



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

PATRONES DE COMPORTAMIENTO DE LA MANTA
GIGANTE *Mobula birostris* ASOCIADOS A LA
PRESENCIA DE BUZOS RECREATIVOS EN SUS
PRINCIPALES SITIOS DE AGREGACIÓN EN MÉXICO

T E S I S

Para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales

(Orientación en Biología Marina)

Presentado por

Miguel de Jesús Gómez García

La Paz, Baja California Sur, septiembre 2020.

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 9:00 horas del día 15 del Mes de Septiembre del 2020, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"PATRONES DE COMPORTAMIENTO DE LA MANTA GIGANTE *Mobula birostris* ASOCIADOS A LA PRESENCIA DE BUZOS RECREATIVOS EN SUS PRINCIPALES SITIOS DE AGREGACIÓN EN MÉXICO"

Presentada por el alumno:

Miguel de Jesús Gómez García

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina**

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



LA COMISIÓN REVISORA



Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Co-Directora de Tesis

Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Co-Director de Tesis



Dr. Joshua David Stewart
Co-Tutor



Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Directora de Tesis

Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Pelagios Kakunjá, A.C.
Co-Director de Tesis

Dr. Josh Stewart
The Manta Trust
Co-Tutor

Comité Revisor de Tesis

Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Dr. Josh Stewart

Jurado de Examen

Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Dr. Josh Stewart


Suplente

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Resumen

La manta oceánica (*Mobula birostris*) es un elasmobranquio circumtropical, el más grande entre los mobulidos. Aunque la sobrepesca amenaza a la especie en ciertas partes del mundo, las leyes mexicanas prohíben su explotación y varias poblaciones dentro de México forman parte de actividades turísticas. Hay tres sitios de agregación de mantas en México: El archipiélago de Revillagigedo y Bahía Banderas en el Pacífico Mexicano, y las aguas que rodean el Parque Nacional Isla Contoy en el Caribe Mexicano. Catalogamos y cuantificamos los comportamientos de las mantas durante su interacción con buzos con tanque (SCUBA, en Revillagigedo y Bahía Banderas) y sin tanque (libres, en Bahía Banderas e Isla Contoy) utilizando videos obtenidos de encuentros turísticos y monitoreo científico. Las actividades de los buzos se agruparon en buzos activos y pasivos. Describimos 16 comportamientos de mantas, agrupados en cuatro estados de comportamiento: Direccional cinético, no direccional cinético, taxis positiva y taxis negativa. Modelamos el comportamiento de las mantas mediante cadenas de Markov de primer orden. Posteriormente calculamos los valores de la matriz de transición en función de los comportamientos de los buzos para poder examinar su efecto en la respuesta de las mantas. Las mantas de Bahía Banderas y Revillagigedo mostraron una mayor frecuencia de comportamientos no direccionales, comparativamente, las mantas de Bahía Banderas pasaron a estados de taxis negativa con mayor frecuencia, resultado que interpretamos como un posible signo de habituación a los buzos de Revillagigedo. Sin embargo, las mantas respondieron de manera similar en ambos sitios a los buzos activos, lo cual puede ser causado por una respuesta adaptativa al ser perseguidas. En los sitios de buceo libre, las mantas de Isla Contoy mostraron menor frecuencia de taxis negativa que las de Bahía Banderas, probablemente porque en las mantas del Caribe predominaron los comportamientos de alimentación. Las cadenas de Markov revelaron que las transiciones entre estados fueron muy similares en ambos sitios con la excepción de comportamientos de taxis negativa en Bahía Banderas, en los cuales permanecieron más tiempo cuando los buzos mostraban comportamientos activos. Los resultados de este estudio, el primero en el mundo en analizar los patrones de comportamiento de mantas oceánicas, resaltan que la actitud pasiva de los buzos es fundamental para que las mantas muestren menos comportamientos de taxis negativas. Ello permitirá establecer guías de comportamiento para buzos (libres y de SCUBA) y elaborar manuales de buenas prácticas que resulten en encuentros positivos tanto para buzos (mayor duración de la interacción) como para mantas (menor frecuencia de comportamientos de evasión).

Palabras clave: Manta oceánica, ecoturismo, modelos bayesianos, etología.



Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Co-Directora de tesis

Vo. Bo

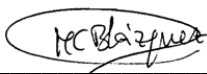


Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Co-Director de tesis

Summary

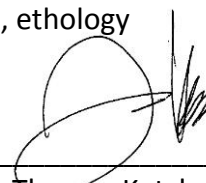
The oceanic manta ray (*Mobula birostris*) is a circumtropical elasmobranch, the largest of the mobulid rays. Although overfishing and exploitation threaten the species in certain parts of the world, Mexican laws forbid its exploitation, and several populations within Mexico are subject to wildlife tourism activities. Mantas have three main aggregation sites in Mexico: The Revillagigedo archipelago and Banderas Bay in the Mexican Pacific and the waters within and surrounding Contoy Island National Park in the Mexican Caribbean. We cataloged and quantified the behaviors of manta rays during their encounters with SCUBA divers (In Revillagigedo and Banderas Bay) and free divers (In Banderas Bay and Isla Contoy) using footage obtained from tourism encounters and during research and monitoring expeditions. Diver activities were grouped into passive and active behavior categories. We described 16 manta behaviors and grouped them into four behavioral states: Kinetic directional, kinetic non-directional, positive taxis and negative taxis behaviors. We modeled the sequence of behaviors exhibited by mantas via a first order Markov chain. We further allowed for the entries of the transition probability matrix to be a function of the diver's behavior, in order to examine their effect on the mantas behavioral response. Mantas in Banderas Bay and Revillagigedo displayed a higher frequency of non-directional behaviors, while in Banderas Bay mantas transitioned to negative taxis behaviors more often, a possible sign of habituation to divers in Revillagigedo. Nevertheless, mantas responded similarly in both sites to active divers showing a possible adaptive response to being chased. At the freediving sites, mantas in Isla Contoy displayed negative taxis behaviors less frequently than Banderas Bay mantas, possibly due to the occurrence of active surface feeding in the area. Markov state transitions were remarkably similar for both sites, except for negative taxis behaviors in Banderas Bay, in which they remained longer with active divers. Our results further underline that regulations and the use of best practices are vital for achieving positive encounters for both mantas and divers. The results from this study, the first in the world to analyze the behavior patterns of oceanic mantas, underscore the importance of divers remaining in passive observation in order for mantas to display fewer negative taxis behaviors. This information will allow for the establishment of behavior guidelines for divers (SCUBA and free divers) and the elaboration of best practices manuals that will lead to positive encounter for both divers (longer interaction time) and mantas (less frequency of evasion behaviors).

Keywords: Oceanic manta, ecotourism, Bayesian models, ethology



Dra. María del Carmen Blázquez Moreno
Co-Directora de tesis

Vo. Bo



Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Co-Director de tesis

Dedicatoria

Este trabajo va dedicado a mi familia. El Señor tuvo la gracia de brindarme dos padres amorosos, Justo Gómez Uribe y Laura García Manríquez, cuyo aliento me ha permitido ser lo que soy ahora, y dos hermanos increíbles Chamin y Lala con los que he crecido en edad y madurez a lo largo de estos años.

También se la dedico a mi directora, la Doctora Carmen, quien creyó en mí desde el inicio y estuvo ahí para darme guía y aliento durante todo el trayecto.

Va por ustedes, ¡otro paso hacia el resto de nuestras vidas!

Agradecimientos

Agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y al CONACYT por la beca de maestría (No. 921957) y por recibirme y apoyarme durante la realización de este proyecto. Las becas son incentivo importante sí, pero el apoyo, el conocimiento, el saber que instituciones como estas creen en el potencial de uno son lo que verdaderamente es de agradecer. De corazón, gracias.

A mi comité, los doctores María del Carmen Blázquez Moreno, James Ketchum Mejía y Josh Stewart, así como a mi asesora en Carolina del Norte la Doctora Vianey Leos Barajas. Por ayudarme en el proceso de gesta, desarrollo y conclusión de este proyecto. Son los pilares sobre los que se va a sostener el resto de mi vida laboral, y los llevaré siempre en mi mente sin importar como siga nuestro camino. Gracias.

Al equipo de Manta Trust en Bahía Banderas, especialmente a Iliana y Aldo, quienes me recibieron, alentaron y regañaron cuando fue necesario desde mis prácticas de licenciatura. Por sugerir y apoyar este proyecto y por creer en mí, dándome desde su sabiduría hasta su techo a pesar de las adversidades. ¡Muchas gracias chicos!

Al equipo de Manta México Caribe, especialmente a la directora del proyecto Karen Fuentes por recibirme en los programas de voluntariado y apoyarme con su conocimiento y experiencia, vitales para este proyecto. A las voluntarias de los veranos de investigación en el Caribe, así como a la Dra. Annie Murray por su apoyo. Gracias por todo

Al equipo de trabajo de Pelagios, incluidos, pero no limitados a las Doctoras Frida Lara, Blanca González y Karina Busto, las Maestras Marta Díaz Palacios y Tania Pelamatti, los Maestros Edgar Becerril, Abel Trejo y el equipo Cabo Pulmo especialmente a Miquel Grau por su apoyo y confianza. Especial agradecimiento a la Maestra Carmen Pasos, por presentarme a la Doctora Carmen, instruirme y darme ánimos durante los primeros días de estancia en la paz, y el tormentoso periodo previo al inicio de la maestría. Les estaré siempre agradecido.

A los prestadores de servicios turísticos de La Paz y Bahía Banderas que prestaron sus videos para poder realizar este proyecto. Un especial agradecimiento a Arturo Bocos por su aporte substancial de información, y a Justo Meza “SCUBA Steve” por su apoyo previo al ingreso a la maestría. Esto ni hubiera sido posible sin ustedes.

A mis compañeros de Maestría con los que vivimos juntos tantas experiencias en La Paz. En especial a mis compañeras de cubículo Estela y Taryn, con las que compartimos conocimiento, lágrimas y risas y a mis compañeros Ana, Luis “Lucho”, Rodrigo, Lupita y Fany, por su amistad y camaradería. A los profesores y el personal del CIB, en especial a los doctores Raúl Martínez Rincón, Cesar Salinas, Enrique Morales y Tania Zenteno, por servir de guía en este trayecto.

Agradezco también a mis amigos roleros de La Paz, Fayo, Adrián, Celeste y Paul. Nuestras aventuras en mundos mágicos, llenos de inspiración, sueños imposibles y risas sinceras contribuyeron a mantener mi cordura y enfoque en los momentos más difíciles de la maestría. En verdad agradezco su amistad.

Somos la suma de las personas que hemos encontrado en el camino, y yo he tenido la fortuna de toparme con gente magnífica. Muchas gracias por formar parte de mi vida.

Contenido	
Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	vi
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
3. JUSTIFICACIÓN	6
4. HIPOTESIS	8
5. OBJETIVOS	9
6. MATERIAL Y MÉTODO	10
6.1 Área de Estudio.....	10
6.2 Recolección de datos y análisis preliminar	11
6.3 Análisis estadístico.....	15
6.4 Construcción de modelos bayesianos.	15
7. RESULTADOS	18
7.1 Resultados cuantitativos y análisis de chi-cuadrada	18
7.1.1 Revillagigedo SCUBA.....	19
7.1.2 Bahía Banderas SCUBA	20
7.1.3 Bahía Banderas buceo libre	22
7.1.4 Isla Contoy buceo libre	23
7.1.5 Lóbulos cefálicos.....	24
7.2 Modelos de Markov.....	25
7.2.1 Revillagigedo.....	25
7.2.2 Bahía Banderas SCUBA	26
7.2.3 Bahía Banderas buceo libre	27
7.2.4 Isla Contoy buceo libre	28
7.2.5 Bahía Banderas vs Revillagigedo SCUBA.....	29
7.2.6 Bahía Banderas vs Isla Contoy	31
7.2.7 Comparación de Bahía Banderas SCUBA vs buceo libre.....	32
8. DISCUSIÓN	35
8.1 Frecuencias y tendencias de los comportamientos	36
8.1.1 Buzos.....	36
8.1.2 Mantas	37
8.2 Respuesta de las mantas ante los buzos SCUBA	38
8.2.1 Revillagigedo.....	38
8.2.2 Bahía Banderas	39
8.2.3 Comparación de los sitios SCUBA.....	39
8.3 Respuesta de las mantas ante los buzos en buceo libre	40

8.3.1 Bahía Banderas	40
8.3.2 Isla Contoy.....	41
8.3.3 Comparación de sitios de buceo libre	41
8.4 Respuesta de las mantas de acuerdo al método de buceo	42
8.5 Efectos del sexo, morfo de coloración y otras variables en las frecuencias de los comportamientos	42
9. CONCLUSIONES	45
10. LITERATURA CITADA	46
11. ANEXOS	54
11.1 Recomendaciones.....	54

Lista de figuras

Figura 1. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Revillagigedo	25
Figura 2. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Bahía Banderas SCUBA.	26
Figura 3. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Bahía Banderas buceo libre.	27
Figura 4. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Isla Contoy	28
Figura 5. Efecto del sitio sobre las probabilidades de transición de las mantas en sitios SCUBA con buzos pasivos.	29
Figura 6. Efecto del sitio sobre las probabilidades de transición de las mantas en sitios SCUBA con buzos activos.	30
Figura 7. Efecto del sitio sobre las probabilidades de transición de las mantas en sitios de buceo libre con buzos activos.....	31
Figura 8. Efecto del método de buceo sobre las probabilidades de transición de las mantas en Bahía Banderas con buzos pasivos.	33
Figura 9. Efecto del método de buceo sobre las probabilidades de transición de las mantas en Bahía Banderas con buzos activos.	34

Lista de tablas

Tabla I. Descripción de las actividades de buzos observadas .	12
Tabla II. Descripción de comportamientos específicos y estados de comportamiento de las mantas en nuestros sitios de estudio.	13
Tabla III. Frecuencias observadas por sitio de las actividades de buzos.	18
Tabla IV. Frecuencias observadas de las unidades de comportamiento de las mantas de acuerdo a las categorías de comportamiento de buzos por sitio	18
Tabla V. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Revillagigedo.	20
Tabla VI. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Bahía Banderas SCUBA.	21
Tabla VII. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Bahía Banderas buceo libre	23
Tabla VIII. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Isla Contoy buceo libre	24

1. INTRODUCCIÓN

El ecoturismo es una industria de rápido crecimiento que se ha desarrollado bajo la premisa de ser una herramienta para aliviar la pobreza y apoyar a la conservación (Stronza et al., 2019). A pesar de esto, pocos proyectos turísticos desarrollan programas de investigación centrados en la evaluación y el mejoramiento de sus planes de conservación (Higham, 2007). No obstante, una industria turística informada y bien manejada puede contribuir de manera importante a la conservación de especies marinas y terrestres, a la par de producir fuentes alternativas de ingresos para las comunidades locales (Buckley, 2010).

En contraste con el ecoturismo, el turismo de naturaleza tiene como objetivo el disfrutar la vida animal en su estado natural, y aunque fomenta algunas actividades menores de extracción, abarca la mayoría de los principios del ecoturismo (Buckley, 2010). El turismo de naturaleza con elasmobranchios ha crecido de manera rápida en las últimas décadas, siendo promovido como una alternativa sustentable a la pesca, y como una fuente importante de ingresos (Zemah Shamir et al., 2019). Aún así, el turismo de naturaleza mal manejado puede producir efectos adversos tanto en los animales como en sus hábitats como son la degradación del ecosistemas, perturbaciones sensoriales e interrupción en comportamientos alimenticios y reproductivos tanto en ambientes terrestres como marinos (Buckley, 2011). La sostenibilidad de las empresas turísticas depende del desarrollo de manuales de buenas prácticas y protocolos para los turistas y proveedores de servicios turísticos que minimizan los potenciales efectos adversos sobre las poblaciones objetivo (Lawrence et al., 2016).

El turismo de naturaleza con manta rayas (oceánicas, *Mobula birostris* y de arrecife, *Mobula alfredi*) es una industria en rápido crecimiento, se le promueve como alternativa a la sobreexplotación que amenazan a estas especies (O'Malley et al., 2013). La manta

oceánica *Mobula birostris* es el miembro de mayor tamaño de la Myliobatidae, alcanzando alrededor de siete metros de longitud de disco. Presenta dimorfismo sexual en sus órganos reproductivos y dos morfo tipos de coloración (chevron y negro) descritos por Marshal *et al.* (2009). *M. birostris* fue reintegrada al género *Mobula* junto con otras especies del anterior género *Manta* después de una revisión filogenética llevada a cabo por White *et al.* (2017). Las altas tasas de explotación, el lento crecimiento y la baja tasa reproductiva de la especie llevaron a su inclusión en 2013 al apéndice II de la Convención para la Conservación de Especies Migratorias de Animales Salvajes (Lawson et al., 2017). En México, las mantas se encuentran protegidas bajo la NOM-059-2010 (SEMARNAT, 2010).

El alto cociente de encefalización, cerebelo foliado y tele encéfalo alargado de las mantas (estructuras homologas al hipocampo, amígdala y neo corteza de los tetrápodos; Brown, 2015), han causado interés en el estudio de su comportamiento (Ari, 2009, 2011; Ari y D'Agostino, 2016). La belleza, naturaleza tranquila y curiosidad de las mantas, así como la tendencia a formar agregaciones de ambas especies de mantas han promovido el interés por el desarrollo de actividades turísticas, con ganancias anuales que van desde los \$2.4 millones de USD en Hawaii hasta los \$14 millones de USD en Revillagigedo (Osada, 2010; Ruiz-Sakamoto, 2015). Más de 10 países llevan a cabo actividades turísticas con mantas, lo que genera una ganancia anual global de alrededor de \$140 millones de USD (O'Malley et al., 2013). A pesar de esto, el crecimiento exponencial del turismo de naturaleza, particularmente el enfocado en tiburones y mantas, tiene un potencial efecto negativo en el comportamiento y bienestar de esta mega fauna carismática (Mazzoldi et al., 2019). Esta situación resalta la preocupación acerca de los efectos del turismo en los sitios de agregación de las diferentes poblaciones de mantas, así como la necesidad de desarrollar códigos de conducta para la observación de mantas en dichos sitios (Osada, 2010; Garrud, 2016).

2. ANTECEDENTES

El estudio del comportamiento en animales marinos inició con los estudios clásicos sobre tiburones en las décadas de 1950, 1960 y 1970 financiados por la marina de Estados Unidos con el fin de entender las razones de los “ataques” de tiburones y su curiosidad (Nelson y Gruber, 1963; Gruber y Myrberg, 1977), así como estudios sobre estímulos acústicos en tiburones limón *Negaprion brevirostris* (Klimley y Myrberg, 1979). Recientemente, los estudios del comportamiento han buscado develar aspectos sobre la ecología, historia de vida y habilidades cognitivas de las diferentes especies de peces (Bshary et al., 2002). El reciente desarrollo del turismo de naturaleza ha causado preocupación acerca de los impactos humanos sobre el bienestar de los animales, su comportamiento y su ambiente (Bekoff, 2007) especialmente en especies de elasmobranquios pelágicas, protegidas y poco estudiadas como las mantas (Dulvy et al., 2014). La predictibilidad de las agregaciones de mantas de arrecife ha permitido a los investigadores estudiar sus preferencias sociales (Perryman et al., 2019), proceso de toma de decisiones (Barr y Abelson, 2019) e incluso los efectos del turismo en su comportamiento (Murray et al., 2020). La mayor parte de la investigación en sitios que desarrollan turismo con mantas se ha enfocado en los impactos económicos que ocasionan estas actividades a las localidades donde se desarrollan (Atkins, 2011; Venables et al., 2016). Sin embargo, a causa de los sitios de agregación de las mantas oceánicas, que por lo general son de difícil acceso, no hay estudios que intenten medir los impactos del turismo en esta especie.

Los catálogos de comportamiento son listas utilizadas en el estudio del comportamiento animal para describir los comportamientos más comunes que presentan los animales bajo condiciones definidas (Altman, 1974). Estos catálogos son análisis descriptivos que pueden ser utilizados como línea base para el desarrollo y mejoramiento de manuales de buenas prácticas (Lawrence et al., 2016). La colecta oportunista de material en video ha demostrado ser una herramienta efectiva para el análisis del comportamiento animal (Ghaskadbi et al., 2016). Éste método se ha utilizado previamente para obtener datos de

especies como el tiburón toro *Charcharinus leucas*, (Pasos-Acuña, 2018) y la ballena asesina *Orcinus orca* (Pagel et al., 2016).

Éstos análisis pueden desarrollarse más a fondo mediante el uso de modelos al crear “estados de comportamiento” o categorías a partir de ellos. Cada categoría incluye un comportamiento o series de comportamientos de manera que éstos puedan ser medidos como una secuencia a lo largo de un periodo de tiempo. Posteriormente, es posible calcular probabilidades de transición entre estas secuencias o “estados” al utilizar aproximaciones estadísticas conocidas como cadenas de Markov (Lusseau, 2003). Las cadenas de Markov miden los cambios en una secuencia de eventos (estados) al estimar la probabilidad de que un estado permanezca constante o cambie a otro estado diferente mediante el uso de matrices de probabilidad de transición (Lusseau, 2003; Peters et al., 2013). Éstos modelos son herramientas útiles para examinar los cambios en el comportamiento animal y evaluar las posibles causas de los mismos (Lusseau, 2004).

México tiene tres sitios de agregación de mantas: El Archipiélago Revillagigedo (Rubin, 2010) y Bahía Banderas en el Pacífico (Stewart et al., 2016a) y las áreas circundantes al Parque Nacional Isla Contoy en el Caribe Mexicano (Hacohen-Domené et al., 2017). Leyes mexicanas como la NOM-059-2010 (SEMARNAT, 2010) protegen a las mantas en estas áreas. El turismo de naturaleza ha sido fomentado como la estrategia más efectiva para el uso sostenible de estos animales, con ganancias anuales de hasta \$14 millones de USD en sitios como Revillagigedo (Ruiz-Sakamoto, 2015).

Considerando la potencial expansión del turismo con mantas en México, se proponen las siguientes preguntas de investigación para evaluar la respuesta de las mantas ante los buzos recreativos.

- 1.- ¿Cómo reaccionan las mantas a la presencia de buzos recreativos en sus diferentes sitios de agregación en México?

2.- ¿Es diferente la respuesta de las mantas ante los buzos con tanque (SCUBA) y sin tanque (libres)?

3.- ¿Existe una diferencia en la respuesta de las mantas hacia los buzos de acuerdo al sexo, morfo tipos de coloración y si se encuentran en sus sitios de agregación costeros o pelágicos?

3. JUSTIFICACIÓN

El valor comercial de las mantas proviene no solo de la pesquería artesanal y el comercio internacional de sus productos, sino también de su atractivo en el turismo (Rubin, 2010; O'Malley et al., 2013) o acuarios, donde se convierten rápidamente en atracciones principales (Ari y D'Agostino, 2016).

Ambas especies de manta (*M. alfredi* y *M. birostris*) son conocidas por su naturaleza social y agregaciones costeras. Estudios recientes en *M. birostris* han mostrado la alta fidelidad de sitio y fuerte estructura poblacional de la especie (Stewart et al., 2016a). Esto enfatiza la importancia de las medidas de conservación *in situ* en las áreas donde se desarrollan actividades turísticas con mantas. La longevidad, baja fecundidad (Dulvy et al., 2014) capacidades sensoriales, alta tasa de encefalización y desarrollo cognitivo, así como la falta de información acerca de los patrones de comportamiento de *M. birostris* (Ari y Correia, 2008), subrayan la importancia de llevar a cabo estudios etológicos en esta especie.

El estudio de las interacciones buzo-animal puede ayudar a reducir el estrés causado a los animales por las actividades turísticas, así como incrementar la duración de los encuentros para los turistas (Pagel et al., 2016; Bertella y Acquarone, 2017; Skoufias et al., 2018). Éstos estudios también pueden servir como herramienta para obtener información sobre los diferentes tipos de efectos (de comportamiento, sociales y fisiológicos) infligidos por las actividades de los buzos sobre los animales a nivel individual o poblacional, tanto a corto como a largo plazo (Gonzalez-Perez y Cubero-Pardo, 2010). Aunque algunas organizaciones han desarrollado manuales de buenas prácticas para mantas (Lawrence et al., 2016; Saad-Navarro et al., 2020), no existen catálogos de comportamiento para las mantas durante su interacción con buzos. El identificar las categorías de comportamiento y las frecuencias de los mismos presentadas por las mantas al interactuar con buzos puede servir como línea base para expandir el alcance de los estudios etológicos y ecológicos de

la especie (Sims et al., 2000; Ghaskadbi et al., 2016). El estado de vulnerabilidad global de las mantas a causa de su biología e historia de vida (Dulvy et al., 2014) resalta la necesidad de realizar estudios etológicos en esta y otras especies de elasmobranquios, con el fin de promover el adecuado manejo y uso de estas emblemáticas especies.

4. HIPOTESIS

Las mantas han mostrado comportamientos sociales complejos y respuestas ante los buzos en sitios de agregación como Las Maldivas, por lo tanto, nuestra hipótesis es que las mantas oceánicas presentarán diferentes patrones de comportamiento de acuerdo a las actitudes de los buzos recreativos en sus sitios de agregación.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Describir y comparar los comportamientos de las mantas oceánicas en la presencia de buzos en sus principales sitios de agregación en México mediante la creación de catálogos de comportamiento y el desarrollo de modelos de Markov de primer orden utilizando los estados de comportamiento observados.

5.2. Objetivos específicos

1. Establecer catálogos de comportamiento de las mantas durante su interacción con buzos de acuerdo a su método de buceo (buceo libre y SCUBA), y sus sitios de agregación (costeros y pelágicos) en México.
2. Comparar los patrones de comportamiento de las mantas en respuesta a buzos entre sus sitios de agregación.
3. Proponer recomendaciones para el mejoramiento y establecimiento de códigos de conducta para los sitios de agregación de mantas.

6. MATERIAL Y MÉTODO

6.1 Área de Estudio

México tiene tres sitios principales de agregación de mantas: El Archipiélago de Revillagigedo, Bahía Banderas y el Parque Nacional Isla Contoy. El archipiélago de Revillagigedo es un grupo de islas oceánicas a 600 km al Oeste de la costa del Pacífico Mexicano y 400 km al Sur de Cabo San Lucas. Bahía Banderas es un área de surgencia costera altamente productiva entre los estados de Jalisco y Nayarit en el Pacífico (Stewart et al., 2019). Y las áreas de alta productividad rodeando las Islas Contoy y Mujeres en el Caribe Mexicano (Hinojosa-Alvarez et al., 2016). Proyectos de investigación y actividades turísticas en los tres sitios han aportado conocimiento científico básico como la estacionalidad y actividades de las mantas (Girón-Nava et al., 2015; Stewart et al., 2019).

El Archipiélago de Revillagigedo se localiza en la costa del Pacífico Mexicano ($18^{\circ}20'$ y $19^{\circ}20'$ N; $110^{\circ}45'$ y $114^{\circ}50'$ O) a 386 km de distancia de Baja California Sur. A causa de su alto grado de endemismo, importancia ecológica y económica, el archipiélago fue nombrado Patrimonio Mundial de la Humanidad en 2016 (UNESCO, 2016) y designado Reserva Natural de la Biósfera en 2008 y Parque Nacional en 2017 por el gobierno Mexicano. Las agregaciones de mantas son comunes todo el año, quizá a causa de las estaciones de limpieza localizadas alrededor de las islas (Hull et al., 2006), no obstante, la temporada principal de avistamientos toma lugar de noviembre a mayo. La población ha sido estudiada de manera constante por la organización Pacific Manta Research Group, la cual tiene más de 40 años de foto identificaciones de mantas (Rubin et al., 2008; Stewart et al., 2016a).

El sitio de estudio de Bahía Banderas se localiza en el área costera entre Jalisco y Nayarit en el Pacífico Tropical Oriental ($20^{\circ}07'$ y $21^{\circ}08'$ N; $105^{\circ}10'$ y $105^{\circ}45'$ O). El sitio está sujeto a turismo local y tráfico marítimo moderado. La interacción entre mantas y buzos con tanque (SCUBA) ocurre de manera oportunista, mientras que los buzos sin tanque (libres) interactúan con las mantas principalmente con fines científicos. La proximidad del sitio a

un cañón submarino de 2000 m de profundidad favorece los eventos de surgencia en el sitio (Plata et al., 2006). Esta área cuenta con una población de mantas presente alrededor del año con un periodo de mayor actividad de enero/febrero a junio (Stewart et al., 2016a). Estudios en desarrollo en el sitio sugieren que las mantas lo utilizan como zona de alimentación o ruta migratoria (Stewart et al., 2019).

El Parque Nacional Isla Contoy se localiza en el Caribe Mexicano a las afueras de la costa norte de Quintana Roo (21°27' y 21°32'; 86°46' y 86°47' O). Las mantas se suele ubicar en los alrededores de Isla Contoy, con picos de abundancia de julio a septiembre (Hacohen-Domené et al., 2017) en conjunto con una agregación importante de tiburón ballena (*Rhincodon typus*), sujeta a una substancial presión turística (Hinojosa-Alvarez et al., 2016). Estas mantas pueden pertenecer a una tercer especie putativa de manta (*Mobula* sp. cf. *birostris*; Hinojosa-Alvarez et al., 2016). Aun así, y a pesar de las diferencias en forma, coloración y patrones de comportamiento (Alimentación en superficie y constantes eventos de saltos fuera del agua) entre las mantas del Caribe y del Pacífico (Hinojosa-Alvarez, 2009), no se cuenta con las características de diagnóstico necesarias para diferenciar a las dos especies. Por lo tanto, consideramos a las mantas del Caribe como la misma especie que para fines de *M. birostris* este estudio.

6.2 Recolección de datos y análisis preliminar

Recolectamos material en video oportunista (videos tomados de manera casual por investigadores y turistas durante sus encuentros con mantas) de las tres áreas de estudio. Registramos los comportamientos más frecuentes de mantas, así como su respuesta ante las actividades de los buzos y sus métodos para aproximárseles. Los videos donde no fue posible distinguir los movimientos de las mantas o la posición de los buzos fueron descartados. Éste análisis preliminar se utilizan para elaborar los catálogos de unidades de comportamiento para las interacciones buzo-manta para ambos, buzos libres y SCUBA, siguiendo el diseño propuesto por Garrud (2016) para mantas de arrecife.

Realizamos muestreos focales por individuo de los comportamientos de mantas siguiendo los métodos de Altman (1974). En cada video, registramos la secuencia, duración y frecuencia de las unidades de comportamiento de la manta focal en intervalos de 10 segundos, así como las actividades de los buzos. Consideramos a las interacciones como concluidas si la manta focal salía del video por más de cinco segundos.

Observamos cuatro actividades de buzos a partir del análisis de video: observación pasiva, persecución, sumergirse y obstrucción accidental (Tabla I). También establecimos categorías de las actitudes de buzos agrupando a los buzos en: Pasivos y Activos.

Tabla I. Descripción de las actividades de buzos observadas y códigos utilizados para describirlas en análisis posteriores. Se listan bajo “Actitud” los grupos formados para las actividades de los buzos: Pasivos y Activos.

Actividad del buzo	Actitud	Descripción
Observación pasiva	Pasivo	El buzo permanece quieto, flotando en la columna de agua (buzos SCUBA) o en la superficie (buzo libre).
Persecución	Activo	El buzo nada activamente en dirección a la manta, ya sea por detrás o al lado de esta.
Sumergirse	Activo	El buzo se sumerge directamente debajo de la manta.
Obstrucción accidental	Activo	El buzo obstruye de manera accidental la trayectoria de nado de la manta.

En total, observamos 16 comportamientos de mantas entre todos los sitios (Tabla II). Los agrupamos en cuatro estados de comportamiento generales:

- a) Cinético direccional: Esta categoría abarca comportamientos cinéticos que no están relacionados directamente a un estímulo observado como lo son los buzos en este estudio (Barrows, 2001). En este estado, las mantas mantienen una dirección de nado clara sin cambiar su curso ni hacer maniobras como giros o volteretas.
- b) Cinético no-direccional: Esta categoría agrupa comportamientos cinéticos en los que las mantas no mantuvieron una trayectoria de nado clara, o en los que se agitaban, giraban o dejaban de moverse a causa de un estímulo desconocido.

- c) Taxis positiva: La taxis abarca comportamientos causados en respuesta directa a un estímulo definido. En este estudio definimos a los buzos como el estímulo causante de las respuestas en las mantas. Los comportamientos de taxis positiva son aquellos en los que el organismo focal se mueve en dirección a la fuente del estímulo (Barrows, 2001). Esta categoría incluye solo dos comportamientos, en los que la manta es claramente atraída hacia los buzos: nado hacia burbujas y observar al buzo.
- d) Taxis negativa: Los comportamientos de taxis negativa son aquellos en los que el animal focal se aleja de la fuente de estímulo definida (Barrows, 2001). En este estudio, esta categoría incluyó varios comportamientos en los que la manta se alejaba o cambiaba sus patrones de nado en respuesta a las actividades de los buzos.

Nótese que, aunque algunas unidades de comportamiento se encontraron en todos los sitios, otras como los comportamientos de alimentación (que solo se encontraron en Isla Contoy) y “nado hacia burbujas” (posible solamente con buzos SCUBA) fueron exclusivos de algunos sitios.

Tabla II. Descripción de comportamientos específicos y estados de comportamiento de las mantas en nuestros sitios de estudio. Se enlistan bajo “sitios” las áreas en las que cada comportamiento fue observado.

Unidades de comportamiento de las mantas	Descripción	Estados de comportamiento	Sitios
Nado direccional	La manta nada sin cambiar su rumbo general. Sus aletas pectorales no permanecen inmóviles por más de cinco segundos.	Direccional cinético	Todos
Nado no-direccional	La manta nada de manera constante cambiando su trayectoria o girando lentamente sin movimientos súbitos. Las aletas pectorales no permanecen inmóviles más de cinco segundos.	No-direccional cinético	Todos
Planeo direccional	La manta planea sin mover sus aletas pectorales por más de cinco segundos y sin cambiar su rumbo general.	Direccional cinético	Todos

Planeo no-direccional	La manta planea sin mover sus aletas pectorales por más de cinco segundos mientras cambia su trayectoria general o gira lentamente sin movimientos súbitos.	No-direccional cinético	Revillagigedo, Bahía Banderas SCUBA
Cambio de dirección	La manta cambia su dirección de nado de manera súbita en respuesta a un estímulo desconocido.	No-direccional cinético	Todos
Evadir mantas	La manta evade a otra manta que se encuentra en su camino con un giro en ángulo de 45° o más.	Taxis negativa	Todos
Evadir buzos	La manta evade a un buzo que se encuentra en su camino con un giro en ángulo de 45° o más.	Taxis negativa	Todos
Nado hacia burbujas	La manta nada en dirección a las burbujas producidas por un buzo SCUBA sin detener su movimiento.	Taxis positiva	Revillagigedo, Bahía Banderas SCUBA
Voltereta de evasión	La manta cambia súbitamente su trayectoria de nado, incrementando su velocidad y girando más de 90° en dirección a su vientre.	Taxis negativa	Todos
Flote estático	La manta permanece quieta o se mueve levemente en la columna de agua sin desplazarse de manera importante.	No-direccional cinético	Revillagigedo, Bahía Banderas SCUBA, Bahía Banderas buceo libre
Aceleración	La manta incrementa su velocidad de movimiento de manera rápida.	Taxis negativa	Todos
Movimientos defensivos	La manta nada haciendo una forma de "S" con sus aletas pectorales mientras intenta mirar o localizar al buzo. La manta puede o no cambiar su velocidad y dirección de nado.	Taxis negativa	Revillagigedo, Bahía Banderas buceo libre, Isla Contoy
Observar al buzo	La manta nada de manera lenta alrededor de un buzo. Se observa contacto visual entre la manta y el buzo.	Taxis positiva	Revillagigedo, Bahía Banderas buceo libre
Movimientos de limpieza	La manta realiza movimientos ondulatorios en la parte posterior de sus aletas pectorales, alrededor de su área pélvica.	No-direccional cinético	Revillagigedo, Bahía Banderas SCUBA, Bahía Banderas buceo libre
Alimentación en superficie	La manta nada con su boca abierta y sus lóbulos cefálicos desenrollados mientras se alimenta.	Direccional cinético	Isla Contoy
Alimentación en voltereta	La manta realiza volteretas hacia atrás mientras se alimenta con su boca abierta y sus lóbulos desenrollados.	Direccional cinético	Isla Contoy

Debido a la importancia sensorial de los lóbulos cefálicos para las mantas (Ari y Correia, 2008), registramos la frecuencia y presencia/ausencia de movimiento en estas estructuras durante los encuentros con buzos. A la par, analizamos la duración y secuencia de

apertura o cierre de los lóbulos, así como si estos eran dirigidos hacia los buzos u otro organismo durante cada unidad de comportamiento (con excepción de los comportamientos de alimentación a causa del uso natural de los lóbulos durante estas actividades).

6.3 Análisis estadístico

Comparamos las frecuencias de comportamientos por intervalos de 10 segundos entre sitios, método de buceo (SCUBA y libre), sexo (machos y hembras) y morfotipos de coloración (chevron y negro) mediante pruebas de chi-cuadrada.

Construimos modelos para la comparación de las probabilidades de transición de comportamientos de acuerdo a las actividades de los buzos, sitio y método de buceo (SCUBA y libre) utilizando los estados de comportamiento definidos previamente en intervalos de un segundo.

6.4 Construcción de modelos bayesianos.

Modelamos la secuencia de los comportamientos de mantas sobre el tiempo mediante cadenas de Markov de primer orden en cada sitio. La evolución de los comportamientos se rige por una matriz de probabilidad de transición, Γ , con los siguientes valores:

(1)

$$\gamma_{ij} = \Pr(S_t = j | S_{t-1} = i)$$

Donde S es cada uno de los estados de comportamiento mostrados en la Tabla 2, y γ_{ij} representa la probabilidad de pasar del estado (S) i al estado j a un tiempo dado t (en unidades de un segundo). La probabilidad de que la manta sea observada por primera vez en un estado se modela mediante la distribución inicial de los estados, δ , con los valores:

(2)

$$\delta_i = \Pr(S_1 = i).$$

Con el fin de entender el efecto de los comportamientos de los buzos sobre las mantas, permitimos que los valores Γ fueran una función de los comportamientos de los buzos a través de la función logit link, considerando las probabilidades de transición de los comportamientos de las mantas como variable respuesta y los comportamientos de los buzos como predictor categórico binomial, con $w_t = 0$ para buzos pasivos en el tiempo t y $w_t = 1$ para buzos activos.

(3)

$$\gamma_{ij}^{(t)} = \frac{\exp(n_{ij})}{\sum_{k=1}^N \exp(n_{ik})}$$

$$n_{ij} = \begin{cases} \beta_0^{(ij)} + \beta_1^{(ij)} w_t & \text{if } i \neq j; \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

Donde

(4)

$$\beta_0 \sim N(0,1) \quad \beta_1 \sim N(0,1)$$

Dado que los buzos permanecieron en estados pasivos o activos durante los videos, obtuvimos dos matrices de transición que describen la secuencia de comportamientos exhibidos por las mantas cuando los buzos se encontraban en estado activo Γ^A o pasivo Γ^P . Posteriormente se construyeron índices para medir la diferencia del efecto de buzos activos contra el de buzos pasivos en los comportamientos de las mantas al estimar $\Gamma^P - \Gamma^A$.

Ajustamos el modelo a un marco Bayesiano en Stan (Makowski et al., 2019) utilizando 1000 tomas posteriores de cada una de las cuatro posibles cadenas, dando como resultado un total de 4000 tomas posteriores para cada parámetro. Calculamos intervalos de credibilidad del 95% para cada entrada de Γ^P y Γ^A siguiendo el método de McElreath (2015) mediante el paquete BayestestR (Makowski et al., 2019). Las diferencias entre los efectos de los buzos, es decir los valores de $\Gamma^P - \Gamma^A$, fueron consideradas significativas si los intervalos de credibilidad no cruzaron de cero (McElreath, 2015).

También generamos un índice parecido al del efecto de buzos para comparar el efecto entre sitios, con valores más positivos donde el sitio de referencia obtuvo valores más altos, y valores negativos cuando el sitio de referencia tuvo valores más bajos. Ya que los estados de comportamiento de taxis positiva solo se observaron en sitios con buceo SCUBA, los modelos para los sitios de buceo libre tuvieron menos parámetros de transición (9 en buceo libre, 16 en SCUBA). A causa del bajo tamaño de muestra de buzos pasivos en los sitios de buceo libre, solamente se comparó el efecto de buzos activos entre Bahía Banderas e Isla Contoy. Finalmente se generó otro índice similar para medir el efecto del método de buceo (buceo libre o SCUBA) utilizando a Bahía Banderas SCUBA como parámetro de referencia, restando los valores de Bahía Banderas buceo libre.

7. RESULTADOS

7.1 Resultados cuantitativos y análisis de chi-cuadrada

Recolectamos un total de 1159 videos, 685 de los cuales tuvieron la calidad necesaria para ser analizados más a fondo: 244 de Revillagigedo, 343 de Bahía Banderas y 98 de Isla Contoy. Registramos un total de 745 interacciones de al menos 10 segundos de entre estos videos: 293 de Revillagigedo, 79 de Bahía Banderas SCUBA, 261 de Bahía Banderas buceo libre y 112 de Isla Contoy.

La observación pasiva fue el comportamiento de buzos más frecuente en Revillagigedo, mientras que la persecución fue más frecuente en los demás sitios. La obstrucción accidental fue el comportamiento menos frecuente (Tabla III). Las frecuencias observadas para cada unidad de comportamiento de mantas por sitio de acuerdo a las categorías de comportamiento de los buzos (activos o pasivos) se muestran en la Tabla IV.

Tabla III. Frecuencias observadas por sitio de las actividades de buzos: Observación pasiva, persecución, sumergirse y obstrucción accidental.

Actividad	Revillagigedo SCUBA	Bahía Banderas SCUBA	Bahía Banderas buceo libre	Isla Contoy buceo libre
Observación pasiva	188	35	17	23
Persecución	85	41	116	54
Sumergirse	15	0	127	18
Obstrucción accidental	5	2	1	0

Tabla IV. Frecuencias observadas de las unidades de comportamiento de las mantas de acuerdo a las categorías de comportamiento de buzos (activos y pasivos) por sitio: Revillagigedo (Revilla), Bahía Banderas SCUBA (Bahía SCUBA), Bahía Banderas buceo libre (Bahía buceo libre) e Isla Contoy (Contoy).

Unidades de comportamiento	Revilla Pasivos	Revilla Activos	Bahía SCUBA Pasivos	Bahía SCUBA Activos	Bahía buceo libre Pasivos	Bahía buceo libre Activos	Contoy Pasivos	Contoy Activos
Planeo direccional	153	100	33	50	13	163	4	26
Nado direccional	112	45	42	56	19	335	7	89
Nado no-direccional	96	47	5	9	8	38	3	7
Cambio de dirección	84	44	11	18	7	72	5	57

Nado hacia burbujas	37	22	13	9	0	0	0	0
Planeo no-direccional	32	26	0	7	0	1	0	0
Evadir buzos	15	18	2	9	0	13	0	1
Flote estático	10	9	0	2	0	1	0	0
Evadir mantas	6	1	1	0	1	1	0	1
Movimientos de limpieza	4	1	2	1	0	2	0	0
Aceleración	3	6	2	2	0	46	0	5
Observar al buzo	1	1	0	0	1	2	0	0
Voltereta de evasión	0	2	0	6	0	47	0	6
Movimientos defensivos	0	2	0	5	0	178	0	7
Alimentación en superficie	0	0	0	0	0	0	13	56
Alimentación en voltereta	0	0	0	0	0	0	10	3

7.1.1 Revillagigedo SCUBA

La duración promedio de las 293 interacciones manta-buzo fue de 43 (± 1.9 EE) segundos. Los buzos de Revillagigedo mostraron los cuatro comportamientos descritos en la sección anterior, siendo la observación pasiva el comportamiento más frecuente y la obstrucción accidental el menos frecuente. 253 de las mantas observadas fueron del morfo chevron y 40 fueron del morfo negro. La distribución de sexos fue de 113 hembras, 53 machos y 123 de sexo no identificado. Pudimos identificar 89 mantas individuales al comparar sus marcas ventrales. Estas mantas fueron observadas en 138 de las 293 interacciones registradas.

Las mantas en Revillagigedo mostraron 14 unidades de comportamiento, siendo el planeo direccional el comportamiento por intervalos de 10 segundos más frecuente, con casi el 30% de las observaciones. Las mantas de Revillagigedo no presentaron ni la voltereta de evasión ni los movimientos defensivos con buzos pasivos, y tampoco presentaron movimientos de limpieza con buzos activos.

Los análisis de chi-cuadrada por intervalos de 10 segundos mostraron que las mantas en Revillagigedo presentaron una frecuencia significativamente mayor de nado no-

direccional con buzos en observación pasiva. Por otro lado, las mantas en interacción con buzos activos mostraron una frecuencia significativamente mayor de los comportamientos de planeo no-direccional y aceleración, mientras que el comportamiento de movimientos defensivos no se presentó con buzos pasivos (Tabla IV). Las mantas hembra tuvieron una frecuencia significativamente mayor del comportamiento flote estático ($\chi^2=7.26$, $p<0.01$), mientras que los machos presentaron el comportamiento de nado direccional más frecuentemente ($\chi^2=18.03$, $p<0.01$). Las mantas chevron presentaron una frecuencia significativamente mayor del nado hacia burbujas ($\chi^2=16.65$, $p<0.01$) y el nado no direccional ($\chi^2=18.03$, $p<0.01$), mientras que las mantas negras mostraron una frecuencia significativamente mayor de nado direccional ($\chi^2=4.62$, $p=0.03$) y planeo direccional ($\chi^2=4.70$, $p=0.03$).

Tabla V. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Revillagigedo. Las frecuencias significativamente mayores con buzos pasivos se muestran resaltadas. Las frecuencias significativamente mayores con buzos activos se muestran en negritas.

Comportamientos de Mantas	Buzos activos	Buzos pasivos	χ^2	p
Nado direccional	226	110	3.438	0.064
Nado no-direccional	236	109	6.463	0.011
Planeo direccional	323	225	0.867	0.352
Planeo no direccional	81	81	13.91	<0.001
Cambio de dirección	129	67	0.676	0.411
Evadir buzos	24	26	0.448	0.503
Nado hacia burbujas	86	60	0.020	0.886
Flote estático	17	18	0.527	0.468
Aceleración	2	7	7.260	0.007
Frecuencias totales	1124	701		

7.1.2 Bahía Banderas SCUBA

La duración promedio de las 79 interacciones registradas fue de 60.8 (± 6.4 EE) segundos. Los buzos en este sitio no se sumergieron bajo las mantas y solamente se registraron dos

instancias de obstrucción accidental. Perseguir a las mantas fue el comportamiento de buzos más común (41 instancias) seguido de cerca de observación pasiva (35 instancias). Identificamos a 21 mantas individuales involucradas en 55 interacciones. 40 fueron del morfo tipo chevron y 31 del negro. La distribución de sexos fue de 38 hembras, 17 machos y 24 mantas de sexo sin determinar.

Las mantas presentaron 12 unidades de comportamiento, siendo el nado direccional el comportamiento más frecuente (35% de las observaciones, Tabla 4). Las mantas no presentaron los comportamientos de planeo no-direccional, voltereta de evasión ni movimientos defensivos con buzos en observación pasiva.

El análisis de chi-cuadrada por intervalo de 10 segundos mostró que las mantas en Bahía Banderas con buzos SCUBA presentaron el comportamiento de nado hacia burbujas con una frecuencia significativamente mayor con buzos pasivos. Las mantas en presencia de buzos activos mostraron una frecuencia significativamente mayor de nado no-direccional (Tabla VI). Los comportamientos de planeo no-direccional y voltereta defensiva solo se observaron en presencia de buzos activos. Las mantas hembra presentaron una frecuencia significativamente mayor de nado hacia burbujas ($\chi^2=12.29$, $p<0.001$) mientras que los machos tuvieron una frecuencia significativamente mayor de nado no-direccional ($\chi^2=5.96$, $p=0.015$). Finalmente, las mantas chevron mostraron una frecuencia significativamente mayor de nado no-direccional ($\chi^2=12.37$, $p<0.001$), mientras que las mantas negras tuvieron una mayor frecuencia de nado direccional ($\chi^2=4.46$, $p=0.035$).

Tabla VI. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Bahía Banderas SCUBA. Las frecuencias significativamente mayores con buzos pasivos se muestran resaltadas. Las frecuencias significativamente mayores con buzos activos se muestran en negritas.

Comportamientos de Mantas	Buzos activos	Buzos pasivos	χ^2	p
Nado direccional	103	132	2.336	0.126
Nado no-direccional	10	39	7.096	0.008

Planeo direccional	78	143	1.254	0.263
Cambio de dirección	17	40	2.003	0.157
Evadir buzos	3	8	0.633	0.426
Nado hacia burbujas	29	21	7.616	0.006
Flote estático	3	5	0.007	0.932
Aceleración	2	1	0.968	0.325
Movimientos de limpieza	4	1	3.540	0.060
Frecuencias totales	249	390		

7.1.3 Bahía Banderas buceo libre

La duración promedio de las 262 interacciones registradas entre buzos libres y mantas fue de 43.8 (± 2.1 EE) segundos. Los buzos en este sitio solo presentaron obstrucción accidental en una ocasión, mientras que sumergirse y perseguir a la manta fueron los comportamientos más comunes (en 126 y 116 interacciones respectivamente), debido a que la mayoría de las interacciones se registraron durante salidas de campo de investigación enfocadas en obtener la identificación fotográfica de las mantas.

179 mantas fueron del morfo tipo chevron y 82 del negro. La distribución de sexos fue de 159 hembras, 65 machos y 75 mantas de sexo no identificado. Las mantas en este sitio mostraron 12 unidades de comportamiento, siendo el nado direccional el comportamiento más frecuente, seguido de movimientos defensivos y planeo direccional. Identificamos 136 mantas individuales involucradas en 168 interacciones.

Las mantas presentaron el comportamiento de nado no-direccional más frecuentemente con buzos activos, mientras que el nado no direccional fue más frecuente con buzos pasivos (Tabla VII). Cinco unidades de comportamiento no fueron observadas con buzos pasivos (evadir buzos, voltereta de evasión, aceleración, movimientos defensivos y movimientos de limpieza). No registramos instancias de comportamientos de taxis negativa con buzos pasivos. La prueba de chi-cuadrada no mostró diferencias significativas

en las frecuencias de comportamientos entre los sexos de las mantas ($\chi^2_9=7.45$, $p=0.489$) y morfo tipos de coloración ($\chi^2_9=13.55$, $p=0.139$) para este sitio.

Tabla VII. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Bahía Banderas buceo libre. Las frecuencias significativamente mayores con buzos pasivos se muestran resaltadas. Las frecuencias significativamente mayores con buzos activos se muestran en negritas.

Comportamientos de Mantas	Buzos activos	Buzos pasivos	χ^2	p
Nado direccional	33	329	10.992	<0.001
Nado no-direccional	26	39	30.164	<0.001
Planeo direccional	35	167	0.571	0.450
Cambio de dirección	11	44	0.890	0.345
Mirar al buzo	1	3	0.282	0.595
Frecuencias totales	106	582		

7.1.4 Isla Contoy buceo libre

La duración promedio de las 112 interacciones entre mantas y buzos libres registradas fue de 47.21 (± 4.15 EE) segundos. Los buzos en este sitio no presentaron obstrucción accidental. El comportamiento más común fue el de persecución con 54 instancias observadas, seguido por observación pasiva (23 instancias) y sumergirse (18 instancias).

La distribución de sexos fue de 42 hembras, 22 machos y 48 de sexo no identificado. Las mantas en Isla Contoy mostraron 11 unidades de comportamiento, siendo el nado direccional el comportamiento más frecuente con el 32% de las observaciones, seguido por alimentación en superficie. Las mantas de Isla Contoy no presentaron los comportamientos de planeo no-direccional, voltereta de evasión y movimientos defensivos con buzos pasivos. Identificamos a 31 mantas, que estuvieron involucradas en 39 interacciones.

Las mantas con buzos activos presentaron una mayor frecuencia de los comportamientos de nado direccional y planeo direccional. Las mantas con buzos pasivos tuvieron una

frecuencia significativamente mayor de nado no-direccional, cambio de dirección, alimentación en voltereta (Tabla VIII). Los movimientos defensivos y la voltereta de evasión solamente fueron observados con buzos activos. La prueba de chi-cuadrada no mostraron diferencias significativas en las frecuencias de comportamientos entre sexos ($\chi^2_6=7.23$, $p=0.30$). No tuvimos suficientes observaciones del morfo tipo de coloración negro para realizar el análisis por morfo tipo de coloración.

Tabla VIII. Tabla de chi-cuadrada para las frecuencias observadas de los comportamientos de mantas por intervalo de tiempo entre buzos pasivos y activos en Isla Contoy buceo libre. Las frecuencias significativamente mayores con buzos pasivos se muestran resaltadas. Las frecuencias significativamente mayores con buzos activos se muestran en negritas.

Comportamientos de Mantas	Buzos activos	Buzos pasivos	χ^2	p
Nado direccional	13	170	19.257	<0.001
Nado no-direccional	12	18	7.393	<0.001
Planeo direccional	5	64	7.102	<0.001
Cambio de dirección	6	57	4.391	0.018
Alimentación en superficie	35	133	0.055	0.862
Alimentación en voltereta	44	8	134.723	<0.001
Frecuencias totales	115	450		

7.1.5 Lóbulos cefálicos

La proporción de lóbulos abiertos/cerrados se fue la misma sin importar las actividades de los buzos en cada sitio (80% lóbulos cerrados en Revillagigedo, alrededor del 35% en Bahía Banderas SCUBA y buceo libre, y siempre abiertos en Isla Contoy). Observamos mantas sacudiendo sus lóbulos cefálicos en 22 videos, pero no fue posible identificar una fuente clara de estímulo para este comportamiento.

relacionan a un mayor efecto de los buzos activos. Cada bloque contiene cuatro probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

7.2.2 Bahía Banderas SCUBA

Las probabilidades de transición calculadas para los estados direccional cinético y taxis positiva no mostraron diferencias en el índice de buzos mayores al 0.01 entre comportamientos de buzos. Las mantas tuvieron una probabilidad un poco mayor de permanecer en el estado no-direccional con buzos activos, y una probabilidad mayor de pasar de estados no-direccionales a direccionales con buzos activos. Las mantas tuvieron una mayor probabilidad de permanecer en taxis negativa con buzos activos con el 99% de las tomas posteriores con valores por debajo de 0. Lo contrario ocurrió para la probabilidad de transición del estado de taxis negativa a cinético direccional con buzos pasivos, al observarse el 97% de las tomas con valores mayores a 0 (Fig. 2).

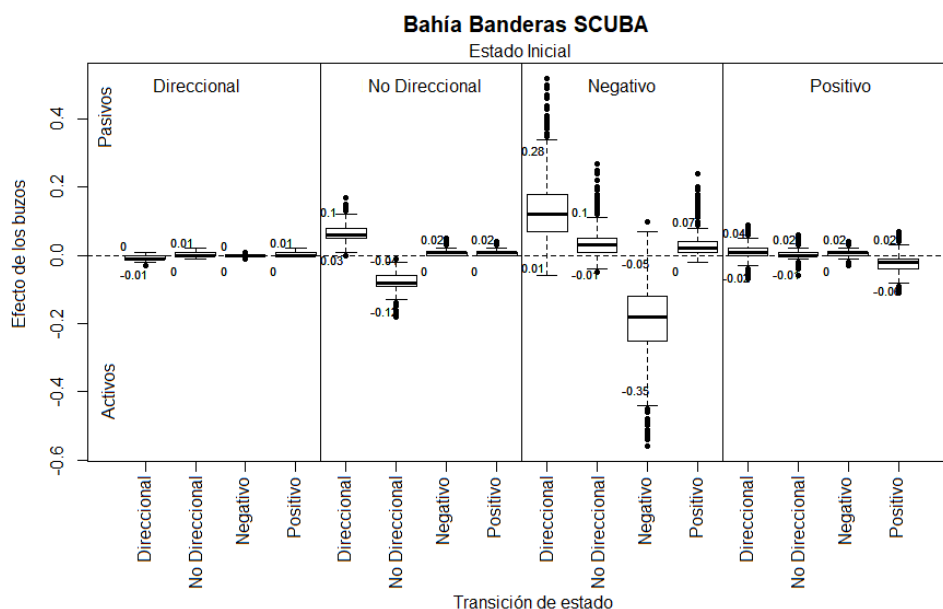


Figura 2. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Bahía Banderas SCUBA. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y

debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto de los buzos sobre los parámetros de transición utilizando a los buzos pasivos como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de los buzos pasivos y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de los buzos activos. Cada bloque contiene cuatro probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

7.2.3 Bahía Banderas buceo libre

Solo las transiciones de taxis negativa a otros estados mostraron diferencias en el índice de buzos (Fig. 3). Las mantas que interactuaron con buzos pasivos pasaron más frecuentemente del estado de taxis negativa a cinético direccional (93% de las tomas) y no-direccional (99% de las tomas). Por otro lado, las mantas con buzos activos mostraron una mayor probabilidad de permanecer en el estado de taxis negativa en el 98% de las tomas posteriores.

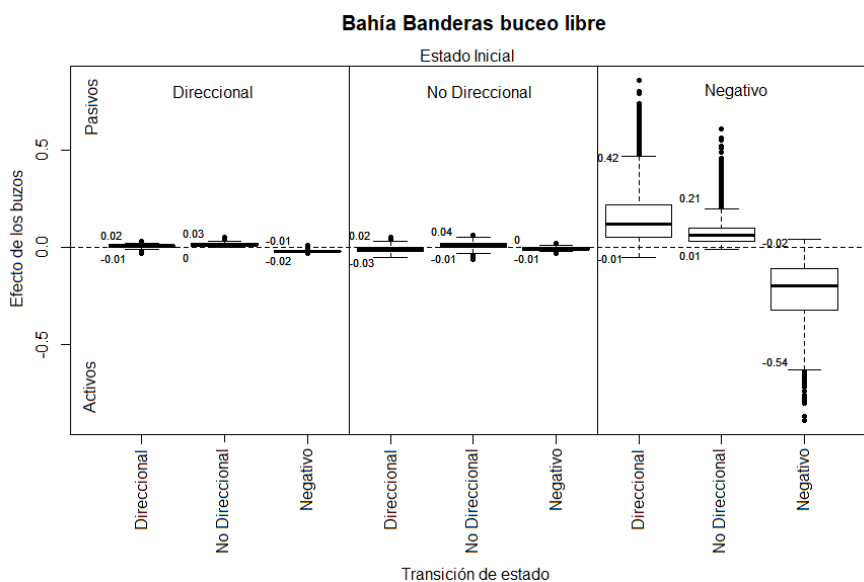


Figura 3. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Bahía Banderas buceo libre. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto de los buzos sobre los parámetros de transición utilizando a los buzos pasivos como valor de referencia. Valores

positivos se relacionan a un mayor efecto de los buzos pasivos y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de los buzos activos. Cada bloque contiene tres probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

7.2.4 Isla Contoy buceo libre

De manera similar a Bahía Banderas, las probabilidades de transición en Isla Contoy del estado taxis negativa mostraron mayores diferencias en el índice de buzos que las transiciones de otros estados de comportamiento (Fig. 4). Las mantas con buzos pasivos mostraron una mayor probabilidad de pasar de estados negativos a direccionales (88% de las tomas >0) y no-direccionales (98 % de las tomas >0). Con buzos activos, las mantas mostraron una mayor probabilidad de permanecer en el estado de taxis negativa (96% de las tomas <0).

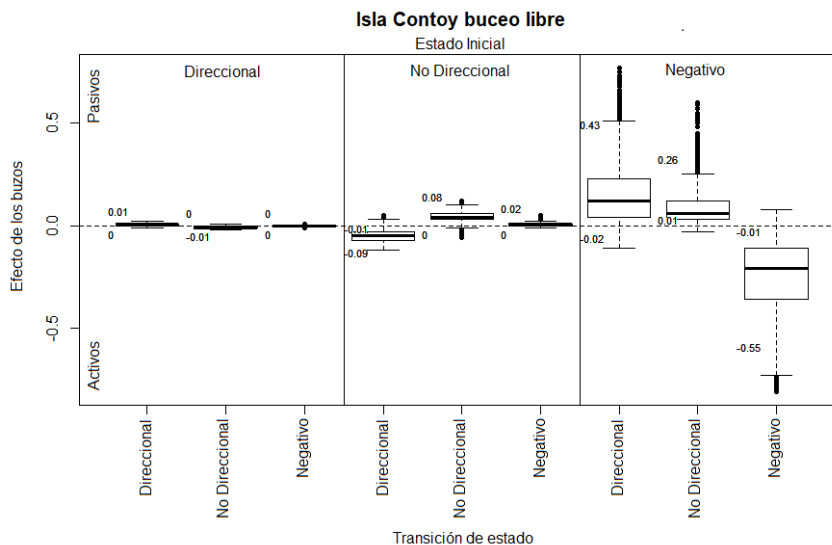


Figura 4. Efecto de los buzos sobre las probabilidades de transición de las mantas de Isla Contoy. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto de los buzos sobre los parámetros de transición utilizando a los buzos pasivos como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de los buzos pasivos y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de los buzos activos. Cada bloque contiene tres probabilidades de

transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

7.2.5 Bahía Banderas vs Revillagigedo SCUBA

Las mantas respondieron de manera diferente a los buzos pasivos entre sitios (Fig. 5). Las mantas en Bahía Banderas pasaron con mayor frecuencia al estado cinético direccional desde cinético no-direccional (99% de las tomas >0) y taxis negativa (98% de las tomas), mientras que en Revillagigedo mostraron una mayor probabilidad de permanecer en los estados cinético no-direccional (99% de las tomas <0), taxis negativa (98% de las tomas) y positiva (87% de las tomas).

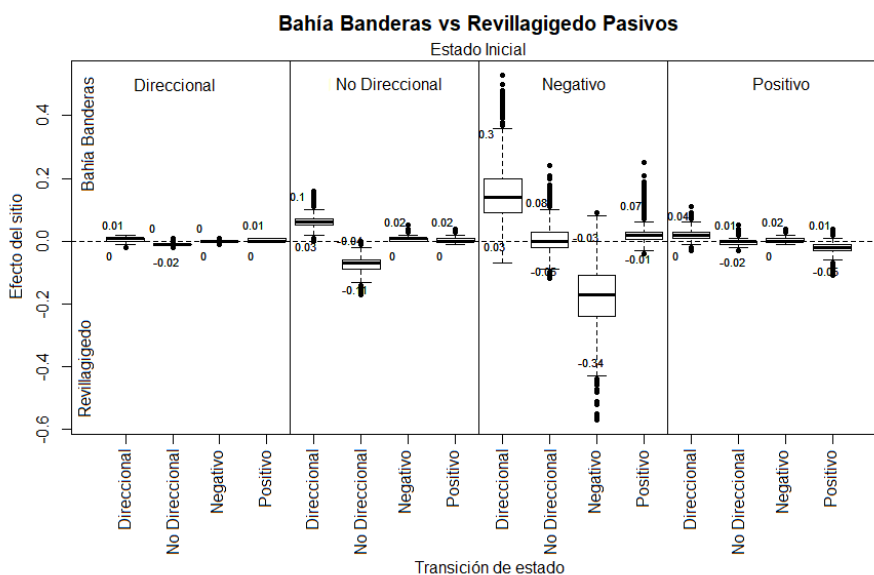


Figura 5. Efecto del sitio sobre las probabilidades de transición de las mantas en sitios SCUBA con buzos pasivos. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto del sitio sobre los parámetros de transición utilizando a Bahía Banderas SCUBA como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de Revillagigedo. Cada bloque contiene cuatro probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

Las transiciones con buzos activos desde los estados cinético direccional y no-direccional presentaron valores del índice de sitio de alrededor de 0.01 y poca variabilidad en los intervalos de credibilidad (Fig. 6). Los estados de taxis negativa y positiva mostraron intervalos de credibilidad más amplios y diferencias en las probabilidades de transición de hasta 0.15 en algunas tomas posteriores. Las mantas de Bahía Banderas pasaron al estado de taxis positiva desde el cinético direccional, y pasaron al cinético direccional desde otros estados más frecuentemente que las mantas de Revillagigedo. De manera general, las probabilidades de transición fueron bastante similares con buzos activos para ambos sitios.

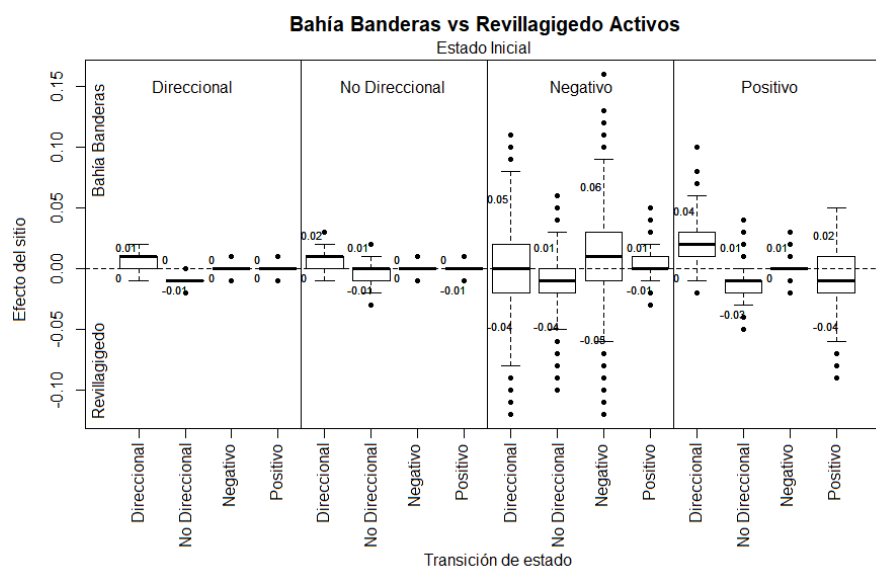


Figura 6. Efecto del sitio sobre las probabilidades de transición de las mantas en sitios SCUBA con buzos activos. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto del sitio sobre los parámetros de transición utilizando a Bahía Banderas SCUBA como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de Revillagigedo. Cada bloque contiene cuatro probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

7.2.6 Bahía Banderas vs Isla Contoy

Tuvimos un tamaño de muestra relativamente bajo de interacciones con buzos pasivos en Isla Contoy. Adicionalmente, estos videos provienen de un área diferente con condiciones de visibilidad mejores que los del área de buzos activos. Por lo tanto, decidimos comparar solamente los modelos de interacción con buzos activos entre Isla Contoy y Bahía Banderas.

Por su parte, las condiciones de los videos con buzos activos fueron bastante similares. El índice de efecto de sitio varió de 0.15 a -0.15 de manera similar a la comparación entre buzos SCUBA activos. Los intervalos de credibilidad mostraron una variación relativamente amplia con excepción de las probabilidades de transición desde el estado cinético direccional dado el gran número de observaciones de comportamientos direccionales en ambos sitios (Fig. 7). Las mantas de Contoy pasaron más frecuentemente que las de Bahía Banderas al estado cinético direccional desde el estado no-direccional (99% de las tomas < 0) y desde el estado de taxis negativa (89% de las tomas), mientras que las de Bahía Banderas mostraron mayor probabilidad de permanecer en el estado no-direccional (99% de las tomas > 0) y de taxis negativa (99% de las tomas).

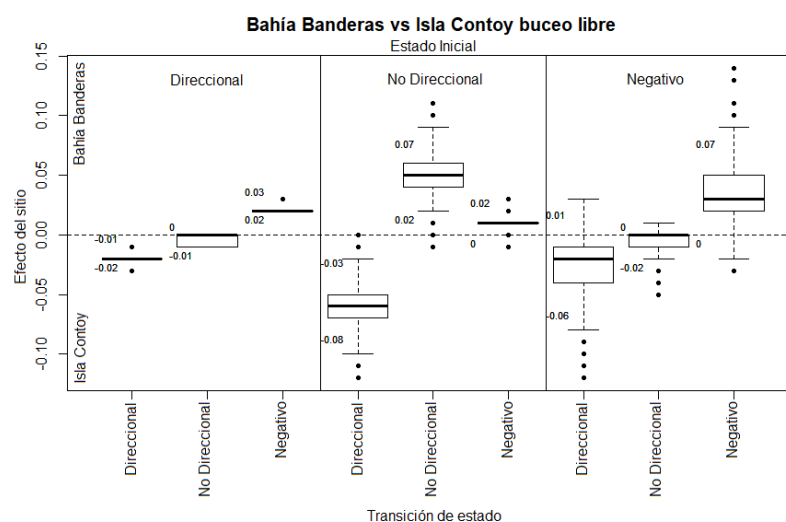


Figura 7. Efecto del sitio sobre las probabilidades de transición de las mantas en sitios de buceo libre con buzos activos. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran

por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto del sitio sobre los parámetros de transición utilizando a Bahía Banderas buceo libre como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de Isla Contoy. Cada bloque contiene cuatro probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

7.2.7 Comparación de Bahía Banderas SCUBA vs buceo libre

Comparamos Γ para buzos SCUBA y libres en Bahía Banderas al restar las distribuciones posteriores de los buzos libres de las distribuciones de los buzos SCUBA de Bahía Banderas. Ya que las matrices de probabilidad de transición con SCUBA contienen un estado adicional (taxi positiva) removimos las transiciones de y desde este estado para poder comparar ambos sitios. Realizamos comparaciones separadas de buzos activos y pasivos.

Las probabilidades de transición fueron sumamente similares con buzos pasivos. Los intervalos de credibilidad mostraron una variación amplia para el estado de taxi negativa a causa del bajo número de observaciones del mismo (Fig. 8)

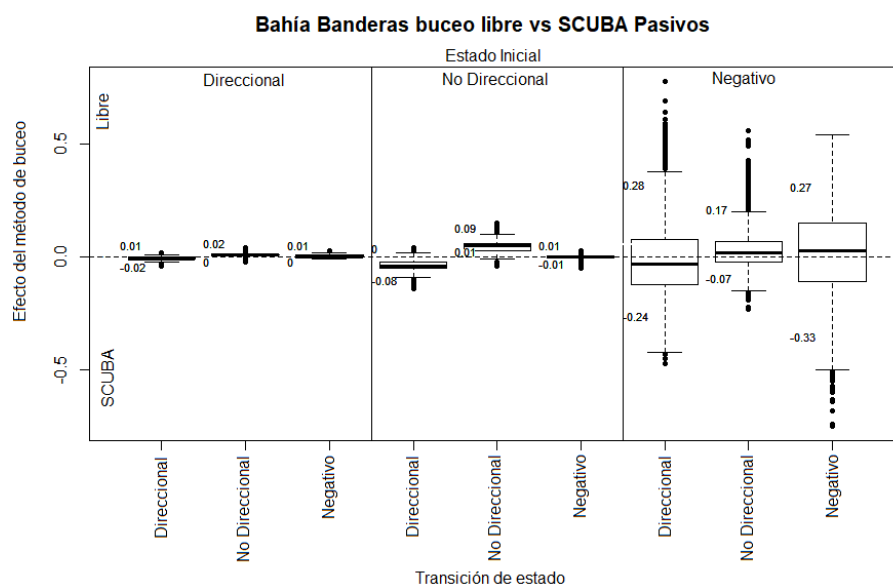


Figura 8. Efecto del método de buceo sobre las probabilidades de transición de las mantas en Bahía Banderas con buzos pasivos. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto del método de buceo sobre los parámetros de transición utilizando a Bahía Banderas buceo libre como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas buceo libre y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas SCUBA. Cada bloque contiene tres probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

Con buzos activos, las mantas mostraron una mayor probabilidad de pasar a y permanecer en taxis negativa con buzos libres, y una mayor probabilidad de pasar a los estados de cinético direccional y no-direccional con buzos SCUBA, aun al hacer transición desde taxis negativa (Fig. 9).

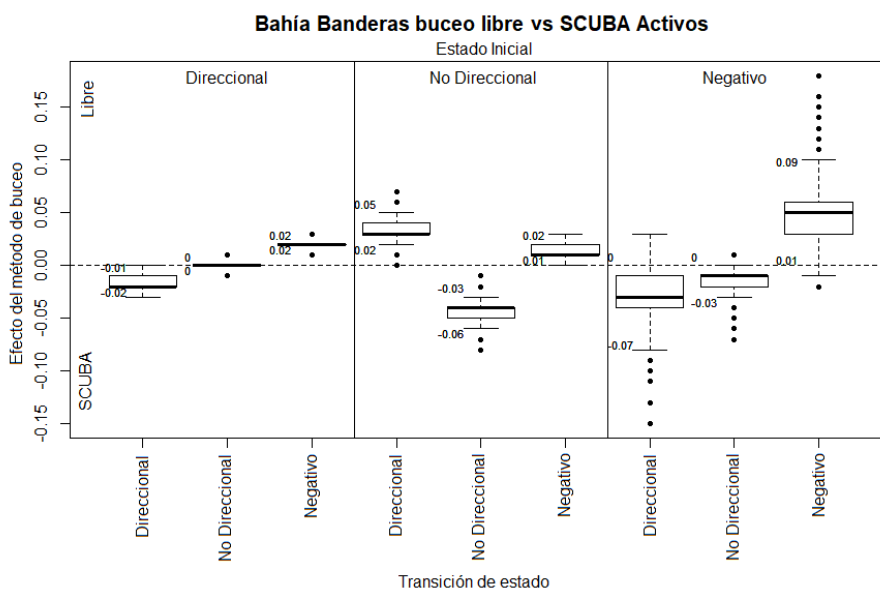


Figura 9. Efecto del método de buceo sobre las probabilidades de transición de las mantas en Bahía Banderas con buzos activos. Los valores de los intervalos de credibilidad se muestran por encima y debajo de cada caja. El eje y muestra el índice del efecto del método de buceo sobre los parámetros de transición utilizando a Bahía Banderas buceo libre como valor de referencia. Valores positivos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas buceo libre y valores negativos se relacionan a un mayor efecto de Bahía Banderas SCUBA. Cada bloque contiene tres probabilidades de transición; el estado inicial se muestra en la parte superior de cada bloque, mientras que el estado al que se hace transición se indica en el eje x.

8. DISCUSIÓN

El aumento en actividades turísticas con megafauna carismática en las últimas décadas ha resaltado la necesidad de evaluar el impacto potencial de las actividades turísticas sobre los animales y sus ecosistemas, así como de generar manuales de buenas prácticas (Lawrence et al., 2016). Esto puede ser difícil a causa de los retos logísticos y metodológicos de la obtención de bases de datos lo suficientemente grandes y confiables para analizar las interacciones humano-animal (Lusseau, 2004).

Murray et al. (2020) y Garrud (2016) desarrollaron una metodología basada en distancias para el estudio del comportamiento de mantas de arrecife en Las Maldivas. Estos estudios se realizaron en un sitio con regulaciones estrictas y altos niveles de actividad turística durante grandes agregaciones de alimentación de mantas de arrecife, en las que un investigador principal grababa las interacciones durante los encuentros turísticos. Las mantas oceánicas forman agregaciones en sitios de acceso más difícil que las mantas de arrecife al localizarse en zonas muy lejanas a la costa (Revillagigedo) o en sitios con baja visibilidad y donde el turismo con mantas no está bien establecido ni regulado (Bahía Banderas e Isla Contoy). Esta situación nos impulsó a utilizar datos oportunistas obtenidos de viajes turísticos y de monitoreo científico. Estos datos requieren un enfoque diferente y métodos más especializados para el análisis que los utilizados en estudios previos.

Nuestros resultados deben interpretarse con la consideración de que solamente se midieron los comportamientos y respuestas de las mantas durante encuentros con buzos. Por lo tanto, aunque estos datos pueden compararse con los resultados de estudios posteriores, nuestros resultados no reflejan de manera directa como se comportan las mantas en su estado natural, con ausencia de buzos o en interacciones con otros animales.

Los datos utilizados para este estudio fueron obtenidos de material en video recolectado de manera oportunista durante salidas de campo y encuentros turísticos con mantas oceánicas. Este tipo de datos ha sido utilizado anteriormente para el estudio del

comportamiento animal, por ejemplo para medir el efecto de buzos libres en orcas (Pagel et al., 2016) y en mantas de arrecife (Garrud, 2016). No obstante, esta es la primera ocasión en que una base de datos de tamaño considerable es utilizada para estudiar el comportamiento de mantas oceánicas.

8.1 Frecuencias y tendencias de los comportamientos

8.1.1 Buzos

La principal diferencia entre los dos sitios SCUBA fue la reacción de los buzos al encontrar una manta.

Los encuentros con mantas en Revillagigedo son frecuentes y esperados, y existen varios sitios de buceo con una probabilidad extremadamente alta de interactuar con mantas durante su visita a estaciones de limpieza (Rubin, 2010). Esta situación contribuye a la baja incidencia de comportamientos de persecución por parte de los buzos (en menos del 30% de los encuentros).

En contraste, los encuentros con mantas en Bahía Banderas SCUBA son de naturaleza oportunista y poco frecuente. Las actividades de buceo en este sitio se enfocan en arrecifes rocosos y de coral, por lo que no se instruye a los turistas acerca de cómo interactuar con mantas. Como resultado, cuando se da un encuentro con mantas durante un buceo, los buzos nadan detrás de la manta intentando prolongar el encuentro (al rededor del 50% de los encuentros registrados en este sitio fueron con buzos en persecución).

En los sitios de buceo libre, los videos fueron obtenidos exclusivamente de salidas de campo de monitoreo en las que los investigadores tienen que nadar tras las mantas para obtener la identificación fotográfica de las mantas. Esto propició una frecuencia comparativamente más alta de comportamientos activos en buzos (Más del 90% de los

encuentros en Bahía Banderas y el 70% en Isla Contoy) en los sitios con buceo libre que en los sitios SCUBA.

8.1.2 Mantas

Los comportamientos de nado y planeo direccional fueron los más frecuentes en todos los sitios (con buzos SCUBA y libres), probablemente porque, al igual que la mayoría de los elasmobranquios, las mantas necesitan mantenerse en movimiento para respirar.

El nado no-direccional fue el siguiente comportamiento más común en videos con SCUBA, tanto en Revillagigedo como en Bahía Banderas. Esta alta frecuencia de comportamientos no-direccionales en sitios SCUBA puede estar relacionada a respuestas adaptativas en las mantas que las impulsan a permanecer en el área por diversos factores, como oportunidades potenciales de alimentación o la presencia de estaciones de limpieza en las cercanías (Stewart et al., 2016b, 2019). Aun así, se necesitan más estudios para poder entender la naturaleza de estas observaciones. Los comportamientos del estado cinético direccional pueden ser interpretados como movimientos de desplazamiento simples en dirección o alejándose de un estímulo (Altman, 1974), mientras que los estados de taxis involucran estímulos claramente definidos (en este caso, los buzos). No obstante, la interpretación de los comportamientos no-direccionales debe hacerse con precaución, ya estudios recientes demuestran que los factores ambientales pueden influenciar de manera directa el proceso de decisión que mueve a las mantas a permanecer en sitios de alimentación o estaciones de limpieza (Barr y Abelson, 2019).

Los movimientos no-direccionales fueron menos frecuentes en los sitios de buceo libre, pero fueron más comunes con buzos pasivos tanto en sitios de buceo SCUBA como buceo libre. Varios buzos reportan que las mantas nadan a su alrededor durante los encuentros, y en algunos casos, hay mantas que buscan estos encuentros con los buzos. De ser verdad, estos comportamientos pueden deberse más a la naturaleza social de las mantas (Stewart et al., 2016c) que a una respuesta dirigida hacia los buzos, especialmente si tenemos en

cuenta el bajo número de mantas que fueron observadas en este estudio nadando de manera clara alrededor de un buzo.

Las mantas mostraron cierto grado de atracción hacia las burbujas en sitios SCUBA. Las mantas en cautiverio han mostrado niveles altos de retención de memoria en respuesta a estímulos físicos (Ari y Correia, 2008).

Las mantas de Bahía Banderas se alimentan debajo de la termoclina en el área de donde provinieron los videos de buceo libre (Stewart et al., 2019), no obstante, siempre se les encontró en tránsito en nuestros videos. En contraste, las mantas de Isla Contoy siempre fueron observadas alimentándose en la superficie (Hinojosa-Alvarez, 2009) lo que explica la alta frecuencia de comportamientos de alimentación en este sitio.

8.2 Respuesta de las mantas ante los buzos SCUBA

8.2.1 Revillagigedo

Como se mencionó anteriormente, los encuentros con mantas en Revillagigedo con comunes y planeados, los buzos en este sitio saben que esperar y se mantienen pasivos más frecuentemente que en otros sitios. Este hecho, en conjunto con la posible habituación de las mantas a los buzos en el sitio, puede explicar la proporción más alta de comportamientos cinéticos, y la frecuencia significativamente más elevada de comportamientos no-direccionales mostrados por las mantas con buzos pasivos.

La alta probabilidad de transición hacia estados direccionales y negativos con buzos activos, y la mayor probabilidad de pasar del estado de taxis negativa hacia cinético no-direccional con buzos pasivos, sugiere que los encuentros pueden prolongarse si los buzos permanecen en estado pasivo.

Las mantas mostraron una proporción similar de taxis positiva (principalmente nadar hacia burbujas) con buzos activos y pasivos en Revillagigedo. Ocurrió lo contrario con la taxis negativa, que fue observada en muy pocas ocasiones. Los comportamientos de los buzos tuvieron un efecto reducido sobre el comportamiento de las mantas en este sitio

comparación con los demás sitios de estudio, lo que apoya aún más la posibilidad de que las mantas de Revillagigedo tengan cierto grado de habituación a los buzos.

8.2.2 Bahía Banderas

Los encuentros SCUBA con mantas en Bahía Banderas son poco frecuentes e inesperados, alrededor de la mitad de los buzos observados en este estudio estuvieron en estado activo. A pesar de esto, los comportamientos de taxis negativa estuvieron ausentes con buzos pasivos en el sitio, y hubo una frecuencia significativamente mayor de nado hacia burbujas bajo las mismas condiciones.

La variación relativamente amplia observada en el intervalo de credibilidad de las probabilidades de transición desde taxis negativa fue causada por el número relativamente bajo de observaciones de estos comportamientos con buzos pasivos en el área. A pesar de esto, el modelo sugiere que las mantas permanecen en el estado de taxis negativa más tiempo con buzos activos que con pasivos. Estos resultados no nos permiten suponer que haya algún grado de habituación a los buzos por parte de las mantas en este sitio. Ya que los encuentros con mantas en Bahía Banderas son difíciles de predecir, brindar pláticas acerca de las buenas prácticas con mantas a los buzos recreativos pudiera mejorar la calidad de las interacciones oportunistas entre mantas y buzos en el área.

8.2.3 Comparación de los sitios SCUBA

Para buzos pasivos, las probabilidades de transición de los estados direccional, no-direccional y de taxis positiva de mantas mostraron diferencias menores al 2%, con intervalos de credibilidad estrechos y con traslape. Esto muestra que las mantas responden de manera similar a los buzos pasivos en ambos sitios, a pesar de la falta de habituación a estos en Bahía Banderas.

El bajo número de comportamientos de taxis negativa en ambos sitios causó una alta variabilidad en los intervalos de credibilidad para este estado de comportamiento. Las mantas en Revillagigedo presentaron una mayor probabilidad de permanecer en los estados no-direccional y de taxis negativa que las mantas de Bahía Banderas, las cuales

concluían rápidamente con la interacción o pasaba a estados direccionales con buzos activos. Creemos que este resultado fue causado ya que medimos la transición entre estados por segundo, y las mantas en Revillagigedo se mueven mucho más lento que las de Bahía Banderas. Por su parte, las mantas de Bahía Banderas parecen tener menos interés en los buzos SCUBA. Estas mantas usualmente encuentran a los buzos en arrecifes rocosos que pueden ser utilizados como área de limpieza. No podemos asegurar que estén utilizando esta área como zona de transición a áreas más profundas, lo cual podría explicar la falta de interés en los buzos.

Las mantas parecen reaccionar de manera similar ante buzos activos en ambos sitios, Aunque las mantas de Revillagigedo pueden estar habituadas a los buzos, sus respuestas innatas a ciertos estímulos (como el ser perseguidas por los buzos) es la misma, o al menos muy similar a la de Bahía Banderas a pesar de ser menos frecuente.

8.3 Respuesta de las mantas ante los buzos en buceo libre

8.3.1 Bahía Banderas

Los videos de este sitio fueron obtenidos en su mayoría de salidas de monitoreo en las que los investigadores deben perseguir a la manta para obtener fotografías que se utilizan en para la identificación de mantas individuales y estudios poblacionales. Estos encuentros ocurren en la superficie, en el área utilizada como zona de tránsito por las mantas entre su trayecto a zonas de alimentación bajo la termoclina (Stewart et al., 2019). Esta situación se vio reflejada en las altas probabilidades de transición hacia estados direccionales y no direccionales desde taxis negativa con buzos pasivos, y la mayor probabilidad de que las mantas permanezcan en taxis negativa con buzos activos. Ya que el área no es una zona de descanso, alimentación o limpieza, es probable que las mantas se encuentren en tránsito hacia otros sitios al momento de encontrarse con los buzos, lo cual puede causar la brevedad en los encuentros con mantas y la alta tasa de movimientos defensivos en el área.

8.3.2 Isla Contoy

Aunque los videos en este sitio se obtuvieron bajo condiciones similares a los de Bahía Banderas, las mantas de Isla Contoy siempre fueron observadas en eventos de alimentación en superficie, por lo que presentaron una mayor frecuencia de comportamientos direccionales y de alimentación en lugar de comportamientos de evasión. Adicionalmente, las mantas mostraron una mayor frecuencia de comportamientos no-direccionales y de alimentación con buzos pasivos, mientras que solo mostraron comportamientos de evasión con buzos activos. Diferencias específicas en el sitio como las oportunidades para alimentarse y una mayor presencia de buzos en los alrededores (a causa del turismo con tiburón ballena en el área) (Graham et al., 2012) pueden ser los factores detrás del menor número de respuestas negativas hacia los buzos en las mantas de Isla Contoy.

Los modelos de Markov mostraron una mayor probabilidad de transición desde el estado de taxis negativa hacia otros estados con buzos pasivos, y una mayor probabilidad de permanecer en taxis negativa con buzos activos.

8.3.3 Comparación de sitios de buceo libre

Aunque no se observaron eventos de alimentación en los videos de Bahía Banderas, estudios recientes sugieren que las mantas pueden estar alimentándose en aguas más profundas adyacentes al área de donde recolectamos nuestros videos (Stewart et al., 2019).

Si las mantas fueron encontradas mientras transitaban hacia su sitio de alimentación, la búsqueda de alimento puede ser el estímulo que rige los estados de comportamientos cinéticos encontrados en éste sitio.

A diferencia de Bahía Banderas, las mantas de Isla Contoy si se alimentan de manera rutinaria en el área, y la mayoría de nuestros datos fueron obtenidos mientras las mantas se encontraban alimentándose aún en presencia de buzos. De manera interesante, nuestros modelos fueron casi idénticos para ambos sitios, con intervalos de credibilidad

muy estrechos para los estados de comportamiento cinéticos y un poco más de variabilidad en taxis negativa. Esto muestra que los comportamientos de taxis negativa, aunque menos frecuentes en Isla Contoy, presentan probabilidades de transición similares a las de Bahía Banderas. En ambos sitios, nuestros resultados sugieren que, si las mantas presentan comportamientos de taxis negativa, es más probable que permanezcan en los mismos con buzos activos y que pasen a otros estados de comportamiento con buzos pasivos.

8.4 Respuesta de las mantas de acuerdo al método de buceo

Ya que las mantas en Bahía Banderas SCUBA y buceo libre supuestamente pertenecen a la misma población, éste sitio nos brindó la oportunidad única de analizar si las mantas responden de manera diferente a los buzos de acuerdo a su método de buceo (buceo libre y SCUBA). Las mantas parecen presentar comportamientos de taxis negativa más frecuentemente con buzos libres que con SCUBA. Aun así, la respuesta de las mantas ante los buzos pasivos fue similar sin importar el método de buceo, lo que resalta la importancia de seguir guías de interacción o manuales de buenas prácticas. Estos resultados deben tomarse en consideración para el desarrollo de actividades turísticas con mantas en el futuro. El desarrollar y seguir de manera adecuada manuales de buenas prácticas para la interacción con mantas puede tener como resultado el minimizar los impactos en el comportamiento de los animales, aún en sitios donde el buceo con SCUBA no es posible.

8.5 Efectos del sexo, morfo de coloración y otras variables en las frecuencias de los comportamientos

Las mantas chevron en ambos sitios con buceo SCUBA presentaron los comportamientos de nado hacia burbujas y planeo no-direccional más frecuentemente que las mantas negras. Aunque los buzos de ambos sitios reportan de manera anecdótica que las mantas

negras son “tímidas” y que las mantas chevron son más propensas a permanecer interactuando con los buzos, estudios recientes sugieren que los morfo tipos de coloración se deben a la variabilidad genética natural de la especie, y no son afectados de manera diferente por factores externos como la depredación (Venables et al., 2019). Nuestras observaciones en este asunto pudieron verse afectadas por varias decisiones relacionadas con los buzos, como el preferir grabar los morfo tipos más comunes de mantas, o una predisposición a evitar o perseguir a las mantas del morfo tipo negro. Se requieren más estudios enfocados en analizar el comportamiento de los diferentes morfo tipos de coloración de mantas en situaciones más controladas para poder esclarecer de mejor manera estas cuestiones.

Los buzos suelen tener percepciones respecto al comportamiento de las mantas según su sexo muy similares a las de los morfo tipos de coloración. Aunque no hay estudios que analicen el comportamiento de las mantas de acuerdo a su sexo, se suele considerar que las hembras son más amistosas y propensas a permanecer con los buzos que los machos. En nuestro estudio solo pudimos encontrar diferencias en las mantas hembra de Bahía Banderas, que presentaron el comportamiento de nado hacia burbujas con mayor frecuencia que los machos. El sexo de las mantas no parece ser un factor importante en los comportamientos de las mantas no en Revillagigedo ni en los sitios de buceo libre. Esto puede indicar que hay algún factor desconocido que impulsa a las mantas en Bahía Banderas SCUBA a presentar con mayor frecuencia el nado hacia burbujas, quizá la presencia de estaciones de limpieza en los arrecifes rocosos del área.

Los buzos suelen interpretar los movimientos de los lóbulos cefálicos de las mantas durante sus encuentros como una señal de interacción o reconocimiento por parte de las mantas. Algunos buzos señalan de manera especial que las mantas sacuden sus lóbulos enrollados en dirección a los buzos como si los estuvieran “escaneando”. A pesar de esto, nuestros análisis no mostraron ninguna variación significativa en la aparición de lóbulos cefálicos cerrados o abiertos de acuerdo a las actividades de los buzos. Cabe destacar que

observamos mantas sacudiendo sus lóbulos cerrados en 22 ocasiones. Los mobulidos utilizan los lóbulos cefálicos con fines de alimentación, y no poseen las células electro receptoras presentes en otras especies de tiburones y rayas alrededor de la boca (Mulvany y Motta, 2013). Por lo tanto, se requieren más estudios enfocados en la observación de estas estructuras para determinar si también cumplen funciones sociales o sensoriales.

Un factor adicional a considerar es la presencia de tráfico marino en ambos sitios de buceo libre. El área de monitoreo de mantas en Bahía Banderas está sujeta a una cantidad importante de tráfico marino que mueve tanto a la población local como a turistas desde Puerto Vallarta durante en el mismo horario utilizado por las mantas para transitar en la superficie del agua. Varias mantas observadas en nuestros datos presentaron heridas causadas por botes de motor, algunas con amputaciones en la punta de las aletas, la cola o los lóbulos cefálicos. La zona de alimentación de las mantas de Isla Contoy también se ve impactada por tráfico marino (Graham et al., 2012) pero el hecho de que se localiza en un área regulada de turismo con tiburón ballena reduce el riesgo de colisión con botes. Esta diferencia en estresores debe ser analizada a mayor detalle para estimar si las diferencias en el comportamiento de las mantas en estos sitios son de naturaleza adaptativa o antropogénica.

9. CONCLUSIONES

En este estudio, realizamos un catálogo de los comportamientos de mantas en presencia de buzos. Este catálogo engloba diferentes escenarios i) Buzos SCUBA en una ubicación oceánica con gran número de mantas y turistas, ii) Buzos SCUBA en un área de turismo en arrecife rocoso con encuentros oportunistas con mantas, y iii) buzos libres en áreas de agregación costeras de mantas durante eventos de alimentación o en actividades de tránsito. También describimos la probabilidad de que las mantas pasaran de un comportamiento a otros de acuerdo a la actitud de los buzos. De acuerdo a nuestros resultados, las mantas mostraron respuestas diferentes hacia los buzos activos y pasivos. Los estados de taxis positiva y cinético no-direccional fueron más frecuentes con buzos pasivos tanto con buceo SCUBA como con buceo libre, en los sitios de agregación costeros y pelágicos. Por otro lado, perseguir a las mantas causó un incremento en la frecuencia de comportamientos de taxis negativa con buzos SCUBA y libres. Las variaciones en la duración y probabilidades de transición de los comportamientos de mantas observadas entre sitios pueden haber sido causados por una combinación de condiciones ambientales y habituación a los buzos. El sexo y morfo tipo de color tuvieron un efecto menor en las frecuencias de comportamiento de las mantas que el método de buceo. Sugerimos que estudios posteriores estudien cómo se intersectan los efectos de los buzos sobre el comportamiento de las mantas con factores ambientales como la visibilidad, disponibilidad de alimento, tráfico marino y la presencia de estaciones de limpieza con el fin de predecir los sitios con condiciones más favorables para el ecoturismo con mantas. Otra línea interesante de investigación puede ser el analizar las diferencias individuales en la habituación de las mantas a los buzos, así como el efecto del número de buzos. Nuestros resultados subrayan que las regulaciones y el uso de manuales de buenas prácticas son vitales para lograr encuentros positivos tanto para mantas como buzos.

10. LITERATURA CITADA

- Altman, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Observational Study of Behavior: Sampling Methods*. 49:227-266.
- Ari, C. 2009. On the Brain of Cartilaginous Fishes: Cerebralization, astroglial architecture and blood-brain barrier composition. Academic Publishing, Germany.
- Ari, C. 2011. Encephalization and Brain Organization of Mobulid Rays (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with Ecological Perspectives. *The Open Anatomy Journal*. 3(1):1-13.
- Ari, C. y J.P. Correia 2008. Role of sensory cues on food searching behavior of a captive Manta birostris (Chondrichthyes, Mobulidae). *Zoo Biology*. 27(4):294-304.
- Ari, C. y D.P. D'Agostino 2016. Contingency checking and self-directed behaviors in giant manta rays: Do elasmobranchs have self-awareness? *Journal of Ethology*. 34(2):167-174.
- Atkins, R. 2011. Manta ray (*Manta alfredi*) tourism in Baa Atoll , Republic of Maldives : human interactions , behavioural impacts and management implications. University of York,
- Barr, Y. y A. Abelson 2019. Feeding - cleaning trade-off: Manta ray «Decision-Making» as a conservation tool. *Frontiers in Marine Science*. 6(MAR):1-10.
- Barrows, E.M. 2001. *Animal Behavior Desk Reference: A Dictionary of Animal Behavior, Ecology and Evolution*. CRC Press, Florida.
- Bekoff, M. 2007. Aquatic animals, cognitive ethology, and ethics: Questions about sentience and other troubling issues that lurk in turbid water. *Diseases of Aquatic Organisms*. 75(2):87-98.
- Bertella, G. y M. Acquarone 2017. Reply to 'Swim encounters with Killer Whales (*Orcinus*

- orca) off Northern Norway: interactive behaviours directed towards Human Divers and Snorkellers obtained from opportunistic underwater video recordings'. *Journal of Ecotourism*. 17(2):184-191.
- Brown, C. 2015. Fish intelligence, sentience and ethics. *Animal Cognition*. 18(1):1-17.
- Bshary, R., W. Wickler, y H. Fricke 2002. Fish cognition: a primate's eye view. *Animal Cognition*. 5(1):1-13.
- Buckley, R. 2010. *Conservation Tourism*. CABI Publ, Wallingford, UK.
- Buckley, R. 2011. Tourism and Environment. *Annual Review of Environment and Resources*. 36(1):397-416.
- Dulvy, N.K., S. a Pardo, C. a Simpfendorfer, y J.K. Carlson 2014. Diagnosing the dangerous demography of manta rays using life history theory. *PeerJ*. 2:e400.
- Garrud, E. 2016. Does tourist behaviour affect reef manta ray feeding behaviour ? An analysis of human and *Manta alfredi* interactions in Baa Atoll, The Maldives. Master Thesis. University of York.,
- Ghaskadbi, P., B. Habib, y Q. Qureshi 2016. A whistle in the woods: an ethogram and activity budget for the dhole in central India. *Journal of Mammalogy*. 97(6):1745-1752.
- Girón-Nava, A., J. Stewart, A. Ruiz-Sakamoto, y O. Aburto-Oropeza 2015. Why are there mantas in Bahia de Banderas , Mexico ? *dataMares*. InteractiveResource, 3p.
- Gonzalez-Perez, F. y P. Cubero-Pardo 2010. Short-term effects of tourism activities on the behavior of representative fauna on the Galapagos Islands, Ecuador. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 38(3):493-500.
- Graham, R.T., M.J. Witt, D.W. Castellanos, F. Remolina, S. Maxwell, B.J. Godley, y L.A. Hawkes 2012. Satellite Tracking of Manta Rays Highlights Challenges to Their

Conservation. PLoS ONE. 7(5):e36834.

Gruber, S.H. y A.A. Myrberg 1977. Approaches to the Study of the Behavior of Sharks.

American Zoology. 48(17):471-486.

Hacohen-Domené, A., R.O. Martínez-Rincón, F. Galván-Magaña, N. Cárdenas-Palomo, y J.

Herrera-Silveira 2017. Environmental factors influencing aggregation of manta rays (

Manta birostris) off the northeastern coast of the Yucatan Peninsula. Marine

Ecology. 38(3):e12432.

Higham, J. 2007. Critical Issues in Ecotourism: Understanding a Complex Phenomenon.

Oxford: Elsevier,

Hinojosa-Alvarez, S. 2009. Ecología trófica de la Manta gigante (*Manta birostris*, Dondorff

1798) mediante el análisis de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en las áreas

naturales protegidas de Yum Balam e Isla Contoy, Quintana Roo . Tesis de Maestría.

Universidad Autónoma de México,

Hinojosa-Alvarez, S., R.P. Walter, P. Diaz-Jaimes, F. Galván-Magaña, y E.M. 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.

4:e2586.

Hull, P., O. Aburto, Y. Bedolla, F. Nash, K. Cramer, S. Murray, K. Hanson, M. Roth, K.

Marhaver, S. Walsh, M. Damon, E.. Sala, C. Sánchez, y S. Sandin 2006. An Ecological

And Economic Baseline For The Revillagigedo Archipelago Biosphere Reserve,

Mexico. 45p.

Klimley, A.P. y A.A. Myrberg 1979. Acoustic stimuli underlying withdrawal from a sound

source by adult lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). Bulletin of marine

science. 29(4):447-458.

- Lawrence, A.J., A. Budziak, I. Campbell, A. Cornish, I. Ender, B. Jeffries, P. Kanstinger, C. Macdonald, J. Marston, G. Stevens, y Ward-Paige 2016. Responsible shark and ray tourism: A guide to best practice. Gland, Switzerland: WWF, and Rancho Santa Margarita, USA: Project AWARE and Dorset, UK: Manta Trust.,
- Lawson, J.M., S. V. Fordham, M.P. O'Malley, L.N.K. Davidson, R.H.L. Walls, M.R. Heupel, G. Stevens, D. Fernando, A. Budziak, C.A. Simpfendorfer, I. Ender, M.P. Francis, G.N. di Sciara, y N.K. Dulvy 2017. Sympathy for the devil: A conservation strategy for devil and manta rays. *PeerJ*. 2017(3):.
- Lusseau, D. 2003. Effects of Tour Boats on the Behavior of Bottlenose Dolphins : Using Markov Chains to Model Anthropogenic Impacts. *Conservation Biology*. 17(6):1785-1793.
- Lusseau, D. 2004. The hidden cost of tourism: Detecting long-term effects of tourism using behavioral information. *Ecology and Society*. 9(1):.
- Makowski, D., M.S. Ben-Shachar, y D. Ludecke 2019. BayestestR: Describing Effects and their Uncertainty, Existence and Significance within the Bayesian Framework. *Journal of Open Source Software*. 4(40):1541.
- Marshall, A.D., L.J. V Compagno, y M.B. Bennett 2009. Redescription of the genus *Manta* with resurrection of *Manta alfredi* (Krefft, 1868) (Chondrichthyes; Myliobatoidei; Mobulidae). *Zootaxa*. 28(2301):1-28.
- Mazzoldi, C., G. Bearzi, C. Brito, I. Carvalho, E. Desiderà, L. Endrizzi, L. Freitas, E. Giacomello, I. Giovos, P. Guidetti, A. Ressurreição, M. Tull, y A. MacDiarmid 2019. From sea monsters to charismatic megafauna: Changes in perception and use of large marine animals.
- McElreath, R. 2015. *Statistical Rethinking: A Bayesian Course With Examples in R and Stan*. Stan-Chapman and Hall,

- Mulvany, S. y P.J. Motta 2013. The morphology of the cephalic lobes and anterior pectoral fins in six species of batoids. *Journal of Morphology*. 274(9):1070-1083.
- Murray, A., E. Garrud, I. Ender, K. Lee-Brooks, R. Atkins, R. Lynam, K. Arnold, C. Roberts, J. Hawkins, y G. Stevens 2020. Protecting the million-dollar mantas; creating an evidence-based code of conduct for manta ray tourism interactions. *Journal of Ecotourism*. 19(2):132-147.
- Nelson, D.R. y S.H. Gruber 1963. Sharks: Attraction by Low-Frequency Sounds. *Science*. 142(3594):975-977.
- O'Malley, M.P., K. Lee-Brooks, y H.B. Medd 2013. The Global Economic Impact of Manta Ray Watching Tourism. *PLoS ONE*. 8(5):.
- Osada, K. 2010. Relationship of Zooplankton Emergence, Manta Ray Abundance and SCUBA diver usage in Kona Hawaii. Master Thesis. University of Hawaii at Hilo,
- Pagel, C., M. Scheer, y M. Luck 2016. Swim encounters with Killer Whales (*Orcinus orca*) off Northern Norway: interactive behaviours directed towards Human Divers and Snorkellers obtained from opportunistic underwater video recordings. *Journal of Ecotourism*. 16(2):190-200.
- Pasos-Acuña, C. 2018. Efecto del buceo en el comportamiento del tiburón toro *Carcharhinus leucas* y evaluación económica de la especie en el parque nacional Cabo Pulmo. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste,
- Perryman, R.J.Y., S.K. Venables, R.F. Tapilatu, A.D. Marshall, C. Brown, y D.W. Franks 2019. Social preferences and network structure in a population of reef manta rays. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 73(8):1-52.
- Peters, K.J., G.J. Parra, P.P. Skuza, y L.M. Möller 2013. First insights into the effects of swim-with-dolphin tourism on the behavior, response, and group structure of

- southern Australian bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*. 29(4):484-497.
- Plata, L., A. Filonov, I. Tereshchenko, L. Nelly, C. Monzón, D. Avalos, y C. Vargas 2006. Geostrophic Currents in the Presence of an Internal Waves Field in Bahía De Banderas, Mexico. *e-Gnosis*. 4:0-43.
- Rubin, R. 2010. Distribution, movements and habitat preference of the manta ray: *Manta birostris*, at the Revillagigedo Islands of Mexico. 2010 Progress Report, .
- Rubin, R.D., K.R. Kumli, y G. Chilcott 2008. Dive characteristics and movement patterns of acoustic and satellite-tagged manta rays (*Manta birostris*) in the Revillagigedos Islands of Mexico.
- Ruiz-Sakamoto, A. 2015. Estimación del valor económico total y catálogo de foto identificación de la manta gigante (*manta birostris* Walbaum, 1792) en el Archipiélago Revillagigedo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autonoma de Baja California Sur,
- Saad-Navarro, G., F. Lara-Lizardi, B.I. Hoyos-Padilla, E.M. González-Garza, P. Ruffo-Ruffo, J.T. Ketchum-Mejía, A. Higuera-Rivas, E.J. Ayala-Bocos, D. Ramírez-Macias, N.L. Meza-Serano, I. González-López, R.D. Preciado-Carrillo, y P. Ahuja 2020. Manual de buenas prácticas de interacción con las mantas gigantes de La Reina. *Manta Pacífico*, .
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 30 de dici:
- Sims, D.W., E.J. Southall, V.A. Quayle, y A.M. Fox 2000. Annual social behaviour of basking sharks associated with coastal front areas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 267(1455):1897-1904.

- Skoufias, G., A. Tsirika, y C. Michel 2018. Marine Animals' Ethology as a New Product in Recreational SCUBA Diving Market. En: Katsoni V. y Velandar K. (eds.) Innovative Approaches to Tourism and Leisure. Springer Proceedings in Business and Economics, 377-389p.
- Stewart, J.D., C.S. Beale, D. Fernando, A.B. Sianipar, R.S. Burton, B.X. Semmens, y O. Aburto-Oropeza 2016a. Spatial ecology and conservation of *Manta birostris* in the Indo-Pacific. *Biological Conservation*. 200:178-183.
- Stewart, J.D., E.M. Hoyos-Padilla, K.R. Kumli, y R.D. Rubin 2016b. Deep-water feeding and behavioral plasticity in *Manta birostris* revealed by archival tags and submersible observations. *Zoology*. 119(5):406-413.
- Stewart, J.D., G.M.W. Stevens, G.J. Marshall, y K. Abernathy 2016c. Are mantas self aware or simply social? A response to Ari and D'Agostino 2016. *Journal of Ethology*, 35, .
- Stewart, J.D., T.R. Smith, G. Marshall, K. Abernathy, I.A. Fonseca-Ponce, N. Froman, y G.M.W. Stevens 2019. Novel applications of animal-borne Crittercams reveal thermocline feeding in two species of manta ray. *Marine Ecology Progress Series*. 632:145-158.
- Stronza, A.L., C.A. Hunt, y L.A. Fitzgerald 2019. Ecotourism for Conservation? *Annual Review of Environment and Resources*. 44(1):229-253.
- UNESCO 2016. Report of the Decisions adopted during the 40th session of the World Heritage Committee. UNESCO, .
- Venables, S., G. Winstanley, L. Bowles, y A.D. Marshall 2016. A giant opportunity: The economic impact of manta rays on the mozambican tourism industry- an incentive for increased management and protection. *Tourism in Marine Environments*. 12(1):51-68.

- Venables, S.K., A.D. Marshall, E.S. Germanov, R.J.Y. Perryman, R.F. Tapilatu, I. Gede Hendrawan, A.L. Flam, M. Van Keulen, J.L. Tomkins, y W. Jason Kennington 2019. It's not all black and white: Investigating colour polymorphism in manta rays across Indo-Pacific populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 286(1912):.
- White, W.T., S. Corrigan, L. Yang, A.C. Henderson, A.L. Bazinet, D.L. Swofford, y G.J.P. Naylor 2017. Phylogeny of the manta and devilrays (Chondrichthyes: Mobulidae), with an updated taxonomic arrangement for the family. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 182(1):50-75.
- Zemah Shamir, Z., S. Zemah Shamir, D. Tchernov, A. Scheinin, y N. Becker 2019. Shark aggregation and tourism: opportunities and challenges of an emerging phenomenon. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology*. 26(5):406-414.

11. ANEXOS

11.1 Recomendaciones

Aunque no existe un manual o guía oficial para la regulación de encuentros turísticos con mantas en Revillagigedo, los prestadores de servicios turístico suelen llevar científicos a bordo durante sus viajes al archipiélago. Tanto científicos como prestadores de servicios turísticos están al tanto de los manuales de buenas prácticas de Manta Trust, Manta Pacífico y otras organizaciones similares, que utilizan para informar a los turistas acerca del comportamiento adecuado que deben seguir bajo el agua. Por otro lado, los encuentros de buceo SCUBA con manta en Bahía Banderas son fortuitos; la industria de buceo turístico se enfoca en arrecifes rocosos y de coral y, por lo tanto, los turistas no están al tanto de cómo actuar en presencia de mantas. Aconsejamos a las tiendas de buceo en el área que distribuyan los manuales de buenas prácticas mencionados anteriormente entre sus clientes para reducir el impacto de los encuentros casuales con mantas.

A pesar de la falta de habituación a buzos en las mantas de Bahía Banderas, observamos comportamientos de nado hacia burbujas. La posibilidad de observar a las mantas realizar y mantener este comportamiento puede utilizarse como incentivo para que los buzos se mantengan en estado pasivo.

Aunque no hay empresas de turismo con mantas en los sitios con buceo libre en desarrollo al momento de realizar este estudio, nuestros resultados sugieren que, mediante el uso de prácticas adecuadas, es posible desarrollar este tipo de empresas aún en sitios donde el buceo SCUBA está prohibido o es imposible. Los inversionistas deben discutir acerca de los mejores métodos para observar mantas con los investigadores locales para informarse sobre los retos ambientales y logísticos presentes en cada sitio, y entrenar a sus guías turísticos de acuerdo a ello.

Finalmente, aconsejamos a otras instituciones de investigación que trabajan con material en video obtenido durante el monitoreo y estudio de megafauna marina considerar

métodos no-convencionales para el análisis de este tipo de datos. La información obtenida durante salidas de campo, así como los videos almacenados por buzos y dueños de tiendas de buceo pueden ser fuentes no exploradas de información útiles para el estudio de las interacciones humano-animal.