se invierte entre enero y

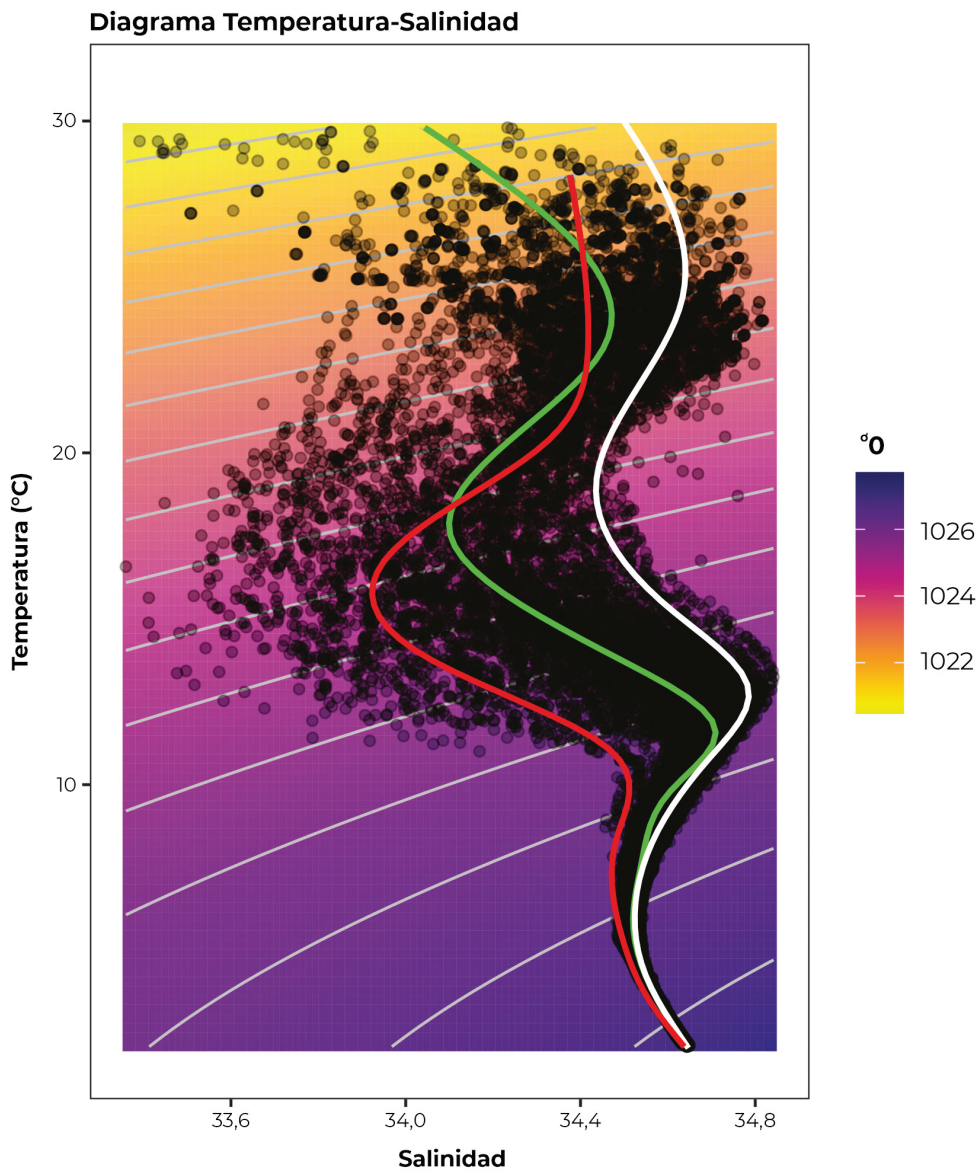


Figura 12: El diagrama de temperatura-salinidad (T-S) que muestra distintas masas de agua costeras (curva blanca), Archipiélago de Revillagigedo (curva verde) y aguas oceánicas (curva roja). Los contornos grises son las isopícnas, que indican gradientes de densidad potencial constante. Los puntos dispersos corresponden a observaciones individuales registradas por diferentes sensores Argo.

marzo cuando la Zona de Convergencia Intertropical se desplaza hacia el sur y la termoclina se profundiza hasta aproximadamente 70 m (Fiedler y Lavín 2017, Figura 3). Este comportamiento no solo impacta las condiciones locales, sino que también influye en las dinámicas biológicas y químicas asociadas a la columna de agua.

La heterogeneidad térmica a gran escala se manifiesta en la comparativa entre las zonas sur-este y noroeste del Archipiélago de Revillagigedo. Se observa que las primeras isotermas son consistentemente más cálidas por un margen de 2 °C en el promedio histórico, lo cual es destacado en el diagrama T-S de la Figura 12. Este patrón de variabilidad espacial es indicativo de los intrincados procesos de mezcla y las complejas interacciones entre las corrientes marinas y los sistemas atmosféricos en el Pacífico Tropical. Estos resultados no solo ofrecen una ventana a la comprensión de los patrones termo-halinos sino que también subrayan la importancia de las observaciones a largo plazo para discernir las tendencias y las variabilidades en el contexto de un clima cambiante en el Pacífico Oriental Tropical.

Efecto de masa de isla y productividad marina

La productividad primaria de fitoplancton en la capa eufótica del Pacífico Oriental Tropical es comúnmente restringida por la baja disponibilidad de hierro, un micronutriente esencial para el crecimiento del fitoplancton. Esta limitación afecta la eficiencia de la fotosíntesis del fitoplancton, que desempeña una función vital en la captura de CO₂ atmosférico, contribuyendo así a la mitigación del cambio climático. El Pacífico Oriental Tropical se caracteriza por una relativamente elevada tasa de producción primaria producida principalmente por nanofitoplancton y en menor medida microfitoplancton

que sin embargo no acumula alta biomasa debido a su elevada tasa de consumo y remineralización. Junto con la migración vertical del zooplankton y su dinámica fisiológica, el fitoplancton forma un componente fundamental de la bomba biológica de carbono, impulsando la transferencia de carbono desde la superficie hacia las profundidades del océano (Lavín et al., 2006). Sin embargo, la limitada circulación vertical de las aguas sub-termoclinales tiene implicaciones significativas en la distribución, en la baja concentración de oxígeno, y por ende la distribución y metabolismo de los organismos marinos y el secuestro de carbono en el lecho marino.

Desde hace tiempo la flota pesquera comercial y deportiva, se aprovecha de la mayor productividad biológica presente en las inmediaciones de las islas oceánicas, y desde el 2017 está prohibida la pesca en el Parque Nacional Revillagigedo. El fenómeno de productividad biológica mejorada alrededor de las islas fue reconocido científicamente por primera vez por Doty y Oguri en 1956, quienes introdujeron el término “efecto de masa de isla” para describir este efecto. Siguiendo esto, Uda e Ishino en 1958 vincularon la presencia de patrones de remolinos y características frontales alrededor de las islas con zonas de pesca productivas. La estela creada en el lado de sotavento de una isla puede mostrar varios comportamientos, desde movimientos irregulares en corrientes de fondo lentas hasta remolinos atrapados y desprendiéndose en flujos moderados y rápidos, respectivamente, asemejándose a la estela detrás de un cilindro circular (Hasegawa et al., 2004). Los niveles de nutrientes, como el nitrato, pueden ser hasta diez veces mayores en la estela que aguas arriba, con isopícnas potencialmente elevándose hasta 100 m, lo que lleva a un aumento de la productividad en la zona eufótica (Heywood et al., 1990).

El “Efecto masa de islas” es de especial importancia bajo el contexto de limitación de nutrientes en esta región biogeográfica tropical oceánica. En la Figura 13 se muestra una variación en la concentración superficial de

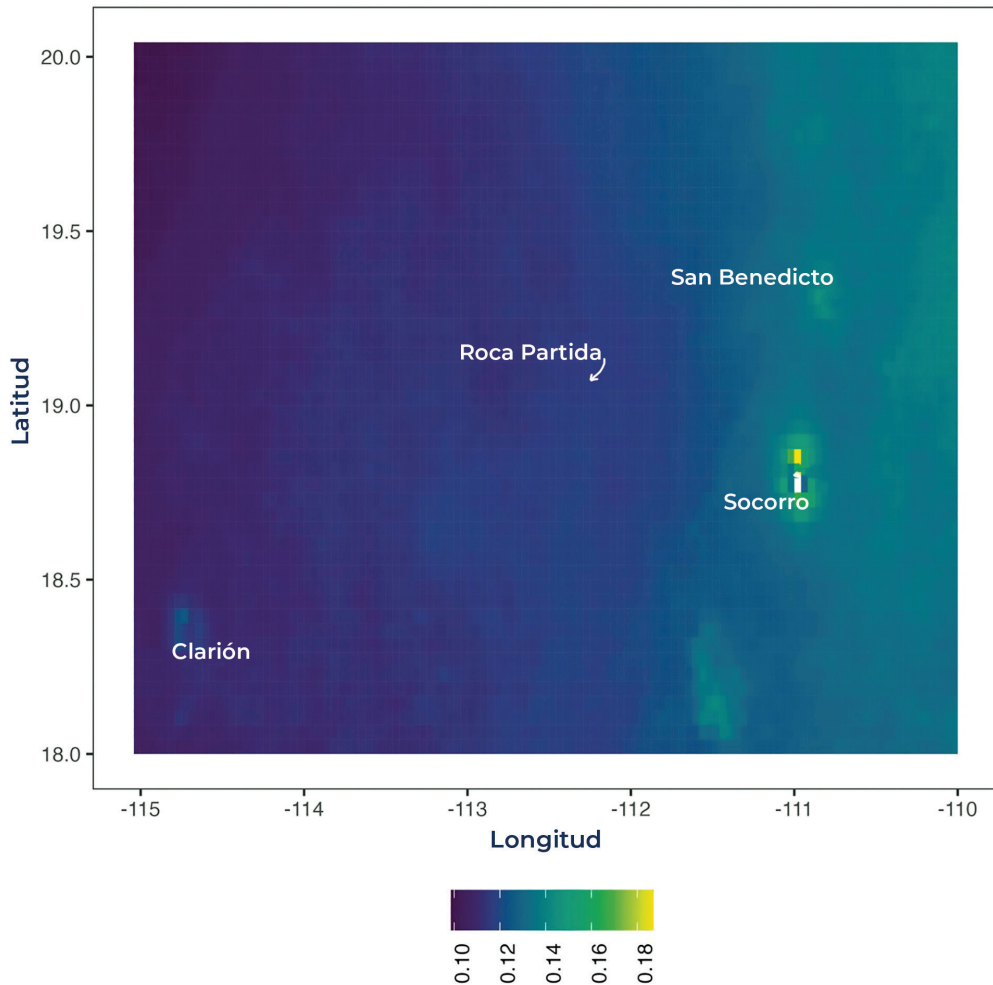


Figura 13: Concentración superficial de clorofila-a promedio (mg m^{-3}) en las proximidades del Archipiélago de Revillagigedo entre 1982 y 2023, destacando el "Efecto de masa de isla" que es más evidente en Isla Socorro que en Clarión y San Benedicto, siendo imperceptible en Roca Partida por su pequeño tamaño.

clorofila-*a* promedio alrededor del Archipiélago de Revillagigedo, con un notable incremento en las inmediaciones de la Isla San Benedicto y Isla Socorro. El "Efecto de masa de islas", conduce a un enriquecimiento de nutrientes y, por consiguientes, al aumento de la biomasa fitoplanctónica en áreas cercanas a las islas, siendo imperceptible en Roca Partida por su pequeño tamaño

(Kämpf et al., 2024; de Souza et al., 2013). Este enriquecimiento alrededor de las islas sostiene la fauna bentónica y nectónica presente en las cuatro islas de Revillagigedo.

La clorofila-*a* es el principal pigmento fotosintético de todos los grupos taxonómicos del fitoplancton, por lo tanto, es un indicador clave de la biomasa de los productores primarios en los ecosistemas pelágico marinos. Las zonas con mayor promedio de concentración superficial de clorofila-*a*, identificadas por tonalidades amarillas en la Figura 14 indican florecimientos que sostienen el resto de la vida marina impulsados por la surgencia de aguas ricas en nutrientes que las islas promueven.

La relevancia de este patrón reside en su contribución a la diversidad y abundancia de la vida marina, desde el fitoplancton hasta los niveles tróficos superiores (peces, aves marinas y mamíferos marinos). La presencia de estas floraciones de fitoplancton es una característica vital para ecosistemas insulares, ya que proporcionan el sustento para redes alimentarias complejas y biodiversidad significativa. El Archipiélago de Revillagigedo actualmente es un área protegida y Patrimonio de la Humanidad que ofrece una oportunidad única para estudiar estos procesos y su impacto en la conservación de la biota marina. La comprensión del “Efecto de masa de islas” y sus dinámicas asociadas es fundamental para desarrollar estrategias de manejo y conservación efectivas para estas ricas aguas insulares rodeadas de un ambiente oligotrófico oceánico (UNESCO, 2016).

Fitoplancton

El fitoplancton fue inicialmente investigado cuantificando la concentración de clorofila-*a* en el programa EASTROPAC en la década de 1960 en la parte central y sur del Pacífico Oriental Tropical, resaltando que la concentración de Chl-*a* en estratos con >150 m de profundidad fue despreciable y no varió con la temporada o área (Blackburn et al., 1971). Las concentraciones super-

ficiales de Chl-*a* reportadas en 1967 y 1968 variaron entre 0,15-0,30 mg m⁻² (Blackburn et al., 1971). La abundancia y composición taxonómica del fitoplancton de Revillagigedo ha sido reportado a partir de registros de algunas especies particulares de dinoflagelados (Gárate-Lizárraga y González-Armas, 2017; Gárate-Lizárraga et al., 2018). Por lo tanto, hasta ahora no existen listados taxonómicos exhaustivos desconociéndose la estructura comunitaria base de la trama trófica insular compuesta por nanoplancton y microfitorplancton, excepto las diatomeas epifitas del género *Mastogloia* recolectadas sobre macroalgas de las Islas Revillagigedo (Siqueiros-Beltrones et al., 2022). En el Pacífico Oriental Tropical existe una relación entre el tamaño celular de las microalgas y la distancia de la costa, es decir las formas pequeñas (<1 µm) dominan en aguas oceánicas y las más grandes cerca de la costa donde las concentraciones de nutrientes en la superficie son altas (Chávez, 1989). En términos generales, la biomasa de concentración superficial de clorofila-*a* (promedio 0,2 µg L⁻¹) y fitoplancton (promedio 20 µg C L⁻¹) en la superficie de la región ecuatorial es baja y tiene también baja variación estacional y espacial (Chávez, 1989) que coincide con observaciones realizadas por Blackburn et al. (1970). El fitoplancton en la región oceánica del Pacífico Oriental Tropical es dominado por pequeñas células solitarias (<5 µm), principalmente proclorofitos, *Synechococcus*, picoplancton eucariota, haptofitos y dinoflagelados, mientras que las poblaciones costeras en el Pacífico Oriental Tropical son dominadas por organismos o colonias más grandes (principalmente diatomeas) (Chavez et al., 1996). Se espera que en la región insular de las Islas Revillagigedo predominen especies tropicales pequeñas y especies presentes a lo largo de la costa occidental de Baja California sur, incluyendo especies que realizan simbiosis y endosimbiosis que facilitan la absorción de nutrientes bajo condiciones de baja concentración de nutrientes típicas de la región oceánica del Pacífico Oriental Tropical.

Zooplancton

El zooplancton es una compleja comunidad de organismos que pasan accidentalmente (ticozooplancton), una parte (merozooplancton) o todo (holozooplancton) su ciclo de vida en la columna de agua derivando con las corrientes marinas. Esta comunidad ubicada en la parte baja de la trama alimentaria del océano es intermediaria entre los productores primarios (fitoplancton) y los niveles tróficos superiores del bentos y necton. El zooplancton ha sido considerablemente bien estudiado en el Pacífico Oriental Tropical a través de numerosos cruceros oceanográficos oceánicos, como los derivados por el programa pionero EASTROPAC en los 1960's (Blackburn et al., 1970; Bears et al., 1971, Fernández-Álamo y Färber-Lorda 2006), pero virtualmente inexplorados en la región insular de cada isla de Revillagigedo. El zooplancton ha sido investigado alrededor de algunas islas oceánicas como el Archipiélago de las Islas Marías (Gómez-Gutiérrez et al., 2014), Islas del Coco (Esquivel-Garrote y Morales-Ramírez, 2020a,b) e Islas Galápagos (Figueroa, 2010, 2021) conformando distinta estructura comunitaria a la observada en aguas oceánicas del Pacífico Oriental Tropical (Blackburn et al., 1970; Saltzman y Wishner 1997a,b; Fernández-Álamo y Färber-Lorda 2006; Gutiérrez- Bravo et al., 2022) y zooplancton de aguas neríticas del Pacífico Mexicano (Ambriz- Arreola et al., 2018).

Investigaciones realizadas por Benett y Schaefer (1960) revelaron que los volúmenes de zooplancton cerca de la Isla Clarión eran considerablemente bajos en comparación con otras áreas del Pacífico Oriental Tropical. No obstante, un análisis cualitativo del zooplancton realizado en los años noventa por Verdi et al. (1994) identificó la presencia de géneros de tintínidos, como *Codonellopsis*, *Eutintinnus*, *Parafavella* y *Salpingella*, además de dinoflagelados de los géneros *Ceratium*, *Ceratocirva* y *Prorocentrum*. Este estudio también registró copépodos, anélidos pelágicos, larvas nauplio y huevos de peces, según el reporte del Programa de Manejo de Revillagigedo (2018).

Blackburn et al. (1970) a partir de muestreos oblicuos en la región ubicada al sur del Paque Nacional de Revillagigedo reportaron que el micronecton numéricamente dominante eran los eufáusidos (61%), Sergestidae (14,3%), Penaeidae (8,3%) y Oplophoridae entre otros crustáceos. Fernández-Alamo y Färber-Lorda (2006) realizaron una extensiva revisión de los patrones espaciales y temporales del zooplancton en el Pacífico Oriental Tropical, así como las interacciones con factores oceanográficos que inciden en su distribución, abundancia y dinámica trófica. La distribución vertical del zooplancton en relación con la profundidad de la capa del mínimo de oxígeno ha sido ampliamente investigada en relación con la hipótesis de compresión de hábitat que propone que la somera capa mínima de oxígeno es un estrato que deja un estrecho hábitat óxico en los primeros 40–100 m de la columna de agua (Brinton, 1979; Whishner et al., 2013; Färber-Lorda y Färber-Data 2023). Este es un proceso ecológicamente relevante en el contexto del Cambio Climático global y el engrosamiento vertical y la expansión latitudinal de la capa del mínimo de oxígeno hacia latitudes mayores (Saltzman y Wishner 1997a,b; Stramma et al., 2018; Gutiérrez-Bravo et al., 2022).

El Pacífico Oriental Tropical es propicio para el endemismo, con especies de organismos holoplanctónicos como los copépodos (*Eucalanus inermis*, *Pontellina sobrina* y *Pleuromamma johnsoni*) y los eufáusidos (*Euphausia eximia*, *E. distinguenda*, *E. lamelligera* y *Hansarsia gracilis*) que se han adaptado a condiciones de deficiencia de oxígeno y altas temperaturas (pequeño tamaño corporal o alargamiento de las branquias) (Brinton 1979) ocurridas después del levantamiento del istmo de Panamá que separó la circulación oceánica entre los océanos Atlántico y Pacífico (Coates et al., 1992; Fernández-Alamo y Färber-Lorda 2006; O’Dea et al., 2016). Shih (1979) propuso que la rica biodiversidad de especies endémicas en el Pacífico Oriental Tropical podría estar estrechamente vinculada a la complejidad oceanográfica e hidrográfica de la región. Esta singularidad biogeográfica respalda la idea de

que el Pacífico Oriental Tropical constituye una región biogeográficamente distintiva y aislada dentro del Océano Pacífico. Existen algunos registros aislados de cnidarios en el zooplancton de las Islas Revillagigedo (Estrada-González et al., 2023) y observaciones *in situ* de alimentación de mantas (Steward et al., 2016, 2019). Sin embargo, la estructura de la comunidad de zooplancton aún no ha sido estudiada en detalle y se desconoce cuáles especies son las que numéricamente dominan las rutas de carbono de la trama trófica insular de Revillagigedo.

El Niño-Oscilación del Sur y cambio climático

La variabilidad temporal preponderante asociada con el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por las siglas en inglés de *El Niño Southern Oscillation*) tiene un impacto significativo en la distribución biogeográfica y abundancia de las especies marinas, así como en los patrones de reproducción y migración. Este fenómeno representa la principal causa de variabilidad climática interanual en el planeta (Lavín et al., 2006; Wang et al., 2017).

El análisis de la temperatura superficial del mar en el Pacífico Oriental Tropical señala que la anomalía térmica mensual máxima durante los eventos de El Niño más intensos ocurridos entre 1982 y 2016 (1982-1983, 1997-1998, 2015-2016) fue aproximadamente de 2.4 °C (Carter et al., 2020). Los eventos de El Niño explican entre el 25 y el 38% de la variabilidad interanual en las anomalías de la temperatura superficial del mar en el Archipiélago de Revillagigedo (Carter et al., 2020). Sin embargo, esta correlación se atenúa en escalas de tiempo estacional y mensual. El ENSO ejerce una mayor influencia en las Islas Revillagigedo durante el otoño y el invierno boreal en comparación con la primavera y el verano, atribuible a la intensidad de El Niño, que gene-

ralmente alcanza su apogeo durante esos períodos (Reynolds et al., 2002). Estos factores físicos y patrones de forzamiento climático convierten al Pacífico Oriental Tropical en un ecosistema marino complejo y dinámico, con una influencia directa en la biodiversidad y la dinámica del Archipiélago de Revillagigedo. La comprensión de los eventos de El Niño y La Niña es esencial para una apreciación integral de la respuesta de la vida marina insular y su función en el ecosistema insular y oceánico global. Aunque el efecto de estas considerables anomalías térmicas positivas durante los eventos de El Niño en la biota marina insular de Revillagigedo aún no ha sido evaluado en detalle, se presume que constituyen una perturbación interanual ecológicamente relevante.

La serie temporal de la temperatura superficial del mar (SST) del Pacífico Oriental Tropical muestra una tendencia de variabilidad interanual con una clara tendencia de aumento de la temperatura a lo largo del periodo 1981-2024 (Figura 14). La descomposición de la serie temporal permite observar cómo, a pesar de la variabilidad natural y los eventos cíclicos como El Niño y La Niña, existe una tendencia subyacente al calentamiento con años anómalamente fríos en 1989, 1999 y 2011 y prolongados períodos con anomalías positivas, particularmente entre el 2012 y 2023. Esta tendencia es consistente con lo que los modelos climáticos han proyectado y con las observaciones globales que indican un incremento en las temperaturas oceánicas como resultado del cambio climático antropogénico.

Carter et al. (2020) discutieron los cambios recientes y realizaron predicciones oceanográficas para el Archipiélago de Revillagigedo mediante el análisis de tendencia lineal de la TSM, la cual indica una tendencia de calentamiento de 0,7 °C desde 1880 al 2010 (Rayner et al., 2003). Este aumento de temperatura es moderado en comparación con la tendencia general de calentamiento del siglo XX en el Pacífico Oriental Tropical de 0,8-1,0 °C (Deser et al., 2010). La variación observada en Revillagigedo de la Temperatura superficial del mar es ligeramente superior a la registrada en la boca del Golfo

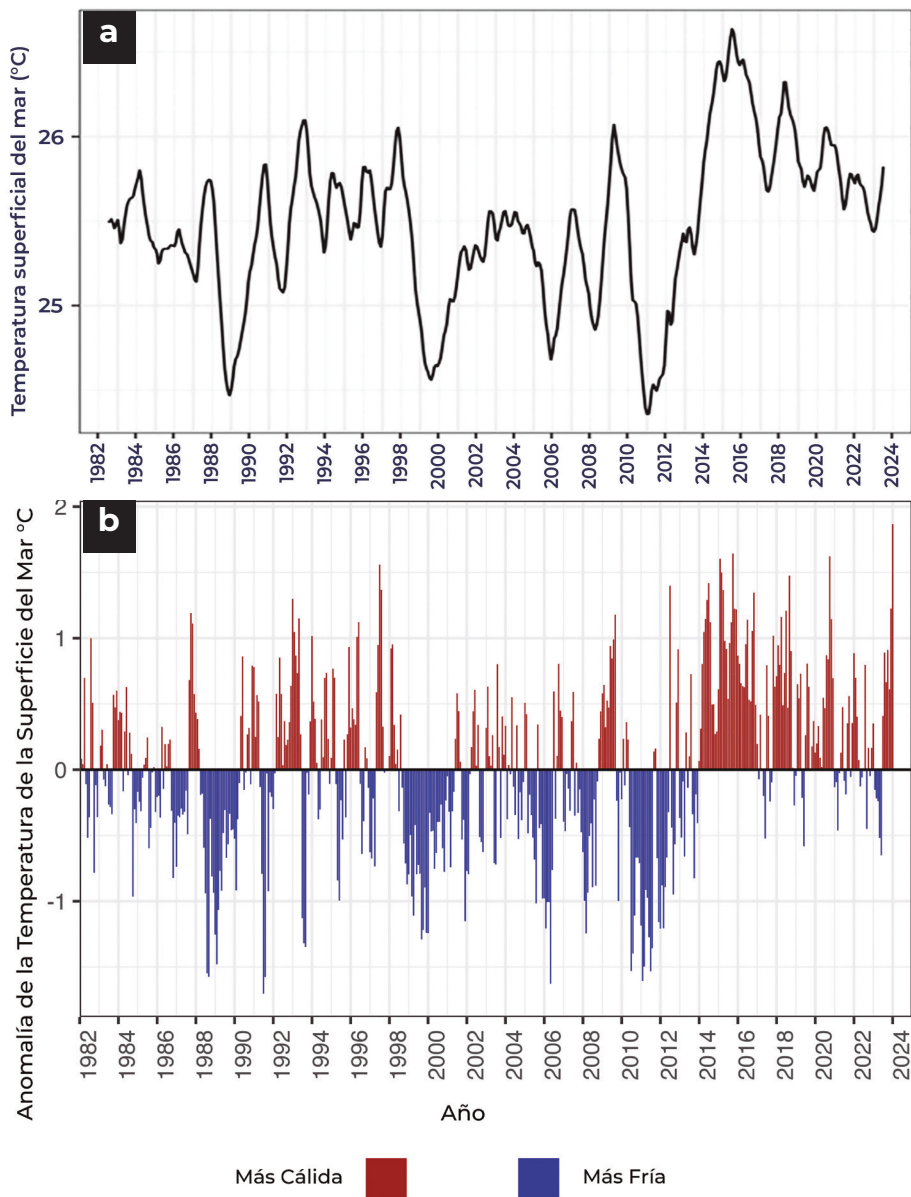


Figura 14: A) Tendencia mensual de la temperatura superficial del mar (SST) descompuesta en el Pacífico Oriental Tropical de 1982 a 2023. Los datos muestran fluctuaciones interanuales y una tendencia al calentamiento a lo largo del período analizado; B) Anomalías mensuales de temperatura para el mismo período con meses por arriba (rojo) o por debajo (azul) del promedio de la temperatura.

de California con un incremento de $0,57 \pm 0,01$ °C por década (Sánchez-Cabeza et al., 2022).

Es importante destacar que los patrones de calentamiento en el Pacífico Oriental Tropical son complejos en contexto espacial y temporal debido a la naturaleza heterogénea y dinámica de los procesos hidrográficos oceánicos (Jiménez et al., 2018, Kurczyn et al., 2012, 2013). Los Modelos de Circulación General utilizados para la predicción del clima sugieren que es probable que el calentamiento antropogénico futuro sea más intenso en la región ecuatorial (~ 5 °N a 5 °S) que en las regiones del Pacífico Oriental Tropical fuera del ecuador (Jiménez et al., 2018). No obstante, se señala que las tasas proyectadas de aumento de temperatura en la región de la Piscina Cálida del Pacífico Oriental (Deser et al., 2010) pueden influir en el área del Archipiélago de Revillagigedo de manera estacional, cuando la Corriente Norecuatorial es una influencia dominante en las condiciones oceanográficas (Carter et al., 2020).

Las generaciones actuales de modelos de circulación general no proporcionan aún una visión consensada sobre cómo cambiará la variabilidad interanual del ENSO en un mundo con tendencia de calentamiento global. La disminución de los vientos alisios y los patrones de cambio de la temperatura superficial del mar pueden indicar una tendencia de eventos de El Niño cada vez más intensos, lo que provoca anomalías positivas de temperatura superficial del mar de mayor duración y magnitud en el Pacífico Oriental Tropical (Cai et al., 2015). Sin embargo, el grado en que la dinámica del ENSO se ve influenciada por el cambio climático dependerá del equilibrio relativo de los procesos climáticos subyacentes y es incierto si los cambios esperados en los procesos de amplificación y atenuación de ciclos de El Niño Oscilación del Sur se compensarán parcialmente entre sí (Collins et al., 2010; Carter et al., 2020). Comprender mejor el sistema climático global depende de nuestra capacidad de extender los limitados registros instrumentales de la temperatura oceánica superficial de regiones tropicales. Las razones elementales Sr/

Ca y Mg/Ca registradas en las bandas de crecimiento del coral pétreo han demostrado ser una herramienta precisa para reconstruir la variabilidad de la temperatura oceánica superficial. Villaescusa y Carriquiry (2004) realizaron la calibración obtenida a partir de la medición biogeoquímica estacional entre las razones molares Sr/Ca y Mg/Ca en el esqueleto de coral del género *Porites* de Isla San Benedicto, y la temperatura oceánica superficial. Las razones geoquímicas medidas (precisión $\pm 0,2\%$, 2σ) mostraron una alta covariación estacional estrechamente relacionada con la temperatura oceánica superficial de la región. Ellos concluyen que los paleotermómetros de Sr/Ca y Mg/Ca son altamente confiables en esta región del Pacífico, siempre y cuando exista una ecuación específica para la zona de estudio en cuestión (Villaescusa y Carriquiry, 2004).

Las tendencias descompuestas de la temperatura superficial del mar y la concentración superficial de clorofila- α a lo largo de la serie mensual de 2004-2021 muestran una significativa variabilidad en ambas métricas (Figura 15A,B). Esta variabilidad puede estar estrechamente relacionada con los impactos combinados de los fenómenos de El Niño y el cambio climático. Durante los eventos de El Niño, las anomalías en la temperatura del agua tienen el potencial de alterar la estratificación del océano, afectando a los procesos de afloramiento que resultan fundamentales para la disponibilidad de nutrientes en las aguas eufóticas superficiales. Estos nutrientes son esenciales para el fitoplancton, cuya biomasa se infiere indirectamente por la concentración superficial de clorofila- α . Un descenso en la biomasa del fitoplancton puede tener consecuencias en cascada para toda la trama trófica marina, impactando la productividad pesquera y la biodiversidad. Además, el cambio climático, mediante el calentamiento sostenido de las aguas oceánicas y el proceso de acidificación del océano, puede agravar estos efectos, potencialmente conduciendo a una disminución de la resiliencia del ecosistema marino del archipiélago y comprometiendo su capacidad para

soportar presiones antropogénicas y naturales futuras. Esta representación resalta la importancia de monitorear estrechamente estas variables, ya que pueden ser consideradas como indicadores clave de la salud oceánica y la productividad marina.

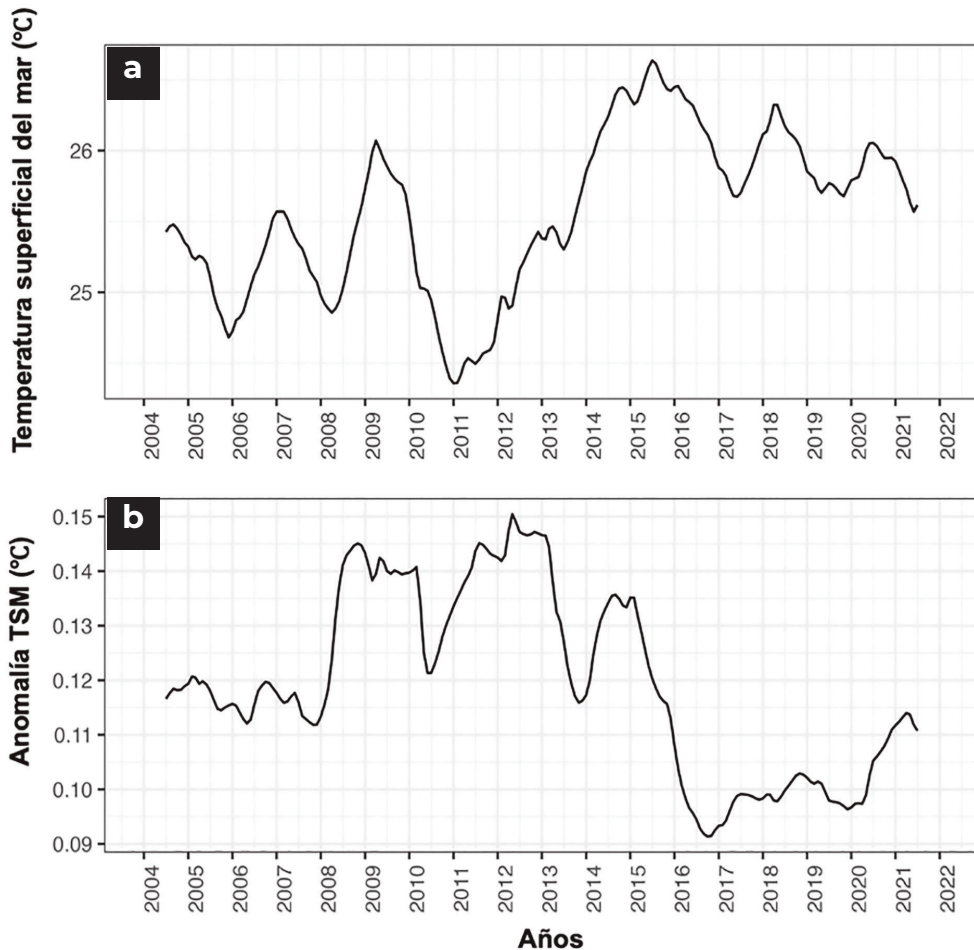


Figura 15 A) Tendencia mensual de la temperatura superficial del mar (SST, arriba), y B) la concentración de la clorofila- α (Chl- α) inferida por telemetría satelital en el Archipiélago de Revillagigedo, indicando fluctuaciones asociadas con eventos de El Niño y cambios climáticos a largo plazo.

Ondas de calor marinas

Comprender el impacto de las ondas de calor marinas (MHWs, por las siglas en inglés de *Marine Heat Waves*) en los ecosistemas del Archipiélago de Revillagigedo es de suma importancia para los esfuerzos de conservación y gestión. Las MHWs son períodos prolongados de temperaturas inusualmente altas en la superficie del mar que pueden tener efectos devastadores en los ecosistemas marinos, similares a las ondas de calor terrestres, pero en el océano (Hobday et al., 2016). Estos fenómenos son de creciente preocupación en el contexto del cambio climático global, ya que su frecuencia, duración e intensidad han incrementado en la última década (Oliver et al., 2021).

Estudiar las MHWs es crucial por varias razones. Primero, pueden llevar a cambios ecológicos significativos a corto plazo, como cambios en la distribución de las especies, disminuciones en la salud y productividad de los hábitats marinos (por ejemplo, arrecifes de coral, bosques de algas), y alteraciones en la dinámica de las redes tróficas. Dichos cambios no solo afectan la estructura y función de los ecosistemas, sino también a las comunidades y economías que dependen de ellos (Wernberg, 2021). Segundo, las MHWs sirven como indicadores de los impactos más amplios del cambio climático, ofreciendo perspectivas sobre cuán rápidamente pueden alterarse los ambientes marinos y cómo podrían ser las condiciones futuras. Monitorear estos eventos permite a los científicos rastrear los cambios en tiempo real, proporcionando datos esenciales para modelos predictivos y estrategias de adaptación (Oliver et al., 2021).

El Archipiélago de Revillagigedo es un ecosistema oceánico que permite estudiar los efectos locales y la dinámica de las MHWs para entender los mecanismos intrínsecos de resiliencia y vulnerabilidad de las especies marinas al estrés térmico. Esto proporciona perspectivas que pueden informar estra-

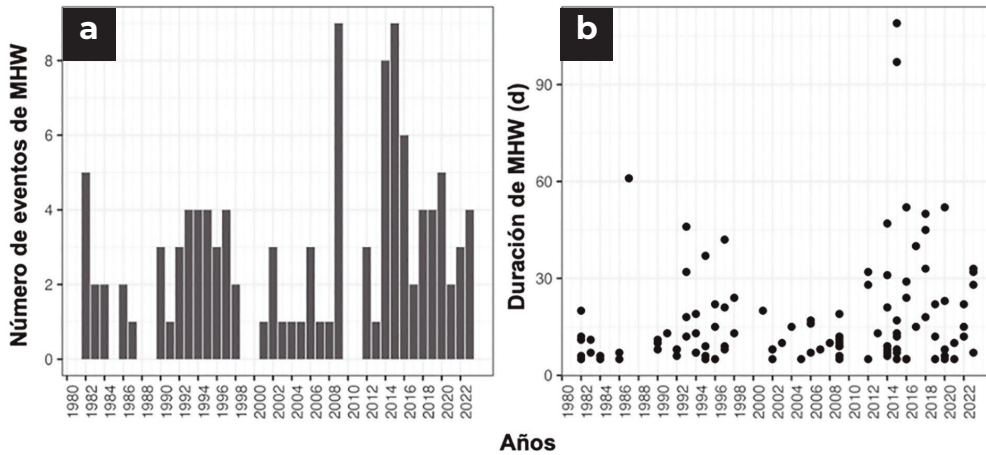


Figura 16: A) Número de eventos de Olas de Calor Marinas por año; B) Duración de los eventos de olas marinas de calor medidos en días.

tegas de conservación no solo para el Archipiélago de Revillagigedo, sino también para otros ecosistemas marinos en el planeta.

El número y la duración de las ondas de calor marinas ha aumentado desde 1982 a la actualidad (Figura 16A,B). Un análisis estadístico utilizando un modelo lineal generalizado con distribución de Poisson revela que el número de ondas de calor marinas experimentó un aumento significativo después de 2011, con un aumento sustancial (60,2%) y estadísticamente significativo ($p = 0,0129$) en la frecuencia de estos eventos. Este proceso es ecológicamente relevante, insinuando los efectos intensificantes de la variabilidad climática o el cambio climático. Adicionalmente, la duración de las Ondas de Calor Marinas también mostró un aumento notable en función del tiempo, con un incremento del 64,6% ($p < 0,0001$) después de 2011, una cifra que subraya una elongación clara y significativa de estos eventos de calentamiento desde 2011 a la actualidad. El aumento del número y la duración de las ondas de calor marinas señala una tendencia climática preocupante, que podría conducir a impactos más pronunciados y duraderos en los ecosistemas marinos

sin precedentes desde el monitoreo climático realizado a nivel mundial.

Durante el año 2023 se observaron varios picos pronunciados (áreas sombreadas en rojo) que señalan ondas de calor marinas desde julio de 2023 a enero 2024 (Figura 17). La evidencia de la serie de tiempo sugiere que tales elevaciones de temperatura, particularmente cuando son prolongadas, pueden llevar a notables consecuencias ecológicas de tropicalización de la fauna bentónica como ha sido recientemente evidenciado en la región sur del Golfo de California (Favoretto et al., 2022). Entre las consecuencias negativas de la tropicalización se incluyen el blanqueamiento de corales, cambios en la distribución latitudinal y de profundidad de especies y alteraciones en los ciclos reproductivos y tasas de crecimiento de organismos marinos.

Las implicaciones de las ondas de calor marinas en Revillagigedo pueden ser profundas, ya que períodos extendidos de temperaturas anómalamente elevadas pueden causar daños sin precedentes a la estructura y función de los ecosistemas marinos, particularmente a las especies sensibles a la temperatura (estenotérmicas). Los cambios en curso en los patrones climáticos marinos enfatizan la necesidad de un monitoreo integral y modelos predictivos robustos para mitigar y comprender el impacto de estos eventos. Existe una necesidad urgente de investigación dirigida a los mecanismos de resiliencia de las especies marinas, el potencial de adaptación y las implicaciones más amplias de anomalías térmicas sostenidas en los ciclos biogeoquímicos oceánicos. Los datos encapsulan un momento crítico en la ecología marina, uno que requiere una reevaluación de las estrategias de conservación ante el desafío creciente que representa el cambio climático.

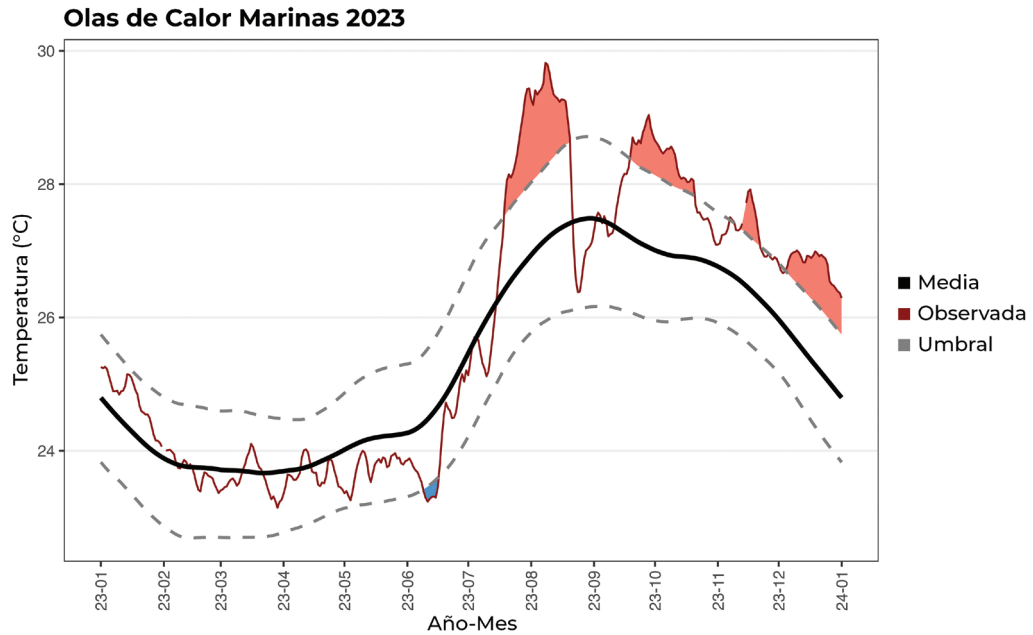


Figura 17: Olas de Calor Marinas inferidas al exceder el umbral de una desviación estándar ocurridas en el Archipiélago de Revillagigedo durante el año 2023. La línea sólida negra delinea el promedio climatológico, proporcionando una base contra la cual se miden los umbrales. Las líneas discontinuas indican el umbral para las condiciones de ola de calor, típicamente definidas como temperaturas que están a una desviación estándar por encima del promedio histórico. La línea roja traza la temperatura observada para 2023, con áreas sombreadas en rojo resaltando las instancias donde las temperaturas observadas superan el umbral, definidas como olas de calor marina.

Anexo Metodológico

Series de temperatura y Clorofila- α

Recuperamos datos de la temperatura superficial del mar (SST por sus siglas en inglés) óptimamente interpolados de Reynolds correspondientes al área del Archipiélago Revillagigedo. El producto OISST es un conjunto de datos global de 0,25x0,25 grados de resolución de SST derivados del Advanced Very High-Resolution Radiometer (AVHRR) con una resolución diaria cuyo intervalo de tiempo va de 1982 a 2020. Los datos fuente están actualmente disponibles en: <https://www.ncdc.noaa.gov/oisst>. Los datos de concentración superficial de clorofila- α , indicativos de la biomasa del fitoplancton, se obtuvieron de conjuntos de datos oceanográficos globales disponibles a través del servidor ERDDAP. Los datos de concentración de clorofila- α recuperados, típicamente proporcionados en unidades de mg/m^3 , fueron procesados para manejar cualquier valor faltante o anómalo aplicando los protocolos de control de calidad apropiados según se explica y declara en la documentación del conjunto de datos. Los datos fueron obtenidos a la resolución espacial y temporal disponible para la región de interés en el Archipiélago de Revillagigedo. El código para descargar, manipular y analizar datos fue escrito en R.

Detección de ondas de calor marinas

Para detectar eventos de ondas de calor marinas, calculamos las propiedades estadísticas (media, varianza, ciclo estacional y cuantiles) de la serie de tiempo en relación al período climatológico sobre toda la serie de tiempo que cubre el período de diciembre de 2022 a enero de 2024. Luego detectamos ondas de calor marinas a partir de datos diarios de SST dentro de cada cuadrícula de 0,25 grados (es decir, cada píxel). El número y la duración de

las ondas de calor marinas se calcularon como períodos de cinco o más días consecutivos cuando la SST diaria fue mayor que el percentil 90 del umbral climatológico basado en nuestra serie de tiempo (Hobday et al., 2016). Después de detectar los eventos, ajustamos un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de Poisson a cada píxel para calcular tasas de cambio en la frecuencia de ondas de calor marinas. El análisis de las ondas de calor marinas se completó utilizando el paquete R *heatwaveR* (Schlegel y Smit, 2018).

Series de perfiles de Argo

Los perfiles de temperatura superficial del mar (SST) y salinidad se obtuvieron del programa Argo (Wong et al., 2020). La base de datos Argos proporciona acceso público de una matriz global de más de 3 800 flotadores de perfilado a la deriva. Los datos de flotadores Argo se accedieron utilizando el paquete “*argoFloats*” en R, una herramienta integral diseñada para trabajar con el conjunto de datos de ARGO. La extracción de datos se centró en obtener perfiles de SST y salinidad para regiones y profundidades específicas de interés. Extrajimos 50 perfiles dentro de un buffer alrededor de tres puntos: 1) el centroide del Archipiélago Revillagigedo, 2) a un área oceánica, y 3) a un área costera (Figura 11). Una vez que los perfiles de SST y salinidad se leyeron en R, se aplicaron procedimientos de control de calidad para eliminar cualquier perfil con banderas que indicaran problemas potenciales con los datos. Los perfiles restantes fueron procesados para extraer los parámetros necesarios. Se calcularon estadísticas descriptivas para SST y salinidad, incluyendo medias, medianas, desviaciones estándar y rangos. Se analizaron las tendencias temporales para entender las variaciones durante el período de tiempo seleccionado.

Límite superior de la zona del mínimo de oxígeno

La concentración mensual de oxígeno molecular disuelto ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3}$) de enero a noviembre de 2023 fue obtenida del análisis y pronóstico biogeoquímico global del Servicio Marino de Copernicus¹ con una resolución espacial de $0,25^\circ$ ($\sim 27,6 \text{ km}$) y consta de 50 niveles de profundidad (0-5 500 m). Los archivos nc mensuales se importaron y procesaron en el entorno del lenguaje de programación R (R Core Team, 2023) utilizando funciones del paquete satin (Villalobos y González-Rodríguez, 2022). El conjunto de datos de concentración de oxígeno disuelto se convirtió de $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ a $\text{mL} \cdot \text{L}^{-1}$. El límite superior de la zona del mínimo de oxígeno ($\text{O}_2 < 0,5 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$) se estimó por píxel calculando las diferencias (ΔO_2) entre la concentración de O_2 y el umbral de $0,5 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$ para cada nivel vertical. Localizamos las profundidades en las que el signo de la diferencia cambiaba de positivo a negativo y de negativo a positivo. Estas profundidades, junto con su correspondiente ΔO_2 , se utilizaron como coordenadas de una línea recta para la que se calculó la pendiente. Esta pendiente se utilizó para estimar la profundidad a la que la concentración de O_2 disuelto era igual al umbral anterior. Finalmente, se calculó la profundidad media del límite superior de la zona del mínimo de oxígeno y su desviación estándar, así como el grosor de la capa del mínimo de oxígeno.

Referencias

- Amador, J. A., Alfaro, E. J., Lizano, O. G., & Magaña, V. O. (2006). Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 101142. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.007>.
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., del Carmen Franco-Gordo, M., Plascencia-Palomera, V., Gasca, R., Kozak, E. R., & Lavaniegos, B. E. (2018). Seasonal succession of tropical community structure, abundance, and biomass of five zooplankton taxa in the central Mexican Pacific. *Continental Shelf Research* 168, 5467.
- Aston, E. A., Williams, G. J., Green, J. A. M., Davies, A. J., Wedding, L. M., Gove, J. M., ... & Tudhope, A. W. (2019). Scale-dependent spatial patterns in benthic communities around a tropical island seascape. *Ecography*, 42, 578–59 <https://doi.org/10.1111/ecog.04097>.
- Bennett, E. B., & Schaefer, M. B. (1960). *Studies of physical, chemical, and biological oceanography in the vicinity of the Revillagigedo Islands during the "Island Current Survey" of 1957.*
- Blackburn, M., Laurs, R. M., Owen, R. W., & Zeitzschel, B. (1970). Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*, 7, 14–31. <https://doi.org/10.1007/BF00346804>.
- Brinton, E. (1979). Parameters relating to the distributions of planktonic organisms, especially euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Progress in Oceanography*, 8(3), 125–189. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(79\)90001-6](https://doi.org/10.1016/0079-6611(79)90001-6).
- Cai, W., Santoso, A., Wang, G., Yeh, S.-W., An, S.-I., Cobb, K. M., ... & Vecchi, G. (2015). ENSO and greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 5, 849–859. <https://doi.org/10.1038/nclimate2743>.
- Carey, S., Raineault, N., Michel, A., Wankel, S., Soeule, A., Siebe, C., Escobar-Briones, E. (2017). *Reporte de las Expediciones Nautilus NA89-NA092 Mapeo del Archipiélago de Revillagigedo, Exploración de la región norte de la cuenca de Guaymas, Exploración de la cuenca Pescadero, Exploración del Archipiélago de Revillagigedo del 8 de octubre al 21 de noviembre del 2017.*
- Carter, A. L., Wilson, A. M. W., Bello, M., Hoyos-Padilla, E. M., Inall, M. E., Ketchum, J. T., ... Tudhope, A. W. (2020). Assessing opportunities to support coral reef climate change refugia in MPAs: A case study at the Revillagigedo Archipelago. *Marine Policy*, 112, 103769. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.103769>

- Chavez, F. P. (1989). *Size distribution of phytoplankton in the central and eastern tropical Pacific*. *Global Biogeochemical Cycles*, 3(1), 27-35. <https://doi.org/10.1029/GB003i001p00027>
- Chavez, F. P., Buck, K. R., Service, S. K., Newton, J., & Barber, R. T. (1996). *Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific*. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 43(4-6), 835-870. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(96\)00028-8](https://doi.org/10.1016/0967-0645(96)00028-8)
- Claudino-Sales, V. (2019). *Archipiélago de Revillagigedo, Mexico*. *Coastal World Heritage Sites, Springer Netherlands*, 361–366
- Coates, A. G., Jackson, J. B., Collins, L. S., Cronin, T. M., Dowsett, H. J., Bybell, L. M., ... & Obando, J. A. (1992). *Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama*. *Geological Society of America Bulletin*, 104(7), 814–828. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1992\)104<0814:COTIOP>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1992)104<0814:COTIOP>2.3.CO;2)
- Collins, M., An, S.-I., Cai, W., Ganachaud, A., Guilyardi, E., Jin, F.-F., ... & Wittenberg, A. (2010). *The impact of global warming on the tropical Pacific Ocean and El Niño*. *Nature Geoscience*, 3, 391–397. <https://doi.org/10.1038/NGEO868>.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2019). *Programa de Manejo Parque Nacional Revillagigedo*.
- Deser, C., Phillips, A. S., & Alexander, M. A. (2010). *Twentieth century tropical sea surface temperature trends revisited*. *Geophysical Research Letters*, 37, L10701. <https://doi.org/10.1029/2010GL043321>.
- de Souza, C. S., da Luz, J. A. G., Macedo, S., Montes, M. J. F. & Mafalda, P Jr. (2013). *Chlorophyll a and nutrient distribution around seamounts and islands of the tropical south-western Atlantic*. *Marine and Freshwater Research* 64.2 (2013), 168– 184. <https://doi.org/10.1071/MF12075>.
- Doty, M. S., & Oguri, M. (1956). *The island mass effect*. *ICES Journal of Marine Science*, 22(1), 33–37. <https://doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33>.
- Estrada-González, M. C., Agüero, J., & Mendoza-Becerril, M. A. (2023). *Medusozoans from the Mexican Pacific: a review based on historical literature and recent observations*. *Journal of Natural History*, 57(13–16), 784–853. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2214967>.
- Espinosa, H. (2004). *El Pacífico mexicano*. *Ciencias* 76, octubre-diciembre, 14-21
- Esquivel-Garrote, O., & Morales-Ramírez, Á. (2020a). *Nocturnal variation of the zooplankton community in coral reef substrates at Isla del Coco National Park (Eastern Tropical Pacific)*. *Revista de Biología Tropical*, 68, 261–270. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68is1.41189>.
- Esquivel-Garrote, O., & Morales-Ramírez, Á. (2020b). *Community structure of coral reef zoo-*

- plankton in Isla del Coco National Park, a natural World Heritage site in the Eastern Tropical Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 68, 248–260. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68is1.41188>.
- Färber-Lorda, J., & Färber-Data, B. (2023). Autumn vertical distribution of zooplankton in the oxygen minimum zone of the Eastern Tropical North Pacific. *Marine Environmental Research*, 190, 106116. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106116>.
- Favoretto, F., Sánchez, C., & Aburto-Oropeza, O. (2022). Warming and marine heatwaves tropicalize rocky reefs communities in the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, 206, 102838. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102838>.
- Fernández-Alamo, M. A., & Färber-Lorda, J. (2006). Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 318-359. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.003>
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69*(2–4), 143-180. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>
- Fiedler, P. C., & Lavín, M. F. (2017). Oceanographic conditions of the eastern tropical Pacific. In P.W. Glynn, D.P. Manzello, I.C. Enochs (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment* (pp. 59–83). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_3
- Figueroa, D. F. (2010). *Zooplankton of the Galapagos Islands*. PhD thesis, Oregon State University.
- Figueroa, D. F. (2021). Environmental forcing on zooplankton distribution in the coastal waters of the Galápagos Islands: spatial and seasonal patterns in the copepod community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 661, 49–69. <https://doi.org/10.3354/meps13617>.
- Gárate-Lizárraga I., & González-Armas, R. (2017). First record of the dinoflagellate *Prorocentrum panamense* (Prorocentrales, Dinophyceae) in the Mexican Pacific from the Archipiélago de Revillagigedo. *CICIMAR Oceanides*, 32(1), 63–66. <https://doi.org/10.37543/oceanides.v32i1.197>
- Gárate-Lizárraga, I., González-Armas, R., & Okolodkov, Y. B. (2018). Occurrence of *Ostreopsis lenticularis* (Dinophyceae: Gonyaulacales) from the Archipiélago de Revillagigedo, Mexican Pacific. *Marine Pollution Bulletin*, 128, 390–395. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.01.020>
- García-Navarrete, P. G., Escalante, T., Espinosa, D., & Morrone, J. J. (2023). Evolutionary biogeography of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Journal of Natural History*, 57(9-12), 685–709. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2203337>.

- Gooday, A. J., Bett, B. J., Escobar, E., Ingole, B., Levin, L. A., Neira, C., ... & Sellanes, J. (2010). *Habitat heterogeneity and its influence on benthic biodiversity in oxygen minimum zones. Marine Ecology, 31*(1), 125–147. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00348.x>.
- Gómez-Gutiérrez, J., Funes-Rodríguez, R., Arroyo-Ramírez, K., Sánchez-Ortiz, C. A., Beltrán-Castro, J. R., Hernández-Trujillo, S., ... & Ezcurra, E. (2014). *Oceanographic mechanisms that possibly explain dominance of neritic-tropical zooplankton species assemblages around the Islas Marías Archipelago, Mexico. Latin American Journal of Aquatic Research, 42*(5), 1009–1034. <https://doi.org/10.3856/vol42-is-sue5-fulltext-7>.
- Gutiérrez-Bravo, J. G., Tenorio-Fernández, L., Jiménez-Rosenberg, S. P., & Sánchez-Velasco, L. (2022). *Three-dimensional distribution of larval fish habitats at the entrance of the Gulf of California in the tropical-subtropical convergence region off Mexico (April 2012). Journal of Plankton Research, 44*(1), 130–144. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab085>.
- Hasegawa, D., Yamazaki, H., Lueck, R. G., & Seuront, L. (2004). *How islands stir and fertilize the upper ocean. Geophysical research letters, 31*(16).
- Hastings, P. A. (2000). *Biogeography of the tropical eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. Zoological Journal of the Linnean Society, 128*(3), 319–335. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb00166.x>.
- Hobday, A. J., Alexander, L. V., Perkins, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C., Oliver, E. C., ... & Wernberg, T. (2016). *A hierarchical approach to defining marine heatwaves. Progress in Oceanography, 141*, 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>
- Jimenez, G., Cole, J. E., Thompson, D. M., & Tudhope, A. W. (2018). *Northern Galapagos corals reveal twentieth-century warming in the eastern tropical Pacific. Geophysical Research Letters, 45*, 1981–1988. <https://doi.org/10.1002/2017GL075323>
- Jin, F. F., Boucharel, J., & Lin, I. I. (2014). *Eastern Pacific tropical cyclones intensified by El Niño delivery of subsurface ocean heat. Nature, 516*(7529), 82–85. Chicago.
- Kämpf, J. (2024). *On the Wind-Driven Formation of Plankton Patches in Island Wakes. Journal of Marine Science and Engineering, 12*(1), 193.
- Karstensen, J., Stramma, L., & Visbeck, M. (2008). *Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans. Progress in Oceanography, 77*, 331–350. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.009>
- Kessler, W. S. (2006). *The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography, 69*, 181–217. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.009>

- Kurczyn, J. A., E. Beier, M. F. Lavín, A. Chaigneau, (2012). Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: Statistical characterization from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research*, 117, C10021, <https://doi.org/10.1029/2012JC007970>.
- Kurczyn, J. A., E. Beier, M. F. Lavín, A. Chaigneau, V. M. Godínez, (2013). Anatomy and evolution of a cyclonic mesoscale eddy observed in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 118, 5931–5950, <https://doi.org/10.1002/2013JC20437>.
- Lavin, M., & Marinone, S. (2003). An Overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11
- Lavín, M. F., Fiedler, P. C., Amador, J. A., I, L. T., Färber-Lorda, J., & Mestas-Nuñez, A. M. (2006). A review of eastern tropical Pacific oceanography: Summary. *Progress in Oceanography*, 69, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.005>
- Lavín, M. F., R. Castro, E. Beier, & V. M. Godínez (2013). Mesoscale eddies in the southern Gulf of California during summer: Characteristics and interaction with the wind stress. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 1367–1381, <https://doi.org/10.1002/jgrc.20132>.
- Marinone, S. G. (2012). Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 100, 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.01.003>.
- O’Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., ... & Jackson, J. B. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science*, 2(8), e1600883. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600883>.
- Oliver, E. C., Benthuisen, J. A., Darmaraki, S., Donat, M. G., Hobday, A. J., Holbrook, N. J., ... & Sen Gupta, A. (2021). Marine heatwaves. *Annual Review of Marine Science*, 13, 313–342.
- Olvera, U., Hernández, O., Sánchez, C., & Gómez-Gutiérrez, J. (2018). Two new endemic species of Gorgoniidae (Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) from Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Zootaxa*, 4442(4), 523-538. <https://doi.org/10.11646/zoota-xa.4442.4.2>
- Paulmier, A., & Ruiz-Pino, D. (2009). Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*, 80 (3–4), 113-128. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001>
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 285–317. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>.

- Polidoro, B. A., Brooks, T., Carpenter, K. E., Edgar, G. J., Henderson, S., Sanciangco, J., & Robertson, D. R. (2012). *Patterns of extinction risk and threat for marine vertebrates and habitat-forming species in the Tropical Eastern Pacific*. *Marine Ecology Progress Series*, 448, 93–104. <https://doi.org/10.3354/meps09545>.
- Portela, E., Beier, E., Barton, E. D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fielder, P.C., Sánchez-Velasco, L., & Trasviña, A. (2016). *Water masses and circulation in the tropical Pacific off central Mexico and surrounding areas*. *Journal of Physical Oceanography*, 46(10), 3069–3081. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0068.1>.
- Price, J. F., Morzel, J., & Niiler, P. P. (2008). *Warming of SST in the cool wake of a moving hurricane*. *Journal of Geophysical Research*, 113, C07010. <https://doi.org/10.1029/2007JC00439>
- Prince, E.D., & C.P. Goodyear. (2006). *Hypoxia based habitat compression of tropical pelagic fishes*. *Fisheries Oceanography* 15(6), 451–464. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00393.x>
- Rafter, P.A., Sigman, D.M. & Mackey, K.R.M. (2017) *Recycled iron fuels new production in the eastern equatorial Pacific Ocean*. *Nature Communications* 8, 1100. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01219-7>
- Raineault, N. (2018). *New Frontiers in Ocean Exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2017 Field Season*. *Oceanography*, 31(1), 1–126. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2018.supplement.01>
- Rayner, N. A., Parker, D. E., Horton, E. B., Folland, C. K., Alexander, L. V., Rowell, I P., ... & Kaplan, A. (2003). *Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century*. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 108, D14, 4407. <https://doi.org/10.1029/2002JD002670>
- R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C., & Wang, W. (2002). *An improved in situ and satellite SST analysis for climate*. *Journal of Climate*, 15, 1609–1625. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2002\)015](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015)
- Reynolds, R. W., T. M. Smith, C. Liu, D. B. Chelton, K. S. Casey, and M. G. Schlax, (2007). *Daily high-resolution-blended analyses for sea surface temperature*. *Journal of Climate*, 20, 5473–5496, [doi:10.1175/JCLI-D-14-00293.1](https://doi.org/10.1175/JCLI-D-14-00293.1).
- Robertson, D. R., & Cramer, K. L. (2009). *Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific*. *Marine Ecology Progress Series*, 380, 1–17. <https://doi.org/10.3354/meps07925>.

- Salas de León, D., Monreal-Gómez, M., Gracia, A., & Salas-Monreal, D. (2015). Two years of oceanographic and meteorological data from the UNAM buoy anchored at Socorro Island in the Mexican Pacific. *Open Journal of Marine Science*, 5, 182–192. <https://doi.org/10.4236/ojms.2015.52015>.
- Saltzman, J., & Wishner, K. F. (1997a). Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 1. General trends. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 44(6), 907–930. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(97\)00007-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(97)00007-1).
- Saltzman, J., & Wishner, K. F. (1997b). Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 2. Vertical distribution of copepods. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 44(6), 931–954. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(97\)00006-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(97)00006-X).
- Sanchez-Cabeza, J. A., Herrera-Becerril, C. A., Carballo, J. L., Yáñez, B., Álvarez-Sánchez, L. F., Cardoso-Mohedano, J. G., & Ruiz-Fernández, A. C. (2022). Rapid surface water warming and impact of the recent (2013–2016) temperature anomaly in shallow coastal waters at the eastern entrance of the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, 202, 102746. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102746>.
- Schlegel, R. W., & Smit, A. J. (2018). *heatwaveR: A central algorithm for the detection of heatwaves and cold-spells*. *Journal of Open Source Software*, 3(27), 821.
- Serrano, D. (2012). La zona del mínimo de oxígeno en el Pacífico mexicano. Pp. 105–119 en *Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano*. P. Zamorano, M.E. Hendrickx, M. Caso (eds.). Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología.
- Shea, D. J., Trenberth, K. E., & Reynolds, R. W. (1992). A global monthly sea surface temperature climatology. *Journal of Climate*, 5(9), 987–1001. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1992\)005<0987:AGMSST>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1992)005<0987:AGMSST>2.0.CO;2)
- Shih, C.T., (1979). East–West diversity. En: Van der Spoel, S., Pierrot-Bults, A. (Eds.), *Zoogeography and Diversity in Plankton*. Bunge, Utrecht, pp. 87–102.
- Stewart, J. D., Hoyos-Padilla, E. M., Kumli, K. R., & Rubin, R. D. (2016). Deep-water feeding and behavioral plasticity in *Manta birostris* revealed by archival tags and submersible observations. *Zoology*, 119(5), 406–413. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.010>.

- Stewart, J. D., Smith, T. T., Marshall, G., Abernathy, K., Fonseca-Ponce, I. A., Froman, N., & Stevens, G. M. (2019). *Novel applications of animal-borne Crittercams reveal thermocline feeding in two species of manta ray*. *Marine Ecology Progress Series*, 632, 145–158. <https://doi.org/10.3354/meps13148>.
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). *Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans*. *Science*, 320(5876), 655–658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>.
- Stramma, Lothar & Schmidtko, Sunke & Levin, Lisa & Johnson, Gregory. (2010). *Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 587-595. 10.1016/j.dsr.2010.01.005
- Uda, M., & Ishino, M. (1958). *Enrichment pattern resulting from eddy systems in relation to fishing grounds*.
- UNESCO. (2016). *Archipiélago de Revillagigedo*. En *Lista del Patrimonio Mundial*. Recuperado de <https://whc.unesco.org/es/list/1510>
- Victor, B. C., & Wellington, G. M. (2000). *Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean*. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 241–248. <https://doi.org/10.3354/meps205241>
- Villalobos, H., & González-Rodríguez, E. (2022). *satin: Visualisation and Analysis of Ocean Data Derived from Satellites*. R package version 1.1.0, <https://github.com/hvillalo/satin>
- Villaescusa, J. A., & Carriquiry, J. D. (2004). *Calibración de los paleotermómetros de Sr/Ca y Mg/Ca en el coral Porites sp. de Isla San Benedicto, Archipiélago Revillagigedo, México*. *Ciencias Marinas*, 30(4), 603–618.
- Wang, C., Deser, C., Yu, J.-Y., DiNezio, P., & Clement, A. (2017). *El Niño and southern oscillation (ENSO): A review*. In P.W. Glynn, D.P. Manzello, I.C. Enochs (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment* (pp. 85–106). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_4
- Wang, C., & Enfield, D. B. (2001). *The tropical Western Hemisphere warm pool*. *Geophysical research letters*, 28(8), 1635–1638. <https://doi.org/10.1029/2000GL011763>
- Wernberg, T. (2021). *Marine heatwave drives collapse of kelp forests in Western Australia*. En: *Ecosystem collapse and climate change* (pp. 325–343). Cham: Springer International Publishing.

- Wong, A. P. S., et al. (2020). *Argo data 1999–2019: Two million temperature-salinity profiles and subsurface velocity observations from a global array of profiling floats*. *Frontiers in Marine Science*, 7, 700. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00700>
- Wicksten, M. K., & Hendrickx, M. E. (2003). *An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific*. *Contributions to the study of East Pacific crustaceans*, 2, 49–76.
- Williams, G. J., Sandin, S. A., Zgliczynski, B. J., Fox, M. D., Gove, J. M., Rogers, J. S., ... & Hartmann, A. C. (2018). *Biophysical drivers of coral trophic depth zonation*. *Marine Biology*, 165, 60. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3314-2>
- Wishner, K. F., Outram, D. M., Seibel, B. A., Daly, K. L., & Williams, R. L. (2013). *Zooplankton in the eastern tropical north Pacific: Boundary effects of oxygen minimum zone expansion*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 79, 122–140. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.05.012>.
- Wyrtki, K. (1964). *The thermal structure of the eastern Pacific Ocean*. *Deutschen Hydrographischen Zeitschrift, Ergänzungsheft A* 6, 84.
- Wyrtki, K. (1965) *The annual and semiannual variation of sea surface temperature in the North Pacific Ocean*. *Limnology and Oceanography*, 10, 307.

3



Arrecifes rocosos

Magali A. Ramírez Zúñiga¹,
Ariadne Molina Alonso¹,
Yamili A. Carmona Ruiz¹,
Eduardo León Solórzano¹,
Melissa Salgado Castrejón¹,
Elisa Serviere Zaragoza²,
Juan Manuel López Vivas³,
Alejandra Mazariegos Villareal²,

Karla León Cisneros³,
Osvaldo Hernández González⁴,
Carlos A. Sánchez Ortíz³,
Jenny C. Rodríguez Villalobos^{5,6},
Arturo Ayala Bocos⁶,
Oscar E. Holguín Quiñones⁵,
Fabio Favoretto^{1,7}

- ¹ Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A. C., Calle del Pirata 450, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.
- ² Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). Calle IPN #195, 23096. La Paz, Baja California Sur, México.
- ³ Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras. Carretera al Sur km 5.5. 23080. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁴ Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Parque Nacional Revillagigedo (CONANP). Calle Langosta #130, 23086. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁵ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR). Avenida Instituto Politécnico Nacional S/N, Playa Palo de Sta Rita, 23096. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁶ Ecosistemas y Conservación (ECO) Proazul Terrestre, A.C. (ECO). Calle Héroes de Independencia #2440, 23000. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁷ Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, La Jolla, CA., USA.

[Página anterior.](#) *Holacanthus clarionensis* sobre corales petreos (*Pocillopora spp*). Foto por: C. Sánchez.

Introducción

Los arrecifes rocosos son áreas de alta diversidad y productividad, que se extienden principalmente en las regiones templadas donde ecosistemas como los arrecifes de coral son escasos o están ausentes (Squires, 1959; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Bravo et al., 2020). Estos arrecifes están dominados por formaciones rocosas, que pueden tener distintos orígenes y características físicas, tales como la presencia de grietas y cuevas (Anderson, 1950; Witman y Dayton, 2001; Stephens et al., 2006; Galván et al., 2009). Algunos organismos bentónicos se adhieren a estas formaciones, estableciendo comunidades diversas compuestas por invertebrados, peces y otros tipos de biota marina (Guzmán-Méndez, 2009; Sánchez-Rodríguez et al., 2015).

En el Archipiélago de Revillagigedo, los arrecifes están conformados principalmente por macizos rocosos de origen volcánico, que forman hábitats de elevada complejidad estructural como son las paredes, plataformas y bloques (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007). En su porción más somera, estos ecosistemas poseen áreas de alta productividad que albergan organismos fotosintéticos, como macroalgas, y corales hermatípicos (Spalding y Greenfield, 1997; Reyes-Bonilla et al., 1999; Carter et al., 2000). A medida que la profundidad aumenta, se observan cambios importantes en la composición de la comunidad, propiciados mayoritariamente por las condiciones ambientales. Las temperaturas relativamente bajas y la disponibilidad de sustratos duros favorecen el establecimiento de otros grupos de invertebrados, como esponjas y corales blandos, que comienzan a colonizar el sistema (Squires, 1959; Serratos-Barajas, 2002).

Tanto macroalgas como invertebrados juegan roles fundamentales en la estructura y productividad de los arrecifes rocosos (Bedolla, 2007; Servie-

re-Zaragoza et al., 2007). Las macroalgas contribuyen a la producción de oxígeno y la absorción de dióxido de carbono de la atmósfera (Graham y Wilcox, 2000), mientras que los invertebrados participan en la formación de la estructura física del arrecife, creando hábitats tridimensionales que albergan a otras especies (Reyes-Bonilla et al., 1999).

Las características oceanográficas y su lejanía con el continente convierten al Archipiélago de Revillagigedo en un área clave para la conectividad entre las islas del Pacífico Oriental (Robertson y Allen, 1996; Glynn y Ault, 2000). Considerada la puerta de entrada para especies provenientes de otras regiones, Revillagigedo ha sido comparada en múltiples ocasiones con islas como Clipperton o Galápagos (Reyes-Bonilla et al., 1999; Glynn y Ault, 2000). A pesar de no ser la región con mayor riqueza, posee un componente importante de especies endémicas y altos niveles de biomasa, mostrando una estructura trófica saludable (Lynam et al., 2017; Giddens et al., 2019), lo que la convierte en el foco de atención para el diseño de Áreas Marinas Protegidas (Agnesi et al., 2020; Bevilacqua et al., 2021).

En los últimos años, los crecientes impactos del cambio climático han propiciado cambios en la estructura, en algunos casos acelerando la disminución de la diversidad y biomasa de las comunidades arrecifales, lo que contribuye a la reconfiguración de estos ecosistemas (Aswani et al., 2018; Zarzyczny et al., 2023). Este capítulo tiene como objetivo proporcionar un panorama general sobre las investigaciones realizadas en torno a los arrecifes rocosos del Archipiélago de Revillagigedo, a través de la recopilación de la información bibliográfica y el análisis de los resultados generados durante las múltiples expediciones. Pero, sobre todo, busca resaltar los aspectos donde es necesario redoblar los esfuerzos de investigación.

Conocimiento de los arrecifes rocosos en Revillagigedo

La exploración de los arrecifes en las islas del archipiélago ha sido documentada desde finales del siglo XIX. En la mayoría de los casos, se trata de estudios integrales que exploran las islas oceánicas del Pacífico Oriental, donde Revillagigedo fue evaluada como una de las muchas localidades (Glynn et al., 1996). Hemos creado una línea del tiempo que agrupa los temas de investigación en la región en siete categorías: biología, biogeografía y distribución, cambio climático, conservación, ecología, pesquerías y taxonomía y sistemática. Los estudios más antiguos se enfocaron en el conocimiento de la diversidad de las islas, creando los primeros listados taxonómicos. Los pioneros en la exploración científica de las islas imprimieron su visión naturalista en las investigaciones, dando prioridad al conocimiento taxonómico y sistemático (Snodgrass y Heller, 1905; Ricker, 1959). No solo es el tema de investigación más antiguo, sino también el más abundante y consistente, conformando el 45,5% de las publicaciones (Figura 1).

La mayor parte de ellas están enfocadas en el conocimiento y clasificación de los invertebrados (por ejemplo, Hernández-Aguilera, 1998; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Hoffmann-Ramírez, 2017; Valdez-Cibrán et al., 2020). En cuanto a las macroalgas, el esfuerzo se ha enfocado, principalmente, en la descripción de las especies (por ejemplo, Setchell y Gardner, 1937; Dawson, 1961). En el caso de los peces, los listados taxonómicos más antiguos concentran información sobre la diversidad de peces recolectados en distintas islas del Pacífico Oriental, como el “Listado taxonómico del Archipiélago de Revillagigedo e islas circundantes” (Jordan y McGregor, 1899; Snodgrass y Heller, 1905; Ricker, 1959). En años recientes, los estudios genéticos han aportado nueva información a las investigaciones taxonómicas, reconociendo las relaciones entre las poblaciones en diferentes islas (Alva-Campbell et al., 2010; Palmerín-Serrano et al., 2021).

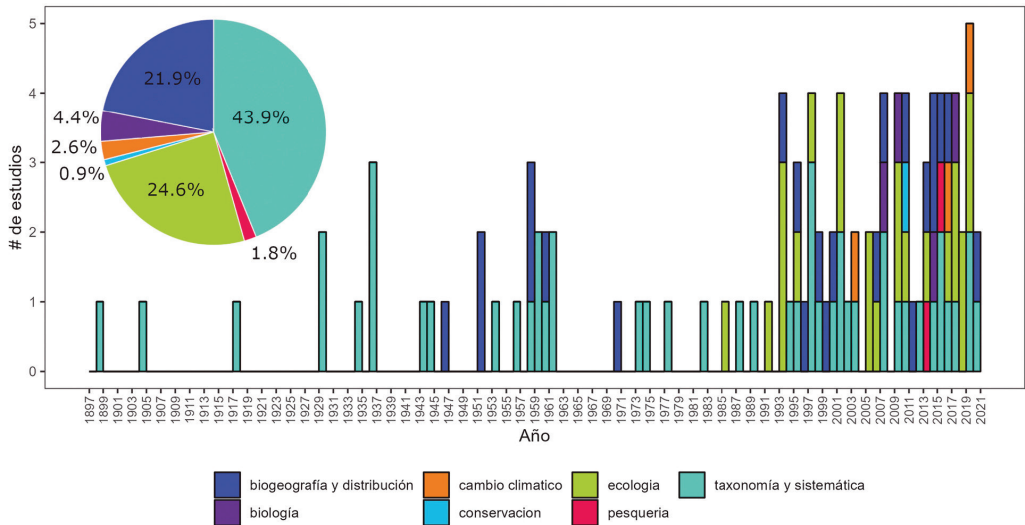


Figura 1: Principales temas de investigación en los arrecifes rocosos del Archipiélago de Revillagigedo

A principios de la década de los años 50's, los estudios sobre biogeografía y distribución adquirieron relevancia, resaltando la importancia del archipiélago en términos de conectividad y afinidad con otras islas oceánicas del Pacífico (Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959). Esta rama de investigación concentra el 19,1% de las publicaciones (Figura 1) y se ha mantenido vigente hasta la actualidad, proporcionándonos información sobre la distribución de las especies en cada una de las islas (Ferreira, 1983; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla et al., 1999; Holguín-Quiñones y Michel Morfín, 2002; Serviere-Zaragoza et al., 2007; Vega- Juárez, 2012; Bonilla-Flores, 2014; Herrero-Perezrul et al., 2015; Fernández-Rivera et al., 2021; Torres-Hernández et al., 2022). El desplazamiento de especies entre islas y los nuevos registros también han sido documentados ampliamente (Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Ayala-Bocos et al., 2011; Ayala-Bocos et al., 2015), así como la distribución de las especies en la columna de agua (Serratos-Barajas, 2002).

El tercer tema que apareció en la línea del tiempo fue la ecología, con la descripción de las interacciones entre moluscos y crustáceos en la Isla Clarión (González-Nakawaga y Sánchez-Nava, 1986). Los estudios ecológicos representan el 25,5% de las publicaciones (Figura 1). La mayoría de estos estudios describen la estructura de las comunidades a través de índices ecológicos tradicionales, como Shannon y Simpson, brindando información sobre la riqueza de especies y la dominancia de ciertos grupos (por ejemplo, Holguín-Quiñones et al., 1994; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Luna-Salguero, 2010; Herrero-Perezrul et al., 2015; Ramírez-Ortíz et al., 2017; Barba-Jacinto, 2018; Quimbayo et al., 2019; Solís-Marín et al., 2018; Rojas-Montiel et al., 2020; Nicolás-Chávez, 2022).

Algunos temas de investigación poco abordados son: biología, pesquerías, cambio climático y conservación. La categoría “biología” incluye investigaciones sobre reproducción (Aburto-Oropeza y Hull, 2008) y crecimiento (Sanvicente-Añorve et al., 2010; Perdomo-Cruz, 2023). Pero también considera aspectos genéticos relevantes en la morfología y otras características físicas de invertebrados y peces (Paz-García, 2015; Valencia-Méndez, 2018). La categoría de cambio climático representa el 2,7% de las publicaciones (Figura 1). Los estudios en esta categoría han reforzado la importancia como refugio climático y punto clave de la biodiversidad, destacando la resiliencia de la diversidad de la región ante perturbaciones (Villaescusa y Carriquiry, 2004; Rafter et al., 2017; Carter et al., 2020). Por otro lado, las pesquerías comprenden el 1,8% de las investigaciones, todas ellas enfocadas en la factibilidad de la pesca de especies arrecifales con fines ornamentales (Germain, 2014; Gijón, 2017).

El 0,9% restante corresponde a la categoría de conservación (Figura 1). A lo largo de los años y desde diferentes perspectivas, se han llevado a cabo investigaciones que, en conjunto, proporcionan información fundamental para la planificación y las políticas de manejo del archipiélago (Ortega-Rubio y Castellanos-Vera, 1994; Hull et al., 2006; Mora et al., 2011).

Macroalgas

Las macroalgas forman hábitats que brindan refugio y sustrato para una amplia gama de organismos, son fuente primaria de alimento para los herbívoros marinos, desempeñando un papel fundamental en las cadenas tróficas, lo que a su vez sustenta una alta biodiversidad y servicios ecosistémicos (Graham y Wilcox, 2000; Steneck et al., 2002; Worm et al., 2006).

La composición de macroalgas depende de factores bióticos y abióticos (Figura 2). Los factores bióticos involucran procesos como la competencia por el recurso espacial entre algas e invertebrados sésiles, mientras que los abióticos incluyen la turbidez y sedimentación en la columna de agua, la energía del oleaje, radiación solar, temperatura y salinidad (Dayton, 1971; Underwood y Chapman, 1998). Dependiendo de la proporción, intensidad e interacción de estos factores, la comunidad de macroalgas se caracterizará por distintas especies.

El conocimiento ficológico en el Archipiélago de Revillagigedo comenzó con las recolectas de Herbert L. Mason y otros miembros de la Academia de Ciencias de California durante una expedición a las islas Guadalupe y Clarión en 1925 (Setchell y Gardner, 1930). Del material recolectado, se describieron nuevas especies de algas cafés: *Dictyota masonii*, *Feldmannia* sp. (como *Masonophycus paradoxa*), *Sphacelaria masonii*; y algas rojas: *Acrochaetium eastwoodiae* (como *Rhodochorton eastwoodae*), *Ceramium clarionense*, *Chondria clarionensis*, *Laurencia humilis* y *Predaea masonii* (como *Clario-nea masonii*) (Setchell y Gardner 1930).

Con el paso de los años, otras expediciones como Templeton Crocker, de la Academia de Ciencias de California, que visitó la Isla Clarión y las expediciones Allan Hancock contribuyeron al conocimiento de la flora del Archipiélago de Revillagigedo (Tabla I). En 1932, a bordo del barco Zaca, John Thomas



Figura 2: *Asparagopsis* sp. Foto por: Carlos Sánchez

Howell, curador asistente del Herbario de la Academia de Ciencias de California, realizó recolectas en Isla Clarión, aunque en mayor medida incidentales, ya que el objetivo de la expedición no eran las macroalgas (Setchell y Gardner, 1937). Del material recolectado, se reportaron como especies nuevas a las algas rojas *Grateloupia clarionensis* (como *Polyopes clarionensis*), *Laurencia clarionensis* y *Pterocladia capillacea* (como *Gelidium okamurai*). Además, se recolectaron algunos sargazos que posteriormente fueron reportados por Setchell (1937), entre ellos se incluyó una nueva especie, *Sargassum howellii*. Posteriormente, E.Y. Dawson describió una especie nueva *Lophosiphonia mexicana* a partir de ejemplares recolectados en Isla Clarión en expediciones anteriores (Dawson, 1944). Taylor (1945) reporta el listado de macroalgas

Tabla I: Expediciones que visitan las Islas Revillagigedo y obra en la que se reportan las macroalgas recolectadas.

Año	Sitio	Expedición	Autor
1925	Isla Clarión	Academia de Ciencias de California	Setchell y Gardner, 1930
1932	Isla Clarión	Academia de Ciencias de California	Setchell, 1937; Setchell y Gardner, 1937
1934 y 1939	Islas Clarión y Socorro	Allan Hancock	Taylor, 1945
1953	Isla San Benedicto	Allan Hancock	Dawson, 1954a
1955	Isla San Benedicto	Crucero 55-Y-3 / M/V YELLOWFIN	Dawson, 1957
1967	Islas Socorro y San Benedicto	Sociedad de Ciencias Naturales de Jalisco	Huerta-Múzquiz y GarzaBarrientos, 1975

recolectadas en las islas Clarión y Socorro durante las expediciones Allan Hancock de 1934 y 1939. Del material recolectado se reportan como especies nuevas a *Chlorodesmis mexicana*, *Callithamnion pacificum*, *C. soccoriense*, *Cryptonemia angustata* (como *Kallymenia tenuifolia*), *Galaxaura filamentosa*, *Ralfsia pacifica* (como *Ralfsia occidentalis*), *Sphacelaria tribuloides* (como *Sphacelaria mexicana*) para Isla Socorro y *Gracilaria veleroae* (como *Gracilaria tenuifolia*) para ambas islas.

En la década de los 50s, se llevaron a cabo otras expediciones al Archipiélago de Revillagigedo, lo que resultó en un aumento en el área de exploración (Tabla I). Por ejemplo, se realizó una expedición a la Isla San Benedicto en el año 1953, que permitió a E.Y. Dawson y otros investigadores del Instituto de Oceanografía de Scripps documentar por primera vez la diversidad de la isla, recolectando información sobre la composición de su flora intermareal (Dawson, 1954a). Durante esta expedición se observó la presencia de un delta de lava extruida en el mar en la Isla San Benedicto, lo que ofreció la oportunidad de presenciar las primeras etapas de las poblaciones de algas que se desarrollaban en el nuevo sustrato (Dawson, 1954a). En este trabajo, se registran como especies nuevas a las algas rojas *Ahnfeltiopsis serenei* (como *Gymnogongrus serenei*), *Laurencia decidua*, *Laurencia richardsii* y *Parviphycus adnatus* (como *Gelidiella adnata*) (Dawson 1954a).

En 1967, las investigadoras mexicanas Laura Huerta Múzquiz, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, y Ana María Garza Barrientos de la Universidad Autónoma de Nuevo León realizaron un estudio florístico en las islas Socorro y San Benedicto (Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos, 1975). El material recolectado está depositado en los Herbarios de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN), de la Facultad de Biología de la Universidad de Nuevo León y del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara y fueron reportados bajo el título "Contribución al conocimiento de la flora marina de las islas Socorro y San Benedicto del Archipiélago Revillagigedo, Colima, México" (Huerta- Múzquiz y Garza-Barrientos 1975).

Más tarde, en 2007, se publicó el listado más reciente de las macroalgas registradas para las islas de Revillagigedo, incluyendo ejemplares de la colección del Herbario Ficológico de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (FBCS), que no habían sido publicados anteriormente (Serviere-Zaragoza et al., 2007). Esta es la última publicación sobre macroalgas para el archipiélago.

Las expediciones fueron cruciales para ampliar el conocimiento de las macroalgas del Archipiélago de Revillagigedo, de tal forma que los mayores aportes de información están contenidos en los registros de 12 obras principales, que abarcan el periodo de 1930 hasta 2007. Todas ellas incluyen material original, lo que permite inferir la permanencia con la que se presentan algunas especies (Setchell y Gardner 1930, 1937; Setchell 1937; Dawson 1944, 1954a, 1957, 1960a, 1961a, 1962; Taylor 1945; Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos, 1975; Serviere-Zaragoza et al., 2007). Existen otros trabajos florísticos, de recopilación, catálogos o monografías que, a pesar de no ser exclusivos del archipiélago, aportan información sobre la distribución de las algas marinas en las islas de Revillagigedo (Abbott 1967; Abbott y Hollenberg 1976; Chávez 1980; Dawson 1946, 1949, 1953a, 1953b, 1954b, 1954c, 1959, 1960b, 1960c, 1961b,

1963a, 1963b; Hillis 1958; Hollenberg 1942, 1948; Hollenberg y Dawson 1961; Hollenberg y Norris 1977; Huerta 1978; León-Tejera et al., 1996; Norris 1985; Norris y Johansen 1981; Ortega et al., 1986; Pedroche et al., 2005, 2008).

Como resultado de los registros de macroalgas en las doce obras principales, se han contabilizado 198 nombres de especies de macroalgas en el Archipiélago de Revillagigedo, de las cuales, 69 se distribuyen en Isla San Benedito, 93 en Isla Socorro y 82 en Isla Clarión; cinco se mencionan para Revillagigedo, pero no se especifica el sitio. Los trabajos de Taylor (1945), Dawson (1954a), Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos (1975) y Setchell y Gardner (1930) son los que contribuyeron con un mayor número de nuevos registros, con 66, 39, 33 y 28 especies, respectivamente. La Figura 3 muestra el número de especies reportadas en el periodo que abarca de 1930 a 2007.

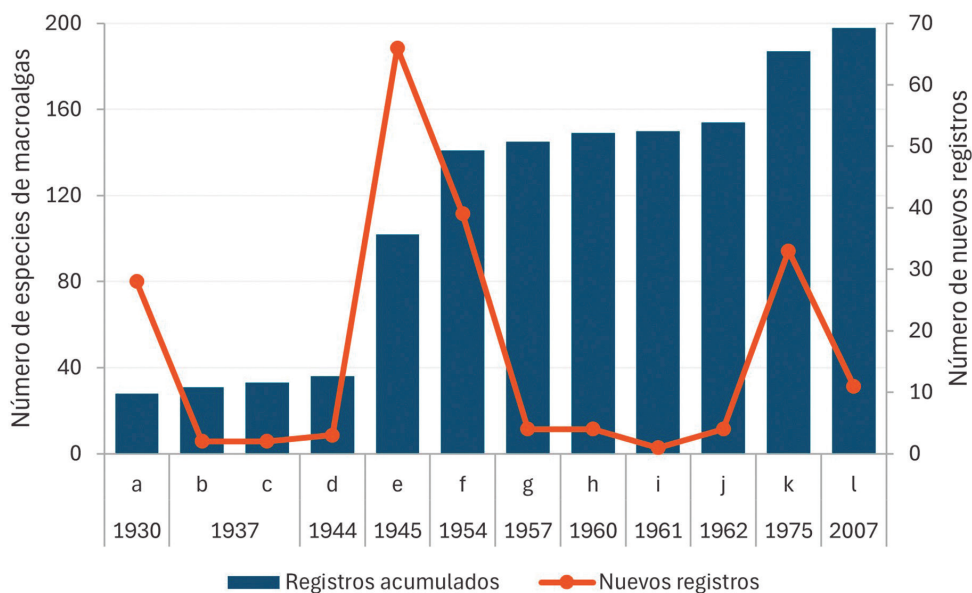


Figura 3: Número de especies reportadas para el Archipiélago Revillagigedo de 1930 a 2007. Número de especies acumuladas (barras, eje principal). Número de nuevos registros (línea, eje secundario). a) Setchell y Gardner 1930, b) Setchell y Gardner 1937, c) Setchell 1937, d) Dawson 1944, e) Taylor 1945. f) Dawson 1954a, g) Dawson 1957, h) Dawson 1960a, i) Dawson 1961a, j) Dawson 1962, k) Huerta y Garza-Barrientos 1975, l) Serviere-Zaragoza et al. 2007.

De las especies reportadas, 185 son actualmente aceptadas taxonómicamente, y el resto se consideran sinónimos o taxones mal identificados. De los 185 taxones, 35 son algas verdes, 31 cafés y 119 rojas. En cuanto a su distribución, 67 se distribuyen en Isla San Benedicto, 90 en Isla Socorro y 79 en Isla Clarión (Figura 4).

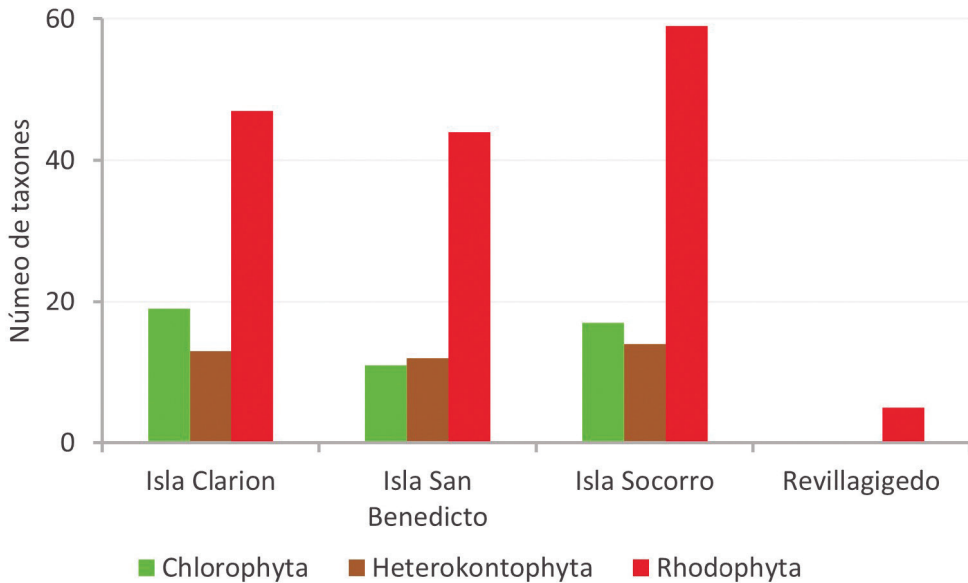


Figura 4: Riqueza de macroalgas por grupo taxonómico para cada isla.

Invertebrados arrecifales

La comunidad de invertebrados del Archipiélago de Revillagigedo se beneficia del aislamiento del estrés antropogénico y también de las características ambientales y oceanográficas que promueven la conectividad entre las islas del Pacífico. Este intercambio ocurre a través de las corrientes marinas que predominan en la región (Reyes-Bonilla et al., 1999; Glynn y Ault, 2000; Carter et al., 2020).

La diversidad de hábitats rocosos en el archipiélago incluye paredes, ríscos, bloques y pináculos, donde los invertebrados sésiles pueden establecerse con éxito, creando estructuras tridimensionales que aumentan la complejidad del arrecife (Ketchum y Reyes-Bonilla, 2002; Hull et al., 2006). La composición de las comunidades cambia con el grado de perturbación y la profundidad, pero depende en gran medida de las características específicas de las especies (Olvera et al., 2018).

En las zonas someras más expuestas a la rompiente de las olas, el hábitat más común son los bloques de basalto, y las comunidades de invertebrados suelen tener riquezas y densidades bajas (Glynn et al., 1996; Hull et al., 2006). Están mayoritariamente colonizadas por especies resistentes con morfologías robustas y una mayor capacidad de sujeción (Olvera et al., 2018). Entre los 0 y 30 m de profundidad, se encuentra la mayor riqueza de corales pétreos (ver Figura 5A), distribuidos en parches que, en conjunto, pueden cubrir grandes extensiones (Reyes-Bonilla et al., 1999; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2002; Carter et al., 2020). Son fundamentales en la estructura de la comunidad arrecifal y a menudo están acompañados de esponjas excavadoras afines (Cruz-Barraza et al., 2011).

Por debajo de los 10 m, las perturbaciones por efecto del oleaje disminuyen gradualmente (Denny, 1995). A medida que aumenta la profundidad, surgen otros factores importantes, como la presencia de la termoclina y la superposición de regiones biogeográficas que favorecen el incremento de la productividad (Witman y Dayton, 2001), y se presentan con mayor frecuencia hábitats de pared o risco, colonizados principalmente por esponjas incrustantes y abanicos de mar (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007), que dominan el ecosistema en términos de densidad (Figura 5B). Se ha identificado la mayor riqueza de invertebrados cerca de los 20 m de profundidad, la cual comienza a disminuir nuevamente alrededor de los 40 m (Bedolla, 2007; Serratos-Barrajas, 2020).

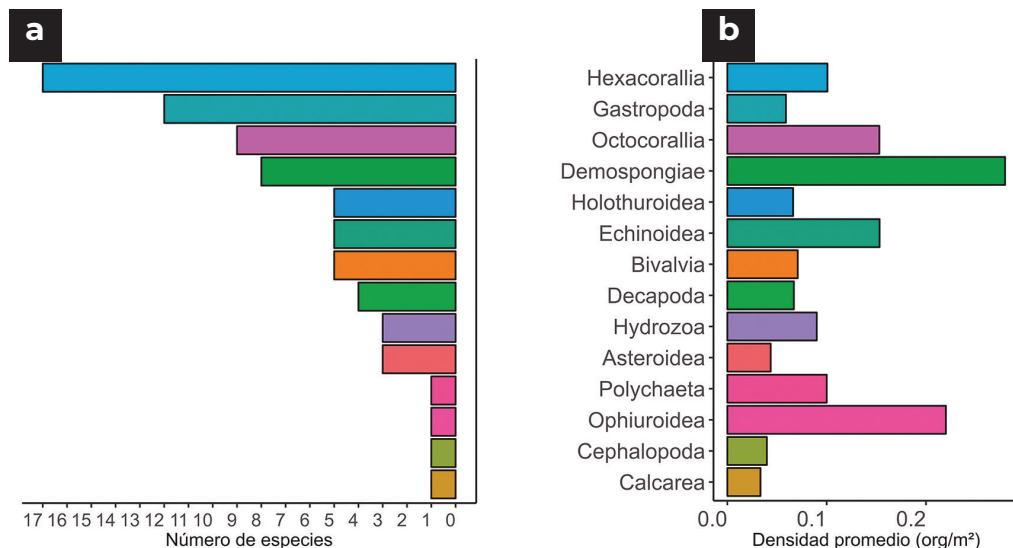


Figura 5: A) Riqueza B) Densidad promedio por grupos taxonómicos de invertebrados (organismos por metro cuadrado). Los datos utilizados provienen del monitoreo ecológico a largo plazo realizado en los años 2006, 2016 y 2017.

Si bien se han identificado los patrones que determinan la composición de las comunidades, es importante destacar que las investigaciones en el Archipiélago de Revillagigedo han tenido diferentes enfoques metodológicos, lo que ha generado discrepancias en torno al número total de especies de invertebrados reportadas en la región (Tabla II). La mayor parte de los estudios más antiguos se realizaron con fines taxonómicos, por lo que la recolección de organismos era esencial para obtener datos morfológicos. En algunos casos se emplearon métodos de recolección masivos, aumentando la probabilidad de encontrar una gran cantidad de especies (Rathbun, 1918, 1930; Strong y Hanna, 1930; Caso, 1962; Mille-Pagaza et al., 1994; Bautista-Romero et al., 1994; Emerson, 1995).

Por ejemplo, Bautista-Romero et al. (1994) reportan una riqueza de 250 especies de macroinvertebrados. Sin embargo, su estudio empleó recolección aleatoria, cuadrantes y redes de arrastre, aplicados en distintos tipos de

sustrato (arena y roca) y zonas (intermareales y submareales). Por otro lado, Mille-Pagaza et al. (2002) reportan 161 especies de invertebrados localizados en las zonas mesolitoral y supralitoral de las bahías de Isla Socorro, donde los grupos Mollusca y Crustacea se describieron como dominantes. En ambos casos, es posible que debido al tipo de muestreo y la selección de zonas, la mitad de las especies reportadas sean componentes crípticos de la zona intermareal y submareal (Hull et al., 2006).

Estudios más recientes, generalmente con enfoque ecológico, han implementado metodologías no extractivas como el uso de cuadrantes y censos visuales, a profundidades que oscilan entre los 5 y 30 m. A través de estos censos se han reportado al menos 60 especies de invertebrados, que son considerados buenos descriptores de las comunidades de invertebrados no crípticos en el Parque Nacional Revillagigedo (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007).

Porifera

El estudio de las esponjas en el archipiélago ha sido mayormente de carácter taxonómico. Sin embargo, los esfuerzos de investigación no se han enfocado específicamente en Revillagigedo, sino que forman parte de estudios a mayor escala que evalúan otras regiones del Pacífico Mexicano (Hoffman-Ramírez, 2017; Cruz-Barraza et al., 2011). Dado que las esponjas tienen una capacidad de dispersión limitada a distancias cortas, lo que las hace susceptibles a procesos de especiación y da paso al endemismo (Lévi et al., 1998), se considera que una gran parte de las especies registradas en el Pacífico Mexicano pueden ser endémicas. No obstante, también se estima que cerca del 45% de estas aún no han sido descritas (Vega-Juárez, 2012).

Como resultado de estas investigaciones, la riqueza de especies reportada para el Parque Nacional Revillagigedo oscila entre dos y seis especies, identificando dos grupos principales (Cruz-Barraza et al., 2011; Vega-Juárez, 2012; Hoffman-Ramírez, 2017). En primer lugar, el grupo de las esponjas in-



Figura 6: Esponja *Aplysina revillagigedi* en Isla San Benedicto. Foto por: C. Sánchez.

crustantes, que incluye dos especies del orden Verongiida: *Aplysina revillagigedi* (Figura 6) y *Suberea* sp2 (Hoffman-Ramírez, 2017). Estas esponjas son comunes en las paredes y su distribución vertical ha sido registrada hasta los 30 m de profundidad, donde desempeñan un papel importante como constructoras de la estructura arrecifal y como filtradoras de agua y nutrientes (Wilkinson y Fay, 1979; Bell y Smith, 2004; Bedolla, 2007; Hoffman-Ramírez, 2017). En este sentido, *A. revillagigedi* representa al invertebrado más conspicuo y abundante de los arrecifes rocosos de las islas Clarión, San Benedicto y Socorro (Hull et al., 2006).

El segundo grupo, el de las esponjas excavadoras, contiene a las especies *Cliona medinae*, *Cliona tropicalis*, y *Thoosa purpurea*, que se encuentran

exclusivamente en corales de los géneros *Porites* y *Pocillopora* (Cruz-Barraza et al., 2011). Independientemente de si los corales están vivos o muertos, las esponjas perforan el coral y se fusionan con él, formando túneles o galerías, y participando activamente en los procesos de bioerosión (Bell, 2007; Pang, 1973; Rützler, 1975).

A pesar de la falta de estudios ecológicos centrados en los poríferos, las investigaciones sobre la comunidad de invertebrados, en general, han proporcionado información relevante. Estas evidencian que las esponjas están presentes en todas las islas, principalmente en hábitats de pared y en sustratos expuestos a fuertes corrientes, donde son el grupo dominante en términos de densidad (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007). Las esponjas presentan una variedad de formas y tamaños, y es posible encontrarlas desde la zona intermareal hasta los 30 m de profundidad (Bell, 2007; Brusca et al., 2016; Serratos-Barajas, 2022).

Aunque en los últimos años ha habido un incremento en las investigaciones sobre los poríferos, aún existen brechas significativas de información en aspectos fundamentales del grupo. En términos taxonómicos, es necesario describir algunas de las especies que han sido registradas; este paso es fundamental para avanzar en los estudios biogeográficos. Por otro lado, desde el punto de vista ecológico, dadas las características de los arrecifes del Archipiélago de Revillagigedo, es importante esclarecer el papel de las esponjas como ingenieros ecosistémicos y en el reciclaje de nutrientes en mayores profundidades.

Tabla II: Recopilación de reportes de invertebrados en el Archipiélago de Revillagigedo, por diferentes autores.

Taxón	Autor
Porifera	Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Cruz-Barrera et al., 2011; Hoffman-Ramírez, 2017; Vega-Juárez, 2012
Cnidaria	Hull et al., 2006; Bedolla, 2007
Octocorallia	Olvera et al., 2018
Hexacorallia	Reyes-Bonilla, 1999; Ketchum-Reyes-Bonilla, 2001; Carter et al., 2020
Crustácea	Rathbun, 1918 y 1930; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007
Stomatopoda y decapoda	Hernández-Aguilera, 2004
Mollusca	Strong y Hanna, 1930; Mille-Pagaza et al., 1994; Emerson, 1995; Reyes-Bonilla, 1999; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007
Gasteropoda	Aristeo-Hernández, 2011
Echinodermata	Caso, 1962; Bautista-Romero et al., 1994; Holguín-Quiñonez, 1994; Villaescusa y Carriquiry, 2004; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Honey et al., 2008; Granja-Fernández et al., 2020

Cnidaria

Las investigaciones sobre los cnidarios constituyen probablemente la línea de estudio más antigua y sostenida en el Archipiélago de Revillagigedo (Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952). A lo largo de los años, se han aplicado diversas metodologías que han enriquecido la información sobre la diversidad del grupo (Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Bedolla, 2007;



Figura 7: Abanico de mar (*Muricea* cf. *plantaginea*). Foto por: C. Sánchez

Olvera et al., 2018; Serrato-Barajas, 2022). Los cnidarios representan el grupo de invertebrados más abundante en términos de riqueza de especies en el área, con los corales pétreos y los abanicos de mar como los más destacados (Reyes-Bonilla et al., 1999; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001). Su presencia se ha reportado en las cuatro islas del archipiélago, donde se observa un alto nivel de endemismos (Carter et al., 2020). No obstante, también hay evidencia de conectividad con otras islas del Océano Pacífico, lo que muestra fuertes similitudes con el Atolón de Clipperton, probablemente favorecido por su naturaleza oceánica y la proximidad entre ambas regiones (Paz-García, 2015; Glynn et al., 2017; Carter et al., 2020).

Los hexacorales son el grupo más representativo en términos de riqueza de especies dentro de los cnidarios (Reyes-Bonilla et al., 1999; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2002; Carter et al., 2020), con un total de 26 especies registradas (Figura 5), de las cuales hasta un tercio podrían ser endémicas de Revillagigedo (Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Carter et al., 2020). Los géneros *Pocillo-*

pora y *Porites* son notables por tendencias a generar estructura tridimensional de los arrecifes (Ketchum, 1998; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Bedolla, 2007; Carter et al., 2020). Generalmente, su distribución vertical oscila entre los 3 y los 15 m de profundidad, donde forman colonias más complejas y de mayor tamaño. Estas colonias pueden extenderse hasta cubrir áreas de hasta una hectárea; a mayores profundidades, sin embargo, se convierten en parches aislados (Reyes-Bonilla et al., 1999; Carter et al., 2020).

Recientes investigaciones han examinado el potencial del Archipiélago de Revillagigedo como refugio climático, utilizando como indicadores las condiciones oceanográficas y la resiliencia de las comunidades coralinas ante los cambios ambientales y el blanqueamiento coralino (Villaescusa y Carriquiry, 2004; Carter et al., 2020). Esta capacidad para resistir los impactos causados por las perturbaciones al ecosistema (Gunderson et al., 1997) puede atribuirse a factores tanto fisiológicos como genéticos (Ochoa-López et al., 1998; Carter et al., 2020). Por ejemplo, las especies del género *Pocillopora* son capaces de modificar sus hábitos tróficos bajo condiciones de estrés; cuando pierden sus zooxantelas, aumentan la ingesta carnívora para compensar las necesidades energéticas y metabólicas (Carter et al., 2020). Además, exhiben una alta tasa de reproducción asexual y la capacidad de sus larvas planctónicas para persistir durante semanas (Reyes-Bonilla, 1998; Pinzón, 2017).

En comparación con los corales pétreos, los estudios enfocados en los octocorales son menos numerosos y se ha reportado una menor diversidad de especies (Figura 5), especialmente en la zona somera (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Olvera-Moreno, 2015; Olvera et al., 2018). De las 8 especies reportadas, la mayoría se encuentran a profundidades superiores a los 30 m, con los géneros *Pacificorgia*, *Eugorgia* y *Muricea* (Figura 7) como los más notables (Hull et al., 2006; Hollarsmith et al., 2020; Serrato-Barajas, 2022). Estos géneros presentan adaptaciones como sistemas de sujeción estables y morfologías cualitativamente más robustas en comparación con sus cones-

pecíficos en otras regiones, lo que les confiere una mayor resistencia a las condiciones ambientales adversas de la región. Además, su limitada capacidad de dispersión larval favorece el endemismo en el archipiélago (Bedolla, 2007; Olvera-Moreno, 2015; Olvera et al., 2018).

A pesar de la amplia información disponible sobre los hexacorales de la región, persiste la necesidad de ampliar el conocimiento sobre otros grupos de cnidarios sésiles. Aspectos biogeográficos y ecológicos relacionados con octocorales, anémonas e hidrozooos aún no se han esclarecido. Es particularmente importante investigar su función como ingenieros ecosistémicos en profundidades mayores a los 30 m y la conectividad entre las poblaciones del archipiélago y otras regiones del Pacífico Oriental, especialmente en el contexto del cambio climático. Desde una perspectiva taxonómica, aún quedan especies por describir para formalizar los registros.

Crustacea

La mayoría de las investigaciones sobre la carcinofauna del Archipiélago de Revillagigedo han sido taxonómicas, caracterizadas por un fuerte componente descriptivo. Se desarrollaron claves de identificación, basadas en caracteres morfológicos, e incorporaron mediciones, intervalos de distribución, ilustraciones y fotografías (Rathbun, 1918, 1930, 1937).

Como pionera de las investigaciones, Rathbun realizó importantes contribuciones al conocimiento sobre los cangrejos grapsóideos y cancroídeos de



Figura 8: Langosta (*Palinurus* spp) al oeste de Roca Partida. Foto por: C. Sánchez.

América, incluyendo a las familias Portunidae, Xantidae, Pilumnidae, Panopeidae y Ozidae. Estas investigaciones resultaron en los primeros registros de 15 especies de cangrejos en las islas Socorro y Clarión.

Se han reportado 115 especies de decápodos y estomatópodos, pertenecientes a 38 familias y 83 géneros. El grupo de decápodos con mayor riqueza de especies es *Brachyura*, con 89 especies, cuya distribución coincide con las zonas de incremento térmico del Pacífico Oriental, mientras que el grupo de los estomatópodos presenta la menor riqueza con solo cinco especies (Bonilla-Flores, 2014; Mille-Pagaza, 2003; Hernández-Aguilera, 2004). En este grupo, destacan los cangrejos simbiontes del género *Trapezia*, que comúnmente están asociados con corales pétreos. Algunas investigaciones morfológicas, basadas en los caparazones de *Trapezia bidentata* y *Trapezia digitalis*, revelaron que el tamaño corporal de *T. bidentata* puede conferir ventajas competitivas en la captura de alimento y en la selección de hábitat, sugiriendo una mayor conectividad en su metapoblación en comparación con *T. digitalis* (Sanvicente-Añorve et al., 2010).

Otro de los grupos importantes es el infraorden Achelata, al que pertenecen las langostas. Una de las especies representativas es la langosta roja *Panulirus penicillatus* (Figura 8), que es posible encontrar en altas densidades con organismos que alcanzan tallas de hasta 52 cm de longitud (Aburto-Oropeza et al., 2017). Por otro lado, la langosta pantufla de roca *Scyllarides astori* ha sido objeto de estudio en investigaciones con el objetivo de conocer la especie y modelar su distribución en el Océano Pacífico, especialmente en Isla Socorro. Esta información resulta crucial para la toma de decisiones en el manejo pesquero, considerando que ha sido comercializada en la región de Galápagos durante más de dos décadas, mientras que en México aún existen deficiencias debido a las capturas incidentales (Fernández-Rivera et al., 2021).

La distribución de estas especies en las islas del archipiélago revela heterogeneidad, que se puede atribuir a una mayor atención en las investi-

gaciones llevadas a cabo en las islas Socorro y Clarión (Bonilla-Flores, 2014). Factores como el área de plataforma, el tipo de hábitat y el sustrato influyen en la riqueza específica, siendo Socorro y Clarión, con áreas de plataforma extensas, las que muestran una mayor diversidad de crustáceos (Bonilla-Flores, 2014). A pesar de la lejanía entre ellas, las islas del archipiélago comparten un alto porcentaje de especies; este fenómeno puede ser atribuido a la presencia de corrientes marinas. Además, se observa endemismo en Isla Clarión, posiblemente relacionado con su aislamiento geográfico y estabilidad geológica (Bonilla-Flores, 2014). La diversidad biológica es esencial para la conservación, especialmente ante posibles perturbaciones naturales o antrópicas (Ochoa et al., 1998; Landa-Jaime et al., 2013).

En la actualidad, aún existen aspectos esenciales del grupo que deben ser investigados. En primer lugar, la exploración de sustratos diferentes a los coralinos puede proporcionar una visión más completa y representativa de la diversidad de crustáceos en la región (Bonilla-Flores, 2014). Adicionalmente, la incorporación de estudios ecológicos que resalten el papel de los crustáceos en la cadena trófica y en el ecosistema en general contribuirá a dirigir la atención hacia las especies susceptibles a diversas amenazas, como la pérdida de hábitat, la sobrepesca o el cambio climático (Briones-Fourzán y Hendrickx, 2022).

Mollusca

Las principales contribuciones al conocimiento de los moluscos en el Archipiélago de Revillagigedo se han abordado desde una perspectiva taxonómica y sistemática (p. ej., Keen, 1971; Chan, 1974; Strong y Hanna, 1930; Ferreira, 1983; Chávez-Hernández y Bretado-Aguirre, 1990), destacando la compilación taxonómica de especies bénticas que identificó 61 especies con afinidades faunísticas predominantemente panámicas (Strong y Hanna, 1930). Además de los estudios taxonómicos, algunas investigaciones ecológicas han



Figura 9: “Diosa de puntas rojas” (*Chromalaichma sedna*). Foto por: C. Sánchez.

proporcionado información relevante sobre la riqueza de especies, la cual varía considerablemente según los autores, las metodologías empleadas y los sitios seleccionados para la investigación. Por ejemplo, Mille-Pagaza et al. (1994) trabajaron en la zona intermareal y reportaron 50 especies, mientras que Hull et al. (2006) y Bedolla (2007) utilizaron una metodología de censos visuales, registrando 13 y 14 especies respectivamente.

Por otra parte, los estudios en la franja litoral, realizados en la Isla Socorro por Holguín-Quiñones y Michel-Morfín (2002 y 2006) y por Holguín-Quiñones (1994), determinaron la presencia y gran abundancia de dos gasterópodos en el litoral rocoso de la isla, el caracol de tinte (*Plicopurpura columellaris*) y el caracol porcelana (*Turbo funiculosus*), además de la cucaracha de mar, el poliplacóforo *Chiton articulatus*. En ningún caso se observaron signos de

alteración, a diferencia de las poblaciones de estas mismas especies que han disminuido notablemente a consecuencia de las actividades antropogénicas en las costas de Oaxaca, Michoacán, Colima y Jalisco (Holguín-Quiñones y González-Pedraza, 1989 y 1994).

Una de las contribuciones más importantes al conocimiento de la riqueza de especies de moluscos es la de Reyes-Bonilla (1999), quien recopiló toda la literatura disponible en una publicación que contabilizó 222 especies. Finalmente, Aristeo-Hernández (2011) contribuyó al listado con el reporte de 33 especies de gasterópodos.

Algunos grupos han despertado mayor interés entre los investigadores; por ejemplo, los heterobranquios son un grupo al que constantemente se añaden nuevas especies, como *Bulla punctulata* y *Tyrodina fungina* (Adams, 1850; Emerson, 1995). Posteriormente, Reyes-Bonilla (1999) incluyó registros sobre especies de nudibranquios: *Aplysia californica* Pilsbry Lowe, 1932; *Oxy-noe panamensis* Pilsbry y Olsson, 1943 y *Chromolaichma sedna* (Figura 9), anteriormente conocida como *Chromodoris sedna* (Marcus y Marcus, 1967). En 2008, se identificaron 37 especies de opistobranquios, de las cuales solo cinco habían sido registradas previamente, y se incorporaron dos especies no descritas: *Runcina* sp. y *Chromodoris* sp. (Hermosillo y Gosline, 2008).

Recientemente, se ha identificado la presencia de *Octopus oculifer* en las islas Socorro y Clarión (Valdez-Cibrián et al., 2020). Este octópodo, anteriormente considerado endémico del Archipiélago de Galápagos, fue detectado en estas islas mediante la aplicación de criterios morfológicos y análisis de datos moleculares. Los resultados obtenidos revelaron una estrecha relación entre *O. mimus*, *O. hubbsorum* y *O. oculifer*, lo que sugiere la posibilidad de que formen un complejo de especies con tres morfotipos distintos. Investigaciones como esta resaltan que, comparado con otros grupos de invertebrados, los moluscos muestran un bajo nivel de endemismos, reflejado en la presencia de las especies en otras regiones del Pacífico Oriental, incluyendo

la parte continental (Emerson, 1978; 1995). Este hecho se explica por la influencia de varias corrientes que transportan frecuentemente tanto larvas como adultos en objetos flotantes, expandiendo el rango de distribución de muchas especies (Lluch Cota et al., 1994).

Las investigaciones con enfoque ecológico han contribuido al conocimiento de la diversidad y los patrones de distribución de las especies (Bautista-Romero et al., 1994; Holguín-Quiñones, 1994; Holguín-Quiñones y Michel-Morfín, 2002, 2006), proporcionando información sobre las relaciones interespecíficas con otros grupos de invertebrados como los crustáceos (González-Nakagawa y Sánchez-Nava, 1986), así como sobre la presencia de especies de interés comercial. Se ha reportado la presencia de especies del género *Turbo*, que destacan por su valor integral y aprovechamiento en las pesquerías de subsistencia (Mille-Pagaza et al., 2002; Holguín-Quiñones et al., 1992; Holguín-Quiñones y Michel-Morfín, 2006). *Turbo funiculusus* es la más abundante en la zona, sin embargo, también se han registrado especies de origen Indo-Pacífico como *T. marmoratus* y *T. brunneus* (Strong y Hanna, 1930; Holguín-Quiñones, 1994; Mille-Pagaza et al., 1994). Debido a su relevancia comercial, resalta la necesidad de diseñar estrategias de manejo adecuadas; sin embargo, la ubicación remota del archipiélago ha impuesto limitaciones para la realización de estudios detallados sobre la biología y la conectividad entre las poblaciones de estas especies.

Se destaca la necesidad de implementar programas de monitoreo a largo plazo con metodologías no extractivas comparables con otras regiones, para evaluar los cambios en la comunidad de moluscos y su respuesta a presiones antropogénicas y ambientales. También se requiere aumentar los esfuerzos de investigación para conocer la diversidad de este grupo, incluyendo especies indicadoras y de interés comercial. Abordar aspectos biológicos como crecimiento, mortalidad, reclutamiento y reproducción, junto con evaluaciones de dinámica poblacional, contribuirá a comprender mejor el estado de las especies y desarrollar estrategias de manejo y conservación adecuadas.

Echinodermata

Al igual que otros grupos de invertebrados, los estudios de equinodermos en el Archipiélago de Revillagigedo se han enfocado principalmente en su taxonomía y distribución (Deichmann, 1937; Ziesenhenné, 1937; Caso, 1962; Honey et al., 2008; Ayala-Bocos et al., 2011; Galván-Villa et al., 2018; Granja-Fernández et al., 2021; Maya-Alvarado, 2022; Yáñez-Villanueva et al., 2022). El uso de diferentes metodologías y la complejidad de los ecosistemas marinos han propiciado que la riqueza de especies



sea constantemente debatida por los investigadores (Caso, 1962; Holguín-Quiñones, 1994; Ortega-Rubio y Castellanos Vera, 1994; Reyes-Bonilla, 1995; Bedolla, 2007; Granja-Fernández et al., 2021). A pesar de ello, se ha reconocido al phylum como uno de los más abundantes en términos de riqueza de especies. Por ejemplo, el listado propuesto por Honey et al. (2008) registró 41 especies, destacando que el 17% eran registros únicos para las islas. Esto contrasta con el listado más actualizado, donde se cuantifican 85 especies, destacando que el Archipiélago de Revillagigedo exhibe la mayor riqueza de especies en comparación con otras islas del Pacífico Central Mexicano (Granja-Fernández et al., 2021). Todas las clases que componen el Phylum (Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea y Holothuroidea) están bien

Figura 10 Erizos cafés (*Tripneustes depressus*). Foto por C. Sánchez

representadas y distribuidas en todas las islas del archipiélago (Solís-Marín et al., 2014).

La clase Echinoidea (erizos de mar) es una de las más abundantes, principalmente en las islas Socorro y San Benedicto, reportando en promedio más de 20 individuos por metro cuadrado (Reyes-Bonilla et al., 1994; 1995). En la Isla Socorro predominan los géneros *Eucidaris*, *Diadema*, *Centrostephanus* y *Lytechinus* (Bonilla et al., 1994), y en la mayoría de los casos, las especies tienden a formar agrupaciones que pueden variar estacionalmente (Herrero-Pérezrul et al., 2015). Mientras que en Isla San Benedicto, los géneros dominantes son *Diadema*, *Eucidaris* y *Tripneustes* (Figura 10), mostrando una notable abundancia, lo que sugiere que los erizos de esta isla cumplen un importante papel ecológico como consumidores en los arrecifes (Reyes-Bonilla, 1995). También se han registrado múltiples especies de erizos irregulares, por lo que se considera al Archipiélago de Revillagigedo como un punto importante para el estudio de este grupo en el Pacífico Central Mexicano (Galván-Villa et al., 2018).

Con respecto a la clase Asteroidea, la Isla Clarión exhibe el mayor número de registros de estrellas de mar, con 17 especies, seguida por la Isla Socorro con 15 especies y, finalmente, San Benedicto con cuatro especies, que presenta la cifra más baja (Reyes-Bonilla, 1995). Por un lado, destaca que los asteroideos hallados muestran afinidad con la fauna del Indo-Pacífico. Sin embargo, la diversidad de este grupo en el Archipiélago de Revillagigedo es menor que la reportada en el Golfo de California, lo que podría estar relacionado con el aislamiento geográfico de la zona y la limitada heterogeneidad de los hábitats en la región (Luna-Salguero, 2010).

En cuanto a las clases Ophiuroidea y Holothuroidea, los estudios taxonómicos han identificado y descrito nuevas especies (Deichmann, 1937; Honey et al., 2008; Ayala-Bocos et al., 2011; Yáñez-Villanueva et al., 2022). En contraste, la clase Crinoidea, cuyos miembros suelen encontrarse en aguas profun-

das, no ha sido objeto de un análisis exhaustivo en esta región; no obstante, se informó sobre la presencia de una única especie, *Hyocrinus foelli*, en el Archipiélago de Revillagigedo (Solís-Marín et al., 2014).

A pesar de ser uno de los grupos más abundantes y estudiados, aún es necesario profundizar en las investigaciones, promoviendo estudios integrales que resalten el papel ecológico de los organismos en los ecosistemas. Estos tipos de investigaciones son esenciales para establecer bases ecológicas sólidas que permitan evaluar su respuesta ante fenómenos futuros, especialmente aquellos influenciados por el cambio climático.

Otros grupos de invertebrados

Con respecto a otros grupos de invertebrados menos conspicuos, se han identificado pocos registros; la mayoría forman parte de investigaciones que buscan enriquecer la composición específica de las especies, principalmente en términos taxonómicos (Figura 11). Anélidos y poliquetos son ejemplos de grupos subestudiados, cuya documenta-



Figura 11: Planaria (*Pseudobiceros sp.*). Foto por: CONANP.

ción se ha limitado a la zona intermareal y sublitoral (Frontana-Uribe, 2002). Algunas investigaciones con inclinaciones ecológicas también han incluido anélidos y poliquetos en sus análisis; sin embargo, el papel de estos organismos en la estructura comunitaria de los arrecifes rocosos sigue siendo poco explorado (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007). Estos grupos son claramente poco estudiados y se requiere de investigaciones básicas, partiendo principalmente de la parte taxonómica, con la identificación y descripción de especies.

En general, el estudio de los invertebrados en el Archipiélago de Revillagigedo, presenta brechas de información importantes. Si bien las discrepancias en el número de especies, pueden ser atribuidas a las metodologías utilizadas, es importante retomar los estudios taxonómicos, que permitan enriquecer los inventarios de especies. El resultado de estas investigaciones es la base de estudios ecológicos y biogeográficos. Por otra parte, se requiere de esfuerzos uniformes en las investigaciones, ya que en el pasado algunos grupos han recibido más atención con respecto a otros.

Peces arrecifales

El Archipiélago de Revillagigedo es una zona con una gran abundancia de especies de peces arrecifales, lo que lo convierte en un importante ecosistema marino a nivel mundial (CONANP, 2019). Los estudios realizados se enfocan principalmente en taxonomía y biomasa de las comunidades de peces. Debido a su naturaleza oceánica, ubicación geográfica, e influencia de corrientes ecuatoriales, la ictiofauna se puede clasificar como tropical-subtropical (Castro-Aguirre et al., 2002). La diversidad de peces del archipiélago ha sido estudiada en conjunto con la diversidad de islas de Pacífico Oriental Tropical (Glynn et al., 1996; Robertson y Allen, 1996; Allen y Robertson, 1997). Del Moral-Flores et al. (2016) destacan que la diversidad de peces en estas islas supera a la de otras islas en el Pacífico mexicano y las islas oceánicas del Pacífico Oriental. No obstante, constituye solo el 13,2% del total de especies de México, siendo menor que la diversidad de las islas del Golfo de California (Espinosa-Pérez, 2014). En términos de biomasa de peces, su valor medio es equiparable a las biomásas encontradas en otras reservas oceánicas, y mayor que el 99% de los arrecifes en el mundo (Aburto-Oropeza et al., 2017; Figura 12B).

A pesar de que Revillagigedo no sea un sitio de alta biodiversidad en términos de riqueza de especies (Figura 13A), sus comunidades de peces arrecifales presentan un patrón de distribución de biomasa similar al de arrecifes no explotados comercialmente. Este patrón se caracteriza por una dominancia de niveles tróficos extremos como los piscívoros (p.ej. tiburones) y herbívoros, lo que le otorga una forma cóncava a la distribución de biomasa. Los arrecifes con esta configuración de biomasa se consideran como estables en términos ecológicos, es decir, existe un vínculo de energía más directo y eficiente entre los niveles tróficos inferiores y superiores (Graham et al., 2017; McCauley et al., 2018). Comparados con otros arrecifes rocosos, Revillagigedo presenta la mayor proporción de piscívoros sobre herbívoros, y sus depredadores tope representan poco más del 50% de la biomasa en la región, incluso mayor que en Cabo Pulmo, otro sitio de importancia en cuanto a arrecifes rocosos del pacífico mexicano (Figura 13B).

En relación a los listados taxonómicos, durante el año 2016 se publicaron dos estudios que describen la composición de especies y listado taxonómico de la ictiofauna presentes en el archipiélago, Del Moral-Flores et al. (2016) y Fourrière et al. (2016), donde las familias Serranidae, Muraenidae y Carangidae coinciden en ambas publicaciones como las más diversas. El listado taxonómico elaborado por Del Moral-Flores et al. (2016) toma como referencia trabajos anteriores (Jordan y McGregor, 1899; Snodgrass y Heller, 1905; Ricker, 1959; Castro-Aguirre et al., 2002; Chávez-Comparán et al., 2010), resultando en una composición taxonómica integrada por 366 especies tanto arrecifales como pelágicas, 241 géneros, 101 familias, 28 órdenes y tres clases. A nivel familia, la riqueza reportada se distribuye en Carangidae (20 especies), Serranidae (19 especies), y Muraenidae (18 especies). La composición de riqueza por isla se muestra en la Tabla III.

Paralelamente, Fourrière et al. (2016) publicaron su listado taxonómico, construido en referencia al trabajo de Castro-Aguirre et al. (2002), comple-

mentado a través de una revisión bibliográfica del período 2003-2015, y trabajo de campo en los años 1994, 1995, 1999, 2010, 2012 y 2013. Los autores confirmaron la presencia de 389 especies, 254 géneros, 102 familias, 27 órdenes y dos clases. Las familias con mayor riqueza de especies fueron Carangidae (23), Serranidae (21), Exocoetidae (20), Muraenidae (19), Labridae (16), Charcharhinidae (14), Pomacentridae (14), Scombridae (14) y Myctophidae (13). Al igual que la composición taxonómica anterior, se muestran tanto especies arrecifales como de ambientes pelágicos, sin embargo, Fourrière et al. (2016) estiman que 235 especies (60%) son peces de arrecife, mientras que 154 especies (39,6%) corresponden a otros ambientes como pelágicos o aguas profundas.

Los listados taxonómicos se encuentran sujetos a controversias. Renaud (2008) documenta la distribución geográfica de la lamprea del Pacífico, *Entosphenus tridentatus*, para la costa de México. El autor menciona que el registro más sureño de esta especie ocurre frente a la costa mexicana, en la Isla Clarión, y su nombre está registrado como *E. tridentatus*, aceptado por Nelson (2006) quien se basó en el estudio filogenético de Gill et al. (2003). Sin embargo, la lista de nombres publicada por la American Fisheries Society (AFS) (Nelson et al., 2004) reconoce *Lampetra tridentata* como el nombre científico correcto. El Comité de Nombres de la AFS se encarga de evaluar y corregir estas inconsistencias.

Debido al aislamiento geográfico del complejo insular, se han identificado entre 13 y 26 especies endémicas (Fourrière et al., 2016; Del Moral-Flores et al., 2016). Un ejemplo de endemismo es la especie *Acanthemblemaria mangognatha*. Esta especie pertenece a un género de blénidos del Pacífico Oriental Tropical, los cuales habitan pedúnculos vacíos de percebes. *A. mangognatha* presenta una hilera central de espinas interorbitales agrandada y mandíbulas inferiores de color naranja y púrpura (Hastings y Robertson, 1998). Otro efecto del aislamiento puede ocasionar diferenciación morfoló-

gica entre especies, como lo discutido para la especie *Bathygobius ramosus*, proveniente del género de gobios circun-tropicales *Bathygobius*, ya que presenta diferencias morfométricas considerables entre las poblaciones registradas en Revillagigedo, y aquellas encontradas en la región continental de México a Panamá (Miller y Stefanni, 2001). Entre los estudios más recientes destacan, los que utilizan técnicas moleculares para demostrar diferenciaciones genética y filogenética entre poblaciones de *Gobiesox adustus* o chupapiedra panámica entre las poblaciones de las islas de Revillagigedo, Golfo de California, la provincia panámica y la Isla de Cocos, sugiriendo que las poblaciones de la especie se originaron en la costa del Pacífico mexicano y fueron expandiéndose hacia el sur, a lo largo de la costa de América Central (Torres-Hernández et al., 2022). Y la descripción de nuevas especies como el labrido *Halichoeres sanchezi n. sp*, perteneciente al complejo de especies de *Halichoeres melanotis*, con quienes comparte un 2,4% de su material genético (Victor et al., 2024). La importancia de los hallazgos de endemismos y diferenciación morfológica o genética recae en su utilidad para la gestión y conservación de la biodiversidad marina en la región, así comprender más sobre la historia evolutiva de las especies marinas del Pacífico Oriental Tropical (Torres-Hernández et al., 2022; Víctor et al., 2024).

Las islas de Revillagigedo se ven dominadas por especies de peces pertenecientes a niveles tróficos (TL) entre 3 y 4, con un valor medio de 3,5, lo que significa que un alto porcentaje de la comunidad de ictiofauna corresponde a especies carnívoras. Los carnívoros inferiores representan 59% del total de individuos, seguidos de los depredadores tope (carnívoros superiores o piscívoros) con 19%, herbívoros (12%) y omnívoros (9,5%). Específicamente, en la Isla Socorro (Figura 14), los carnívoros de nivel inferior fueron más abundantes en los TL 3,4 (morenas, peces halcón y lábridos) y TL 3,8 (lubinas, jureles y peces escorpión); los herbívoros representaron una porción considerable de la comunidad. En Isla San Benedicto, las mayores proporciones

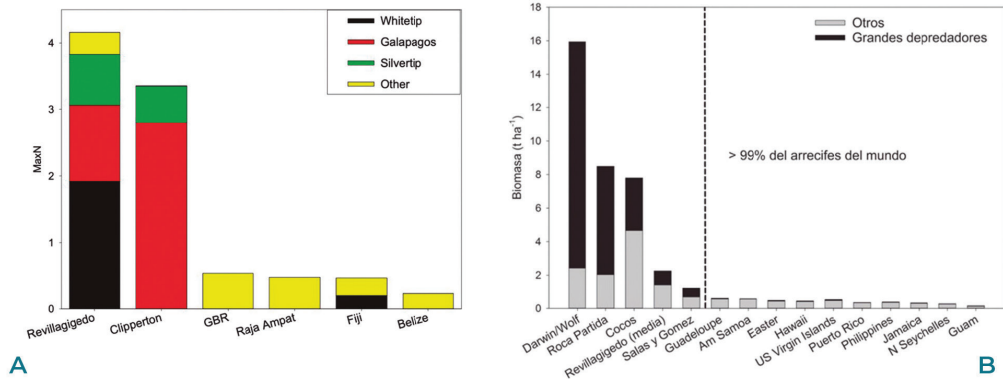


Figura 12: A) Abundancia de tiburones en las Islas Revillagigedo usando estaciones de vídeo remotas con carnada (BRUVS) en comparación con otras localidades a nivel global; MaxN = Número máximo de tiburones registrado en un fotograma individual; GBR = Gran Barrera de Coral Australiana. B) Biomasa de peces de arrecife en las Islas Revillagigedo en comparación con otros lugares a nivel mundial. Gráficas modificadas desde Aburto et al., 2017.

se encontraron en TL 2 (herbívoros) y TL 3,4-3,8 (carnívoros de nivel inferior), y TL 4, correspondiente a depredadores tope. En Roca Partida, el 70% de las abundancias estuvo representada por TL 3,8 y 4, es decir niveles tróficos superiores, mientras que los herbívoros representaron muy bajas abundancias (Fourrière et al., 2019). La dominancia de depredadores superiores en el área, coincide con la tendencia observada en otras áreas naturales protegidas de carácter oceánico como la Isla del Coco, Cabo de Palos e Islas Hormigas (Sánchez-Gómez, 2022).

Aunque la comunidad de peces se ve dominada por niveles tróficos superiores, el ensamble de especies es heterogéneo, lo que implica la existencia de una amplia variedad de especies con diferentes roles ecológicos que, a su vez, desarrollan diversas interacciones con el ecosistema (Velasco-Lozano et al., 2020). El mayor volumen funcional encontrado en los arrecifes rocosos del archipiélago puede ser atribuido a la alta presencia de elasmobranquios y especies transpacíficas, pues las características funcionales extremas en

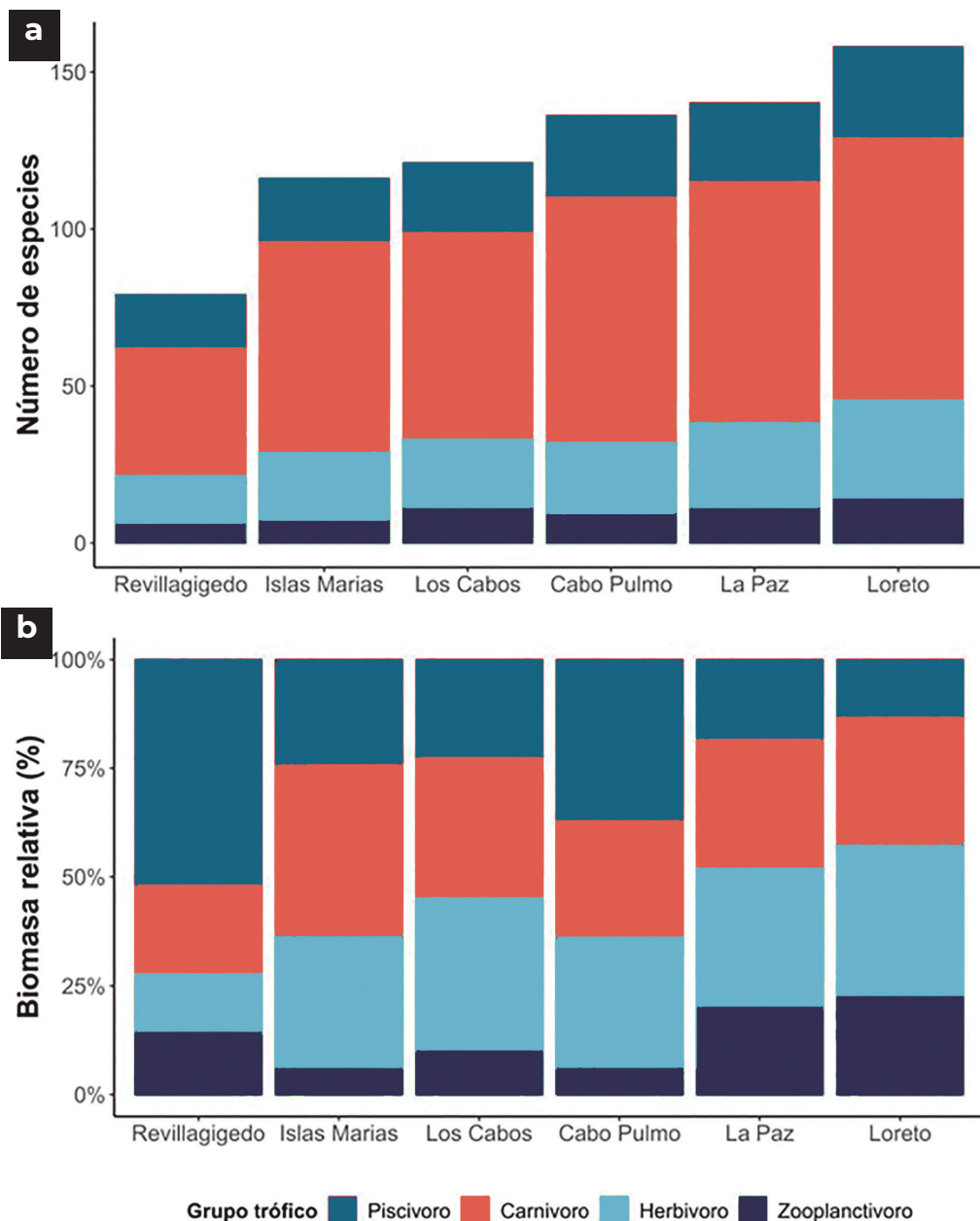


Figura 13: A) Riqueza de especies por grupo trófico comparado entre regiones. B) Biomasa relativa de peces por grupo trófico comparada entre regiones. Los datos utilizados en esta visualización provienen de registros históricos de monitoreo recopilados mediante la metodología ProMares en los Años 2006, 2016 y 2017.

los tiburones, en comparación con el resto de la ictiofauna, ocasiona una mayor heterogeneidad funcional en el ensamblaje (Velasco-Lozano et al., 2020). De manera general, los altos valores de diversidad funcional y dominancia de niveles tróficos superiores en Revillagigedo, sugieren un mejor estado de conservación respecto a otros arrecifes rocosos continentales (Fourrière et al., 2019; Velasco-Lozano et al., 2020).

Un ejemplo de estas interacciones funcionales son las estaciones de limpieza, desarrolladas entre especies limpiadoras (peces arrecifales) y especies clientes (peces pelágicos). La actividad consiste en que

el pez limpiador come los parásitos o heridas de los clientes, removiendo tejidos muertos, permitiendo facilitar la cicatrización de los tejidos. De acuerdo con Nicolás-Chávez (2022), un limpiador eficiente fue *Johnrandallia nigrirostris*, con un total de 16 especies de clientes, mientras que *Mobula birostris* y *Carcharhinus albimarginatus* fueron los clientes con más interacciones de limpieza (cuatro especies limpiadoras cada uno). Las interacciones entre limpiadores y clientes variaron en frecuencia y asociación según su ubicación. En las islas Socorro y San Benedicto, la relación más notable ocurre entre *Holacanthus clarionensis* y *M. birostris*. En Roca Partida, *J. nigrirostris* fue el limpiador con mayor número de clientes, donde destacan las interacciones que tuvo como limpiador de *Paranthias colonus* y *C. albimarginatus*. Además, se



Figura 14: Peces arrecifales en Isla Socorro.
Foto por: Erick Higuera.

Tabla III: Composición de riqueza de especies en el PNR (Del Moral-Flores et al., 2016).

Isla	Riqueza de Especies
Clarión	179
San Benedicto	128
Socorro	220
Roca Partida	62

observó una distribución diferencial de especies dominantes en el archipiélago, con mayor abundancia de especies pelágicas en Roca Partida y de especies arrecifales en Isla Socorro.

Una condición peculiar de las Islas Revillagigedo, es que de acuerdo al estudio de Aburto-Oropeza et al. (2017) donde se analizó la biomasa de peces, Roca Partida presentó una biomasa de 8,49 t/ha, convirtiéndola en una de las más altas en el mundo, equiparable con la Isla del Coco en Costa Rica, y superada solo por las islas Darwin y Wolf en la Reserva Marina de Galápagos. Las biomásas de Isla Socorro e Isla San Benedicto son 3,8 y 5,4 veces menores que la reportada para Roca Partida, respectivamente. El 30% de la biomasa total de peces costeros corresponde a depredadores tope, concordando con lo previamente mencionado, con un valor máximo en Roca Partida (75% de la biomasa). Los hallazgos publicados por el autor fueron comparados con los datos obtenidos por Hull et al. (2006), donde al cabo de una década no se encontraron diferencias significativas entre las tres islas respecto a sus valores de riqueza de especies, ni de abundancia media total, con la excepción de una reducción en la biomasa de peces en San Benedicto, probablemente ocasionada a una diferencia en el esfuerzo de muestreo.

Además de su importancia en biomasa de depredadores tope, Roca Partida es un sitio de refugio favorable para organismos juveniles, debido a su relieve submarino y escasa acumulación de materia orgánica, al menos en lo que respecta a la especie *Holacanthus clarionensis* (Ángel de Clarión) de acuerdo con el estudio de Barba-Jacinto (2018). Si bien Roca Partida, es zona de crianza importante, los individuos de mayor talla y peso promedio fueron observados en Isla Socorro, lo que sugiere que este es un sitio de alimenta-



Figura 15: Cochito cuadrulado (*Xanthichthys mento*). Foto por: Lissandra Sharleen.

ción para organismos adultos. De manera visual, San Benedicto fue categorizado como un sitio apropiado para la reproducción de la especie, pues cuenta con acantilados y grietas que aseguran el éxito reproductivo.

Los sitios de desove y de crianza juegan un papel fundamental en el incremento de la biomasa de peces. Aburto-Oropeza y Hull (2008) documentaron que, durante el mes de febrero de 2006, una gran agregación de desove de la especie *Dermatolepis dermatolepis* o mero de cuero se llevó a cabo en región del Boiler, un pequeño monte submarino del archipiélago. Previo a la agregación, la densidad promedio de *D. dermatolepis* reportada para el sitio fue de $0,40 \pm 0,23$ individuos por 100 m^2 , misma que aumentó durante el evento de desove a $3,60 \pm 1,45$ individuos por 100 m^2 . El mero de cuero es en realidad una especie rara, con comportamientos normalmente solitarios y en bajas densidades, de ahí que el evento de desove haya sido tan notable. Se han registrado agrupaciones de otras especies en El Boiler, como mantarrayas gigantes y tiburones, debido a la intensidad de las corrientes y olas.

El Archipiélago de Revillagigedo ha sido clasificado como un sitio potencial para la pesca de peces de ornato (Gijón-Díaz et al., 2017). Las especies de ornato son aquellas que por su atractivo o belleza, se capturan específicamente para mantenerse vivas dentro de acuarios. El ángel de Clarión, *Holocanthus clarionensis*, es la principal especie de ornato en la región, y se ha estimado que representa, por sí sola, hasta un 6% de las posibles ganancias de pesca de ornato en la región (Germain, 2014; Gijón-Díaz et al., 2017). Por tal motivo, en 2017 fue incluida en el listado de especies amenazadas de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora (CITES). Cabe mencionar que afuera del Golfo de California no se cuentan con pesquerías de ornato legales, de nuevo recalcando que los valores estimados son potenciales para Revillagigedo (Gijón-Díaz et al., 2017).

Por último, se menciona un descubrimiento notable ocurrido en marzo de 2016, en Isla Clarión. Durante una expedición científica, Valencia-Méndez et al. (2018) observaron un ejemplar de *Kyphosus sectatrix*, conocido también como chopas blanca, el cual presentaba una coloración inusual: un cuerpo completamente blanco. Esta condición se conoce bajo el término de albinismo parcial, ya que sus ojos aún presentaban pigmentación negra, en contraposición al *xantismo*, o patrón de coloración con manchas o amarillas, comúnmente observado en poblaciones de *K. sectatrix*. Este hallazgo es el primer registro de albinismo parcial de *K. sectatrix* para el Pacífico mexicano.

La comunidad de ictiofauna dentro del PNR ha recibido particular atención en cuanto a estudios de taxonomía y sistemática (Figura 1). Si bien dichos estudios llegan a coincidir en los niveles taxonómicos superiores (nivel familia), aún existen diferencias a nivel especie. Por lo que se requiere de revisiones a los estudios taxonómicos liderada por expertos. Otros ámbitos de estudio que pueden contribuir a mejorar el entendimiento de la dinámica de la ictiofauna, son las investigaciones enfocadas en cambio climático y aspectos ecológicos, como la funcionalidad de las especies, que evidencian la vulnerabilidad y riesgos dentro del PNR. Eliminar estos huecos de informa-

ción puede contribuir a orientar los planes de manejo y conservación. La mayoría de los estudios arrecifales en el Archipiélago de Revillagigedo se han enfocado en los arrecifes someros. En los últimos años han surgido investigaciones enfocadas en la exploración del océano a grandes profundidades. Desafortunadamente este tipo de exploraciones son limitadas, ya que por su naturaleza son complejas y costosas (Raineault et al., 2018, 2019; Levin, 2003) La mayoría de ellas han empleado metodologías que involucran el uso de vehículos operados de manera remota (ROV y DROPcams), para documentar y comparar la diversidad de especies y la composición de comunidades de peces e invertebrados entre las islas del archipiélago, y también con otras regiones del Océano Pacífico, como Clipperton, Galápagos o el Golfo de California (Giddens et al., 2019; Hollarsmith et al., 2020 Velasco-Lozano et al., 2020; Serratos-Barajas, 2022).

Mar profundo

Los ecosistemas de mar profundo se extienden por debajo de los 30 m de profundidad (Ramirez-Llodra y Billet, 2006). La zona mesofótica se extiende, aproximadamente, desde los 30 a los 150 m de profundidad, donde aún hay incidencia de luz solar, lo que permite el establecimiento de comunidades dominadas principalmente por corales, esponjas y algas (Figura 16, Figura 17; Pyle y Copus, 2019). En Revillagigedo, esta zona ha sido explorada hasta los 81 m de profundidad. Se registraron al menos ocho géneros de macroalgas e invertebrados, principalmente abanicos de coral y coral negro (Hollarsmith et al., 2020). Las comunidades de peces de la zona mesofótica, muestran un 80% de coincidencias con respecto a estudios de zonas someras (Chavéz-Comparán et al., 2010). Hasta el momento se han identificado 73 especies (8 de ellas solo a nivel de género): 65 peces óseos (25 familias y 47 géneros) y 8 cartilagosos (tres familias y cinco géneros) (Velasco-Lozano et al., 2020).

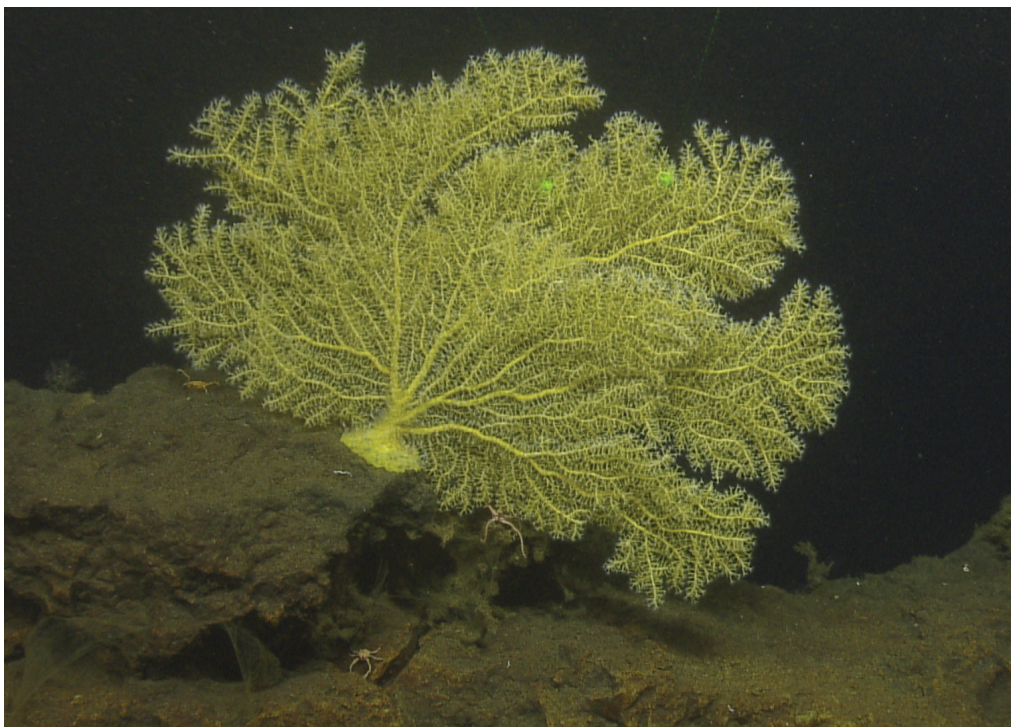


Figura 16: Octocoral (*Paramuricea sp*) sobre fondos de lava. Foto por: Ocean Exploration Trust.

La zona batial se extiende por debajo de los 200 m de profundidad, se trata de una región con poca o nula penetración de luz solar, donde la temperatura desciende respecto a la profundidad, y llega a disminuir a valores cercanos a los 2 °C (Ramirez-Llodra y Billet, 2006). Sin embargo, existen zonas de transición, entre los 200 y 1 000 m de profundidad, con suficiente incidencia de luz para permitir la visión (Priede, 2017). Este tipo de hábitats suelen ser receptores de nutrientes provenientes de aguas superficiales, lo que da lugar a ecosistemas ricos y productivos que albergan una diversidad única (Tsuchiya y Talley, 1998; Fiedler y Talley, 2006). Sin embargo, no todas las regiones se caracterizan por lo anterior. En su mayoría, la fauna de aguas profundas se enfrenta constantemente al desafío de obtener energía de fuentes indirectas, por lo que han desarrollado adaptaciones que les

permiten pasar una gran parte de su vida en aguas profundas. Por ejemplo, algunas especies de peces producen huevos con la capacidad de flotar para ascender hasta sitios con mayor disponibilidad de nutrientes. Así como existen especies afines a las profundidades, existen otras que pueden descender considerablemente, sin que esto las convierta en fauna local, por lo que definir los límites de distribución vertical de las especies puede resultar complicado (Priede, 2017).

Tras la aplicación de índices ecológicos tradicionales, las comunidades de peces mostraron un ensamblaje diferente entre las islas, donde Revillagigedo posee una menor cantidad de familias de peces, en comparación con otras islas oceánicas y regiones continentales como la Bahía de La Paz. Sin embargo, denota similitudes con la fauna de Clipperton (Giddens et al., 2019). Al considerar factores ambientales, los resultados muestran diferencias en los ensamblajes de comunidades de peces. Giddens et al. (2019), por

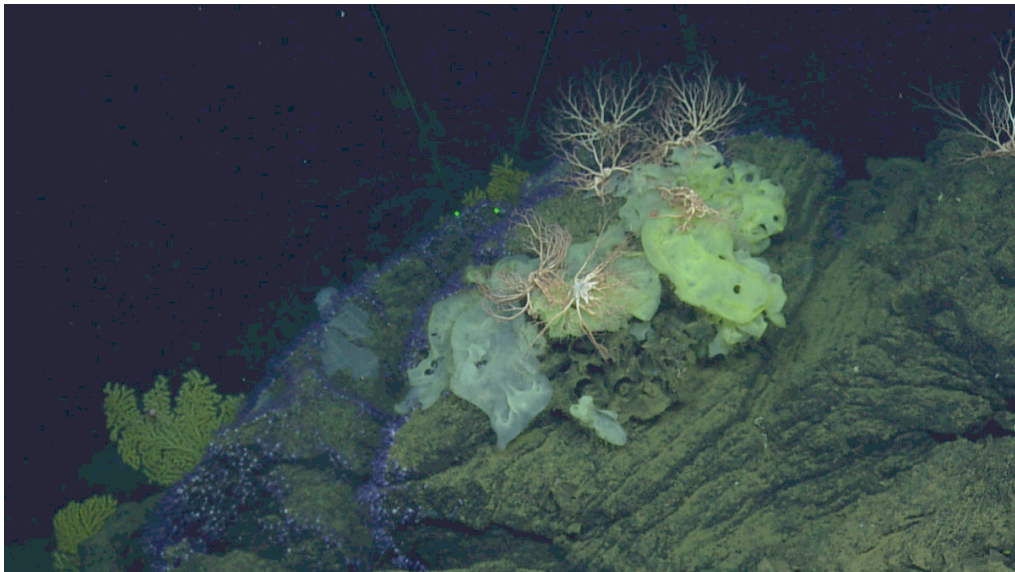


Figura 17: Comunidad bentónica de Isla Socorro conformada por esponjas, octocorales y ofiuros canasta. Foto por: *Ocean Exploration Trust*.

ejemplo, no considera el tipo de fondo como un factor determinante en la diversidad de peces de la zona batial, debido a su amplio rango de movilidad (Ekman, 1953; Pineda, 1993; Stevens, 1996; Smith y Brown, 2002); mientras que, el modelo de Velasco-Lozano (2020) señala al tipo de fondo como un factor determinante para la diversidad, en la zona mesofótica.

Complementando lo anterior, la batimetría y la cantidad de oxígeno disuelto guardan una correlación positiva con la riqueza de especies. Por ejemplo, en áreas donde el fondo oceánico describe crestas y picos, se registró una mayor diversidad de peces (Leitner et al., 2017), mientras que, los valores medios anuales de oxígeno disuelto derivados de los intervalos de profundidad, indican que muchas de las comunidades biológicas muestreadas habrían estado en condiciones de hipoxia grave ($<0,2 \text{ ml}^{-1}$), esto dificulta su supervivencia y por lo tanto disminuye la diversidad, no obstante, los taxones grandes son más sensibles que los pequeños a la hipoxia (Levin, 2003). En el caso de los invertebrados, su capacidad de alimentación a través de endosimbiontes quimioautótrofos, que generan energía a partir de reacciones químicas, sintetizando compuestos orgánicos a partir de sustancias inorgánicas (Raineault et al., 2018; Vohsen et al., 2020), la zona de mínimo oxígeno, puede convertirse en un hábitat diverso bajo condiciones hipóxicas (Serratos-Barajas, 2022).

Por otra parte, los índices ecológicos indican que estas comunidades de invertebrados en Revillagigedo son significativamente menos diversas con respecto a otras islas oceánicas (Giddens et al., 2019). Algunos de los valores señalan que los arrecifes mesofóticos del conjunto oceánico se encuentran en mejor estado de conservación que los del conjunto continental (Velasco-Lozano, 2020). Además, el grupo ha demostrado mayor afinidad por hábitats de fondo duro, donde su diversidad es considerablemente mayor, con respecto a los fondos blandos (Giddens et al., 2019). Este hallazgo es consistente con la bien documentada asociación positiva entre la diversidad de

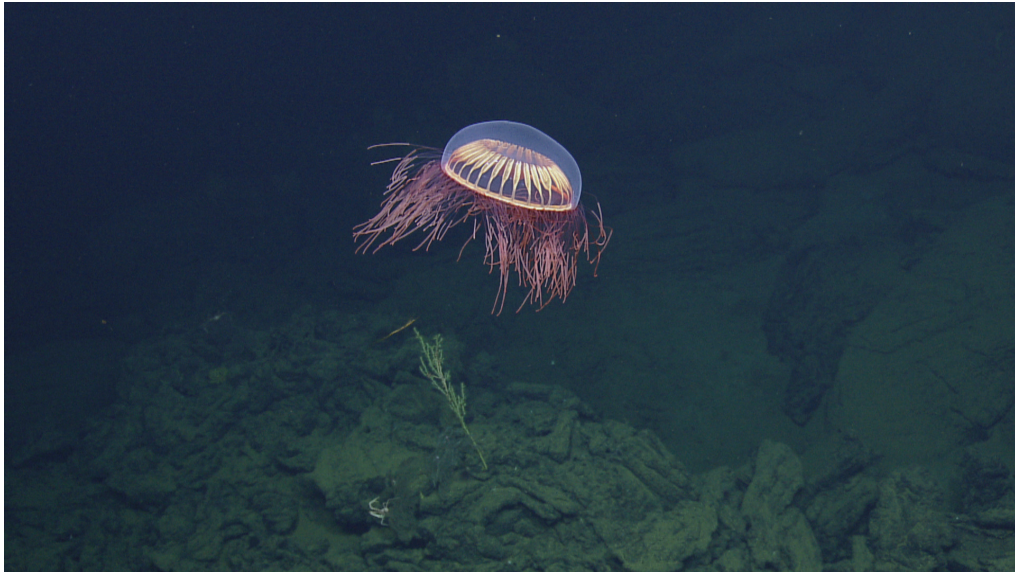


Figura 18: Hidromedusa (*Halitrephes maasi*) en Isla Socorro. Foto por: Ocean Exploration Trust.

fauna bentónica de baja movilidad y las medidas de heterogeneidad del hábitat (Etter y Grassle, 1992; Leduc et al., 2012).

En el estudio más reciente, que incluyó la exploración de estructuras volcánicas en dos de las cuatro islas (San Benedicto y Socorro) se documentó la diversidad de cnidarios tanto en la columna de agua como en hábitats bentónicos, y se describió hasta el nivel de morfotipos, debido a la dificultad de identificar caracteres morfológicos en los videos (Figura 18). La riqueza de especies en la columna de agua se limitó a tres ejemplares, pertenecientes a los órdenes Semaestomeae, Limnomedusae y Narcomedusae, registrados en un rango de profundidad entre 683 y 1 421 m. En contraste, dentro de los hábitats bentónicos se observaron 18 ejemplares: cuatro del orden Actinaria, seis del orden Alcyonacea, cinco del orden Scleractinia, dos del orden Antipatharia y uno del orden Pennatulacea. Los registros se efectuaron en el intervalo de profundidad de 339 a 1 383 m (Serratos-Barajas, 2022).

El incremento en los estudios de este tipo de hábitats es crucial para la conservación del ambiente. En primer lugar, porque se ha observado que la riqueza de especies de invertebrados sésiles incrementa conforme a la profundidad contribuyendo a la complejidad del sistema (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Serratos-Barajas, 2022). También, se ha considerado a estos hábitats como refugios potenciales para especies de importancia comercial ante el creciente impacto de disturbios en arrecifes someros (Hollarsmith et al., 2020; Velasco-Lozano, 2020).

Referencias

- Aburto-Oropeza, O., y Balart, E. F. (2001). Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine ecology*, 22(4), 283-305.
- Aburto-Oropeza, O., y Hull, P. M. (2008). A probable spawning aggregation of the leather bass *Dermatolepis dermatolepis* (Boulenger) in the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 73(1), 288-295.
- Aburto-Oropeza, O., Ballesteros, E., Ezcurra, E., Friedlander, A., Henning, B., Hoyos, M., Johnson, A.F., Mascareñas-Osorio, I., Mayorga, J.S., Muñoz, A., Salinas L.P., Sánchez-Órtiz, C., Thompson, C. y Sala, E. (2017). Archipiélago de Revillagigedo: Biodiversidad, Amenazas y Necesidades de Conservación.
- Abbott, I.A. (1967). Studies in some foliose red algae of the Pacific coast. I. Cryptonemiaceae. *J. Phycol.* 3(3): 139-149.
- Abbott, I.A. y G.J. Hollenberg. (1976). *Marine algae of distributions of Pacific benthic algae from Alaska to California*. Stanford University Press, Stanford, California, 827 pp.
- Agnesi, S., Annunziatellis, A., Chaniotis, P., Mo, G., Korpinen, S., Snoj, L., y Reker, J. (2020). Spatial analysis of marine protected area networks in Europe's seas III. ETC/ICM Technical Report, 3(2020), 40.
- Allen, G. R. y Robertson, R. (1997). An annotated checklist of the fishes of Clipperton Atoll, tropical eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 45(2), 813-843.
- Alva-Campbell, Y., Floeter, S. R., Robertson, D. R., Bellwood, D. R., y Bernardi, G. (2010). Molecular phylogenetics and evolution of *Holacanthus* angelfishes (Pomacanthidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 56(1), 456-461.

- Anderson, C. A., Durham, J. W., Shepard, F. P., Natland, M. L., y Reville, R. (1950). 1940 EW Scripps cruise to the Gulf of California (Vol. 43). Geological Society of America.
- Aristeo-Hernández J. (2011). Contribución al estudio de la diversidad de moluscos (Gasterópodos) de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. [Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Aswani, S., Basurto, X., Ferse, S., Glaser, M., Campbell, L., Cinner, J. E., y Christie, P. (2018). Marine resource management and conservation in the Anthropocene. *Environmental Conservation*, 45(2), 192-202.
- Ayala-Bocos, A., Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, M. D., Walther-Mendoza, M., y de Lara, V. C. F. (2011). New records and range extensions of *Astrodictyum panamense* (Ophiuroidea: Gorgonocephalidae) in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 4, e46.
- Ayala-Bocos, A., Hoyos-Padilla, M., García-Benito, D., y Martínez-Castillo, V. (2015). New record of the frogfish *Fowlerichthys avalonis* (Actinopterygii, Antennariidae) at the oceanic Revillagigedo Archipelago, west Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 8, e57.
- Bautista-Romero, J., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, D., y Lluch-Cota, S. (1994). Aspectos generales de la fauna marina en Ortega Rubio A. y Castellanos-Vera (editores). *La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo. Publ. Espec*, 8, 247-275.
- Barba-Jacinto, A. D. (2018). *Biología poblacional del Ángel Clarión (Holacanthus clarionensis Gilbert, 1890) en el Archipiélago de Revillagigedo. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.*
- Bedolla, Y. (2007). *Caracterización ecológica de la comunidad de macroinvertebrados marinos submareales rocosos del Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS, México.*
- Bell, J. J. (2007). Contrasting patterns of species and functional composition of coral reef sponge assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 339, 73-81.
- Bell, J. J., y Smith, D. (2004). Ecology of sponge assemblages (Porifera) in the Wakatobi region, south-east Sulawesi, Indonesia: richness and abundance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(3), 581-591.
- Bevilacqua, S., Airoidi, L., Ballesteros, E., Benedetti-Cecchi, L., Boero, F., Bulleri, F., y Terlizzi, A. (2021). Mediterranean rocky reefs in the Anthropocene: Present status and future concerns. *Advances in Marine Biology*, 89, 1-51.
- Bonilla Flores, Mauricio. (2014). "Aspectos zoogeográficos de los crustáceos (stomatopoda, decapoda) del Archipiélago de Revillagigedo". (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Bravo, G., Livore, J. P., y Bigatti, G. (2020). The importance of surface orientation in biodiversity monitoring protocols: The case of Patagonian rocky reefs. *Frontiers in Marine Science*, 7, 578595.
- Briones-Fourzán, P., y Hendrickx, M. E. (2022). Ecology and diversity of marine decapod crustaceans. *Diversity*, 14(8), 614.
- Brusca, R., Moore, W., y Shuster, S. (2016). *Invertebrates* (3rd ed., pp. 265-326). Sunderland, Massachusetts (USA): Sinauer Associates Inc.
- Carter, A. L., Wilson, A. M. W., Bello, M., Hoyos-Padilla, E. M., Inall, M. E., Ketchum, J. T., y Tudhope, A. W. (2020). Assessing opportunities to support coral reef climate change refugia in MPAs: A case study at the Revillagigedo Archipelago. *Marine Policy*, 112, 103769.
- Caso, M. E. (1962). Estudios sobre equinodermos de México: Contribución al conocimiento de los equinodermos de las Islas Revillagigedo. *Anales del Instituto de Biología*, XXXIII, 294-329.
- Castro-Aguirre, J. L., Balart, E. F., y Lozano-Vilano, M. L. (2002). The ichthyofauna of the Islas Revillagigedo and their zoogeographical relationships with comments about its origin and evolution. *Libro Jubilar en Honor al Dr. Salvador Contreras Balderas*. UANL, México, 153-170.
- Chan, G.L. (1974). Report on biological observations of the Revillagigedos expeditions. NAUI Bio-marine Exploration Seminar. College of Main. Kentfield, California, USA. 41.
- Chávez, M.L. (1980). Distribución del género *Padina* en las costas de México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. (Méx.)* 23: 45-51.
- Chávez-Comparán, J. C., Patiño Barragán, M., Calderón Riveroll, G., Lezama Cervantes, C., Lara Chávez, B., Ibarra Casillas, M., y Bautista Laureano, S. (2010). Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima, México. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 1(27): 72-78.
- Chávez-Hernández, E., y Bretado-Aguirre, J. (1990). Contribución al conocimiento de los gasterópodos macroscópicos litorales de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Mem VIII Simp Int Biol Mar, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México*, 150-155.
- CITES. (2018). Checklist of CITES Species. Recuperado de <http://checklist.cites.org/#/en>
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2019). Programa de Manejo. *Parque Nacional Revillagigedo*. Comisión de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.

- Cruz-Barraza, J. A., Carballo, J. L., Bautista-Guerrero, E., y Nava, H. (2011). New species of excavating sponges (Porifera: Demospongiae) on coral reefs from the Mexican Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(5), 999-1013.
- Dawson, E. Y. (1944). The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pac. Exp.* 3 (10): 189-464.
- Dawson, E.Y. (1946). Lista de las algas marinas de la costa pacífica de México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 7: 167- 215.
- Dawson, E.Y. (1949). Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. *Allan Hancock Found. Publ. Occ. Pap.* 7: 1-105.
- Dawson, E.Y. (1953a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoideae subf. Corallinoideae. *Allan Hancock Pac. Exped.* 17(1): 1-239.
- Dawson, E.Y. (1953b). Resumen de las investigaciones recientes sobre algas marinas de la costa pacífica de México, con una sinopsis de la literatura, sinonimia y distribución de las especies descritas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 13: 97-197.
- Dawson, E.Y. (1954a). The marine flora of Isla San Benedicto following the volcanic eruption of 1952-1953. *Allan Hancock Occas. Pap.* 16: 1-25 pp.
- Dawson, E.Y. (1954b). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 2. Cryptonemiales (cont.). *Allan Hancock Pac. Exped.* 17(2): 241-397.
- Dawson, E.Y. (1954c). Notes on Pacific coast marine algae. VI. Wasmann. *J. Biol.* 11: 323-353.
- Dawson, E.Y. (1957). Notes on eastern Pacific insular marine algae. Galapagos Clipperton islands, San Benedicto Island, Alijos Rocks. *Los Angeles Cty. Mus. Contr. Sci.* 8: 1-8.
- Dawson, E.Y. (1959). Marine algae from the 1958 cruise of the *Stella Polaris* in the Gulf of California. *Los Angeles Cty. Mus. Contr. Sci.* 27: 1-39.
- Dawson, E.Y. (1960a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pac. Nat.* 2 (1): 1-125.
- Dawson, E.Y. (1960b). New records of marine algae from Pacific México and Central America. *Pac. Nat.* 1(19-20): 31-52.
- Dawson, E.Y. (1960c). New records of sublittoral marine plants from Baja California. *Pac, Nat.* 1: 3-29.
- Dawson, E.Y. (1961a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. *Pac. Nat.* 2: 191-343.
- Dawson, E.Y. (1961b). A guide to the literature and distributions of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands. *Pac. Sci.* 15: 370-461.

- Dawson, E.Y. (1962). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae*. Allan Hancock Pac. Exped. 26: 1-27.
- Dawson, E.Y. (1963a). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 6. Rhodymeniales*. Nova Hedwig. 5: 437-476.
- Dawson, E.Y. (1963b). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 8. Ceramiales: Dasyaceae, Rhodomelaceae*. Nova Hedwig. 6: 401-481.
- Dayton, P.K. (1971). *Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community*. Ecol. Monogr., 41: 351-389.
- Deichmann, E. (1937). *The Templeton Crocker Expedition LX. Holothurians from the Gulf of California, the west coast of Lower California and Clarion Island*. Zoologica 22: 161-176
- Del Moral-Flores, L. F., Negrete, J. M. G., y Camacho, A. F. G. (2016). *Peces del archipiélago de las Islas Revillagigedo: una actualización sistemática y biogeográfica*. Biocyt: Biología, Ciencia y Tecnología, 9(33), 596-619.
- Denny, M. (1995). *Predicting physical disturbance: mechanistic approaches to the study of survivorship on wave-swept shores*. Ecological Monographs, 65(4), 371-418.
- Durham, J. W., Barnard, J. L. (1952). *Stony Corals of the Eastern Pacific, Collected by the Velero III and Velero IV (Vol. 16, No. 1)*. University of Southern California Press.
- Ekman, S. (1953). *Zoogeography of the Sea, Vol. 9*. London: Sidgwick and Jackson.
- Emerson, W. K. (1978). *Mollusks with Indo-Pacific faunal affinities in the eastern Pacific Ocean*. Nautilus, 92, 91-96
- Emerson, W. K. (1995). *A zoogeographic summary of the marine mollusks of the Revillagigedo Islands (Tropical Eastern Pacific Ocean)*. Festivus, 27, 3-18.
- Espinosa-Pérez, H. (2014). *Biodiversidad de peces en México*. Revista Mexicana de Biodiversidad, Suplemento 85, S450-S459.
- Etter, R. J., y Grassle, J. F. (1992). *Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity*. Nature 360:576.
- Fernández-Rivera, M.F.J., Díaz-Mora, E., Précoma-de la Mora, M., Hernández-Velasco, A., y Aya-la-Bocos, A. (2021). *Northernmost occurrence and geographic distribution of Scyllarides astori Holthuis, 1960 (Scyllaridae) in the Eastern Tropical Pacific*. Nauplius, 29, e2021045.
- Ferreira, J.A. (1983). *The chiton fauna of the Revillagigedo Archipelago Mexico*. The Veliger, 25, 307-322
- Fiedler, P., y Talley, L. (2006). *Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review*. Progress In Oceanography, 69(2-4), 143-180. doi:10.1016/j.pocean.2006.03.008

- Fourriere, M., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Ketchum, J. A., y Chávez-Comparan, J. C. (2016). Checklist and analysis of completeness of the reef fish fauna of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Zootaxa*, 4150(4), 436-466.
- Fourrière, M., Reyes-Bonilla, H., Galván-Villa, C. M., Ayala Bocos, A., y Rodríguez-Zaragoza, F.A. (2019). Reef fish structure assemblages in oceanic islands of the eastern tropical Pacific: Revillagigedo Archipelago and Clipperton atoll. *Marine Ecology*, 40(3), e12539.
- Frontana-Uribe, S. C. (2002). Contribución al conocimiento de la composición faunística de los anélidos poliquetos y equinodermos asociados a sustratos duros de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México (Vol. 595, No. F7). (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Galván, D. E., Botto, F., Parma, A. M., Bandieri, L., Mohamed, N., y Iribarne, O. O. (2009). Food partitioning and spatial subsidy in shelter-limited fishes inhabiting patchy reefs of Patagonia. *Journal of Fish Biology*, 75(10), 2585-2605.
- Galván-Villa, C. M., Rubio-Barbosa, E., y Martínez-Melo, A. (2018). Riqueza y distribución de equinoideos irregulares (Echinoidea: Cassiduloida, Clypeasteroidea, Holasteroidea y Spatangoida) del Pacífico central mexicano. *Hidrobiológica*, 28(1), 83-91.
- Germain, N. (2014). Factibilidad de la pesquería de ornato y co-manejo sostenible en áreas costeras e insulares. (Tesis de Doctorado). Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- Giddens, J., Goodell, W., Friedlander, A., Salinas-de-León, P., Shepard, C., Henning, B., y Turchik, A. (2019). Patterns in bathyal demersal biodiversity and community composition around archipelagos in the Tropical Eastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 6, 388.
- Gijón-Díaz, D., Reyes-Bonilla, H., Guerrero-Izquierdo, T. P., y Melo, F. J. F. R. (2017). Potencial económico de la captura de peces de ornato bajo protección federal en México. *Revista de Biología Tropical*, 65(1), 195-210.
- Gill, H. S., C. B. Renaud, F. Chapleau, R. L. Mayden, y I. C. Potter. (2003). Phylogeny of living parasitic lampreys (Petromyzontiformes) based on morphological data. *Copeia* 2003(4): 687-703.
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., y Wellington, G. M. (1996). Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, 15, 71-99.
- Glynn, P. W., y Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral reefs*, 19, 1-23.

- González-Nakawaga, O., y Sánchez-Nava, S. (1986). Nota de moluscos como fauna de acompañamiento de crustáceos de la Isla Clarión, México. *Investigaciones Oceanográficas Baja California*, 3(1), 153-182.
- Graham, L.E. y L.W. Wilcox. (2000). *Algae*. Prentice Hall, Nueva Jersey, 640 p.
- Graham, N. A. J., McClanahan, T. R., MacNeil, M. A., Wilson, S. K., Cinner, J. E., Huchery, C., y Holmes, T. H. (2017). Human Disruption of Coral Reef Trophic Structure. *Current Biology*, 27(2), 231-236.
- Granja-Fernández, R., Maya-Alvarado, B., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Troncoso, A., Solís-Marín, F. A., y Sotelo-Casas, R. C. (2021). Echinoderms (Echinodermata) from the Central Mexican Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 69, 219-253.
- Gunderson, L. H., C.S. Holling; L. Pritchard y G.D. Peterson. (1997). Resilience in ecosystems, institutions, and societies *Beijer Discussion Paper Series, Number 95. Beijer International Institute of Ecological Economics, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, Sweden.*
- Guzmán Méndez, I. A. (2009). Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Hastings, P. A., y Robertson, D. R. (1998). *Acanthemblemaria atrata* and *Acanthemblemaria mangognatha*, new species of eastern Pacific barnacle blennies (Chaenopsidae) from Isla del Coco, Costa Rica, and Islas Revillagigedo, Mexico, and their relationships with other barnacle blennies. *Revue française d'aquariologie (Nancy)*, 25(3-4), 107-118.
- Hermosillo, A., y Gosliner, T. M. (2008). The opisthobranch fauna of Archipelago de Revillagigedo, Mexican Pacific. *Festivus*, 40, 25-34.
- Hernández-Aguilera, J. L. (1998). On a collection of thalassinids (Crustacea: Decapoda) from the Pacific coast of Mexico, with description of a new species of the genus *Biffarius*. *Ciencias Marinas*, 24(3), 303-312.
- Hernández Aguilera, J. L. (2004). Crustáceos de aguas someras del archipiélago de Revillagigedo y su relación con islas y zonas adyacentes del Pacífico tropical mexicano: Stomatopoda y Decapoda: Thalassinidea, Palinura, Anomura y Brachyura. (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Herrero-Pérezrul, M. D., Ramírez-Ortíz, G., Rosales-Estrada, M., y Reyes-Bonilla, H. (2015). Densidad poblacional y distribución espacial de erizos de mar (Echinodermata: Echinoidea) en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Revista de Biología Tropical*, 63, 221-232.

- Hillis, L.W. (1958). A revision of the genus *Halimeda* (Order Siphonales). *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 6: 321-403.
- Hoffman-Ramirez, Z. S. (2017). *Esponjas marinas verongidas (Porifera: Verongiida) del Norte del Pacífico Mexicano y Golfo de California. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur.*
- Holguín-Quiñones, O. E. (1994). *Comunidades marinas bentónicas. A. Ortega R. y A. Castellanos v.(eds.). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera, Archipiélago de Revillagigedo, México. Publ, (8), 225-245.*
- Holguín-Quiñones O. y González A. (1989). *Moluscos de la franja costera del estado de Oaxaca, México. Sec. De Educ. Públ., IPN. Cent. Interdisc. Cienc. Mars. Atlas CICIMAR No. 7, 221 pp.*
- Holguín-Quiñones O. y González A. (1994). *Moluscos de la franja costera de Michoacán, Colima y Jalisco, México, IPN, 155 pp.*
- Holguín-Quiñones, E., y Michel-Morfín, J. E. (2002). *Distribution, density and length-weight relationship of Chiton articulatus Sowerby, 1832 (Mollusca-Polyplacophora) on Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Mexico. Journal of Shellfish Research, 21(1), 239-241.*
- Holguín-Quiñones, O. E., y Michel-Morfín, J. E. (2006). *Population structure and accompanying biota of the snail Turbo (Callopona) funiculosus (Gastropoda: Turbinidae), on Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. Revista de biología tropical, 54(4), 1079-1084.*
- Holguín-Quiñones, O. E., Mille-Pagaza, S., y Pérez-Chi, A. (1992). *Resultado de las campañas de muestreo de 1991 para el estudio del bentos marino de Isla Socorro, Revillagigedo, Colima. México. Zool. Informa, 24, 120.*
- Hollarsmith, J. A., Ramírez-Ortiz, G., Winquist, T., Velasco-Lozano, M., DuBois, K., Reyes-Bonilla, H., y Grosholz, E. D. (2020). *Habitats and fish communities at mesophotic depths in the Mexican Pacific. Journal of Biogeography.*
- Hollenberg, G.J. (1942). *An account of the species of Polysiphonia on the Pacific coast of North America. I. Oligosiphonia. Amer. J. Bot. 29(9): 772-785.*
- Hollenberg, G.J. (1948). *Notes on Pacific coast marine algae. Madroño 9(5): 155-162*
- Hollenberg, G.J. y Dawson E.Y. (1961). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 5. The genus Polysiphonia. Pac. Nat. 2: 345-375.*
- Hollenberg, G.J. y J. Norris. (1977). *The red algae Polysiphonia (Rhodomelaceae) in the northern Gulf of California. Smithson. Contr. Mar. Sci. 1: 1-21.*

- Honey-Escandón, M., Solís-Marín, F. A., y Laguarda-Figueras, A. (2008). Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 57-73.
- Huerta-Múzquiz, L. y A. M. Garza-Barrientos. (1975). Contribución al conocimiento de la flora marina de las islas Socorro y San Benedicto del archipiélago Revillagigedo, Colima, México. *Bol. Inf. Inst. Bot., Universidad de Guadalajara*, 2(4): 4-16.
- Huerta, M.L. (1978). Vegetación marina litoral. In Rzedowski, J. (edit.). *Vegetación de México*. pp 328-340. Editorial Limusa, México, D.F.
- Hull, P., Aburto, O., Bedolla, Y., Nash, F., Cramer, K., y Murray, S. (2006). *An Ecological And Economic Baseline For The Revillagigedo Archipelago Biosphere Reserve, Mexico*. 45. Scripps Institution of Oceanography.
- Jordan, D. S., y McGregor, R. C. (1899). List of fishes collected at the Revillagigedo Archipelago and neighboring islands. *Report of commissioner of fish and fisheries*. 24: 271-284.
- Keen, A. M. (1971). *Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru*. 2d ed. Stanford University Press.
- Ketchum, J.T. y H. Reyes Bonilla. (1997). Biogeography of hermatypic corals of the Archipiélago Revillagigedo, México. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., Panamá 1*: 471-476.
- Ketchum, J.T. (1998). *Comunidades coralinas del Archipiélago de Revillagigedo, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México. 167 p.
- Ketchum, J. T. y Reyes-Bonilla, H. (2001). Taxonomy and distribution of the hermatypic corals (Scleractinia) of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 49(3-4), 803-848.
- Landa-Jaime, V., Michel-Morfin, E., Arciniega-Flores, J., Castillo-Vasgasmachuca, S. y Saucedo-Lozano, M. (2013). Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84 (4): 1121-1136.
- Leduc, D., Rowden, A. A., Probert, P. K., Pilditch, C. A., Nodder, S. D., Vanreusel, A., et al. (2012). Further evidence for the effect of particle-size diversity on deep-sea benthic biodiversity. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 63, 164-169.
- Leitner, A. B., Neuheimer, A. B., Donlon, E., Smith, C. R., y Drazen, J. C. (2017). Environmental and bathymetric influences on abyssal bait-attending communities of the Clarion Clipperton Zone. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 125, 65-80.
- León-Tejera, H., Serviere-Zaragoza, E., y Gonzalez-Gonzalez, J. (1996). Affinities of the marine flora of the Revillagigedo islands, México. *Hydrobiologia*, 326, 159-168.

- Lévi, C., P. Laboute, G. Bargibant y J.L. Menou. (1998). *Sponges of the New Caledonian Lagoon*. Orstom Éditions. Paris, (33):1-214.
- Levin, L. A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 41, 1-45.
- Lluch-Cota, S.E., Lluch-Cota, D.B., Lluch-Belda D. y Bautista Romero J. (1994). *Oceanografía en Ortega Rubio A. y Castellanos- Vera A. (editores). La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo. Publ. Espec, 8, 247-275.*
- Lynam, C. P., Llope, M., Möllmann, C., Helauouët, P., Bayliss-Brown, G. A., y Stenseth, N. C. (2017). Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(8), 1952-1957.
- Luna Salguero, B. M. (2010) *Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (echinodermata: asteroidea) en arrecifes coralinos y rocosos del Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.*
- Maya Alvarado, B. (2022). *Variación espacial de los equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) someros del Pacífico mexicano: Análisis multiescala de la diversidad y rareza de especies [Tesis de maestría, Universidad de Guadalajara]. Repositorio Institucional de la Universidad de Guadalajara.*
- McCauley, D. J., Gellner, G., Martinez, N. D., Williams, R. J., Sandin, S. A., Micheli, F., Mumbi, P. J. y McCann, K. S. (2018). On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities. *Ecology Letters*, 21(3), 439-454.
- Mille-Pagaza, S., Pérez-Chi, A. y Holguin-Quiñones, O. E. (1994). Fauna malacológica bentónica del litoral de Isla Socorro, Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas*, 20(4), 467-486.
- Mille-Pagaza, S., Carrillo-Laguna, J., Pérez-Chi, A., y Sánchez-Salazar, M. E. (2002). Abundancia y diversidad de los invertebrados litorales de Isla Socorro, Archipiélago Revillagigedo, México. *Revista de biología tropical*, 50(1), 97-105.
- Mille-Pagaza, S., Pérez-Chi, A., y Sánchez-Salazar, M. E. (2003). Littoral decapods of Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de biología tropical*, 51(1), 175-182.
- Miller PJ, y Stefanni S. (2001). The eastern Pacific species of *Bathygobius* (Perciformes: Gobiidae). *Rev Biol Trop.* 2001 Jul;49 Suppl 1:141-56.
- Mora, C., Aburto-Oropeza, O., Ayala Bocos, A., Ayotte, P. M., Banks, S., Bauman, A. G., y Zapata, F. A. (2011). Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. *PLoS biology*, 9(4), e1000606.

- Nelson, J. S., E. J. Crossman, H. Espinosa-Pérez, L. T. Findley, C. R. Gilbert, R. N. Lea, y J. D. Williams. (2004). *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico*, 6th edition. Bethesda, American Fisheries Society Special Publication 29, ix + 386 p.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world*, 4th edition. Hoboken, John Wiley and Sons, xix + 624 p.
- Nicolás-Chávez, A. (2022). *Interacciones de limpieza y estructura de la comunidad de peces en arrecifes rocosos del archipiélago de Revillagigedo*. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 79 pp.
- Norris, J.N. (1985). *Studies on Gracilaria Grev. (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the Gulf of California, Mexico*. Pp: 123-135, En Abbott, I.A. y J.N Norris (eds.), *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species*, California Sea Grant College Program.
- Norris, J.N. y H.W. Johansen. (1981). *Articulated coralline algae of the Gulf of California, Mexico*. I. *Amphiroa Lamouroux*. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.* 9: 1-29.
- Ochoa-López, E., Reyes-Bonilla, H., y Ketchum, J. M. (1998). *Daños por sedimentación a las comunidades coralinas del sur de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México*. *Ciencias Marinas*, 24(2), 233-240.
- Olvera-Moreno, U.A. (2015). *Descripción de una nueva especie de abanico de mar del género Eugorgia (Cnidaria: Octocorallia: Gorgoniidae) del Archipiélago Revillagigedo, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Olvera, U., Hernández, O., Sánchez, C., y Gómez-Gutiérrez, J. (2018). *Two new endemic species of Gorgoniidae (Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) from Revillagigedo Archipelago, Mexico*. *Zootaxa*, 4442(4), 523-538.
- Ortega, M.M., J. Ruiz-Cárdenas y M.G. Oliva-Martínez. (1986). *La vegetación sumergida de la laguna de Agiabampo, Sonora-Sinaloa*. *An. Inst. Biol., UNAM, ser. Bot.* 57: 59-108.
- Ortega-Rubio A. y Castellanos-Vera A. (1994). *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C.
- Palmerín-Serrano, P. N., Tavera, J., Espinoza, E., Angulo, A., Martínez-Gómez, J. E., González-Acosta, A. F., y Domínguez-Domínguez, O. (2021). *Evolutionary history of the reef fish Anisotremus interruptus (Perciformes: Haemulidae) throughout the Tropical Eastern Pacific*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(1), 148-162.
- Pang, R. K. (1973). *Coral Reef Project—Papers in Memory of Dr. Thomas F. Goreau*. 9. *The Ecology of Some Jamaican Excavating Sponges*. *Bulletin of Marine Science*, 23(2), 227-243.

- Paz García, D. A. (2015). *Variación genética y morfológica de los corales Pocillopora (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico Oriental.*
- Pedroche, F.F., P.C. Silva, L.E. Aguilar-Rosas, K.M. Dreckmann y R. Aguilar-Rosas. (2005). *Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota.* Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, University of California, Universidad Autónoma de Baja California. Mexicali, Baja California, México.
- Pedroche, P. F., P.C. Silva, L.E. Aguilar Rosas, K.M. Dreckmann y R. Aguilar Rosas. (2008). *Catálogo de las algas bentónicas del Pacífico de México II. Phaeophycota.*
- Perdomo-Cruz, M. (2023). *Relación de longitud-peso de peces del intermareal rocoso de Isla Socorro, Parque Nacional Revillagigedo. Tesis doctoral. Universidad Autónoma Metropolitana..*
- Pyle, R. L., y Copus, J. M. (2019). *Mesophotic coral ecosystems: introduction and overview. Mesophotic coral ecosystems, 3-27.*
- Pineda, J. (1993). *Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. Deep Sea Res. 40, 2179–2192.*
- Pinzon J.H. (2017). *Insights from the Application of Genetics on Pocillopora-Symbiodinium Associations in the Eastern Tropical Pacific, pp. 421–433.*
- Priede, I. G. (2017). *Deep-Sea Fishes: Biology, Diversity, Ecology and Fisheries.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Quimbayo, J. P., Dias, M. S., Kulbicki, M., Mendes, T. C., Lamb, R. W., Johnson, A. F., Floeter, S. R. (2019). *Determinants of reef fish assemblages in tropical Oceanic islands. Ecography, 42(1), 77-87.*
- Raineault, N.A, Flanders, J. y Bowman, A. (2018). *New frontiers in ocean exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2017 field season. Oceanography 31(1).*
- Raineault, N. (2019). *New frontiers in ocean exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2018 field season.*
- Rafter, P. A., Sanchez, S. C., Ferguson, J., Carriquiry, J. D., Druffel, E. R., Villaescusa, J. A., y Southon, J. R. (2017). *Eastern tropical North Pacific coral radiocarbon reveals North Pacific Gyre Oscillation (NPGO) variability. Quaternary Science Reviews, 160, 108-115.*
- Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F. y Dominici-Arosamena, A. (2017). *Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. Marine Ecology, 38(4), e12447.*

- Ramirez-Llodra, E., y Billet, S., (2006). Ecosistemas de las profundidades marinas: Reservorio privilegiado de la biodiversidad y desafíos tecnológicos, en: Duarte, C. (Ed.), *Exploración de la biodiversidad marina, desafíos tecnológicos y científicos*. Fundación BBVA, p. 73.
- Rathbun, M. J. (1918). *The grapsoid crabs of America*. *Bulletin of Smithsonian Institution United States National Museum*, 97: 1-447.
- Rathbun, M. J. (1930). *The cancrivora crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae*. *Bulletin of Smithsonian Institution United States National Museum*, 152: 1-864.
- Rathbun, M. J. (1935). *Preliminary descriptions of seven new species of Oxistomatous and Allied crabs*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 48: 1-4
- Rathbun, M. J. (1937). *The Oxistomatous and Allied crabs of America*. *Bulletin of the United States National Museum*, 166: 1-272.
- Renaud, C. (2008). *Petromyzontidae, Entosphenus tridentatus: southern distribution record, Isla Clarión, Revillagigedo Archipelago, Mexico*. *Check List*, 4(1), 82-85.
- Reyes-Bonilla, H., y Carriquiry, J. D. (1994). *Range extension of Psammocora superficialis (Scleractinia: Thamnasteriidae) to Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Colima, México*. *Revista de biología tropical*, 42(1-2), 383-384.
- Reyes-Bonilla, H. (1995). *Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) from Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipelago, México*. *Revista de Investigación Científica UABCS* 6 (1), 29-38.
- Reyes-Bonilla, H. y López-Pérez, A. (1998). *Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México*. *Ciencias Marinas*, 24(2), 211-224.
- Reyes-Bonilla, H. (1999). *Additions to the summary of marine mollusks of the Islas Revillagigedo (Tropical Eastern Pacific Ocean, Mexico)*. *Festivus*, 31, 31-40.
- Reyes Bonilla, H., Pérez Vívar, T. L., y Ketchum Mejía, J. T. (1999). *Distribución geográfica y depredación de Porites lobata (Anthozoa: Scleractinia) en la costa occidental de México*. *Revista de biología tropical*, 47(1-2), 273-279.
- Ricker, K. E. (1959). *Fishes collected from the Revillagigedo Islands during the 1954-1958 cruises of the 'Marjjean'*. *Mus. Contr. Inst. Fish. Univ. Br. Columb. No. 4: 1-10*.
- Robertson, D. R., y Allen, G. R. (1996). *Zoogeography of the shorefish fauna of Clipperton Atoll*. *Coral Reefs*, 15, 121-131.
- Rojas-Montiel, B., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L. E., Ramírez-Ortiz, G., López-Pérez, A., Hernández, L., y Rivera-Melo, F. J. (2020). *Echinoderm functional diversity does not correlate with the protection level of marine protected areas in the Mexican Pacific*. *Biodiversity and Conservation*, 29, 1871-1896.

- Ruíz Robinson, N. M. (2018). *Sistemática de las especies de algas coralinas (corallinophycidae, rhodophyta) formadoras de mantos de rodolitos en el Pacífico Tropical oriental.*
- Rützler, K. (1975). *The role of burrowing sponges in bioerosion. Oecologia, 19(3), 203-216.*
- 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. Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, México.*
- Sánchez-Rodríguez, A., Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Jiménez-Esquivel, V. M., and Hinojosa-Arango, G. (2015). *Rocky Reefs: Preserving Biodiversity for the Benefit of the Communities in the Aquarium of the World. Ethnobiology of corals and coral reefs, 177-208.*
- Sanvicente-Añorve, L., Salgado-Ugarte, I., Hermoso-Salazar, M., y Solís-Weiss, V. (2010). *Carapace relative growth of Trapezia Latreille, 1828 (Decapoda, Brachyura), crabs that are symbionts of hard corals, from Clipperton atoll and the Revillagigedo islands: ecological and zoogeographical implications. Crustaceana, 83(11), 1371-1383.*
- Serratos Barajas, A. (2022). *Cnidarios en el Pacífico Oriental Tropical: Archipiélago de Revillagigedo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.*
- Serviere-Zaragoza, E., Riosmena-Rodríguez, R., León-Tejera, H. y González-González, J. (2007). *Distribución espacial de macroalgas marinas en las Islas Revillagigedo, México. Ciencia y Mar 11 (31):3-13.*
- Setchell, W.A. (1937). *The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences, 1932. No. 34. Report on the Sargassums. Proc. Calif. Acad. Sci. (ser. IV) 22(5): 127-158.*
- Setchell W.A. y N.L. Gardner. (1930). *Marine algae of the Revillagigedo Islands Expedition in 1925. Proc. Calif. Acad. Sci. 19(11): 19-215.*
- Setchell, W.A. y N.L. Gardner. (1937). *The Templeton Crocker Expedition of California Academy of Sciences, 1932. No. 31. A preliminary report on the algae. Proc. Calif. Acad. Sci. 22(2): 65-98.*
- Smith, K. F., y Brown, J. H. (2002). *Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. Glob. Ecol. Biogeogr. 11, 313-322.*
- Snodgrass, R.E. y E. Heller. (1905). *Papers from the Hopkins-Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XVII. Shore fishes of the Revillagigedo, Clipperton, Cocos and Galapagos Island. Proc. Wash. Acad. Sci. 6: 333-427.*
- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., y Honey-Escandón, M. (2014). *Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México. Revista mexicana de biodiversidad, 85, 441-449.*

- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., Honey-Escandón, M. B., Luján, L. L., Zúñiga-Arellano, B., Ochoa, A. A. C., y Chong, M. E. D. (2018). Equinodermos (Echinodermata) de México:: Estado actual del conocimiento de su biodiversidad, biogeografía, estudios bioquímicos y nuevos descubrimientos arqueozoológicos. *Biología y Sociedad*, 1(2), 6-21.
- Spalding, M. D., y Grenfell, A. M. (1997). New estimates of global and regional coral reef areas. *Coral reefs*, 16, 225-230.
- Squires, D. F. (1959). Corals and coral reefs in the Gulf of California. *American Museum of Natural History*.
- Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., et al. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ. Conserv.* 29, 436-459.
- Stephens Jr, J. S., Larson, R. J., y Pondella II, D. J. (2006). Rocky reefs and kelp beds. The ecology of marine fishes: California and adjacent waters. *University of California Press, Berkeley*, 227-252.
- Stevens, G. C. (1996). Extending rapoport's rule to Pacific marine fishes. *J. Biogeogr.* 23, 149-154.
- Strong, A. M., y Hanna, G. D. (1930). Marine mollusca of the Revillagigedo Island, Mexico (Vol. 19). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 4, 7-12.
- Taylor, W.R. (1945). Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pac. Exped.* 12: 1-528.
- Torres-Hernández, E., Betancourt-Resendes, I., Solís-Guzmán, M. G., Robertson, D. R., Angulo, A., Martínez-Gómez, J. E., Espinoza, E., y Domínguez-Domínguez, O. (2022). Phylogeography and evolutionary history of the Panamic Clingfish *Gobiesox adustus* in the Tropical Eastern Pacific. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 173, 107496.
- Tsuchiya, M., y Talley, L. D. (1998). A Pacific hydrographic section at 88° W: Water-property distribution. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C6), 12899-12918.
- Underwood, A. J., y Chapman, M. G. (1998). Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Marine and Freshwater Research*, 49(3), 241-254.
- Valencia-Méndez, O., Domínguez-Domínguez, O., López-Pérez, A., Martínez-Gómez, J. E., y Ayala-Bocos, A. (2018). Partial albinism in the Revillagigedo sea chub *Kyphosus sectatrix* (Perciformes: Kyphosidae) from Clarion Island, Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(2), 572-576.
- Valdez-Cibrián, A., Díaz-Santana-Iturrios, M., Landa-Jaime, V., y Michel-Morfín, J. E. (2020). First detection of an ocellate octopus in the Revillagigedos ecoregion, a biodiversity hotspot located in the Tropical East Pacific Province. *ZooKeys*, 986, 81.

- Velasco-Lozano, M. F., Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., y Hollarsmith, J. A. (2020). Fish assemblages at mesophotic depths in the Pacific: a comparison between continental and oceanic islands of Mexico. *Ciencias Marinas*, 46(4), 321–342.
- Vega Juárez, C. (2012). *Composición y afinidades biogeográficas de esponjas (Demospongiae) asociadas a comunidades coralinas del Pacífico mexicano (Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional.*
- Víctor B.C., Frable B.W. y Ludt W.B. (2024). *Halichoeres sanchezi n. sp., a new wrasse from the Revillagigedo Archipelago of Mexico, tropical eastern Pacific Ocean (Teleostei: Labridae).* PeerJ 12:e16828
- Villaescusa, J. A., y Carriquiry, J. D. (2004). Calibration of Sr/Ca and Mg/Ca paleothermometers in coral *Porites* sp. from San Benedicto Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Ciencias marinas*, 30(4), 603-618.
- Vohsen, S. A., Gruber-Vodicka, H. R., Osman, E. O., Saxton, M. A., Joye, S. B., Dubilier, N., y Baums, I. B. (2020). Deep-sea corals near cold seeps associate with chemoautotrophic bacteria that are related to the symbionts of cold seep and hydrothermal vent mussels. *BioRxiv*, 2020-02.
- Wilkinson, C.R. y P. Fay. (1979). Nitrogen fixation in coral reef sponges with symbiotic cyanobacteria. *Nature (London)*, 179:527-529.
- Witman JD, Dayton PK (2001). Rocky subtidal communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay M (eds) *Marine community ecology*. Sinauer Press, Sunderland, MA, pp 339–366
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., et al. (2006). Impacts of biodiversity Loss on Ocean ecosystem services. *Science* 314, 787–790.
- Yáñez-Villanueva, B. A., Durán González, A., Conejeros, C., Diupotex, M. E., Novoa, Y. Y. I., Estrada Galicia, D. E., y de Moura, R. B. (2022). *Holothuria (Lessonothuria) coronata* sp. nov. (Echinodermata, Holothuroidea), a new species of sea cucumber from Socorro Island, México. *ZooKeys*, 1095, 1-12.
- Zarzychny, K. M., Rius, M., Williams, S. T., y Fenberg, P. B. (2023). The ecological and evolutionary consequences of tropicalisation. *Trends in Ecology and Evolution*.
- Ziesenhenné, F. C. (1937). *Echinoderms from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island*. New York Zoological Society.

4



Megafauna en Revillagigedo: investigación, riesgos y rumbo futuro

Erica Carone¹,
Lorena Citlalli Magallón Flores¹,
Eduardo Reséndiz^{2,3},
Jorge Urbán Ramírez⁴,
James Ketchum^{5,6,7},
Edgar Mauricio Hoyos Padilla^{5,7},
Luis Medrano González⁸

- ¹Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A. C., Calle del Pirata 450, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.
- ²Departamento Académico de Ciencia Animal y Conservación del Hábitat, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur km 5.5, El Mezquitito 19-B, 23080 La Paz, Baja California Sur, México.
- ³Health Assesments in Sea Turtles from Baja California Sur (HastBCS), Villa Ballena 330, Villas del Encanto, 23085 La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁴Programa de Investigación de Mamíferos Marinos, Departamento de Ciencias Marinas y Costeras, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., 23080, México.
- ⁵Pelagios Kakunjá A.C., Sinaloa 1540, Las Garzas, 23070, La Paz, México.
- ⁶Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), 23096 La Paz, México.
- ⁷MigraMar, Bodega Bay, California, Estados Unidos.
- ⁸Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán; México, DF. México. 04510.

[Página anterior](#): Tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) en la Isla Socorro. Foto por: Erick Higuera.

Introducción

La megafauna marina abarca una diversidad de especies, incluyendo mamíferos marinos, osteíctios de gran tamaño, condriictios y tortugas marinas. Aunque ciertas aves acuáticas, como los albatros, podrían considerarse parte de la megafauna marina, se omiten en este capítulo y se tratarán en una sección posterior. Muchas especies de megafauna actúan como superdepredadoras, regulando las poblaciones de sus presas y ejerciendo influencia en la distribución y el comportamiento de otras especies, promoviendo así la biodiversidad (Musick, 1999). Además, organismos como las ballenas desempeñan un papel importante en el ciclo de nutrientes al concentrar y reciclar eficientemente los mismos a través de su alimentación y excreción, lo que contribuye significativamente a la productividad primaria y sostiene la red alimentaria marina (Ratnarajah et al., 2014). La megafauna marina, con sus características ontogenéticas e historias de vida marcadas por migraciones extensas e interacciones en diversos ecosistemas, actúa como importante bioindicador, siendo sensible a estresores ambientales y antrópicos (Aguirre y Lutz, 2004; Perrault et al., 2017). Dada su multifacética contribución ecológica, la conservación de la megafauna marina es crucial, ya que su degradación o pérdida podría desencadenar efectos en cascada en el ecosistema marino (Pimiento et al., 2020).

Las islas oceánicas son hábitats clave en los ciclos de vida de la megafauna marina, albergando una variedad de hábitats que incluyen zonas costeras, arrecifes de coral y aguas profundas. Las áreas protegidas alrededor de estas islas facilitan comportamientos clave como el apareamiento, la lactancia y la anidación. Además, el “efecto de masa de isla” induce perturbaciones

en el flujo oceánico, lo que influye en la formación de zonas de surgencia y convergencia (Mann y Lazier, 1991), aumentando la productividad primaria y proporcionando oportunidades de alimentación para la fauna marina. Las islas oceánicas albergan una amplia variedad de especies, desde aquellas que residen permanentemente en la zona hasta aquellas que las visitan estacionalmente durante sus migraciones de larga distancia. La presencia de estas especies, junto con los efectos del entorno insular, crea un ecosistema único y rico en biodiversidad.

El Archipiélago de Revillagigedo, declarado Patrimonio Natural de la Humanidad por la UNESCO el 17 de julio de 2016, destaca como un punto crucial para la megafauna marina, albergando numerosas especies de mamíferos marinos, tortugas marinas, tiburones y grandes peces depredadores. Esta rica biodiversidad ha contribuido a convertirlo en un lugar único que atrae a visitantes y científicos de todo el mundo, fortaleciendo así su importancia tanto ecológica como científica (Figura 1).

Amenazas

Numerosas especies de megafauna marina se encuentran en un estado crítico de conservación (Lascelles et al., 2014). Características como la baja fecundidad, la alta longevidad, el crecimiento lento y la madurez tardía las vuelven particularmente susceptibles a la explotación y obstaculizan su rápida recuperación poblacional (Temple et al., 2018). Estas especies, a menudo consideradas “carismáticas”, actúan como “especies emblemáticas”, capturando la atención del público y ganando apoyo para iniciativas de conservación más amplias. Además, pueden servir como “especies paraguas”, las cuales son especies que requieren de grandes extensiones para el mantenimiento de poblaciones mínimas viables debido a sus características biológicas o ecológicas. Estas especies son seleccionadas para su protección con el objetivo de

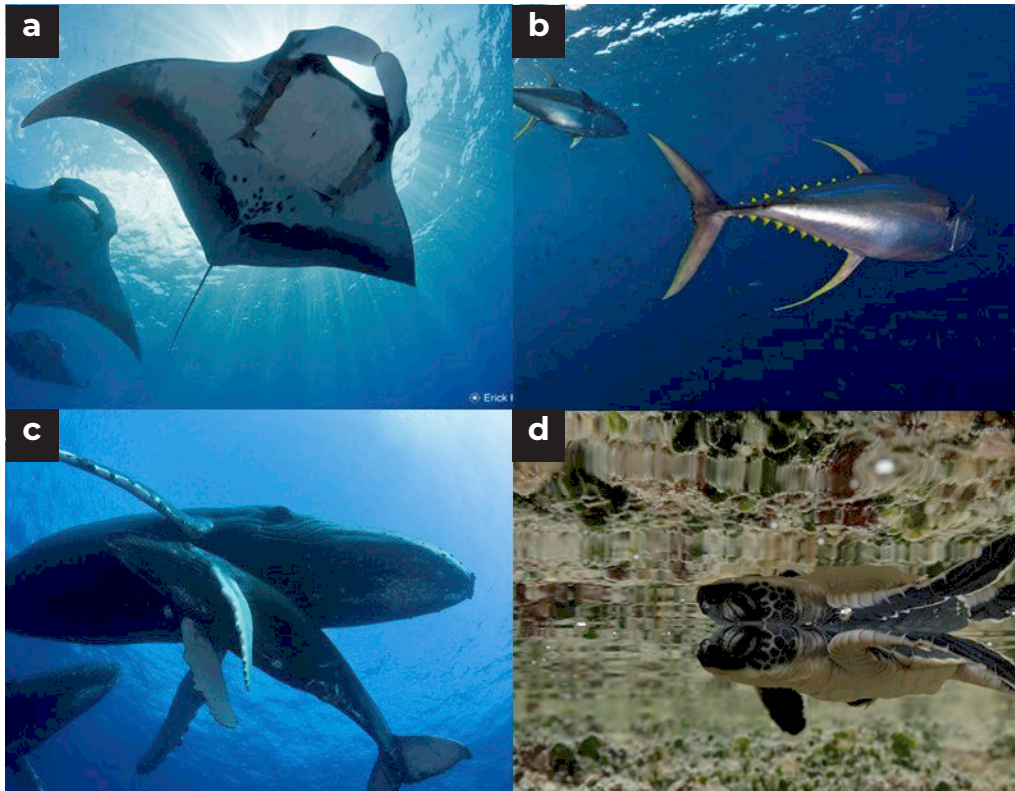


Figura 1: Ejemplos de megafauna marina en el Archipiélago de Revillagigedo: Foto A, B y C por Erick Higuera; Foto D por Héctor Hernández.

conservar un hábitat o un ecosistema en su conjunto, lo que indirectamente puede beneficiar a muchas otras especies que comparten el mismo entorno (Sergio et al., 2008; Catalá, 2011).

En algunos países, ha habido un cambio en la percepción y uso de la megafauna marina, pasando de actividades extractivas como la pesca o la caza a actividades no extractivas como la observación de la vida silvestre. Aunque inicialmente el enfoque se ha centrado en los mamíferos marinos, especialmente los cetáceos, las tendencias recientes han ampliado la atención hacia especies históricamente percibidas de manera negativa, como los elasmobranchios (Mazzoldi et al., 2019). Sin embargo, las amenazas a este grupo

continúan siendo impulsadas por actividades humanas, como la pérdida de hábitat, la contaminación y la captura incidental en aparejos de pesca.

Dadas las importantes funciones ecológicas que desempeñan las islas oceánicas en los ecosistemas pelágicos, y sus endemismos, se han establecido varias Áreas Marinas Protegidas (AMPs) en las aguas circundantes. Ejemplos notables incluyen las AMPs alrededor de las Islas Galápagos, Raja Ampat y la Isla del Coco, que han implementado medidas específicas para conservar la megafauna marina única. Sin embargo, la eficacia de estas medidas de protección puede variar debido a factores como la aplicación, la financiación y la cooperación local. En este contexto, el AMP de Revillagigedo actúa como santuario para especies amenazadas como el tiburón ballena (*Rhincodon typus*), clasificado como en peligro en la Lista Roja de la UICN, y el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*), catalogado como en peligro crítico, ambos ampliamente afectados por la pesca comercial (Rigby et al., 2009; Aldana-Moreno et al., 2019). Además, el archipiélago sirve como hábitat para la tortuga verde del Pacífico Oriental (*Chelonia mydas*), otra especie clasificada como en peligro de extinción. Esta especie enfrenta numerosas amenazas antrópicas en el Océano Pacífico, incluyendo el enredo en aparejos de pesca, la degradación del hábitat y la captura selectiva. Es importante destacar también la captura intencional para consumo y tráfico ilegal, que implica diversos productos y subproductos de esta tortuga como caparazón, piel, carne y huevos (Wallace et al., 2023). Las playas de las islas Clarión y Socorro dentro del archipiélago han sido identificadas como sitios críticos de anidación para esta especie (Argueta-Valadez, 1994; Holroyd y Trefry, 2010), subrayando la importancia de proteger esta región para su supervivencia en el Océano Pacífico oriental. Sin embargo, aunque las medidas de protección en estas áreas pueden mitigar eficazmente las amenazas directas que afectan a las especies de megafauna marina, a menudo proporcionan una resiliencia limitada frente a desafíos más amplios, como la contaminación. Por ejemplo, un estudio de

referencia sobre contaminación plástica en el Archipiélago de Revillagigedo ha revelado un promedio de 4,8 plásticos/1000 m² en 47 muestras recolectadas con una red manta, corroborando hallazgos de otros estudios globales sobre plásticos flotantes en hábitats marinos (Pelamatti et al., 2021).

Retos y potencial de conservación del turismo

En los últimos años, varias especies de megafauna marina han emergido como atracciones destacadas en numerosos sitios alrededor del mundo, contribuyendo así a las economías locales y nacionales. La observación de estos animales en sus hábitats naturales, ya sea desde embarcaciones o mediante el snorkel y el buceo submarino, ha generado una mayor conciencia pública sobre la importancia de su conservación. Esto ha resultado en una transición del uso extractivo a uno no extractivo de la megafauna marina (Cater, 2008; McIvor, 2022). México se encuentra entre los diez principales destinos mundiales para el avistamiento de ballenas y se ha consolidado como un lugar codiciado para la industria del buceo con tiburones. En este sentido, el AMP de Revillagigedo es un destino popular para el ecoturismo marino, atrayendo anualmente entre 2 000 y 3 500 visitantes (CONANP, 2019). Con un enfoque principal en el buceo, las actividades turísticas resaltan los encuentros con la carismática megafauna, incluyendo mantas gigantes, diversas especies de tiburones y bancos de atunes. La temporada de buceo en el archipiélago se extiende de noviembre a junio, con una pausa durante los meses de verano debido a la temporada de huracanes del Pacífico Oriental Tropical. En cuanto a los cetáceos y las tortugas, no hay un turismo específico en torno a ellos en el archipiélago, y los avistamientos son predominantemente oportunistas. Es relevante destacar que, de enero a marzo, las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) son avistadas con frecuencia alrededor de las islas, durante la

navegación o el buceo. Además, las redes sociales están llenas de imágenes y videos que capturan a los turistas buceando con toninas (*Tursiops truncatus*).

Debido a la lejanía del archipiélago y a los desafíos asociados con la organización de campañas de monitoreo a largo plazo, el turismo de buceo en la región ha comenzado a atraer una mayor atención académica. Los operadores turísticos y los buzos recreativos están colaborando con los investigadores en proyectos de ciencia ciudadana para fortalecer el monitoreo y la comprensión de las poblaciones de megafauna marina en esta región. Como resultado, existen numerosos proyectos en los que participan los ciudadanos para contribuir a las bases de datos de fotoidentificación de especies como mantas gigantes, tiburones ballena, delfines y ballenas jorobadas. La participación comunitaria es crucial; no solo genera cambios positivos en las actitudes de los turistas y mejora la comprensión de las especies, sino que también facilita la implementación de futuras estrategias de conservación y planes de manejo.

Sin embargo, además de producir cambios positivos en términos de conciencia de conservación, crecimiento económico y oportunidades de investigación, el turismo puede tener impactos negativos en estas especies. Investigaciones realizadas en diferentes partes del mundo están destacando cómo la gestión inadecuada de las actividades puede afectar negativamente tanto el comportamiento como la fisiología de estos organismos. Por ejemplo, varios estudios informan que la presencia de embarcaciones turísticas genera cambios a corto plazo en las tasas respiratorias y metabólicas, las direcciones de nado, el tiempo de buceo, la alimentación y la sincronización en algunas especies de tiburones, mamíferos marinos y tortugas (Au y Perryman, 1982; Evans et al., 1992; Allen y Read, 2000; Hastie et al., 2003; Barnett et al., 2016; Griffin et al., 2017). Además, el tráfico de embarcaciones relacionado con el turismo puede aumentar el riesgo de colisiones con la megafauna marina, lo

que provoca lesiones o muertes. Por ejemplo, en el norte de Quintana Roo, México, una región conocida por ser un destino popular de observación de megafauna marina, una estimación basada en seis años de registros ha revelado que al menos el 30% de los tiburones ballena observados presentaban algún tipo de lesión de origen antrópico (De la Parra-Venegas et al., 2016).

En el Archipiélago de Revillagigedo se han establecido medidas regulatorias generales para mitigar los impactos antropogénicos sobre la megafauna marina y viceversa. Por ejemplo, la Regla 34 del programa de manejo del Parque Nacional Revillagigedo estipula que, en presencia de ballenas, especialmente con crías, se debe evitar lanzarse o iniciar un buceo para su avistamiento (CONANP, 2019). Además, la Regla 44 estipula que, para el caso de la observación de eventos predatorios conocidos como comeríos, las personas deben evitar nadar o bucear dentro del comerío, manteniendo una distancia prudente y utilizando traje de neopreno en todo momento (CONANP, 2019). También se debe mantener una distancia prudente y llevar traje de neopreno en todo momento. Respecto a la investigación sobre el impacto del ecoturismo en la megafauna marina del archipiélago, los estudios existentes se encuentran principalmente en fase piloto y arrojan resultados preliminares. Por ejemplo, un estudio sobre el impacto del buceo recreativo en la abundancia de tiburones ha señalado que el número de buzos presentes en un entorno determinado no muestra una correlación estadísticamente significativa con la abundancia de tiburones. Sin embargo, en dicho estudio se ha observado que es más probable avistar grupos de tiburones más grandes cuando el número de buzos es inferior a siete (Cacho-Movellan, 2022). Otro estudio ha constatado que la manta gigante exhibe una mayor tendencia a cesar comportamientos negativos cuando se encuentra en presencia de buzos pasivos, lo que sugiere una adaptación de estos animales a la presencia humana (Gómez García et al., 2021). Además, en la misma especie se ha encontrado evidencia sobre la respuesta al estrés oxidativo, con una elevación

estadísticamente significativa durante los períodos de turismo reducido en comparación con los períodos de alta actividad turística (Hernández-Navarro et al., 2023). En el contexto de la investigación sobre cetáceos, algunos estudios han comparado los patrones de comportamiento superficial y respiración de las ballenas jorobadas, comparando individuos en Bahía de Banderas—una región con un impacto humano significativo—con aquellos en Revillagigedo, una zona comparativamente prístina (Villavicencio-Llamosas, 2000; Ruíz-Rodríguez, 2004; García-Chávez, 2016). De esta comparación, se observan diferencias regionales en los patrones de ventilación, con duraciones de apnea más largas en Bahía de Banderas, lo que potencialmente afecta el uso de las reservas de energía de los individuos. Por último, actualmente no existen estudios que investiguen el efecto del turismo en Revillagigedo sobre otros cetáceos o tortugas marinas.

Estado de la investigación

En esta sección se presenta el primer análisis cuantitativo de las tendencias en la investigación de la megafauna marina en el Archipiélago de Revillagigedo. Se realizaron búsquedas de investigaciones revisadas por pares en inglés y español utilizando *Google Scholar*, junto con datos de tesis, informes técnicos, actas de congresos y libros. Las palabras clave empleadas para estas búsquedas están detalladas en la Tabla 1. Los datos recopilados fueron clasificados por el año de publicación, autor, afiliación, isla, tema de investigación y los principales taxones estudiados (mamíferos marinos, osteíctios, condríctios y tortugas marinas). Este proceso arrojó un total de 145 documentos, que incluyen 82 artículos, cuatro actas de congresos, 45 tesis, cinco informes técnicos, ocho libros y una base de datos (Figura 2).

La primera evidencia documentada de megafauna marina en el archipiélago se remonta a 1793, cuando el capitán James Colnett, en su diario

Tabla 1: Términos de búsqueda utilizados para localizar y adquirir literatura relevante para la revisión sistemática.

Términos genéricos	Chondrichthyes	Mamíferos marinos	Tortugas
Archipiélago de Revillagigedo	Tiburones	Mamíferos marinos	Tortugas marinas
Océano Pacífico	Elasmobranquios	Cetáceos	Reptil marino
Pacífico Mexicano	Manta gigante	Ballena jorobada	Tortuga marina verde
Socorro	Tiburón sedoso	Pinnipedia	
Roca Partida	Tiburón tigre	Tonina	
Clarión	Tiburón martillo	Falsa orca	
San Benedicto	Tiburón punta plateada	Lobo marino	
El Boiler			

de a bordo, informó sobre la presencia de tiburones durante las actividades de pesca (Baske, 2008). Desde entonces, se han llevado a cabo numerosos estudios sobre la megafauna marina, pero solo en las últimas dos décadas la producción de investigación ha aumentado considerablemente, alcanzando un máximo de 11 publicaciones en 2022 (Figura 3). También se registró el número de documentos por isla, destacando que la mayoría de la información recopilada se concentra en la Isla Socorro ($n=77$), mientras que el menor número de menciones lo detiene la Isla Clarión ($n=33$; Figura 4). Por último, 52 documentos hacen referencia al archipiélago sin especificar la isla de origen de los datos. Esto puede estar relacionado tanto con el tema tratado como con la escala del estudio, por ejemplo, si se están investigando múltiples áreas del Océano Pacífico.

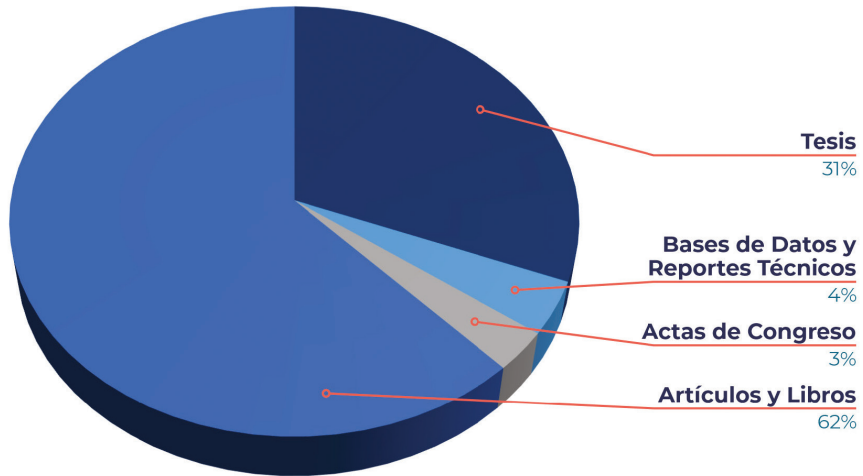


Figura 2: Tipo de documentos sobre la megafauna marina en Revillagigedo: Predominan los artículos y libros científicos (62%), seguidos de las tesis académicas (31%). En menor medida, la información se obtuvo de bases de datos, reportes técnicos y actas de congresos.

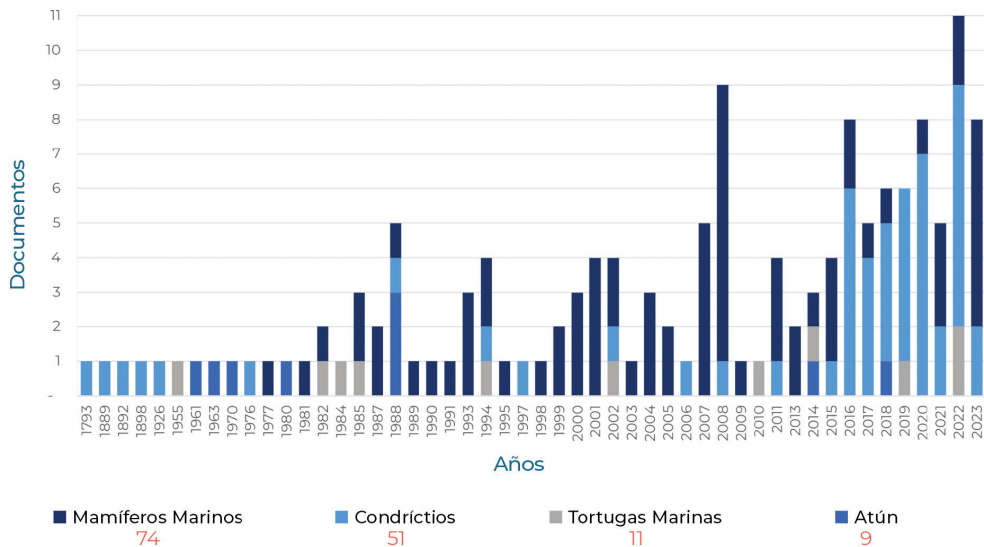


Figura 3: La figura muestra la distribución de los documentos sobre megafauna marina en el Archipiélago de Revillagigedo, categorizadas por grupos taxonómicos. Los datos indican un máximo anual de 11 documentos y un mínimo anual de un documento.

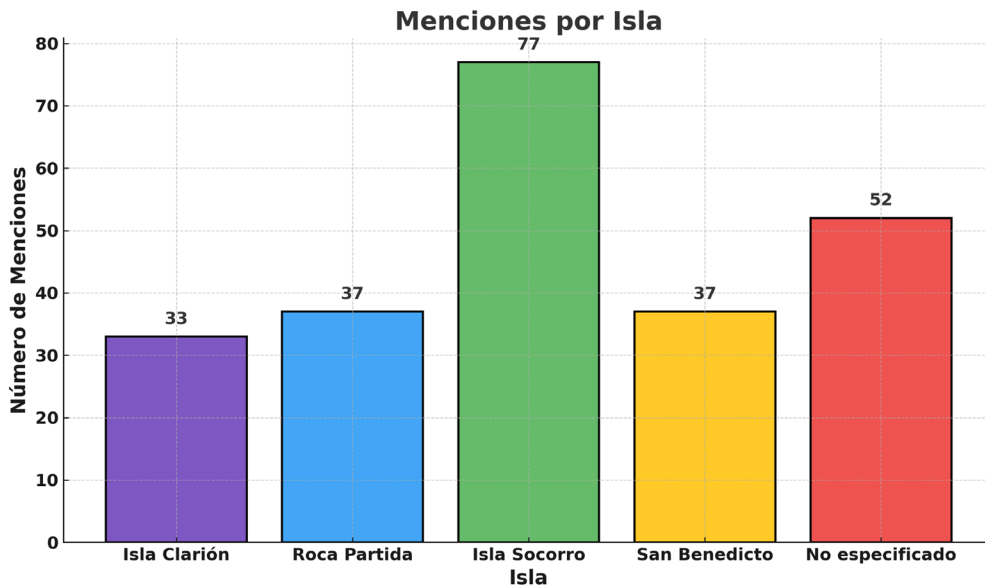


Figura 4: Cuantificación de menciones por cada isla del Archipiélago de Revillagigedo en los 145 documentos analizados.

Perspectivas futuras de la investigación

Este capítulo ofrece una visión general de la investigación realizada hasta la fecha sobre la megafauna marina dentro del Área Marina Protegida de Revillagigedo. La revisión revela que la mayor parte de la información generada se presenta en forma de libros o publicaciones científicas. Sin embargo, una parte considerable de la literatura recopilada abarca tesis (31%), lo que podría haber contribuido a un recuento inflado de estudios si sus datos han sido incluidos posteriormente en trabajos publicados, resultando en una sobrerrepresentación de la investigación dedicada al archipiélago. Además, es importante recalcar que, al estar disponibles principalmente en español, la accesibilidad internacional de estos documentos podría ser limitada.

Otro aspecto que merece atención es la variabilidad en los esfuerzos de muestreo en diferentes sitios e islas dentro del área, lo que plantea limitaciones significativas para la exhaustividad de los datos recopilados. La falta de uniformidad y el sesgo para estudiar una isla o, incluso una región dentro de ella, pueden impedir el intento de generalizar los hallazgos a todo el archipiélago. También, dificulta la identificación de procesos ecológicos más allá de la escala de las islas, entre los cuales podría haber considerables divergencias de hábitat y distancias geográficas que podrían ser ecológicamente relevantes. La disparidad en los datos procedentes de las islas también plantea la cuestión de si la presión turística entre las islas está equilibrada. Por esta razón, la investigación futura necesita evaluar los resultados económicos de las actividades humanas en el área y sus impactos ecológicos en términos de las singularidades de las especies descritas anteriormente.

Por último, la revisión de la bibliografía existente revela lagunas en la información de referencia para numerosas especies, así como una concentración de estudios centrados en temas específicos discutidos en capítulos posteriores. Este desequilibrio puede atribuirse a la priorización de los recursos financieros hacia asuntos más urgentes o al enfoque especializado de varios grupos de investigación que trabajan en Revillagigedo. Sin información exhaustiva sobre la ecología de las poblaciones de las especies en temas básicos como los cambios demográficos, la dispersión individual y los patrones de distribución, seguirá siendo difícil evaluar adecuadamente la sensibilidad específica de las especies a las amenazas antrópicas o evaluar los posibles cambios en el área de distribución en respuesta al clima y otros cambios ecológicos.

Las lagunas señaladas en esta revisión sacan a la luz varias preocupaciones científicas y políticas críticas que requieren una mayor exploración en relación con la megafauna marina del Archipiélago de Revillagigedo. Esta situación plantea varias preguntas fundamentales, tales como:

- ¿Están aisladas las poblaciones alrededor de las islas?
- ¿Están las poblaciones de las especies en el archipiélago aisladas de las poblaciones de esas especies más allá?
- ¿Qué regiones más allá del archipiélago parecen estar relacionadas con las poblaciones del archipiélago?
- ¿Cuál es la contribución del archipiélago a la condición de las especies en la región del Pacífico oriental?
- ¿Por qué las poblaciones locales de megafauna pudieron establecerse en el archipiélago?
- ¿Cuándo y cómo sucedió esa historia?
- ¿Qué factores ambientales clave permitieron el establecimiento de las poblaciones locales del archipiélago?
- ¿Son la ecología de alimentación, la ecología de reproducción y la dispersión de la megafauna marina en el archipiélago las mismas que en otras regiones?
- ¿Qué tan vulnerables son las poblaciones del archipiélago a las perturbaciones antrópicas y qué precauciones se deben tomar para su conservación?
- ¿Qué lecciones de otras islas oceánicas se pueden tomar para una mejor investigación y conservación de los ecosistemas marinos de Revillagigedo?

En este contexto, es de vital importancia:

- a) identificar con precisión las poblaciones presentes,
- b) evaluar el verdadero valor de conservación del archipiélago para estas poblaciones y las que se extienden en otras zonas, y
- c) determinar los hábitats significativos dentro de este ecosistema oceánico diverso que son cruciales para mantener la biodiversidad marina.

Asimismo parece crucial volver a convocar a reuniones internacionales de investigadores de Revillagigedo, la primera de las cuales fue organizada en 1994 por el Instituto Politécnico Nacional, el Centro de Investigaciones del Noroeste, la Universidad Nacional Autónoma de México y la Secretaría de Marina, seguida de una segunda reunión en 2007 organizada por la Universidad de Colima. La publicación sistemática de los resultados de estas reuniones en compilaciones científicas beneficiaría significativamente la investigación científica, los esfuerzos de conservación, la gestión y la conciencia pública sobre el archipiélago.

En conclusión, la investigación exhaustiva de la megafauna en Revillagigedo, abarcando desde la diversidad genética y morfológica hasta los patrones demográficos y la dinámica comunitaria a través de distintos hábitats y temporadas, es fundamental para entender y preservar a lo largo de los años la singularidad de este ecosistema.

Referencias

- Aguirre, A.A., and P.L. Lutz. (2004). Marine turtles as sentinels of ecosystem health: is fibropapillomatosis an indicator? *EcoHealth* 1, 275–283.
- Aldana-Moeno A, Hoyos-Padilla M, González-Armas R, Galván-Magaña F, Hearn A, A. Peter Klimley, Winram W, Becerril-García E, Ketchum JT. (2019). Residency and diel movements of the endangered scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* in the Revillagigedo National Park. *Journal of Fish Biology* 2020:1-6. doi:10.1111/jfb.14239
- Allen, M. C. and A. J. Read. (2000). Habitat selection of foraging bottlenose dolphins in relation to boat density near Clearwater, Florida. *Marine Mammal Science* 16:815-824.
- Argueta Valadez, T. (1994). Importancia del Archipiélago Revillagigedo, Colima como zona de alimentación, crecimiento y anidación de tortugas marinas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 77.
- Au, D., and W. Perryman. (1982). Movement and speed of dolphin schools responding to an approaching ship. *Fishery Bulletin*. NOAA. Vol. 80. 371-379.
- Barnett, A., N. L. Payne, J. M. Semmens, and R. Fitzpatrick. (2016). Ecotourism increases the field metabolic rate of whitetip reef sharks. *Biological Conservation* 199. 132-136 pp.
- 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. Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/71s470sp>
- Cacho Movellan, O. (2022). Abundancia de tiburones y el efecto del buceo recreativo en el Archipiélago de Revillagigedo. Master's Thesis. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 76.
- Catalá, E. I. (2011). Los conceptos de especies indicadoras, paraguas, banderas y claves: su uso y abuso en ecología de la conservación. *Interciencia*, 36(1), 31-38.
- Cater, C. (2008). Perceptions of and interactions with marine environments: Diving attractions from great whites to pygmy seahorses. In: *New frontiers in marine tourism*. Routledge. 49-64.
- 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. In: *Advances in marine biology*. Academic Press. Vol. 85, No. 1. 71-92 pp.

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2004). Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Archipelago Revillagigedo. Dirección General de Manejo para la Conservación CONANP 222 p.
- Evans, P. G. H., P. J. Canwell, and E. J. Lewis. (1992). An experimental study of the effects of pleasure craft noise upon bottle-nosed dolphins in Cardigan Bay, West Wales. *Proceedings of the European Research on Cetaceans*. Ed. 6:43-46.
- García Chávez, A. J. (2016). Efectos de la observación turística en los patrones de conducta y ventilación del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Bachelor's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gómez García, M. D. J., M. D. 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*. 783.
- Griffin, L. P., J. W. Brownscombe, T. O. Gagné, A. D. M. Wilson, S. J. Cooke and A. J. Danylchuk. (2017). Individual-level behavioral responses of immature green turtles to snorkeler disturbance. *Oecologia* 183. 909-917.
- Hastie, G. D., B. Wilson, L. H. Tufft and P. M. Thompson. (2003). Bottlenose dolphins increase breathing synchrony in response to boat traffic. *Marine Mammal Science* 19:74-84.
- Hernandez 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. *Open Journal of Veterinary Medicine*, 13, 136-146. <https://doi.org/10.4236/ojvm.2023.137012>
- Holroyd, G. L., and H. Trefry. (2010). The importance of Isla Clarion, Archipelago Revillagigedo, Mexico, for green turtle (*Chelonia mydas*) nesting. *Chelonian Conservation and Biology* 9, no. 2. 305-309.
- Ketchum, J. T., M. Hoyos Padilla, A. Aldana Moreno, K. Ayresa, F. Galván Magaña, A. Hearn, F. Lara Lizardi, G. Muntaner López, M. Grau, A. Trejo Ramírez, D. A. Whitehead, A. P. Klimley. (2020). Shark movement patterns in the Mexican Pacific: A conservation and management perspective. *Advances in Marine Biology*, Volume 85. Elsevier. ISSN 0065-2881. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2020.03.002>
- Lascelles, B., G. Notarbartolo Di Sciara, T. Agardy, A. Cuttelod, S. Eckert, L. Glowka, and E. Hoyt. (2014). Migratory marine species: their status, threats and conservation management needs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24, no. S2. 111-127.

- Mann, K., and J. Lazier. (1991). *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological–Physical Interactions in the Oceans*. London: Blackwell. Department of Fisheries and Oceans Bedford Institute of Oceanography Dartmouth, Nova Scotia Canada. 520.
- Mazzoldi, C., G. Bearzi, C. Brito, I. Carvalho, E. Desiderà, L. Endrizzi, and L. Freitas. (2019). From sea monsters to charismatic megafauna: Changes in perception and use of large marine animals. *PLoS One* 14, no. 12, e0226810.
- McIvor, A. J., C. T. Williams, F. Alves, A. Dinis, M. P. Pais, and J. Canning-Clode. (2022). The status of marine megafauna research in Macaronesia: a systematic review. *Frontiers in Marine Science* 9: 819581.
- Musick, J. A. (1999). *Life in the Slow Lane, Ecology and Conservation of Long-lived Marine Animals*. American Fisheries Society Symposium 23, American Fisheries Society, Bethesda MD, USA. 260.
- Pelamatti, T., L. M. Ríos Mendoza, E. M. Hoyos Padilla, F. Galván Magaña, R. De Camillis, A. J. Marmolejo Rodríguez, and R. González Armas. (2021). Contamination knows no borders: Toxic organic compounds pollute plastics in the biodiversity hotspot of Revillagigedo Archipelago National Park, Mexico. *Marine Pollution Bulletin* 170: 112623.
- Pimiento, C., F. Leprieur, D. Silvestro, J. S. Lefcheck, C. Albouy, D. B. Rasher, M. Davis, J. C. Svenning, and J. N. Griffin. (2020). Functional diversity of marine megafauna in the Anthropocene. *Sci. Adv.* 2020; 6: eaay7650
- Perrault, J. R., N. I. Stacy, A. F. Lehner, C. R. Mott, S. Hirsch, J. C. Gorham, J. P., Buchweitz, M. J. Bresette, and C. J. Walsh. (2017). Potential effects of brevetoxins and toxic elements on various health variables in Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) and green (*Chelonia mydas*) sea turtles after a red tide bloom event. *Science of the Total Environment*. 605, 967–979
- Ratnarajah L., A. R. Bowie, D. Lannuzel, K. M. Meiners, and S. Nicol. (2014). The Biogeochemical Role of Baleen Whales and Krill in Southern Ocean Nutrient Cycling. *PLoS ONE* 9(12): e114067. doi:10.1371/journal.pone.0114067
- Rigby, C.L., Dulvy, N.K., Barreto, R., Carlson, J., Fernando, D., Fordham, S., Francis, M.P., Herman, K., Jabado, R.W., Liu, K.M., Marshall, A., Pacoureaux, N., Romanov, E., Sherley, R.B. & Winker, H. (2019). *Sphyrna lewini*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39385A2918526. Accessed on 26 January 2024
- Ruíz Rodríguez, T. (2004). *Actividad en superficie y dinámica del consumo de aire de la ballena jorobada (Megaptera novaeangliae) en el Pacífico mexicano*. Bachelor's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. 120.

- Sergio, F., T. Caro, D. Brown, B. Clucas, J. Hunter, J. Ketchum, K. McHugh, and F. Hiraldo. (2008). Top predators as conservation tools: Ecological Rationale assumptions and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 39:1-19 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545>
- Tanner, Z. L. (1889). *Report upon the investigations of the U.S. Fish Commission Steamer Albatross for the year ending.*
- Temple, A. J., J. J. Kiszka, S. M. Stead, N. Wambiji, A. Brito, C. N. Poonian, O.A. Amir, N. Jiddawi, S.T. Fennessy, S. Pérez Jorge, and P. Berggren. (2018). Marine megafauna interactions with small-scale fisheries in the southwestern Indian Ocean: a review of status and challenges for research and management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28. 89-115.
- Villavicencio Llamosas, K. (2000). *Patrones de ventilación y hábitos del rorcuál jorobado (Megaptera novaeangliae) durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano. Bachelor's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. 116.*
- Wallace, B. P., Z. A. Posnik, B. J. Hurley, A. D. DiMatteo, A. Bandimere, I. Rodríguez, B. J. Hurley, A. D. DiMatteo, A. Bandimere, I. Rodríguez, and R. B. Mast. (2023). Marine turtle regional management units 2.0: an updated framework for conservation and research of wide-ranging megafauna species. *Endangered Species Research*, 52, 209-223.

5



Una visión general de las especies de Mamíferos Marinos

Erica Carone¹,
Lorena Citlalli Magallón Flores¹,
Jorge Urbán Ramírez²,
Lorena Viloría Gómora²,
María de Jesús Vázquez Cuevas³,
Luis Medrano González³

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

² Programa de Investigación de Mamíferos Marinos, Departamento de Ciencias Marinas y Costeras, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., 23080, México.

³ Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán; México, DF. México. 04510.

Página anterior: Una ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) con su cría en Revillagigedo. Foto por: Erick Higuera.

Introducción

El Océano Pacífico Mexicano está habitado por 46 especies de mamíferos marinos que representan el 34% de las especies de mamíferos marinos reconocidas a nivel mundial (Urbán y Vilorio Gómora, 2023). La diversa y abundante vida marina en esta región oceánica se debe en gran medida a su intrincada topografía del fondo marino y a la confluencia de diversas masas de agua, que en conjunto crean ecosistemas dinámicos, heterogéneos y productivos. En consecuencia, el área alberga una amplia diversidad de mamíferos marinos, incluyendo especies de aguas templadas y frías que están afiliadas a los afloramientos de la Corriente de California, junto con mamíferos tropicales que están asociados con los afloramientos de áreas como el Domo de Costa Rica y la termoclina poco profunda del Pacífico Oriental Tropical (Medrano González et al., 2008).

Dentro del Pacífico Mexicano, el Archipiélago de Revillagigedo alberga varias especies de mamíferos marinos. Una exhaustiva revisión bibliográfica (cuya metodología se detalla en el Capítulo 4), ha confirmado la presencia de 22 especies de mamíferos marinos en el archipiélago. Este grupo incluye cinco especies de ballenas, 15 odontocetos y dos especies de pinnípedos, como se resume en la Tabla I. Es importante tener en cuenta que la inclusión de ciertas especies en la siguiente lista se basa principalmente en avistamientos que ocurrieron hace más de dos décadas y los datos disponibles no son suficientes para determinar la frecuencia de muchas especies como la ballena Sei (*Balaenoptera borealis*; Tabla I). Por último, algunas especies mencionadas en diversos documentos han sido omitidas en la presente lista debido a la falta de datos definitivos. Por ejemplo, *Balaenoptera*

Tabla 1: Especies de mamíferos marinos presentes en el Archipiélago de Revillagigedo, confirmadas por las principales fuentes. Las comunicaciones personales se indican con un asterisco (*). Referencias: 1) Arroz, 1977; 2) Chávez, 1981 en CONANP-SEMARNAT, 2004*; 3) Walker, 1981; 4) Aguayo et al., 1985; 5) Holt y Sexton, 1987; 6) Urbán y Aguayo, 1987; 7) Leatherwood et al., 1988; 8) Reilly y Thayer, 1990; 9) Ladrón de Guevara et al., 1991; 10) Vidal 1993; 11) Ortega et al., 1994; 12) Salinas et al., 1994 en CONANP-SEMARNAT, 2004*; 13) Reyes H. com. pers., 1995; 14) Medrano González et al., 2007; 15) Juárez Rodríguez, 2008; 16) Medrano González et al., 2008; 17) Guerrero Ruiz, 2013; 18) Hoyos Padilla y Gallo Reynoso, 2015; 19) Medrano González, com. pers. 2015*; 20) Aguirre-Muñoz, 2019; 21) Heckel et al., 2020; 22) Hoyos Padilla et al., 2021; 23) Cheeseman et al., 2023; 24) Urbán y Viloría Gómora, 2023. En la columna “Isla”, la tabla indica la presencia de las especies en islas específicas utilizando las siguientes abreviaturas: SB para Isla San Benedicto, C para Isla Clarión, S para Isla Socorro, RP para Roca Partida. Se emplea NS para “No Especificada” en casos donde la isla de avistamiento no está determinada.

Num	Nombre científico	Nombre en español	Fuente	Isla
1	<i>Megaptera novaeangliae</i>	Ballena jorobada	1, 4, 6, 11, 14, 16, 23, 24	SB, C, S, RP
2	<i>Balaenoptera musculus</i>	Ballena azul	5, 8, 16, 24	RP
3	<i>Balaenoptera edeni</i>	Rorcual tropical	5, 16	RP
4	<i>Balaenoptera borealis</i>	Rorcual de Sei	7, 16	NS
5	<i>Eschrichtius robustus</i>	Ballena gris	16, 19, 21	S
6	<i>Stenella attenuata</i>	Delfín manchado Tropical	5, 16, 24	SB, C, S, RP
7	<i>Stenella longirostris</i>	Delfín tornillo	4, 5, 16, 24	SB, C, S, RP
8	<i>Stenella coeruleoalba</i>	Delfín listado	4, 5, 12, 24	SB, S, RP
9	<i>Delphinus delphis</i>	Delfín común	2, 5, 16, 24	SB
10	<i>Tursiops truncatus</i>	Tonina	3, 5, 12, 14, 15, 16, 24	SB, C, S, RP
11	<i>Steno bredanensis</i>	Delfín de dientes rugosos	5, 15	SB, C, S, RP
12	<i>Grampus griseus</i>	Delfín de Risso	16, 19, 24	SB, S
13	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	Calderón de aletas cortas	13, 16, 19	SB
14	<i>Orcinus orca</i>	Orca	12, 16, 17, 21, 24	SB, C, S, RP
15	<i>Pseudorca crassidens</i>	Orca falsa	4, 12, 14, 16	S
16	<i>Lagenodelphis hosei</i>	Delfín de Fraser	4, 12, 16	SB, C
17	<i>Kogia sima</i>	Cachalote enano	15, 16, 24	NS
18	<i>Physeter macrocephalus</i>	Cachalote	5, 24	SB, S, RP
19	<i>Ziphius cavirostris</i>	Zifio de Cuvier	5, 12, 14, 16, 24	NS
20	<i>Mesoplodon peruvianus</i>	Mesoplodonte pigmeo	16, 20	NS
21	<i>Zalophus californianus</i>	Lobo marino de California	18	S, RP
22	<i>Arctocephalus philippii townsendi</i>	Lobo fino de Guadalupe	21, 22	RP

acutorostrata, documentada en el Programa de Manejo (2019), el cual cita la siguiente fuente: CONANP-SEMARNAT, (2017). “Estudio Justificatorio Preliminar para el establecimiento del Parque Nacional Revillagigedo como Área Natural Protegida. México. 214 págs.” Sin embargo, es importante tener en cuenta que no hay evidencia que respalde los avistamientos reportados mencionados en estos informes. *Lagenorhynchus obliquidens*: Esta especie fue mencionada en Aguayo et al. (1985), Ortega et al. (1994), Salinas et al. (1994), CONANP-SEMARNAT (2004), Medrano González et al. (2008), Heckel et al. (2020) y Vidal et al. (1993), pero ninguna de estas fuentes confirmó el avistamiento en Revillagigedo. *Mesoplodon* sp.: Este género es mencionado en: Holt y Sexton (1987), Medrano González et al. (2008), y Medrano González, com. pers. (2015). Sin embargo, sin una identificación precisa de la especie, es imposible incluirla en la lista de especies presentes.

A causa del comportamiento pelágico de estas especies marinas, los investigadores se enfrentan a importantes desafíos para llevar a cabo estudios sistemáticos en las islas oceánicas. En particular, deben considerar numerosos factores, como la movilidad de las especies, la naturaleza dinámica de sus hábitats y las complejidades inherentes al muestreo en condiciones adversas típicas de los ambientes oceánicos (Tyne et al., 2016; Fernández et al., 2021). Por lo tanto, una parte importante de nuestro conocimiento de la presencia de especies de mamíferos marinos en el Archipiélago de Revillagigedo proviene de transectos lineales realizados durante las expediciones oceanográficas realizadas en el Pacífico Mexicano o por avistamientos ocasionales. Con los avances en las metodologías de investigación, se han utilizado nuevas técnicas, como la telemetría satelital, el seguimiento acústico y los marcadores moleculares. Sin embargo, hasta la fecha, la mayor parte de la investigación se ha concentrado principalmente en la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*), una especie que merece su sección dedicada, mientras que los datos sobre otras especies dentro de esta área siguen siendo escasos.

Los mamíferos marinos habitan alrededor y entre las cuatro islas del archipiélago: Roca Partida, San Benedicto, Socorro y Clarión (Tabla I). Ciertas especies, como la tonina (*Tursiops truncatus*), se avistan regularmente en todo el archipiélago. Por el contrario, algunas especies se han observado únicamente en una isla; por ejemplo, tanto la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) como el rorcual tropical (*Balaenoptera edeni*) se han reportado únicamente en los alrededores de Roca Partida. A diferencia de las otras islas, Clarión muestra un menor número de especies detectadas (ocho especies), muy posiblemente porque su ubicación más remota aún no ha arrojado un muestreo suficiente de la diversidad de mamíferos marinos. Hasta la fecha, los esfuerzos de muestreo han sido diferentes y no existen estimaciones de distribución espacio-temporal para las especies de cetáceos dentro del área, lo que dificulta la capacidad de determinar si el archipiélago sirve simplemente como un punto de cruce para las especies migratorias o también alberga poblaciones residentes.

En 2006, se elaboró un informe técnico exhaustivo en el que se comparó la distribución y abundancia de cetáceos en las aguas pelágicas del Pacífico mexicano, la Bahía de Banderas y la Isla Socorro (Medrano-González et al., 2007). Aquí, se reportó que la diversidad de cetáceos es considerablemente menor en la Isla Socorro, con un alto predominio de ciertas especies, como la ballena jorobada y la tonina. Además, se observó que mientras las ballenas jorobadas exhiben una baja agregación y ocurrencia de crías en aguas abiertas, muestran valores más altos de estos rasgos en aguas adyacentes a la Isla Socorro. Esto sugiere que, al igual que para otras ballenas, su presencia en aguas abiertas está más asociada con el tránsito, mientras que las aguas poco profundas y protegidas favorecen la agregación para actividades sociales o de alimentación.

Ballenas

Comúnmente conocidos como ballenas, los misticetos se distinguen claramente de los odontocetos por su falta de dientes funcionales y el uso de placas de barbas para la alimentación por filtración de pequeños organismos marinos. Entre sus características clave están un par de espiráculos, un cráneo simétrico y un tamaño significativo (Bannister, 2009). Los misticetos se clasifican en tres familias: Balaenidae, que incluye las ballenas francas del Pacífico Norte, del Atlántico Norte y del Sur, así como la ballena de Groenlandia; Balaenopteridae, que abarca a los rorcuales como el rorcual común, azul, jorobado y de Bryde, además de la ballena gris; y Neobalaenidae (potencialmente Cetotheriidae), que consiste únicamente en la ballena franca pigmea. México alberga ocho especies de misticetos (Heckel et al., 2020), de las cuales cinco han sido documentadas en el Archipiélago de Revillagigedo (Tabla I). Aunque algunas especies se reportan esporádicamente, está bien documentado que las ballenas jorobadas pasan regularmente el invierno en estas aguas.

Ballena jorobada

La ballena jorobada, también conocida como yubarta en español, posee un cuerpo robusto con un estrechamiento distintivo más allá de la aleta dorsal (Figura 1). Su cabeza parece delgada desde una vista lateral y ancha desde una perspectiva dorsal, y está adornada con protuberancias prominentes. En su cuerpo, es común encontrar percebes y los llamados 'piojos de ballena'; su superficie dorsal es predominantemente negra, mientras que la ventral varía de negro a casi blanco. Durante la alimentación, su garganta puede expandirse significativamente, exhibiendo entre 15 a 20 pliegues anchos. Es nota-

ble el tamaño de sus aletas pectorales, que son excepcionalmente largas; además, la aleta dorsal sigue una curvatura característica en forma de joroba y su aleta caudal es distintiva, lo cual a menudo se utiliza como identificador natural en estudios de identificación fotográfica (Borowski, 1971; Katona et al., 1979; Leatherwood et al., 1988; Clapham, 2009).

La ballena jorobada, al igual que otros mysticetos, estuvo casi al borde de la extinción debido a la caza comercial en el siglo XX. Esta especie se encontraba abundantemente en todos los océanos, y se estima que en el Pacífico Norte existían entre 15 000 y 20 000 ejemplares antes de ser explotada (Rice, 1978). Sin embargo, desde que recibió protección internacional en 1965 por parte de la Comisión Ballenera Internacional, la ballena jorobada ha demostrado una notable resiliencia, experimentando un aumento sustancial en su población. Actualmente, ha pasado de la categoría de vulnerable a Preocupación menor en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

En el Pacífico Mexicano se han realizado varias estimaciones sobre la abundancia de ballenas jorobadas mediante técnicas de marcaje y recaptura, basándose en datos de fotoidentificación. Campos-Ramos, en 1989, estimó que había entre 500 y 600 ballenas jorobadas en la Isla Socorro. Más adelante, Urbán et al., en 1999, calcularon que la población en Revillagigedo era de 914 ballenas jorobadas (IC 95%: 590-1193) para el año 1991. Posteriormente, en 2008, Martínez-Aguilar estimó una población de entre 3 500 y 3 800 individuos. Recientemente, una investigación que compiló múltiples catálogos de identificación con foto desde 2001 hasta 2021 ha estimado un total de 27 956 individuos documentados en el Océano Pacífico Norte, de los cuales 769 individuos se encontraron en el Archipiélago de Revillagigedo (Cheeseman et al., 2023).

La ballena jorobada es el mamífero marino que ha recibido mayor atención científica en el archipiélago. Una revisión exhaustiva de 40 documen-



Figura 1: Ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). Foto por: Erick Higuera.

tos¹ revela un enfoque predominante de la investigación en la abundancia y distribución de la especie (Figura 2). Esta categoría agrupa estudios sobre los movimientos generales dentro del Pacífico y del Pacífico Mexicano, con referencias explícitas al Archipiélago de Revillagigedo y los desplazamientos de las especies dentro de él. Además de la abundancia y distribución, los esfuerzos de investigación han profundizado en aspectos como la genética, el comportamiento, la comunicación, la reproducción y la ecología, enriqueciendo nuestra comprensión de sus ciclos de vida, dinámica social, tendencias poblacionales e interacciones ecológicas. Sin embargo, la exploración de aspectos de la fisiología y morfología de la especie ha recibido poca atención, al igual que estudios sobre temas críticos como la gestión de recursos y las diversas amenazas que enfrenta la especie.

¹De los documentos analizados, se excluyeron los textos que reiteraban estudios ya mencionados en el análisis.

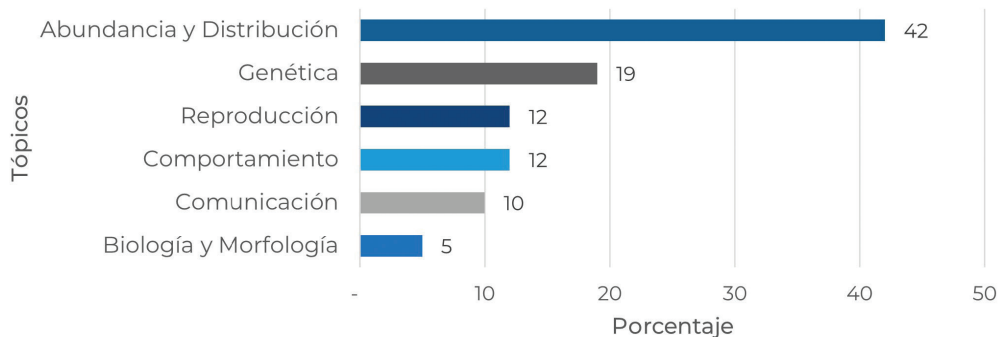


Figura 2: Temas explorados en proyectos de investigación sobre las ballenas jorobadas en el Archipiélago de Revillagigedo.

Distribución y comportamiento migratorio

La ballena jorobada es cosmopolita y, al igual que otras ballenas, es famosa por su comportamiento migratorio de larga distancia. Esta especie realiza viajes anuales, moviéndose entre las zonas de alimentación de verano en regiones de latitudes altas y los lugares de reproducción de invierno en aguas tropicales o subtropicales. Estas aguas más cálidas y tranquilas son adecuadas para amamantar a las crías recién nacidas (Leatherwood et al., 1988).

Dentro del Océano Pacífico Norte, se han identificado cuatro segmentos poblacionales distintos de ballenas jorobadas, en función de sus lugares específicos de invierno: 1) El Pacífico Norte Occidental, que abarca las Islas Marianas, Ryukyu y Bonin; 2) Hawái; 3) América Central, que abarca la región entre Panamá y el sur de México; y 4) México, que incluye el sur de Baja California, la costa continental mexicana al norte de la latitud 19° y las Islas Revillagigedo (Bettridge et al., 2015; Taylor et al., 2021). Dentro del Océano Pacífico Mexicano, las ballenas jorobadas se encuentran en cuatro regiones durante la temporada fría y una región durante la temporada cálida: 1. La costa sur de Baja California, que se extiende desde Isla Cedros a lo largo del lado occidental de la península, alrededor del extremo sur, y llega al menos hasta el

norte de Loreto en el lado oriental; 2. La costa continental mexicana que se extiende desde Sinaloa en el norte hasta Colima en el sur. Esta región incluye las aguas alrededor de la Isla Isabel, las Islas Marías y la Bahía de Banderas; 3. Las costas del Pacífico Sur Mexicano, desde Guerrero en el norte hasta Tehuantepec en el sur; 4. Las aguas del Archipiélago de Revillagigedo, principalmente alrededor de las Islas Socorro, San Benedicto y Clarión; 5. La región de temporada cálida en el centro y norte del Golfo de California, que abarca las aguas que rodean las Grandes Islas del Golfo de California y las costas vecinas a los límites entre Baja California y el sur de Baja California (Urbán y Aguayo, 1987; Medrano-González et al., 2022; Urbán y Vilorio-Gómora, 2023).

En el Archipiélago de Revillagigedo, la presencia de ballenas jorobadas se extiende de noviembre a mayo, con un pico notable en marzo, especialmente cerca de las Islas Socorro y Clarión (Medrano-González y Urbán, 2002). Los cambios temporales en la temperatura de la superficie del mar (TSM) pueden influir en su patrón migratorio entre la zona de reproducción y la zona de alimentación. El estudio realizado por Ladrón de Guevara en 2001 en la Isla Socorro subraya la importancia de la temperatura del agua, revelando que la mayor densidad de ballenas jorobadas se observó cuando la TSM alcanzaba aproximadamente 25 °C. En contraste, durante el evento de La Niña de 1989, se reportó una disminución en la abundancia relativa de ballenas en la Isla Socorro. Adicionalmente, en la Isla Socorro, se ha observado que las ballenas jorobadas madres y sus crías tienden a permanecer en aguas poco profundas y protegidas (profundidad inferior a 50 m), especialmente en la parte sur de la isla, donde la presencia de áreas más protegidas sugiere mayor seguridad para estas parejas (Salas-Rodarte, 1993; Smith-Aguilar, 2007; Martínez-Aguilar, 2008). La duración de las estadías en la Isla Socorro varía de 1 a 45 días, con una estadía promedio de aproximadamente 20 días (Salas-Rodarte 1993; González-Peral, 2011). Por otro lado, los adultos y los juveniles tienden a aventurarse más y ocasionalmente se encuentran en regiones

oceánicas abiertas (Salas-Rodarte 1993; Medrano-González y Urbán, 2002). Por último, los grupos competitivos de machos predominan en el lado norte de la isla (Smith-Aguilar, 2007; Martínez-Aguilar, 2008).

Los estudios de monitoreo realizados en el Archipiélago de Revillagigedo han llevado a descubrimientos significativos sobre los movimientos de las ballenas jorobadas en el Pacífico Norte. Aunque tradicionalmente se considera que las agrupaciones invernales de ballenas jorobadas en México y Hawái son segmentos poblacionales distintos, se ha observado que algunas ballenas migran entre estas dos áreas de un invierno a otro, sugiriendo un cierto grado de conectividad entre las poblaciones (Darling y McSweeney, 1985). Un caso notable fue reportado por Forestell y Urbán en 1986, cuando una ballena jorobada fotografiada cerca de la Isla Clarión en Revillagigedo fue identificada nuevamente 51 días después cerca de la Isla Kauai en Hawái. Apoyando la hipótesis de una ruta migratoria entre México y Hawái, Darling et al. (2022) documentaron dos individuos que visitaron dos áreas de reproducción en una sola temporada; uno migró de Maui, Hawái, a Revillagigedo, México, en 2006, y otro de Guerrero, México, a Maui, Hawái, en 2018. Estas observaciones, junto con los cantos compartidos entre estas poblaciones y la detección de ballenas jorobadas en medio del océano entre estos lugares durante el invierno, sugieren que podría ser necesaria una reevaluación del carácter distintivo de estas poblaciones.

La investigación sobre las ballenas jorobadas que invernan en el Archipiélago de Revillagigedo también se ha enfocado en identificar sus principales zonas de alimentación, una vez que abandonan el archipiélago. Utilizando técnicas de foto-identificación, Urbán et al. (2000) reconocieron a la Columbia Británica y las regiones norte y oeste del Golfo de Alaska como los destinos migratorios principales de estas ballenas. Posteriormente, en febrero de 2003, se observó que de once ballenas jorobadas, marcadas con dispositivos satelitales cerca de la Isla Socorro, dos fueron rastreadas hasta sus

zonas de alimentación en la Columbia Británica (tras 46 días de migración) y en Alaska (tras 49 días de migración) (Lagerquist et al., 2008). Por último, un estudio exhaustivo realizado por Calambokidis et al. (2008), entre 2004 y 2006, reveló que de 562 ballenas jorobadas observadas en la región de las Islas Revillagigedo, 87 individuos (15,4% de la muestra) fueron identificados en una zona de alimentación. Este dato representa un aumento significativo en las tasas de recapturas en el área de alimentación, en comparación con estudios anteriores que reportaron tasas del 3% o menos. Una parte sustancial de las trayectorias migratorias se dirigieron significativamente hacia el norte y oeste del Golfo de Alaska ($n=44$ y $n=13$, respectivamente; Calambokidis et al., 2008), apoyando los resultados de Urbán et al. (2000).

Los intrincados patrones estacionales y geográficos de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico Norte se reflejan en la variación genética observada entre ellas. Varios estudios sugieren que las ballenas jorobadas muestran mayor fidelidad al sitio en sus zonas de alimentación que en sus áreas de reproducción, fenómeno que podría estar relacionado con la filopatría, donde las crías aprenden las rutas migratorias a través de la instrucción materna durante su primer ciclo migratorio anual (Baker et al., 1990; Baker et al., 1994). Durante los meses invernales, las ballenas jorobadas procedentes de diversas localidades de alimentación convergen y se mezclan en regiones de reproducción específicas, facilitando el flujo genético continuo entre ellas. Esta congregación en las zonas de reproducción promueve un intercambio genético amplio a través de la población de ballenas, según postulan Medrano González y Urbán (2002). En consecuencia, cada región invernal presenta una composición única de ballenas provenientes de distintos sitios de alimentación, lo que puede resultar en patrones y estructuras migratorias diversas.

Las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico Mexicano no tienen una estructura poblacional simple y homogénea. Originalmente, se identificaron

dos unidades poblacionales distintas: el Stock costero, que incluye Baja California y la costa continental de México, y el Stock Revillagigedo (Álvarez et al., 1990). Esta clasificación de las agregaciones invernales también ha sido respaldada por análisis de linajes de ADN mitocondrial (Medrano-González et al., 1993; 1995). La reducida distancia genética absoluta entre las ballenas jorobadas de las Islas Revillagigedo y otras áreas de reproducción dentro del Pacífico mexicano sugiere una divergencia reciente de la subpoblación americana o un intercambio genético continuado a largo plazo (Medrano-González et al., 1993; Robles-Saavedra, 2004). Los marcadores genéticos nucleares, incluyendo un polimorfismo de sitio de restricción en el intrón 1 de actina y cuatro microsatélites, revelaron siete alelos exclusivos en la Isla Socorro de un total de 82 alelos en el Océano Pacífico Mexicano. Las ballenas de la Isla Socorro exhiben un grado de polimorfismo intermedio entre el más alto en Baja California y el más bajo en Bahía de Banderas. Además, la diferenciación genética nuclear entre Socorro y las otras dos regiones fue más marcada, aunque los valores fueron relativamente bajos, indicando una mayor dispersión de los machos dentro del Océano Pacífico Mexicano (Robles-Saavedra, 2004; Vázquez-Cuevas, 2007).

Estudios preliminares también han sugerido diferencias morfológicas entre las ballenas jorobadas del Archipiélago de Revillagigedo y las de poblaciones continentales. Núñez-López (2011) observó que las ballenas de la Isla Socorro presentan predominantemente aletas dorsales falcadas (en forma de hoz), en contraste con las aletas más rectas que se observan en Bahía de Banderas. Adicionalmente, los análisis de la composición de ácidos grasos en la capa dérmica revelan una notable heterogeneidad dietética entre las ballenas de Socorro. Específicamente, machos y hembras parturientas demostraron la mayor diversidad en ácidos grasos, sugiriendo que las ballenas reproductoras en esta área pueden beneficiarse de una dieta más variada y acceder a un rango más amplio de presas, indicativo de comportamientos

alimenticios distintivos en comparación con otras poblaciones (López Montalvo, 2005; Nolasco Soto, 2003).

En conclusión, una combinación de factores, incluido el aislamiento geográfico de las Islas Revillagigedo, las interacciones con las poblaciones de ballenas jorobadas de Hawái, las variaciones en los comportamientos migratorios, los cambios históricos en la distribución y el desarrollo de la diversidad genética, han dado lugar a una población de ballenas jorobadas multifacética y dinámica en el área. La singularidad de esta población reproductora en Revillagigedo tiene implicaciones profundas para la recuperación de las ballenas jorobadas en el Pacífico Norte, afectando su abundancia, diversidad genética y, en consecuencia, su potencial evolutivo (Medrano González et al., 1995).

Reproducción y comportamiento social

Las ballenas jorobadas alcanzan la madurez sexual entre los cuatro y los seis años de edad. Su ciclo reproductivo implica un período de gestación que dura de 10 a 12 meses, que generalmente culmina con el nacimiento de una sola cría. Una vez nacidas, las crías se alimentan durante un período de lactancia que abarca de seis a 11 meses. Las ballenas jorobadas presentan un intervalo entre partos que generalmente oscila entre uno y tres años (Clapham, 1996), dependiendo de la acumulación de reservas energéticas necesarias para la reproducción (Chittleborough, 1958).

Entre 1986 y 1991, Salas Rodarte (1993) fotoidentificó a 47 hembras de ballena jorobada en la Isla Socorro, acompañadas por un total de 63 crías. Durante este periodo, la tasa de natalidad promedio en la isla fue del 8,9%. Posteriormente, este tema fue explorado más a fondo en el estudio de Juárez-Salas (2001), quien calculó la tasa de nacimiento como el porcentaje de crías en el total de animales observados. El estudio obtuvo dos tasas, una basada en datos de avistamientos y otra en datos de fotoidentificación,



Figura 3: Grupo de competencia de ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*). Foto por: Urbán Ramirez.

mostrando valores del 11,1% y 20,6%, respectivamente, para el Archipiélago de Revillagigedo entre 1986 y 1998. Asimismo, se determinó que las hembras de esta población tienen un intervalo mínimo de reproducción cercano a los dos años, lo cual es similar a lo reportado en otras áreas.

Durante el invierno, en las zonas de crianza, es común la competencia intrasexual entre los machos (Tyack y Whitehead, 1983. Figura 3), manifestándose en forma de grupos de competencia (Clapham et al., 1992). Según Ladrón de Guevara (2001), en la Isla Socorro se observa una amplia variación en la composición de estos grupos. Predominan parejas, tríos y cuartetos, así como hembras con crías durante la primera mitad de la temporada invernal. Por el contrario, la segunda mitad de la temporada está dominada por grupos de competencia, cantores y hembras con crías, incluidas aquellas dentro de grupos de competencia. Conforme avanza el invierno, el núme-

ro de grupos competitivos sin crías disminuye, mientras que el número de grupos competitivos que incluyen crías aumenta. Esta observación sugiere que los grupos competitivos inicialmente priorizan a las hembras sin crías y posteriormente cambian su atención hacia las hembras lactantes conforme avanza y termina la temporada invernal (Salas-Rodarte, 1993). Además, se identificó una correlación entre la dinámica social, la actividad vocal y la competencia física, observándose períodos de máxima abundancia que coinciden con una intensificación de la competencia física y una reducción en la actividad de canto (Smith-Aguilar, 2007).

Al comparar los hábitos invernales de la ballena jorobada en la costa de Bahía de Banderas y en la Isla Socorro, se observó un mayor grado de competencia entre los machos en esta última. Se presume que esta situación se debe a una mayor abundancia relativa de individuos y a menores opciones para trasladarse a otras áreas invernales (Rosales-Nanduca, 2004). La alta concentración de ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo podría atribuirse tanto a la mayor densidad de ballenas en áreas pequeñas y aisladas como a la mayor presencia de hembras receptivas al apareamiento (Medrano-González et al., 2000; Medrano-González y Urbán, 2002; Rosales-Nanduca, 2004).

Comunicación

Los machos de la ballena jorobada exhiben un comportamiento notable al emitir un complejo repertorio de secuencias sonoras estructuradas, conocidas como cantos, que evolucionan con el tiempo (Winn y Winn, 1978; Cerchio et al., 2001). Estos sonidos se producen principalmente en las áreas que habitan durante el invierno, en latitudes tropicales y subtropicales, y son emitidos durante varias horas al día, especialmente por la noche. La distribución geográfica y temporal de los cantos en áreas de reproducción juega un papel crucial en la estrategia reproductiva masculina de esta especie (Jacob-

sen y Cerchio, 2007). Persiste un debate sobre si los cantos sirven para atraer a las hembras, establecer jerarquías entre los machos, o ambos propósitos (Herman, 2016). Además, se ha sugerido que los cantores pueden seleccionar lugares específicos, como laderas rocosas, para mejorar la propagación del sonido (Medrano-González y Urbán, 2002).

Los estudios sobre la composición sonora y las frases de las canciones en el archipiélago (Salinas-Zacarías, 2002; Smith-Aguilar, 2009; Moreno-Ponce, 2021) indican que, aunque los cantos varían durante el invierno, presentan poca diferenciación entre la costa del Pacífico Mexicano y las Islas Revillagigedo. Esta similitud podría explicarse por la ubicación común dentro de la misma cuenca oceánica, facilitando así el intercambio entre individuos. Adicionalmente, aunque las ballenas en Bahía de Banderas y en la Isla Socorro no comparten completamente sus áreas de alimentación estival, es posible que mantengan contacto acústico a lo largo de sus rutas migratorias. Esto permitiría la transmisión de cambios en los cantos entre individuos cercanos espacialmente, asegurando que los detalles de frecuencias elevadas no se pierdan por la influencia del medio en que son emitidos.

En conclusión, el estudio de los cantos de las ballenas jorobadas ofrece información valiosa sobre su comportamiento reproductivo y estrategias de comunicación, reflejando la complejidad de sus interacciones sociales y migratorias. Los hallazgos mencionados subrayan la necesidad de continuar monitoreando y estudiando estas vocalizaciones para comprender mejor las dinámicas poblacionales de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico.

Los odontocetos, o cetáceos dentados, incluyen una diversidad de especies como delfines, marsopas, narvales, belugas, zifios, delfines de río y cachalotes. Estos cetáceos exhiben características distintivas que los diferencian de las ballenas, tales como la presencia de dientes, un único orificio respiratorio y un cráneo cóncavo que alberga el melón, un órgano esencial para la ecolocalización. Los odontocetos se distribuyen ampliamente, habitando ambien-

tes marinos variados, desde aguas costeras hasta las profundidades oceánicas, y desde las regiones tropicales hasta las polares. Las islas oceánicas, como el Archipiélago de Revillagigedo, juegan un papel crucial para ciertas especies de odontocetos que se alimentan en aguas alejadas del continente. La topografía submarina única de estas islas, con pronunciados desniveles y canales de aguas profundas cerca de la costa, proporciona zonas de caza ideales para cetáceos adeptos al buceo profundo. Además, es interesante destacar que algunos odontocetos demuestran una alta fidelidad al sitio, regresando repetidamente a islas o archipiélagos específicos para actividades esenciales como la alimentación, el apareamiento y el parto, año tras año (Kaschner, 2007).

Odontocetos

Dentro de los odontocetos, la tonina (*Tursiops truncatus*) se reporta con frecuencia en el archipiélago. Esta especie, perteneciente a la familia *Delphinidae*, cuenta con una estructura corporal robusta, cabeza ancha y un rostro corto y cilíndrico. Un ángulo agudo distintivo demarca el melón del delfín de su rostro (Leatherwood et al., 1982). Además, estos delfines son reconocidos por su aleta dorsal moderadamente alta y forma falcada, aunque estas características pueden exhibir amplia variación (Reeves et al., 2002). En su investigación sobre los morfotipos de toninas dentro de las aguas de transición del Océano Pacífico Mexicano, Vilorio-Gómora y Medrano-González (2015) notaron una coloración clara distintiva en el dorso del pedúnculo, una característica denominada “Socorro”, en delfines de las Islas Revillagigedo y Baja California. Además, Juárez-Rodríguez (2008) observó que las toninas alrededor de la Isla Socorro tienden a tener una aleta dorsal más alta en proporción a su base y muestran una mayor incidencia de marcas intraespecíficas en comparación con sus contrapartes en la Bahía de Banderas, situada en la costa continental.

Las toninas habitan una amplia gama de hábitats a lo largo de su distribución mundial. Dentro del Pacífico Mexicano, la especie ha sido reportada en Baja California y el Golfo de California (Urbán, 2008), en Baja California Sur, aguas de Sonora y Bahía de Banderas (Vidal, 1991; Urbán y Vilorio-Gómora, 2023), así como más al sur en la costa del estado de Oaxaca (Pérez y Gordillo, 2002). Según Medrano-González et al. (2008), las toninas exhiben una alta abundancia en la zona de transición del Océano Pacífico Mexicano, que incluye las aguas que rodean el Archipiélago de Revillagigedo (Hoyt, 2005; Medrano-González et al., 2007). Las estimaciones existentes sobre el tamaño de la población en el Archipiélago de Revillagigedo revelan discrepancias en la literatura, particularmente en relación con la falta de información sobre los métodos de muestreo utilizados y las islas específicas consideradas en cada estudio. Por ejemplo, Martínez-Aguilar et al. (2007) identificaron 290 individuos alrededor de la Isla Socorro de enero a abril de 2003 a 2006. Trejo Albarrán et al. reportaron una población de 400 individuos en 2017. Más recientemente, un estudio de Río et al. (2022) citó una comunicación personal de H. R. Nanduca (fecha el 16 de noviembre de 2021), estimando que la población en el área del archipiélago era de alrededor de 300 individuos.

Al igual que para otras especies, el archipiélago desempeña un papel importante en las actividades reproductivas de la tonina. Las observaciones de grupos con crías, especialmente frecuentes hacia el noreste y el sur de la Isla Socorro, subrayan este punto (Martínez-Aguilar et al., 2007). Además, a través de un proyecto de ciencia ciudadana realizado entre 2017 y 2021, se documentó en *El Boiler* (Isla San Benedicto) por primera vez el trabajo de parto de una hembra en estado salvaje (Carone et al., 2023). En la misma área también se han reportado avistamientos oportunistas de 13 crías, incluyendo seis recién nacidos, reconocidos por sus marcados pliegues fetales (Carone et al., 2023). Estos avistamientos resaltan el papel del archipiélago como área de parto para esta especie y contribuyen a nuestra comprensión de su



Figura 4: Tonina (*Tursiops truncatus*). Foto por: Sea Sheperd.

comportamiento reproductivo en las islas oceánicas. Las crías se observaron principalmente en primavera (marzo a junio) y otoño (noviembre), pero los datos disponibles no son suficientes para confirmar un patrón estacional en la reproducción, como se observa en otras poblaciones de delfines (Smith et al., 2016; Blasi et al., 2020).

En un estudio pionero, Río et al. (2022) recolectaron datos acústicos en San Benedicto, Isla Socorro y Roca Partida, proporcionando la primera descripción acústica base de las poblaciones de toninas del Archipiélago de Revillagigedo y la identificación inicial de silbidos característicos (SWs) en una población oceánica de *T. truncatus*. Los resultados mostraron que estas toninas emiten SWs con mayor frecuencia durante interacciones sociales, sugiriendo un papel importante en su comunicación social. Aunque el muestreo se realizó en tres de las cuatro islas, incluyendo Roca Partida, este último

lugar se destacó especialmente por presentar, a pesar del menor esfuerzo de muestreo, la mayor diversidad de tipos de SWs, subrayando su importancia para investigaciones futuras.

Otra especie carismática observada en esta zona es la orca (*Orcinus orca*), el miembro más grande de la familia de los delfines, reconocible por su distintiva coloración blanca y negra. Las orcas tienen una distribución global, habitando aguas desde el Ártico y la Antártida hasta los mares tropicales. Según las proyecciones de modelos de Salazar-Bernal (2008), la distribución potencial de esta especie en el Océano Pacífico es amplia, extendiéndose desde Baja California hasta Perú y abarcando desde el continente hasta Hawái, incluyendo el Archipiélago de Revillagigedo. Dentro de este archipiélago, Guerrero-Ruiz (2013) reportó 12 avistamientos, incluyendo a un par de individuos (un macho y una hembra) vistos juntos en tres ocasiones distintas a lo largo de 17 años. Es probable que la presencia de estos depredadores marinos en el archipiélago esté influenciada por la disponibilidad de presas, como las abundantes manadas de delfines y ballenas jorobadas. Esta correlación está respaldada por un estudio (Steiger et al., 2008) que investigó la prevalencia de cicatrices en las aletas de la cola de las ballenas jorobadas entre 1990 y 1993. La investigación revela que la mayoría de los ataques ocurren predominantemente en las crías en o cerca de sus zonas de invierno en el Pacífico Norte Oriental, área que incluye las Islas Revillagigedo. De las 168 ballenas jorobadas observadas en esta región, el 12% tenía marcas de rastrillo, un signo revelador de ataques de orcas. Estos hallazgos fueron corroborados por un estudio de Del Águila Vargas (2014), que comparó evidencia fotográfica de dos subpoblaciones distintas de ballenas jorobadas: una en las regiones oceánicas alrededor de Baja California y las Islas Revillagigedo, y la otra en las áreas costeras del continente mexicano. El análisis indicó que la incidencia de ballenas jorobadas que exhibían marcas de rastrillo era notablemente mayor en la subpoblación oceánica que en sus contrapartes

continentales. En este contexto, en 2015, operadores de cruceros de buceo en Roca Partida observaron y documentaron un ataque de una manada de orcas a una cría de ballena jorobada, evidenciando así la intensa dinámica predatoria en estas aguas².

La orca falsa (*Pseudorca crassidens*) es otra especie que habita en las aguas del archipiélago y es frecuentemente reportada por los turistas (Figura 5). Este miembro de la familia Delphinidae se distingue por su tamaño, con machos adultos que pueden alcanzar casi 6 m de longitud y hembras hasta 5 m. Su nombre común no hace referencia a un parecido físico con la orca, sino a la sorprendente similitud entre las estructuras de sus cráneos. Aunque se encuentra en todos los mares tropicales, subtropicales y templados, el conocimiento sobre esta especie dentro de México es algo limitado. En el Pacífico Mexicano, las orcas falsas han sido observadas por Urbán y Aguayo (1987) frente a la costa de Cabo San Lucas, y también se han reportado avistamientos en el Golfo de California (Vidal et al., 1993; Urbán et al., 1997). Adicionalmente, Lazcano Pacheco et al. (2023) documentaron que esta especie visita regularmente zonas cercanas a las costas desde el norte de Oaxaca hasta Baja California Sur.

Aunque la presencia de la orca falsa en el Archipiélago de Revillagigedo está bien documentada gracias a numerosos avistamientos, los estudios específicos sobre esta especie en la región son escasos y aún se encuentran en una fase inicial. Investigaciones recientes incluyen un estudio genético que analizó muestras de las Islas Revillagigedo y la Bahía de La Paz, revelando una diferenciación regional significativa en la variación genética mitocondrial entre los grupos de orcas falsas (Blanco Jarvio et al., 2023). Además, un reciente avistamiento incidental cerca de Roca Partida proporcionó registros acústicos de un grupo de al menos diez individuos, emitiendo 321 silbidos de contorno predominantemente ascendente (Río, 2023). Este hallazgo desafía la creencia previa de que las orcas falsas principalmente emiten silbidos de

²Youtube: <https://www.youtube.com/watch?v=wWHOAMP18Ao>
<https://www.youtube.com/watch?v=6v6suHcYUDw>

frecuencia constante y resalta la necesidad de estandarizar los criterios para categorizar los tipos de silbidos en futuros estudios.



Figura 5: Una manada de orcas falsas (*Pseudorca crassidens*). Foto por: Erick Higuera.

Pinnípedos

En su estudio de 1926, Hanna expresó un gran interés en investigar los rumores sobre la presencia de lobos marinos en la Isla Clarión, dentro del Archipiélago de Revillagigedo. A pesar de los esfuerzos concentrados, la expedición no arrojó resultados positivos. Hoy en día, se han documentado avistamientos ocasionales de dos especies de pinnípedos en las Islas Revillagigedo: el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus philippii townsendi*; Hoyos-Padilla et al., 2021) y el lobo marino de California (*Zalophus californianus*; Hoyos-Padilla y Gallo-Reynoso, 2015; observaciones inéditas del Grupo de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias de la UNAM).

Antes de su explotación comercial extensiva en los siglos XVIII y XIX, el hábitat del lobo fino de Guadalupe se extendía desde las Islas Farallón en California (38°N) hasta el Archipiélago de Revillagigedo en México (18°N) (Belcher y Lee, 2002). Sin embargo, su área de distribución se ha restringido significativamente hasta la fecha, y actualmente Isla Guadalupe es la única colonia reproductiva reconocida. Aunque la especie ha sido avistada en numerosos lugares, estos se consideran principalmente como colonias de descanso y alimentación, no como colonias reproductivas activas, debido a la escasez de nacimientos observados. En México, el lobo fino de Guadalupe se ha observado con frecuencia en el Archipiélago de San Benito, la Isla de Santa Margarita, cerca del puerto de Manzanillo y en múltiples islas dentro del Golfo de California (Esperón-Rodríguez y Gallo-Reynoso, 2012; Ortega-Ortiz et al., 2019). Además, se han registrado tres avistamientos cerca del Archipiélago de Revillagigedo y sus aguas circundantes: uno entre Manzanillo y Socorro en 1997, otro entre San Benedicto y Socorro en 2005, y el avistamiento más reciente de un lobo fino de Guadalupe macho subadulto descansando en Roca Partida en diciembre de 2020 (Hoyos-Padilla et al., 2021).

El lobo marino de California (*Zalophus californianus*), una especie de amplia distribución geográfica, se encuentra desde el oeste de Alaska en la Isla de St. Paul (Maniscalco et al., 2004) hasta el noreste del Pacífico Mexicano y el Golfo de California, abarcando hasta el Archipiélago de Tres Marías (Allen, 1880; Scheffer, 1958; King, 1983). Esta especie tiende a habitar en islas cercanas a áreas de alta productividad primaria dentro de su área de distribución. En México, hay colonias dispersas a lo largo de las islas de la costa noreste de la Península de Baja California y en el Golfo de California, aunque los avistamientos en otros lugares no son infrecuentes. En el Archipiélago de Revillagigedo, esta especie ha sido observada dos veces: una hembra adulta fue encontrada en el muelle de la Isla Socorro en marzo de 2003 (observaciones inéditas del Grupo de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias,

UNAM), y un macho subadulto fue observado durante tres semanas en las aguas que rodean Roca Partida en noviembre de 2014 (Hoyos-Padilla y Gallo-Reynoso, 2015).

La presencia del lobo marino de California y el lobo fino de Guadalupe en el Archipiélago de Revillagigedo demuestra la notable capacidad de estos animales para desplazarse más allá de sus áreas de distribución habituales. Los investigadores han relacionado estos avistamientos en las aguas circundantes del archipiélago con la presencia de sus presas, como la caballa japonesa (*Scomber japonicus*), el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y el jurel ojo grande (*Caranx sexfasciatus*). Sin embargo, aún no existe evidencia concreta de forrajeo en esta área. Investigaciones futuras son necesarias para comprender completamente el papel ecológico de estos avistamientos dentro de las aguas del archipiélago.

Conclusiones

En conclusión, las Islas Revillagigedo son esenciales para la biodiversidad marina, albergando ecosistemas únicos que sustentan una diversidad ecológica y filogenética considerable. Este capítulo ha actualizado la información sobre los mamíferos marinos en Revillagigedo y ha resumido las investigaciones pertinentes. Aunque los estudios realizados han aportado datos valiosos sobre la ocurrencia, el comportamiento y la ecología de estas especies, aún persisten importantes lagunas de conocimiento. Se requieren investigaciones sistemáticas para evaluar la identidad de las poblaciones, abundancia de especies, patrones de distribución, dinámica estacional, biología reproductiva, ecología del forrajeo y comportamiento, así como sus respuestas a las fluctuaciones ambientales. Es crucial también examinar los impactos de actividades humanas como el turismo. A pesar de los desafíos, los esfuerzos continuos y la dedicación de la comunidad científica han fortalecido la con-

servación en esta región, estableciendo un fundamento sólido para futuras investigaciones. Mantener y expandir estos esfuerzos es fundamental para garantizar la protección y el entendimiento profundo de las dinámicas ecológicas vitales para la sostenibilidad de estos hábitats y para inspirar a las futuras generaciones de científicos y conservacionistas.

Referencias

- Aguayo, L. A., R. Sánchez T., P. Hernández, and G. Sandoval. (1985). *Observaciones de Cetáceos en el Pacífico Mexicano desde el Buque "Usumacinta" Durante la Campaña "Clarión I", enero 1985. Unpublished report. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)*, 14.
- Aguirre Muñoz, A., F. Méndez Sánchez, A. Ortiz Alcaraz, A. Del Mazo Maza, L. Fueyo Mac Donald, A. Rhodes Espinoza, M. Bellot Rojas, B. Bermúdez Almada, M.J. Navarro Sánchez, M.P. Gallina Tessaro y S.A. García Martínez (Eds.). (2015). *Formulario de Nominación del Bien Natural "Archipiélago de Revillagigedo" para su Inscripción en la Lista del Patrimonio Mundial, presentado al Centro de Patrimonio Mundial de la UNESCO. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. Ensenada, Baja California, México*. 149. + 5 Anexos.
- Allen, J. A. (1880). *North American Pinnipeds. U. S. Geological and Geographic Survey Territories. Library of the Museum of Comparative Zoology. Miscellaneous Publications*. 12:1-190.
- Álvarez, C. A., Aguayo L., R. Rueda, and J. Urbán. (1990). *A note on the stock size of humpback whales along the Pacific coast of México. Reports of the International Whaling Commission. Special Issue 12:191-193*.
- Bannister, John L. (2009). *Baleen whales (mysticetes). In Encyclopedia of marine mammals. Academic Press*. 80-89.
- Baker, C.S., L. M. Herman, and A. Perry. (1986). *Migratory movement and population structure of humpback whales (Megaptera novaeangliae) in the central and eastern North Pacific. Marine Ecology – Progress Series*, 31, 105-119
- Baker, C.S., S. R. Palumbi, and R. H. Lambertsen. (1990). *The influence of seasonal migration on the distribution of mitochondrial DNA haplotypes in humpback whales. Nature*, 344 238-240.

- Baker C. S. and S. R. Palumbi. (1994). Which whales are hunted? A molecular genetic approach to monitoring whaling. *Science* 265: 1538-1539.
- Belcher, R. L. and T. E. Lee Jr. (2002). *Arctocephalus townsendi*. *Mammalian Species: 1-5. Bio-One Research evolved*. American Society of Mammalogists. 6. [http://dx.doi.org/10.1644/1545-1410\(2002\)700<0001:AT>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1644/1545-1410(2002)700<0001:AT>2.0.CO;2)
- Berta, A., J. L. Sumich and K. M. Kovacs. (2005). *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. Elsevier Inc. 2nd Edition. 575.
- Bigg, M. A. (1988). Status of the California sea lion, *Zalophus californianus*, in Canada. *Canadian Field Naturalist* 102. 307-314.
- Blanco Jarvio, A., C. Galván Tirado, H. Cruz Villagrán, C. A. Silva Segundo, E. Hidalgo Pla, J. E. Higuera Rivas, F. R. Elorriaga Verplancken, and H. Rosales Nanduca. (2023). Mitochondrial genetic variation in false killer whale groups (*Pseudorca crassidens*) from the Mexican Pacific reveal strong regional differentiation. *Marine Mammal Science*. 1-13. DOI: 10.1111/mms.13027
- Blasi, M. F., C. Bruno, and L. Boitani. (2020). Female reproductive output in a Mediterranean bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* population. *Aquatic Biology*, 29, 123-136. <https://doi.org/10.3354/ab00732>
- Calambokidis, J., E. A. Falcone, T. J. Quinn, A. M. Burdin, P.J. Clapham, J. K. B. Ford, C. M. Gabriele, R. LeDuc, D. Mattila, L. Rojas Bracho, J. M. Straley, B. L. Taylor, J. Urbán, D. Weller, B. H. Witteveen, M. Yamaguchi, A. Bendlin, D. Camacho, K. Flynn, A., Havron, J. Huggins and N. Maloney. (2008). *SPLASH: Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback Whales in the North Pacific. Final report for Contract AB133F-03-RP-00078*. U.S. Dept of Commerce Western Administrative Center Seattle, Washington. 57.
- Campos Ramos, R. (1989). *Fotoidentificación y comportamiento del Rorcual jorobado, Megaptera novaeangliae (Borowski, 1781), en las aguas adyacentes al Archipiélago de Revillagigedo, México. (Cetacea: Balaenopteridae)*. Master 's Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 134.
- Carone, E., F. L. Lizardi, F. Favoretto, J. E. Higuera Rivas, and H. Rosales Nanduca. (2023). Revillagigedo Archipelago, Mexico: A probable calving area for common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*. 49(2). 121-129. DOI 10.1578/AM.49.2.2023.121
- Cheeseman, T., K. Southerland, and J. M. Acebes. (2023). A collaborative and near-comprehensive North Pacific humpback whale photo-ID dataset. *Sci Rep* 13, 10237. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36928-1>

- Chittleborough, R. G. (1958). The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). *Marine and Freshwater Research* 9.1. 1-18.
- Clapham, P. J., Per J. Palsbøll, David K. Mattila, and Oswaldo Vasquez. (1992). Composition and dynamics of humpback whale competitive groups in the West Indies. *Behaviour*. 182-194.
- Clapham, P. J. (1996). The social and reproductive biology of humpback whales: an ecological perspective. *Mammal Review* 26 (1). 27-49.
- CONANP. (2017). Estudio Previo Justificativo para la declaratoria del Parque Nacional Revillagigedo. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 214.
- CONANP-SEMARNAT. (2004). Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 222.
- Darling, D. J. and J. D., Mc Sweeney. (1985). Observations on the migrations of North Pacific Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology*. 63. 308 – 314.
- Darling, J. D., K. Audley, T. Cheeseman, B. Goodwin, E. G. Lyman, and J. Urbán. (2022). Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) attend both Mexico and Hawaii breeding grounds in the same winter: mixing in the northeast Pacific. *Biology Letters*, 18(2). 20210547. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0547>
- Del Aguila Vargas, A. C. (2014). Determinación de la frecuencia de los ataques de orcas a ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano con base en su distribución, sexo y pigmentación. Bachelor 's Thesis. Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). 65.
- Esperón Rodríguez, M. and J. P. Gallo Reynoso. (2012). The re-colonization of the Archipelago of San Benito, Baja California, by the Guadalupe fur seal. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, no. 1. 170-176.
- Fernandez, M., F. Alves, R. Ferreira, J. Fischer, P. Thake, N. Nunes, R. Caldeira, and A. Dinis. (2021). Modeling fine-scale cetaceans' distributions in oceanic islands: Madeira archipelago as a case study. *Frontiers in Marine Science* 8: 688248.
- Fordyce, R. E., and L. G. Barnes. (1994). The Evolutionary History of Whales and Dolphins. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 22: 419–455.
- Forestell, P. H., and Urbán. (2007). Movement of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) between the Revillagigedo and Hawaiian archipelagos within a winter breeding season. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*. 97-102. DOI: <https://doi.org/10.5597/lajam00113>

- González Peral, U. A. (2011). *Definición y características de las unidades poblacionales de las ballenas jorobadas que se congregan en el Pacífico mexicano*. Doctoral Thesis. Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras, Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). 92.
- Guerrero Ruiz, M. E. (2013). *Identidad poblacional y estructura social de la orca *Orcinus orca* (Linnaeus 1758) en el Pacífico Mexicano*. Doctoral Thesis. Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). 227.
- Hanna, M. A. (1926). *Revillagigedo Islands expedition*. Calif. Acad. Sci. Proc., 4th Ser, 15, 85.
- Harley, H. E. (2008). *Whistle discrimination and categorization by the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): A review of the signature whistle framework and a perceptual test*. Behavioural Processes, 77(2), 243–268. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.11.002>
- Harrison, R. J., and S. H. Ridgway. (1971). *Gonadal activity in some bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*)*. Journal of Zoology, 165(3), 355–366. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb02193.x>
- Heckel, G., P. Ladrón de Guevara and L. Rojas Bracho. (2007). *Bahía de los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad*. Línea Base 2007. Pronatura Noroeste AC, SEMARNAT, INE y San Diego Natural History Museum. México, D.F. 740.
- Heckel, G., M. G. Ruiz Mar, Y. Schramm, and U. Gorter. (2020). *Atlas of Marine Mammal Distribution and Abundance in Mexican Waters*. Universidad Autónoma de Campeche. 186. DOI: 10.26359/epomex.cemie022020
- Herman, L. M. (2017). *The multiple functions of male song within the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) mating system: review, evaluation, and synthesis*. Biological Reviews 92, 3. 1795–1818.
- Holt, R. S. and S. N. Sexton. (1987). *Report of a marine mammal survey of the eastern tropical Pacific aboard the research vessel David Starr Jordan, August 8–December 10, 1987*. Vol. 117. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Center.
- Hoyos Padilla, E. M. and J. P. Gallo Reynoso. (2015). *Occasional presence of a California sea lion (*Zalophus californianus*) at Isla Roca Partida, Revillagigedo Archipelago, México*. THERYA, 2015, Vol. 6 (2). 489–494. DOI: 10.12933/therya-15-279, ISSN 2007-3364.
- Hoyos Padilla, E. M., J. P. Gallo Reynoso and I. D. Barba Acuña. (2021). *Presence of Guadalupe Fur Seals (*Arctocephalus philippii townsendi*) at Isla Roca Partida, Revillagigedo Archipelago, México*. Aquatic Mammals 2021, 47(6). 612–617. DOI 10.1578/AM.47.6.2021.612.

- Hoyt, E. (2005). *Marine Protected Areas for whales, dolphins and porpoises: a world handbook for cetacean habitat conservation*. Earthscan. London, UK. 521.
- Jacobsen J. K. and S. Cerchio. (2007). Variación temporal y geográfica en la distribución de ballenas jorobadas cantantes en la Isla Socorro, 2000 y 2001. II Reunión Internacional de Investigadores del Archipiélago de Revillagigedo. *Zoología Marina*.
- Janik, V. M. (2000). Source levels and the estimated active space of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) whistles in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(7-8), 673-680. <https://doi.org/10.1007/s003590000120>
- Jones, B. L., R. Daniels, S. Tufano, and S. Ridgway. (2020). Five members of a mixedsex group of bottlenose dolphins share a stereotyped whistle contour in addition to maintaining their individually distinctive signature whistles. *PLoS One* 15, e0233658
- Juárez Rodríguez, M. (2008). Variación morfológica de la aleta dorsal de la tonina (*Tursiops truncatus*, Montagu 1821) en la Bahía Banderas, México. Bachelor's Thesis. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). 43.
- Juárez Salas, R. A. (2001). Tasas de nacimiento entre partos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano. Bachelor 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 84.
- Kaschner, K. (2007). Air-Breathing Visitors to Seamounts: Marine Mammals. *Seamounts: ecology, fisheries & conservation*. 230-238.
- Katona, S., B. Baxter, O. Brazier, S. Kraus, J. Perkins, and H. Whitehead. (1979). Identification of humpback whales by fluke catalogs. 33-44. In: Winn, H.E. and B.L. Olla (Eds). *Behavior of marine mammals current perspective*. Vol. 3. Cetaceans. Plenum Press. New York.
- King, J. E. (1983). *Seals of the world*. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Ladrón de Guevara Porras, P. (2001). Distribución temporal y estructura de las agrupaciones de los rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) en dos áreas de reproducción del Pacífico mexicano. Master 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 142.
- Lagerquist B. A., B. R. Mate, J. G. Ortega Ortiz, M. Winsor and J. Urbán. (2008). Migratory movements and surfacing rates of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) satellite tagged at Socorro Island, Mexico. *Marine Mammal Science*. 24(4). 815-830. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2008.00217.x
- Lazcano Pacheco, C., A. J. Castillo Sánchez, C. D. Ortega Ortiz, I. Martínez Serrano, F. Villegas Zurita, A. Frisch Jordán, O. R. Guzón Zatarain, K. Audley, N. Ransome, J. Bolaños Jiménez, and J. Urbán. (2023). Ecological aspects of false killer whales (*Pseudorca crassidens*) from Mexican Pacific and Southern California waters. *Marine Mammal Science*. 39(4), 1344-1355. <https://doi.org/10.1111/mms.13056>

- Leatherwood S., R. Reeves, W. Perrin, and E. Evans. (1982). *Whales, dolphins and porpoises of the Eastern North Pacific and adjacent Arctic waters. A guide to their identification.* NOAA Technical Report NMFS Circular 444. 257.
- Leatherwood S., R. Reeves, W. Perrin, and E. Evans. (1988). *Whales, dolphins and porpoises of the Eastern North Pacific and adjacent Arctic waters. A guide to their identification.* Dover Publications, Inc, New York, USA. 245.
- López Montalvo, C., A. (2005). *Composición de ácidos grasos del tejido subcutáneo de cuatro ballenas jorobadas, Megaptera novaeangliae (Borowski, 1781), en la costa pacífica mexicana.* Bachelor 's Thesis. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana (UV).
- Maniscalco, J., K. Wynne, K. Pitcher, M. Hanson, S. Melin, and S. Atkinson. (2004). *The occurrence of California sea lions (Zalophus californianus) in Alaska.* Aquatic Mammals 30. 427-433.
- Martínez Aguilar, S., H. Rosales Nanduca, S. E. Smith Aguilar, S. Pompa Mansilla y L. Medrano González. (2007). *Abundancia, distribución y reproducción invernal de la tonina (Tursiops truncatus) en aguas adyacentes a la Isla Socorro, Revillagigedo, México.* II Reunión Internacional de Investigadores del Archipiélago de Revillagigedo. Zoología Marina.
- Martínez Aguilar, S. (2008). *Un modelo de abundancia absoluta de la ballena jorobada, Megaptera novaeangliae, en aguas adyacentes a las Islas del Archipiélago de Revillagigedo, México.* Bachelor 's Thesis. Universidad Autónoma de México (UNAM). 84.
- McFee, W. E., T. R. Speakman, L. Balthis, J. D. Adams, and E. S. Zolman. (2014). *Reproductive seasonality of a recently designated bottlenose dolphin stock near Charleston, South Carolina, USA.* Marine Mammal Science, 30(2). 528-543. <https://doi.org/10.1111/mms.12055>
- Medrano González, L. (1993). *Estudio genético del rorcual jorobado en el pacifico mexicano.* Doctoral Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 100.
- Medrano González, L., M. Salinas, I. Salas, P. Ladron de Guevara, A. Aguayo, J. Jacobsen, and C. S. Baker. (1994). *Sex identification of humpback whales, Megaptera novaeangliae, on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean.* Canadian Journal of Zoology, 72(10). 1771-1774.
- Medrano González, L., A. Aguayo, J. Urbán, and C. S. Baker. (1995). *Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, Megaptera novaeangliae, in the Mexican Pacific Ocean.* Canadian Journal of Zoology, 73. 1735- 1743.
- Medrano González L. E., J. Urbán, M. J. Vázquez Cuevas, M. R. Robles Saavedra, P. Ladrón de Guevara Porras, J. Nolasco Soto, F. R. Gómez Lozano, K. Villavicencio Llamosas, R. A.

- Juárez Salas, J. Knud Jacobsen, S. Cerchio y C. S. Baker. (2000). Hábitos reproductivos e historia poblacional reciente de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. Primer congreso nacional de ciencias naturales del CONACyT. 12.
- Medrano González, L. and J. Urbán. (2002). La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. Informe final del Proyecto W024. 76.
- Medrano González, L., E. Peters Recagno, M. J. Vázquez Cuevas, R. A. Zaragoza Álvarez, J. M. Sánchez Parra, L. Miranda Ramírez, C. del Villar Flores, H. Rosales Nanduca, L. Viloria Gómora, I. C. Díaz Gamboa y E. V. Vega Peña. (2007). II. Distribución y abundancia de mamíferos marinos en el Pacífico mexicano. Informe técnico: Distribución de la mastofauna marina de la Boca del Golfo de California y el Archipiélago Revillagigedo y sus implicaciones para la conservación. 23.
- Medrano González L., H. Rosales Nanduca, M. J. Vázquez Cuevas, J. Urbán, L. Rojas Bracho, M. A. Salinas Zacarías, L. F. Bourillón Moreno, L. Viloria Gómora, E. M. Peters Recagno y Anelio Aguayo Lobo. (2008). Diversidad, composiciones comunitarias y estructuras poblacionales de la mastofauna marina en el Pacífico mexicano y aguas circundantes. Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. 469-492.
- Medrano González, L., M. Salinas, I. Salas, P. Ladron de Guevara, A. Aguayo, J. Jacobsen, and C. S. Baker. (1994). Sex identification of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology*, 72(10). 1771-1774.
- Medrano González, L., A. Aguayo-Lobo, J. Urbán, and C.S. Baker. (1995). Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology*, 73(9). 1735-1743.
- Medrano González, L., N. L. Ransome, y E. R. Arroyo Sánchez. (2022). Evaluación de las interacciones entre el transporte marítimo y grandes cetáceos en el Pacífico Mexicano. Report to World Wildlife Fund, Cd. México.
- Moreno Ponce, E. (2021). Variación sonográfica y de composición de frases de la canción de la ballena jorobada en las regiones del continente y Revillagigedo del Pacífico Mexicano. Bachelor 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 145.
- Niño-Torres, C. A., J. Urbán, y O. Vidal. (2011). Mamíferos Marinos del Golfo de California: Guía ilustrada. Publicación especial No. 2, Alianza WWF México-Telcel. 192.

- NOAA-Fisheries. (2017). Humpback Whale (*Megaptera novaeangliae*). [http:// www. nmfs.noaa. gov/pr/species/mammals/whales/humpback-whale.html](http://www.nmfs.noaa.gov/pr/species/mammals/whales/humpback-whale.html). Accessed 10 May 2017.
- Nolasco Soto, J. (2003). Contenido calórico y composición de ácidos grasos en la dermis de la ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae*, en la Isla Socorro, Revillagigedo, México. Master 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Norris, T. F., M. Mc Donald, and J. Barlow. (1999). Acoustic detections of singing humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the eastern North Pacific during their northbound migration. *Acoustical Society of America*. 106.
- Núñez López, M. T. (2011). Variación regional y sexual en la aleta dorsal del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Master 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 64.
- Ortega Ortiz, C. D., M. H. Vargas Bravo, A. Olivos Ortiz, M. G. V. Zapata, and F. R. Elorriaga Verplancken. (2019). Short Note Guadalupe Fur Seal Encounters in the Mexican Central Pacific. *Aquatic Mammals*, 45(2). 244-252.
- Ortega Rubio, A. y A. Castellanos Vera. (1994). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. *Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. La Paz, Baja California Sur*. 363.
- Pauly, D., A. W. Trites, E. Capuli, and V. Christensen. (1998). Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science* 55. 467-481.
- Peralta Pérez, M. A. (2008). Modelación de la distribución de mamíferos marinos en el Pacífico mexicano por algoritmos genéticos. Master 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 134.
- Pérez D. y G. Gordillo. (2002). Avistamientos y primeros registros de varamientos de mamíferos marinos en las costas de Oaxaca (Huatulco-Puerto Escondido) de febrero de 1998 a mayo de 1999. *XXVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos*. Veracruz, Ver., México.
- Reeves R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham, J. A. Powell and P. A. Folkens. (2002). *Guide to marine mammals of the world*. National Audubon Society. Alfred A. Knopf. New York, NY.
- Reilly S. B., and V. G. Thayer. (1990). Blue whale (*Balaenoptera musculus*) distribution in the eastern tropical Pacific. *Marine Mammal Science*, 6(4). 265-277.
- Rice, D. W. (1977). *The Humpback Whale in the North Pacific; Distribution, Exploration and Number*. Prepared for the Workshop on Humpback Whale in Hawaii. July. NMSS. 21.
- Rice, D. W. (1978). *The humpback whale in the North Pacific: Distribution exploitation and*

- numbers. In K. S. Norris and R. Reeves, eds. *Report on a workshop on problems related to humpback whales (Megaptera novaeangliae) in Hawaii. Report to the US. Marine Mammal Commission, Washington, D.C.* 29-44.
- Rio, R. (2023). Acoustic recording of false killer whale (*Pseudorca crassidens*) from Mexico (L). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 153(4). 2019-2022. <https://doi.org/10.1121/10.0017726>
- Rio, R., H. Rosales Nanduca, L. A. Piuma, J. F. Piuma, M. Piuma, G. S. Redecker, and L. S. Hoffmann. (2022). First report of signature whistles in an oceanic common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population from Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Marine Mammal Science*. 1-17. <https://doi.org/10.1121/10.0017726>
- Robles Saavedra, M., R. (†) (2004). Variación genética mitocondrial y nuclear de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano. Master 's Thesis. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (IPN). 63 (unpublished).
- Roman, J., J. A. Estes, L. Morissette, C. Smith, D. Costa, J. McCarthy, J. B. Nation, S. Nicol, A. Pershing, and V. Smetacek. (2014). Whales as marine ecosystem engineers. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12. 377-385. doi: 10.1890/130220
- Rosales Nanduca H. (2004). Transiciones entre las agrupaciones del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Bachelor 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, DF. 23.
- Salas Rodarte, I. V. (1993). Intervalos de reproducción y tasas de nacimiento de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) identificadas en dos áreas de reproducción en el Pacífico mexicano, 1986-1991. Bachelor 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 74.
- Salazar Bernal, E. C. (2008). Distribución de la orca (*Orcinus orca*), la orca falsa (*Pseudorca crassidens*) y el delfín de dientes rugosos (*Steno bredanensis*) en el Pacífico Oriental Tropical y Golfo de México. Master 's Thesis. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 85.
- Salinas Zacarías, M. A. (2002). Estudio comparativo del sonido emitido por los machos del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, durante el invierno en dos áreas de reproducción del Pacífico de México. Master 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 60.
- SEMARNAT. (2018). Programa de Acción para la Conservación de la Especie Ballena Jorobada (*Megaptera novaeangliae*). SEMARNAT/ CONANP, México (Año de edición 2018). 88.
- Scheffer, V. B. (1958). *Seals, Sea lions and walruses*. Stanford University Press. California. 179.

- Smith, H., C. Frère, H. Kobryn, and L. Bejder. (2016). Dolphin sociality, distribution and calving as important behavioural patterns informing management. *Animal Conservation*, 19(5), 462-471. <https://doi.org/10.1111/acv.12263>
- Smith Aguilar, S. E. (2007). *Competencia sexual entre machos de la ballena jorobada (Megaptera novaeangliae) en la Bahía de Banderas y alrededores de la Isla Socorro, México*. Bachelor 's Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 138.
- Smith Aguilar, S. E. (2009). *Análisis estructural de la canción de la ballena jorobada (Megaptera novaeangliae). Variación individual, temporal y geográfica en la Bahía de Banderas y alrededores de la Isla Socorro, México*. Master 's Thesis. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 107.
- Smith, H., C. Frère, H. Kobryn, and L. Bejder. (2016). Dolphin sociality, distribution and calving as important behavioral patterns informing management. *Animal Conservation*, 19(5), 462-471. <https://doi.org/10.1111/acv.12263>
- Steiger, G. H., J. Calambokidis, J. M. Straley, L. M. Herman, S. Cerchio, D. R. Salden, J. Urbán, J. K. Jacobsen, O. von Ziegesar, K. C. Balcomb, and C. M. Gabriele. (2008). Geographic variation in killer whale attacks on humpback whales in the North Pacific: implications for predation pressure. *Endangered Species Research*, 4(3), 247-256. doi: 10.3354/esr00078
- Trejo Albarrán, X., L. Medrano González, J. Urbán y L. Ballance. (2017). Los mamíferos marinos del archipiélago de Revillagigedo. 8-9. En *La Jornada Ecológica, un sitio natural del patrimonio mundial de la UNESCO, Archipiélago de Revillagigedo*. Número especial 209 diciembre. 21.
- Tyack, P., and H. Whitehead. (1982). Male competition in large groups of wintering humpback whales. *Behavior*. 132-154.
- Tyne, J. A., N. R. Loneragan, D. W. Johnston, K. H. Pollock, R. Williams, and L. Bejder. (2016). Evaluating monitoring methods for cetaceans. *Biol. Conserv.* 201. 252– 260. doi: 10.1016/j.biocon.2016.07.024
- Urbán J. and A. Aguayo L. (1987). Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. *Marine Mammal Science*, 3(4), 333-344. DOI: 10.1111/j.1748-7692.1987.tb00320.x
- Urbán J., A. Gómez Gallardo, U. Gallardo, R. Palmeros, and G. Velásquez. (1997). Los mamíferos marinos de la Bahía de La Paz. 193-217. In: J. Urbán y M. Ramírez (eds). *La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación*. UABCS, CICIMAR, Scripps. México.

- Urbán, J., C. Álvarez, M. Salinas, J. Jacobsen, K. C. Balcomb III, A. Jaramillo, P. Ladrón de Guevara, and A. Aguayo. (1999). Population size of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters off the Pacific coast of Mexico. *Fishery Bulletin*. 97:1017-1024.
- Urbán, J., A. Jaramillo L., A. Aguayo L., P. Ladrón de Guevara P., M. Salinas Z., C. Alvarez F., L. Medrano González, J. K. Jacobsen, K. C. Balcomb III, D. E. Claridge, J. Calambokidis, G. H. Steiger, J. Straley, O. vonZiegesar, J. M. Waite, S. Miszroch, M. E. Dahlheim, J. D. Darling and C. S. Baker. (2000). Migratory destinations of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. *Journal of Cetacean Research and Management* 2(2). 101-110.
- Urbán, J. (2008). Conocimiento biológico de las especies de mamíferos marinos incluidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Bases de datos SNIB-CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad). Proyecto No. CK009. México, D.F. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/CK009_Fichas%20de%20Especies.pdf. Accessed 15 February 2017.
- Urbán, J., and L. Viloría Gómora. (2023). Diversidad, distribución y legislación de los mamíferos marinos en el Pacífico mexicano. *GEOMARE ZOOLOGICA*, 5 (1). 1-17.
- Vázquez Cuevas, M. J. G. (2007). Distribución espacial y temporal de microsatélites de las ballenas jorobadas, *Megaptera novaeangliae*, en el Pacífico mexicano. Master 's Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 107.
- Vidal, O. (1991). Catalog of osteological collections of aquatic mammals from Mexico. NOAA Technical Report. NOAA Technical Report nmfs 97. National Marine Fisheries Service, Washington, DC. USA. 36.
- Vidal O., L. Findley, and S. Leatherwood. (1993). Annotated checklist of marine mammals of the Gulf of California. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, (28). 1-16.
- Viloría Gómora, L. and L. Medrano González. (2015). Population ecological traits of *Tursiops truncatus* putative morphotypes in the transitional region of the Mexican Pacific Ocean. *THERYA*, 2015, Vol. 6 (2). 351-370. DOI: 10.12933/therya-15-276, ISSN 2007-3364.
- Walker, J., C. Potter and S. Makro. (1999). The diets of modern and historic bottlenose dolphin populations reflected through stable isotopes. *Marine Mammal Science*. 15(2). 335-350.
- Wells, R., A. Irvine and M. Scott. (1980). The social ecology of inshore odontocetes. 263-317. En: L. Herman (Ed.) *Cetacean behavior: mechanisms and functions*. John Wiley and Sons. USA. 463.
- Wells, R.S. and M. D. Scott. (2009). Common bottlenose dolphin: *Tursiops truncatus*. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. 249-255.

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 condriictios 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 condriictios 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 condriictios 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 condriictios 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-

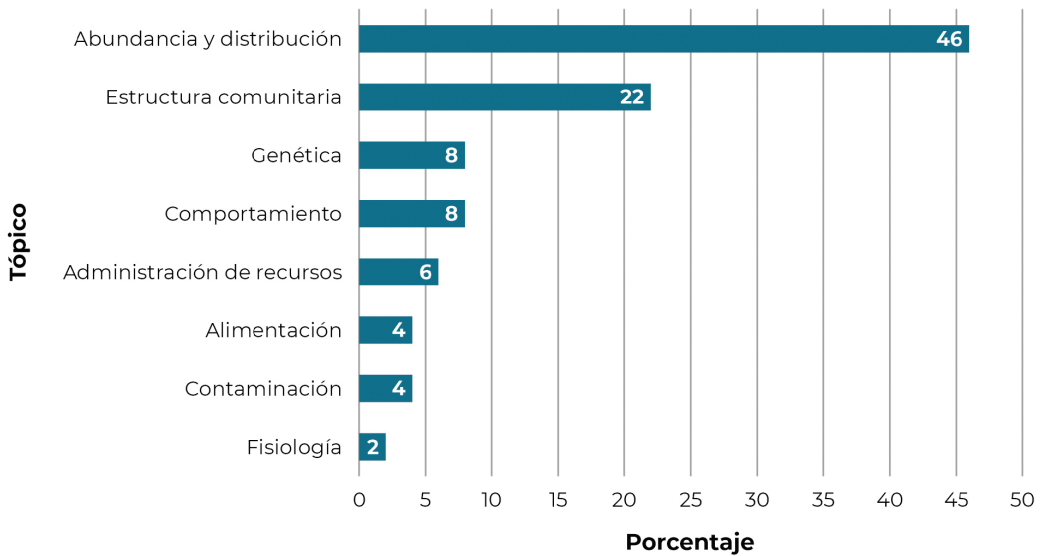


Figura 1: Temas explorados en proyectos de investigación relacionados con los condrictios del Archipiélago de Revillagigedo durante los años 1793-2024.

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 condrictios 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 condriictios 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 purpureescens</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>Bathyraja 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 arenoso, 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-SEMARNAT-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.

zooplancton (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.

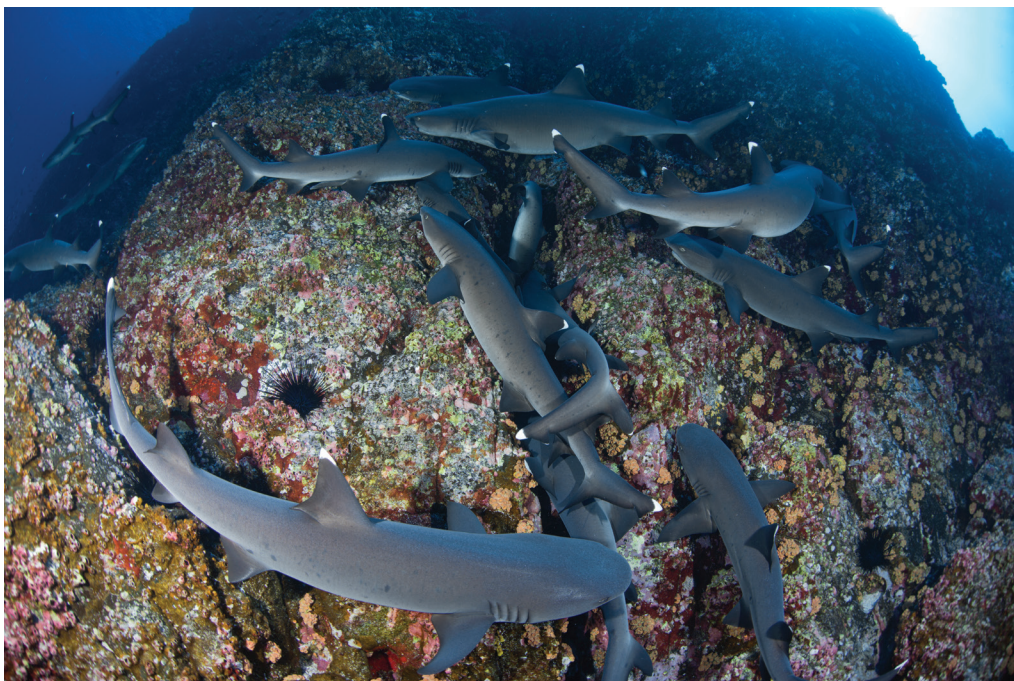


Figura 3: Tiburón punta blanca de arrecife (*Triaenodon obesus*). Foto por: Erick Higuera.

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 conductos, 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. Burkepille, 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.*

7



Perspectivas actuales sobre la ecología de las tortugas marinas

Helena Fernández-Sanz^{1,2},
Jeffrey A. Seminoff³,
Laura Andrea Flores Gasca^{1,2},
Fernando Iván Hernández Burgos^{2,4},
Lorena Citlalli Magallón Flores⁵,
Erica Carone⁵,
José Alfredo Guevara-Franco⁶,
Eduardo Reséndiz^{2,6,7}

- ¹ Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur km 5.5, El Mezquitito 19-B, 23080 La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- ² Health Assessments in Sea Turtles From Baja California Sur (HastBCS), Villa Ballena 330, Villas del Encanto, 23085 La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- ³ NOAA-Southwest Fisheries Science Center, 8901 La Jolla Shores Drive, La Jolla, California 92037, US.
- ⁴ Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510 Ciudad de México, Mexico.
- ⁵ Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación A. C., Calle del Pirata 420, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- ⁶ Departamento Académico de Ciencia Animal y Conservación del Hábitat, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur km 5.5, El Mezquitito 19-B, 23080 La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- ⁷ Laboratorio de Investigación y Medicina de Organismos Acuáticos, DACACH-UABCS, Unidad Académica Pichilingue. Carretera La Paz-Pichilingue km. 16.5 La Paz Baja California Sur, México.

[Página anterior](#): Tortuga verde (*Chelonia mydas*) en Bahía Azufre. Foto por: Helena Fernández-Sanz.

Introducción

Las tortugas marinas se clasifican dentro del orden Testudinata y destacan por sus características anatómicas distintivas. Caracterizadas por un cráneo anápsido, es decir, que carece de fosas temporales, las tortugas marinas exhiben una morfología corporal deprimida, ancha y compacta (Wyneken, 2001). Sus costillas se extienden para formar un caparazón, generalmente envuelto por placas dérmicas. Las extremidades de las tortugas marinas han evolucionado hasta convertirse en estructuras en forma de aleta que, junto con un caparazón comprimido dorsalmente, contribuyen a una forma corporal hidrodinámica propicia para su estilo de vida acuático (Wyneken, 2001). Aunque las tortugas marinas pueden sumergirse a grandes profundidades, dependen de la respiración pulmonar y, por lo tanto, están fuertemente vinculadas con las aguas superficiales (Álvarez del Villar, 1987). Las siete especies actuales de tortugas marinas pertenecen a dos familias principales: Cheloniidae y Dermochelyidae. Las tortugas de la familia Cheloniidae cuentan con caparazones duros compuestos por placas óseas cubiertas por escudos de queratina (Márquez, 1990; Wyneken, 2001). En contraste, la familia monofilética Dermochelyidae está compuesta por una sola especie que posee un caparazón coriáceo distintivo compuesto principalmente por una capa de piel dura y gomosa con placas óseas minúsculas incrustadas (Márquez, 1990; Wyneken, 2001). Esta variación en la forma y composición del caparazón entre las especies refleja adaptaciones a sus respectivos entornos y estilos de vida.

Las tortugas marinas son criaturas altamente migratorias con patrones complejos de historia de vida que incluyen varios ecosistemas, abarcando hábitats terrestres para la oviposición y el desarrollo embrionario, así como áreas de desarrollo y alimentación en aguas costeras (zona nerítica) y en el océano abierto (zona oceánica) (Bolten et al., 2003). Además, cada especie

tiene distintas preferencias oceanográficas, dietéticas y de anidación, que influyen en su distribución y uso del hábitat. En algunos casos, estas preferencias pueden coincidir contribuyendo a que varias especies coexistan en la misma área.

El Archipiélago de Revillagigedo y sus aguas circundantes albergan hasta cinco de las seis especies de tortugas marinas que se encuentran en México (Márquez, 1990). La tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*), la tortuga golfina (*Lepidochelys olivacea*) y la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) llevan a cabo actividades de alimentación y descanso durante periodos no reproductivos en las aguas del archipiélago. La tortuga verde del Pacífico Oriental (*Chelonia mydas*), conocida localmente como tortuga negra, no sólo se alimenta sino que también se reproduce y anida dentro del archipiélago (Argueta-Valadez, 1994; Sarti et al., 2007; Tiscareño et al., 2022) (Tabla I). Además, hay un informe histórico, aún sin fundamento, de una cría de tortuga caguama (*Caretta caretta*) encontrada en el archipiélago; sin embargo, se necesitan más datos para confirmar la presencia de la especie en las islas.

Ecología

Los datos sobre las tortugas de las Islas Revillagigedo siguen siendo limitados, consistiendo principalmente en informes breves que detallan su presencia y comportamiento de anidación en las playas arenosas de Isla Socorro (Figura 1) e Isla Clarión (Figura 2). Históricamente, las islas han sido estudiadas durante breves periodos por grandes expediciones científicas, incluyendo el viaje del coronel Andrew Grayson a la isla Socorro en 1867, la Expedición *Albatros* en 1890, la Expedición de la Academia de Ciencias de California en 1925 y la Expedición del Instituto Scripps de Oceanografía en 1953. Esta última generó información de referencia sobre los taxones de reptiles que habitan el archipiélago y sus aguas.

Tabla 1: Especies de tortugas marinas en el Archipiélago de Revillagigedo. NOM-059-ECOL-2010. P = En peligro de extinción. Estado de conservación en la Lista Roja de la UICN. Se ha reportado la presencia de tortugas caguamas en el archipiélago, pero no se ha confirmado.

Nombre común <i>Nombre científico</i>	Uso del hábitat	NOM-059	Lista Roja de la UICN	Referencias
Tortuga verde/negra <i>Chelonia mydas</i>	Alimentación, Apareamiento, Anidación	P	En peligro	Seminoff, J.A. 2004
Tortuga carey <i>Eretmochelys imbricata</i>	Alimentación	P	En peligro crítico de extinción	Mortimer, J.A. & Donnelly, M. 2008
Tortuga laúd <i>Dermochelys coriacea</i>	Alimentación	P	Vulnerable	Wallace, B.P., Tiwari, M. & Girondot, M. 2013
Tortuga golfina <i>Lepidochelys olivacea</i>	Alimentación	P	Vulnerable	Abreu-Grobois, A. & Plotkin, P. 2008
Tortuga caguama <i>Caretta caretta</i>	Alimentación	P	Vulnerable	Casale, P. & Tucker, A.D. 2017

La primera evidencia documentada de la presencia de tortugas marinas data de la década de 1920. Durante una expedición de la Academia de Ciencias de California en 1925 a bordo del barco de vapor Ortolan, Hanna (1926) observó tortugas marinas verdes nadando en la Bahía Azufre en Isla Clarión. Además, reportó haber encontrado “trampas de arena” naturales empinadas a lo largo de la playa cercana, muchas de ellas con huesos de tortuga en su interior y una con una tortuga verde viva y emaciada atrapada y tratando de liberarse.

Posteriormente, Brattstrom (1955) documentó tres tortugas verdes nadando en Bahía Azufre en Isla Clarión y observó evidencia de tortugas verdes que llegaban a la costa para desovar en las islas Socorro y Clarión. Además, se encontraron esqueletos de tortugas verdes en las playas de Isla Socorro en Hidden Cove y en Isla Clarión en Bahía Azufre. Durante esta expedición, mientras examinaba los estómagos de una culebra chirriadora de Isla Clarión,



Figura 1: Imágenes aéreas de la Isla Socorro en el Archipiélago de Revillagigedo, mostrando la ubicación de las playas arenosas (áreas sombreadas, recuadros) con actividad de anidación de tortugas marinas. A) Playa Norte; B) Playa Blanca; C) Playa Escondida.

Masticophis anthonyi, Brattstrom (1955) encontró lo que identificó como una cría de tortuga caguama (*Caretta caretta*). Este es el primer y único registro de una cría de tortuga caguama de las Islas Revillagigedo, aunque es muy probable que este relato sea un caso de identificación errónea de un neonato de tortuga golfina (*Lepidochelys olivacea*), que se parece mucho a las crías de tortuga caguama (Frazier 1985) y a menudo se confunden con ellas. Además, ahora se sabe que las tortugas caguamas no anidan en el Océano Pacífico Oriental. El informe de Brattstrom (1982) proporciona observaciones detalladas de las actividades de apareamiento y reproducción de las tortugas verdes en las islas Socorro y Clarión (Figura 3). Entre 1953 y 1981, el apareamiento se observó en mayo y noviembre, con rastros recientes

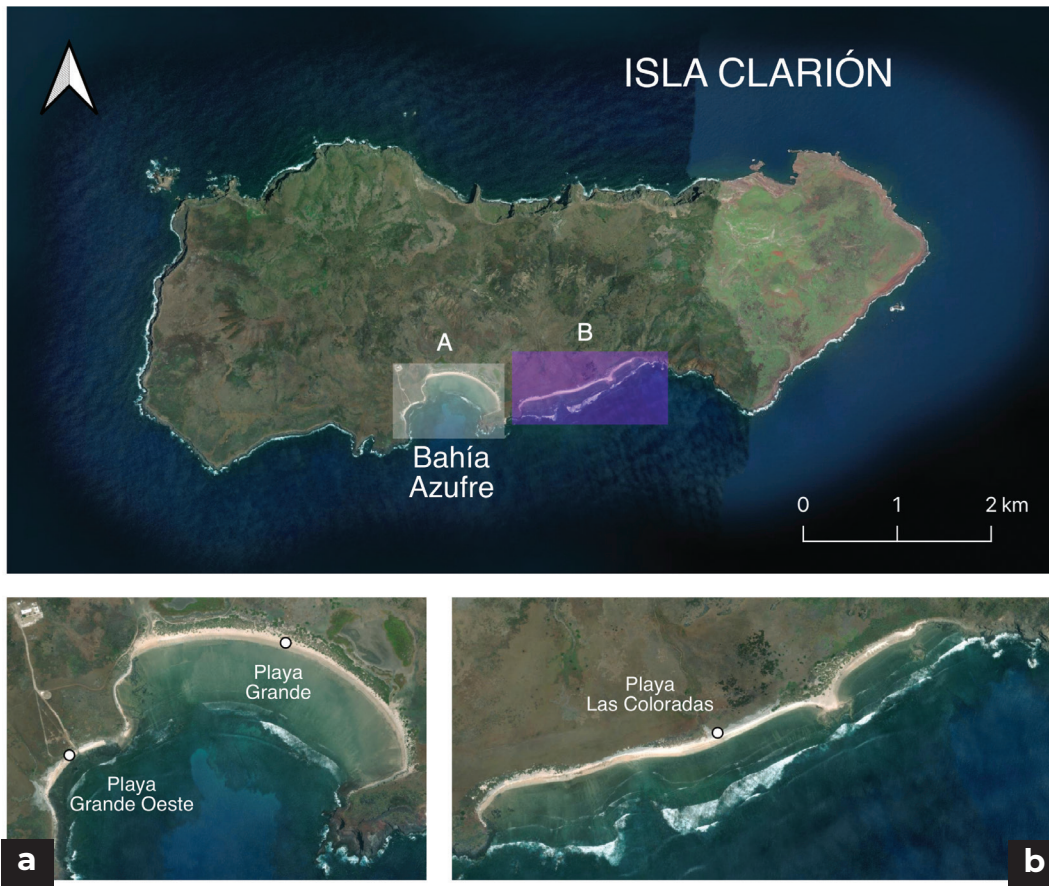


Figura 2: Imágenes aéreas de la Isla Clarión en el Archipiélago de Revillagigedo, que muestran la ubicación de las playas arenosas (áreas sombreadas, recuadros) con actividad de anidación de tortugas marinas. A) Playa Grande Oeste y Playa Grande; B) Playa Las Coloradas.

evidentes en marzo, abril, mayo y noviembre, lo que sugiere una temporada de anidación extendida.

Awbrey et al. (1984) reportaron el apareamiento, la reproducción y la eclosión de tortugas verdes en Bahía Azufre, Isla Clarión, en una expedición al archipiélago en octubre de 1976. Los autores estimaron una densidad de nidos de tortuga verde de 0,027 nidos/m² y una productividad anual de crías de 2,4 crías/m² en Playa Grande, Bahía Azufre. Aunque observaron muchos bobos enmascarados y de patas rojas (*Sula spp.*) además de fragatas (*Fregata sp.*),



Figura 3: Tortugas verdes del Pacífico Oriental (*Chelonia Mydas*) apareándose en Bahía Azufre, en Isla Clarión. Fotografía por: Fernando Iván Hernández Burgos, octubre de 2023.

la depredación de crías solo se documentó por parte de cuervos (*Corvus corax*), varias especies de peces y posiblemente delfines (*Tursiops truncatus*).

A pesar de la importancia del archipiélago para las tortugas marinas, no fue hasta finales del siglo XX que se llevaron a cabo esfuerzos específicos para generar información sobre las diferentes especies de este grupo de organismos. Para evaluar la importancia del Archipiélago de Revillagigedo como hábitat crítico para las tortugas marinas, Argueta-Valadez (1994) realizó un estudio identificando las especies de tortugas marinas que habitan las aguas del archipiélago, su abundancia relativa, temporada reproductiva y áreas de anidación. Se identificaron cuatro especies de tortugas: la tortuga laúd, la tortuga golfinia, la tortuga carey y la tortuga verde. Las tortugas laúd y golfinia fueron especies con distribución ocasional que posiblemente se



Figura 4: Tortuga verde del Pacífico Oriental (*Chelonia mydas*) cubriendo su nido después de la oviposición en Playa Grande, Isla Clarión. Foto por: Helena Fernández Sanz, noviembre de 2022.

alimenten en la zona. Todas las tortugas carey encontradas fueron juveniles, lo que sugiere que el archipiélago proporciona refugio y alimento para esta especie. La tortuga verde (Figura 4) fue la especie observada con mayor frecuencia, encontrándose en todas sus clases de edad, alimentándose, apareándose y anidando. Argueta-Valadez (1994) identificó la temporada de anidación de esta especie de julio a enero, con un pico de anidación en noviembre.

Para obtener más información sobre las tortugas del archipiélago, Juárez-Cerón et al. (2002) estudiaron la población reproductiva de tortugas verdes en Clarión y Socorro durante tres temporadas consecutivas (1998/99, 1999/2000, 2000/01) (Tabla II). Los autores encontraron 42 hembras anidando, 400 nidos en total y confirmaron la anidación de agosto a marzo, con un

pico en octubre y noviembre. Las tortugas exhibieron una amplia gama de variaciones morfológicas y de coloración. Además, el análisis genético reveló la presencia de cuatro nuevos haplotipos de ADNmt de tortuga verde endémicos de Revillagigedo. Estos haplotipos fueron identificados previamente en áreas de alimentación en la Península de Baja California y la Bahía de San Diego, confirmando estas regiones como parte de su rango de distribución (Juárez-Cerón et al. 2002). Este estudio mostró que la población de tortugas verdes que anidan en Revillagigedo es genéticamente distinta y se dispersa en áreas de alimentación en el noroeste de México y el sur de California, Estados Unidos.

En noviembre de 2008, Holroyd y Trefry (2010) realizaron estudios diarios en las playas de anidación de Bahía Azufre en Isla Clarión. En total, registraron de 115 rastros de hembras anidadoras y 219 eventos de eclosión de tortugas verdes. Además, estimaron que, en un período de dos semanas, hasta 500 tortugas verdes anidaron en Isla Clarión, lo que destaca el papel de la isla como un importante sitio de anidación para esta especie en peligro de extinción.

Después de 2008, los estudios sobre tortugas marinas en el Archipiélago de Revillagigedo pasaron a un segundo plano frente a la investigación sobre otras especies y hábitats regionales. Sin embargo, varios autores que exploraron la estructura poblacional a gran escala de la tortuga verde en el Océano Pacífico también incluyeron a la población de Revillagigedo en sus estudios. Por ejemplo, Dutton et al. (2014) estudiaron la filogeografía de 545 tortugas verdes (con muestras recolectadas entre 1990 y 2009) de ocho colonias de anidación diferentes en el Pacífico central y oriental. Los autores encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de anidación geográficamente alejadas e identificaron cinco segmentos de población distintos. Los resultados de Dutton et al. (2014) sugieren que el Pacífico oriental fue colonizado desde el Pacífico occidental a través del Pacífico

Norte central, con las Islas Revillagigedo actuando como trampolín para la radiación de tortugas verdes desde las islas del noroeste de Hawái hasta el Pacífico oriental. El estudio confirmó que los archipiélagos oceánicos, como Hawái y Revillagigedo, actúan como fuentes y receptores de la dispersión de la biodiversidad, proporcionando potencialmente un mecanismo para una mayor divergencia genética.

En 2019, Dutton y sus colegas publicaron resultados genéticos que revelaron el origen natal de las tortugas verdes del Pacífico Oriental que se alimentan en la Bahía de San Diego, California, EE. UU. Sus análisis mostraron que la mayoría de estas tortugas tienen su origen natal en sitios de anidación en el Pacífico Oriental, principalmente en el Archipiélago de Revillagigedo y la costa de Michoacán, México (Dutton et al., 2019). Para una mejor comprensión de los patrones de migración, se rastrearon por satélite tres hembras adultas y un macho adulto desde la Bahía de San Diego (Figura 5) (Dutton et al., 2019; Datos no publicados de la NOAA). Una de las hembras anidó en la Isla Socorro, permaneciendo en el archipiélago de mayo a agosto, y regresando a la Bahía de San Diego casi un año después de su partida (Figura 5). Esta observación indica que la anidación en las islas podría empezar en mayo, significativamente antes de lo reportado por Juárez-Cerón et al. (2002). El macho adulto fue rastreado hasta la Isla Clarión, donde permaneció de enero a marzo, probablemente apareándose con varias hembras antes de que cesaran sus transmisiones satelitales (Figura 5). Este macho adulto fue encontrado unos años más tarde en la Bahía de San Diego (datos no publicados de la NOAA). Estos hallazgos resaltan la complejidad de los patrones migratorios de las tortugas verdes y contribuyen a una comprensión más amplia de la duración de su temporada de anidación en el Archipiélago de Revillagigedo.

La información más reciente disponible sobre las tortugas del Archipiélago de Revillagigedo proviene de Tiscareño y colaboradores. En 2022, los

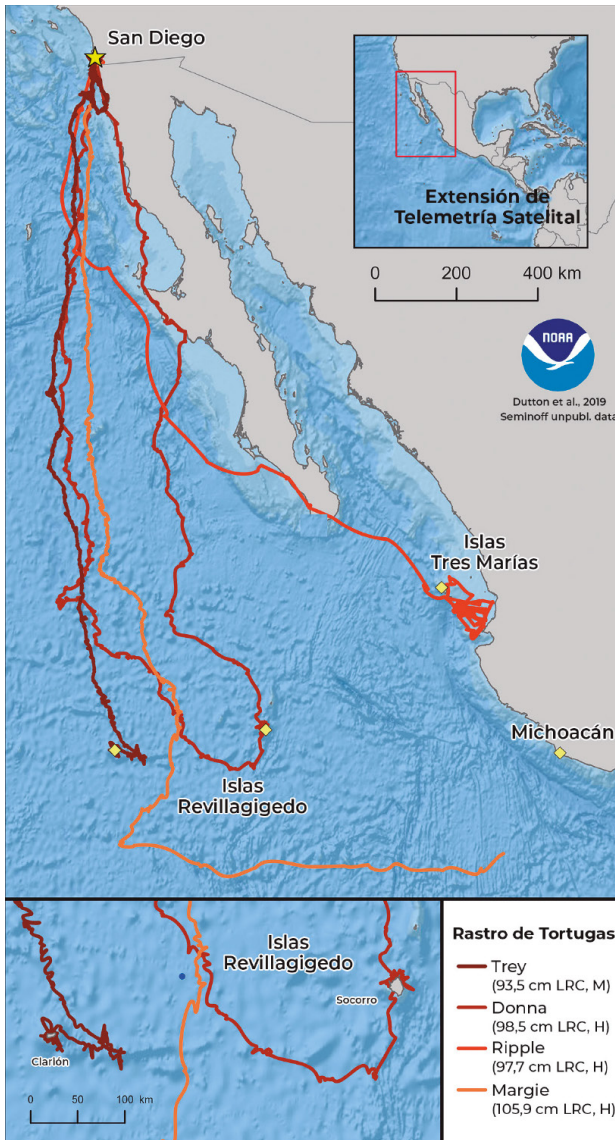


Figura 5: Movimientos rastreados por satélite de cuatro tortugas verdes del Pacífico Oriental desde el área de alimentación de la Bahía de San Diego en el sur de California, EE.UU., hasta los sitios de anidación en las islas Clarión y Socorro en el Archipiélago de Revillagigedo, y en las Islas Tres Marias, México. Mapa recreado a partir de Dutton et al. (2019) con una ruta adicional de un macho adulto de 93,5 cm de largo recto de caparazón (LRC) (datos no publicados de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA)). LRC: largo recto del caparazón; M: Macho; H: Hembra.

Tabla II: Principales variables de anidación de tortugas verdes y su éxito reproductivo en el Archipiélago de Revillagigedo. Todas las variables se presentan como promedios. LCC: largo curvo del caparazón.

Fuente	Isla	Hembras (n)	LCC (cm)	Nidos (n)	Huevos	Éxito de la emergencia	Éxito de eclosión
Argueta-Valadez (1994)	Socorro	35	84,00	46	89,25	85,95 %	
	Clarión			28	88,87	76,77 %	
Juárez-Cerón et al. (2002)	Socorro y Clarión	42	94,04	400	98,00	68,65 %	89,70 %
Tiscareño et al. (2022)	Clarión	131	89,09	67	101,79	85,51 %	92,78 %

autores caracterizaron las actividades de anidación de tortugas verdes del Pacífico Oriental en Isla Clarión (Tiscareño et al., 2022). Los autores registraron un total de 131 hembras anidadoras (127 en Playa Grande y 3 en Playa las Coloradas), con un largo curvo de caparazón (LCC) promedio de $89,1 \pm 11,6$ cm (Tabla II). El LCC mínimo registrado fue de 72 cm, lo que sugiere que las hembras de tortuga verde del Pacífico Oriental alcanzan la madurez sexual en o por encima de este tamaño. El LCC máximo registrado fue de 119 cm, superando el tamaño promedio reportado para la especie en su etapa adulta en las costas de Michoacán (Bedolla-Ochoa et al., 2023). Durante octubre y noviembre se documentaron 104 rastros (95 en Playa Grande y 9 en Playa las Coloradas). Además, se registró un promedio de $101,8 \pm 36,4$ huevos por nido ($n=67$) con un éxito de eclosión de 92,8% y un éxito de emergencia de 85,5% (Tabla II). Estos resultados son alentadores si se tiene en cuenta que el número de huevos por nido, así como el éxito de eclosión y el éxito de emergencia, fueron superiores a los valores respectivos reportados en estudios previos en 1994 y 2002 (Tabla II, Argueta-Valadez, 1994; Juárez-Cerón et al., 2002).

Tiscareño et al. (2022) establecieron Playa Grande como la principal playa de anidación en Isla Clarión, con la mayor densidad de nidos registrada en su mitad occidental. Finalmente, los autores identificaron como principal depredador de crías al cuervo común (*Corvus corax*) (Figura 6).



Figura 6: Cría de tortuga verde del Pacífico Oriental (*Chelonia Mydas*) depredada por un cuervo (*Corvus corax*) en Playa Grande, Isla Clarión. Foto por: Helena Fernández Sanz, noviembre de 2022.

Para resumir el conocimiento actual, el Archipiélago de Revillagigedo ha sido reconocido como una región de alimentación para al menos cuatro de las seis especies de tortugas marinas presentes en México. Entre ellas se encuentran la tortuga laúd, la tortuga golfina, la tortuga carey y la tortuga verde del Pacífico Oriental. La tortuga verde, que es la más abundante en la región, no solo utiliza el archipiélago para alimentarse y descansar, sino también para reproducirse y anidar (Argueta-Valadez 1994; Juárez-Cerón et al., 2002; Holroyd y Trefry, 2010; Tiscareño et al., 2022). La anidación de la tortuga verde puede ocurrir durante todo el año, aunque los datos actuales confirman que ocurre de mayo a marzo, con un pico en octubre y noviembre. Se ha documentado actividad de anidación en cinco playas de Isla So-

corro, principalmente en Playa Norte y Playa Blanca, y en dos playas en Isla Clarión, siendo Playa Grande el sitio más importante (Argueta-Valadez 1994; Juárez-Cerón et al., 2002; Holroyd y Trefry, 2010; Tiscareño et al., 2022).

La importancia del Archipiélago de Revillagigedo para las tortugas marinas, especialmente la tortuga verde del Pacífico Oriental, subraya la crucial necesidad de investigación y monitoreo continuos en esta región. Dichos esfuerzos proporcionarán una visión más profunda de la demografía de las tortugas, su uso del hábitat, ecología, patrones de migración y salud, así como otros aspectos críticos. La investigación integral y secuencial de estas especies es fundamental para generar estrategias de conservación y planes de manejo. Estos esfuerzos garantizarán el bienestar de las tortugas marinas y la preservación de sus ecosistemas marinos y terrestres en este remoto archipiélago.

Referencias

- Abreu-Grobois, A., & Plotkin, P. (IUCN SSC Marine Turtle Specialist Group). (2008). *Lepidochelys olivacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e. T11534A3292503. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T11534A3292503.en>
- Alvarez del Villar, J. (1987). *Los Cordados. Origen, Evolución y Hábitos de los Vertebrados*. Cia. Editorial Continental, S.A. de C.V. México D.F. 169–174 pp.
- Argueta Valadez, T. (1994). *Importancia del Archipiélago Revillagigedo, Colima como zona de alimentación, crecimiento y anidación de tortugas marinas*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 77.
- Awbrey, F.T., Leatherwood, S., Mitchell, E.D., & Rogers, W. (1984). Nesting green sea turtles (*Chelonia mydas*) on Isla Clarión, Islas Revillagigedos, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 83(2), 69–75.
- Bedolla-Ochoa, C., Reyes-López, M.A., Rosríguez-González, H., & Delgado-Trejo, C. (2023). Black sea turtle (*Chelonia mydas agassizii*) life history in the sanctuary of Colola Beach, Michoacan, Mexico. *Animals*, 13(3), 406.

- Bolten, A. B., Lutz, P. L., Musick, J. A., & Wyneken, J. (2003). Variation in sea turtle life history patterns: neritic vs. oceanic developmental stages. *The biology of sea turtles*, 2, 243–257.
- Brattstrom, B.H. (1955). Notes on the herpetology of the Revillagigedo Islands, Mexico. *The American Midland Naturalist Journal*, 54:219–229.
- Brattstrom, B.H. (1982). Breeding of the green sea turtle, *Chelonia mydas*, on the Islas Revillagigedo, Mexico. *Herpetological Review*, 13:71.
- Casale, P., & Tucker, A.D. (2017). *Caretta caretta* (amended version of 2015 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T3897A119333622. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T3897A119333622.en>.
- Dutton, P.H., Jensen, M.P., Frey, A., LaCasella, E., Balazs, G.H., Zárate, P., Chassin-Noria, O., Sarti-Martinez, A.L., & Velez, E. (2014). Population structure and phylogeography reveal pathways of colonization by a migratory marine reptile (*Chelonia mydas*) in the central and eastern Pacific. *Ecology and Evolution*, 4(22), 4317–4331.
- Dutton, P.H., LeRoux, R.A., LaCasella, E. L., Seminoff, J.A., Eguchi, T., & Dutton, D.L. (2019). Genetic analysis and satellite tracking reveal origin of the green turtles in San Diego Bay. *Marine Biology*, 166, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3446-4>
- Frazier, J. (1985). Misidentifications of sea turtles in the East Pacific: *Caretta caretta* and *Lepidochelys olivacea*. *Journal of Herpetology*, 1985:1–11.
- Hanna, G.D. (1926). Expedition to the Revillagigedo Islands, Mexico, in 1925. I. General Report, *Proceedings of the California Academy of Sciences 4th Series*, 15:1–113.
- Holroyd, G.L., & Trefry, H.E. (2010). The importance of Isla Clarion, Archipelago Revillagigedo, Mexico, for green turtle (*Chelonia mydas*) nesting. *Chelonian Conservation and Biology*, 9(2), 305–309. <http://dx.doi.org/10.2744/CCB-0831.1>
- Juarez-Cerón, J.A., Sarti-Martinez, A.L., & Dutton, P.H. (2003). First study of the green/black turtles of the Revillagigedo Archipelago: a unique nesting stock in the Eastern Pacific. In: *Twenty-Second Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. Miami, FL: NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-503. 70.
- Márquez, M.R. (1990). F.A.O. Species catalogue. FAO Fisheries Synopsis. No. 125, Volumen II. 81.
- Mortimer, J.A., & Donnelly, M. (IUCN SSC Marine Turtle Specialist Group). (2008). *Eretmochelys imbricata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e. T8005A12881238. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T8005A12881238.en>.
- Sarti, L., Juarez, A., Roldan, R., Argueta, T., & Dutton, P. (2007). Importancia de la población de la Tortuga Prieta Marina en las Islas de Revillagigedo. In: *II Reunión Internacional de Investigadores del Archipiélago de Revillagigedo*. *Zoología Marina*. 22–23.

- Seminoff, J.A. (Southwest Fisheries Science Center, U.S.). (2004). *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468.en>.
- Tiscareño, J.M., Frías-Hernández, L.E., Reséndiz, E., Vázquez-Arce, D.I., Vargas-Cossio, C.P., Flores-Gasca, L.A., Hernández-Burgos, F.I., & Fernández-Sanz, H. (2022). Programa de monitoreo de anidación de tortugas marinas en el Archipiélago de Revillagigedo, Temporada 2022. Informe de Monitoreo CONANP. 21.
- Wallace, B.P., Tiwari, M., & Girondot, M. (2013). *Dermochelys coriacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T6494A43526147. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T6494A43526147.en>.
- Wyneken, J. (2001). *The anatomy of sea turtles*. US Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470. Miami, FL, 4.

8



Aves marinas y costeras

Cecilia Soldatini¹,
Joel A. López-Hernández^{1,2},
Horacio de la Cueva³,
Yuri Vladimir Albores-Barajas^{2,4}

¹Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada - Unidad La Paz, Miraflores 33, 23050, La Paz, Baja California Sur, México.

²Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México.

³Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Carretera Ensenada-Tijuana, Zona Playitas, Ensenada, Baja California, México.

⁴SECIHTI. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Av. Insurgentes Sur 1582, Col. Crédito Constructor. Alcaldía Benito Juárez, C.P. 03240, Ciudad de México.

Página anterior: Polluelo de Albatros de Laysan (*Phoebastria immutabili*, LAAL), aproximadamente dos semanas después de eclosionar. Autor: Sandra Smith.

Introducción

Las aves marinas pueden ser un bioindicador muy importante del estado de salud del ecosistema marino. Se caracterizan por reproducirse en colonias en islas y su alimentación depende exclusivamente del mar. Esto último les obliga a “tomar muestras” de los diferentes ambientes que visitan. Las aves marinas pasan la mayor parte del tiempo en mar abierto, siendo capaces de pasar semanas, meses y en algunos casos, incluso años, lejos de tierra (Schreiber y Burger, 2001). Se han identificado aproximadamente 316 especies, repartidas en 13 familias y 6 órdenes: Procellariiformes, Pelecaniformes, Charadriiformes, Phaethontiformes, Suliformes y Sphenisciformes (Furness y Monaghan, 1987; Schreiber y Burger, 2001; Croxall et al., 2012).

México es uno de los países de mayor importancia en cuanto a riqueza y abundancia de aves marinas, dada tanto por la cantidad de especies que utilizan el territorio insular mexicano (+3 000 islas) como sitios de descanso y reproducción; además de utilizar la Zona Económica Exclusiva de México como sitio de alimentación. Por todo lo anterior, México se sitúa en el tercer lugar de riqueza de aves marinas y en segundo lugar en endemismo con 109 especies, de las cuales 25 son anidantes (Albores-Barajas et al., 2020; Albores-Barajas et al., 2023).

El Noroeste de México cuenta con más de 1000 islas, repartidas entre el Pacífico Oriental y el Golfo de California, sitios que funcionan como zonas de reproducción para especies endémicas y altamente filopátricas. Ejemplos de esto anterior es Isla Natividad, que es sitio de anidación del 95% de la población de la Pardela mexicana (*Puffinus opisthomelas*) (Albores-Barajas et al., 2018) o el Archipiélago de Revillagigedo, donde se encuentra el total de la población de la Pardela de Islas Revillagigedo (*Puffinus auricularis*) (Martínez-Gómez y Jacobson, 2004).

Estas islas cuentan con protección por parte de las autoridades mexicanas en el marco de las 11 diferentes áreas de protección¹ presentes en el noroeste de México y usadas por las aves marinas y costeras.

Por su aislamiento las islas oceánicas, como las Islas Revillagigedo, albergan un número limitado de especies, siempre inferior a la fuente de origen de las mismas (McArthur y Wilson, 1967). En este capítulo damos un tratamiento amplio a las especies oceánicas, que, a pesar del conocimiento limitado que tenemos de ellas, es mayor al que tenemos de las aves acuáticas en el Archipiélago de Revillagigedo. En aves acuáticas incluimos a un grupo heterogéneo taxonómica y biológicamente que funcionalmente está entre las aves estrictamente terrestres o marinas. Las aves acuáticas están asociadas a las pocas fuentes de agua dulce y a los hábitats costeros. Estas aves incluyen a los Charadriiformes, Pelecaniformes, Anseriformes, Gruiformes, Podicipediformes, con varias familias dentro de estas.

Los registros de estas aves son amplios en el tiempo de registro, desde 1898 hasta nuestros días, pero a su vez son fotos instantáneas de lo que una expedición particular registró. Queda aún mucho por conocer de las aves acuáticas de Revillagigedo, de la misma forma que falta el apoyo a la ciencia que se requiere para lograr este conocimiento. Ofrecemos una investigación esperamos exhaustiva de lo que hasta ahora se sabe de las aves acuáticas de las Islas Revillagigedo.

El Parque Nacional de Revillagigedo (PNR) es el archipiélago más alejado de la línea de costa nacional, es un sitio de suma relevancia para la inves-

¹ En el Pacífico Oriental hay seis áreas naturales protegidas: Reserva de la Biósfera Isla Guadalupe, Reserva de la Biósfera Islas del Pacífico de la Península de Baja California, Reserva de la Biósfera Pacífico Mexicano Profundo, Reserva de la Biósfera Complejo Lagunar Ojo de Libre, Reserva de la Biósfera El Vizcaíno, Parque Nacional Revillagigedo. En el Golfo de California Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California, Reserva de la Biósfera Zona Marina Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes, Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo, Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de San Lorenzo y Reserva de la Biósfera Isla San Pedro Mártir.

tigación y conservación de aves marinas y costeras. Actualmente, personal de varias instituciones de investigación y asociaciones civiles llevan a cabo respectivamente estudios y programas de monitoreo de la comunidad de aves marinas. Sin embargo, la información sigue siendo limitada en cuanto a tendencias poblacionales y aspectos ecológicos. En este capítulo revisaremos la información existente sobre aquellas aves que utilizan los ambientes marinos y costeros del PNR. Se revisaron un total de 26 productos entre literatura gris (reportes, listados, tesis) y artículos científicos en revistas indexadas, referentes a las especies de aves marinas y acuáticas estudiadas o simplemente observadas en el PNR. El intervalo de tiempo entre la literatura consultada abarca desde 1898 hasta 2021. La información recolectada se usó para describir las tendencias poblacionales de las especies reproductoras. En la parte final de este capítulo se reporta la evaluación de las características de las comunidades de la avifauna presentes en el área y de las deficiencias identificadas en el estudio de las mismas, remarcando las posibles áreas de oportunidad.

Contexto histórico

La comunidad de aves del Parque Nacional de Revillagigedo ha sido documentada por naturalistas y exploradores desde la segunda mitad del siglo XIX (Anthony, 1898; McLellan, 1926) hasta nuestros días. Sin embargo, no fue hasta después de la erupción del volcán Bárcena que se realizó un listado cuyo contenido es una agrupación de las observaciones que se realizaron entre 1871-1926 con avistamientos realizados en 1953 por Bayard H. Brattstrom y Thomas R. Howell (1956). En su publicación reportaron la presencia de 35 especies de aves, 15 especies endémicas, de las cuales solamente dos utilizan el medio marino-costero: Pardela de Islas Revillagigedo (*Puffinus auricularis*) y Garza Nocturna Corona Clara de Revillagigedo (*Nyctanassa viola-*

cea gravirostris). Ampliando el estudio anterior, Joseph R. Jehl Jr. y Kenneth C. Parkes (1982), revisaron especímenes recolectados en 1978 durante una expedición por el *Carnegie Museum of Natural History/Hubbs-Sea World Research Institute*, reportando 20 nuevas especies para el área y la preservación de un ejemplar de la Pardela de Revillagigedo en el *Hubbs-Sea World Research Institute* (HSWRI) en San Diego, California.

Aunque se realizaron varios esfuerzos por registrar las especies que habitan las islas del PNR, no todos se enfocan estrictamente en la avifauna. Un ejemplo de esto anterior es la colección proveniente de las Islas Galápagos y Revillagigedo durante la Expedición Hopkins-Stanford en 1898-99; el trabajo realizado por Rollo Beck se centró en la presencia de ectoparásitos (*Mallophaga*) en aves y la descripción de nuevos registros, tres especies y un género nuevos. Si bien, el enfoque fue diferente, estos registros fueron novedosos, ya que se encontraron parásitos nominalmente propios de aves marinas en aves terrestres, dado por la cercana interacción que ocurre en algunas rocas de las islas, facilitando así la migración parasitaria (Kellogg, 1906).

En la Tabla I se resumen los esfuerzos pioneros por documentar la avifauna del PNR. Estos registros históricos deben ser tomados con cautela por dos motivos: 1) las aves marinas son un grupo de aves altamente móviles, por lo que exhiben un comportamiento errante en su trayectoria durante la temporada no reproductiva; 2) las expediciones normalmente ocurren durante un periodo corto, no suelen ser constantes en una escala temporal y evitando la temporada de huracanes (verano boreal). No obstante, este tipo de información suele ser de mucha utilidad al momento de realizar revisiones o comparaciones, permitiendo contextualizar las tendencias poblacionales y el esfuerzo realizado en una escala temporal.

Tabla I: Resumen de expediciones entre 1850 y 1978.

Año	Autor	Expedición
1897	A. W. Anthony	
1901	Vernon L. Kellogg	Hopkins-Stanford Galápagos Expedition
1925	M. E. McLellan	USS Ortolan
1953	Bayard H Brattstrom y Thomas R. Howell	
1982	Joseph R. Jehl Jr. y Kenneth C. Parkes	Carnegie Museum of Natural History/ Hubbs-Sea World Research Institute

Comunidad de aves marinas y acuáticas

Aunque no existen estudios a largo plazo publicados, los registros realizados desde el siglo XIX nos permiten trazar y contextualizar los cambios poblacionales en las comunidades de aves marinas del PNR. Actualmente existen por lo menos 13 especies de aves marinas que se reproducen en las islas del PNR, entre estas una especie endémica; además, hay tres especies cuya reproducción se ha limitado a especulaciones sin registros oficiales, por lo que las consideramos como especies que potencialmente se reproducen en el PNR (Tabla II). La potencialidad de anidación es dada por la frecuencia de avistamiento en la zona y por los comportamientos observados, aunque no se hayan encontrado evidencias. En este apartado, revisaremos la información existente de las especies agrupadas taxonómicamente: Charadriiformes (charranes) Procellariiformes (albatros y pardelas), Phaethontiformes (rabijuncos) y Suliformes (bobos y fragatas); utilizando como referencia taxonómica el listado disponible en línea por la *American Ornithological Society* (Chesser et al., 2023).

Con referencia a las aves costeras del PNR, aves con hábitos acuáticos, pero no exclusivamente dependientes del hábitat marino, se reportan en relación a la información disponible sobre su reproducción en las islas y a los registros ocasionales, sin registro de su reproducción frecuente en las islas. En la Tabla II se reporta la única especie con hábitos costeros cuya reproducción ha sido confirmada, la Garza Nocturna Corona Clara, (*Nyctanassa violacea gravirostri*, YCNH). La Tabla III es el listado más amplio encontrado en la literatura y las bases de datos de las especies observadas ocasionalmente.

Tabla II: Aves marinas y acuáticas anidantes en las islas del Parque Nacional de Revillagigedo. R: actividad reproductiva confirmada; PA: posiblemente anidante.

Especies	Acrónimo	San Benedicto	Socorro	Roca Partida	Clarión	Cita
Sooty Tern <i>Onychoprion fuscatus</i>	SOTE		R	R		Anthony, 1898 McLellan, 1926 Brattstrom & Howell, 1956 Santaella y Sada, 1991 Wehtie et al., 1993
Brown Noddy <i>Anous stolidus ridgwayi</i>	BRNO		R	R		Anthony, 1898 McLellan, 1926 Brattstrom & Howell, 1956 Jehl y Parkes, 1982 Santaella y Sada, 1991 Wehtie et al., 1993 Howell y Webb, 1995 Hahn et al., 2012
White Tern <i>Cygis alba</i>	WHTT		R			Wehtie et al., 1993 Howell y Webb, 1995 Martínez-Gómez y Matías-Ferrer, 2013 Hahn et al., 2012
Wedge-tailed Shearwater <i>Ardenna pacifica</i>	WTSH	PA			PA	McLellan, 1926 Brattstrom, 1956 Jehl y Parkes, 1982 Almanza-Rodríguez, 2019
Red-tailed Tropicbird <i>Phaethon rubricauda</i>	RTTR				R	Howell y Webb, 1990 Pitman y Ballance, 2002
Townsend's Shearwater <i>Puffinus auricularis</i>	TOSH		R		PA	Townsend, 1890 Anthony, 1898 McLellan, 1926 Martínez-Gómez y Jacobsen, 2004 Wanless et al., 2009 Martínez-Gómez et al., 2015 Hernández-Montoya, 2019

Especies	Acrónimo	San Benedicto	Socorro	Roca Partida	Clarión	Cita
Laysan Albatross <i>Phoebastria immutabilis</i>	LAAL	R			R	Pitman, 2002 Pitman et al., 2004 Howell y Webb, 1990 Almanza-Rodríguez, 2019 Castañeda-Castellanos, 2021
Red-billed Tropicbird <i>Phaethon aethereus mesonauta</i>	RBTR				R	Anthony, 1989 McLellan, 1926 Brattstrom, 1956 Howell y Webb, 1990 Wanless et al., 2009 Piña-Ortiz et al., 2018
Red-footed Booby <i>Sula sula websteri</i>	RFBO	R	R		R	Anthony, 1989 Brattstrom y Howell, 1956 Jehl y Parkes, 1982 Brattstrom, 2015 Almanza-Rodríguez, 2019
Brown Booby <i>Sula leucogaster brewsteri</i>	BRBO	R	R		R	Jehl y Parkes, 1982 Brattstrom, 2015
Masked Booby <i>Sula dactylatra</i>	MABO	R	R		R	Almanza-Rodríguez, 2019 Anthony, 1898 Brattstrom y Howell, 1956 Jehl y Parkes, 1982 Brattstrom, 2015
Nazca Booby <i>Sula granti</i>	NABO				R	Almanza-Rodríguez, 2019
Magnificent Frigatebird <i>Fregata magnificens</i>	MAFR	PA				Anthony, 1898 McLellan, 1926 Jehl y Parkes, 1982 Brattstrom, 2015
Great Frigatebird <i>Fregata minor</i>	LEFR	R			PA	Anthony, 1898 McLellan, 1926 Jehl y Parkes, 1982 Brattstrom, 2015
Yellow-Crowned Night-Heron <i>Nyctanassa violacea gravirostris</i>	YCNH		R			Anthony, 1898 McLellan, 1926 Brattstrom y Howell, 1956 Jehl y Parkes, 1982 Wehtie et al., 1993 Howell y Webb, 1995 Hahn et al., 2012

Tabla III: Listado de aves acuáticas vagrantes del Parque Nacional de Revillagigedo. SB: San Benedicto; S: Socorro; RP: Roca Partida; C: Clarión. 1: Presencia; *: Endémica

Especies	Acrónimo	San Benedicto	Socorro	Roca Partida	Clarión	Cita
Yellow-Crowned Night-Heron <i>Nyctanassa violacea gravirostris</i>	YCNH	1	1*		1	Anthony, 1898; McLellan, 1926; Brattstrom y Howell, 1956; Jehl y Parks, 1982; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Hahn et al., 2012
Cattle Egret <i>Bubulcus ibis</i>	CAEG		1		1	Jehl y Parks, 1982; Santaella y Sada, 1991; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Snowy Egret <i>Egretta thula</i>	SNEG				1	Brattstrom & Howell, 1956; Jehl y Parks, 1982
Great Blue Heron <i>Ardea herodias</i>	GBHE		1		1	Anthony, 1898; McLellan, 1926; Brattstrom & Howell, 1956; Santaella y Sada, 1991; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Greater White-fronted Goose <i>Anser albifrons</i>	GWFG				1	Wanless et al., 2009
Canada Goose <i>Branta canadensis</i>	CANG				1	Wanless et al., 2009
Mallard <i>Anas platyrhynchos</i>	MALL				1	Wanless et al., 2009
Blue-winged Teal <i>Spatula discors</i>	BWTE				1	Brattstrom & Howell, 1956; Howell & Webb, 1995; Wanless et al., 2009
Cinnamon Teal <i>Spatula cyanoptera</i>	BCTE				1	Wanless et al., 2009
Northern Shoveler <i>Spatula clypeata</i>	NOSH				1	Wanless et al., 2009

Especies	Acrónimo	San Benedicto	Socorro	Roca Partida	Clarión	Cita
Northern Pintail <i>Anas acuta</i>	NOPI				1	Wanless et al., 2009
Gargeney <i>Spatula querquedula</i>					1	Wanless et al., 2009
Green-winged Teal <i>Anas crecca</i>	GWTE				1	Wanless et al., 2009
Canvasback <i>Aythya valisineria</i>					1	Wanless et al., 2009
Red-breasted Merganser <i>Mergus serrator</i>	RBME				1	Wanless et al., 2009
Ruddy Duck <i>Oxyura jamaicensis</i>	RUDU				1	Wanless et al., 2009
American Coot <i>Fulica americana</i>	AMCO				1	Wanless et al., 2009
Pied-billed Grebe <i>Podilymbus podiceps</i>	PBGR		1			Jehl y Parks, 1982
Glossy Ibis <i>Plegadis falcinellus</i>	GLIB				1	Brattstrom & Howell, 1956; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
White-faced Ibis <i>Plegadis chihi</i>	WFIB	1	1	1	1	Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Black-bellied Plover <i>Pluvialis squatarola</i>	BBPL		1			Jehl y Parks, 1982; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Pacific Golden Plover <i>Pluvialis fulva</i>	PAGP	1			1	Santaella y Sada, 1991; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Semipalmated Plover <i>Charadrius semipalmatus</i>	SEPL		1			Brattstrom & Howell, 1956; Jehl y Parks, 1982; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012

Especies	Acrónimo	San Benedicto	Socorro	Roca Partida	Clarión	Cita
Killdeer <i>Charadrius vociferus</i>	KILL		1		1	Jehl y Parks, 1982; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Black-necked Stilt <i>Himantopus mexicanus</i>	BNST		1		1	Brattstrom y Howell, 1956; Howell y Webb, 1995; Hahn et al., 2012
Whimbrel <i>Numenius phaeopus hudsonicus</i>	WHIM	1	1		1	Brattstrom & Howell, 1956; Jehl y Parkes, 1982; Santaella y Sada, 1991; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Long-billed Dowitcher <i>Limnodromus scelopaceus</i>	LBDO				1	Jehl y Parkes, 1982; Howell y Webb, 1995; Hahn et al., 2012
Long-billed Curlew <i>Numenius americanus</i>	LBCU				1	Wanless et al., 2009
Greater Yellow- legs <i>Tringa melanoleuca</i>	GRYE				1	Wanless et al., 2009
Lesser Yellowlegs <i>Tringa flavipes</i>	LEYE				1	Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Spotted Sand- piper <i>Actitis macularius</i>	SPSA		1		1	Anthony, 1898; McLellan, 1926; Brattstrom & Howell, 1956; Jehl y Parkes, 1982; Santaella y Sada, 1991; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Red-Necked Phalarope <i>Phalaropus lobatus</i>	RNPH				1	Jehl y Parkes, 1982; Howell y Webb, 1995; Hahn et al., 2012
Red Phalarope <i>Phalaropus fulicarius</i>	REPH	1	1	1	1	McLellan, 1926; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Hahn et al., 2012

Especies	Acrónimo	San Benedicto	Socorro	Roca Partida	Clarión	Cita
Wandering Tattler <i>Tringa incana</i>	WATA	1	1		1	Anthony, 1898; McLellan, 1926; Brattstrom & Howell, 1956;
Ruddy Turnstone <i>Arenaria interpres</i>	RUTU				1	Anthony, 1898; McLellan, 1926; Brattstrom & Howell, 1956; Howell & Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Sanderling <i>Calidris alba</i>	SAND		1		1	Brattstrom & Howell, 1956; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Western Sandpiper <i>Calidris mauri</i>	WESA		1		1	Brattstrom y Howell, 1956; Jehl y Parke, 1987; Wehtje et al., 1993; Howell y Webb, 1995; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012
Least Sandpiper <i>Calidris minutilla</i>	LESA		1		1	Brattstrom y Howell, 1956; Wanless et al., 2009; Hahn et al., 2012

Charadriiformes

Actualmente no hay estudios o programas de investigación regulares de las especies de Charadriiformes que se reproducen en el PNR; Charrán blanco (*Gygis alba*, WHTT), Charrán Café (*Anous stolidus ridgwayi*, BRNO) y Charrán Albinegro (*Onychoprion fuscatus*, SOTE). Debido a esto, realizaremos una breve descripción de la poca información existente publicada sobre estas especies. El primer registro de anidación de SOTE y BRNO fue de 1897 por Anthony (1898), donde reporta colonias de gran tamaño en una roca de la punta suroeste de Isla Socorro, sin presentar una estimación; actualmente, esta roca no existe (Wehtje et al., 1993). Casi un siglo después, Santaella y Sada (1991) estiman 100 individuos, tanto de SOTE como de BRNO, anidando en Roca O'Neal. En Roca Partida, McLellan (1926) observó una colonia de SOTE; décadas después, la anidación de ambas especies fue confirmada (Brattstrom y Howell, 1956).



Figura 1: Albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*, **LAAL**), en su nido en Isla San Benedicto. Autor: Comisión Natural de Áreas Naturales Protegidas - Parque Nacional Revillagigedo (CONANP - PNR)

Actualmente, ambas especies utilizan Roca Partida y Roca O'Neal de Isla Socorro como sitios de reproducción (Hahn et al., 2012). Sin embargo, no existe información sobre su dinámica poblacional ni otros aspectos ecológicos (p. ej. ecología trófica; ecología del comportamiento, etc.). La única información publicada data de 1897, referente a su biología reproductiva: Anthony (1898) observó que ambas especies utilizan las rocas sin material específico como sustrato de puesta y aunque ambas especies anidaban en el mismo sitio, las diferencias fenológicas eran evidentes, por ejemplo: en mayo, la mayoría de los huevos de SOTE ya habían eclosionado y la presencia de volantones era mayor, a diferencia de BRNO, cuya puesta había sido reciente.

Respecto a WHTT, Martínez-Gómez y Matías Ferrer (2013) registraron su anidación en 2012 por primera vez en territorio mexicano, específicamente en un lugar cercano a la base naval de Isla Socorro. Esta especie era considerada como ocasional en el PNR (Wehtje et al., 1993; Hahn et al., 2012). Hasta este reporte el rango de reproducción en el Pacífico de América Central Media se limitaba a las islas de Cocos y Clipperton (Stager, 1964, Nietthammer y Patrick, 2020), esta última a 945 km de Socorro. Esta ave pone un huevo y ocasionalmente dos (Nietthammer y Patrick, 2020).

Procellariiformes

En el PNR se han registrado múltiples especies de Procellariiformes, pero solamente se ha confirmado la anidación de dos (Tabla II): Pardela de Islas Revillagigedo (*Puffinus auricularis*, TOSH), y recientemente, Albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*, LAAL; Figura 1) y una reportada como posiblemente anidante por observaciones históricas, la Pardela Cola Cuña (*Ardenna pacifica*, WTSH).

Previo a la erupción del volcán Bárcena en 1952, los registros reportan miles de WTSH anidando en Ash Heap en San Benedicto (McLellan, 1926). Después de la erupción, Brattstrom (1956) inspeccionó las madrigueras sin encontrar actividad reproductiva, además de no observar individuos. Tres décadas después de la erupción, Jehl y Parkes (1982) registraron una numerosa cantidad de madrigueras con huellas recientes cerca del Cráter Herrera, aunque nunca se confirmó actividad reproductiva.

En años recientes, Almanza-Rodríguez (2019) observó, entre los pastizales al sur de Clarión, individuos en parejas, pero nunca se encontraron los posibles nidos. Los registros de anidación de WTSH han sido descritos de manera histórica (McLellan, 1926), sin embargo, no ha sido confirmada la reproducción actual activa en sitios del PNR. Esta es una gran oportunidad para aumentar el esfuerzo en la búsqueda de madrigueras.

En cuanto a TOSH, el primer registro que se tiene data de 1889, siendo descubierta en Clarión por Townsend (1890). Años más tarde Anthony (1898) registró una colonia ubicada en San Benedicto y no fue hasta 1925 que McLellan (1926) descubre los sitios potenciales de anidación en Socorro. Sin embargo, las colonias de San Benedicto fueron destruidas en 1952 a causa de la erupción del volcán Bárcena, mientras que en Isla Clarión la especie se consideró extirpada a causa de la actividad humana, y la depredación y destrucción de hábitat por cerdos y conejos (Wanless et al., 2009), aunque en fechas más recientes, con base en observaciones de Cervantes se ha reportado la posible anidación (Martínez-Gómez et al., 2015).

TOSH se reproduce únicamente en las islas del PNR, por lo que es considerada como un ave endémica del archipiélago. En la actualidad, Isla Socorro alberga la colonia más importante de TOSH del archipiélago. Debido a la distribución restringida, la introducción de especies no nativas y a los fenómenos naturales que han afectado la población de TOSH, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) la ha catalogado como una especie en Peligro Crítico de Extinción, mientras que la Normativa Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2019) la enlistan como una especie En Peligro de Extinción, siendo esta la especie de pardela con mayor riesgo de extinción del Pacífico mexicano.

Estudios más recientes de TOSH indican que hasta el año 2000, la población reproductiva de Isla Socorro estaba compuesta por 1100 individuos. Además, se confirmó que los gatos ferales son su mayor amenaza, hasta ese año la depredación intensiva por parte de los gatos pudo haber sido de hasta 350 individuos por temporada (Martínez-Gómez y Jacobsen, 2004).

En 2019 se describe la biología reproductiva y los sitios de anidación que utiliza TOSH en la Isla Socorro (Hernández-Mendoza, 2019). El ave llega a la isla en el mes de noviembre para prospección, comienzo del cortejo y elección de los sitios de anidación, copulando entre los meses de diciembre y

enero. La puesta de huevos e incubación ocurren entre febrero y marzo, mientras que la eclosión y el cuidado parental se llevan a cabo durante los meses de abril, mayo y junio. Los nidos se encuentran a una altitud superior a los 800 msnm en sitios con matorral mixto. Además, en este estudio se concluye que en la zona de anidación estudiada habitan 21 parejas reproductivas (Hernández-Mendoza, 2019). Un dato interesante es el éxito reproductivo de la especie en los nidos monitoreados por Hernández-Mendoza (2019) es extremadamente variable y bajo: durante 2016-2017 el éxito reproductivo fue del 100%, pero para 2018 fue de 0%, mientras que en 2019 fue de 50%. Para contextualizar esta información es importante mencionar que en Procellariiformes la mortalidad de los pollos en nidos por causas naturales es alrededor del 40%, significando que aproximadamente un 60% de los pollos logran pasar la etapa de volantón y vuelan a mar abierto (Brooke, 1978; Thibault, 1994; Bradley et al., 2000; Bourgeois y Vidal, 2007). En ese trabajo no se mencionan las causas de la alta mortalidad, a pesar de tener cámaras trampa en las entradas de las madrigueras. Además, se ha demostrado que los Procellariiformes tienen un apego muy fuerte a sus nidos, al huevo y pollo, siguiendo la regla *"if the young is in my nest, accept it"* propuesta por Beecher (1991) para especies con nidos separados espacialmente y pollos con baja movilidad, como es el caso de especies que anidan en madrigueras. Esta combinación de comportamientos se refleja en una tasa de abandono del nido muy baja. Los casos de abandono natural son consecuencia de la depredación o de accidentes en la actividad de forrajeo de los adultos.

TOSH es una especie de hábitos nocturnos, anida en madrigueras y pasa gran parte del año en el mar (Warham, 1990). Su distribución y comportamiento presentan retos que han dificultado su estudio, por lo que existen muy pocos trabajos que aborden los detalles de la población, esta falta de información hace imposible determinar su estado de conservación real.

La anidación de LAAL en las islas mexicanas fue reportada por primera vez a inicios de la segunda mitad del siglo pasado, extendiendo su reproducción a cuatro islas: Isla Guadalupe, Isla Roca Alijos, Isla Clarión y San Benedicto (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza, 1996; Pitman et al., 2004). La actividad reproductiva en Isla Clarión fue reportada por primera vez en 1989, cuando una pareja de una agrupación de 30 individuos se encontraba incubando (Howell y Webb, 1990).

La mayoría de los nidos se encuentran al suroeste, en zonas planas, principalmente entre pastizales y en menor medida asociado a zonas con matorrales de *Tribulus cistoides* y *Brickellia peninsularis* (Almanza, 2019; Castañeda-Castellanos, 2021). La temporada reproductiva suele iniciar en noviembre, cuando la temperatura superficial del mar comienza a descender y la productividad primaria aumenta. El periodo de incubación ocurre entre noviembre y enero, eclosionando en enero (Almanza, 2019). La cantidad de nidos registrados ha sido variable con los años: durante 2016 se registraron 29 nidos, mientras que en 2017 únicamente dos; este último caso pudo haberse debido a una visita tardía a la colonia (Almanza, 2019). Posteriormente se registraron 35 y 31 nidos durante las temporadas 2018-2019, respectivamente (Castañeda-Castellanos, 2021). Sin embargo, el abandono de nidos o la depredación oportunista de pollos por cuervos, *Corvus corax clarionensis*, y Culebra Chirriadora de la Isla Clarión, *Masticophis anthonyi*, fue documentada durante las cuatro temporadas reproductivas, en las cuales el éxito reproductivo fue igual a cero (Almanza, 2019; Castañeda-Castellanos, 2021). La subespecie de cuervos tiene una población estable y abundante en Isla Clarión, siendo depredadores muy versátiles, aprovechan la presencia humana, y posiblemente utilizaron los postes colocados para la señalización de los nidos en 2018 y otros años, para perchar en proximidad de los mismos, aumentando así la presión predatoria sobre huevos y pollos.

Durante 2018 y 2019, Castañeda-Castellanos (2021) evaluó la sobrevivencia de pollos al implementar cercos abiertos y cerrados, reportando que las



Figura 2: Rabijunco Pico Rojo (*Phaethon aethereus*, **RBTR**). Autor: Iván Burgos.

posibilidades de pasar a la etapa de volantón son mayores con cercos cerrados, aunque aun así el éxito reproductivo sigue siendo igual a cero. Además, la autora realiza proyecciones de la viabilidad poblacional, comentando que una considerable mejora del éxito reproductivo (por lo menos del 30%) la población podría mantenerse relativamente estable, disminuyendo así la probabilidad de extinción a 6%; no obstante, de continuar la misma dinámica actual, la población podría desaparecer de Isla Clarión en aproximadamente 65 años (Castañeda-Castellanos, 2021).

A pesar del nulo éxito reproductivo, los albatros utilizan las mismas áreas para anidar, sugiriendo que la aplicación de soluciones de manejo eficientes podría tener éxito en un incremento de la productividad de la especie. Aun así, hay que considerar que a través del seguimiento de individuos con dispositivos GPS y el uso de isótopos estables, fue posible relacionar que el

forrajeo ha influido parcialmente en los fallos crónicos de la reproducción en la población (Portillo-Zavala, 2020). Los albatros de Isla Clarión utilizan el Sistema de la Corriente de California (frente a las bahías de San Francisco y Monterey) para alimentarse durante el periodo de incubación (viajes de 14 días, recorriendo 9 952 km) y, durante el periodo de empollado, las zonas de alimentación son relativamente más cercanas a Isla Clarión (viajes de 2,5 días, recorriendo 1 306 km). En comparación con las colonias de las islas de Hawái y Guadalupe, los albatros de Isla Clarión dedican más tiempo a viajar que a alimentarse lo que ocasiona un mayor gasto energético comparado con las otras colonias (Portillo-Zavala, 2020).

Phaethontiformes

La anidación de Rabijuncos Pico Rojo (*Phaethon aethereus*, RBTR; Figura 2) en PNR se reportó desde finales del siglo XIX, en San Benedicto (Anthony, 1898). McLellan (1926), sugirió la posible anidación en Ash Heap, San Benedicto, al revisar el patrón de mudas, pero no logró registrar nidos.

De igual manera, la potencial colonización de Rabijuncos cola roja (*Phaeton rubricauda*, RTTR) en San Benedicto se ha hipotetizado. Esto principalmente por observaciones de aves en cortejo (Howell y Webb, 1990) y haciendo prospección en las cavidades rocosas, inclusive en sitios cercanos a nidos de RBTR (a menos de dos metros de distancia; Pitman y Ballance, 2002); sin embargo, al momento no se ha reportado la presencia de huevos o pollos, por lo que debe seguir siendo considerada como potencial especie reproductora.

Posterior a la erupción del Volcan Bárcena, se comenzó a especular la posible anidación de RBTR en Isla Clarión (Brattstrom, 1956; Howell y Webb, 1990; Wanless et al., 2009). Sin embargo, la confirmación de su reproducción sólo fue reportada por González-Zamora et al., (2017), al registrar nidos entre las cavidades rocosas en los perímetros de la isla; los autores estiman una población de aproximadamente 48 parejas.



Figura 3: Pareja de Bobos Enmascarados (*Sula dactylatra*, **MABO**) en Isla Clarión. Autor: CONANP.

Suliformes

En las cuatro islas del PNR, las especies del Orden Suliformes han sido el grupo más estudiado. En el parque anidan cuatro especies de bobos (*Sulidae*) y dos especies de fragatas (*Fregatidae*).

La presencia de bobos ha sido bien documentada en la literatura, con cinco especies reportadas, de las cuales cuatro se reproducen en el PNR (Tabla II). Los primeros registros se basan en comentarios sobre agregaciones más abundantes de Bobo de Patas Rojas (*Sula sula*, RFBO) y Bobo Enmascarado (*Sula dactylatra*, MABO; Figura 3) en Isla Clarión, con respecto a las otras islas; y la presencia de una fracción significativa de RFBO en San Benedicto (Anthony, 1898). La primera estimación de las colonias de ambas especies fue realizada en Isla Clarión por Brattstrom y Howell (1956) en 1953,

reportando 150-200 individuos de RFBO y 150 de MABO. En San Benedicto, las primeras estimaciones fueron hechas por Jehl y Parkes (1982) durante 1978 y 1981, contando 1500-2000 y 1000 parejas de MABO, respectivamente, cuatro parejas de Bobo Café (*Sula leucogaster*, BRBO) en 1978 y por lo menos una en 1981, así como 60 parejas de RFBO en 1978 y aunque no registra parejas reproductivas en 1981, menciona haber observado por lo menos 400 individuos. Entre 2015 y 2017, la cantidad de nidos registrados de RFBO en Isla Clarión es mayor, exhibiendo una dominancia numérica con respecto a MABO, con 3375-2267 y 116-123, respectivamente (Almanza, 2019); en este mismo trabajo, la anidación del Bobo de Nazca (*Sula granti*, NABO) fue confirmada, con el reporte de dos nidos en 2015 y 2017. En San Benedicto, la estimación más reciente es del año 2000, contabilizando 3976 individuos de MABO y 300 individuos de RBFO y BRBO (Brattstrom, 2015).

En años recientes, los proyectos de investigación se han enfocado sobre las colonias de Isla Clarión, por lo que la mayoría de información existente sobre la ecología de bobos proviene de esta isla, específicamente para RFBO y MABO. Aunque las dos especies anidan simpátricamente, es decir utilizan la misma isla, se observó una segregación temporal en la reproducción (Almanza, 2019). La temporada reproductiva de estas especies ocurre en diferentes momentos del año: MABO suele anidar en meses cálidos, entre marzo y julio, mientras que RFBO en 2015 y 2016 sincronizó el periodo de incubación y crianza con la temperatura superficial del mar más baja del año (diciembre). En el año sucesivo, 2017, se observó un retraso en la anidación de RFBO que empezó en marzo, posiblemente como consecuencia de los efectos acumulados de las condiciones El Niño y Warm Blob de los años anteriores. Además de tener temporadas reproductivas diferentes, la segregación se puede observar también en cuanto a territorio y el sustrato de puesta que ocupan: MABO anida en zonas distantes a la costa (+400 metros de distancia) a diferentes elevaciones, principalmente al centro de la isla

donde la vegetación predominante es *Tribulus cistoides*, en menor medida también utiliza matorral mixto, mientras que RFBO anida en zonas elevadas (96-266 m) e inclinadas, utilizando vegetación arbustiva y matorrales de *Euphorbia* spp. y *Brickellia peninsularis* (Anthony, 1898; Almanza, 2019). BRBO anida únicamente en los acantilados.

En cuanto a la ecología trófica, la dieta de los bobos es principalmente piscívora, dominada por peces voladores de la familia Exocoetidae. Aguilar (2019) estudió el comportamiento alimenticio de RFBO y MABO, demostrando que, aunque ambas especies se alimentan de peces voladores, existen diferencias en sus dietas. La dieta de RFBO es especializada y sus presas más importantes son *Exocoetus obtusirostris* y peces del género *Auxis*; MABO, de mayor tamaño que RFBO (peso: 1300-2300 g y 850-1100 g, respectivamente; envergadura: 160-170 cm y 152 cm, respectivamente), también tiene una dieta especializada. Se alimenta principalmente de *Cheilopogon xenopterus*, además sus presas son de mayor talla y masa. Por otro lado, BRBO se alimenta principalmente de pequeños peces pelágicos de las familias *Engraulidae* y *Clupeidae*; aunque no existe literatura disponible sobre la dieta de BRBO anidante en el PNR, se ha documentado que su forrajeo depende de la zona de la colonia, teniendo una dieta más variada en zonas costeras (incluyendo especies bentónicas), mientras que en zonas pelágicas la dieta es más selectiva lo que requiere mayor esfuerzo durante el buceo (Castillo-Guerrero et al., 2016).

Para conocer la distribución en mar de RFBO y MABO, se utilizaron transmisores GPS que revelaron sus sitios de alimentación. La mayoría de los viajes de ambas especies se concentró dentro del polígono del PNR (Aguilar-Nuño, 2019). Ambas especies exhiben una conducta flexible durante sus viajes, aunque varios de los viajes mostraban una tendencia al sur, la mayoría fueron en direcciones diferentes sin mostrar un patrón muy definido.

La segregación de recursos, en cuanto a espacio utilizado como sustrato

de anidación en momentos diferentes del año y la diferencia de hábitos alimenticios, ha sido el principal factor para que varias especies compartan un mismo espacio (Young et al., 2010). Las tres especies son capaces de adaptarse a las condiciones cambiantes y actuar de manera dinámica (Marko, 2008). La segregación temporal, espacial y alimenticia de las tres especies, ha favorecido que aniden simpátricamente en Isla Clarión disminuyendo la competencia por los recursos alimenticios y de sitios de anidación (Marko, 2008).

Las dos especies de fragata están en los listados más antiguos, aunque no siempre se hacía la diferenciación de las especies registradas, p.ej. Anthony (1898) y McLellan (1926). El primer reconocimiento y la distinción entre las dos especies que podemos encontrar en el PNR se hizo en 1978, donde se reconoció la presencia de la Fragata Tijereta (*Fregata magnificens*) y Fragata Pelágica (*Fregata minor*) (Jehl y Parkes, 1982).

Previo a la erupción del Volcán Bárcena en 1952, varios autores mencionaron la presencia de una abundante población reproductiva en el altiplano central de San Benedicto (Anthony, 1898; McLellan, 1926; Brattstrom, 2015), pero la única estimación en la literatura pre-Bárcena, sugiere un aproximado de 20 000 fragatas; esta población representaba el 95% de la avifauna total de esta isla. La densidad de esta especie en los manglares de la isla era muy alta. Brattstrom (2015) reportó que en 1903 por cada metro cuadrado había 1-3 fragatas, y para 1925 la cantidad había aumentado a 1-5. No hay un registro que nos indique la proporción de las dos especies de fragatas.

En el año 2000, Pitman y Ballance (2002) registraron 165 parejas reproductivas de Fragata Pelágica en San Benedicto, con una fluctuación anual y estacional debida a la presencia de individuos no reproductivos.

Aves acuáticas

La única especie acuática que se reproduce regularmente en el archipiélago y que tiene hábitos costeros es *Nyctanassa violacea gravirostris*. Las

características diagnósticas principales son un tarso más corto que otras subespecies, macho < 86 mm, hembra < 83 mm, y una corona lavada de café, con un pico supuestamente más profundo. Además del PNR, esta subespecie se distribuye en las islas Tres Marías. La pareja construye el nido, con el macho llevando los primeros materiales a la hembra. Para la especie el número de huevos varía por sitio, pero es desconocido en PNR. Tampoco se conoce el periodo de incubación, pero se sabe que es compartida. Es una especie altricial y nidícola por lo que los pollos son alimentados en el nido de material regurgitado por los padres. El alimento principal son los crustáceos, los cuales pueden ser capturados en cualquier momento del día. La alimentación se hace de forma individual (Watts, 2020).

Además de la especie mencionada anteriormente, se pueden encontrar de manera ocasional, algunas aves no reproductoras cuya frecuencia, abundancia y variedad taxonómica depende de varios factores. Los eventos meteorológicos extraordinarios como tormentas y huracanes pueden llevar a aves a buscar tierra firme, o modificar su ruta migratoria, estas aves se reportan como accidentales si su presencia puede asociarse a estos eventos. No existe en el PNR un programa de monitoreo regular asociado a eventos migratorios que nos permita deducir si otras aves reportadas en las islas son especies que usan regularmente las islas o alguna de ellas como sitio de descanso.

Amenazas

Cambio climático

En México se han estudiado los efectos de la variabilidad climática en algunas especies, principalmente aquellas que dependen del sistema de surgencias del Golfo de California y la Corriente de California. En general, estas especies presentan una alta sensibilidad a las variaciones de las condiciones del océa-

no. Por ejemplo, con ligeros aumentos en la temperatura de la superficie del mar, los Bobos de patas azules modifican su comportamiento de búsqueda de alimento y su dieta (Castillo-Guerrero y Mellink 2011; Ancona et al., 2012; Gilmour et al., 2018), retrasan el inicio de la reproducción y disminuyen el tamaño de su nidada. Además, algunos parámetros demográficos como la sobrevivencia o la variación en la proporción de sexos de la descendencia de esta especie están influenciados por las variaciones climáticas (Torres y Drummond, 1999). Los inviernos en aguas cálidas aumentan ligeramente la mortalidad en los adultos, pero de manera más notable en los jóvenes afectando la probabilidad de reclutamiento (Oro et al., 2010). Ancona y Drummond (2013), que estudiaron una colonia de Bobos de patas azules en isla Isabel (sur del Golfo de California), encontraron un efecto transgeneracional en hembras hijas de hembras que experimentaron condiciones ENSO en su año natal. Estas hembras de segunda generación mostraron un mayor éxito reproductivo, lo que interpretaron como plasticidad del desarrollo de la especie, permitiéndoles neutralizar los posibles impactos a largo plazo de las duras condiciones climáticas experimentadas en las primeras etapas de la vida por individuos de cohortes específicas.

Las aves marinas utilizan una estrategia de forrajeo central (Quintana et al., 2011); es decir, sus movimientos en mar se despliegan alrededor de un punto central (el sitio de anidación) y cuya extensión es determinada por la necesidad de regresar al nido sea para incubar los huevos o para alimentar el pollo en sincronía con el partner. Durante la temporada reproductiva, las áreas de alimentación cercanas a la colonia están fuertemente influenciadas por la variabilidad ambiental, siendo áreas cercanas a las islas y por lo mismo influenciadas por las corrientes de surgencia. Cuando la disponibilidad de alimento es limitada, las estrategias de búsqueda de alimento de los padres probablemente estén influenciadas hasta cierto punto por la competencia inter e intra-específica y pueden estar mediadas por la segregación espacial

en el mar (Hyrenbach et al., 2002; Fernández-Juricic et al., 2002; Kappes et al., 2010; Phalan et al., 2007; Hedd., 2014; Paiva et al., 2017; Soldatini et al., 2019; De Pascalis et al., 2020). La competencia por los recursos aumenta por la escasez de los mismos en condiciones de baja productividad marina, cuando pueden desarrollarse diferencias individuales intraespecíficas para establecer estrategias de separación debidas, por ejemplo, diferencias en el tamaño entre sexos (en caso haya) o a necesidades alimenticias diferentes, esto hace que machos y hembras se alimentan en la misma área pero de presas diferentes o en áreas diferentes disminuyendo la competencia entre los individuos de la misma pareja y de la misma población (Soldatini et al., 2019; Soldatini et al., 2023). Otra estrategia, consistente con "*la hipótesis del padre prudente*" (Le Bohec et al., 2007; Drent y Daan, 1980; Cam et al., 1998), ocurre cuando el individuo opta por no reproducirse durante los años con condiciones ambientales desfavorables para tener mejores posibilidades en los años posteriores (Cubaynes et al., 2010; Soldatini et al., 2016; Shoji et al., 2015). En el caso de no tener las condiciones físicas suficientes para enfrentar un evento reproductivo, como suficiente acumulación de grasa corpórea, y acceso a recursos estables, las aves siguen acumulando energía y brincan un evento reproductivo que tendría pocas probabilidades de éxito y podría revelarse fatal para los reproductores mismos. Condiciones de baja productividad marina pueden inducir escasez de presas y por ende llevar a una disminución o ausencia de reproducción.

Cualquiera sea la estrategia de la especie para enfrentar el cambio climático, los efectos que se han reportado son cada vez más negativos en el éxito reproductivo y en la distribución de las especies de aves marinas en todo el mundo (Humphries et al., 2015). Inclusive, se han observado efectos en la biometría del ala en hembras de Pardela mexicana debidos al *carry over effect* de las condiciones adversas del mar combinadas al esfuerzo reproductivo (Soldatini et al., 2021).

Los años con condiciones El Niño resultan en un incremento significativo de las temperaturas superficiales del agua en la macrorregión donde se encuentra el PNR, influenciando de manera sustancial la cadena trófica con efecto directo en los depredadores (Lerma et al., 2020; Pereira-Cabral et al., 2023). El efecto principal es debido a que las poblaciones de peces forrajeros que sustentan un gran componente de la red alimentaria disminuyen o alteran sus etapas reproductivas, o modifican su distribución por los cambios de temperatura en el mar y el efecto negativo no se limita solo a la reproducción y distribución de las aves marinas, sino que repercute en toda la red alimentaria (Botsford et al., 1997; Mellink, 2003; Sydeman et al., 2013; Velarde et al., 2013). El llamado *Warm-water "Blob"*, una fluctuación ambiental regional pero extrema que ocurrió durante 2014-2015 (Leising et al., 2015), ha afectado algunos sistemas de corrientes fronterizas orientales incluyendo el PNR y ha tenido efectos profundos en todos los niveles de la red trófica (Schiermeier, 2015; Varela et al., 2021; Weber et al., 2021). En condiciones El Niño y Blob, las probabilidades que se instauran colonias reproductivas son más escasas, asimismo el éxito reproductivo y supervivencia de las especies de aves marinas anidantes en el archipiélago pueden ser afectados significativamente de manera negativa.

Especies invasoras

A nivel global, la presencia de especies invasoras es la causa principal de las extinciones de especies nativas en islas. Dentro de las especies invasoras, las que más daños han provocado son los roedores, incluyendo a la rata negra, los gatos, los cerdos, los borregos y las cabras (Howald et al., 2007). Los roedores y gatos provocan una mortalidad directa, al depredar a la fauna nativa, que no presenta comportamientos de defensa y son presa fácil. Por otro lado, los borregos y cabras destruyen la vegetación nativa, aumentando la erosión y la compactación del terreno, que a su vez impide la regeneración

de la vegetación (Reaser et al., 2007; Aguirre et al., 2008) afectando las características de las áreas de anidación.

El PNR no ha quedado exento de especies invasoras. Clarión sufrió la introducción de borregos, cerdos, conejos e iguanas. Actualmente los cerdos y los borregos están erradicados, pero la población de conejos ha alcanzado las decenas de miles de individuos. Por su parte, Socorro también ha sido afectada por especies introducidas, como los borregos, erradicados en 2012, y los gatos, aún presentes en la isla (Aguirre et al., 2008; Ortiz et al., 2017). Estas dos especies llevaron a la extinción de la paloma de Socorro y al tecolotito de Socorro, además de llevar casi a la extinción a TOSH (Wanless et al., 2009).

Pesquerías y pesca accidental

A nivel mundial, se ha estimado que la captura incidental afecta a más de 170 millones de aves marinas individuales, y la pesca con redes de enmalle afecta a más especies que cualquier otro tipo de arte. Por esto, en la actualidad las actividades pesqueras representan la segunda amenaza con mayor peso (después de especies exóticas invasoras), afectando a la mayoría de las especies de aves marinas (100 de 359 especies) (Simeone et al., 2021).

Para el PNR se decretó recientemente la extensión del área marina protegida a casi 15 millones de hectáreas alrededor del archipiélago, donde se prohíbe cualquier tipo de pesca. Sin embargo, debido a la escasez de recursos económicos y humanos para la vigilancia del área, es un reto muy grande monitorear una superficie tan extensa. Además, las aves que anidan en el archipiélago o que se alimentan en sus aguas, no reconocen fronteras, por lo que al salir de los límites del ANP podrían tener interacciones con barcos pesqueros. Por ejemplo, algunas de las especies que utilizan las aguas de Revillagigedo anidan en islas del hemisferio sur, por lo que en su ruta migratoria o en sus zonas de alimentación durante la anidación, podrían enfrentar eventos de pesca incidental.

A excepción de lo mencionado anteriormente, las probabilidades de encuentro con barcos pesqueros dentro del polígono del PNR serían mínimas o nulas. Sin embargo, el mayor efecto podría ser indirecto, a través de la sobrepesca de los stocks en las áreas aledañas al PNR, dejando muy pocos recursos disponibles para la fauna marina (Furness y Tasker, 2000). Esto podría ser particularmente negativo durante años con condiciones como El Niño, cuando la productividad disminuye y la competencia por el recurso aumenta (Rolland et al., 2009).

Se ha propuesto que un tercio de los recursos pesqueros sean destinados para la vida marina (Cury et al., 2011), sin embargo, es complicado estimar la cantidad de recursos disponibles en un cierto momento y así asignar cuotas pesqueras, sin caer en la sobreexplotación. Sin una estimación confiable de las tendencias de las poblaciones de las especies de aves marinas y costeras que dependen de recursos pesqueros y las necesidades alimentarias reales de la población humana no podemos saber si asignar la tercera parte del recurso pesquero a las aves marinas es una solución sustentable a la competencia por las pesquerías entre humanos y fauna silvestre.

Ética de investigación y monitoreo responsable

La presencia de investigadores o gestores dentro de las colonias de aves marinas genera *per se* un disturbio a las mismas. Esto sucede en particular cuando no se tiene experiencia en los protocolos de investigación y de la ecología y comportamiento de las especies que se pretende estudiar, así como del manejo de los ejemplares. El balance entre la importancia de la información recabada para la conservación de las especies debería siempre ser superior que el disturbio potencial que se genera al recabarla.

La depredación por gatos ferales y Aguililla Cola Roja de Socorro, *Buteo jamaicensis* (Figura 4), es una amenaza real en Isla Socorro. Cualquier marca



Figura 4: Aguijilla Cola Roja de Socorro (*Buteo jamaicensis subsp. socorrensis*). Autor: Adrián Rodríguez.

que indique la presencia de un nido, como la presencia de estacas o marcas con identificador numérico, equipo de grabación u otra instrumentación instalada, puede señalar la localización de los nidos a los depredadores por aprendizaje asociativo. Por ejemplo, un estudio realizado con la pardela de Revillagigedo en 2019, donde se colocaron 21 cámaras trampa en 21 madrigueras, resultó en un abandono total de las madrigueras. Sin embargo, a pesar de mantener constantemente activas las cámaras trampa, la autora no reporta el motivo del abandono de las madrigueras (Hernández-Mendoza, 2019). Al contrario, el desarrollo tecnológico para la detección y monitoreo de nidos a distancia (de manera no evidente a los depredadores), junto con buenas prácticas y la investigación conjunta por grupos e individuos interesados en la conservación y bienestar de las aves de las Islas Revillagigedo son la mejor práctica posible.

Aunado a lo anterior, el efecto del disturbio puede sufrir un efecto magnificador por la disminución de la disponibilidad de alimento durante años

Tabla IV: Resumen de la información relevante de cada especie, incluyendo la categoría de riesgo por la IUCN y la normativa mexicana, así como características sobre su anidación, alimentación y hábitos. En la tabla se reporta la especie por el acrónimo establecido en la Tabla II, el estado y tendencias de la población, según lista roja internacional (IUCN RedList, 2016; según IUCN: = estable, + aumento, - disminución, ? desconocido) y parámetros nacionales (NOM-059 2010) (DOF 2010), donde se determinan las categorías de distribución (NOM distrib: E= endémica, noE=non endémica), estado de conservación (NOM cat: A= amenazada, P= peligro de extinción) y caracterización ecológica del uso del hábitat (hab: hábitat de alimentación: P=pelágico, C=costero; hábitat de anidación: S= superficies planas, M= madrigueras, A= acantilados (externos), C= grietas, V= vegetación/manglares).

Especie	ten pob	IUCN	NOM distrib	NOM cat	Gremio	Hab	Nido
LAAL	=	NT	noE	A	P	P	S
WTSH		LC	noE	A	P	P	M
TOSH		Cr	E	P	P	P	M
MAFR	+	LC			P	C	V
LEFR		LC			P	C	V
RBTR		LC	noE	A	P	P	M/A
RFBO		LC	noE	A	P	P/C	S/A/V
BRBO		LC			P	P/C	S/A
MABO		LC			P	P/C	S/A
NABO		LC			P	P/C	S/A
SOTE	?	LC			P	C	S
WHTT	=	LC			P	C	V
BRNO	=	LC			P	C	S
YCNH	=	LC	E	A	I	C	V

con condiciones ambientales anormales (p.ej. El Niño), potenciando un posible efecto perjudicial en la sobrevivencia de los adultos (Albores-Barajas et al., 2011).

En la literatura revisada (literatura gris y publicaciones científicas), producida desde el siglo XIX a la actualidad se puede trazar una línea base del conocimiento que tenemos de las aves marinas y costeras del PNR. Considerando las dificultades logísticas para trabajar en el PNR, sobre todo en el siglo XX es impresionante la cantidad de información que se pudo recopilar, aunque el nivel de conocimiento se ha quedado en la mera descripción de las comuni-

Tabla V: Índice de prioridad y conservación compuesto para las cuatro islas del PNR (SB = San Benedicto; RP = Roca Partida). La puntuación considera la riqueza de especies, el hábitat, los gremios, el estado de conservación por la IUCN de cada especie; también se considera la accesibilidad para el monitoreo e investigación en cada isla (1 = asentamiento humano; 0 = no asentamiento humano). Instituciones: GECl = Grupo de Ecología y Conservación de Islas, INECOL = Instituto de Ecología, CICESE = Centro de Investigación Científica y Estudios Superiores de Ensenada, UdeG = Universidad de Guadalajara

		SB	Socorro	RP	Clarión
Biodiversidad	Índice de riqueza de especies - r	7	12	4	14
Hábitat	Número de taxa preferencialmente pelágicos	4	5	1	8
	Número de taxa preferencialmente costeros	3	7	3	6
	Índice composición comunidad: esp pelágicas = 2 esp costeras = 1	1.6	1.4	1.3	1.6
Gremios	Número de especies piscívoras	7	9	3	10
	Se alimentan de invertebrados	1	0	0	1
	Guild dominada por especies: piscívoros = 3 invertebrados = 2	2.1	1.5	1.5	1.5
Conservación	Categoría IUCN	8.5	8.5	1	10
Investigación	Número de proyectos Institución	2	4	0	3
		GECl INECOL	GECl UdeG INECOL CICESE		GECl UdeG INECOL
Logística	Presencia humana en la isla	0	1	0	1
	Transporte Alojamiento	0	1	0	1
		0	1	0	1
Prioridad (Índice compuesto hab+guild+Cons)		12.2	11.4	3.8	13.1

dades presentes, con algunas excepciones puntuales sobre la ecología y distribución en mar. A esta información recopilada, aplicamos la metodología propuesta por Albores-Barajas et al., (2020) a las especies anidantes (Tabla IV), para evaluar el nivel de conservación y así poder focalizar esfuerzos de investigación para un manejo óptimo del Área Natural Protegida.

Consideramos factores ecológicos del hábitat, así como indicadores de biodiversidad (Tabla IV), aspectos como la logística en las islas y la investigación en curso (Tabla V). De esta forma se fueron resumiendo los aspectos de importancia ecológica y de conservación basados en la literatura disponible

Tabla VI: Clasificación de las islas del PNR con la puntuación dada por el Índice de prioridad y conservación compuesto.

Isla	Índice de prioridad y conservación	Notas
Clarión	13.1	Importancia dada por la cantidad de especies, aunque varias se encuentren como LC
San Benedicto	12.2	Históricamente el sitio alberga varias comunidades de aves marinas
Socorro	11.4	Gran cantidad de especies, además de ser el sitio de anidación de TOSH
Roca Partida	3.8	

Conclusiones

para obtener el índice de prioridad y conservación (Tabla VI), que nos permita proponer acciones al poner en perspectiva los esfuerzos a corto, medio y largo plazo en las cuatro islas del PNR.

Como era esperado, las diferencias entre las tres islas mayores son importantes, siendo todas de gran interés para la conservación de las comunidades de aves marinas. Por ejemplo, Isla Clarión tiene una mayor riqueza en especies y una comunidad más compleja de aves marinas, con especies cuya distribución es más costera, hasta los grandes viajeros pelágicos, los albatros. Por otro lado, San Benedicto tiene un peso mayor a Socorro esencialmente por la gran riqueza observada antes de la erupción volcánica; sin embargo, actualmente no existe suficiente información para aseverar el restablecimiento de las comunidades de aves marinas.

Con la revisión realizada y los resultados del Índice de prioridad y conservación podemos confirmar la necesidad básica de un monitoreo por lo menos con base estacional de las especies de aves costeras y marinas, y de implementar proyectos que permitan conocer con mayor detalle la ecología, el comportamiento y la distribución en mar de las especies de mayor interés de conservación. Estos estudios serán de importancia focal para fortalecer la línea base de conocimiento de las poblaciones de aves marinas y costeras

presentes en el PNR, por lo que es esencial que sean llevados a cabo por personal cuya experiencia sea reconocida a nivel internacional y los resultados revisados y aprobados a través de la revisión por pares en publicaciones científicas. La conservación del PNR y su flora y fauna requiere de un esfuerzo de conservación constante con objetivos, métodos y metas bien identificados y consensuados entre las partes interesadas y las autoridades responsables de la integridad del PNR.

Referencias

- Aguilar-Nuño LA. 2019. *Evaluación del reparto trófico del bobo patas rojas (Sula sula Linnaeus, 1766) y bobo enmascarado (Sula dactylatra Lesson, 1831) (Aves: Sulidae) en isla Clarión, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.*
- Aguirre-Muñoz A, Croll DA, Donlan CJ, Henry RW, Hermosillo MA, Howald GR, Keitt SB, Luna-Mendoza L, Rodríguez-Malagón M, Salas-Flores LM, Samaniego-Herrera A, Sanchez-Pacheco JA, Sheppard J, Tershy BR, Toro-Benito J, Wolf S, Wood B. 2008. *High-impact Conservation: Invasive Mammal Eradications from the Islands of Western México. Ambio, 37(2), 101-107.*
- Albores-Barajas YV y Soldatini C. 2011. *Effects of human disturbance on a burrow nesting seabird. Revista mexicana de biodiversidad, 82(4): 1262-1266.*
- Albores-Barajas YV, Soldatini C, Ramos-Rodríguez A, Alcalá-Santoyo JE, Carmona R, y Dell'Omo G. 2018. *A new use of technology to solve an old problem: Estimating the population size of a burrow nesting seabird. PLoS ONE 13(9): d0202094*
- Albores-Barajas YV, de la Cueva H, Soldatini C, Carmona R, Ayala-Pérez V, Martínez-Gómez JE, Velarde E. 2020. *Challenges and Priorities for Seabird Conservation in Northwestern Mexico. Waterbirds, 43 (1): 1-16.*
- Albores-Barajas YV, Velarde E, Soldatini C, Martínez-Gómez JE, Castillo-Guerrero JA, de la Cueva H, Phillips RB, Palacios E y Anderson D. 2023. *Marine Birds. En: Mexican Fauna in the Anthropocene. Jones RW, Ornelas-García CP, Pineda-López R y Álvarez F (Eds.). Springer. pp 181-214.*
- Almanza-Rodríguez H. 2019. *Aves marinas de la isla Clarión, Archipiélago de Revillagigedo: fenología reproductiva y análisis espacial. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.*
- Ancona S, Calixto-Albarrán I y Drummond H. 2012. *Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, Sula nebouxii, in the warm eastern tropical Pacific. Marine Ecology Progress Series, 462: 261-271.*
- Ancona S y Drummond H. 2013. *Life History Plasticity of a Tropical Seabird in Response to El Niño Anomalies during Early Life. PLoS ONE 8(9): e72665.*
- Anthony AW. 1898. *Avifauna of the Revillagigedo Islands. The Auk 15: 311-318.*

- Beecher MD. 1991. *Successes and failures of parent-offspring recognition in animals*. En: Hepper PG (Ed.), *Kin recognition*. pp. 94–124. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525414.006>
- Botsford LW, Castilla JC, Peterson CH. 1997. *The management of fisheries and marine ecosystems*. *Science* 277, 509–515.
- Bourgeois K y Vidal E. 2007. *Yelkouan shearwater nest-cavity selection and breeding success*. *C. R. Biologies*, 330: 205-214.
- Bradley JS, Wooller RD y Skira IJ. 2000. *Intermittent breeding in the short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris**. *Journal of Animal Ecology*, 69: 639-650.
- Brattstrom BH. 2015. *Bárcena Volcano, 1952: a 60-year report on the repopulation of San Benedicto Island, México, with a review of the ecological impacts of disastrous events*. *Pacific Conservation Biology* 21: 38-59.
- Brattstrom BH y Howell TR. 1956. *The birds of the Revillagigedo Islands, México*. *The Condor*, Vol. 58: 107-120.
- Brooke ML. 1978. *Some Factors Affecting the Laying Date, Incubation and Breeding Success of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus**. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 47 (2): 477-495.
- Cam E, Hines JE, Monnat JY, Nichols JD y Danchin E. 1998. *Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model*. *Ecology* 79(8): 2917–2930
- Castañeda-Castellanos SA. 2021. *Éxito reproductivo, tasa de depredación y valoración de un método para mejorar la supervivencia de las crías de Albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*; Rothschild, 1893) en la Isla Clarión*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Castillo-Guerrero JA, y Mellink E. 2011. *Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment?*. *Journal of Ornithology*, 152(2): 269-277.
- Castillo-Guerrero JA, Lerma M, Mellink E, Suazo-Guillén E y Peñaloza-Padilla. 2016. *Environmentally-mediated flexible foraging strategies in Brown Boobies in the Gulf of California*. *Ardea*, 104: 33-47.
- Chesser RT, Billerman SM, Burns KJ, Cicero C, Dunn JL, Hernández-Baños BE, Jiménez RA, Kratter AW, Mason NA, Rasmussen PC, Remsen JV y Winker K. 2023. *Check-list of North American Birds (online)*. American Ornithological Society. <https://checklist.americanornithology.org/taxa/>

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2004. *Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Archipelago Revillagigedo. Dirección General de Manejo para la Conservación CONANP* 222 p.
- Croxall JP, Butchart SHM, Lascelles B, Stattersfield AJ, Sullivan B, Symes A y Taylor P. 2012. *Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. Bird Conservation International*, 22: 1-34.
- Cubaynes S, Doherty PF, Schreiber EA y Gimenez O. 2011. *To breed or not to breed: A sea bird's response to extreme climatic events. Biol Lett* 7(2): 303–306. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0778>
- Cury PM, Boyd IL, Bonhommeau S, Anker-Nilssen T, Crawford RJM, Furness RW, Mills JA, Murphy EJ, Österblom H, Paleczny M, Piatt JF, Roux JP, Shannon L y Sydeman WJ. 2011. *Global Seabird Response to Forage Fish Depletion—OneThird for the Birds. Science*, 334 (6063): 1703-1706. doi:10.1126/science.1212928
- De Pascalis F, Imperio S, Benvenuti A, Catoni C, Rubolini D y Cecere JG. 2020. *Sex-specific foraging behaviour is affected by wind conditions in a sexually size dimorphic seabird. Animal Behaviour*, 166: 207-218.
- Drent RH y Daan S. 1980. *The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian breeding. Ardea*, 68(1-4): 225-252.
- Fernandez-Juricic E, Jimenez MD, Lucas E. 2002. *Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 80(7): 1212–1220.
- Furness RW y Monaghan P. 1987. *Seabird Ecology. Springer Science, USA: Chapman & Hall.* 166 pp.
- Furness RW y Tasker ML. 2000. *Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. Marine Ecology Progress Series*, 202, 253-264.
- Gallo-Reynoso JP y Figueroa-Carranza AN. 1996. *The breeding colony of Laysan Albatrosses on Isla de Guadalupe, Mexico. Western Birds* 27: 70-76.
- Gilmour ME, Castillo-Guerrero JA, Fleishman AB, Hernández-Vázquez S, Young HS y Shaffer SA. 2018. *Plasticity of foraging behaviors in response to diverse environmental conditions. Ecosphere*, 9(7): e02301.

- González-Zamora DA, Angulo-Castellanos LF, Hernández-Vázquez S, Almanza-Rodríguez H, Piña-Ortiz A, Castillo-Guerrero JA. 2017. Breeding of Red-billed Tropicbird (*Phaethon aethereus*) in Clarión Island, México. *Huitzil, Revista Mexicana de Ornitología*, Vol. 18 (2): 246-249.
- Hahn IJ, Hogeback S, Römer U y Vergara PM. 2012. Biodiversity and biogeography of birds in Pacific Mexico along an isolation gradient from mainland Chamela via coastal Marias to oceanic Revillagigedo islands. *Vertebrate Zoology*, Vol. 62: 123-144.
- Hedd A, Montevicchi WA, Phillips RA y Fifield DA. 2014. Seasonal sexual segregation by monomorphic sooty shearwaters *Puffinus griseus* reflects different reproductive roles during the pre-laying period. *PLoS One* 9(1): e85572.
- Hernández-Mendoza IC. 2019. Diagnóstico de la población reproductiva de Pardela de Islas Revillagigedo. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, México.
- Howald G, Donlan CJ, Galván JP, Russell JC, Parkes J, Samaniego A, Wang Y, Veitch D, Genovesi P, Pascal M, Saunders A y Tershy B. 2007. Invasive rodent eradication on islands. *Conservation Biology*, 21(5), 1258-1268.
- Howell SNG y Webb S. 1990. The seabirds of Las Islas Revillagigedo, Mexico. *The Wilson Bulletin: Short communications*, Vol. 102 (1): 140-146.
- Howell SNG y Webb S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. – Oxford University Press, New York: 851p.
- Jehl JR y Parkes KC. 1982. The status of the avifauna of the Revillagigedo Islands, Mexico. *Wilson Bulletin*, Vol. 94 (1): 1-19.
- Kappes MA, Shaffer SA, Tremblay Y Foley DG, Palacios DM, Robinson PW Bograd SJ y Costa DP. 2010. Hawaiian albatrosses track interannual variability of marine habitats in the North Pacific. *Prog Oceanogr* 86(1–2): 246–260.
- Kellogg V. 1906. A Second Collection of Mallophaga from Birds of the Galapagos and Revillagigedo Islands and Neighboring Waters. *Transactions of the American Entomological Society*, Vol. 32 (¾): 315-324.
- Le Bohec C, Gauthier-Lerc M, Grémillet D, Pradel R, Béchet A, Gendner JP y Le Maho Y. 2007. Population dynamics in a long-lived seabird: I. impact of breeding activity on survival and breeding probability in unbanded king penguins. *J Anim Ecol* 76(6): 1149–1160.
- Leasing AW, Schroeder ID, Bograd SJ, Abell J, Durazo R, Gaxiola-Castro G, Bjorkstedt EP, Field J, Sakuma K, Robertson RR, Goericke R, Peterson T, Brodeur RD, Barceló C, Auth TD, Daly EA, Suryan RM, Gladics AJ, Porquez JM, McClatchie S, Weber ED, Watson W, Santora JA,

- Sydeman WJ, Melin SR, Chavez FP, Golightly RT, Schneider SR, Fisher J, Morgan C, Bradley R, Warybok P. 2015. *State of the California Current 2014-15: Impacts of the Warm-Water "Blob"*. *CalCofi Rep. Vol.56*: 31-68.
- Lerma M, Castillo-Guerrero JA, Hernández-Vázquez S, Garthe S. 2020. *Foraging ecology of a marine top predator in the Eastern Tropical Pacific over 3 years with ENSO phases*. *Mar Biol* 167: 88.
- Marko PB. Sympatry. *En: Encyclopedia of Ecology: General Ecology*. Jorgensen Se y Faith BD (Eds.). Academic Press: Amsterdam, The Netherlands. 3450-3458.
- Martínez-Gómez JE y Jacobsen JK. 2004. *The conservation status of Townsend's shearwater Puffinus auricularis auricularis*. *Biological Conservation* 116: 35-47.
- Martínez-Gómez JE y Matías-Ferrer N. 2013. *First Breeding Record of the White Tern, Gygis alba, in México*. *Wilson Journal of Ornithology*. 125 (4): 844-846.
- Martínez-Gómez JE, Matías-Ferrer N, Sehgal RNM y Escalante P. 2015. *Phylogenetic placement of the critically endangered Townsend's Shearwater (Puffinus auricularis auricularis): evidence for its conspecific status with Newell's Shearwater (Puffinus a. newelli) and a mismatch between genetic and phenotypic differentiation*. *J Ornithol*, 156: 1025-1034.
- McArthur R y Wilson EO. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. – Princeton University Press, New Jersey 203p.
- Mellink E. 2003. *Effect of the 1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña events on breeding waterbirds and sea lions in the Upper Gulf of California, México*. *Geofís. Int.* 42: 539-546.
- McLellan ME. 1926. *Birds and Mammals: Expedition to the Revillagigedo Islands, Mexico, In 1925, VI. Proceedings of the California Academy of Sciences, Vol. XV (11): 279-322*.
- Niethammer KR y Patrick LB. 2020. *White Tern (Gygis alba), version 1.0*. *En Birds of the World (S. M. Billerman, Editor)*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.whiter.01>
- Oro D, Torres R, Rodríguez C y Drummond H. 2010. *Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex*. *Ecology*, 91(4): 1205-1214.
- Ortiz-Alcaraz A, Aguirre-Muñoz A, Arnaud G, Galina-Tessaro P, Rojas-Mayoral E, Méndez-Sánchez F y Ortega-Rubio A. 2017. *Progress in the eradication of the feral cat (Felis catus) and recovery of the native fauna on Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico*. *Therya*, 8 (1), 3-9.
- Paiva VH, Pereira J, Ceia FR y Ramos JA. 2017. *Environmentally driven sexual segregation in a marine top predator*. *Sci Rep* 7: 2590.

- Pereira-Cabral MM, Stewart JD, Marques T, Ketchum JK, Ayala-Bocos A, Hoyos-Padilla EM y Reyes-Bonilla H. 2023. *The influence of El Niño Southern Oscillation on the population dynamics of oceanic manta rays in the Mexican Pacific. Hydrobiologia* 850: 257–267
- Piña-Ortíz A, Hernández-Vázquez S, Fernández G, Castillo-Guerrero JA. 2018. *Distribution and Population Size of the Red-billed Tropicbird (Phaethon aethereus) in Mexico. Waterbirds* 41(2): 135-144.
- Pitman RL y Ballance LT. 2002. *The changing status of marine birds breeding at San Benedicto Island, Mexico. Wilson Bulletin* 114 (1): 11-19.
- Pitman RL, Walker WA, Everett WT y Gallo-Reynoso JP. 2004. *Population status, foods and foraging of Laysan Albatrosses Phoebastria immutabilis nesting on Guadalupe Island, Mexico. Marine Ornithology* 32: 159-165.
- Phalan B, Phillips RA, Silk JR, Afanasyev V, Fukuda A, Fox J, Catry P, Higuchi H y Croxall JP. 2007. *Foraging behaviour of four albatross species by night and day. Mar Ecol Prog Ser* 340: 271–286
- Portillo-Zavala DA. 2020. *Ecología de forrajeo del Albatros de Laysan (Phoebastria immutabilis, Rothschild, 1893) en Isla Clarión, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, México.*
- Quintana F, Wilson R, Dell'Arciprete P, Shepard E y Laich AG. 2011. *Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant Phalacrocorax atriceps a colonial seabird. Oikos*, 120(3): 350-358.
- Reaser JK, Meyerson LA, Cronk Q, De Poorter MAJ, Eldrege LG, Green E, Kairo M, Latas P, Mack RN, Mauemootoo J, O'Dowd D, Orapa W, Sastroutomo S, Saunders A, Shine C, Thrainsson S y Vaiutu L. 2007. *Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. Environmental Conservation*, 34(2), 98-111. doi:10.1017/S0376892907003815
- Rolland V, Barbraud C y Weimerskirch H. 2009. *Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian yellow-nosed Albatross. Biological Conservation*, 142(5), 1084-1095. doi:10.1016/j.biocon.2008.12.030
- Santaella L y Sada AM. 1991. *The avifauna of the Revillagigedo Islands, Mexico: additional data and observations. Wilson Bulletin*, 103: 668–675.
- Schiermeier Q. 2015. *Hunting the Godzilla El Nino. Nature*, 526: 490–491.
- Schreiber EA y Burger J. 2001. *Biology of Marine Birds. CRC Press LLC, U.S.* 741 p.

- SEMARNAT. 2019. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2019. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestre. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. En Diario Oficial de la Federación.*
- Shoji A, Aris-Brosou S, Fayet A, Padgett O, Perrins C y Guilford T. 2015. *Dual foraging and pair coordination during chick provisioning by Manx shearwaters: Empirical evidence supported by a simple model. J Exp Biol 218(13): 2116–2123.*
- Simeone A, Anguita C, Daigre M, Arce P, Vega R, Luna-Jorquera G, Portflitt-Toro M, Suazo CG, Miranda-Urbina D y Ulloa M. 2021. *Spatial and temporal patterns of beached seabirds along the Chilean coast: Linking mortalities with commercial fisheries. Biological Conservation 256:109026*
- Soldatini C, Albores-Barajas YV, Massa B, Gimenez O. 2016. *Forecasting ocean warming impacts on seabird demography: a case study on the European storm petrel. Marine Ecology Progress Series, Vol. 552: 255-269.*
- Soldatini C, Albores-Barajas YV, Ramos-Rodríguez A, Munguía-Vega A, González-Rodríguez E, Catoni C y Dell'Omo G. 2019 *Tracking reveals behavioural coordination driven by environmental constraints in the Black-vented Shearwater Puffinus opisthomelas. Population Ecology, 61(2): 227-239.*
- Soldatini C, Rosas-Hernández MP, Albores-Barajas YV, Bambini G, Munguia-Vega A, Giambalvo G, Dell'Omo G. 2021. *Carry-over effects of environmental stochasticity of the California Current on body condition and wing length of breeding Black-vented Shearwaters (Puffinus opisthomelas). Ibis 163 (3): 1072-1079.*
- Soldatini C, Rosas-Hernández MP, Albores-Barajas YV, Catoni C, Ramos A, Dell'Omo G, Rattenborg N y Chimienti M. 2023. *Individual variability in diving behavior of the Black-vented Shearwater in an ever-changing habitat. Science of The Total Environment, Vol. 880: 163285.*
- Stager KE. 1964. *The birds of Clipperton Island, Eastern Pacific. The Condor 66 (5): 357-371.*
- Sydeman WJ, Santora JA, Thompson SA, Marinovic B y Di Lorenzo E. 2013. *Increasing variance in North Pacific climate relates to unprecedented ecosystem variability off California. Glob. Chang. Biol. 19: 1662–1675*
- Thibault JC. 1994. *Nest-site tenacity and mate fidelity in relation to breeding success in Cory's Shearwater Calonectris diomedea. Bird Study, 41: 25-28.*
- Torres R y Drummond H. 1999. *Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. Oecologia, 118(1): 16-22.*

- Townsend CH. 1890. *Scientific results of explorations by the US Fish Commission steamer Albatross. No. XIV. Birds from the coasts of western North America and adjacent islands, collected in 1888-1889, with descriptions of new species. Proceedings of United States National Museum.*
- Varela R, Rodríguez-Díaz L, Castro M y Gómez-Gesteira M. 2021. *Influence of Eastern Upwelling systems on marine heatwaves occurrence. Global and Planetary Change 196: 103379.*
- Velarde E, Ezcurra E, Anderson DW. 2013. *Seabird diets provide early warning of sardine fishery declines in the Gulf of California. Scientific Reports 3: 1332.*
- Wanless RM, Aguirre-Muñoz A, Angel A, Jacobsen JF, Keitt BS y McCann J. 2009. *Birds of Clarion Island, Revillagigedo Archipelago, México. The Wilson Journal of Ornithology 121(4): 745-751.*
- Warham J. 1996. *Petrel Populations. En: The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels (Ed. Warham J). Academic Press, London. 1-63 pp.*
- Watts BD. 2020. *Yellow-crowned Night-Heron (Nyctanassa violacea), version 1.0. En Birds of the World (A. F. Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.ycnher.01>*
- Weber ED, Auth TD, Baumann-Pickering S, Baumgartner TR, Bjorkstedt EP, Bograd SJ, Burke BJ, Cadena-Ramírez JL, Daly EA, de la Cruz M, Dewar H, Field JC, Fisher JL, Giddings A, Goericke R, Gomez-Ocampo E, Gomez-Valdes J, Hazen EL, Hildebrand J, Horton CA, Jacobson KC, Jacox MG, Jahncke J, Kahru M, Kudela RM, Lavaniegos BE, Leising A, Melin SH, Miranda-Bojorquez LE, Morgan CA, Nickels CF, Orben RA, Porquez JM, Portner LJ, Robertson RR, Rudnick DL, Sakuma KM, Santora JA, Schroeder ID, Snodgrass OE, Sydeman WJ, Thompson AR, Thompson SA, Trickey JS, Villegas-Mendoza J, Warzybok P, Watson W y Zeman SM. 2021. *State of the California Current 2019–2020: Back to the Future With Marine Heatwaves? Front. Mar. Sci. 8:709454. doi:10.3389/fmars.2021.709454*
- Wehtje WH, Walter S, Rodríguez-Estrella R, Llinas J y Castellanos A. 1993. *An annotated checklist of the birds of Isla Socorro, Mexico. Western Birds Vol. 24: 1–16.*
- Young HS, Shaffer SA, McCauley D, Foley DG, Dirzo R, Block BA. 2010. *Resource partitioning by species but not sex in sympatric boobies in the central Pacific Ocean. Marine Ecology Progress Series, Vol. 403: 291-301.*

