

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



APORTE NUTRICIONAL DEL
ZOOPLANCTON AL TIBURÓN BALLENA
(*Rhincodon typus*) EN BAHÍA DE LA PAZ,
BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.

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

PRESENTA

ANABEL SUÁREZ YBARRA

LA PAZ, B.C.S., JULIO DE 2020



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.**, siendo las **12:00** horas del día **11** del mes de **Julio** del **2020** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada:

"APORTE NUTRICIONAL DEL ZOOPLANCTON AL TIBURÓN BALLENA (*Rhincodon typus*) EN BAHÍA DE LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO" del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	SUÁREZ	Apellido Materno:	YBARRA	Nombre (s):	ANABEL
-------------------	--------	-------------------	--------	-------------	--------

Número de registro: **B 1 8 0 5 7 1**

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 8 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: *(Por ejemplo, el % de similitud se localiza en metodologías adecuadamente referidas a fuente original)*

Es un trabajo original, el mayor % de similitud se localiza en la metodología como el área de estudio y el trabajo de laboratorio, los cuales fueron adecuadamente referidos a las fuentes originales.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual. así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Nombre completo y firma

DR. RENATO PEÑA MARTÍNEZ
Nombre completo y firma

M. en C. ROBERTO HERNÁNDEZ HERRERA
Director de Tesis
Nombre completo y firma

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 11 del mes de Julio del año 2020

El (la) que suscribe BIÓL. ANABEL SUÁREZ YBARRA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B180571 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS Y M. en C. ROBERTO HERNÁNDEZ HERRERA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"APORTE NUTRICIONAL DEL ZOOPLANCTON AL TIBURÓN BALLENA (*Rhincodon typus*) EN BAHÍA DE
LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: anabelsuarez@hotmail.ca - rarmas@ipn.mx - rherrera04@cibnor.mx

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

BIÓL. ANABEL SUÁREZ YBARRA

Nombre y firma del alumno

Agradecimientos

Al Dr. Felipe Galván Magaña por haberme dado la oportunidad de realizar este trabajo tan bonito, por siempre estar al pendiente y encontrar una solución a cada dificultad. Estoy muy agradecida de haberlo conocido.

Al Dr. Rogelio González Armas por toda la ayuda brindada durante el proyecto y estar siempre disponible ante mis dudas y necesidades, por todo su tiempo y apoyo hasta en las salidas de campo. Muchas gracias por su esfuerzo y dedicación.

De manera especial al M. en C. Roberto Hernández Herrera por toda la ayuda brindada en el laboratorio de Bioquímica Fisiológica del CIBNOR. Muchas gracias por facilitarme el área de trabajo, así como el equipo necesario para los análisis; por aceptar formar parte de este proyecto aún sin conocerme, brindarme su apoyo, sugerencias y gran tiempo dedicado a leer y corregir la tesis.

Gracias a los demás miembros de mi comité por todos sus comentarios y aportaciones para mejorar el trabajo: Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas quien me ayudó desde el inicio del proyecto y Dr. Renato Peña Martínez.

Al Dr. Héctor Villalobos por todo lo que me enseñó y por haberme ayudado tanto con los análisis estadísticos. Le agradezco cada detalle y todo el tiempo que me brindó.

Al CICIMAR-IPN y al CONACYT por la beca otorgada para poder realizar mis estudios de posgrado. Al M. en C. Ricardo Palomares por aceptarme trabajar en el laboratorio de microscopía. Al M. en C. Felipe Neri Melo por todo el apoyo brindado. Gracias a Humberto Ceseña y César Casas, por toda la ayuda brindada en los procesos administrativos.

A los que me ayudaron en las salidas de campo: Darren Whitehead, de quien aprendí tanto, Iliana Fonseca, el capitán Conejo y mi amiga Ana Laura Acosta, quien me apoyó, me alentó y me hizo compañía en las largas horas de laboratorio.

A Yasmín Chang y Raúl Rodríguez por todo el apoyo y motivación durante este tiempo.

De igual manera quiero agradecer de forma especial a mi amiga Daylí Lladó Cabrera por compartir su amor por los tiburones conmigo; por enseñarme, motivarme y dedicarme tanto tiempo para resolver mis inquietudes. Le agradezco brindarme su sincera amistad desde que la conocí y estar siempre presente, hasta en las salidas de campo; necesitaría una página entera para agradecerle, siento que esta tesis es suya también.

A Roberto Amador Mora por todo el apoyo incondicional, la paciencia y el amor que siempre me da; por haberme ayudado tanto en las salidas de campo y por enseñarme tanto sobre el mar.

A mis padres por todo el amor infinito y haberme ofrecido una vida llena de felicidad, aprendizajes y experiencias únicas, por darme un ejemplo a seguir en todos los sentidos de la vida.

A mis abuelos, mi tío y el resto de mi familia, a quienes tengo físicamente lejos de mí, pero siempre en mi corazón.

Índice

Índice de figuras	III
Índice de tablas	IV
Glosario	V
Resumen	VI
Abstract	VII
1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
3. Material y Métodos	7
3.1. Área de estudio	7
3.2. Trabajo de campo	9
3.2.1. Recolección de muestras de zooplancton	9
3.2.2. Obtención de muestras de tejido subdérmico de tiburón ballena	10
3.3. Trabajo de laboratorio	11
3.3.1. Composición y biomasa del zooplancton mixto	11
3.3.2. Preparación de las muestras para el análisis de macronutrientes	11
3.3.3. Proteínas	12
3.3.4. Lípidos	12
3.3.5. Carbohidratos	13
3.4. Análisis de datos	13
3.4.1. Estandarización de la biomasa zooplanctónica	13
3.4.2. Cuantificación de los grupos zooplanctónicos	14
3.4.3. Concentración de macronutrientes	14
3.4.4. Análisis Estadísticos	14
3.4.5. Densidad de Energía	14
4. Resultados	15
4.1. Zooplancton	15
4.1.1. Biomasa del zooplancton	15
4.1.2. Composición del zooplancton	17
4.1.3. Macronutrientes en el zooplancton	17
4.2. Tiburón ballena	21
4.2.1. Macronutrientes en tejido subdérmico de tiburón ballena	21
4.2.2. Densidad energética en el zooplancton y necesidad energética del tiburón ballena	25
5. Discusión	26
6. Conclusiones	34

Bibliografia	43
A. Apéndice I	44

Índice de figuras

1.	Área de estudio: Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.	7
2.	Zona de aprovechamiento no extractivo de tiburón ballena (<i>Rhincodon typus</i>) en La Bahía de La Paz, B.C.S. (SEMARNAT, 2018).	8
3.	Puntos de recolección de zooplancton en las costas de El Mogote. En rojo: puntos previamente fijados (A, B, C y D) en temporada de ausencia de <i>R. typus</i> . En azul: puntos en temporada de presencia de <i>R. typus</i>	9
4.	Zonas de muestreo AB y CD.	15
5.	Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en los años 2018 y 2019 en la zona AB. El promedio está presentado en color verde.	16
6.	Biomasa (ml/1000 m^3) promedio mensual de zooplancton en los años 2018 a 2020 en la zona AB.	16
7.	Composición mensual del zooplancton en los años 2018-2020 en la zona AB.	17
8.	Concentración (mg g^{-1}) promedio de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton en los años 2018-2019 en la zona AB. Los meses de presencia de <i>R. typus</i> en la zona están representados en gris.	19
9.	Concentración (mg g^{-1}) promedio y valores mínimos y máximos de lípidos en tejido subdérmico de <i>R. typus</i> por temporadas (2016-2017 y 2017-2018) en la Bahía de La Paz.	23
10.	Concentración (mg g^{-1}) promedio y valores mínimos y máximos de proteínas en tejido subdérmico de <i>R. typus</i> por temporadas (2016-2017 y 2017-2018) en la Bahía de La Paz.	24
11.	Concentración (mg g^{-1}) promedio y valores mínimos y máximos de carbohidratos en tejido subdérmico de <i>R. typus</i> por temporadas (2016-2017 y 2017-2018) en la Bahía de La Paz.	24
12.	Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en la zona AB. El promedio está representado en verde.	44
13.	Densidad (No. total de organismos / 1000 m^3) mensual de zooplancton en los años 2018 a 2020 en la zona AB.	44
14.	Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en los puntos A, B, C y D en el año 2018.	45
15.	Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en los puntos A, B, C y D en la temporada de ausencia de <i>R. typus</i> del año 2019.	45
16.	Composición mensual del zooplancton en los puntos A, B, C y D durante el año 2018.	46
17.	Composición mensual del zooplancton en los puntos de muestreo durante la temporada de ausencia de tiburón ballena del año 2019.	46
18.	Concentración (mg g^{-1}) promedio de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton en el punto C en los años 2018-2019.	47
19.	Concentración (mg g^{-1}) promedio de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton en el punto D en los años 2018-2019.	47

Índice de tablas

1.	Concentración (mg g^{-1}) (media \pm SD) y porcentaje de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton (peso seco) en la zona AB. n=33.	18
2.	Concentración (mg g^{-1}) (media \pm SD) de macronutrientes en el zooplancton en temporada de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en la zona AB.	18
3.	Concentración (mg g^{-1}) promedio de macronutrientes en el zooplancton en temporada de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en los años 2018 y 2019.	18
4.	Sexo y longitud total (LT) de <i>R. typus</i> en tres temporadas de congregación entre los años 2016 y 2020.	21
5.	Concentración (mg g^{-1}) promedio de macronutrientes en tejido subdérmico de <i>R. typus</i> en tres temporadas de congregación en los años 2016-2020.	22
6.	Niveles de significancia (p) de la comparación de diferencias en concentración (mg g^{-1}) de macronutrientes en tejido subdérmico de <i>R. typus</i> entre tres temporadas de congregación en los años 2016-2020.	22
7.	Comparación de ración diaria calculada en el presente estudio con los resultados de (Motta <i>et al.</i> , 2010).	25
8.	Comparación de macronutrientes (porcentaje del peso seco) en zooplancton procedente de zonas tropicales y subtropicales y en el zooplancton de la Bahía de La Paz en época de congregación de <i>R. typus</i>	28
9.	Niveles de significancia (p) de la comparación de diferencias en biomasa ($\text{ml}/1000 \text{ m}^3$) de zooplancton en temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en los años 2018 y 2019. (Post hoc Nemenyi).	48
10.	Niveles de significancia (p) de la comparación de diferencias en concentración (mg g^{-1}) de macronutrientes en el zooplancton en los años 2018 y 2019, en temporadas de ausencia y presencia de <i>R. typus</i> en la Bahía de La Paz. (Post hoc Nemenyi).	49

Glosario

Capa de mezcla superficial: Capa superficial (40 a 150 m de profundidad) de agua de mar casi isotérmica (Baum, 2004).

Especie oportunista: Especie que usa los recursos en función de la disponibilidad de éstos (Bigelow, 1948).

Fitoplancton: Conjunto de organismos que comprende todos los organismos fotosintéticos que flotan libremente en los océanos (Riley & Chester, 1971).

Holoplancton: Grupo de organismos que conforman el plancton durante toda su existencia (Rigby & Milsom, 2000).

Meroplancton: Grupo de organismos que conforman el plancton durante la etapa inicial o larvaria de su existencia (Rigby & Milsom, 2000).

Termoclina: Capa de agua que presenta un gradiente vertical de temperatura abrupto de temperatura con la profundidad (Pedlosky, 1987).

Zona epipelágica: Capa de agua comprendida entre la superficie y los 200 metros de profundidad (Baum, 2004).

Zona eufótica: Capa de un cuerpo de agua que recibe la casi totalidad (99%) de la luz solar (Baum, 2004).

Zooplancton: Conjunto de organismos que viven suspendidos en la columna de agua y que tienen la mayor abundancia y distribución geográfica (Rigby & Milsom, 2000).

Resumen

La Bahía de La Paz se reconoce como zona de aprovechamiento no extractivo y refugio para el tiburón ballena *Rhincodon typus*. Esta especie representa una fuente de ingresos económicos debido a su interés turístico y anualmente se le encuentra en esta zona principalmente desde octubre hasta abril. El objetivo de este trabajo fue determinar el aporte nutricional del zooplancton al tiburón ballena durante su temporada de congregación en la Bahía de La Paz, específicamente el valor en macronutrientes (lípidos, proteínas y carbohidratos). Se realizaron muestreos durante tres temporadas de congregación de *R. typus*, así como en ausencia de este tiburón. Se recolectaron muestras de zooplancton por medio de arrastres superficiales con una red de abertura de malla de 500 μm durante 5 minutos. Las biopsias de tejido subdérmico de tiburón ballena se obtuvieron con un arpón hawaiano con la punta modificada. Se analizó la biomasa ($\text{ml}/1000\text{ m}^3$) de zooplancton, el cual se identificó por grandes grupos taxonómicos. En la temporada de congregación del año 2018, la comunidad de zooplancton fue dominada por copépodos; mientras que en ausencia de *R. typus* fue dominada por cladóceros. En el año 2019, los copépodos fueron dominantes en las dos temporadas (presencia y ausencia de tiburón ballena). Se encontró diferencia significativa entre temporadas de congregación y ausencia de *R. typus* en las concentraciones de los lípidos ($p = 0.0025$), proteínas ($p = 0.00082$) y carbohidratos ($p = 3.2\text{e-}05$). En temporada de ausencia, se registraron altas concentraciones de proteínas ($139.35 \pm 78.90\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$), medias de lípidos ($46.97 \pm 49.81\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$) y bajas de carbohidratos ($3.08 \pm 1.86\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$). Asimismo, en temporada de presencia la concentración más alta fue la de las proteínas ($264.94 \pm 122.32\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$), seguida por la de los lípidos ($88.55 \pm 40.27\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$) y la de los carbohidratos ($5.64 \pm 1.88\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$); lo cual coincide con lo registrado en el zooplancton. En el tejido subdérmico de *R. typus*, se encontraron altas concentraciones de proteínas ($91.53 \pm 3.87\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$) y bajas concentraciones de lípidos ($8.81 \pm 0.72\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$) y carbohidratos ($4.79 \pm 0.50\text{ mg g}^{-1}\text{ ps}$). Los individuos de *R. typus* con mayor concentración de lípidos y proteínas en el tejido subdérmico se encontraron a mediados de la temporada de congregación de la especie en la Bahía de La Paz, en los meses de diciembre y enero. La concentración de lípidos en este tejido fue 2.2 veces mayor que lo registrado en Australia y 2 veces menor que lo registrado en Mozambique. La temporada de tiburón ballena en la Bahía de La Paz parece estar sincronizada con los altos niveles de biomasa del zooplancton y el contenido de proteínas de éste. El contenido energético de las presas potenciales del tiburón ballena parece ser suficiente para satisfacer la ración diaria de la especie.

Abstract

La Paz Bay is established as a protected area for whale sharks (*Rhincodon typus*). This species can mainly be found in this area from October to April, when it becomes a source of economic income due to the great touristic interest in it. In this study, we aimed to determine the nutritional contribution of zooplankton to whale sharks during their seasonal aggregation in La Paz Bay, specifically its value in macronutrients (lipids, proteins and carbohydrates). Samplings were collected during three aggregation seasons of *R. typus*, as well as in the species' absence. Zooplankton samples (n = 93) were collected by surface trawls with a 505 μm mesh plankton net for 5 minutes. Whale shark subdermal tissue biopsies (n= 40) were obtained with a Hawaiian harpoon with a modified tip. The analysis of zooplankton biomass (ml/1000 m^3) and identification by taxonomic groups were also performed. In the 2018 aggregation season, the zooplankton community was dominated by copepods; while in the absence of *R. typus* it was dominated by cladocerans. In 2019, copepods were dominant in both seasons (absence and presence of whale sharks). There was significant difference between seasons in lipid (p = 0.0025), protein (p = 0.00082) and carbohydrates (p = 3.2e-05) concentrations in the zooplankton. In the absence season, high protein concentration ($139.35 \pm 78.90 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$) was found, followed by moderate lipid concentration ($46.97 \pm 49.81 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$) and low carbohydrate concentration ($3.08 \pm 1.86 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$). Likewise, in the presence season, proteins had the highest concentration ($264.94 \pm 122.32 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$), followed by lipids ($88.55 \pm 40.27 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$) and carbohydrates ($5.64 \pm 1.88 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$). The results coincide with reports in the literature. Subdermal tissue of whale sharks was high in protein ($91.53 \pm 3.87 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$) and low in lipid ($8.81 \pm 0.72 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$) and carbohydrate ($4.79 \pm 0.50 \text{ mg g}^{-1} \text{ dm}$). Whale shark individuals with higher protein and lipid content, in their subdermal tissue, were found at middle aggregation season, in the months of December and January. The lipid content of sub-dermal tissue of the sampled whale sharks was higher (2.0 fold) than the values recorded for the same species in Australia and lower (2.2 fold) than the values recorded in Mozambique. The whale shark season in La Paz Bay appears to be synchronized with the high levels of zooplankton biomass and zooplankton protein content in the bay. The energy content of their potential preys appears to be sufficient to meet whale sharks daily ration.

1. Introducción

El tiburón ballena, *Rhincodon typus* (Smith, 1828), inconfundible por su atractivo, gran tamaño y el diseño en su piel, pertenece a la familia Rhincodontidae y al género *Rhincodon*. Según registros en Taiwán, la especie puede alcanzar los 20 m de longitud total (Chen *et al.*, 2002) y las 42 toneladas de masa corporal (Hsu *et al.*, 2014). Hay mucho desconocimiento sobre su reproducción, pero se sabe que es una especie vivípara aplacentaria debido a la captura de una hembra grávida con alrededor de 300 embriones en las costas de Taiwán (Joung *et al.*, 1996). Esta especie se presenta comúnmente en aguas con temperaturas entre 26.8 °C y 30.2 °C y salinidad entre 34 y 35 (Iwasaki, 1970). Aunque por lo general se encuentra en la zona epipelágica, se conoce que puede llegar hasta 1928 m de profundidad (Tyminski *et al.*, 2015). Su distribución es circunglobal, en mares tropicales y subtropicales (Rowat & Brooks, 2012) y es altamente migratoria por lo cual se hace difícil saber sus rutas y movimientos.

En el mundo, existen varios sitios de agregación de *R. typus*, en su gran mayoría costeros, donde la especie está en búsqueda de productividad secundaria, como desove de peces y mayor abundancia de zooplancton (Rowat & Brooks, 2012) y posiblemente refugio. En México, existen varias zonas de agregación de tiburón ballena y se encuentra la más grande, hasta ahora, de las conocidas en el mundo, en la costa de Yucatán (Norman *et al.*, 2017). En el Golfo de California, las zonas más frecuentes donde se avista *R. typus* son Bahía de Los Ángeles, Bahía de La Paz y San José del Cabo (Wolfson, 1987; Nelson & Eckert, 2007; Ramírez-Macías *et al.*, 2012; Ketchum *et al.*, 2013).

El tiburón ballena recibe una gran atención en todo el mundo debido al turismo basado en la actividad de observación y nado con la especie. Es un tipo de turismo considerado altamente lucrativo, por lo que el aprovechamiento no extractivo de esta especie constituye una importante fuente de ingresos económicos para las comunidades cercanas a los sitios de agregación. La Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) cataloga a *R. typus* como una especie amenazada, lo que limita la realización de estudios biológicos de esta especie. Por este motivo los métodos de investigación deben basarse en un número limitado de muestras y ser lo menos invasivos posible. Es por esto que la gran mayoría de las investigaciones se hacen con base a la dieta de la especie.

El tiburón ballena es una de las tres especies existentes de tiburones que se alimentan por filtración. Su dieta se constituye de una amplia variedad de organismos zooplanctónicos como copépodos, cladóceros, eufáusidos, decápodos, huevos de peces y peces pequeños (Compagno, 2001). Se considera una especie oportunista debido a que sus migraciones están altamente relacionadas con procesos de alta productividad (Coleman, 1997) y cambios

de temperatura en las masas de agua (Sequeira *et al.*, 2012).

El cambio climático, la contaminación, así como otros factores antropogénicos están afectando los nutrientes del zooplancton en varios sistemas marinos (Bopp *et al.*, 2001). Se han registrado incrementos en las abundancias de grupos gelatinosos como los tunica-dos, cnidarios y ctenóforos en varios ecosistemas; Golfo de México, Mar Mediterráneo, la Corriente de Benguela, entre otros (Mills, 2001). Estos grupos están compuestos principal-mente de agua y tienen pocos niveles de nutrientes (Jaspers *et al.*, 2015). Además, las altas temperaturas debidas al calentamiento global desestabilizan la columna de agua, afectando consigo varias características del zooplancton, tales como la composición, la abundancia y la transferencia de energía entre los niveles tróficos (Richardson, 2008). Gasca & Suárez (1996) señalan la importancia de estudiar el zooplancton, tanto su cuantificación como su identificación ya que; debido a su corto ciclo de vida, los organismos zooplanctónicos son capaces de reaccionar rápidamente a los cambios ambientales y por lo tanto son indicadores de las afectaciones en las masas de agua.

Además, entre las múltiples funciones que tiene el zooplancton está la de transformar y transferir la energía sintetizada por el fitoplancton a niveles superiores de la red trófica acuática (Richardson, 2008). Las migraciones y movimientos de los organismos marinos de altos niveles tróficos están sincronizados con las variaciones estacionales de la produc-tividad primaria ya que así suplen sus necesidades alimenticias (Ji *et al.*, 2010), por lo que un desajuste en tiempo y espacio entre los diferentes niveles tróficos traería consigo una afectación en el alimento disponible y en los niveles tróficos dependientes de este alimento (Edwards & Richardson, 2004).

Debido a su gran tamaño y al ser altamente migratorio, *R. typus* necesita grandes cantidades de zooplancton para satisfacer sus necesidades metabólicas de energía, aproxi-madamente 14931 kJ/día para individuos de 4.45 m y 28121 kJ/día para individuos de 6.22 m (Motta *et al.*, 2010). Se cree que similar al tiburón peregrino *Cetorhinus maximus*, el tiburón ballena migra entre cuencas oceánicas de alta productividad para alimentarse, evitando así la pérdida de energía (Sims, 1999; Motta *et al.*, 2010).

En este estudio se propuso estimar la calidad nutricional de la dieta de *R. typus* al analizar bioquímicamente el contenido de macronutrientes (lípidos, proteínas y carbohi-dratos) de sus presas potenciales, así como el aporte energético que éstas brindan, para así determinar la contribución del zooplancton a los requerimientos alimenticios de *R. typus*.

2. Antecedentes

Ramírez-Macías *et al.* (2012) estudiaron la población de *R. typus* en el Golfo de California, catalogándola como pequeña a una escala local (Bahía de La Paz y Bahía de Los Ángeles) debido a que el número de individuos de *R. typus* fue menor a lo encontrado en otros sitios de agregación fuera de México. Los autores encontraron que, en Bahía de La Paz, sólo los juveniles de tamaño pequeño (4-5 m) presentaban fidelidad al sitio. Al parecer, cada año los individuos de tiburón ballena se congregan en Bahía de Los Ángeles y luego migran a Bahía de La Paz, buscando refugio y alimento en ambos casos. Debido a que la mayoría de los individuos sólo se observan una vez en las dos bahías, la tasa de mortalidad fuera de éstas pudiera ser alta o los individuos pudieran estar en aguas adyacentes a estas bahías (Ramírez-Macías *et al.*, 2012).

Ketchum *et al.* (2013) señalan que el tiburón ballena en la Bahía de La Paz presenta una segregación por talla, en la que los individuos juveniles están cerca de la costa y tienen preferencias por niveles altos de biomasa y estructura zooplanctónica específica (grupo de copépodos) y condiciones hidrográficas que favorecen todo lo anterior. En cambio, los adultos se distribuyen en áreas más oceánicas y buscan específicamente una estructura zooplanctónica (estadios larvarios de *N. simplex*) en vez de altos volúmenes de biomasa de zooplancton. Además, Ketchum *et al.* (2013) consideran que la Bahía de La Paz es un área de crianza secundaria y área de crianza protegida para el tiburón ballena.

Anteriormente, los juveniles de *R. typus* se agregaban de agosto a noviembre cada año (Wolfson, 1987; Clark & Nelson, 1997; Ketchum-Mejía, 2003). Sin embargo, hace más de una década estos se agregan más en los meses de otoño a primavera (Ramírez-Macías *et al.*, 2012; Whitehead *et al.*, 2019), lo cual pudiera estar relacionado con cambios oceanográficos y/o cambios en la abundancia de zooplancton en esta zona (Ramírez-Macías *et al.*, 2012). Whitehead *et al.* (2019) encontraron altas correlaciones en avistamientos de tiburón ballena en las costas de El Mogote, entre diferentes temporadas de presencia de la especie en la Bahía de La Paz; indicando algunos sitios críticos para su avistamiento. En particular esta parte sur de la bahía es influenciada constantemente a lo largo del año por los nutrientes de la laguna costera Ensenada de La Paz (Obeso Nieblas, 2003). Las lagunas en general tienen alta productividad y son depósitos de diversidad biológica en el zooplancton (Souza *et al.*, 2011).

El número de individuos de tiburón ballena que se congregan en la zona varía entre temporadas, siendo 70 el número aproximado (Ramírez-Macías *et al.*, 2012). Aunque Whitehead *et al.* (2019) encontraron que en tres temporadas consecutivas (2015-2016, 2016-2017, 2017-2018) el número de individuos de *R. typus* varió entre 73 y 129.

En la Bahía de La Paz, son varios los trabajos que se han hecho con respecto a la dieta de *R. typus*. En cuanto a sus presas preferidas, el género *Acartia* de los copépodos ha sido registrado como alimento principal del tiburón ballena por varios autores (Clark & Nelson, 1997; Hacohe-Domené, 2004), lo que coincide con lo reportado por (Palomares-García, 1996), quien menciona que la elevada densidad de copépodos en las zonas sur y sureste de la bahía corresponden a la especie *Acartia clausi* durante el otoño. Ketchum-Mejía (2003) encontró que durante la primavera las larvas de los eufáusidos y las larvas de los gasterópodos eran el principal alimento del tiburón ballena; mientras los copépodos lo fueron en otoño, en la Bahía de La Paz y zonas adyacentes en el suroeste del Golfo de California

Son pocos los estudios referentes al análisis proximal en zooplancton de aguas tropicales o subtropicales (Goswami *et al.*, 1981; López-Cortés *et al.*, 1999; Jagadeesan *et al.*, 2010). Goswami *et al.* (1981) determinaron que las proteínas eran el constituyente bioquímico principal en las muestras de zooplancton recolectadas en el mar de Andamán en India. La concentración de proteína era alta en todos los grupos del zooplancton, excepto en aquellos con altos contenidos de agua como los tunicados y ctenóforos. Los niveles de lípidos y carbohidratos fueron bajos.

López-Cortés *et al.* (1999) estudiaron la composición química del zooplancton de la región central del Golfo de California y obtuvieron concentraciones de estos macronutrientes dentro de los intervalos reportados para zonas tropicales y subtropicales (Tabla: 8). En invierno, encontraron niveles más altos de proteínas y de lípidos que en otras temporadas; por lo que existe una variabilidad estacional de nutrientes en la región central del Golfo de California. Esto se debe a que la calidad nutricional varía según la composición de los grupos del zooplancton, ya que diferentes organismos almacenan cantidades variables de componentes bioquímicos (Jaspers *et al.*, 2015). En el zooplancton tropical, las proteínas se encuentran en mayor abundancia debido a que no existen grandes reservas de lípidos y carbohidratos a causa del suministro constante de alimentos fitoplanctónicos (Goswami *et al.*, 1981).

En cuanto a los estudios que analizan la composición bioquímica del zooplancton en áreas de congregación de *R. typus*, en Yucatán, Motta *et al.* (2010) encontraron que la proteína era el macronutriente con más alta concentración.

En Mozambique, Rohner *et al.* (2013) estudiaron los ácidos grasos tanto en zooplancton como en tejido subdérmico de *R. typus* y sus resultados indican que, en zonas costeras los tiburones ballena se alimentan cerca de la costa tanto en el día como en la noche; mientras que cuando la especie está migrando o se encuentra en aguas oceánicas, se alimenta en las profundidades.

Sin embargo, se cree que, en sus migraciones, los condricios pasan por períodos de ayuno para así reservar energía y mantener lípidos suficientes para su flotabilidad en la columna de agua (Ballantyne, 2015). Además, existen evidencias que tiburones ballena silvestres pueden tener ayunos significativos (Wyatt *et al.*, 2019).

Couturier *et al.* (2013) compararon los ácidos grasos en tejido muscular de *M. alfredi* y tejido subdérmico de *R. typus* en el sur de Mozambique y al este de Australia; y determinaron que debido a la similitud en ácidos grasos entre estos tejidos, el tejido subdérmico podría ser adecuado para obtener información sobre la dieta de estos organismos planctívoros.

En Ningaloo, Australia, los tiburones ballena al igual que otros organismos planctívoros, se congregan cada año entre los meses de marzo a junio, temporada que coincide con niveles nutricionales altos de zooplancton (Sleeman *et al.*, 2010). También en Australia, Marcus *et al.* (2016) reportaron una concentración de lípidos en tejido subdérmico de *R. typus* menor que lo registrado en Mozambique (Couturier *et al.*, 2013; Rohner *et al.*, 2013), sugiriendo que esto se debía a la diferencia en productividad primaria entre las zonas.

Justificación

La presencia de *R. typus* en La Bahía de La Paz, es un indicador del estado del ecosistema. Debido a que el zooplancton proporciona una conexión fundamental entre los productores primarios y los consumidores de niveles tróficos más altos, el valor nutricional del zooplancton debe ser óptimo para sostener no sólo a estos grandes tiburones filtradores, sino también a otros organismos en la red alimentaria. Un desequilibrio en el ambiente, así como un cambio en nutrientes podría afectar negativamente a los consumidores. Es por esto que en el presente estudio se cuantifican los macronutrientes (lípidos, proteínas y carbohidratos) en la dieta del tiburón ballena, para así obtener más información acerca de la congregación estacional de esta especie de tiburón filtrador en la Bahía de La Paz. Del mismo modo, al analizar la dieta potencial de este tiburón, la composición bioquímica de ésta y la del tejido subdérmico de *R. typus*, se intentará dilucidar el aporte nutricional del zooplancton al tiburón ballena en la Bahía de La Paz. Se espera que el nivel de los macronutrientes en el zooplancton sea más alto en época de congregación de *R. typus* en la bahía y que haya un incremento en la concentración de macronutrientes en el tejido de esta especie de tiburón.

Objetivo General

Determinar el aporte nutricional del zooplancton al tiburón ballena durante la temporada de avistamiento en Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.

Objetivos Específicos

1. Analizar la biomasa y composición del zooplancton por grandes grupos taxonómicos.
2. Determinar la variación de los macronutrientes del zooplancton entre temporadas de presencia y ausencia del tiburón ballena.
3. Determinar la variación de los macronutrientes en el tejido subdérmico del tiburón ballena durante la temporada de avistamiento.
4. Comparar la densidad energética disponible en el zooplancton y la necesidad energética del tiburón ballena.

3. Material y Métodos

3.1. Área de estudio

La Bahía de la Paz está ubicada en la costa oriental de la península de Baja California entre los 24° 10' y 24° 47' de Latitud Norte y 110° 20' y 110° 44' de Longitud Oeste (Fig. 1), zona caracterizada por ser desértica, con evaporación anual mayor a la precipitación (Obeso-Nieblas & Jiménez-Illescas, 1989). La bahía tiene una orientación NO-SE, con 80 km de largo y 35 km de ancho. Es influenciada por el Golfo de California, con aguas de alta salinidad ($S > 35$) y de temperaturas mayores a los 18 °C (Reyes Salinas, 1999), con el cual se comunica a través de la apertura al noreste y del Canal de San Lorenzo. La bahía se encuentra delimitada al norte por la isla de San José, al oriente por las islas Espíritu Santo y La Partida y al sur por la barra de arena El Mogote (Cruz-Orozco *et al.*, 1996). La parte sur de la bahía es considerada somera, con profundidades hasta 10 m, mientras que en el norte de la bahía la profundidad puede llegar hasta los 450 m (Obeso-Nieblas *et al.*, 2004).



Figura 1. Área de estudio: Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.

La Bahía de La Paz se caracteriza por tener dos estaciones transicionales (primavera y otoño) y dos principales (verano e invierno). En verano, estación donde las temperaturas ambientales son máximas, predominan los vientos procedentes del sureste con velocidades moderadas. A consecuencia de esto se encuentra una estratificación en la columna de agua y una termoclina a gran profundidad. En invierno, estación donde la temperatura ambiental es mínima, predominan los fuertes vientos del noroeste (Jiménez-Illescas *et al.*, 1994; Jiménez-Illescas, 1996; Obeso Nieblas, 2003). La Bahía de La Paz se considera como una zona de elevada productividad fitoplanctónica, la cual está relacionada directamente con la dinámica de la columna de agua (Reyes-Salinas *et al.*, 2003).

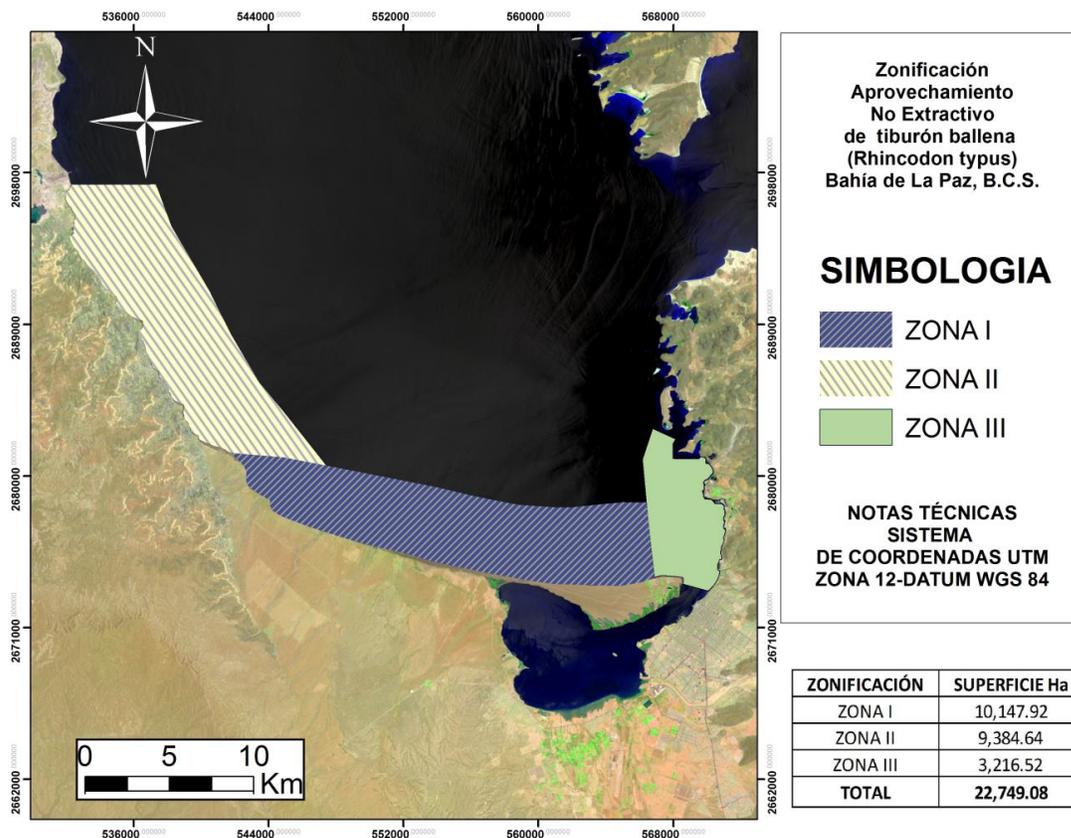


Figura 2. Zona de aprovechamiento no extractivo de tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en La Bahía de La Paz, B.C.S. (SEMARNAT, 2018).

En noviembre 2018, la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales estableció una porción de la bahía como Área de Refugio para *Rhincodon typus*. Dicha área tiene una superficie de 22749.08 hectáreas y está subdivida en tres zonas (Fig. 2).

3.2. Trabajo de campo

El muestreo se realizó en la costa norte de El Mogote (zona 1 del área protegida) debido a que es la zona donde más tiburones ballena juveniles se avistan en cada temporada (Ketchum-Mejía, 2003; Whitehead *et al.*, 2019). Se intentó realizar los muestreos mensualmente; sin embargo, debido a las condiciones ambientales, hubo meses donde no fue posible realizarlos. Se trató de compensar esto realizando dos muestreos en meses con condiciones climáticas óptimas. Todos los muestreos se realizaron de día entre 9 AM y 2 PM ya que de acuerdo al plan de manejo se prohíbe navegar por el área durante la noche.

3.2.1. Recolección de muestras de zooplancton

Las muestras de las presas potenciales fueron obtenidas tanto en épocas de ausencia de tiburón en la bahía como en época de congregación de la especie. Se recolectaron muestras de zooplancton de marzo a noviembre 2018 y de mayo 2019 a marzo 2020, abarcando así temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena en la Bahía de La Paz.



Figura 3. Puntos de recolección de zooplancton en las costas de El Mogote. En rojo: puntos previamente fijados (A, B, C y D) en temporada de ausencia de *R. typus*. En azul: puntos en temporada de presencia de *R. typus*.

En el 2018 se recolectó el zooplancton sólo en los puntos previamente fijados A, B, C y D (Fig. 3) durante todo el muestreo. En el 2019-2020, en los meses de ausencia de tiburón ballena, se recolectó el zooplancton en los puntos fijos. Sin embargo, una vez iniciada la temporada de tiburón ballena las recolecciones de zooplancton se realizaron donde estuvieron alimentándose los tiburones. Como resultado, en ausencia del tiburón ballena, las muestras de zooplancton se obtuvieron en cuatro puntos de muestreo (representados en rojo) y en presencia del tiburón se obtuvieron en diferentes sitios a lo largo del área de estudio (representados en azul) (Fig. 3).

Las muestras de zooplancton se recolectaron haciendo arrastres superficiales de 5 min, a una velocidad de 1.5 a 2 nudos. Se utilizó una red con una abertura de malla de 500 μm y un diámetro de boca de 0.6 m. Para medir el flujo de agua que entraba por la boca de la red se utilizó un flujómetro digital (2030R, General Oceanics).

Cada recolecta fue lavada con agua de mar y luego fue dividida equitativamente en dos contenedores de plástico previamente etiquetados. Una parte se fijó con formol al 4% neutralizado con borato de sodio para identificación de la composición del zooplancton y la otra se conservó en hielo para posteriormente congelarla a $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el laboratorio en CICIMAR. Cuando la biomasa no fue abundante, se realizó un segundo arrastre en la misma ubicación geográfica para tener suficiente muestra. Los frascos estaban cubiertos con papel aluminio para evitar el acceso de luz.

En presencia de tiburones ballena en el área, se recolectaba el zooplancton lo más cerca posible a éstos. Cuando se estaban alimentando verticalmente, se hacían arrastres circulares alrededor de la especie; cuando se estaban alimentando mientras nadaban, se hicieron recolectas siguiendo su rumbo. En cada arrastre, se tomaron las lecturas inicial y final del flujómetro, así como las coordenadas geográficas utilizando un GPS.

3.2.2. Obtención de muestras de tejido subdérmico de tiburón ballena

Se obtuvieron muestras de tejido subdérmico de tiburón ballena en tres temporadas (2016-2017, 2017-2018 y 2019-2020) de congregación en la Bahía de La Paz. Este tipo de tejido es la mayor proporción de tejido que se puede obtener de manera no invasiva.

Un investigador a nado y con la ayuda de un snorkel extrae las biopsias del lado izquierdo del tiburón en la base de la primera aleta dorsal del tiburón. De esta manera, se podía determinar rápidamente si un tiburón había sido muestreado recientemente y así evitar tomar biopsias del mismo animal en un intervalo de pocos días. Se utilizó un arpón hawaiano con una punta modificada de aproximadamente 9 cm de largo y 8 mm de diámetro, obteniendo biopsias de aproximadamente 7 cm de largo y peso entre 1.5 y 2 g.

Cuando se recolectó la biopsia del tiburón ballena, se registró la ubicación (utilizando un GPS), la fecha y la hora. La longitud total de cada tiburón se estimó con respecto al tamaño de la embarcación. Se determinó el sexo por la ausencia o presencia de gonopterigos y se fotografió la parte entre la aleta dorsal y la quinta branquia del lado izquierdo de cada tiburón para posteriormente identificarlo en una base de datos. Además, se tomaron fotografías de cualquier herida o marca que pudiera ayudar a reconocer al tiburón. Las biopsias se lavaron con agua destilada para eliminar la sal y luego se insertaron en tubos eppendorf previamente etiquetados. A continuación, se conservaron en hielo para posteriormente congelarlas a $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el laboratorio en CICIMAR.

Este estudio se condujo bajo el permiso con número de oficio SGPA/DGVS/9897/19 proporcionado por la Dirección General de Vida Silvestre de la Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental de la SEMARNAT.

3.3. Trabajo de laboratorio

3.3.1. Composición y biomasa del zooplancton mixto

En el Laboratorio de Recepción y separación de muestras de zooplancton del CICIMAR, se retiraron las muestras con formol y se lavaron con agua para eliminar sus residuos. Luego se midió la biomasa del zooplancton de cada muestra utilizando el método de volumen desplazado por peso húmedo (Beers, 1976). Posteriormente se llevó cada muestra a un volumen estándar de 150 ml, al cual se le extrajo una alícuota de 5 ml, utilizando una pipeta Hensen Stempel. Cada alícuota se colocó en una caja Petri con una cuadrícula de 4 x 4; se identificó y se contabilizó el zooplancton por grandes grupos taxonómicos, utilizando un microscopio estereoscopio, literatura especializada (Smith & Johnson, 1977; Todd *et al.*, 2009) y un contador manual. Una vez terminado el análisis, se eliminó el agua de las muestras y se devolvieron al formol para continuar su conservación.

3.3.2. Preparación de las muestras para el análisis de macronutrientes

El análisis de macronutrientes se realizó en el laboratorio de Bioquímica Fisiológica del CIBNOR. Se utilizó la misma metodología para las muestras de zooplancton y de tejido subdérmico de tiburón ballena. Todas las muestras fueron conservadas en un ultra congelador (Fisher Scientific, L813U030, Ohio-USA) a no más de -50 °C de temperatura. Una vez congeladas, se colocó Parafilm, con pequeñas perforaciones, en la boca del tubo eppendorf, para dejar salir el vapor dentro del tubo y se congelaron nuevamente.

A continuación, las muestras fueron liofilizadas, para esto se colocaron en frascos diseñados para liofilizadora (VirtTis, BenchTop 3.5, NY-USA), a una temperatura máxima de -80 °C y a una presión máxima de 100 μ Torr constante entre 16 y 18 horas para sublimar toda el agua correctamente. Ya deshidratadas, se retiró el Parafilm y se pesaron aproximadamente 0.02 g de cada muestra en un tubo eppendorf de 2 ml, en una balanza analítica (Balanza Ohaus, AP250-D, NJ-USA), registrando previamente el peso del tubo y los datos de la muestra. Posteriormente, con ayuda de perlas de acero inoxidable y agitación mecánica de un homogeneizador (MPI, Fast Prep-24, CA-USA), el tejido fue desintegrado lo más posible. A continuación, se rehidrataron con agua (1 ml por 0.02 g de muestra seca).

Las muestras se colocaron una vez más en el homogeneizador (MPI, Fast Prep-24, CA-USA) hasta que se obtuvo una solución homogénea (homogenizado). Los homogenizados de las muestras fueron mantenidos a bajas temperaturas hasta su análisis correspondiente.

3.3.3. Proteínas

Para obtener la concentración de proteínas se utilizó la técnica del Ácido Bicinconínico o BCA (Smith *et al.*, 1985). Se pipeteó una alícuota de 25 μl en un minitubo de cada muestra homogenizada, se agregaron 500 μl de NaOH 0.1 N y se dejó digerir durante 2 horas. Una vez terminado el tiempo, se agitó el minitubo en un vortex y se recuperaron 25 μl en una microplaca (ELISA). A continuación, se agregaron 200 μl del reactivo BCA (Sigma, BCA1) y se incubó a 60°C durante 15 minutos.

Una vez terminado el proceso, se leyó la absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Termo, Multiskan spectrum, Vantaa-Finlandia) a 562 nm. Se utilizó como curva de calibración una solución estándar con una concentración de 1 mg ml⁻¹ de albúmina bovina (Sigma, P0914), la cual se diluyó en proporción 1:2 en solución salina hasta tener concentraciones, de 1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.0625, 0.03125 y 0.015625 mg ml⁻¹ de proteína y solución salina como blanco. Esta curva de calibración se fabricó y se hizo reaccionar a la misma vez que las alícuotas de muestra.

3.3.4. Lípidos

Para obtener la concentración de lípidos totales se utilizó la técnica de la sulfafosfovainillina de Barnes & Blackstock (1973). En un minitubo se colocó una alícuota de 25 μl del homogenizado de cada muestra, se agregaron 250 μl de H₂SO₄ concentrado, se agitó y se incubó en baño maría a 90°C por 10 minutos. Posteriormente se enfriaron los tubos en un baño de hielo y a continuación se agitaron. De cada tubo se extrajeron 20 μl y se colocaron en cada pozo de una microplaca (ELISA). A continuación, se agregó la solución reactiva (fosfovainillina al 0.2 % en ácido fosfórico al 80 %) y se incubó durante 40 minutos a temperatura ambiente.

Una vez terminada la incubación, se tomó la lectura de absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Termo, Multiskan spectrum, Vantaa-Finlandia) a 540 nm. Se utilizó como curva de calibración una solución estándar con una concentración de 22.5 mg ml⁻¹ de lípidos (Lin-Trol, Sigma L2648), la cual fue diluida en proporción 1:2, en 1 ml de solución salina, hasta tener concentraciones de 11.25, 5.625, 2.812, 1.406, 0.7031, 0.3115 y 0.1757 mg ml⁻¹ de lípidos y solución salina como blanco. Esta curva de calibración se fabricó y se hizo reaccionar a la misma vez que las alícuotas de muestra.

3.3.5. Carbohidratos

La concentración de carbohidratos totales de cada muestra se obtuvo utilizando el método basado en [Roe et al. \(1961\)](#). Se tomó una alícuota de 100 μl del homogenizado de cada muestra y se le añadieron a cada una 100 μl de Ácido Tricloroacético (TCA) al 20 % para así precipitar las proteínas. Luego se centrifugó a 3600 rpm durante 10 minutos a 5°C y se recuperaron 25 μl del sobrenadante. A este último se le agregaron 250 μl de una solución de antrona (0.001 g de antrona en 1 ml de H_2SO_4 al 96 %).

Posteriormente se calentó en baño maría a 85 °C durante 10 minutos y se dejó enfriar en un baño de hielo. Se extrajeron 200 μl y luego fue colocada en un pozo de una microplaca (ELISA) y se leyó su absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Termo, Multiskan spectrum, Vantaa-Finlandia) a 620 nm. Se utilizó como curva de calibración una solución estándar de dextrosa (Sigma, D9434) con una concentración de 5 mg ml^{-1} de carbohidratos, la cual fue diluida en proporción 1:2, en 500 μl de TCA, hasta obtener concentraciones de 2.5, 1.25, 0.625, 0.3125, 0.1562, 0.0781 y 0.03906 mg ml^{-1} de carbohidratos. Esta curva de calibración se fabricó y se hizo reaccionar a la misma vez que las alícuotas de muestra.

3.4. Análisis de datos

3.4.1. Estandarización de la biomasa zooplanctónica

El volumen de biomasa húmeda de cada arrastre se tomó de la suma de las muestras congeladas y de las muestras preservadas en formol. Se realizó la estandarización de la biomasa húmeda a 1000 m^3 ([Ketchum-Mejía, 2003](#)) usando la siguiente fórmula:

$$B = \frac{b}{V} \cdot 1000 \quad (1)$$

Donde B = Biomasa estandarizada, b = Biomasa húmeda y V = Volumen (m^3) de agua filtrada en el lance. El cual se calculó de la siguiente manera:

$$V = \pi r^2 \cdot f \cdot d \quad (2)$$

Donde πr^2 = Área de la boca de la red, f = Factor de calibración del flujómetro y d = Diferencia entre las lecturas inicial y final del flujómetro.

3.4.2. Cuantificación de los grupos zooplanctónicos

Se realizó la cuantificación del número total de organismos de cada grupo zooplanctónico (Ketchum-Mejía, 2003) con la siguiente fórmula:

$$N = n \cdot a \quad (3)$$

Donde N = Total de organismos en la muestra original, n = Cantidad de organismos presentes en la alícuota y a = Fracción de la alícuota.

A continuación, se estandarizó a 1000 m^3 el número total de organismos:

$$N_{\text{estandarizado}} = \frac{N}{V} \cdot 1000 \quad (4)$$

Donde $N_{\text{estandarizado}}$ = Número de organismos en 1000 m^3 , N = Total de organismos en la muestra original y V = Volumen (m^3) de agua filtrada en el lance (Fórmula 2).

3.4.3. Concentración de macronutrientes

En cada análisis se utilizó la siguiente ecuación para calcular la concentración del macronutriente estudiado.

$$C = \frac{\text{Abs.Sol.Prob.} \cdot FD}{m \cdot p} \quad (5)$$

Donde C = Concentración (mg g^{-1}), Abs.Sol.Prob. = Absorbancia de la solución probada, FD = Factor de dilución, m = Pendiente, p = Peso de la muestra.

3.4.4. Análisis Estadísticos

Todos los análisis y gráficas se realizaron con el software R versión 3.4.3 (R Core Team, 2017). Se realizaron pruebas Post hoc Nemenyi con nivel de significación estadística ($p < 0.05$) e intervalo de confianza al 95 %, para analizar diferencias significativas entre los resultados obtenidos.

3.4.5. Densidad de Energía

La densidad de energía (kJ g^{-1}) de las presas potenciales se determinó indirectamente usando los valores publicados de 39.9 kJ g^{-1} para lípidos y 17.8 kJ g^{-1} para proteínas y carbohidratos (Schmidt-Nielsen, 1997).

4. Resultados

4.1. Zooplancton

Se recolectaron un total de 93 muestras de zooplancton. En el año 2018 se recolectaron 40 muestras entre los meses de marzo y noviembre; mientras que entre mayo 2019 y marzo 2020 se recolectaron 53 muestras. En ambos períodos (2018, 2019-2020) se tienen temporadas de ausencia (mayo a septiembre) y de congregación (octubre a abril) de tiburón ballena en la Bahía de La Paz. A manera de comparación entre las temporadas de ausencia y presencia del tiburón ballena, se decidió presentar los resultados por zonas donde realmente se encontró el tiburón. De ahí que los puntos fijos de muestreo se dividieron en dos zonas AB y CD (Fig. 4).

Finalmente, se decidió contrastar sólo los resultados de la zona AB, donde se encontró el mayor número de tiburones alimentándose. Esto coincide con la distribución reportada por [Whitehead et al. \(2019\)](#) quienes encontraron una mayor densidad de avistamiento de *R. typus* en esta zona. Los resultados correspondientes a la zona CD están presentados en el material complementario (Figuras 14 a 19 en el Anexo A).



Figura 4. Zonas de muestreo AB y CD.

4.1.1. Biomasa del zooplancton

Se separó la biomasa ($\text{ml}/1000 \text{ m}^3$) del muestreo por temporadas de ausencia y presencia del tiburón ballena en la Bahía de La Paz, en los años 2018 y 2019 (Fig. 5). En los dos años, la biomasa de zooplancton fue en promedio mayor en temporada de congregación de tiburón ballena que en temporada de ausencia de la especie. Al realizar una prueba Post-hoc Nemenyi con nivel de significación estadística $p < 0.05$ e intervalo de confianza del 95 %, se encontró diferencia significativa entre las temporadas de ausencia y presencia de cada año (Tabla 9 en el Anexo A).

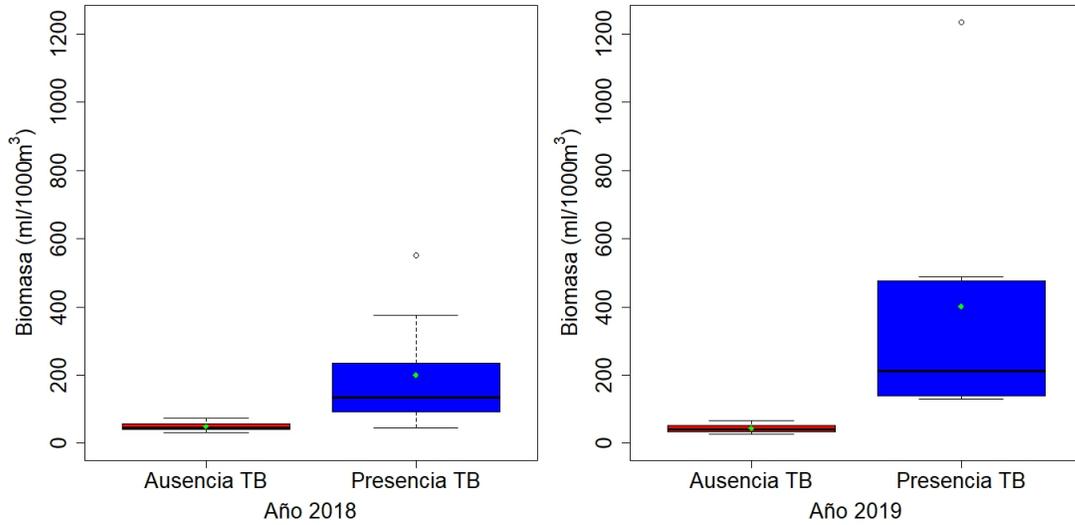


Figura 5. Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en los años 2018 y 2019 en la zona AB. El promedio está presentado en color verde.

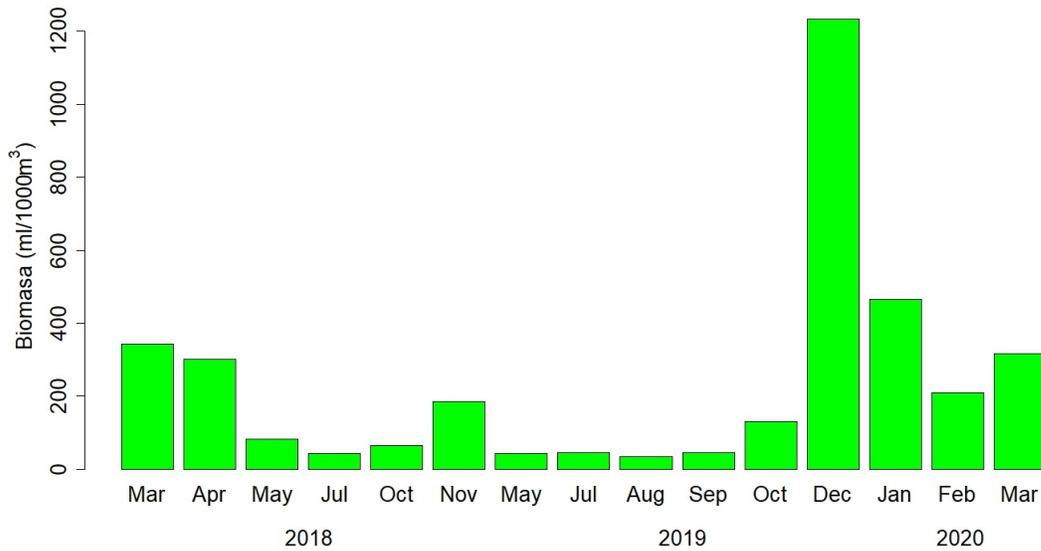


Figura 6. Biomasa (ml/1000 m^3) promedio mensual de zooplancton en los años 2018 a 2020 en la zona AB.

En la figura (6) se evidenciaron los cambios en la biomasa (ml/1000 m^3) durante los años 2018 - 2019 y principios del 2020. En los meses de temporada fría (marzo, abril, octubre y noviembre para el año 2018; octubre y diciembre para el año 2019; enero a marzo para el año 2020) se observó valores superiores a los niveles de biomasa registrados en los meses de temporada cálida (mayo, julio para el año 2018 y mayo a septiembre para el año 2019). Es en los meses de temporada fría cuando ocurre la congregación de *R. typus*

en la bahía. El mes de diciembre del año 2019 se registró el valor de biomasa más alto. En el mes de marzo 2020 se registró un valor similar de biomasa al del mes de marzo 2018.

4.1.2. Composición del zooplancton

Se analizó la composición taxonómica del zooplancton y se clasificó en grandes grupos; copépodos, decápodos, cladóceros, quetognatos, eufáusidos, hidrozoos y larvas de peces (Fig. 7). Los individuos del zooplancton que no formaron parte de los grupos antes mencionados se agruparon en un grupo llamado "otros".

En el año 2018, en los meses muestreados en época de avistamiento de tiburón ballena, los copépodos fueron el grupo dominante. Sin embargo, en abril, la composición cambió y estaba conformada principalmente por cladóceros. Se pudo observar cómo en los meses cálidos se presentó mayor variación en cuanto a los grupos encontrados.

Durante todo el período 2019-2020, el grupo de los copépodos se registró en mayor abundancia seguido por el grupo de los quetognatos. En el mes de octubre 2019 la abundancia de los copépodos y quetognatos fue muy similar; mientras que, en marzo 2020 los cladóceros fueron los más abundantes.

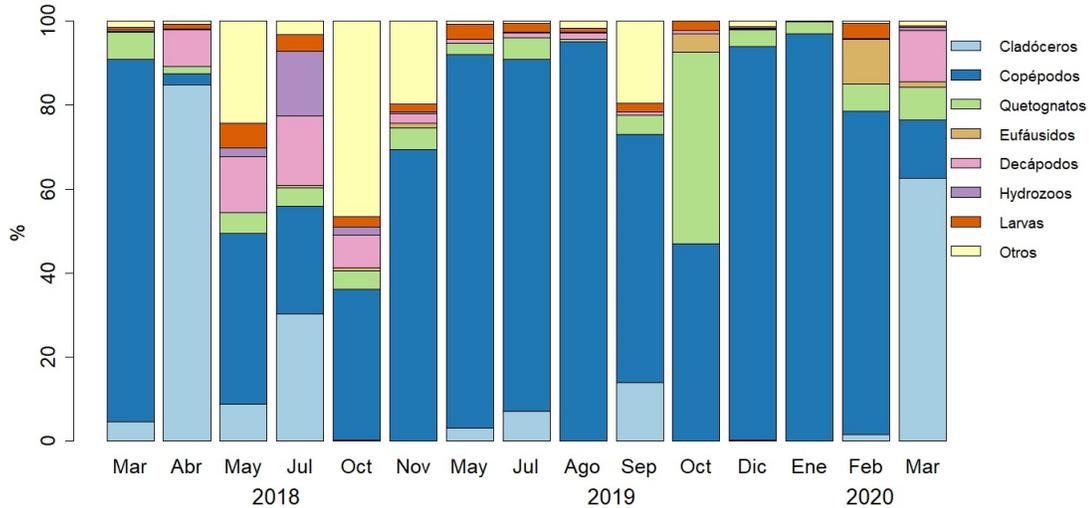


Figura 7. Composición mensual del zooplancton en los años 2018-2020 en la zona AB.

4.1.3. Macronutrientes en el zooplancton

Se analizó el nivel de lípidos, proteínas y carbohidratos del zooplancton hasta el mes de octubre 2019. En el zooplancton analizado, las proteínas se encontraron en mayor concentración, seguidas por los lípidos y los carbohidratos (Tabla 1).

Se encontraron diferencias significativas en la concentración (mg g^{-1}) promedio de macronutrientes, entre las temporadas de presencia y ausencia, teniendo la temporada de presencia los niveles más altos de macronutrientes en el zooplancton. (Tabla 2)

Tabla 1. Concentración (mg g^{-1}) (media \pm SD) y porcentaje de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton (peso seco) en la zona AB. n=33.

Macronutriente	Concentración	% peso seco
Lípidos	65.47 ± 26.69	6.55
Proteínas	188.21 ± 62.60	18.82
Carbohidratos	3.89 ± 1.90	0.39

Tabla 2. Concentración (mg g^{-1}) (media \pm SD) de macronutrientes en el zooplancton en temporada de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en la zona AB.

Macronutriente	Ausencia TB	Presencia TB
	n=18	n=15
Lípidos	46.97 ± 49.81 *	88.55 ± 40.27 *
Proteínas	139.35 ± 78.90 *	264.94 ± 122.32 *
Carbohidratos	3.08 ± 1.86 *	5.64 ± 1.88 *

* Diferencias significativas

Tabla 3. Concentración (mg g^{-1}) promedio de macronutrientes en el zooplancton en temporada de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en los años 2018 y 2019.

Macronutriente	2018		2019	
	Ausencia TB	Presencia TB	Ausencia TB	Presencia TB
Lípidos	80.72	90.55	30.09	60.52
Proteínas	180.81	270.83	118.62	182.59
Carbohidratos	5.13	5.87	2.05	2.49

La concentración más elevada de los tres macronutrientes se encontró en la temporada de presencia de *R. typus* en el año 2018 y la concentración menor de éstos se encontró en la temporada de ausencia del tiburón ballena en el año 2019. La concentración de carbohidratos en promedio fue aproximadamente el doble en el año 2018 con relación al año 2019 (Tabla 3).

Se realizó un Post hoc Nemenyi con un nivel de significación estadística $p < 0.05$ e intervalo de confianza del 95 % para determinar la variación en cada macronutriente, entre temporadas de ausencia y presencia de *R. typus* (Tabla: 10 en el Anexo A). Se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de los macronutrientes, entre las temporadas con presencia 2018 y ausencia 2019.

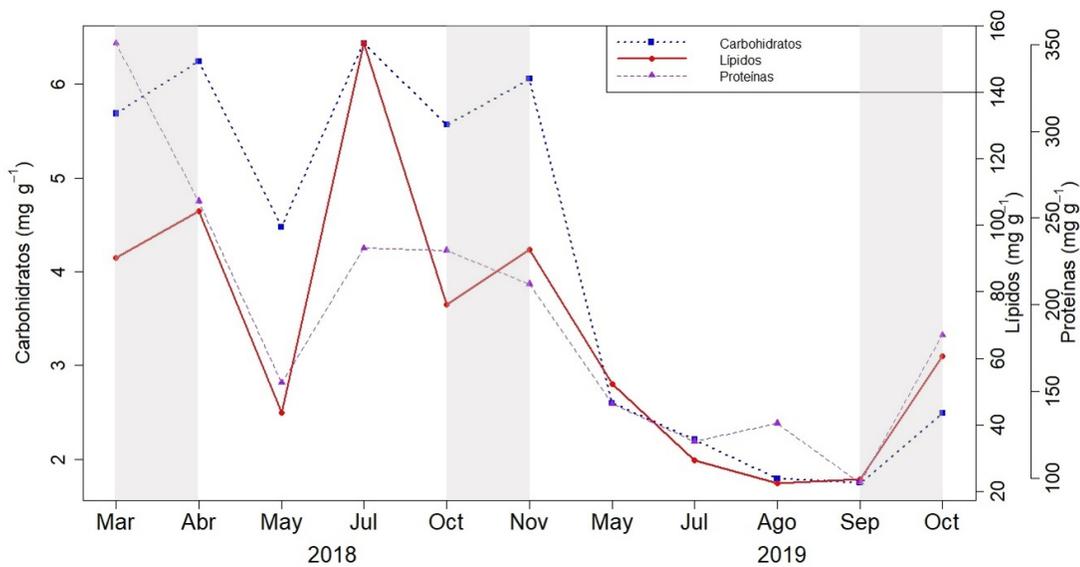


Figura 8. Concentración (mg g^{-1}) promedio de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton en los años 2018-2019 en la zona AB. Los meses de presencia de *R. typus* en la zona están representados en gris.

En la figura 8 se puede observar que los lípidos y carbohidratos se comportan de una forma semejante. En general, los tres macronutrientes tienen una misma tendencia, pero el comportamiento de las proteínas difiere un poco de los otros macronutrientes.

En el año 2018, se observó una alta variación en las concentraciones de los macronutrientes. En los meses de temporada fría (marzo, abril, octubre y noviembre), correspondientes a la presencia de *R. typus* en la bahía, los tres macronutrientes presentaron valores de concentraciones altos.

En la temporada de presencia (meses sombreados en gris) de *R. typus* del año 2018, es en el mes de marzo donde se registró la más alta concentración de proteína. En la temporada de ausencia del tiburón ballena del año 2018, el mes cálido de julio presenta los

valores más altos en lípidos y carbohidratos. En este mes, se observó también un incremento en la concentración de proteínas en comparación con el mes de mayo del mismo año. Las concentraciones de los tres macronutrientes fueron más bajas en el mes de mayo, un mes caracterizado por ser cálido y donde ya no había presencia de *R. typus*.

En el año 2019, en los meses (mayo a septiembre) de ausencia de *R. typus*, las concentraciones de los tres macronutrientes estuvieron bajas. Sin embargo, una vez empezada la temporada de presencia (octubre) se puede apreciar una tendencia de los tres valores a incrementar.

En la temporada de ausencia del año 2019, las concentraciones de lípidos y carbohidratos están en los niveles más bajos en los meses cálidos de agosto y septiembre; mientras que la concentración de proteínas registró su valor más bajo en el mes de septiembre. En el 2019, la concentración de macronutrientes más alta registrado fue en el mes de octubre, justo a inicios de la temporada de congregación del tiburón ballena.

En los dos años, los valores más bajos en nutrientes se encontraron en los meses cálidos; excepto el mes de julio 2018 que presentó los valores más altos de lípidos y carbohidratos en todo el muestreo. Los meses donde las concentraciones estuvieron moderadas-altas corresponden a la temporada de presencia del tiburón ballena en la bahía.

4.2. Tiburón ballena

Se recolectaron 80 biopsias de tejido subdérmico de *R. typus*, en tres diferentes temporadas de congregación en la Bahía de La Paz. Se recolectaron 32 biopsias en la temporada 2016-2017, 28 biopsias en la temporada 2017-2018 y 20 biopsias en la temporada 2019-2020. La longitud total (LT) estimada de los tiburones ballena varió entre los 2.5 y 8 m (media: 5.2 ± 1.3 m). Un total de 53 individuos fueron machos, 22 hembras y a 4 individuos no se les pudo identificar el sexo (Tabla 4).

Tabla 4. Sexo y longitud total (LT) de *R. typus* en tres temporadas de congregación entre los años 2016 y 2020.

	Temporadas		
	2016-2017	2017-2018	2019-2020
Macho	23	19	11
Hembra	9	9	5
X*	0	0	4
LT (m)	2.5 - 8.0	3.0 - 7.0	3.0 - 6.5

* Sexo no identificado

4.2.1. Macronutrientes en tejido subdérmico de tiburón ballena

Se analizó el nivel de lípidos, proteínas y carbohidratos en el tejido subdérmico de los tiburones ballena muestreados hasta el mes de octubre 2019. En las biopsias recolectadas en las temporadas 2016-2017 y 2017-2018, los lípidos se encontraron en mayor concentración que las proteínas y los carbohidratos. Por lo contrario, en las biopsias recolectadas en la temporada 2019-2020, fueron las proteínas las que se encontraron en mayor concentración; mientras que los lípidos y carbohidratos se registraron en niveles bajos de concentración (Tabla 5).

Se realizó un Post hoc Nemenyi (Tabla 6), con un nivel de significación estadística $p < 0.05$ e intervalo de confianza del 95 %, para determinar la variación en cada macronutriente, entre temporadas de presencia de *R. typus* en la zona de estudio. Se encontraron diferencias significativas en la concentración de lípidos entre las tres temporadas. No hubo diferencias significativas en la concentración de proteínas entre las tres temporadas. Además, no se encontraron diferencias significativas en la concentración de carbohidratos entre las temporadas 2016-2017 y 2017-2018; pero sí entre estas dos temporadas y la temporada 2019-2020.

Tabla 5. Concentración (mg g^{-1}) promedio de macronutrientes en tejido subdérmico de *R. typus* en tres temporadas de congregación en los años 2016-2020.

Macronutriente	Temporadas		
	2016-2017 n= 32	2017-2018 n=28	2019-2020 n=5
Lípidos	92.08	131.07	8.81
Proteínas	59.96	91.80	91.53
Carbohidratos	1.97	2.68	4.79

Tabla 6. Niveles de significancia (p) de la comparación de diferencias en concentración (mg g^{-1}) de macronutrientes en tejido subdérmico de *R. typus* entre tres temporadas de congregación en los años 2016-2020.

Lípidos		
	2016-2017	2017-2018
2017-2018	0.022	-
2019-2020	0.006	4.2e-05

Proteínas		
	2016-2017	2017-2018
2017-2018	0.991	-
2019-2020	0.084	0.081

Carbohidratos		
	2016-2017	2017-2018
2017-2018	0.2029	-
2019-2020	0.0019	0.0373

En la figura 9 está representada la concentración (mg g^{-1}) de lípidos en tejido subdérmico de *R. typus* a lo largo de las temporadas 2016-2017 y 2017-2018.

Se puede apreciar que los patrones de las temporadas están invertidos. Se encontraron valores bajos en el mes de noviembre y enero en la temporada 2016-2017; mientras que en estos mismos meses se presentaron valores altos en la temporada 2017-2018. Además, en noviembre de la temporada 2016-2017, los valores fueron altos; mientras que en la temporada 2017-2018, el valor correspondiente a este mes fue bajo. En las dos temporadas, se pudo observar un aumento en la concentración de lípidos a mediados de la época de congregación (diciembre para la temporada 2016-2017 y enero para la temporada 2017-2018).

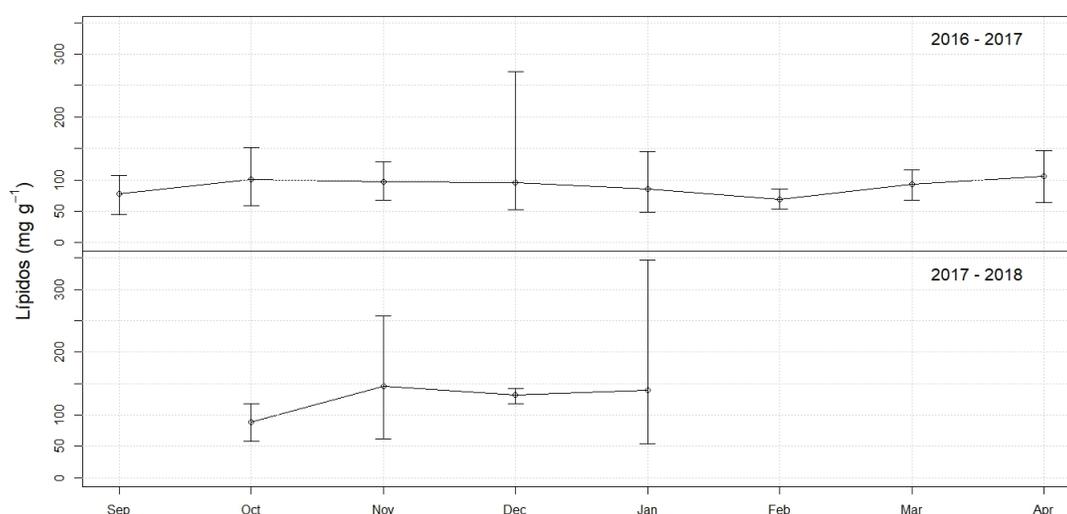


Figura 9. Concentración (mg g^{-1}) promedio y valores mínimos y máximos de lípidos en tejido subdérmico de *R. typus* por temporadas (2016-2017 y 2017-2018) en la Bahía de La Paz.

Esta tendencia de incrementar la concentración a mediados de temporada de presencia de *R. typus* se registró también en la concentración de las proteínas (Fig. 10).

Sin embargo, se registraron valores de concentraciones de proteínas más altos a mediados de la temporada 2017-2018 que a mediados de la temporada 2016-2017. Se pudo constatar también patrones invertidos en los meses de diciembre y enero; mientras que de diciembre 2016 a enero 2017 las concentraciones aumentaron, de diciembre 2017 a enero 2018 éstas disminuyeron.

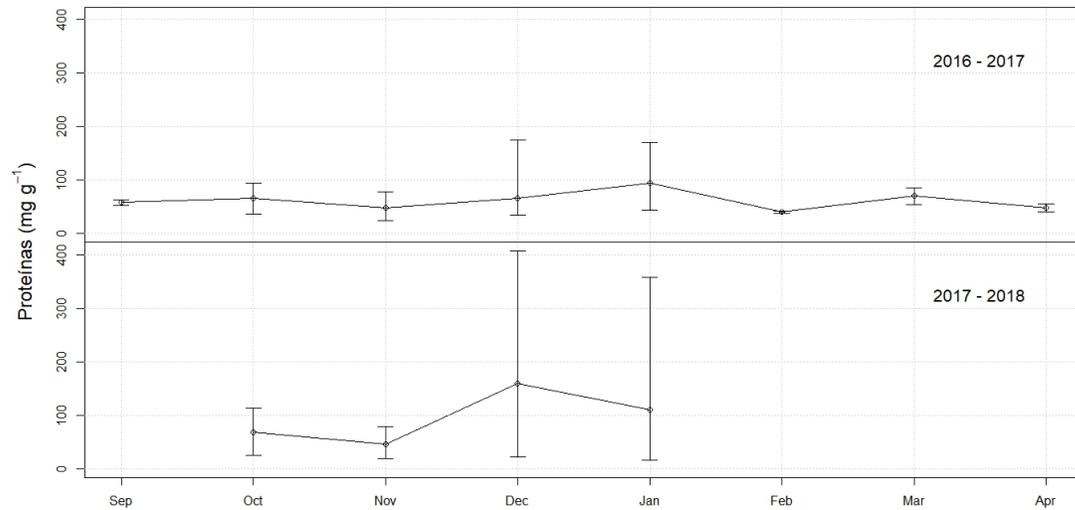


Figura 10. Concentración (mg g^{-1}) promedio y valores mínimos y máximos de proteínas en tejido subdérmico de *R. typus* por temporadas (2016-2017 y 2017-2018) en la Bahía de La Paz.

En cuanto a la concentración (mg g^{-1}) de carbohidratos en tejido subdérmico de *R. typus* durante estas dos temporadas, el patrón fue muy diferente a lo encontrado en los lípidos y proteínas. Se observó cambios durante las dos temporadas, además, en la temporada 2017-2018 se registró un patrón completamente invertido al de la temporada 2016-2017 (Fig.11).

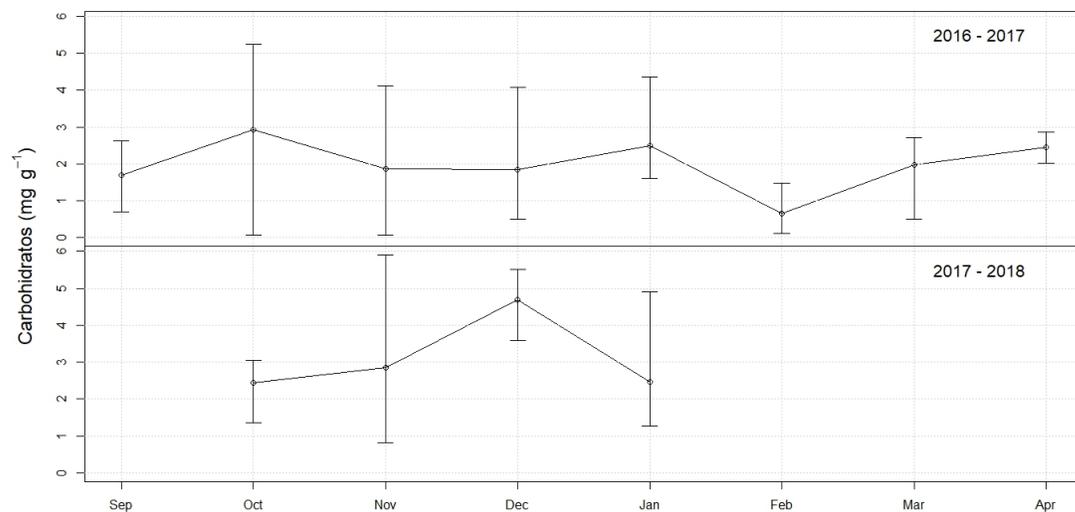


Figura 11. Concentración (mg g^{-1}) promedio y valores mínimos y máximos de carbohidratos en tejido subdérmico de *R. typus* por temporadas (2016-2017 y 2017-2018) en la Bahía de La Paz.

4.2.2. Densidad energética en el zooplancton y necesidad energética del tiburón ballena

La biomasa $g\ m^{-3}$ en peso seco de zooplancton fue calculada a partir de la conversión de parámetros ($mg\ WM\ cm^{-3}\ DV$) propuesto por [Harris *et al.* \(2000\)](#). Se utilizó un factor de conversión de 160.

Para hallar la ración diaria se multiplicó la biomasa en peso seco por la densidad energética ($8.35 \pm 3.24\ kJ\ g^{-1}$) para obtener el valor energético (8.016 kJ) de la biomasa zooplanctónica. Una vez obtenido dicho valor se utilizaron los datos experimentales de horas de alimentación en superficie y cantidad de agua filtrada por hora, de tiburones ballena de 4 y 6 metros aproximadamente de [Motta *et al.* \(2010\)](#); para así calcular la ración diaria que consume un tiburón ballena en la Bahía de La Paz (Ver tabla: 7).

Tabla 7. Comparación de ración diaria calculada en el presente estudio con los resultados de ([Motta *et al.*, 2010](#)).

TB (LT)	Alimentación en superficie	Agua filtrada	Biomasa	Ración diaria**	Ración diaria***
m	h/día	m^3 /h	$g\ m^{-3}$	kJ	kJ
4.43	7.5	326	0.96 (ps)*	14931	19599
6.62		614		28181	36914

*ps: peso seco. ** ([Motta *et al.*, 2010](#)). *** El presente estudio.

5. Discusión

Variaciones del zooplancton en Bahía de La Paz

En el presente estudio se analizaron las variaciones en biomasa, composición y valor nutricional del zooplancton en temporadas de presencia y ausencia de *R. typus* en la Bahía de La Paz, para conocer el nivel nutricional del zooplancton que tiene dicha bahía para los juveniles de *R. typus*, considerando que todos los años se congregan entre los meses de octubre a abril en la zona sur de la bahía (Whitehead *et al.*, 2019).

En el año 2001, Ketchum-Mejía (2003) analizó la biomasa en varias zonas de la bahía y encontró los valores más altos de biomasa en zonas costeras, cercanas a El Mogote. Posteriormente, Hacoheñ-Domené (2004) afirmó que la distribución de *R. typus* en la Bahía de La Paz se asocia a zonas con altos volúmenes de biomasa. Asimismo, Whitehead *et al.* (2020) encontraron que la biomasa media de zooplancton fue significativamente mayor en áreas donde se estaban alimentando individuos de tiburón ballena en comparación con áreas donde estaban presentes los tiburones pero no se estaban alimentando.

En los dos períodos estudiados en la Bahía de La Paz (2018, 2019-2020), la biomasa zooplanctónica fue, en promedio, mayor en las temporadas de congregación de *R. typus* en la bahía. En el período 2019-2020 la diferencia fue significativa, mientras que no lo fue en el año 2018. El hecho de que en ese año no se detectara diferencia significativa puede deberse a que no se muestreó durante los meses más fríos, donde se esperaba que la biomasa aumentara significativamente, lo que pudo haber afectado el promedio de la biomasa en la temporada fría.

Analizando los resultados de la biomasa mensual en los meses de estudio, se detectó fluctuación, con los niveles más altos en meses de época fría y los más bajos en meses de épocas cálidas. Esto concuerda con Ketchum *et al.* (2013), quienes encontraron los volúmenes más bajos de biomasa durante los meses de primavera y verano, con picos altos de biomasa durante el otoño.

En el presente estudio, en la temporada de congregación 2019-2020, cercano a El Mogote, la biomasa zooplanctónica alcanzó su punto máximo en el mes de diciembre. Lo cual difiere con lo reportado por Whitehead (2019), quien encontró el nivel de biomasa más alto en el mes de enero en dos años de estudio, incluyendo la temporada 2016-2017 y 2017-2018. Sin embargo, ambos estudios concuerdan en que es a mediados de temporada donde se encuentra la biomasa zooplanctónica más alta.

La biomasa zooplanctónica varía según el enriquecimiento de las capas superficiales en la columna de agua, lo cual es alto en las estaciones de invierno y primavera, moderado en los meses de otoño y bajo en los meses de verano (González-Navarro & Saldierna-Martínez,

1997). Reyes-Salinas *et al.* (2003) afirman que a partir de marzo comienza a aumentar la radiación solar, haciendo una capa de mezcla poco profunda y con la ayuda de los vientos, el calor se distribuye en la columna de agua, estratificándola; mientras que en el otoño incrementan los vientos y se reducen las temperaturas ambientales debido a la disminución del calor y esto hace que se hunda la capa de mezcla, siendo diciembre y enero, los meses cuando la capa de mezcla aumenta significativamente.

La composición del zooplancton en la parte sur de la bahía está conformada tanto por holoplancton (por ejem. copépodos y cladóceros), como por meroplancton (por ejem. larvas de peces y larvas de decápodos) (Ketchum *et al.*, 2013). El flujo de nutrientes provenientes de la laguna Ensenada de La Paz, las mareas y la topografía influyen también sobre la densidad y composición del zooplancton de toda la Bahía de La Paz (Signoret & Santoyo, 1980).

En el presente estudio, la composición del zooplancton varió de un año a otro. En el año 2018, el grupo de los copépodos fue el más abundante en la temporada de agregación de *R. typus* y el grupo de los cladóceros en la temporada de ausencia; mientras que en el período 2019-2020, el grupo de los copépodos tuvo la mayor abundancia tanto en la temporada de presencia del tiburón ballena como en la temporada de ausencia.

El grupo de los quetognatos fue el segundo grupo dominante en las temporadas de presencia de *R. typus*. Esto concuerda con lo reportado por Whitehead *et al.* (2020), quienes encontraron que los grupos del zooplancton dominantes en época de congregación de *R. typus* fueron los copépodos y los quetognatos. Estos autores consideran a estos dos grupos elementos dietéticos importantes para los tiburones ballena.

Los resultados de los grupos principales del zooplancton en esta bahía concuerdan con lo registrado en estudios anteriores (Hacohen-Domené *et al.*, 2006; Ketchum *et al.*, 2013). Además, concuerdan con lo reportado en San Juan de la Costa (Clark & Nelson, 1997) y en Bahía de Los Ángeles (Nelson & Eckert, 2007; Lavaniegos *et al.*, 2012; Hernández-Nava & Álvarez-Borrogo, 2013).

El estudio de los macronutrientes en el zooplancton amplifica la información de la productividad secundaria (López-Cortés *et al.*, 1999). El nivel de macronutrientes (% peso seco) en el zooplancton encontrado en el presente estudio concuerda con lo reportado por la literatura (Tabla: 8), lo cual era de esperarse, ya que las zonas tropicales y subtropicales son conocidas por sus altos niveles de proteínas y bajos niveles de lípidos y carbohidratos (Goswami *et al.*, 1981).

En estas zonas, el zooplancton no necesita acumular muchos lípidos ya que pueden encontrar presas durante todo el año (Barroeta *et al.*, 2017). Esto difiere de lo que se encuentra en zonas de altas latitudes, donde los grupos de zooplancton sí acumulan reservas

en forma de lípidos para las temporadas frías (Kattner & Hagen, 1995). Los bajos niveles de carbohidratos registrados concuerdan con lo reportado en zooplancton seco (Baretta-Bekker *et al.*, 1995).

Tabla 8. Comparación de macronutrientes (porcentaje del peso seco) en zooplancton procedente de zonas tropicales y subtropicales y en el zooplancton de la Bahía de La Paz en época de congregación de *R. typus*.

Área geográfica	Año	PROT*	LIP*	CHO*	Referencia
Mar de Andamán	1975-1980	34-53	4-18	2-10	(Goswami <i>et al.</i> , 1981)
Centro del GC	1995	19-47	8-20	1-6	(López-Cortés <i>et al.</i> , 1999)
Mar Arábigo	2009	21.07-34.65	11.02-19.67	5.83-14.98	(Jagadeesan <i>et al.</i> , 2010)
Bahía de La Paz	2018-2019	13.62 - 54.81	2.09-13.82	0.25 - 0.87	El presente estudio

*PROT: proteínas, LIP: lípidos, CHO: carbohidratos

Se ha observado que el nivel de lípidos y proteínas varía estacionalmente (López-Cortés *et al.*, 1999). A pesar de encontrar valores promedios mayores en épocas de presencia de *R. typus*, en los años 2018 y 2019, la única diferencia significativa fue encontrada en las concentraciones de cada macronutriente entre temporada de presencia 2018 y de ausencia 2019. Esto puede deberse a la ausencia de suficientes datos en la temporada de presencia del 2019. Una vez terminada la temporada de presencia 2018, el contenido de lípidos en el zooplancton disminuyó un 66 %; mientras que las proteínas disminuyeron un 56 %.

Los altos niveles encontrados en temporada fría fueron lo esperado, debido a los fuertes vientos predominantes del noroeste (López-Cortés *et al.*, 1999). Éstos generan surgencias tan potentes que ocurre el rompimiento de la termoclina (Jiménez-Illescas *et al.*, 1994; Jiménez-Illescas, 1996; Obeso Nieblas, 2003), lo cual provoca una homogenización de nutrientes en la columna de agua, incluso en la zona eufótica (Reyes-Salinas *et al.*, 2003). De esta forma se promueve el crecimiento del fitoplancton, lo que favorece la biomasa zooplanctónica en invierno.

En julio del 2018, se observó un aumento en los tres macronutrientes; sin embargo, la biomasa reportada para este mes fue considerada mínima, así como la densidad de los grupos reportados (Fig:13 en el Anexo A), lo que no explica el incremento tan brusco en el nivel de nutrientes que ocurrió de mayo a julio del 2018. Sin embargo, a mitad del mes junio del año 2018 se reportó el ciclón tropical Bud (Fuente: CICESE). Los fuertes vientos y lluvias que traen consigo las tormentas tropicales pudieron haber roto la estratificación

de la columna de agua causando mezcla vertical de nutrientes. Como consecuencia, la biomasa fitoplanctónica superficial pudo haber incrementado en los siguientes días (Lluch-Cota *et al.*, 1997), por lo cual los grupos del zooplancton encontraron alimento rico en nutrientes a principios del mes de julio.

Además, el grupo de los copépodos es conocido por sus altas concentraciones de proteínas y lípidos (Fig. 4.8 en Harris *et al.* (2000)). Al ser éstos los más abundantes en el mes de julio 2018 (Fig. 13) se pudiera explicar la alta concentración de nutrientes en ese mes (Jagadeesan *et al.*, 2010).

En el mes de octubre 2019 se ve un incremento, principalmente en la concentración de lípidos y proteínas debido al aumento de la biomasa zooplanctónica, la cual estuvo compuesta principalmente por copépodos, los cuales tienen niveles altos de proteínas y lípidos (Harris *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2006; Jagadeesan *et al.*, 2010). El grupo de los quetognatos, decápodos y eufáusidos, que también fueron encontrados en época de congregación de *R. typus* tienen una composición química basada en altos niveles de proteínas, niveles medianos de lípidos y muy bajos en carbohidratos (Harris *et al.*, 2000).

Aporte nutricional del zooplancton al tiburón ballena

En los meses de marzo a junio, en Ningaloo, Australia, ocurre la congregación de *R. typus* en la zona (Sleeman *et al.*, 2010) y al mismo tiempo, ocurre el desove de corales, lo cual implica un aumento de proteínas en toda la zona ya que la corriente Ningaloo transporta los huevos y larvas de coral por toda la región (Sleeman *et al.*, 2010). Asimismo, los peces planctívoros buscan áreas con copépodos para su alimentación (Armstrong *et al.*, 2016), debido a su alto nivel de proteínas (Jo *et al.*, 2017).

En el presente estudio encontramos que, en los meses de octubre y noviembre, cuando empiezan a registrarse más individuos de *R. typus* en la bahía, los niveles de proteínas y lípidos en el zooplancton comienzan a aumentar con respecto a los meses anteriores.

Por lo tanto, la información del presente estudio indica que existe una asociación entre el tiburón ballena y las altas concentraciones de proteínas y lípidos del zooplancton en la parte sur de la bahía. Por ende, los tiburones ballena que se congregan en la Bahía de La Paz pudieran estar en búsqueda de altas concentraciones de proteínas y lípidos asociados a las altas densidades de copépodos que se encuentran en la temporada de octubre a marzo aproximadamente.

Teniendo en cuenta que a pesar de que la temporada de congregación es considerada entre los meses de octubre a abril, muchas veces se ha observado algunos individuos de *R. typus* a finales de agosto y en septiembre. Además, una vez terminado el mes de abril es posible observar algunos ejemplares en el área. En la temporada 2016-2017, se tienen

muestras de tiburón ballena desde el mes de septiembre hasta el mes de abril; mientras que en la temporada 2017-2018 sólo se obtuvieron muestras hasta el mes de enero de 2018; sin embargo, esto no significa que ya no hubiera ejemplares en la bahía.

Las concentraciones de lípidos encontradas en el tejido subdérmico de *R. typus* en las temporadas 2016-2017 y 2017-2018 se diferencian mucho de lo reportado por la literatura. La concentración más alta registrada hasta el momento es de 1.8 mg g^{-1} peso húmedo en Mozambique (Couturier *et al.*, 2013; Rohner *et al.*, 2013), que son aproximadamente 18 mg g^{-1} en peso seco (Marcus *et al.*, 2016). Por lo tanto, los altos niveles encontrados en este estudio (44.40 mg g^{-1} a 346.31 mg g^{-1} peso seco) parecen estar sobrestimados.

Las muestras de estas dos temporadas estuvieron un tiempo considerable en estado seco, pero su conservación pudo ser afectada; sin embargo, los niveles de proteínas y carbohidratos no parecen estar afectados ya que sí concuerdan con la literatura (Devadoss, 1984; Marcus *et al.*, 2016).

En la temporada 2019-2020, los valores de concentración de los tres macronutrientes registrados en los tiburones ballena de la Bahía de La Paz son acordes a datos registrados en la literatura (Couturier *et al.*, 2013; Rohner *et al.*, 2013; Marcus *et al.*, 2016). Debido al tipo de tejido, es normal encontrar altos niveles de proteínas y bajos de lípidos y carbohidratos, ya que, al ser un tejido conectivo, está conformado principalmente por proteínas (Marcus *et al.*, 2016). Sin embargo, la dermis no es el mejor tejido para cuantificar las concentraciones de lípidos, pero, al trabajar con esta especie silvestre y tratando de ser lo menos invasivo posible, es el único tejido al que se tiene acceso.

Al comparar la concentración de las proteínas en el tejido subdérmico de *R. typus* a lo largo de las temporadas 2016-2017 y 2017-2018, se observó una mayor concentración de proteínas en este tejido a mediados de temporada. A pesar de que en estas temporadas la concentración de lípidos parece estar sobrestimada, se registró un comportamiento similar al de las proteínas en este tejido.

En cada temporada, se registraron concentraciones de lípidos y proteínas muy bajas a inicios de temporada; mientras que a mediados de temporada se registraron valores altos de estos macronutrientes en el tejido subdérmico de los individuos muestreados.

Marcus *et al.* (2016) no encontraron estratificación en el contenido total de lípidos o perfiles de ácidos grasos en este tejido y sugieren que la tasa de recambio de este tejido es lenta. Según estos autores, esto apoya la idea de que este tejido proporciona información de la dieta a largo plazo. Sin embargo, Prebble (2018) cree que el tiempo de recambio del tejido conectivo del tiburón ballena es relativamente rápido, de pocas semanas, ya que la tasa de recambio de este tejido está determinada por el reemplazo de las células epiteliales en las capas externas y también del metabolismo del tejido interno. Meyer & Seegers

(2012) sugieren que las capas externas en los condriictios tienen una actividad metabólica continua ya que es la que los protege de los daños externos al cuerpo. Además de que se ha observado una tasa de cicatrización de este tejido en pocos meses (Womersley *et al.*, 2016).

Esta teoría de que el tiempo de recambio del tejido del tiburón es de pocas semanas se ve confirmada por Hacohe-Domené (2007), quien recapturó un tiburón ballena en dos áreas del Golfo de California, con sólo un mes de diferencia en el año 2004, esto con la foto-identificación. Primeramente, lo encontraron en Bahía de Los Ángeles y el tiburón presentó una marca isotópica de un valor correspondiente al sur del Golfo de California. Al siguiente mes, el tiburón fue encontrado en Bahía de La Paz con una marca isotópica de un valor correspondiente a Bahía de Los Ángeles. Por lo tanto, se dedujo que el tejido conectivo de juveniles de *R. typus* tiene una tasa de recambio de aproximadamente tres semanas.

Se estima que muchos tiburones ballena se agregan primeramente en Bahía de Los Ángeles en los meses más cálidos y luego migran a Bahía de La Paz en los meses más fríos (Ramírez-Macías *et al.*, 2012), por lo que en estas migraciones los tiburones pudieran llegar a Bahía de La Paz en ayuno y por lo tanto con valores nutricionales más bajos.

Las concentraciones de lípidos y proteínas encontradas en este tejido a principios de temporada de congregación (septiembre para la temporada 2016-2017 y octubre para la temporada 2017-2018) estarían reflejando la alimentación de esta especie tres semanas antes de congregarse en la zona de El Mogote. Por tanto, las concentraciones de lípidos y proteínas registrados a mitad de temporada estarían reflejando la alimentación de la especie en el área de El Mogote.

A mediados de temporada se registraron algunos individuos con valores de lípidos y proteínas equivalentes a lo observado a principios de temporada. Esto podría indicar que algunos tiburones están llegando a la bahía a mediados de época de congregación. En el caso de los carbohidratos se observó fluctuación y es difícil identificar algún patrón en este tejido. Los condriictios usan como combustible para muchos de sus tejidos los cuerpos cetónicos derivados de lípidos y no los carbohidratos como se puede observar en otras clases de vertebrados (Ballantyne, 2015).

Marcus *et al.* (2016) analizaron la concentración de lípidos en tejido subdérmico del tiburón ballena ($4.0 \pm 0.9 \text{ mg g}^{-1}$ peso seco), encontrando que sus valores fueron 4.5 veces menor que los encontrados por Couturier *et al.* (2013) y Rohner *et al.* (2013) en el mismo tejido de *R. typus* en Mozambique.

Además, a partir de la fracción de lípidos en la muestra, Marcus *et al.* (2016) calcularon la fracción de proteínas y carbohidratos, obteniendo como resultado que los lípidos

correspondieron al 5 % de la muestra y las proteínas y carbohidratos al 95 %. Sin embargo, al calcular la fracción de proteínas y carbohidratos en el tejido a partir de la fracción de los lípidos, éstos pudieran estar sobrestimando los resultados.

En el presente estudio, en la temporada 2019-2020, la concentración de lípidos encontrada en el mismo tejido ($8.81 \pm 0.72 \text{ mg g}^{-1}$ peso seco) fue 2.2 veces mayor que lo encontrado por [Marcus *et al.* \(2016\)](#) en Australia, por lo tanto 2 veces menor que lo encontrado por [Couturier *et al.* \(2013\)](#) y [Rohner *et al.* \(2013\)](#) en Mozambique. De acuerdo con [Marcus *et al.* \(2016\)](#), esta variación en la concentración de lípidos pudiera estar reflejando las condiciones nutricionales disponibles en las áreas.

La concentración de lípidos en el zooplancton en Ningaloo, Australia, es significativamente más baja ($42.7 \pm 2.6 \text{ mg g}^{-1}$) ([Marcus *et al.*, 2016](#)) que lo encontrado en el presente estudio ($91.53 \pm 3.87 \text{ mg g}^{-1}$) en la temporada de agregación 2019-2020. Por lo tanto, las condiciones nutricionales de Bahía de La Paz pudieran ser más favorables que las de Ningaloo, Australia ([Marcus *et al.*, 2016](#)).

Los tiburones ballena juveniles que se agregan en Bahía de La Paz parecen estar basando sus dietas más en proteínas que en lípidos o carbohidratos. Según [Ballantyne \(2015\)](#), los condriictios no necesitan carbohidratos en altos niveles ya que sus dietas son carnívoras. Para una adecuada osmosis, los condriictios sintetizan y retienen grandes niveles de urea ($CO(NH_2)_2$), por lo que necesitan niveles continuos de nitrógeno ([Ballantyne, 2015](#)). El alto consumo de proteínas de *R. typus* pudiera estar asociado a la necesidad de este escualo de sintetizar urea.

Esto pudiera ser la causa por la cual el tiburón ballena está basando su dieta en proteínas y no en los otros dos macronutrientes, a pesar de ser demasiado costoso en cuanto a la alimentación ([Phumee *et al.*, 2009](#)). Los niveles de lípidos encontrados en su dieta pudieran estar ayudándolos a mantener el control de la flotabilidad, a servir como fuente de energía y a ahorrar nitrógeno ([Ballantyne, 2015](#)). Esto pudiera ser una estrategia de los tiburones para obtener la energía requerida y optimizar a la misma vez las proteínas para el crecimiento ([Phumee *et al.*, 2009](#)), lo cual sería menos costoso energéticamente.

La ración diaria estimada para tiburones con longitudes totales entre 4-6 m es mayor a lo reportado por [Motta *et al.* \(2010\)](#) en Yucatán, México. Esta ración diaria fue estimada basándonos en las horas estimadas que este tiburón se alimenta. Sin embargo, [Eckert & Stewart \(2001\)](#) reportaron que los tiburones ballena en el Golfo de California estarían el 80 % del tiempo en profundidades menores a los 10 m; con base a esto los valores registrados en el presente estudio podrían estar subestimados.

Bahía de La Paz parece ser una localidad clave para el crecimiento de los juveniles de *R. typus*, al estar sus movimientos sincronizados con los altos niveles de biomasa y

proteínas en el zooplancton en la bahía. Además, en la temporada de agregación en la bahía, sus presas potenciales tienen un valor energético más que suficiente para satisfacer su ración energética diaria.

6. Conclusiones

Los niveles más altos de biomasa de zooplancton se encontraron en temporada fría, lo cual coincide con la época de mayor congregación de *R. typus* en Bahía de La Paz. El grupo de copépodos fue el dominante en época de congregación de *R. typus* en los años 2018-2020, seguido por el grupo de quetognatos. En época de ausencia de *R. typus*, el grupo de cladóceros fue el dominante del zooplancton en el año 2018 y el grupo de copépodos en el período 2019-2020.

Las proteínas son el constituyente químico principal en el zooplancton de Bahía de La Paz, seguido por los lípidos y en niveles bajos los carbohidratos. Los niveles de nutrientes en el zooplancton de Bahía de La Paz se encuentran más altos en las estaciones de otoño, invierno y primavera. Es en estas estaciones que ocurre la mayor congregación de *R. typus* en el área. Los niveles más bajos en el zooplancton se encuentran en los meses de verano, cuando ya no se avistan tiburones ballena en la bahía.

Las proteínas son el constituyente químico principal en el tejido subdérmico de *R. typus*, seguido por los lípidos y los carbohidratos. Los individuos de esta especie con mayor concentración de lípidos y proteínas en el tejido subdérmico se encontraron en los meses de diciembre y enero, a mediados de la temporada de congregación de la especie en la bahía.

La temporada de tiburón ballena en la Bahía de La Paz parece estar sincronizada con los altos niveles de biomasa y proteínas en el zooplancton en la bahía. El contenido energético de las presas potenciales en la bahía parece ser suficiente para cumplir con las raciones energéticas diarias de los tiburones ballena reportadas por (Motta *et al.*, 2010).

Recomendaciones para trabajos futuros

Medir la concentración de clorofila-a, para así determinar la productividad del fitoplancton y ver la relación con los niveles de nutrientes en el zooplancton.

Analizar la concentración de macronutrientes en el zooplancton a nivel de grupos taxonómicos.

Monitorear las variables ambientales y perturbaciones en el ambiente, como por ejemplo las tormentas tropicales.

Bibliografía

- Armstrong, A. O., A. J. Armstrong, F. R. A. Jaine, L. I. E. Couturier, K. Fiora, J. Uribe-Palomino, S. J. Weeks, K. A. Townsend, M. B. Bennett & A. J. Richardson. 2016. Prey density threshold and tidal influence on reef manta ray foraging at an aggregation site on the Great Barrier Reef. *PLoS One*, 11(5):e0153393. doi:10.1371/journal.pone.0153393.
- Ballantyne, J. 2015. Metabolism of elasmobranchs (Jaws II). p. 395–456. En: *Fish Physiology*, tomo 34. Elsevier. doi:10.1016/b978-0-12-801286-4.00007-1.
- Baretta-Bekker, J. G., J. Baretta & E. K. Rasmussen. 1995. The microbial food web in the European regional seas ecosystem model. *Neth. J. Sea Res.*, 33(3-4):363–379. doi:10.1016/0077-7579(95)90053-5.
- Barnes, H. & J. Blackstock. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovanilun method for ‘total’ lipids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12(1):103–118. doi:10.1016/0022-0981(73)90040-3.
- Barroeta, Z., M. P. Olivar & I. Palomera. 2017. Energy density of zooplankton and fish larvae in the southern Catalan Sea (NW Mediterranean). *J. Sea Res.*, 124:1–9. doi:10.1016/j.seares.2017.04.008.
- Baum, S. K. 2004. *Glossary of physical oceanography and related disciplines*. Citeseer. 539 pp.
- Beers, J. R. 1976. Volumetric methods. p. 54–60. En: Steedman, H. F. (Ed.) *Zooplankton Fixation and Preservation*, tomo 4 de *Monographs on Oceanography methods*. Paris: Unesco.
- Bigelow, H. B. 1948. Sharks in fishes of the western North Atlantic. *Mem. Sears. Fdn. mar. Res.*, 1:59–576.
- Bopp, L., P. Monfray, O. Aumont, J. L. Dufresne, H. Le Treut, G. Madec, L. Terray & J. C. Orr. 2001. Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochem. Cycles*, 15(1):81–99.
- Chen, C. T., K. M. Liu & S. J. Joung. 2002. Preliminary report on Taiwan’s whale shark fishery. En: *Elasmobranch Biodiversity, Conservation and Management: Proceedings of the International Seminar and Workshop, Sabah, Malaysia, July 1997*, p. 162–167. IUCN Gland, Switzerland.

- Clark, E. & D. R. Nelson. 1997. Young whale sharks, *Rhincodon typus*, feeding on a copepod bloom near La Paz, Mexico. *Environ. Biol. Fishes.*, 50(1):63–73. doi:10.1023/A:1007312310127.
- Coleman, J. 1997. Western Australian Wildlife Management Program No. 27: Whale shark interaction management, with particular reference to Ningaloo Marine Park. *Western Australian Department of Conservation and Land Management, Fremantle WA.*
- Compagno, L. J. 2001. *Sharks of the world: An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*, tomo 2. FAO.
- Couturier, L. I. E., C. A. Rohner, A. J. Richardson, S. J. Pierce, A. D. Marshall, F. R. A. Jaine, K. A. Townsend, M. B. Bennett, S. J. Weeks & P. D. Nichols. 2013. Unusually high levels of n-6 polyunsaturated fatty acids in whale sharks and reef manta rays. *Lipids*, 48(10):1029–1034. doi:10.1007/s11745-013-3829-8.
- Cruz-Orozco, R., C. Martínez-Noriega & A. Mendoza-Maravillas. 1996. Batimetría y sedimentos de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Oceánides*, 11(1):21–27.
- Devadoss, P. 1984. Nutritive values of sharks, skates and rays from Portonovo coast. *Indian J. Fish.*, 31(1):156–161.
- Eckert, S. A. & B. S. Stewart. 2001. Telemetry and satellite tracking of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Sea of Cortez, Mexico, and the north Pacific Ocean. p. 299–308. En: *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson*. Springer.
- Edwards, M. & A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430(7002):881–884. doi:10.1038/nature02808.
- Gasca, R. & E. Suárez. 1996. *Introducción al estudio del zooplancton marino*. ECOSUR, Chetumal.
- González-Navarro, E. & R. Saldierna-Martínez. 1997. Zooplancton de la Bahía de la Paz, B.C.S. (1990-1991). p. 43–57. En: Urbán-Ramírez, J. & M. Ramírez-Rodríguez (Eds.) *La Bahía de La Paz. Investigación y conservación*. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Goswami, S. C., T. S. S. Rao & S. G. P. Matondkar. 1981. Biochemical composition of zooplankton from the Andaman Sea. *Indian J. Mar. Sci.*, 10(3):296–300.

- Hacohen-Domené, A. 2004. Abundancia y riqueza específica de presas preferenciales del tiburón ballena (*Rhincodon typus*, Smith 1828) en Bahía de La Paz, B.C.S. México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 45 pp.
- Hacohen-Domené, A. 2007. Ecología alimentaria del tiburón ballena (*Rhincodon typus*, Smith 1828) en la costa occidental del Golfo de California, México. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 57 pp.
- Hacohen-Domené, A., F. Galván-Magaña & J. Ketchum-Mejía. 2006. Abundance of whale shark (*Rhincodon typus*) preferred prey species in the southern Gulf of California, Mexico. *Cybium*, 30(4):99–102.
- Harris, R. P., P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal & M. Huntley. 2000. *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press. doi:10.1016/B978-0-12-327645-2.X5000-2.
- Hernández-Nava, M. F. & S. Álvarez-Borrego. 2013. Zooplankton in a whale shark (*Rhincodon typus*) feeding area of Bahía de los Ángeles (Gulf of California). *Hidrobiológica*, 23(2):198–208.
- Hsu, H. H., S. J. Joung, R. E. Hueter & K. M. Liu. 2014. Age and growth of the whale shark (*Rhincodon typus*) in the north-western Pacific. *Mar. Freshwater Res.*, 65(12):1145–1154. doi:10.1071/MF13330.
- Iwasaki, Y. 1970. On the distribution and environment of the whale shark, *Rhincodon typus*, in skipjack fishing grounds in the western Pacific Ocean. *J. Mar. Sci. Tech-Japan*, 4:37–51.
- Jagadeesan, L., N. Arivuselvan, G. Thirumaran, P. Anantharaman & T. Balasubramanian. 2010. Biomass and biochemical composition of zooplankton along the Arabian Sea, west coast of India. *Adv. J. Food Sci. Technol.*, 2(2):96–99. ISSN 2042-4876.
- Jaspers, C., J. L. Acuña & R. D. Brodeur. 2015. Interactions of gelatinous zooplankton within marine food webs. *J. Plankton Res.*, 37(5):985–988. doi:10.1093/plankt/fbv068.
- Ji, R., M. Edwards, D. L. Mackas, J. A. Runge & A. C. Thomas. 2010. Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions. *J. Plankton Res.*, 32(10):1355–1368. doi:10.1093/plankt/fbq062.
- Jiménez-Illescas, A., M. Obeso-Nieblas, M. Alatorre-Mendieta, S. Troyo-Dieguez & H. García-Escobar. 1994. Hidrología de la Bahía de La Paz. *Oceanología*, 1(2):115–131.

- Jiménez-Illescas, A. R. 1996. Análisis de procesos barotrópicos y baroclínicos en la Bahía de La Paz, BCS. Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, 212 pp.
- Jo, N., J. J. Kang, W. G. Park, B. R. Lee, M. S. Yun, J. H. Lee, S. M. Kim, D. Lee, H. Joo, J. H. Lee, S. H. Ahn & S. H. Lee. 2017. Seasonal variation in the biochemical compositions of phytoplankton and zooplankton communities in the southwestern East/Japan Sea. *Deep Sea Res. Part II*, 143:82–90. doi:10.1016/j.dsr2.2016.12.001.
- Joung, S. J., C. T. Chen, E. Clark, S. Uchida & W. Y. P. Huang. 1996. The whale shark, *Rhincodon typus*, is a livebearer: 300 embryos found in one ‘megamamma’ supreme. *Environ. Biol. Fishes*, 46(3):219–223. doi:10.1007/bf00004997.
- Kattner, G. & W. Hagen. 1995. Polar herbivorous copepods—different pathways in lipid biosynthesis. *ICES J. Mar. Sci.*, 52(3-4):329–335. doi:10.1016/1054-3139(95)80048-4.
- Ketchum, J. T., F. Galván-Magaña & A. P. Klimley. 2013. Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the southwestern Gulf of California. *Environ. Biol. Fishes.*, 96(6):779–795. doi:10.1007/s10641-012-0071-9.
- Ketchum-Mejía, J. T. 2003. Distribución espacio-temporal y ecología alimentaria del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en la Bahía de La Paz y zonas adyacentes en el Suroeste del Golfo de California. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 91 pp.
- Lavaniegos, B. E., G. Heckel & P. L. de Guevara. 2012. Seasonal variability of copepods and cladocerans in Bahía de los Ángeles (Gulf of California) and importance of *Acartia clausi* as food for whale sharks. *Cienc. Mar.*, 38(1A):11–30. doi:10.7773/cm.v38i1a.2017.
- Lee, R. F., W. Hagen & G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 307:273–306. doi:10.3354/meps307273.
- Lluch-Cota, S. E., S. Álvarez-Borrego, E. M. Santamaría Del Ángel, F. E. Müller-Karger & S. Hernández-Vázquez. 1997. El Golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: Variación espaciotemporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Cienc. Mar.*, 23(3). doi:10.7773/cm.v23i3.809.
- López-Cortés, D. J., B. Lavaniegos-Espejo, J. García-Pamanes & F. Hernández-Sandoval. 1999. Composición química del zooplancton de la región central del Golfo de California durante el período marzo/abril de 1995. *Hidrobiológica*, 9(1):53–62.

- Marcus, L., P. Virtue, H. R. Pethybridge, M. G. Meekan, M. Thums & P. D. Nichols. 2016. Intraspecific variability in diet and implied foraging ranges of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia, from signature fatty acid analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 554:115–128. doi:10.3354/meps11807.
- Meyer, W. & U. Seegers. 2012. Basics of skin structure and function in elasmobranchs: a review. *J. Fish Biol.*, 80(5):1940–1967. doi:10.1111/j.1095-8649.2011.03207.x.
- Mills, C. E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, 451(1-3):55–68.
- Motta, P. J., M. Maslanka, R. E. Hueter, R. L. Davis, R. De la Parra, S. L. Mulvany, M. L. Habegger, J. A. Strother, K. R. Mara, J. M. Gardiner, J. P. Tyminski & L. D. Zeigler. 2010. Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatan Peninsula, Mexico. *Zoology*, 113(4):199–212. doi:10.1016/j.zool.2009.12.001.
- Nelson, J. D. & S. A. Eckert. 2007. Foraging ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) within Bahía de los Angeles, Baja California Norte, Mexico. *Fish. Res.*, 84(1):47–64. doi:10.1016/j.fishres.2006.11.013.
- Norman, B. M., J. A. Holmberg, Z. Arzoumanian, S. D. Reynolds, R. P. Wilson, D. Rob, S. J. Pierce, A. C. Gleiss, R. De la Parra, B. Galvan, D. Ramirez-Macias, D. Robinson, S. Fox, R. Graham, D. Rowat, M. Potenski, M. Levine, J. A. Mckinney, E. Hoffmayer, A. D. M. Dove, R. Hueter, A. Ponzio, G. Araujo, E. Aca, D. David, R. Rees, A. Duncan, C. A. Rohner, C. E. M. Prebble, A. Hearn, D. Acuna, M. L. Berumen, A. Vázquez, J. Green, S. S. Bach, J. V. Schmidt, S. J. Beatty & D. L. Morgan. 2017. Undersea constellations: the global biology of an endangered marine megavertebrate further informed through citizen science. *Bioscience*, 67(12):1029–1043. doi:10.1093/biosci/bix127.
- Obeso Nieblas, M. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las condiciones oceanográficas de la bahía de La Paz, BCS, México. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 337 pp.
- Obeso-Nieblas, M. & A. R. Jiménez-Illescas. 1989. Propagación de la constituyente M2 de la marea en La Bahía de La Paz, Baja California Sur, México, mediante un modelo bidimensional hidrodinámico numérico. *Inves. Mar., Centro Interdisc. Cienc. Marinas, Inst. Politéc. Nal.*, 4:140–301.

- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago, L. Sánchez-Velasco & J. Gaviño-Rodríguez. 2004. Hydrographic variability in Bahía De La Paz, B.C.S., Mexico, during the 1997–1998 El Niño. *Deep. Sea Res. Part II*, 51(6-9):689–710. doi:10.1016/j.dsr2.2004.05.005.
- Palomares-García, J. R. 1996. Estructura espacial y variación estacional de los copépodos en la Ensenada de La Paz. *Oceánides*, 11(1):29–43.
- Pedlosky, J. 1987. Thermocline theories. p. 55–101. En: Abardanel, H. G. I. & W. R. Young (Eds.) *General Circulation of the Ocean*. Springer.
- Phumee, P., R. Hashim, M. Aliyu-Paiko & A. C. Shu-Chien. 2009. Effects of dietary protein and lipid content on growth performance and biological indices of iridescent Shark (*Pangasius hypophthalmus*, Sauvage 1878) fry. *Aquacult. Res.*, 40(4):456–463. doi:10.1111/j.1365-2109.2008.02116.x.
- Prebble, C. M. E. 2018. Residency and trophic ecology of juvenile whale sharks (*Rhincodon typus*) in the Western Indian Ocean. Tesis de doctorado, University of Southampton, 193 pp.
- R Core Team. 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Macías, D., A. Vázquez-Haikin & R. Vázquez-Juárez. 2012. Whale shark *Rhincodon typus* populations along the west coast of the Gulf of California and implications for management. *Endanger. Species Res.*, 18(2):115–128. doi:10.3354/esr00437.
- Reyes Salinas, A. 1999. Factores que controlan la productividad primaria en la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 122 pp.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R. A. Morales-Pérez & J. E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Hidrobiológica*, 13(2):103–110. ISSN 0188-8897.
- Richardson, A. J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 65(3):279–295. doi:10.1093/icesjms/fsn028.
- Rigby, S. & C. V. Milsom. 2000. Origins, evolution, and diversification of zooplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 31(1):293–313. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.293.

- Riley, J. P. & R. Chester. 1971. *Introduction to marine chemistry*. Academic Press, 465 pp.
- Roe, J. H., J. M. Bailey, R. R. Gray & J. N. Robinson. 1961. Complete removal of glycogen from tissues by extraction with cold trichloroacetic acid solution. *J. Biol. Chem.*, 236(5):1244–1246.
- Rohner, C. A., L. I. E. Couturier, A. J. Richardson, S. J. Pierce, C. E. M. Prebble, M. J. Gibbons & P. D. Nichols. 2013. Diet of whale sharks *Rhincodon typus* inferred from stomach content and signature fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 493:219–235. doi:10.3354/meps10500.
- Rowat, D. & K. S. Brooks. 2012. A review of the biology, fisheries and conservation of the whale shark *Rhincodon typus*. *J. Fish Biol.*, 80(5):1019–1056. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03252.x.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press.
- SEMARNAT. 2018. ACUERDO por el que se establece con el nombre de Bahía de La Paz el Área de Refugio para la protección de la especie que se indica, la porción del mar territorial que se señala localizada en el Estado de Baja California Sur. *DOF*.
- Sequeira, A., C. Mellin, D. Rowat, M. G. Meekan & C. J. A. Bradshaw. 2012. Ocean-scale prediction of whale shark distribution. *Divers. Distrib.*, 18(5):504–518.
- Signoret, M. & H. Santoyo. 1980. Aspectos ecológicos del plancton de la bahía de La Paz, Baja California Sur. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 7(2):217–248.
- Sims, D. W. 1999. Threshold foraging behaviour of basking sharks on zooplankton: life on an energetic knife-edge? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 266(1427):1437–1443. doi:10.1098/rspb.1999.0798.
- Sleeman, J. C., M. G. Meekan, B. J. Fitzpatrick, C. R. Steinberg, R. Ancel & C. J. A. Bradshaw. 2010. Oceanographic and atmospheric phenomena influence the abundance of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 382(2):77–81. doi:10.1016/j.jembe.2009.10.015.
- Smith, D. L. & K. B. Johnson. 1977. A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Kendall.

- Smith, P. K., R. I. Krohn, G. T. Hermanson, A. K. Mallia, F. H. Gartner, M. D. Provenzano, E. K. Fujimoto, N. M. Goeke, B. J. Olson & D. C. Klenk. 1985. Measurement of protein using bicinchoninic acid. *Anal. Biochem.*, 150(1):76–85. doi:10.1016/0003-2697(85)90442-7.
- Souza, L. C., C. W. C. Branco, D. P. & S. L. C. Bonecker. 2011. Zooplankton of an urban coastal lagoon: composition and association with environmental factors and summer fish kill. *Zoologia (Curitiba)*, 28(3):357–364. doi:10.1590/s1984-46702011000300010.
- Todd, C. D., M. S. Laverack & G. A. Boxshall. 2009. *Coastal Marine Zooplankton: a practical manual for students*. Cambridge University Press.
- Tyminski, J. P., R. de la Parra-Venegas, J. G. Cano & R. E. Hueter. 2015. Vertical movements and patterns in diving behavior of whale sharks as revealed by pop-up satellite tags in the eastern Gulf of Mexico. *PLoS One*, 10(11). doi:10.1371/journal.pone.0142156.
- Whitehead, D. A. 2019. Feeding ecology and the characterization of feeding behaviors in whale sharks in the coastal waters off the El Mogote sandbar, Bahia de La Paz, Mexico. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 121 pp.
- Whitehead, D. A., U. Jakes-Cota, F. Pancaldi, F. Galván-Magaña & R. González-Armas. 2020. The influence of zooplankton communities on the feeding behavior of whale shark in Bahia de La Paz, Gulf of California. *Rev. Mex. Biodivers.*, 91:e913054. doi:10.22201/ib.20078706e.2020.91.3054.
- Whitehead, D. A., D. Petatán Ramírez, D. Olivier, R. González Armas, F. Pancaldi & F. Galván-Magaña. 2019. Seasonal trends in whale shark *Rhincodon typus* sightings in an established tourism site in the Gulf of California, Mexico. *J. Fish. Biol.*, 95(3):982–984. doi:10.1111/jfb.14106.
- Wolfson, F. H. 1987. The whale shark, *Rhincodon typus* Smith, 1828, off Baja California, México (Chondrichthyes: Rhincodontidae). *Mem. V. Simp. Biol. Mar.*, 5:103–110.
- Womersley, F. C., S. T. Leblond & D. R. L. Rowat. 2016. Scarring instance and healing capabilities of whale sharks and possible implications. En: *The 4th International Whale Shark Conference*, tomo 2016, página 67. Hamad bin Khalifa University Press (HBKU Press). doi:10.5339/qproc.2016.iwsc4.67.

Wyatt, A. S. J., R. Matsumoto, Y. Chikaraishi, Y. Miyairi, Y. Yokoyama, K. Sato, N. Ohkouchi & T. Nagata. 2019. Enhancing insights into foraging specialization in the world's largest fish using a multi-tissue, multi-isotope approach. *Ecol. Monogr.*, 89(1):e01339. doi:10.1002/ecm.1339.

A. Apéndice I

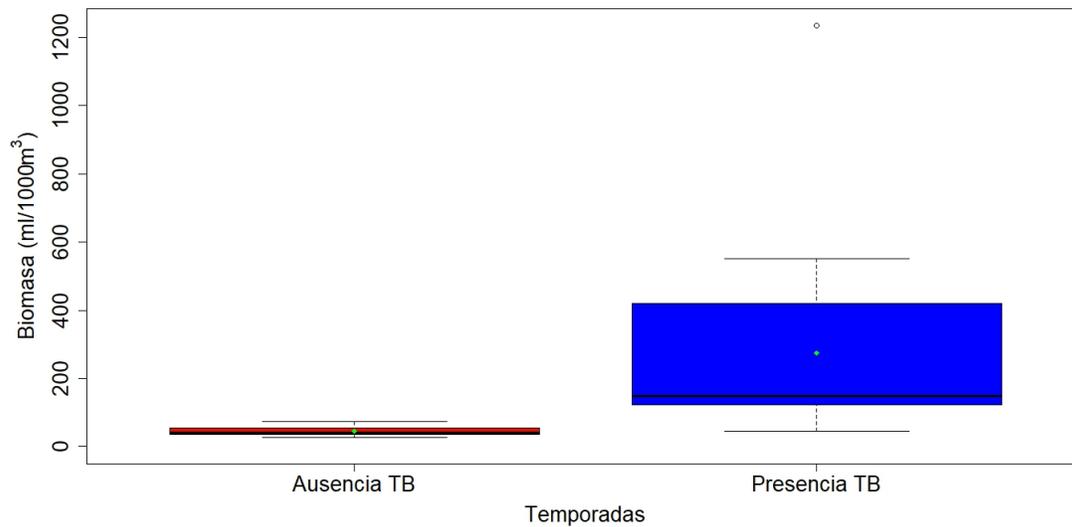


Figura 12. Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en la zona AB. El promedio está representado en verde.

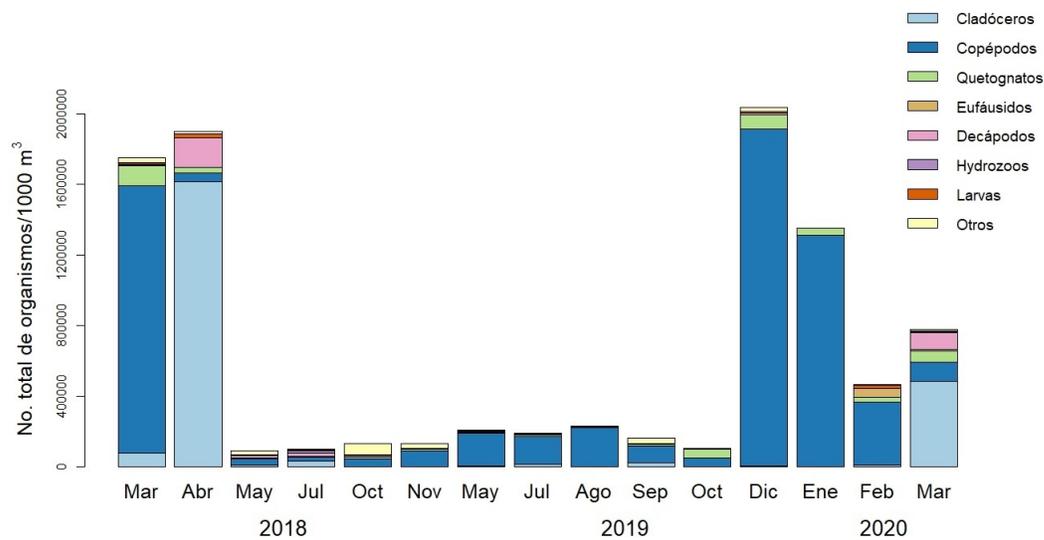


Figura 13. Densidad (No. total de organismos / 1000 m^3) mensual de zooplancton en los años 2018 a 2020 en la zona AB.

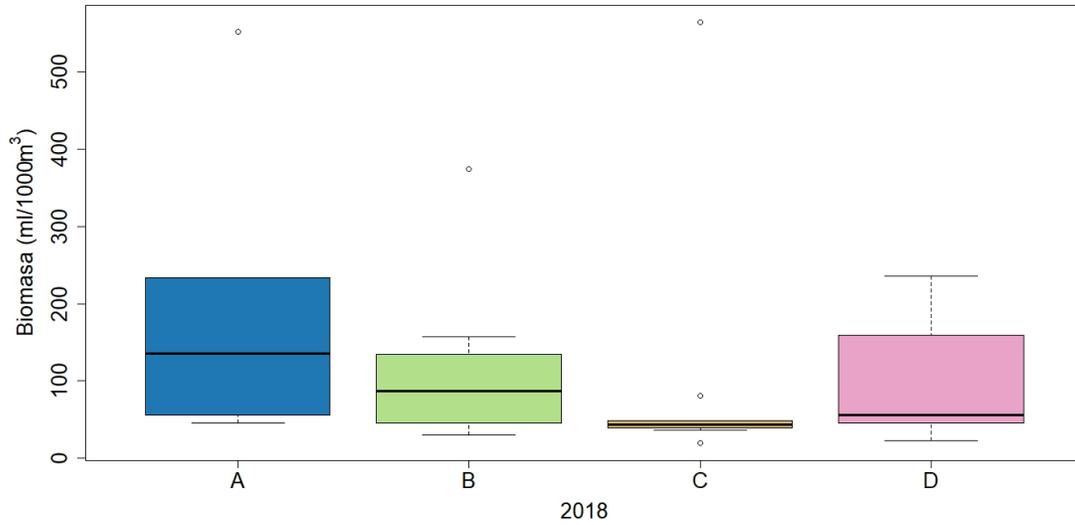


Figura 14. Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en los puntos A, B, C y D en el año 2018.

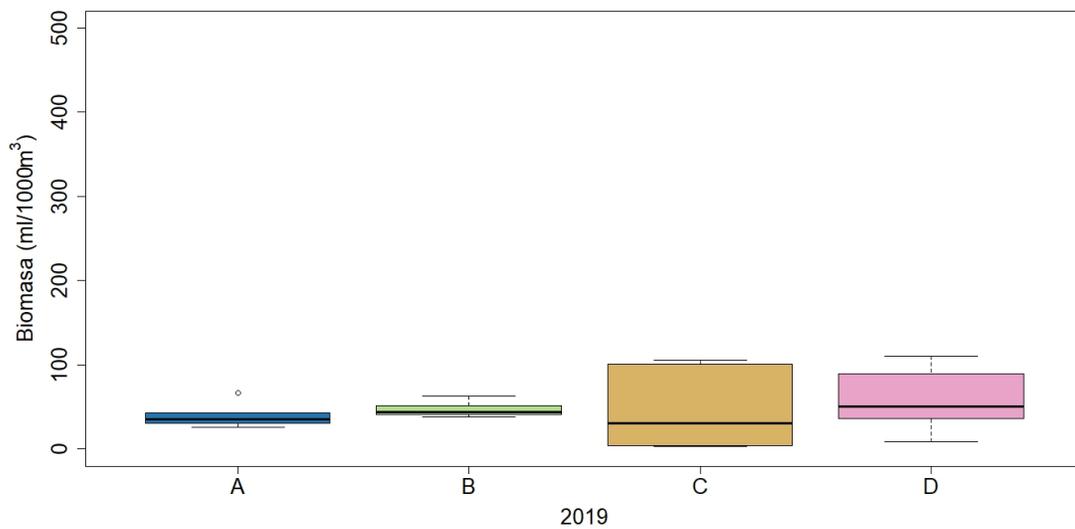


Figura 15. Biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en los puntos A, B, C y D en la temporada de ausencia de *R.typus* del año 2019.

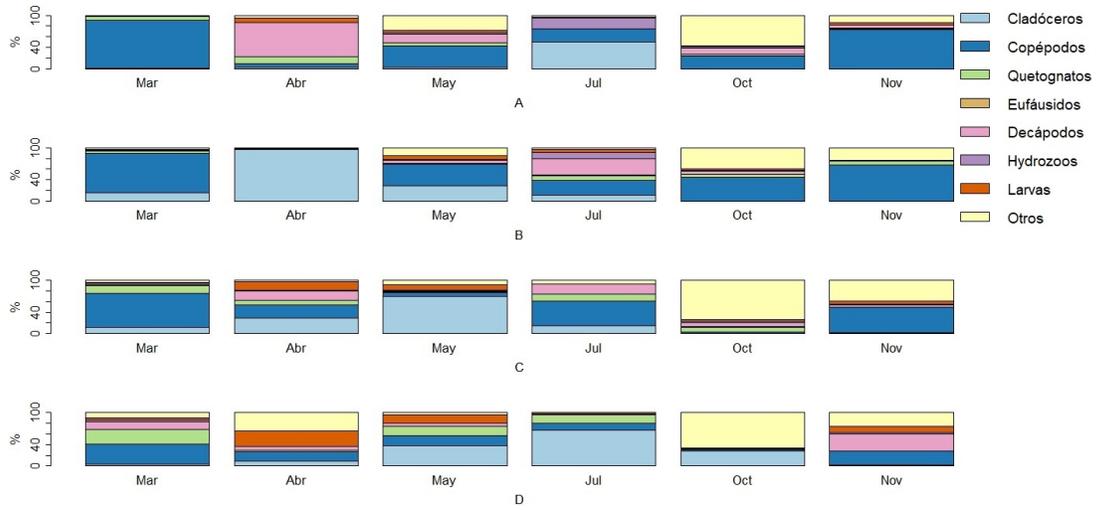


Figura 16. Composición mensual del zooplancton en los puntos A, B, C y D durante el año 2018.

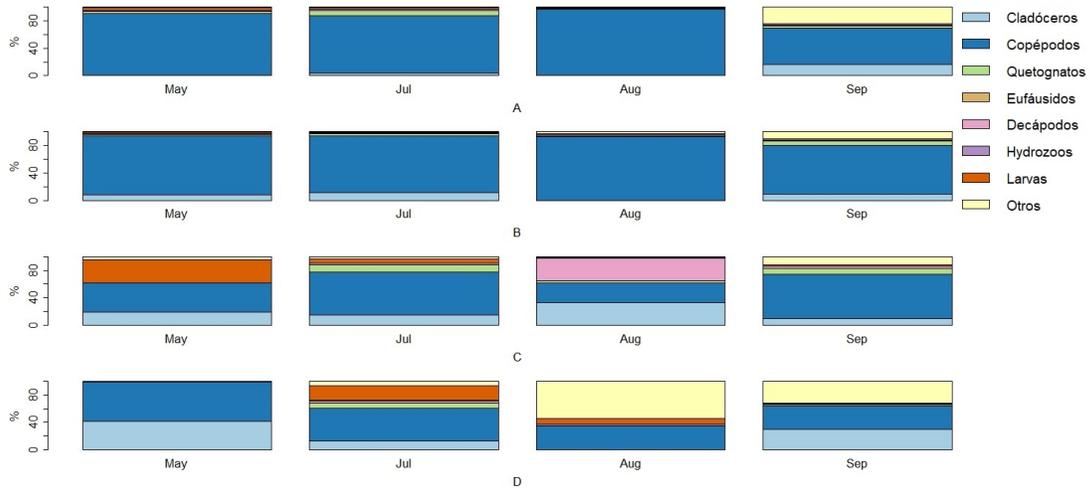


Figura 17. Composición mensual del zooplancton en los puntos de muestreo durante la temporada de ausencia de tiburón ballena del año 2019.

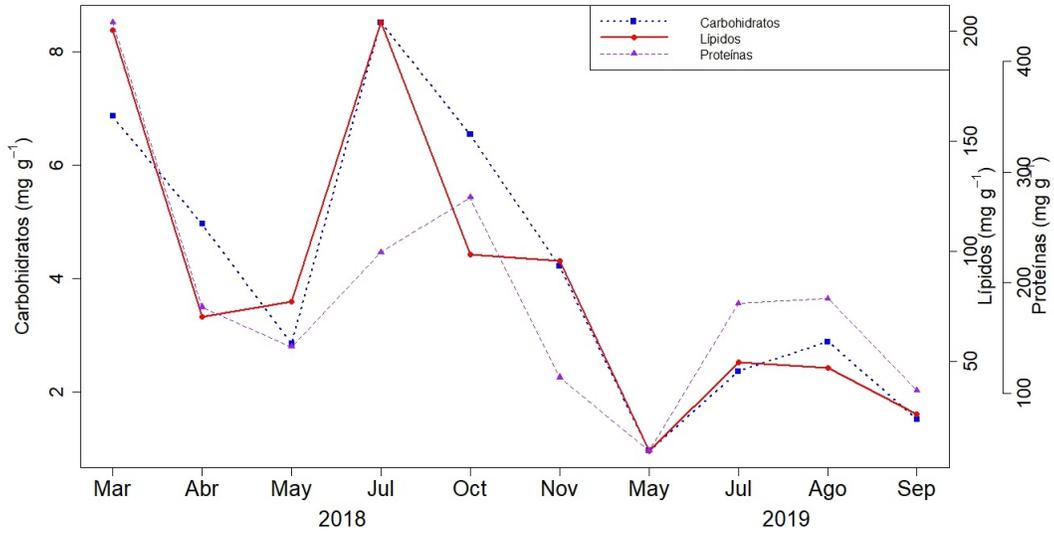


Figura 18. Concentración (mg g^{-1}) promedio de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton en el punto C en los años 2018-2019.

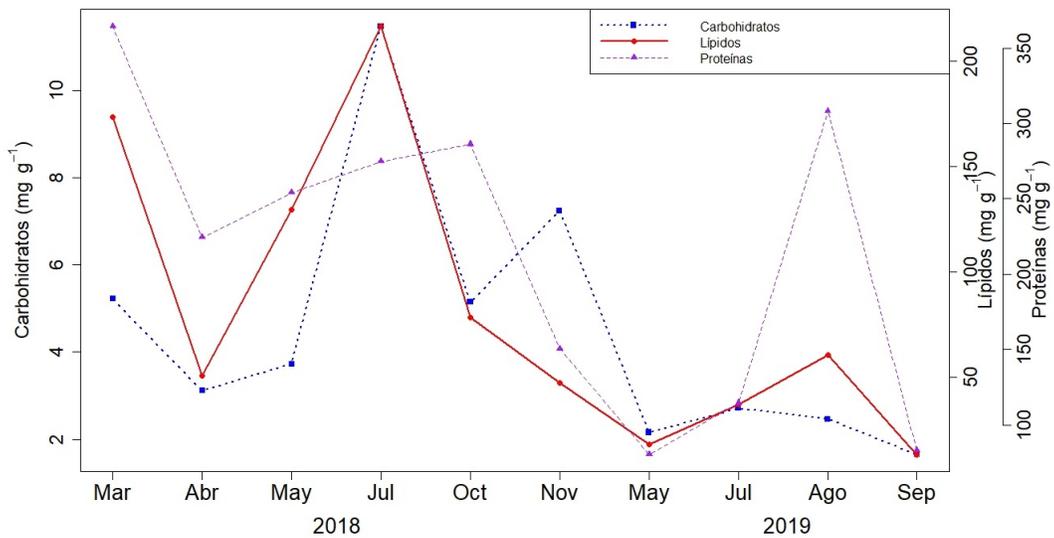


Figura 19. Concentración (mg g^{-1}) promedio de lípidos, proteínas y carbohidratos en el zooplancton en el punto D en los años 2018-2019.

Tabla 9. Niveles de significancia (p) de la comparación de diferencias en biomasa (ml/1000 m^3) de zooplancton en temporadas de ausencia y presencia de tiburón ballena (TB) en los años 2018 y 2019. (Post hoc Nemenyi).

	Ausencia TB (2018)	Ausencia TB (2019)	Presencia TB (2018)
Ausencia TB (2019)	0.73783	-	-
Presencia TB (2018)	0.16814	0.00070	-
Presencia TB (2019)	0.04023	0.00026	0.70170

Tabla 10. Niveles de significancia (p) de la comparación de diferencias en concentración (mg g^{-1}) de macronutrientes en el zooplancton en los años 2018 y 2019, en temporadas de ausencia y presencia de *R. typus* en la Bahía de La Paz. (Post hoc Nemenyi).

	Lípidos		
	Ausencia TB (2018)	Ausencia TB (2019)	Presencia TB (2018)
Ausencia TB (2019)	0.3575	-	-
Presencia TB (2018)	0.6581	0.0025	-
Presencia TB (2019)	0.9952	0.7289	0.9913
	Proteínas		
	Ausencia TB (2018)	Ausencia TB (2019)	Presencia TB (2018)
Ausencia TB (2019)	0.42733	-	-
Presencia TB (2018)	0.42908	0.00082	-
Presencia TB (2019)	0.97319	0.64220	0.99356
	Carbohidratos		
	Ausencia TB (2018)	Ausencia TB (2019)	Presencia TB (2018)
Ausencia TB (2019)	0.01	-	-
Presencia TB (2018)	0.96	3.2e-05	-
Presencia TB (2019)	0.67	0.99	0.49

Nota:

A pesar de tener recolectadas y conservadas las muestras de zooplancton, así como de tejido subdérmico de tiburón ballena, de diciembre 2019 a marzo 2020, el análisis de los macronutrientes en estas muestras no pudo ser realizado debido a la contingencia causada por el COVID-19. Estos análisis serán realizados una vez terminada la contingencia.