

UNIVERSIDAD NACIONAL
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO
INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACION
Y MANEJO DE VIDA SILVESTRE

MOVIMIENTOS Y USO DEL HÁBITAT DEL TIBURÓN TORO (*Carcharhinus leucas*) EN
EL ESTERO COYOTE, GUANACASTE, COSTA RICA

Elpis Joan Chávez Calderón

Heredia, Marzo 2017

Tesis sometida a consideración del Tribunal Examinador de Postgrado
de la Universidad Nacional para optar al título de Magister Scientiae
en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

MOVIMIENTOS Y USO DEL HÁBITAT DEL TIBURÓN TORO (*Carcharhinus leucas*) EN
EL ESTERO COYOTE, GUANACASTE, COSTA RICA

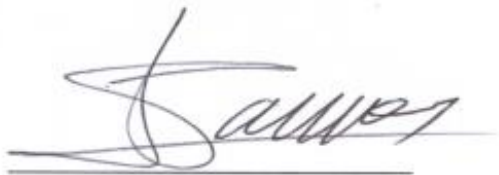
Elpis Joan Chávez Calderón

Tesis presentada para optar al grado de Magister Scientiae en Conservación y Manejo de
Vida Silvestre. Cumple con los requisitos establecidos por el Sistema de Estudios de
Posgrado de la Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica.



Francisco San Lee Campos

Presidente del Consejo Central de Posgrado ó su representante



Joel Sáenz Méndez

Representante de la Dirección del
ICOMVIS



Manuel Spinola

Tutor



Randall Arauz

Asesor



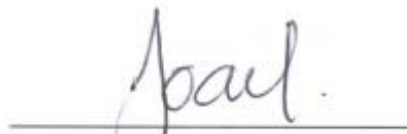
Mario Espinoza

Asesor



Eduardo Carrillo

Asesor



Elpis Joan Chávez Calderón

Sustentante

RESUMEN

El tiburón toro (*Carcharhinus leucas*) es una especie costera que tiene una gran afinidad por ambientes estuarinos (ríos, manglares y humedales) durante las etapas tempranas de su vida. El uso de hábitat y los patrones de movimiento de los tiburones toro juveniles en dichos ecosistemas costeros puede ser el resultado de la tolerancia fisiológica a las condiciones ambientales, así como al bajo riesgo de depredación y la disponibilidad de presas que hay en estos ambientes. Se examinó la influencia de los factores ambientales sobre los movimientos y la presencia de los tiburones toro juveniles en el estero Coyote, ubicado en el Pacífico norte de Costa Rica. Los patrones de movimiento, actividad y uso del hábitat de tiburones toro juveniles fueron analizados mediante el uso de telemetría acústica. Se colocaron dos receptores dentro del estero y uno frente a desembocadura del estero para monitorear los patrones de residencia y uso del hábitat en el área de estudio. Se marcaron seis tiburones toro dentro del estero y se monitorearon por periodos de 5 - 146 días. Todos los tiburones presentaron una alta residencia ($IR > 0.5$) y fidelidad al sitio (< 100 m). Los juveniles de tiburón toro utilizaron cerca del 70% del área del estero y se encontraron en zonas con salinidades de 5 – 34 ppt, temperaturas de 27,2 - 32,3 °C y profundidades de 0,6 - 13,3 m. Ni el régimen de mareas ni las fases lunares tuvieron un efecto evidente sobre la tasa de movimiento de los tiburones toro. Los tiburones toro permanecieron dentro del estero todo el día, particularmente durante las horas iluminadas del día y nadaron hacia la costa durante la noche. Se observó un uso de profundidades someras durante el día y mayores durante la noche, lo cual puede estar relacionado con un mayor éxito en la captura de sus presas y con la optimización de su gasto energético. La variación en los patrones de movimiento y ámbito de hogar de los tiburones toro en el estero Coyote en comparación con los observados en otros estudios similares pueden deberse al tamaño y la ubicación del mismo, por lo que puede ser una estrategia para optimizar su supervivencia en el sitio de estudio. Los resultados obtenidos evidencian la conectividad entre el hábitat estuarino y costero, y resalta la importancia del estero de Coyote para los estadios juveniles de tiburón toro.

Palabras clave: Ecosistema tropical, condriictios, conectividad, residencia, telemetría acústica.

AGRADECIMIENTOS

A Randall Arauz por darme la oportunidad de cumplir mis sueños, por su confianza, constante apoyo y por ser una inspiración y un ejemplo de lucha en la conservación de nuestros mares ¡¡Gracias infinitas!!

A todas las personas que me brindaron su ayuda en Coyote y compartieron conmigo esas noches anecdóticas llenas de desvelos, mosquitos, lluvias, frío y cielos estrellados...Erick, Amado, Mauricio, Jacob, Daniel y doña Irene sin su ayuda esta investigación no hubiera sido posible, muchas gracias por estar y dar su mejor esfuerzo.

A mis amigos de vida, Selene, Gaby, Nat, Germain, Lidice, Faby, Alex, Emmi, Cynthia y Noé, por su apoyo incondicional y por seguir siendo parte de mi vida sin importar los kilómetros ni los años ¡¡Los quiero!!

A mi familia, por apoyarme siempre y por tratar de entender y respetar mis decisiones de vida. Alfredo e Irma, gracias por cuidarme desde donde estén... los llevo conmigo a cada paso que doy.

A Hansel, por compartir este viaje de vida!! Gracias por apoyarme e impulsarme a ser mejor, pero sobre todo gracias por ayudarme a cumplir mis sueños y por celebrar conmigo cada pequeño logro. Je sui!!

A todos mis compañeros de la promoción XXV. Fue un privilegio el compartir tantos caminos e increíbles paisajes de este hermoso país con ustedes, el mejor de los éxitos siempre.

A Manuel Spínola, por su disponibilidad, apoyo y consejos para llevar a cabo esta tesis. Muchas gracias.

A Mario Espinoza, por su ayuda, tutoría, paciencia e interés en este proyecto. Fue una verdadera dicha coincidir en el momento indicado. Mil gracias!

Agradezco a Rufford Foundation, PRETOMA, CREMA y Turtle Island Restoration Network por brindar el financiamiento y el apoyo logístico necesario para llevar a cabo esta investigación.

DEDICATORIA

A mi madre Alma Delia, gracias por darme las alas para cumplir mis sueños y por acompañarme siempre en esta aventura.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	I
AGRADECIMIENTOS.....	II
DEDICATORIA.....	III
LISTA DE CUADROS.....	IV
LISTA DE FIGURAS.....	V
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS.....	7
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos.....	7
AREA DE ESTUDIO	8
METODOLOGÍA.....	10
Captura y marcaje.....	10
Seguimiento acústico pasivo.....	12
Seguimiento acústico activo.....	15
Análisis de datos.....	17
Estimación de posiciones y parámetros de movimiento.....	17
Residencia y fidelidad al sitio.....	18
(Tasa de movimiento.....	18
Actividad temporal.....	19
Ámbito de hogar.....	19
Uso de hábitat.....	20
RESULTADOS	22
CAPTURA Y MARCAJE.....	22
Movimientos y residencia.....	23
Seguimiento pasivo.....	23
Seguimiento activo.....	25
Ámbito de hogar.....	25
Tasa de movimiento.....	26
Actividad temporal.....	29

Uso de hábitat.....	34
DISCUSION.....	42
Captura de C. leucas	42
Residencia y fidelidad al sitio	43
Movimientos	45
Patrones de actividad	47
Influencia de las mareas y las fases lunares en la actividad del tiburón toro	49
Uso de hábitat.....	50
CONCLUSIONES	54
RECOMENDACIONES PARA EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN	56
LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y SUGERENCIAS PARA FUTURAS	
INVESTIGACIONES	58
LITERATURA CITADA	59
COMUNICACIONES PERSONALES	71

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
Cuadro 1.	Tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) capturados y monitoreados entre agosto 2015 y febrero del 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica. LT: longitud total.....	22
Cuadro 2.	Parámetros de movimiento de los tiburones toro (<i>Carcharhinus leucas</i>) monitoreados pasivamente durante agosto 2015 – febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	24
Cuadro 3.	Datos de monitoreo de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) monitoreados activamente entre diciembre 2015 – febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	25
Cuadro 4.	Parámetros de movimiento y actividad espacial de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) monitoreados activamente entre diciembre 2015 y febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	25
Cuadro 5.	Estimación del nivel de actividad de los tiburones toro (<i>Carcharhinus leucas</i>) juveniles. Los paréntesis muestran el intervalo de confianza (IC) al 95%.....	29
Cuadro 6.	Temperatura y profundidad registrados por los sensores situados en los transmisores colocados en los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>)...34	
Cuadro 7.	Modelos lineales de efectos mixtos para el uso de profundidad de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>). Marea: alta, baja, llenante, vaciante; ciclo diario: día, noche. En los modelos se incluyó a los tiburones como variable aleatoria.....	40

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1. Figura 1. Imagen satelital y ubicación del estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica. Diciembre 2016.....	8
Figura 2. Ubicación de los receptores acústicos, las estaciones de temperatura y los sitios de muestreo. Agosto 2015 - febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	13
Figura 3. Diseño de muestreo empleado para las pruebas de rango de detección de los receptores acústicos VR2W utilizados en el monitoreo acústico pasivo.....	14
Figura 4. Proporción de detecciones obtenidas por los receptores acústicos fijos ubicados en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica. Junio 2016.....	14
Figura 5. Diseño de muestreo empleado para las pruebas de rango de detección del hidrófono portátil VR100 utilizado en el monitoreo acústico activo.....	16
Figura 6. Frecuencia de detecciones e intensidad de la señal (decibeles, dB) obtenidas durante el monitoreo activo. Estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica. Junio 2016.....	16
Figura 7. Fluctuación de la temperatura del agua durante el periodo de estudio. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	21
Figura 8. Periodos de presencia-ausencia de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) monitoreados entre agosto 2015 - febrero 2016 en Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	23
Figura 9. Distancias lineales promedio (DE) de las localizaciones estimadas cada hora de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) durante agosto 2015 - febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	24
Figura 10. Mapas del ámbito de hogar de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) juveniles monitoreados activamente entre diciembre 2015 y febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	26
Figura 11. Promedio de la tasa de movimiento (DE) diurno y nocturno de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) entre diciembre 2015 y febrero 2016. Estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	26

Figura 12. Tasa de movimiento de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) durante el ciclo de mareas (panel superior). Intervalos de confianza al 95% para las comparaciones de tipos de marea (panel inferior).....	27
Figura 13. Tasa de movimiento de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) durante las fases lunares (panel superior). Intervalos de confianza al 95% para las comparaciones de las fases lunares (panel inferior).....	28
Figura 14. Actividad diaria de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) en el estero y en la costa. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	30
Figura 15. Actividad diaria de todos los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) en el estero y en la costa. Coyote, Guanacaste, Costa Rica...-.....	31
Figura 16. Periodos de actividad diaria de todos tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) en el estero Coyote con respecto a las mareas. Agosto 2015 – febrero 2016.....	32
Figura 17. Periodos de actividad diaria de todos tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) en el estero Coyote con respecto a las fases lunares. Agosto 2015 – febrero 2016.....	33
Figura 18. Parámetros ambientales de a) profundidad, b) temperatura y c) salinidad observados en el estero Coyote durante el monitoreo activo de los tiburones toro (<i>Carcharhinus leucas</i>) juveniles entre diciembre 2015 - febrero 2016.....	35
Figura 19. Porcentaje de uso de la profundidad de tres tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) equipados con sensores de profundidad durante los periodos del día y la noche. Agosto 2015 – febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	36
Figura 20. Porcentaje de uso de la profundidad durante el día y la noche de todos los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>). Agosto 2015 – febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	37
Figura 21. Porcentaje de uso de la temperatura de tres tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) equipados con sensores de temperatura durante los periodos del día y la noche. Agosto 2015 – febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	38
Figura 22. Porcentaje de utilización de la temperatura durante los periodos del día y la noche correspondiente a todos los tiburones toro (<i>Carcharhinus leucas</i>) juveniles. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	39

Figura 23. Parámetros de profundidad y temperatura (promedio \pm DE) de los tiburones toro juveniles (<i>Carcharhinus leucas</i>) registrados diariamente entre agosto 2015 y febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	39
Figura 24. Efectos de las variables analizadas mediante modelos lineales de efectos mixtos para el uso de la profundidad de los juveniles de tiburón toro (<i>Carcharhinus leucas</i>). Coyote, Guanacaste, Costa Rica.....	41

INTRODUCCIÓN

Los animales se mueven para satisfacer sus necesidades metabólicas y en respuesta a las condiciones físicas y biológicas de su entorno (Schlosser y Angermeier 1995, Heupel y Simpfendorfer 2008). Por tal motivo, el comportamiento y la selección del hábitat de los animales puede ser afectado por una variedad de factores bióticos (ej. disponibilidad de presas, presencia de depredadores, ecología reproductiva, etc.) y abióticos (ej., cambios de mareas, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, hora del día, etc.) (Simpfendorfer y Heupel 2004, Lowe y Bray 2006, Grubbs 2010). En este sentido, entender los patrones de movimiento y comportamiento de una especie es fundamental y puede tener aplicaciones en el diseño de estrategias efectivas de conservación y gestión de los recursos (Pittman y McAlpine 2001).

Diversas especies de peces entre ellos los tiburones utilizan hábitats costeros al menos durante alguna fase de su ciclo de vida (Beck et al. 2001, Knip et al. 2010). Al ser sitios poco profundos, altamente productivos y relativamente protegidos, estos hábitats proveen a los animales de refugio y alimento abundante (Springer 1967, Branstetter 1990; Beck et al. 2001, Knip et al. 2010). Debido a que las condiciones de salinidad, temperatura, turbidez, flujo y profundidad suelen fluctuar constantemente en los ambientes costeros, las especies que habitan ecosistemas estuarinos deben adaptarse y responder a estos cambios (Mann 2009).

Algunas especies de elasmobranquios (tiburones y rayas) poseen la capacidad de tolerar amplios niveles de salinidad (especies eurihalinas), por lo que se les puede encontrar en sistemas costeros de agua dulce o salobre (Martin 2005). Las razones por las que algunos elasmobranquios prefieren permanecer en cuerpos de agua dulce o salobre poco profundos se relacionan con la obtención o maximización de algún beneficio, por ejemplo, minimizar el riesgo de depredación, aumentar la obtención de presas, así como para favorecer ciertas funciones metabólicas y fisiológicas (ej. osmorregulación, termorregulación, digestión y gestación) (Hight y Lowe 2007, Heupel y Simpfendorfer 2008, Mull et al. 2010, Jirik y Lowe 2012, Speed et al. 2012, Gleiss et al. 2015). A pesar de su importancia, la ecología y la historia de vida de los elasmobranquios eurihalinos han sido poco estudiadas, por lo que aún se conoce poco sobre el papel ecológico de estas especies en los ecosistemas costeros (Martin 2005, Curtis 2008).

El tiburón toro, *Carcharhinus leucas*, (Müller y Henle 1839) es una de las pocas especies de elasmobranquios eurihalinos capaces de moverse libremente entre ambientes de agua dulce y salada como ríos, lagos, estuarios y bahías ubicados en zonas tropicales y subtropicales del mundo (Jensen 1976, Compagno 1984, Martin 2005, Simpfendorfer y Burgess 2009). Individuos de tiburón toro han sido encontrados a 4200 km dentro del río Amazonas en Perú (Myers 1952), a 2800 km dentro del río Mississippi, EUA (Thomerson et al. 1977) y a 1120 km en el río Zambezi, Sudáfrica (Bass et al. 1973).

Las investigaciones acerca de la biología general y la historia de vida del tiburón toro han sido realizadas principalmente en el Golfo de México (Springer 1940, Clark y von Schmidt 1965, Branstetter, 1981, Branstetter y Stiles 1987, Cruz-Martinez et al. 2002), en Florida (Dodrill 1977, Snelson et al. 1984, Simpfendorfer et al. 2005, Curtis 2008, Curtis et al. 2011), en Brasil (Sadowsky 1971, Thorson 1972), en Sudáfrica (Bass et al. 1973, Cliff y Dudley 1991, Daly et al. 2014) y Australia (Werry 2010, Werry et al. 2012, Heupel et al. 2015, Espinoza et al. 2016). En Centroamérica, las investigaciones acerca de esta especie fueron realizadas principalmente en Nicaragua (Thorson et al. 1966, Thorson 1971, Thorson 1976, Tuma 1976) y Panamá (Montoya y Thorson 1982). Se ha sugerido que esta especie es poco abundante en el Pacífico centroamericano, pero relativamente común en el Atlántico occidental (Bussing 1998). Hasta el momento en Costa Rica el conocimiento acerca del tiburón toro se ha limitado al registro de su presencia en ríos y zonas costeras (Bussing 1998).

Diversos estudios han propuesto que la distribución y el uso de hábitat del tiburón toro a lo largo de ríos y estuarios está relacionado con las características del ambiente, la fase de su ciclo de vida y con sus requerimientos ecológicos y fisiológicos (Heupel y Simpfendorfer 2008, Werry 2010, Gleiss et al. 2015). En el caso de los individuos juveniles y neonatos, los patrones de movimiento y selección de hábitat son influenciados, principalmente, por la necesidad de sobrevivir y crecer así como por los factores físico-químicos de su ambiente, mientras que otros factores como la reproducción y alimentación afectan el movimiento y uso de hábitat de tiburones adultos (Heithaus 2007, Ortega et al. 2009, Heithaus et al. 2009, Daly et al. 2014, Espinoza et al. 2016).

Se ha observado que las hembras embarazadas de tiburón toro se mueven hacia los estuarios o cuerpos dulceacuícolas para dar a luz (Springer 1963), donde las crías tienden a permanecer durante varios años (Snelson et al. 1984). Si bien los tiburones toro neonatos y juveniles utilizan estos hábitats como zonas de crianza (Springer 1963, Bass 1978), las áreas utilizadas por neonatos y juveniles pequeños se encuentran a menudo separadas de las utilizadas por juveniles de mayor tamaño (Simpfendorfer et al. 2005, Werry 2010, Werry et al. 2011). Dicha segregación ontogénica puede ser un reflejo de la tolerancia fisiológica a las condiciones ambientales, así como una respuesta evolutiva a la competencia y la depredación por parte de los juveniles (Sims 2003, Speed et al. 2010). Además, el aumento en las necesidades metabólicas de los tiburones de mayor tamaño puede provocar que estos prefieran utilizar hábitats costeros que resulten más rentables energéticamente (Heithaus 2007, Grubbs 2010).

Ciertas variables ambientales y ecológicas pueden influir sobre la actividad y los movimientos de los tiburones en los estuarios. Se ha sugerido que la tolerancia fisiológica de los tiburones toro juveniles y neonatos junto con cambios ambientales pueden influir en el uso de hábitat y en su distribución dentro de sistemas estuarinos (Heupel y Simpfendorfer 2008). Diversas investigaciones han señalado a la salinidad como el factor más importante en la distribución, movimientos y uso del hábitat de los tiburones toro neonatos y juveniles (Simpfendorfer et al. 2005, Heupel y Simpfendorfer 2008, Ortega et al. 2009, Werry 2010). Otras variables ambientales como la temperatura (Curtis 2008, Heupel y Simpfendorfer 2008), el oxígeno disuelto (Heithaus et al. 2009), la turbidez, el pH y el flujo de agua dulce (Ortega et al. 2009, Werry 2010) pueden también influir en la distribución y los movimientos de los tiburones toro juveniles. Además de los factores antes mencionados, se ha observado que el régimen de mareas, las fases lunares y los periodos del día y la noche influyen sobre la actividad y movimiento horizontal y vertical de los tiburones (Ortega et al. 2009, Heupel et al. 2010, Werry 2010, Knip et al. 2012b). El uso de ríos y estuarios por los tiburones toro puede ser una estrategia ecológica para mejorar su supervivencia al aumentar su consumo de presas, reducir la competencia y minimizar el riesgo de depredación (Pillans et al. 2005, Heupel y Simpfendorfer 2011).

El avance en el desarrollo de herramientas tecnológicas ha permitido facilitar el estudio de los movimientos y uso de hábitat de las especies marinas en ambientes naturales (Lowe y Bray 2006, Hussey et al. 2015) y a escalas de cientos a miles de kilómetros (Heupel et al. 2015, Espinoza et al. 2016). En la actualidad el uso de la telemetría acústica es cada vez más común y ha permitido estudiar aspectos más complejos de las especies acuáticas relacionados con su ecología, fisiología y comportamiento, así como evidenciar la conectividad entre los sistemas estuarinos y costeros (Heupel et al. 2006a, Espinoza et al. 2011, Werry et al. 2012, Becker et al. 2015).

La telemetría acústica activa y pasiva, son herramientas útiles para cuantificar los movimientos de los animales a diferentes resoluciones espaciales y temporales (Espinoza et al. 2011). La telemetría activa aporta información sobre los movimientos en tiempo real de unos pocos individuos a una escala espacial y temporal limitada, mientras que la telemetría pasiva permite seguir varios individuos a la vez a escalas temporales y espaciales mayores (Heupel et al. 2006a, Kessel et al. 2014). Aunque el uso de la telemetría activa es la técnica más efectiva para examinar patrones de movimiento a corto plazo y obtener información sobre el uso de hábitat de los tiburones en relación con las variables ambientales (ej. salinidad, oxígeno disuelto, etc.), su aplicación requiere de un trabajo intensivo y está limitada por los costos asociados (ej. embarcación, gasolina, personal) (Curtis 2008, Kessel et al. 2014).

Si bien, la telemetría pasiva requiere de un trabajo menos intensivo, la resolución de los datos de movimiento es mucho menor que la obtenida mediante el seguimiento activo (Heupel et al. 2006a, Kessel et al. 2014). Además, una de las principales desventajas de la telemetría pasiva es que los tiburones únicamente pueden ser estudiados mientras permanecen dentro del rango de detección de los receptores (Simpfendorfer y Heupel 2004). La combinación de ambas técnicas proporciona una visión más completa del uso del hábitat y los movimientos de los tiburones (Curtis 2008). Aunado a esto, la presencia de los tiburones toro en ambientes de poca visibilidad hacen su seguimiento particularmente difícil (Martin 2005), por lo que, el uso de técnicas de telemetría acústica pasiva resulta muy eficaz para cuantificar el movimiento y la residencia por periodos extensos.

El tiburón toro es un depredador que se alimenta en niveles tróficos muy altos (Daly et al. 2013) y además utiliza una gran diversidad de ecosistemas costeros (Espinoza et al. 2015, 2016, Heupel et al. 2015); por lo cual, esta especie podría tener un papel ecológico importante en el equilibrio y la salud de los ecosistemas marinos (Cortes 1999; Compagno et al. 2005, Heupel et al. 2015). De acuerdo con la IUCN (2016), el tiburón toro es considerado como una especie casi amenazada. La presencia de ciertas características de su historia de vida (largo desarrollo embrionario, una tasa de crecimiento lento, una madurez sexual tardía y un bajo número de crías), hacen que esta especie sea particularmente vulnerable a sufrir reducciones poblacionales (Compagno 1984, Bonfil 1994, Cruz-Martínez et al. 2002). Además, el uso frecuente de estuarios y cuerpos de agua dulce aumentan la vulnerabilidad del tiburón toro a los impactos humanos perjudiciales, como la sobrepesca, la contaminación y a los cambios en las condiciones ambientales asociados a la modificación del hábitat y al cambio climático (Compagno 1984, Werry 2010, Martin 2005, Walker 2007, Chin et al. 2010).

El tiburón toro es capturado comúnmente por las pesquerías recreativa y comercial. En el Golfo de México y el océano Atlántico la pesca de esta especie conforma una parte importante de la pesquería comercial (Rodríguez de la Cruz et al. 1996, Cortes et al. 2002). Mientras que en Centroamérica, la pesca comercial del tiburón toro ha sido reportada en el lago de Nicaragua y el río de San Juan ubicado en la frontera con Costa Rica (Thorson 1982). Aunque en la mayoría de los casos el tiburón toro no conforma parte de la pesca objetivo, sino que es capturado incidentalmente (Simpfendorfer y Burgess 2009). Diversos estudios han sugerido una disminución de sus poblaciones locales debido a la pesca (Bussing 1998, Cortes 2002).

En Costa Rica existe un mercado activo para la pesca y comercialización de productos de tiburón, principalmente la carne y aletas (Dent y Clarke 2015, O'bryhim et al. 2016). El tiburón toro es capturado de manera incidental por lo que este no forma un porcentaje importante de las especies de tiburón comercializadas en el país. Sin embargo, su carne puede ser comercializada fácilmente junto con la de otras especies de tiburones bajo el nombre genérico de "cazón". A pesar de su importancia económica y de la reducción significativa que han sufrido algunas poblaciones de tiburones costeros (Arauz et al. 2004), existe poca información sobre la biología y ecología de muchas especies de peces cartilaginosos en Costa Rica, lo que ha dificultado el ordenamiento del recurso, así como el desarrollo de estrategias y políticas de conservación (Frisk et al. 2001).

La creciente construcción de complejos turísticos y marinas, junto con la expansión de la frontera agrícola y el incremento de la pesca han transformado las condiciones ambientales de los hábitats costeros ubicados particularmente en la zona norte del Pacífico de Costa Rica. En general, los ecosistemas marino-costeros ubicados en dicha zona han sido afectados por la contaminación y el cambio de uso de suelo para desarrollar actividades productivas (ej. pastoreo, camaronerías, hoteles, etc.) impactando en mayor medida a los hábitats estuarinos.

En contraste con los esfuerzos de manejo y conservación realizados en la parte terrestre, la gestión y conservación de los recursos marinos en Costa Rica ha sido hasta el momento escasa y fragmentada (Alvarado et al. 2011). Esto pese a que el país posee un área marina (568 054 km²) casi 11 veces mayor a su superficie terrestre. La identificación de hábitats esenciales para especies marinas explotadas comercialmente y/o especies altamente vulnerables a los impactos de la actividad humana son de vital importancia para generar estrategias que promuevan la conservación de sus poblaciones. Por lo tanto, es indispensable identificar áreas que estén siendo usadas por tiburones para la reproducción o la crianza de juveniles. Esto permitirá priorizar medidas de manejo y conservación a escalas espaciales más grandes y de esta forma promover la protección de una gran variedad de especies que usan estos hábitats (Curtis 2008, Lopez-Garro y Zanella 2014).

Debido a que el tiburón toro utiliza diversos hábitats costeros y tienen diferentes requerimientos energéticos a lo largo de su ciclo de vida, cuantificar la residencia y el uso de estos hábitats es indispensable para su manejo y conservación (Simpfendorfer et al. 2005, Werry 2010). El uso frecuente de sistemas estuarinos hacen al tiburón toro altamente vulnerable a sufrir un declive en sus poblaciones debido a la alteración de su hábitat como consecuencia de las actividades humanas (Martin 2005, Heupel et al. 2010, Werry et al. 2011, Espinoza et al. 2016). Generar información acerca de cómo diferentes factores ambientales influyen en el movimiento y la distribución del tiburón toro podría ayudar al manejo y la conservación de los hábitats estuarinos y costeros.

El presente estudio examinó los patrones de residencia, movimiento y uso de hábitat de los tiburones toro juveniles en el estero Coyote, Pacífico norte de Costa Rica. Esta información puede ser usada para desarrollar medidas de manejo y conservación de los tiburones costeros que se capturan frecuentemente en hábitats estuarinos a lo largo de la costa, como el tiburón toro.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar los patrones de movimiento, actividad y uso del espacio de los tiburones toro juveniles en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Objetivos específicos

I. Determinar los patrones de movimiento y actividad de los tiburones toro en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

II. Determinar el ámbito de hogar del tiburón toro en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

III. Evaluar el uso de hábitat del tiburón toro en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

IV. Con base en los resultados obtenidos, proponer medidas para el manejo y conservación de la especie en el sitio de estudio.

AREA DE ESTUDIO

El estero Coyote se localiza al sudoeste de la península de Nicoya ($9^{\circ}46'29.87''$ N, $85^{\circ}15'50.05''$ O), provincia de Guanacaste, en la región del Pacífico Norte de Costa Rica. El estero se ubica dentro de un “triángulo” de aproximadamente 15,000 hectáreas formado por el Refugio Nacional de Vida Silvestre Camaronal al norte y el Refugio de Vida Silvestre Caletas-Ario al sur (Figura 1). A pesar de su importancia, el estero Coyote al igual que muchos de los sistemas estuarinos ubicados en esta zona del país han sido poco estudiados.



Figura 1. Imagen satelital y ubicación del estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica. Diciembre 2016.

De acuerdo con Bravo y Windevoxhel (1997), este cuerpo de agua se clasifica como un sistema estuarino intermareal. Este sistema presenta un acceso permanente al océano Pacífico que permite el intercambio constante de agua de salada y dulce, además de servir como una división natural entre las playas de Coyote y Costa de Oro. El clima de la región es estacional, con una temporada seca (noviembre a abril) y otra lluviosa (mayo a octubre) (Carrión-Cortez et al. 2013). Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967), esta área se encuentra dentro de la zona de vida de bosque húmedo premontano transición a basal.

La desembocadura del estero está conformada, principalmente por franjas de arena y varía en profundidad y amplitud con la acción de las mareas (5-200 m). Este cuerpo de agua posee una longitud aproximada de 3km y una trayectoria ondulante, con varios canales pequeños entre el manglar y pozas de diferente profundidad a lo largo del canal principal. Durante la marea baja ciertas zonas del estero suelen secarse, evidenciando la presencia de amplios playones de lodo y arena. La profundidad del estero varía con la acción de las mareas, pero generalmente, la profundidad en la mayor parte del estero es de 2-4 m y algunas pozas llegan a tener hasta 10 m de profundidad.

Al igual que en la mayoría de los estuarios ubicados en regiones tropicales, la vegetación predominante en el estero Coyote es el manglar (Jiménez 1994). En algunas zonas, la cobertura de manglar colinda con zonas de potreros y plantaciones de teca (*Tectona grandis*). Los manglares ubicados en esta zona del Pacífico suelen ser más desarrollados y diversificados que los que se encuentran más al norte del Pacífico costarricense (FAO 2005). En este estero se pueden encontrar diversas especies de mangle, como el mangle negro (*Avicennia bicolor*), el palo de sal (*Avicennia germinans*), el mangle botón (*Conocarpus erectus*), el mangle blanco (*Laguncularia racemosa*), el mangle tinta (*Rhizophora mangle*) y el mangle piñuela (*Pelliciera rhizophorae*). De estas especies, *P. rhizophorae* y *A. bicolor* son consideradas como vulnerables de acuerdo con la IUCN (2016).

Entre la fauna que utiliza el estero Coyote, se encuentran diversas especies de aves, mamíferos pequeños, reptiles, bivalvos, crustáceos y una gran variedad de peces de interés comercial como bagres (*Arius* spp.), pargos (*Lutjanus* spp.), lisas (Mugilidae), entre otros. Dentro del estero Coyote, se realizan actividades productivas como la pesca deportiva, el turismo, la pesca de subsistencia y la captura de pianguas (*Anadara* spp.) por comunidades locales. En la desembocadura del estero se ubica el puerto de pescadores artesanales de Coyote, los cuales se dedican principalmente a la pesca de pargo manchado (*Lutjanus guttatus*) en zonas costeras aledañas.

METODOLOGÍA

Captura y marcaje

La captura de los tiburones se realizó mediante líneas de fondo (palangre) situadas a lo ancho del cauce del estero Coyote. Se utilizaron anzuelos circulares número 12 y 14 sin barba, cebados con atún negro, calamar y sardina fresca o congelada. Cada anzuelo fue sujetado por un cable de acero inoxidable de 30 cm (reinal), unido a una línea corta (100 cm) de monofilamento empotrada en una gasilla metálica. El número de anzuelos utilizados en cada línea y la longitud de la línea madre dependió de la amplitud del sitio de pesca seleccionado. Se utilizaron entre 6 – 24 anzuelos por línea de pesca. Ningún tiburón fue capturado con los anzuelos circulares número 12.

En cada evento de pesca se colocaron de una a tres líneas de anzuelos, las cuales fueron revisadas por periodos de aproximadamente 1 a 1,5 horas. En promedio el tiempo de revisión de cada línea fue de 1,4 h. Se procuró escoger sitios dentro del estero que mantuvieran una profundidad constante con la finalidad de evitar en lo posible que algunos anzuelos pudieran quedar en terreno seco al bajar la marea. La variación en el tiempo de revisión de cada línea de pesca dependió de las condiciones ambientales y de la calidad de la carnada. Sin embargo, se procuró mantener intervalos de revisión cortos con el objetivo de minimizar la mortalidad y el daño, tanto de los tiburones capturados como de otras especies capturadas incidentalmente (Curtis 2008, Yeiser et al. 2008, Heithaus et al. 2009, Heupel et al. 2010). Se registró la fecha, la hora de inicio, la hora final, las coordenadas geográficas, el número y tipo de anzuelos utilizados y las especies capturadas en cada lance. Cuando fue posible, se tomaron datos de profundidad y temperatura del sitio de pesca. La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) se calculó como el número de tiburones capturados por cada 100 anzuelos/hora (Curtis 2008).

Una vez capturado, el tiburón fue llevado a un lado de la embarcación y colocado boca arriba para lograr un estado de inmovilización tónica y facilitar así el proceso de marcaje y toma de datos del animal (Henningsen 1994). La inmovilización tónica permite disminuir el tiempo de manipulación del animal y brinda una recuperación más rápida que mediante el uso de anestésicos; no tiene efectos negativos a largo plazo ni riesgo de sobredosis. Por lo tanto, este método es muy utilizado para implantar quirúrgicamente marcas acústicas en elasmobranquios (Kessel y Hussey 2015).

Durante todo el proceso de marcaje, se mantuvo al tiburón dentro del agua y con un flujo de agua constante entre las branquias. Los tiburones capturados fueron identificados taxonómicamente, medidos (LT: longitud total; cm) y sexados. La identificación del sexo se realizó mediante la observación de las estructuras sexuales en machos (mixopterigios) de cada tiburón. Además, se registró la fecha, hora y sitio (coordenadas geográficas) de captura de cada individuo, el código de la marca acústica implantada, así como la profundidad y la temperatura del agua. Cada tiburón fue implantado con un transmisor acústico, el cual fue colocado en la cavidad peritoneal mediante una incisión de 5 cm hecha en la parte ventral del animal. La incisión fue cerrada con dos o tres suturas hechas con hilo quirúrgico absorbible (Ethicon). Todo el procedimiento desde la captura hasta la liberación en buenas condiciones del tiburón tuvo una duración de 5-10 minutos.

Dependiendo del tipo de seguimiento acústico efectuado se utilizaron transmisores acústicos codificados y continuos. Para el seguimiento pasivo, se colocaron transmisores acústicos codificados (V16-4x y V16TP-4x, 69 kHz, Vemco Ltd. Nova Scotia, Canadá) programados para emitir una serie de señales codificadas que variaron entre 30 y 90 s de manera aleatoria. Este lapso de tiempo aleatorio reduce la probabilidad de que las señales provenientes de diferentes transmisores colisionen. Algunos de estos transmisores contenían sensores de temperatura y profundidad (ver Cuadro 1). Para el seguimiento activo, se colocaron transmisores acústicos continuos (V16-6x, 60 y 63 kHz, Vemco Ltd. Nova Scotia, Canadá) programados para enviar señales acústicas a una frecuencia única y específica cada 3 s. El tiempo de vida estimado para las marcas acústicas codificadas y continuas utilizadas fue de 624 y 2623 d, respectivamente.

Seguimiento acústico pasivo

Para realizar el seguimiento pasivo de los tiburones toro marcados se instalaron tres receptores acústicos VR2W (Vemco Ltd. Nova Scotia, Canadá) en el sitio de estudio. Uno de los receptores fue colocado frente a la boca del estero Coyote a unos 500 m de distancia de la costa. Este receptor permitió detectar las incursiones de los tiburones fuera del estero. Dos receptores adicionales fueron colocados en el estero Coyote para monitorear los movimientos, uso del hábitat y residencia de individuos dentro de este sistema (Figura 2). Todos los receptores fueron sujetos con cintas de plástico a una cuerda anclada al fondo mediante una base de concreto y equipada con una boya sumergida en el extremo, que sirvió para mantener el receptor suspendido en la columna de agua de forma vertical. En todos los casos se evitó que la boya fuera visible con el objetivo de evitar la posible pérdida o daño del equipo.

Los receptores del estero fueron instalados a finales de agosto del 2015 y colocados a unos 90 cm del fondo en el centro del cauce, en pozas que mantenían una profundidad mayor a 2 m aún en marea baja, con el objetivo de maximizar el rango de detección de los mismos. Estos receptores fueron sujetos en su base con una cuerda que fue atada a una de las orillas del estero con la finalidad de evitar que el sistema quedara a la deriva, así como para facilitar su ubicación. Todos los receptores fueron revisados cada dos meses con la finalidad de extraer los datos y darles mantenimiento. Por lo general, el proceso de descarga de datos, mantenimiento y reinstalación de los receptores tuvo una duración de aproximadamente 15 min. Debido a razones logísticas, el receptor ubicado frente a la desembocadura del estero fue instalado dos meses después (octubre del 2015). Todos los receptores fueron recuperados a inicios de marzo del 2016.

Diversos factores físicos, químicos o biológicos (ej. flujo de agua, temperatura, salinidad, partículas disueltas, peces cazando, cangrejos, etc.) presentes en ambientes estuarinos pueden reducir la capacidad de los receptores acústicos (Espinoza 2010). Por tal razón, se realizaron pruebas de calibración para determinar el rango de detección de las diversas técnicas acústicas (pasiva y activa) empleadas en el presente estudio. En este sentido, el rango de detección se define como la relación entre la probabilidad de detección y la distancia existente entre el receptor y el transmisor (Kessel et al. 2014). La eficiencia de detección se calculó dividiendo el número de detecciones válidas por el número de transmisiones acústicas emitidas por un transmisor en un determinado periodo de tiempo (Kessel et al. 2015).

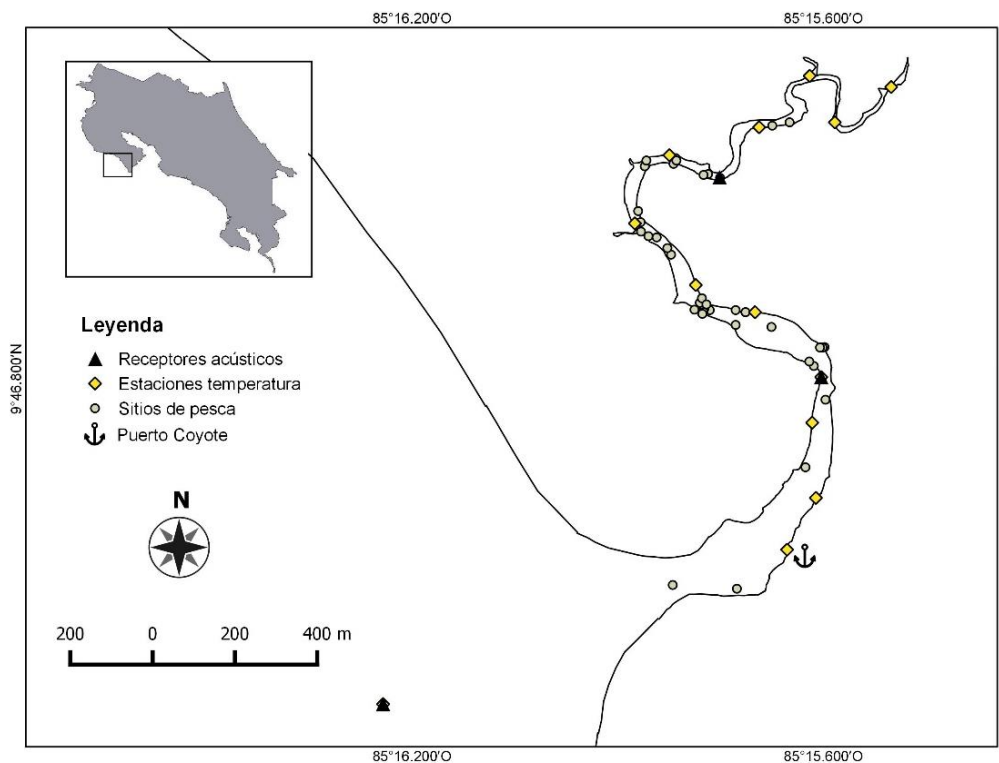


Figura 2. Ubicación de los receptores acústicos, las estaciones de temperatura y los sitios de muestreo. Agosto 2015 - febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Debido a que las señales acústicas pueden ser afectadas por el tipo de sustrato, la profundidad y las condiciones de salinidad, se seleccionaron dos de los receptores ubicados en los ambientes representativos (frente a la desembocadura del estero y adentro del manglar) para determinar el rango de detección de los receptores acústicos VR2W. Para la prueba de calibración se colocaron cinco transmisores acústicos V16-4x (69 kHz) por intervalos de 47 min dentro del estero Coyote separados cada 50 m, hasta completar los 200 m (Figura 3). Luego de 200 m, el contorno físico del estero limita considerablemente la cantidad de señales detectadas, aunque es posible que en ciertas zonas esta distancia sea un poco mayor. La profundidad estimada al momento de la prueba fue de 2,7 – 3,8 m.

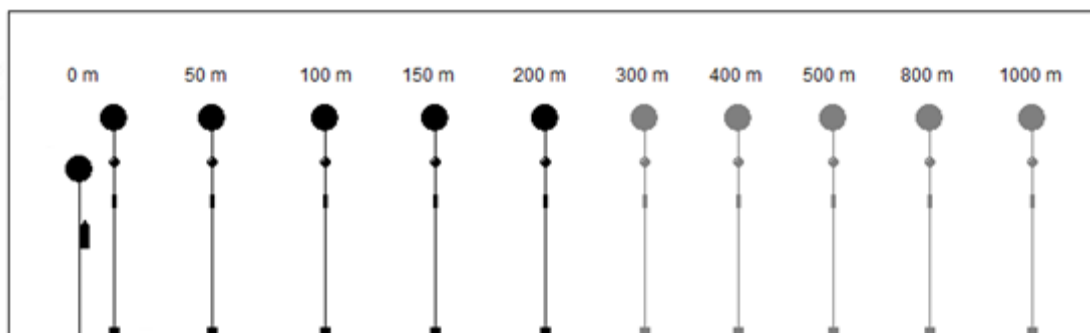


Figura 3. Diseño de muestreo empleado para las pruebas de rango de detección de los receptores acústicos VR2W utilizados en el seguimiento acústico pasivo.

Para determinar el rango de detección del receptor ubicado en el mar frente a la desembocadura del estero las mismas marcas acústicas V16-4x fueron dispuestas en dos grupos. El primer grupo se colocó de 0 a 200 m cada 50 m, mientras que el segundo grupo fue colocado a distancias de 300, 400, 500, 800 y 1000 m (Figura 3). Todas las marcas se dejaron trabajar durante 30 min. La profundidad registrada durante la prueba fue de 8,7-11,8 m. El rango de detección para el receptor instalado dentro del estero fue de 150 m con una eficiencia de detección >55%, mientras que el rango máximo de detección para el receptor situado en el mar fue de 400 m. Sin embargo, más del 68% de las detecciones ocurrieron a los 200 m (Figura 4).

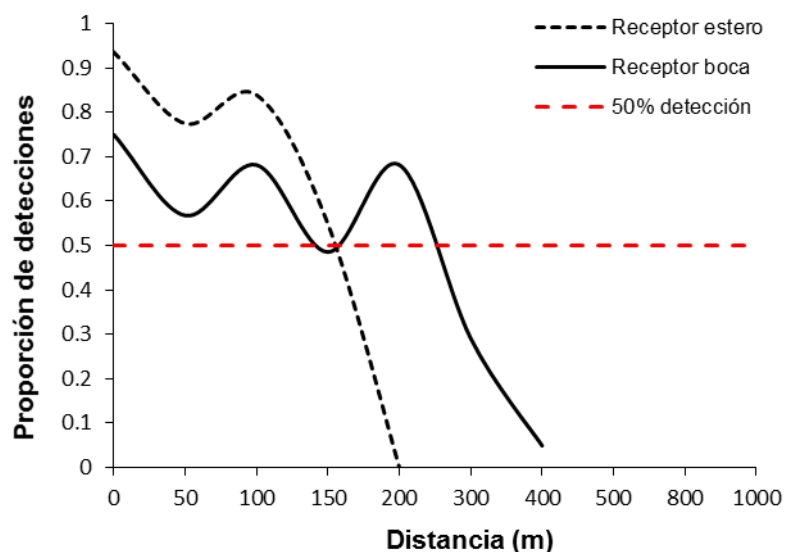


Figura 4. Proporción de detecciones obtenidas por los receptores acústicos fijos. Coyote, Guanacaste, Costa Rica. Junio 2016.

Debido a que el rango de detección de los receptores es superior a la parte más ancha del estero es poco probable que los tiburones pasaran por los receptores sin ser registrados. Sin embargo, la presencia de raíces y/o la geomorfología del estero pudieron haber afectado la probabilidad de detección. En el caso del receptor ubicado frente a la desembocadura del estero, las condiciones del oleaje y la profundidad, pudieron disminuir la probabilidad de detección de los tiburones que salieron o entraron al estero.

Seguimiento acústico activo

El seguimiento activo consistió en la localización y seguimiento a bordo de una embarcación de los tiburones equipados con marcas acústicas continuas mediante un hidrófono direccional conectado a un receptor portátil (VH110 y VR100, Vemco Ltd. Nova Scotia, Canadá). Tanto la duración como los horarios de seguimiento de los tiburones variaron en los diferentes días de muestreo. Sin embargo, se trató de organizar los periodos de seguimiento activo de cada tiburón con el objetivo de obtener datos representativos de su actividad las 24 horas del día. La duración del seguimiento dependió de las condiciones ambientales y del tiempo que se tardó en encontrar a un tiburón.

Una vez localizado un tiburón se inició el seguimiento del mismo, tratando de mantener una distancia apropiada para evitar influir en su comportamiento. Por lo tanto, durante los periodos de seguimiento se procuró mantener apagado el motor de la embarcación siempre que fue posible. La posición geográfica del tiburón (Garmin eTrex), así como los parámetros de salinidad, temperatura del agua (EC300, YSI multiparámetro) y profundidad (H220X sonar system, HawkEye) fueron registrados manualmente cada 15 min. Para los análisis de movimiento, se asumió la posición de la embarcación como la ubicación del tiburón.

Para realizar la prueba de rango de detección del receptor portátil VR100 empleado en el seguimiento activo se utilizó un transmisor continuo V16-6x (51 kHz) a distancias de 0, 50, 86 y 135 m. La proporción de detecciones por distancia se calculó dividiendo el número de detecciones válidas por el número de transmisiones acústicas emitidas por un transmisor cada 5 min (Kessel et al. 2015). Esta prueba se realizó a bordo de una embarcación, la cual se mantuvo apagada durante la prueba con la finalidad de minimizar la interferencia de ruido ocasionada por el motor (Figura 5). El rango de detección estimado fue de 120-140 m con una eficiencia de detección >50% (Figura 6). La intensidad de la señal acústica (dB) se utilizó como un aproximado de la distancia del tiburón.

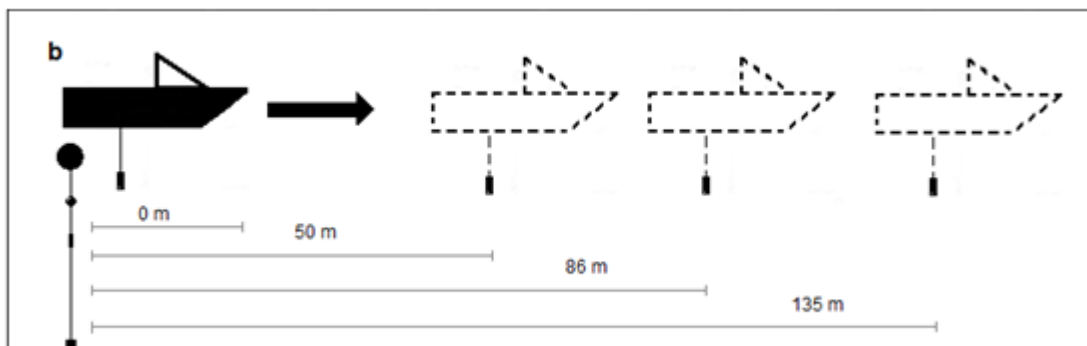


Figura 5. Diseño de muestreo empleado para las pruebas de rango de detección del hidrófono portátil VR100 utilizado en el monitoreo acústico activo.

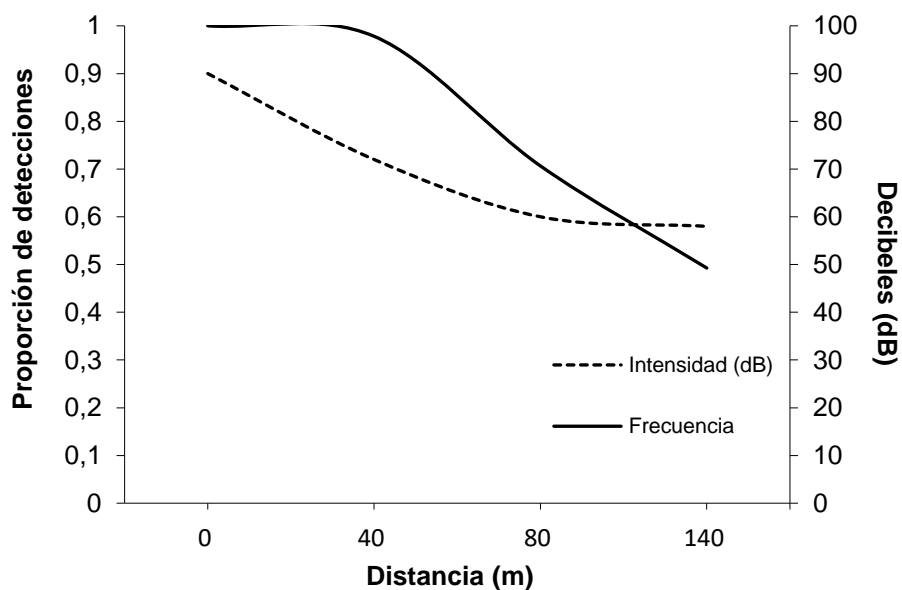


Figura 6. Proporción de detecciones e intensidad de la señal (decibeles, dB) obtenidas durante el monitoreo activo. Estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica. Junio 2016.

Análisis de datos

Estimación de posiciones y parámetros de movimiento

La ubicación de los tiburones monitoreados pasivamente se estimó mediante el método descrito por Simpfendorfer et al. (2002). Este método calcula los centros de actividad de corto plazo (<60 min) y los considera como equivalentes a la posición promedio del tiburón expresados en coordenadas geográficas (latitud y longitud). Las posiciones de los tiburones fueron calculadas cada hora. Un tiburón se consideró presente cuando fue detectado dos o más veces en el mismo día por cualquier receptor.

Debido a que el seguimiento activo de los tiburones fue hecho de manera intermitente (en ocasiones separados por varios días o semanas) y a que los periodos de seguimiento tuvieron una duración variable, el análisis de los movimientos de estos tiburones fue hecho en segmentos correspondientes a cada periodo de seguimiento. Localizaciones sucesivas separadas por un lapso mayor a 12 horas fueron consideradas como un periodo diferente. Los parámetros de movimiento de todos los tiburones fueron estimados con la función *ltraj* del paquete “adehabitatLT” (Calenge 2011) en el software R versión 3.3.1 (R Development Core Team 2016).

La distancia recorrida por los tiburones se calculó mediante la suma de las distancias entre posiciones consecutivas registradas cada 15 min durante el seguimiento activo. Se asumió que el tiburón se desplazó en línea recta de un punto a otro. Para obtener un estimado de la distancia promedio por hora recorrida por el tiburón, se dividió la distancia total recorrida durante un periodo de muestreo por el tiempo total del mismo. Dicha distancia se extrapoló para obtener un estimado de la distancia recorrida diariamente por los tiburones.

Residencia y fidelidad al sitio

Para determinar la presencia y residencia de los tiburones en el área de estudio se utilizó el índice de residencia y el índice de presencia continua. Ambos índices fueron calculados con los datos obtenidos mediante el seguimiento acústico pasivo. El índice de residencia fue calculado como el número de días que un tiburón fue detectado por cualquiera de los receptores dividido por el número total de días de monitoreo. Los valores de este índice varían de 0 a 1. Valores del índice cercanos a 0 indican una baja o detección nula y valores cercanos a 1 indican una alta detección (Espinoza et al. 2015). Un tiburón fue considerado como residente si mostró un índice de residencia superior a 0,5 (Vianna et al. 2013). El índice de presencia continua fue estimado como el mayor número de días consecutivos que un tiburón estuvo presente en el sitio de estudio dividido por el número total de días de monitoreo (Vianna et al. 2013, Espinoza et al. 2014).

Se estimó la distancia promedio entre las posiciones calculadas cada hora como un indicador de la linealidad de movimiento (Heupel et al. 2006b). De esta manera, si un tiburón usa reiteradamente la misma área durante periodos mayores a una hora, las distancias entre sus localizaciones consecutivas serán pequeñas. Por otro lado, en individuos con un patrón de movimiento direccional, se espera que la distancia entre localizaciones sea mayor (Heupel et al. 2006b).

Tasa de movimiento

La tasa de movimiento fue definida como la distancia entre dos localizaciones sucesivas entre el tiempo que un individuo tardó en recorrer dicha distancia. Para calcular la tasa de movimiento se utilizaron las posiciones estimadas cada 15 min durante el monitoreo activo. Se estimó la tasa de movimiento para cada tiburón y se comparó la tasa de movimiento promedio para los periodos del día (6:00 - 18:00 h) y la noche (18:00 - 6:00 h), así como para los ciclos mareales y las fases lunares. Además, se realizaron modelos lineales para analizar la variación de la tasa de movimiento con respecto a los tipos de mareas y las fases lunares. Los modelos se ejecutaron con la función *lm* y el tamaño de los efectos calculados con la función “*glht*” en el software R.

La información de mareas fue proporcionada por el Módulo de Información Oceanográfica (MIO-CIMAR). Las mareas fueron agrupadas en: marea baja, marea alta, vaciante y llenante. Para establecer estas categorías se consideró una hora antes y una hora después del pico de cada marea como alta y baja, y las horas intermedias entre ellas como llenante o vaciante. Las fases lunares se definieron en base al porcentaje de iluminación y a la fase del ciclo lunar como luna llena (>90%), menguante (89 – 11%), nueva (<10%) y creciente (11-89%).

Actividad temporal

Para analizar los patrones de actividad diaria del tiburón toro en el área de estudio se utilizó el método de distribuciones circulares de kernel descrito por Rowcliffe et al. (2014). Para determinar la actividad de los tiburones en los diferentes hábitats dentro del área de estudio se utilizaron las detecciones acústicas (frecuencia de detecciones por hora) registradas por los receptores acústicos. Los intervalos de confianza fueron estimados mediante el método de bootstrap (1000 iteraciones). Para este análisis se definieron dos tipos de hábitat principales: a) el estero, o hábitat de manglar y b) el hábitat costero. Además, se analizaron los patrones de actividad del tiburón toro durante las mareas y las fases lunares, para lo cual se agruparon las detecciones de todos los tiburones. Para determinar la influencia de las mareas en la actividad de los tiburones dentro del estero, se seleccionaron únicamente las detecciones registradas por cualquiera de los dos receptores instalados dentro del estero Coyote. Los análisis fueron realizados en el paquete “Activity” (Rowcliffe 2014) del software R.

Ámbito de hogar

El ámbito de hogar se define como el área utilizada por un individuo durante sus actividades normales de búsqueda de alimento, apareamiento y cuidado de sus crías (Burt 1943). Debido a la carencia de una metodología universal para el análisis del ámbito de hogar y las dificultades asociadas al trabajo con especies acuáticas, la estimación del rango de hogar en elasmobranchios a menudo se refiere más al cálculo del espacio utilizado por un animal durante cierto periodo de tiempo (ej. duración del estudio) que al ámbito de hogar como tal (Grubbs 2010). En este estudio, se empleó el método de distribución de utilización del hábitat de Kernel (KUD, por sus siglas en inglés) para estimar el área utilizada por individuos monitoreados activamente.

A diferencia de otros métodos convencionales utilizados para estimar el rango de hogar (ej. mínimo polígono convexo – MCP), el KUD permite calcular las áreas donde se concentra la mayor actividad dentro del rango de hogar (Worton 1987, Worton 1989). Se calculó el 50 y 95% KUD para cada tiburón considerando el área total utilizada menos 5% de observaciones extremas (95% KUD) y el área núcleo de actividad (50% KUD). Se utilizó la función *rhrHdi* para seleccionar el ancho de banda para la estimación de densidades de Kernel. El análisis de rango de hogar se realizó con el paquete “rhr” (Signer y Balkenhol 2015) en el software R. Los mapas de rango de hogar fueron graficados con el paquete ggmap (Kahle y Wickman 2013).

Uso de hábitat

Los parámetros ambientales analizados se obtuvieron a través de dos metodologías: a) mediante el seguimiento activo de los tiburones y b) a través de los sensores de temperatura y profundidad implantados en los tiburones. Se utilizaron estadísticos descriptivos para analizar el porcentaje de uso de las variables de salinidad, temperatura y profundidad de los tiburones toro monitoreados activamente.

Para analizar el uso de la profundidad y de la temperatura de los tiburones marcados, se calculó el porcentaje de uso de las distintas profundidades durante los periodos del día y la noche. Adicionalmente, se estimó la profundidad y la temperatura promedio utilizada por los tiburones durante las 24 horas del día. La temperatura de los tiburones fue comparada con la temperatura promedio del agua registrada entre noviembre 2015 y febrero 2016 (Figura 7), mediante sensores de temperatura (Hobo Pendant, Onset) colocados a lo largo del estero (ver Figura 2) y programados para registrar la temperatura del agua cada 15 min.

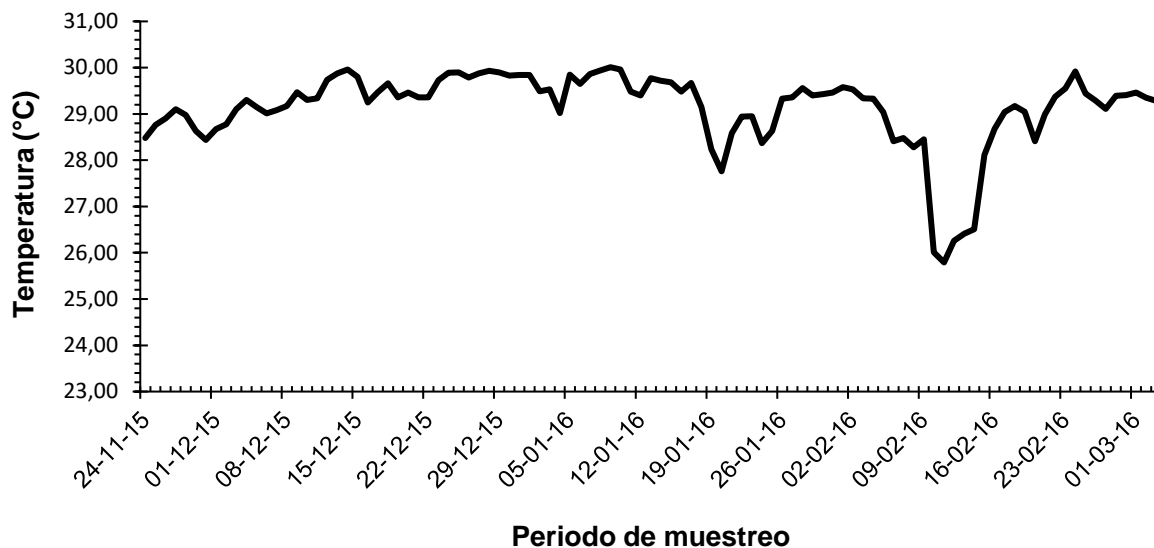


Figura 7. Fluctuación de la temperatura del agua durante el periodo de estudio. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Se implementaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM) para analizar el efecto de los factores que influyen sobre el uso de profundidad en el tiburón toro. La temperatura, iluminación lunar, ciclo mareal y los periodos del día y noche fueron usadas como variables predictivas. Un total de 20 modelos candidatos fueron construidos; los mejores modelos fueron seleccionados usando el criterio de información de Akaike (AIC). El modelo que mejor se ajustó a los datos fue aquel que obtuvo el valor de AIC más bajo. Los modelos fueron ejecutados en software R con la función “lmer” del paquete *lme4* (Bates et al. 2014). La multicolinealidad en los modelos fue analizada mediante el uso del “factor de inflación de varianza” con la función “VIF” del paquete *AED* (Zuur et al. 2009). Para visualizar el efecto de las variables seleccionadas en el modelo, se utilizó la función “visreg” en el software R.

RESULTADOS

Captura y marcaje

Se realizaron un total de 179 lances de pesca en 54 sitios distribuidos dentro del estero Coyote (Figura 2). La mayoría de los lances fueron hechos en la parte media del estero ya que esta zona resultó más accesible para realizar el muestreo debido a su profundidad y amplitud. Todos los tiburones fueron capturados a temperaturas de entre 26 - 28,5°C, en un ámbito de profundidad entre 1,6 y 2,6 m. La captura por unidad de esfuerzo fue de 0,23 tiburones por 100 anzuelos/hora. Las especies capturadas de manera incidental fueron principalmente bagres (*Arius spp.*) y pargos (*Lutjanus spp.*).

Se capturaron un total de siete *C. leucas* juveniles entre agosto y diciembre del 2015. La talla promedio de los tiburones capturados fue 104,5 ± 6,53 cm longitud total (LT), con una talla mínima de 99 cm LT y máxima de 117 cm LT. La talla promedio para hembras fue un poco superior a la de los machos (hembras: 107 ± 8,88 cm LT; machos: 103 ± 3 cm LT) y la proporción de sexos fue cercana a 1 (4 machos y 3 hembras). De acuerdo a la talla y la tasa de crecimiento calculada para la especie (Branstetter y Stiles 1987, Simpfendorfer et al. 2005), la edad de los juveniles de *C. leucas* capturados en el estero Coyote varió entre 1 y 3 años.

Cuatro tiburones (2 hembras, 2 machos) fueron provistos con marcas acústicas codificadas, y dos tiburones más (macho y hembra) fueron equipados con marcas continuas (Cuadro 1). Todos los tiburones capturados fueron manipulados adecuadamente y liberados en buenas condiciones. Sin embargo, el tiburón T02 murió casi cuatro meses después de haber sido marcado al ser capturado por un pescador.

Cuadro 1. Tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) capturados y monitoreados entre agosto 2015 y febrero del 2016 en el estero de Coyote, Guanacaste, Costa Rica. LT: longitud total.

ID	Fecha captura	Sexo	LT (cm)	Tipo transmisor	Última detección
T01	27/08/2015	Macho	105	Codificado (sensor °C/m)	12/10/2015
T02	15/09/2015	Macho	102	Codificado (sensor °C/m)	04/01/2016
T03	15/09/2015	Hembra	104	Codificado (sensor °C/m)	08/02/2016
T04	19/09/2015	Hembra	100	Codificado	20/02/2016
T05	13/10/2015	Macho	106	N/A	N/A
T06	07/12/2015	Hembra	117	Continuo	Activo
T07	08/12/2015	Macho	99	Continuo	Activo

Movimientos y residencia

Seguimiento pasivo

Entre agosto 2015 y febrero 2016 se obtuvieron un total de 46.858 detecciones correspondientes a cuatro tiburones marcados. Los tiburones fueron monitoreados entre 45 a 146 días, con un promedio de 107 ± 44 días (Cuadro 2). Todos los tiburones permanecieron en el área de estudio casi de manera ininterrumpida durante el periodo de monitoreo (Figura 8). Sin embargo, el tiburón T04 mostró periodos de ausencia más marcados hacia el final del periodo de monitoreo.

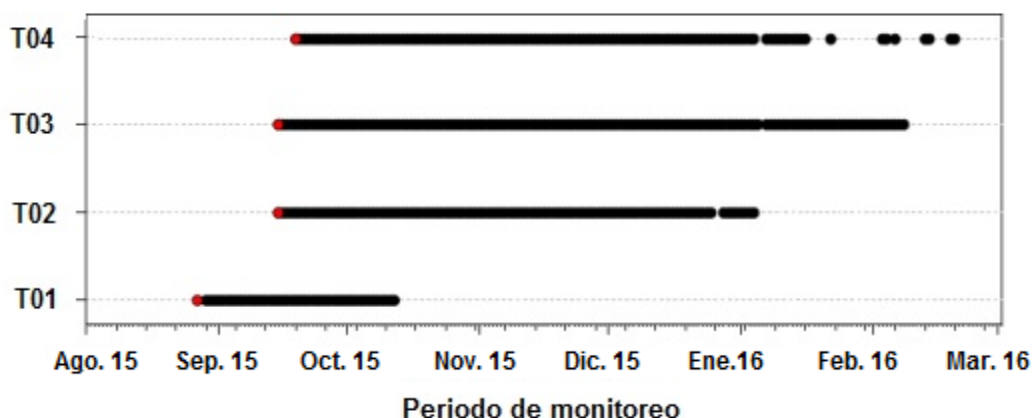


Figura 8. Periodos de presencia-ausencia de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) monitoreados entre agosto 2015 - febrero 2016 en Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

A excepción del tiburón T01, la mayoría de los tiburones fueron detectados por todos los receptores instalados. El tiburón T01 no fue detectado por el receptor ubicado frente a la desembocadura del estero y dejó de ser detectado por en el área de estudio poco tiempo después de su marcaje (Figura 8). Es probable que este tiburón haya abandonado el área de estudio sin ser detectado al salir del estero, que haya muerto (por causas naturales o por la actividad pesquera), o que la marca acústica haya dejado de funcionar prematuramente. Lo anterior coincidió con el hecho de que el receptor ubicado frente a la desembocadura del estero fue instalado casi dos meses después que el resto de los receptores, lo que contribuyó a que el tiburón no fuera detectado nunca en el mar.

Los tiburones mostraron en promedio un índice de residencia de $0,62 \pm 0,27$ y un índice de presencia continua promedio de $0,53 \pm 0,20$. Casi todos los tiburones presentaron valores de residencia y de presencia continua superiores a 0,5 (Cuadro 2), lo que sugiere que los tiburones permanecieron dentro del estero o próximos al área de estudio por largos periodos de tiempo.

Cuadro 2. Parámetros de movimiento de los tiburones toro (*Carcharhinus leucas*) monitoreados pasivamente durante agosto 2015 – febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

ID	Días de detección	Días de libertad	Número de Detecciones	Índice residencia	Índice de presencia continua
T01	45	189	5404	0,23	0,23
T02	111	170	13243	0,65	0,60
T03	146	170	14309	0,85	0,66
T04	126	166	13902	0,75	0,65

La distancia promedio entre localizaciones consecutivas de los tiburones monitoreados pasivamente fue de 200 m. La distancia máxima registrada fue de 1670 m. La mayoría de los tiburones se movieron menos de 900 m de su ubicación previa y casi el 70% de los tiburones se ubicaron a menos de 100 m de su localización anterior (Figura 9). La poca direccionalidad observada en los movimientos de los tiburones toro juveniles indica que estos tienden a permanecer en el mismo sitio o en las cercanías del estero.

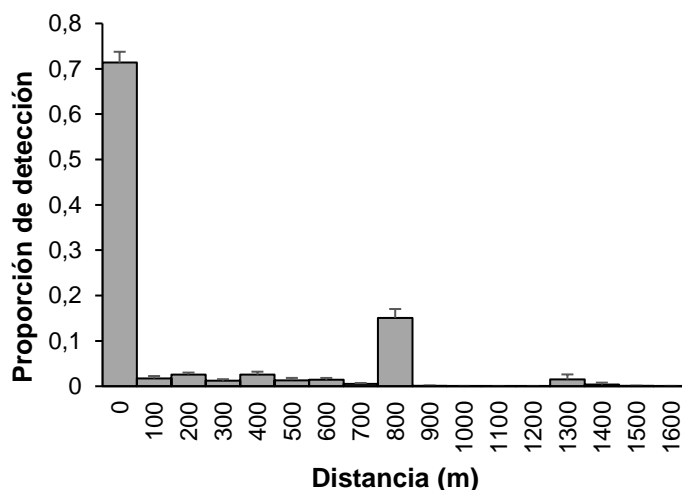


Figura 9. Distancias lineales promedio (DE) de las localizaciones estimadas cada hora de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) durante agosto 2015 - febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Seguimiento activo

Durante diciembre de 2015 a febrero de 2016 se obtuvieron 209 detecciones correspondientes a dos tiburones toro. Dos tiburones toro fueron rastreados entre 5,8 y 64,8 horas (Cuadro 3) y por periodos de 1 - 7,5 h/día. La distancia promedio recorrida por los tiburones en una hora fue de $0,43 \pm 0,21$ km. Diariamente, los individuos recorrieron en promedio $10,53 \pm 5,26$ km.

Cuadro 3. Datos de monitoreo de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) monitoreados activamente entre diciembre 2015 – febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

ID	Fecha de monitoreo (días)	Tiempo de rastreo (h)	Posiciones
T06	17/12/2015 – 21/01/2016 (5)	5.8	18
T07	11/12/2015 – 23/02/2016 (23)	64.8	191

Ámbito de hogar

El ámbito de hogar de los tiburones T06 y T07 se ubicó aproximadamente a 700 m de la boca del estero Coyote, río arriba (Figura 10). A pesar de que el área núcleo estimada para ambos tiburones fue muy similar, las zonas usadas con mayor intensidad por los tiburones fueron diferentes (Cuadro 4). El tiburón T06 concentró su actividad en un solo punto ubicado en la región norte del estero, mientras que el tiburón T07 tuvo una actividad mayor en cuatro zonas distribuidas en la región media del estero (Figura 10). El área total estimada para el tiburón T06 fue ligeramente mayor a la del tiburón T07 (Cuadro 4). En general, el ámbito de hogar estimado para ambos tiburones fue relativamente bajo (Cuadro 4).

Cuadro 4. Parámetros de movimiento y actividad espacial de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) monitoreados activamente entre diciembre 2015 - febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

ID	Tasa movimiento (m/s)	Distancia total recorrida (km)	KUD 50% (m ²)	KUD 95% (m ²)
T06	0.09 ± 0.07 DE	1.98	35 800	170 300
T07	0.15 ± 0.14 DE	25.52	39 000	164 200

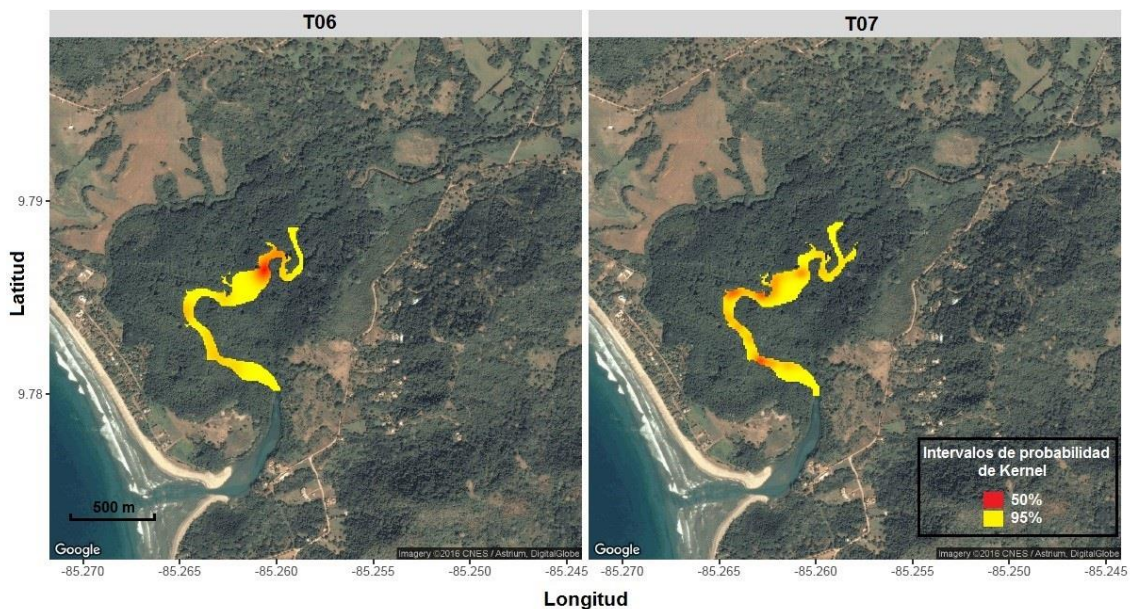


Figura 10. Mapas del ámbito de hogar de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) juveniles monitoreados activamente entre diciembre 2015 y febrero 2016 en el estero Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Tasa de movimiento

La tasa de movimiento de los tiburones toro en este estudio varió entre 0,09–0,15 m/s (Cuadro 4), con un promedio de $0,14 \pm 0,13$ m/s. Aunque el tiburón T06 mostró una mayor tasa de movimiento durante el día (Figura 11), en general, la tasa de movimiento promedio de ambos tiburones durante el día ($0,14 \pm 0,14$ m/s) y la noche ($0,15 \pm 0,12$ m/s) fue bastante similar.

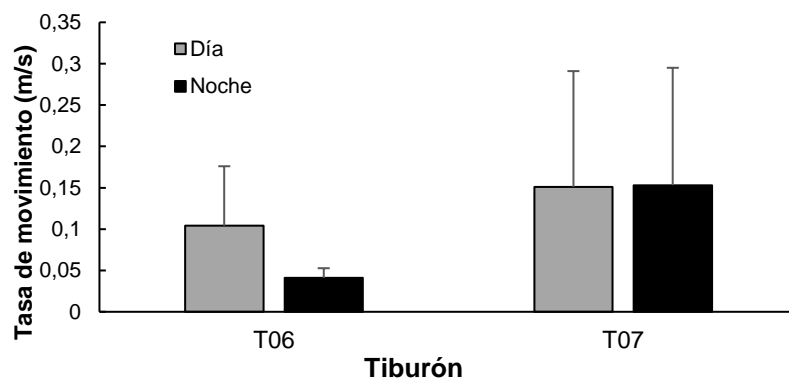


Figura 11. Promedio de la tasa de movimiento (DE) diurno y nocturno de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) entre diciembre 2015 y febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

La tasa de movimiento varió con relación al nivel de la marea y la fase lunar. Al comparar la tasa de movimiento según la marea, se observó una mayor diferencia entre la marea vaciante (0,17 m/s) y la marea baja (0,1 m/s), con una mayor tasa de movimiento durante la marea vaciante (CI 95%: 0-0,14 m/s) (Figura 12). Con respecto a la tasa de movimiento durante las fases lunares, la mayor diferencia observada fue entre la luna nueva (0,18 m/s) y la luna llena (0,18 m/s), donde la mayor tasa de movimiento correspondió a la luna nueva (CI 95%: -0,02–0,16 m/s) (Figura 12). A pesar de lo anterior, el efecto de los tipos de mareas y las fases lunares sobre la actividad de los tiburones fue similar (Figuras 12 y 13). Por lo tanto, ni el régimen de mareas ni las fases lunares parecieron influir en la tasa de movimiento de los tiburones.

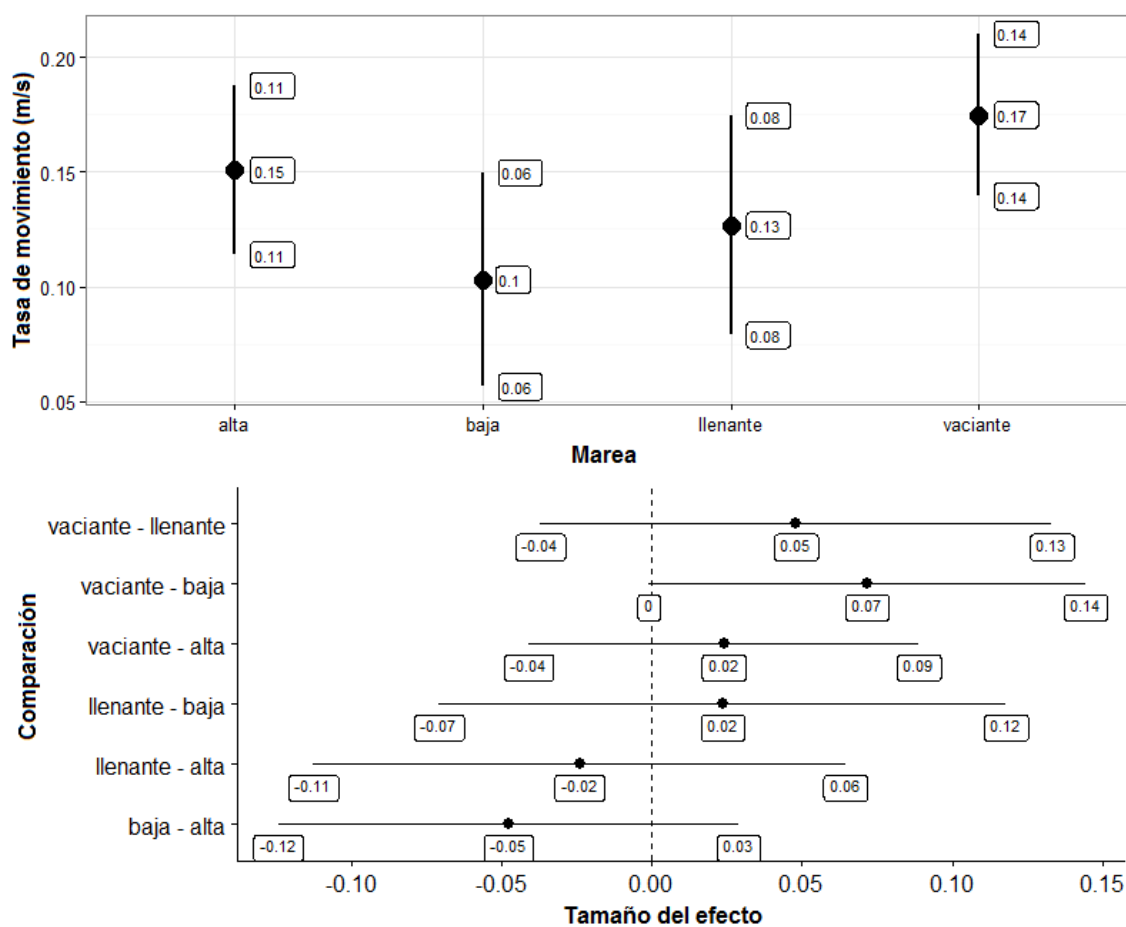


Figura 12. Tasa de movimiento de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) durante el ciclo de mareas (panel superior). Intervalos de confianza al 95% para las comparaciones de tipos de marea (panel inferior).

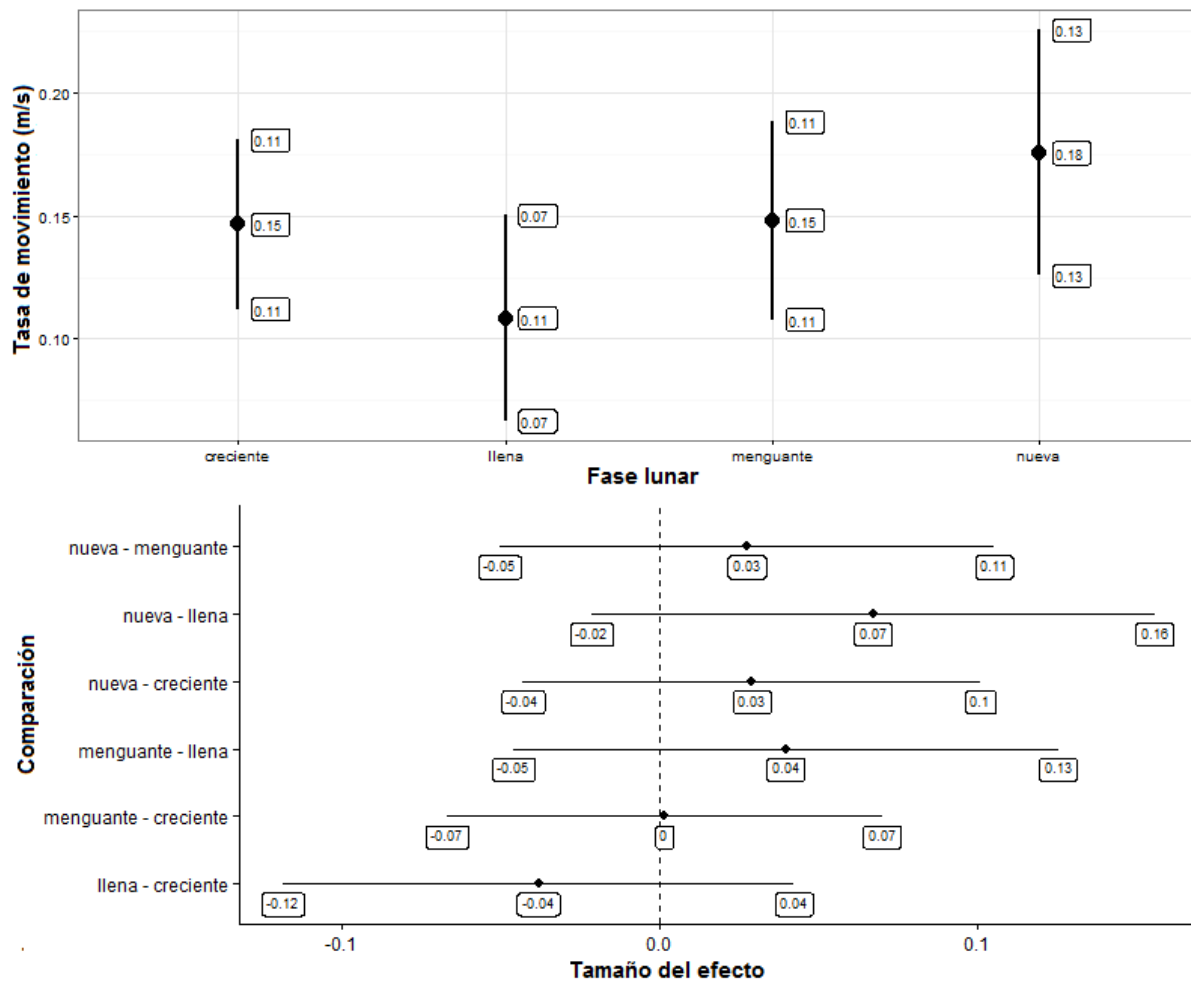


Figura 13. Tasa de movimiento de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) durante las fases lunares (panel superior). Intervalos de confianza al 95% para las comparaciones de las fases lunares (panel inferior).

Actividad temporal

Debido a que el tiburón T01 no pudo ser registrado por el receptor ubicado frente a la desembocadura del estero (hábitat costero), su registro de actividad se restringió al hábitat de manglar. Este tiburón presentó un pico de actividad cerca del mediodía y picos de menor actividad a las 6:00 y a las 18:00 (Figura 14). El tiburón T02 estuvo activo tanto en el estero como en la costa durante casi todas las horas del día. Sin embargo, la mayor actividad ocurrió dentro del estero y fue mayor cerca de las 10:00 y entre las 20:00-22:00. La actividad del tiburón en la costa se concentró entre las 20:00-4:00, aunque el tiburón fue detectado durante casi todas las horas del día, excepto entre las 9:00 y las 13:00 (Figura 14). El tiburón T03 presentó una mayor actividad cerca del mediodía dentro del estero y cerca de la medianoche en la costa. Este tiburón estuvo mayormente activo en la costa durante las horas de la noche y hasta la madrugada (18:00-6:00). En comparación con los demás tiburones, el tiburón T04 tuvo una actividad más marcada en la costa durante la noche (18:00-6:00) y dentro del estero durante el día (5:00-18:00) (Figura 14).

En general, los tiburones exhibieron una actividad durante todas las horas del día y estuvieron activos el 86% del tiempo (IC 95%: 0.84-0.88) (Cuadro 5). El mayor nivel de actividad se registró dentro del estero y durante el día (5:00-17:00), mientras que en la costa, la actividad fue principalmente nocturna, con picos entre las 20:00-4:00 (Figura 15). A pesar de que estos estuvieron activos durante todas las horas del día, se observó una disminución en su actividad dentro del estero alrededor de las 18:00 (Figura 15).

Cuadro 5. Estimación del nivel de actividad de los tiburones toro (*Carcharhinus leucas*) juveniles. Los paréntesis muestran el intervalo de confianza (IC) al 95%.

ID	Esteros	Costa	Total
T01	0.72 (0.68 - 0.77)	--	0.72 (0.68 - 0.77)
T02	0.74 (0.71 - 0.77)	0.36 (0.31 - 0.42)	0.77 (0.74 - 0.80)
T03	0.73 (0.69 - 0.76)	0.33 (0.31 - 0.36)	0.82 (0.77 - 0.84)
T04	0.76 (0.71 - 0.76)	0.42 (0.39 - 0.44)	0.84 (0.80 - 0.87)
Total	0.79 (0.76 - 0.80)	0.42 (0.39 - 0.43)	0.86 (0.84 - 0.88)

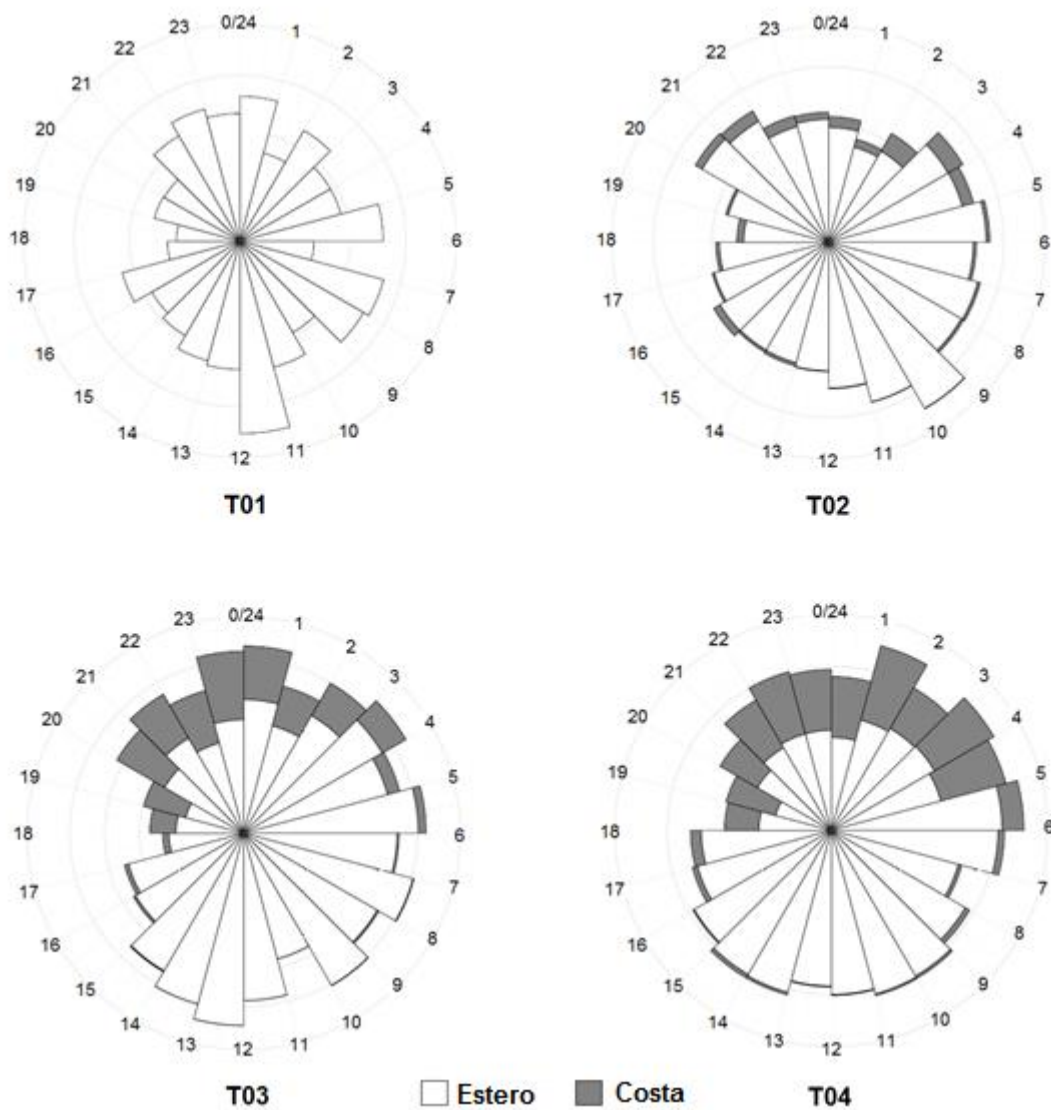


Figura 14. Actividad diaria de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) en el estero y en la costa. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

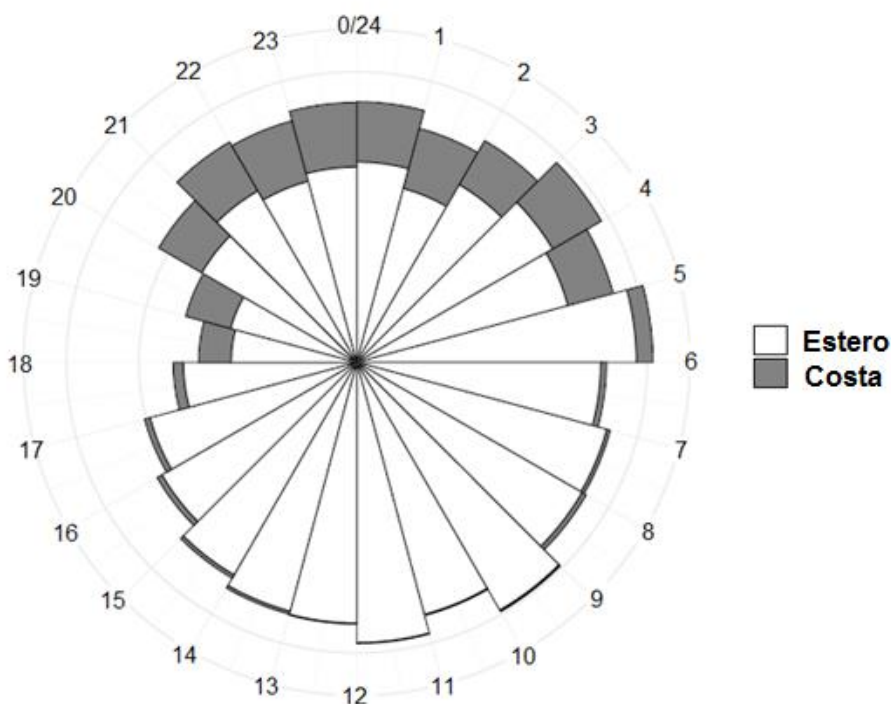


Figura 15. Actividad diaria de todos los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) dentro del estero y en la costa. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

La actividad de los tiburones en el estero fluctuó con respecto a las mareas y a la hora del día (Figura 16). La mayor actividad se registró durante la marea llenante (0,83) y la menor actividad durante la marea vaciante (0,50). Durante la marea llenante los tiburones permanecieron activos durante todas las horas del día. El patrón de actividad observado durante la marea alta fue mayormente nocturno, mientras la actividad durante las mareas vaciante y baja mostró un patrón contrario (Figura 16).

A pesar de que los tiburones mostraron una actividad similar según la fase lunar (0,69 – 0,78), los patrones de actividad durante estas fueron diferentes (Figura 17). Durante la luna creciente los tiburones presentaron una nivel de actividad similar durante todas las horas del día. Mientras que durante la luna nueva se observó una mayor actividad a la medianoche, la cual fue disminuyendo a lo largo del día hasta llegar a su menor punto cerca de las 18:00 para después volver a incrementarse (Figura 17). Durante la luna menguante los tiburones registraron diversos picos de actividad durante el día, aunque mostraron una mayor actividad diurna, mientras que durante la luna llena estos mantuvieron una actividad constante durante las horas de la noche y cambiaron su actividad durante el día (Figura 17).

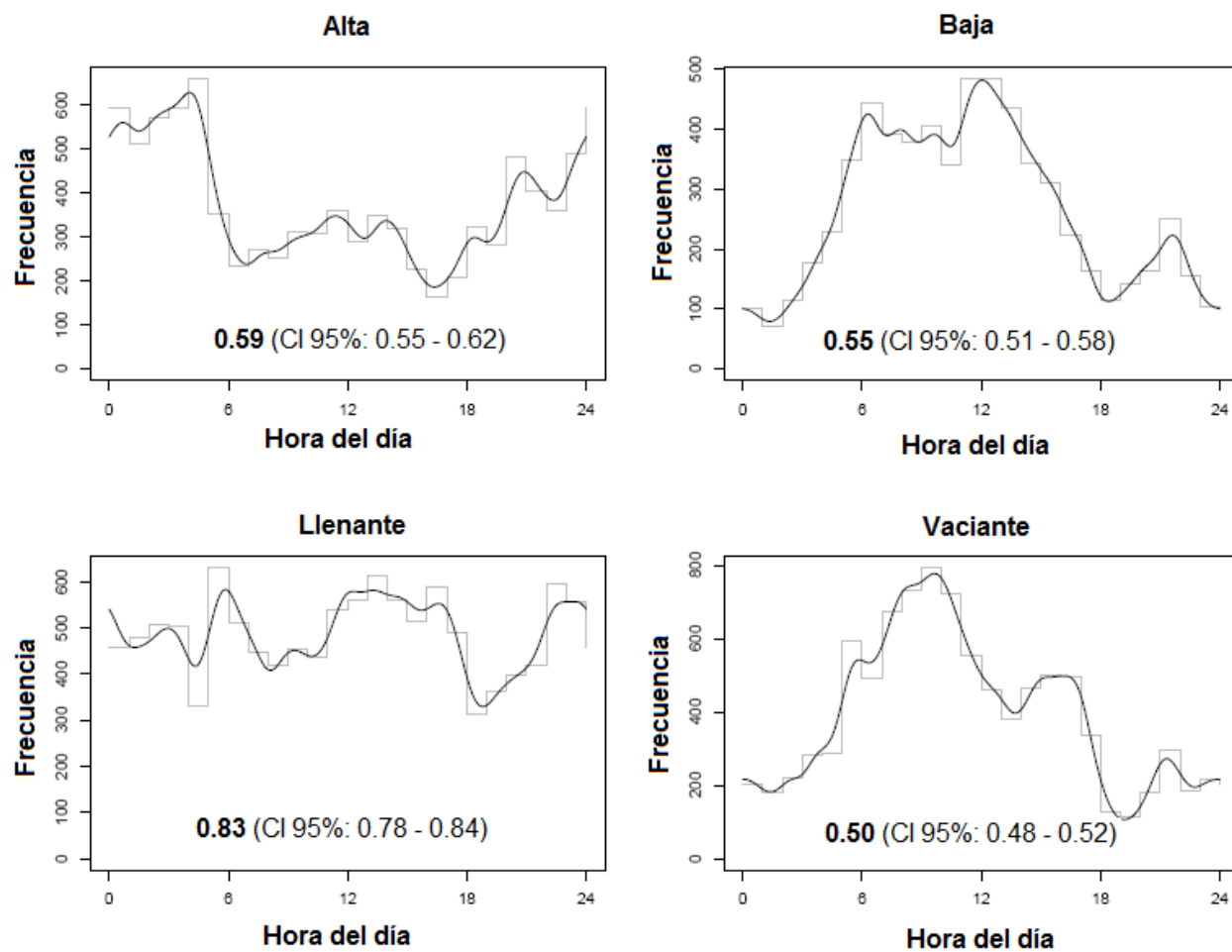


Figura 16. Periodos de actividad diaria de todos tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) en el estero Coyote con respecto a las mareas. Agosto 2015 – febrero 2016.

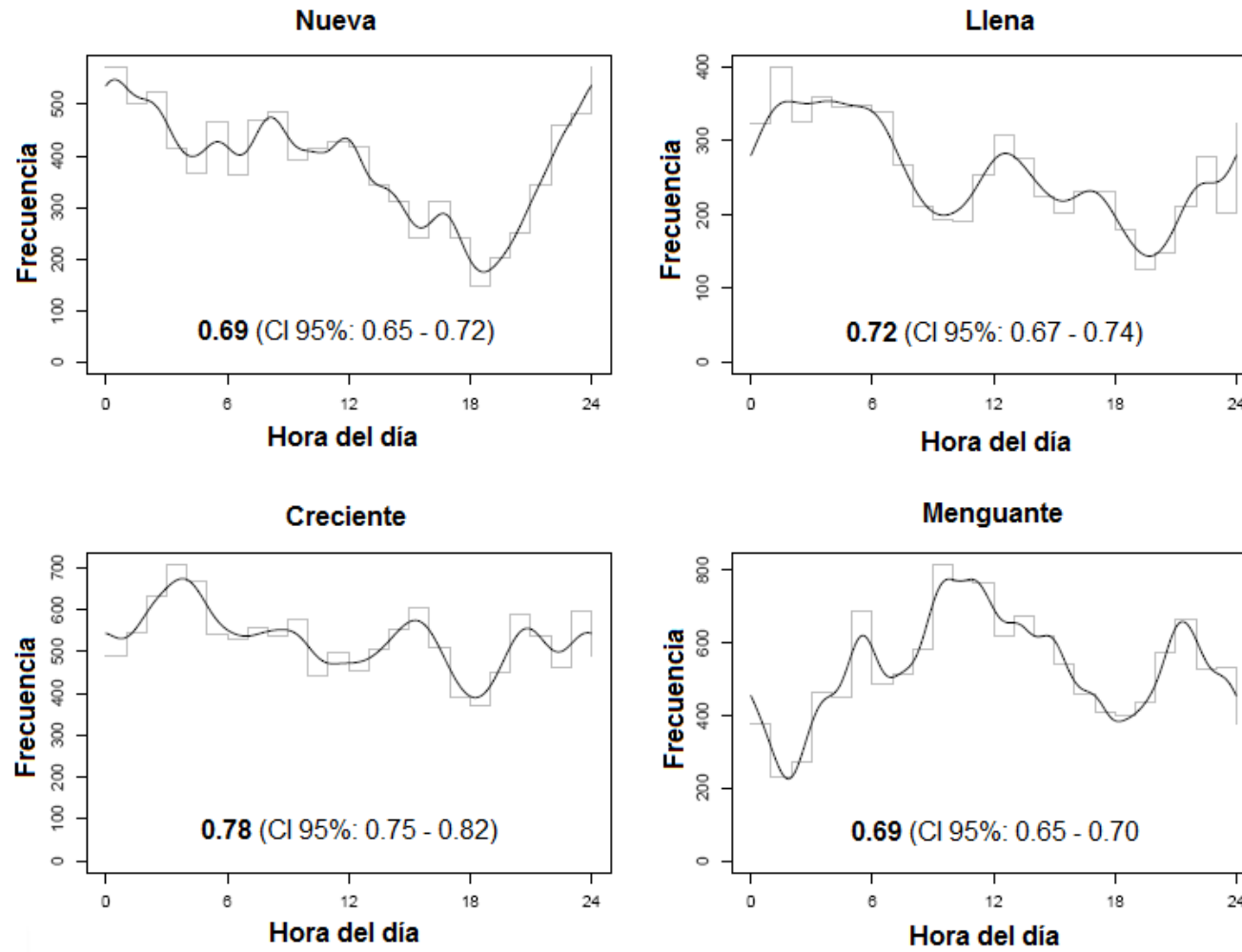


Figura 17. Periodos de actividad diaria de todos tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) en el estero Coyote con respecto a las fases lunares. Agosto 2015 – febrero 2016.

Uso de hábitat

Las condiciones ambientales de temperatura y profundidad a las cuales se encontraron los tiburones exhibieron rangos relativamente pequeños. Durante el seguimiento activo los tiburones fueron localizados en un rango de profundidad de 0-3m y a una temperatura de 26-31°C. Más del 50% de las detecciones ocurrieron a 1 m de profundidad y a temperaturas entre los 29°C y 30°C (Figura 18a y 18b). A pesar de que los tiburones se encontraron utilizando amplios rangos de salinidad (5-34 ppt), la mayoría de las localizaciones fueron registradas en salinidades de 28-32 ppt (Figura 18c).

Los valores promedio de temperatura y profundidad registrados por los sensores colocados en los tiburones toro y los valores promedio obtenidos durante el monitoreo activo coincidieron (Cuadro 6). Los rangos de temperatura registrados por los sensores fueron similares a los observados durante el seguimiento activo (26,11 – 32,34°C, promedio=29,45). Sin embargo, los valores de profundidad registrados por los sensores mostraron rangos más amplios (0,60 – 13,34 m, promedio= 2,46 m) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Temperatura y profundidad registrados por los sensores situados en los transmisores colocados en los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*).

ID	Profundidad (m)			Temperatura (°C)		
	Promedio	Min	Max	Promedio	Min	Max
T01	1,7 ± 0,79 DE	0.60	10.31	29.8 ± 0.76 DE	27.16	32.34
T02	3,1 ± 1,02 DE	1.81	13.34	29.4 ± 0.83 DE	26.70	32.10
T03	2,0 ± 1,16 DE	0.60	10.31	29.3 ± 0.97 DE	26.11	31.90

En comparación con los demás tiburones, el tiburón T01 utilizó profundidades más someras durante todo el periodo de muestreo (Figura 19). Los tiburones T01 y T03 utilizaron en mayor proporción profundidades cercanas a un metro, mientras que el tiburón T02 pasó la mayor parte del tiempo a profundidades entre los 2-3 m (Figura 19). El tiburón T02 nunca fue registrado por encima del metro de profundidad y en contraste con los otros tiburones, este mostró una variación más notoria en el uso de la profundidad durante el día y la noche (Figura 19).

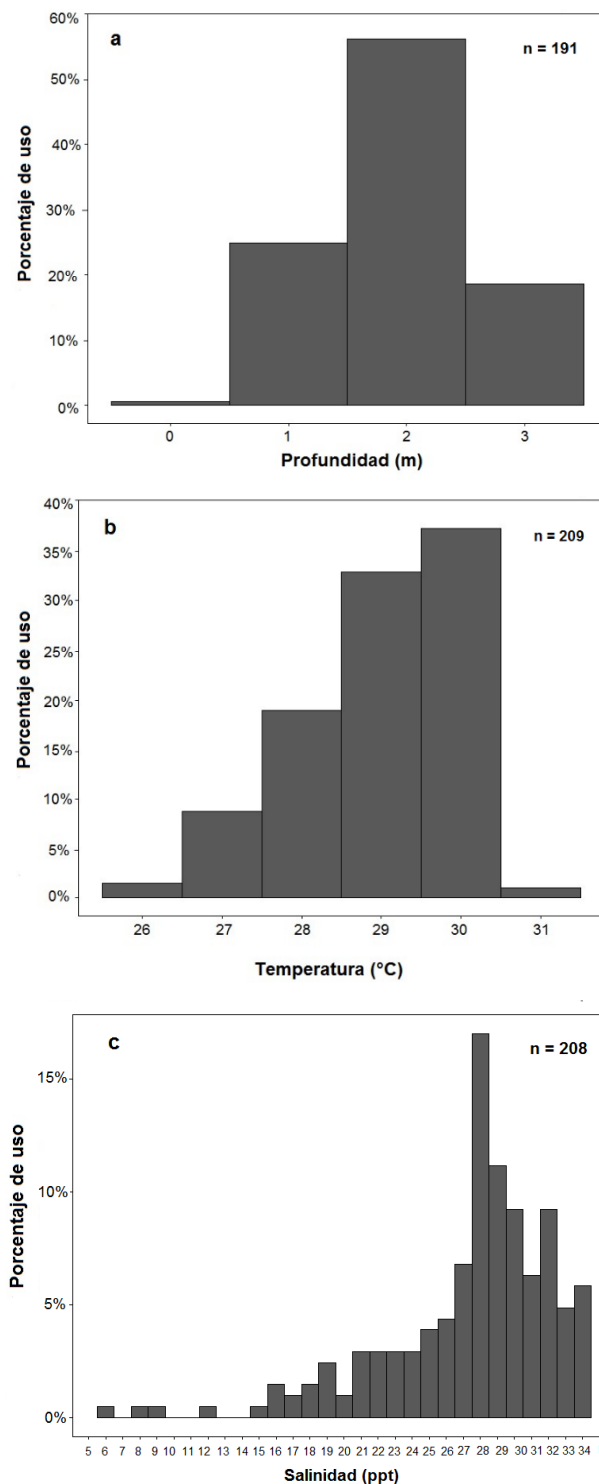


Figura 18. Parámetros ambientales de a) profundidad, b) temperatura y c) salinidad observados en el estero Coyote durante el monitoreo activo de los juveniles de *C. leucas* entre diciembre 2015 y febrero 2016.

En general, el mayor porcentaje de las detecciones se concentró entre los 0-4 m de profundidad, raramente se registró el uso de profundidades entre los 5-13 m, aunque durante la noche se registraron las mayores profundidades (Figura 20). Al parecer los tiburones utilizaron en mayor medida profundidades someras (0-2 m) durante la noche y un poco más profundas (3-4 m) durante el día. A pesar de que todos los tiburones mostraron cierta variación en la utilización de la profundidad durante el día y la noche, esta variación nunca fue superior al 8% del total de las detecciones en ninguna ocasión (Figura 19) y la profundidad promedio durante el día (2,48 m) y durante la noche (2,38 m) fue muy similar, por lo que no fue posible definir algún patrón entre el uso de la profundidad y los periodos del día.

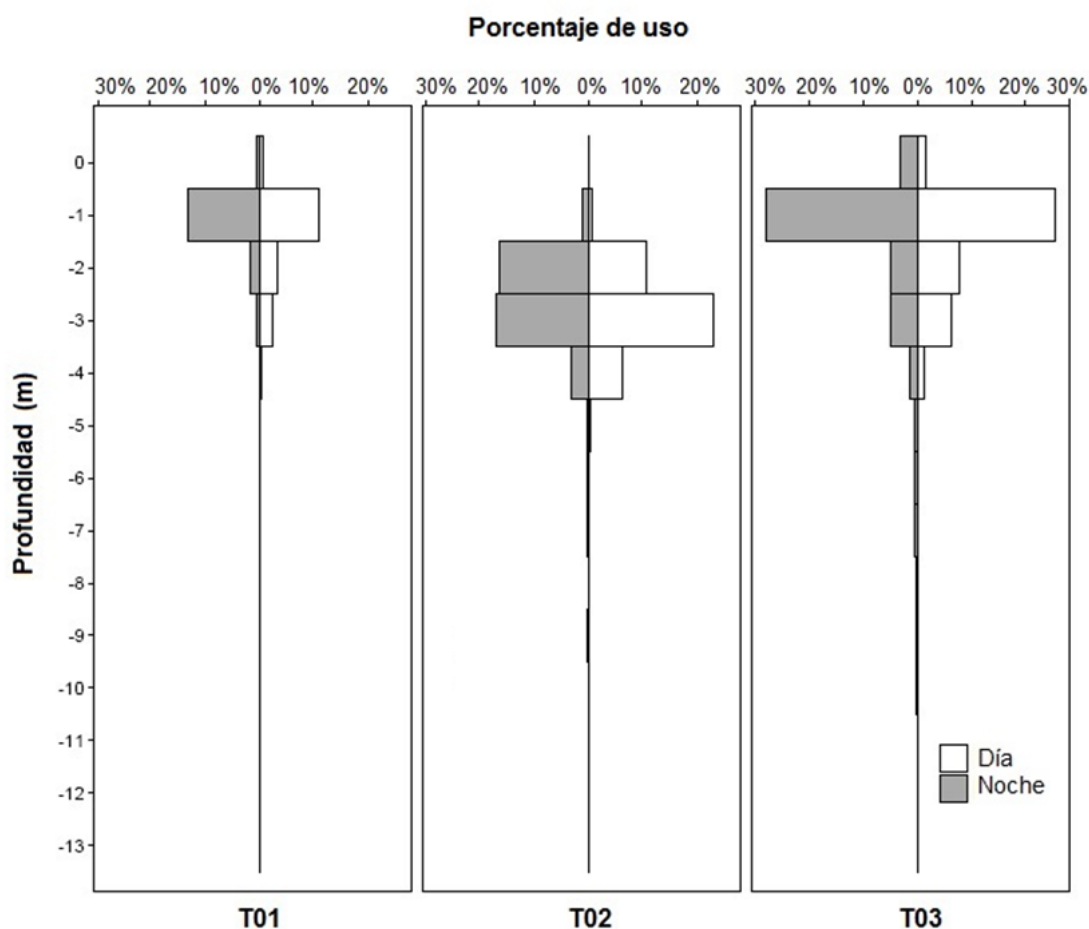


Figura 19. Porcentaje de uso de la profundidad de tres tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) equipados con sensores de profundidad durante los periodos del día y la noche. Agosto 2015 – febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

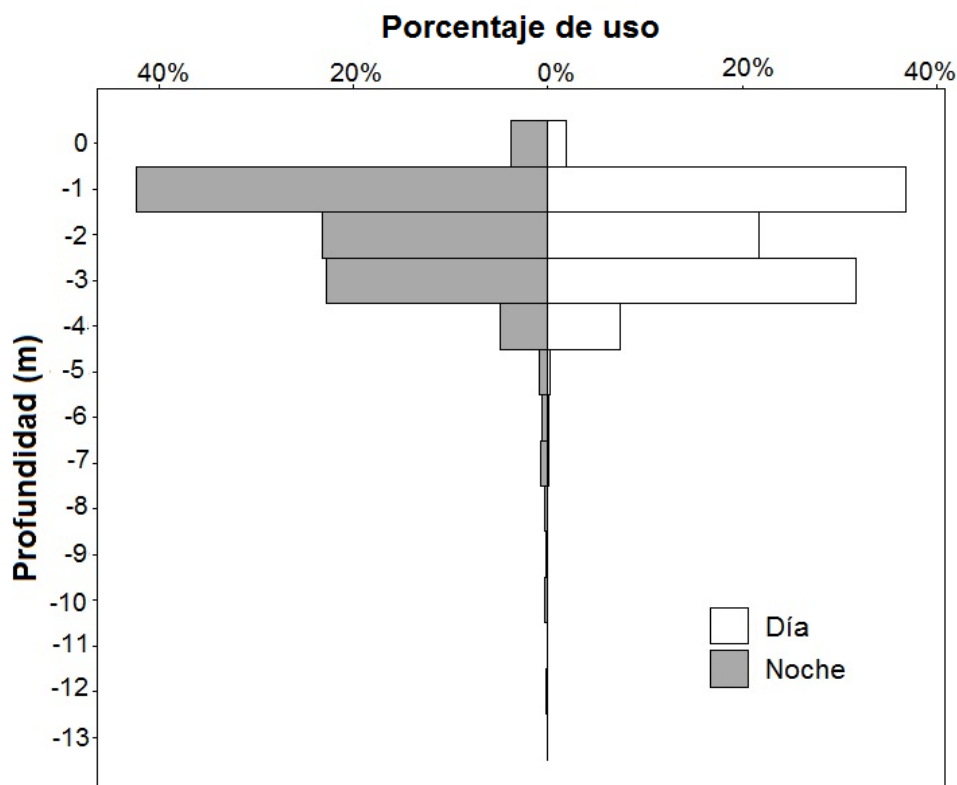


Figura 20. Porcentaje de uso de la profundidad durante el día y la noche de todos los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*). Agosto 2015 – febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Todos los tiburones equipados con sensores de temperatura mostraron una utilización similar de la temperatura durante el día y la noche (Figura 21). El porcentaje de temperatura utilizada por los tiburones fue ligeramente superior durante el día para casi todos los intervalos de temperatura. El mayor porcentaje de uso se registró entre los 29-29,9 °C y fue el único intervalo que mostró valores de utilización superiores durante la noche para todos los tiburones (Figura 21 y 22). Debido a la poca variación observada en el porcentaje de uso de la temperatura no se detectó ningún patrón en relación con los periodos del día y la noche.

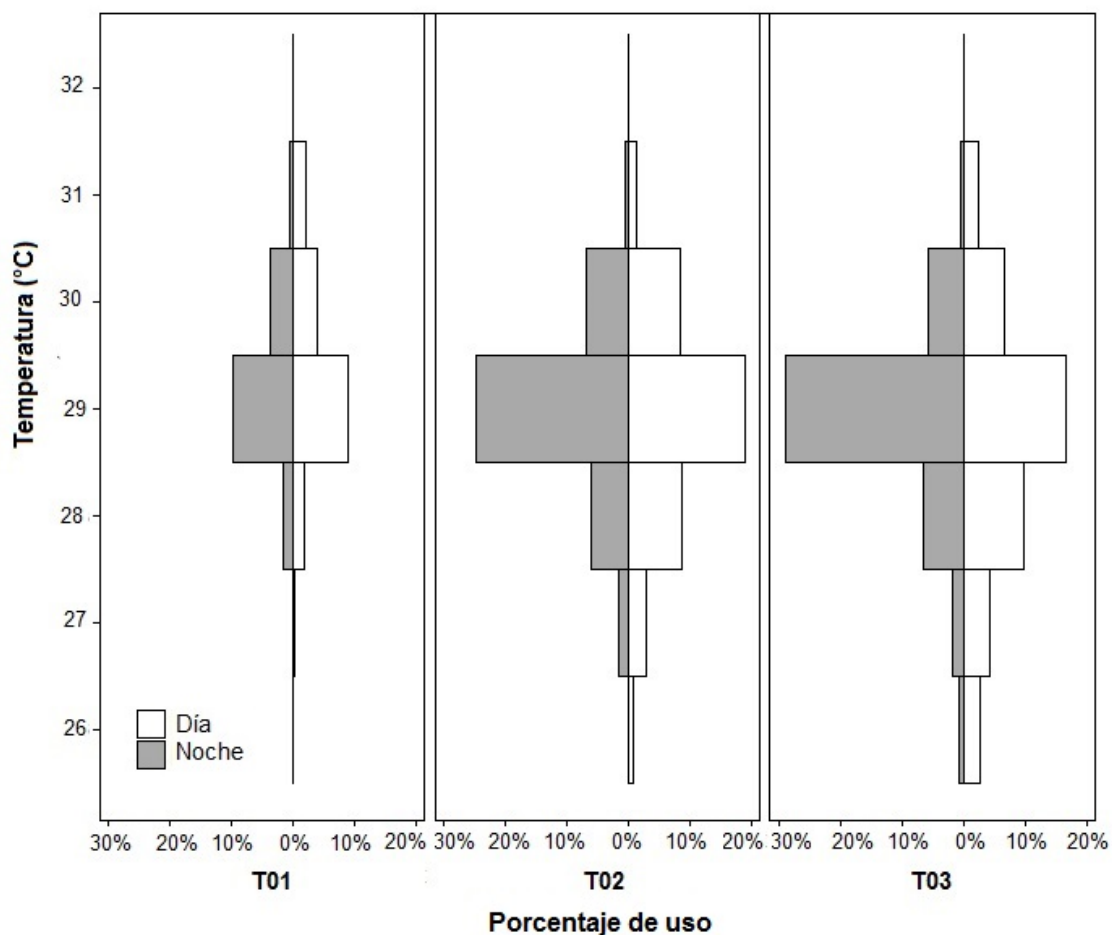


Figura 21. Porcentaje de uso de la temperatura de tres tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) equipados con sensores de temperatura durante los periodos del día y la noche. Agosto 2015 – febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Al analizar el uso promedio de la profundidad y la temperatura a lo largo del día se observó que los tiburones se mantuvieron a profundidades entre los 2-3 m entre las 5:00-16:00, y utilizaron profundidades mayores (4-6 m) entre las 17:00-4:00 (Figura 23). Con respecto a la temperatura, los tiburones mantuvieron una temperatura relativamente constante durante el día (28,4-29,9 °C). La temperatura de los tiburones se relacionó estrechamente con la temperatura del agua (Figura 23). Sin embargo, durante las horas más calientes del día (12:00-16:00) los tiburones se mantuvieron entre 0,3-0,5°C por debajo de la temperatura del agua (Figura 23).

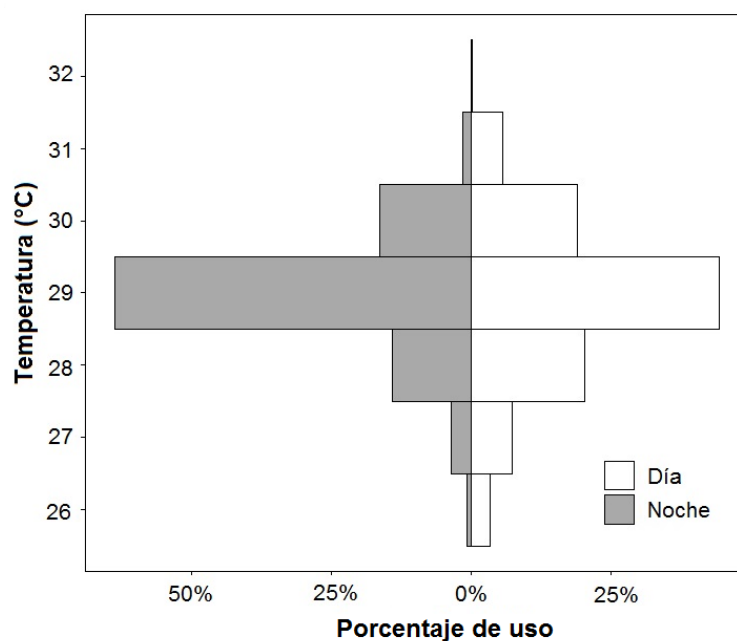


Figura 22. Porcentaje de utilización de la temperatura durante los periodos del día y la noche correspondiente a todos los tiburones toro. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

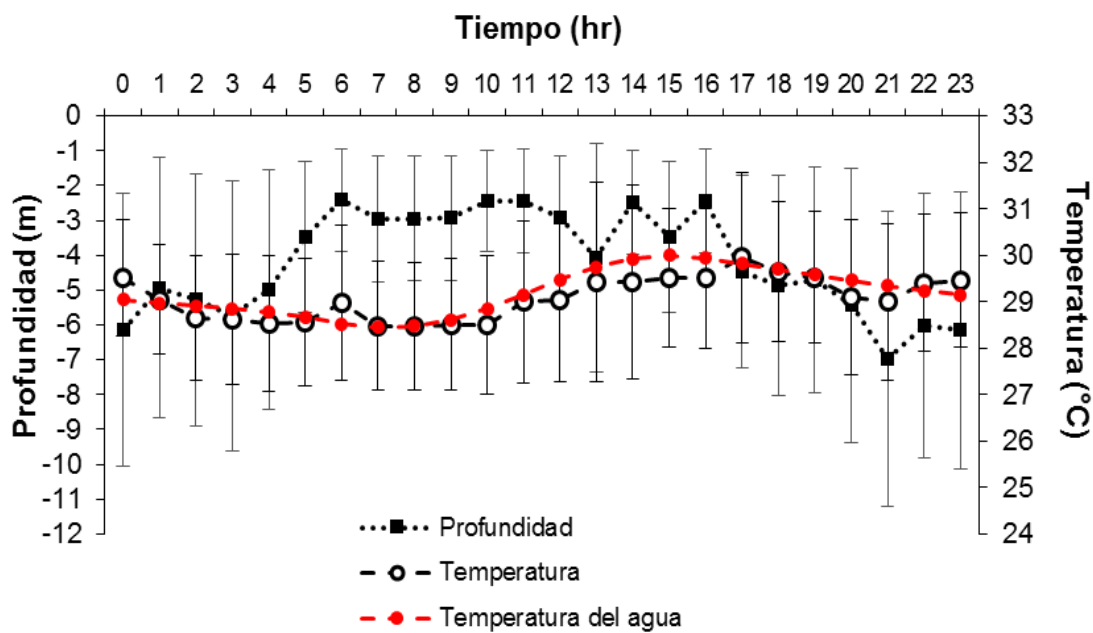


Figura 23. Parámetros de profundidad y temperatura (promedio \pm DE) de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) registrados diariamente entre agosto 2015 y febrero 2016. Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

Únicamente, dos de los 20 modelos analizados fueron explicativos (Cuadro 7). El modelo con el menor AIC (M1) incluyó los ciclos de marea y la temperatura como las variables que mejor predijeron el uso de la profundidad. El segundo mejor modelo (M2) incluyó la marea, la temperatura y el porcentaje de iluminación lunar como variables explicativas (Cuadro 7). La mayor diferencia en el uso de la profundidad por parte de los tiburones se observó durante las mareas vaciante y llenante (0,37 m; CI 95%: 0,27-0,47 m), sin embargo, el efecto de los tipos de mareas sobre el uso de la profundidad fue muy similar (Figura 24). La temperatura tuvo un efecto negativo sobre el uso de la profundidad: es decir, a profundidades mayores, la temperatura registrada fue menor (Figura 24).

Cuadro 7. Modelos lineales de efectos mixtos para el uso de profundidad de los tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*). Marea: alta, baja, llenante, vaciante; ciclo diario: día, noche. En los modelos se incluyó a los tiburones como variable aleatoria.

Modelo	Variables explicativas	AICc	dAICc	df	Weight
M1	Marea + temperatura	15146	0	7	0.5836
M2	Marea + temperatura + iluminación lunar	15147	0.9	8	0.3737
M3	Marea + temperatura + iluminación lunar + ciclo diario	15151	5.3	9	0.0413
M4	Marea * iluminación + temperatura	15158	12.1	11	0.0014

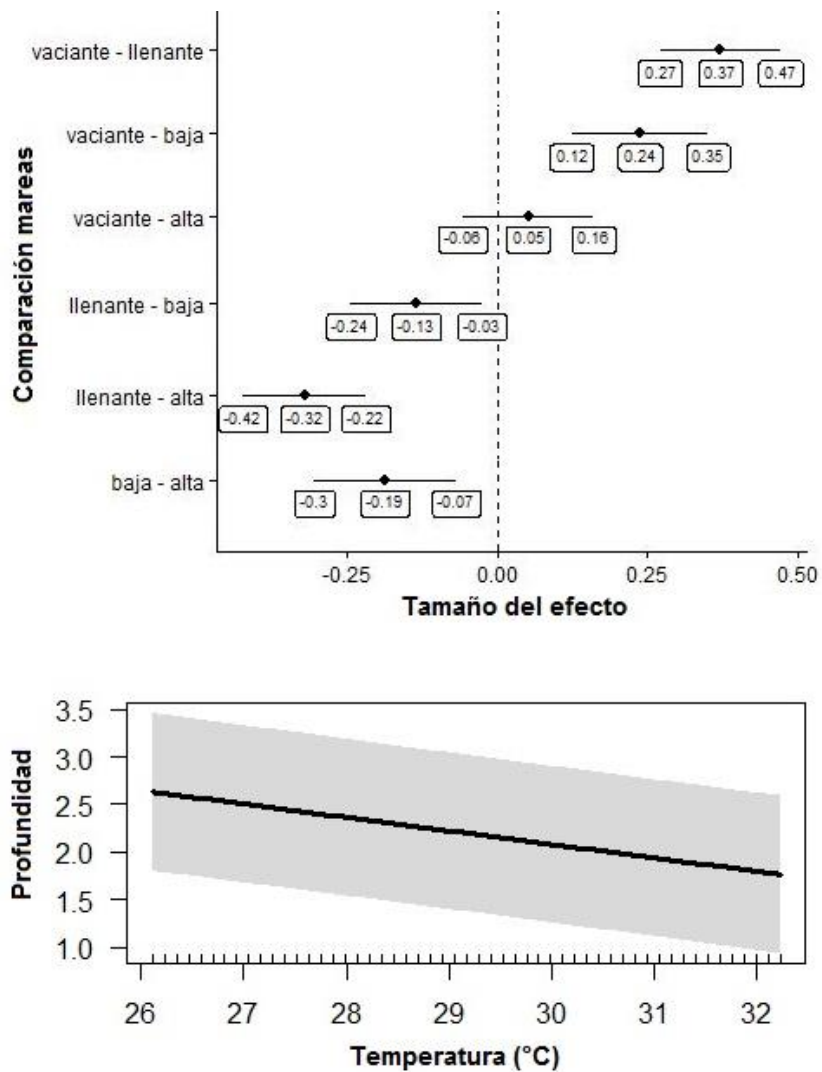


Figura 24. Efectos de las variables analizadas mediante modelos lineales de efectos mixtos para el uso de la profundidad de los juveniles de tiburón toro (*Carcharhinus leucas*). Coyote, Guanacaste, Costa Rica.

DISCUSION

Captura de *C. leucas*

Durante este estudio, solo se capturaron tiburones toro de estadios juveniles en el estero Coyote. Aunque se tiene registro de la presencia de tiburones martillo (*Sphyrna lewini*) y tigre (*Galeocerdo cuvier*) juveniles en esta zona costera (Arauz et al. 2013, Rojas-Sibaja 2013), ninguna de estas especies fue capturada dentro del estero. La diferenciación de nichos es el mecanismo principal que facilita la coexistencia entre competidores (MacArthur y Levins 1967). En el caso de los tiburones es común encontrar cierta segregación en el uso del espacio de acuerdo a las edades o especies de tiburones (Springer 1967). Dicha segregación puede estar influida por factores como el sexo, la profundidad, el tipo de fondo, así como por parámetros ambientales (ej. salinidad, temperatura, etc.) (Speed et al. 2010). El uso de ambientes mesohalinos, como el estero Coyote, puede ser una estrategia exitosa del tiburón toro para explotar hábitats que no están disponibles para especies de tiburones menos tolerantes a condiciones de baja salinidad, minimizando así la competencia por recursos (ej. alimento y espacio) y el riesgo de depredación en etapas tempranas (Martin 2005, Curtis 2008, Heupel y Simpfendorfer 2011).

A pesar de que los anzuelos circulares número 12 han sido utilizados en estudios similares (Curtis 2008, Heupel et al. 2010) con resultados positivos, estos demostraron ser poco efectivos para la captura de tiburones toro en la presente investigación. La baja efectividad de estos anzuelos puede deberse a la ausencia de tiburones pequeños (neonatos) dentro del estero Coyote.

La captura por unidad de esfuerzo registrada en la presente investigación fue relativamente baja en comparación con la reportada en un estudio similar realizado por Curtis (2008). En dicho estudio se registró una CPUE promedio de 1.59 tiburones por 100 anzuelos/hora para los tiburones toro neonatos y juveniles dentro de un sistema de canales conocido como Indian River Lagoon (IRL) en Florida, EUA. Además, el autor encontró que la CPUE varió con respecto a las estaciones del año y a la zona de muestreo. La baja CPUE registrada en el presente estudio puede estar relacionada con el tamaño del sistema, así como con la efectividad del arte de pesca utilizada, el periodo de muestreo o con factores asociados a las condiciones ambientales.

En contraste con los sistemas estuarinos ubicados en Florida o Australia donde se han realizado investigaciones similares, la extensión del estero Coyote es sumamente menor (Curtis 2008, Yeiser et al. 2008, Ortega et al. 2009, Werry 2010, Heupel et al. 2010). Por lo que, si bien la presencia de organismos carroñeros (ej. cangrejos y jaibas) pudieron afectar el cálculo de la CPUE, al ocasionar la pérdida y degradación de la carnada (Torres et al. 2006), es más plausible que la baja tasa de captura, así como la baja cantidad de especies incidentales capturadas se deba al tamaño del sistema estudiado.

Aunado a lo anterior, durante el presente estudio hubo una disminución en el patrón de precipitación debido a la presencia del fenómeno de “El Niño” (ENSO) durante el 2015, lo que pudo influir negativamente en la presencia y la tasa de captura de tiburones toro en el sitio de estudio. En un estudio realizado por Werry (2010) en Queensland (Australia) se observó una disminución en la tasa de captura del tiburón toro durante los años secos ocasionados por “El Niño” en comparación con la captura obtenida durante los años con mayor precipitación. Además, Werry (2010) encontró que la temperatura del mar y la precipitación ocurrida días antes a los eventos de captura influyeron significativamente sobre la captura de *C. leucas* en áreas cercanas a la costa. Debido a que no se cuenta con información previa sobre la presencia o abundancia de tiburones toro en el estero Coyote y al limitado periodo de muestreo, no fue posible demostrar esta hipótesis.

Cabe mencionar que debido al bajo número de tiburones muestreados, los resultados obtenidos en esta investigación no pueden ser extrapolados al comportamiento de toda la población de tiburones en el sitio de estudio, pero si brindan una pista sobre lo que podría estar sucediendo en los ecosistemas tropicales.

Residencia y fidelidad al sitio

En general, los juveniles de tiburón toro presentaron una alta residencia al sitio de estudio. La mayoría de individuos estudiados estuvieron presentes de manera continua entre agosto del 2015 y febrero del 2016, lo que sugiere que el estero Coyote es un hábitat importante para los tiburones toro juveniles, al menos durante el periodo de estudio. Algunos pescadores de la zona mencionan que los tiburones toro suelen entrar al estero en los primeros meses de la estación lluviosa (junio-julio), cuando las aguas del estero se ponen más turbias (Quiroz comm. pers.).

Debido al periodo en el que se llevó a cabo esta investigación, sería importante ampliar el tiempo de muestreo para determinar los patrones de residencia y uso del estero de coyote a largo plazo. Es probable que la percepción de los pescadores acerca de la presencia del tiburón toro sea errónea, o que efectivamente los juveniles de tiburón toro utilicen este hábitat durante los periodos más productivos del año (época lluviosa) (Werry 2010, Froeschke et al. 2010).

Muchos ríos y esteros han sido identificados como zonas de crianza para el tiburón toro (Thorson 1971, Snelson et al. 1984, Heupel y Simpfendorfer 2011), ya que se piensa que estas áreas brindan beneficios claves a los tiburones, tales como refugio contra depredadores y alimento (Springer 1967, Bass 1978, Branstetter 1990, Knip et al. 2010). Según Bass (1978) estas áreas de crianza de tiburones pueden ser de dos tipos: 1) áreas de crianza primarias conformados por neonatos o juveniles pequeños, donde las hembras dan a luz a sus crías; y 2) áreas de crianza secundarias usados por tiburones juveniles y sub-adultos.

Aunque históricamente los ecosistemas estuarinos han sido considerados como áreas de crianza para diversas especies de tiburones (Springer 1967, Castro 1993), en los últimos años la funcionalidad de los esteros y zonas costeras como sitios de crianza ha sido fuertemente criticada (Curtis 2008). Diversos autores argumentan que la sola presencia de un gran número de individuos juveniles en una área específica no necesariamente implica que esta contribuya significativamente a la supervivencia y al reclutamiento de la población (Beck et al. 2001, Heupel et al. 2007, Heithaus 2007). De acuerdo con Heupel et al. (2007) una potencial área de crianza de tiburones debería de cumplir con al menos tres criterios: (i) la densidad de tiburones juveniles debe ser mayor dentro del área de crianza comparado con otras áreas adyacentes; (ii) los tiburones deben presentar una mayor fidelidad en esa área; y (iii) el sitio debe ser usado por tiburones juveniles en múltiples ocasiones a través de los años. Estos criterios son independientemente de la importancia de otros factores ecológicos como la disponibilidad de presas, el riesgo de depredación y la competencia intraespecífica.

Con base en los resultados obtenidos, es probable que el estero Coyote puede estar siendo utilizado como un sitio de crianza secundario (Bass 1978), sin embargo, no se cuentan con los datos necesarios para evaluar los criterios propuestos por Heupel et al. 2007. Por lo que sería importante realizar un mayor esfuerzo de investigación para recabar la información necesaria durante los siguientes años que nos permita evaluar el papel del sitio de estudio en la conservación de las poblaciones locales del tiburón toro.

Movimientos

En general, los tiburones toro juveniles exhibieron movimientos reducidos dentro del estero Coyote. La poca direccionalidad en sus movimientos a corto plazo sugiere que los tiburones toro tienden a usar repetidamente las mismas secciones del estero. Varios estudios han encontrado patrones similares en otras especies de tiburones que habitan sistemas estuarinos, incluyendo a *C. leucas*, *S. tiburo* y *C. sorrah* (Curtis 2008, Heupel et al. 2006b, Heupel et al. 2010, Werry 2010, Knip et al. 2012a). Es probable que la reutilización de las mismas áreas a lo largo del tiempo proporcione una serie de beneficios y ventajas para las especies. Por ejemplo, al aumentar la familiaridad y el conocimiento de los recursos dentro dicha área, los individuos pueden mejorar su capacidad de localizar y consumir ciertas presas, aumentando así su éxito de forrajeo (Yeiser et al. 2008).

Durante el seguimiento activo, algunos tiburones exhibieron desplazamientos relativamente largos y rápidos, pero en la gran mayoría los desplazamientos fueron cortos. La baja velocidad de nado y los patrones de movimiento a corto plazo restringidos a áreas específicas apuntan a un comportamiento de “forrajeo o patrullaje”. Este tipo de comportamiento ha sido observado en otros tiburones como *Carcharodon carcharias* y *Sphyrna tiburo* (Fallows et al. 2013; Klimley et al. 2001; Heupel et al. 2006b; Myrberg y Gruber 1974). El patrullaje fue tipo de nado el más común observado en *S. tiburo* y aunque no se conoce con exactitud las razones ecológicas de este comportamiento es probable que dicha conducta este asociada a la presencia y movimiento de sus presas, por ejemplo, lobos y elefantes marinos en el caso de *C. carcharias* (Klimley et al. 2001; Myrberg y Gruber 1974).

El ámbito de hogar de los tiburones toro juveniles en el estero Coyote fue relativamente pequeño (35 800-170 300 m²) y coincide con los patrones de movimiento mencionados anteriormente. Aunque el tamaño del área utilizada fue muy similar para ambos tiburones (T06 y T07), la localización de las zonas núcleo de actividad fue diferente. Estudios similares realizados en sistemas estuarinos tropicales y subtropicales han reportado rangos de hogar de entre 20 000- 4 300 000m² para juveniles de tiburón toro (Ortega et al. 2009; Curtis 2008; Werry 2010). Basados en la similitud en los rangos de hogar observados para diversas poblaciones de tiburón toro y a que el tamaño del área utilizada por cada tiburón parecía mantenerse constante a través de los años Heupel et al. (2010) sugieren que dicho tamaño puede ser característico de los juveniles de tiburón toro.

En comparación con estudios realizados en sistemas estuarinos de mayor tamaño donde los tiburones toro juveniles se encontraron utilizando entre 5% y el 30% del sistema, en el presente estudio los tiburones utilizaron ~70% del estero Coyote (Yeiser et al. 2008, Curtis 2008, Heupel et al. 2010). Además, los juveniles de *C. leucas* tendieron a utilizar la región superior del estero Coyote donde se encuentra la mayor vegetación de manglar, lo que sugiere que la selección de dicha zona pudo ser impulsada por diversas características fisicoquímicas y biológicas (abundancia de presas y condiciones de salinidad favorables) (Simpfendorfer y Heupel 2004). La presencia de manglares a ambos lados del estero puede proporcionar una mayor abundancia de presas (pargos, bagres, cangrejos) que suelen utilizar las raíces de manglares como refugio. Además, típicamente las regiones superiores de los ríos y esteros suelen presentar condiciones moderadas de salinidad debido al flujo de agua dulce, mientras que las regiones cercanas a la boca del estero presentan condiciones de salinidad altamente fluctuantes debido a la cercanía con el mar y a la acción de las mareas. A pesar de que el tiburón toro es una especie tolerante a cambios en la salinidad se ha encontrado una preferencia por ciertos rangos de salinidad (Simpfendorfer et al. 2005, Heupel y Simpfendorfer 2008). Por lo que probablemente debido al gasto fisiológico que implica la osmorregulación los tiburones toro opten por utilizar sitios donde la salinidad presenta menor variabilidad (Heupel y Simpfendorfer 2008, Froeschke et al. 2010, Gleiss et al. 2015).

El reducido ámbito de hogar observado en el presente estudio puede deberse al reducido tamaño del estero Coyote y a su ubicación tropical. De esta manera, resulta intuitivo pensar que el tamaño del ámbito de hogar de los tiburones toro está relacionado con el tamaño del hábitat disponible. Grubbs (2010) plantea que el área de actividad de los tiburones pertenecientes a las familias Carcharhinidae y Sphynidae suelen ser considerablemente más grandes a mayores latitudes, y explica que dicha variación puede ser atribuida a la densidad y distribución de las presas a diferentes latitudes, así como a la competencia por estos recursos.

En ecosistemas tropicales, las presas tienden a distribuirse de manera relativamente uniforme a lo largo de hábitats productivos (manglares, pastos marinos, etc.) y no presentan variaciones estacionales significativas. Por lo que los tiburones tienden a tener ámbitos de hogar más pequeños y traslapados como una estrategia para minimizar la competencia y garantizar el acceso a las presas distribuidas uniformemente a lo largo del sistema. Mientras que en los ecosistemas de zonas templadas los recursos varían espacial y temporalmente, principalmente influenciados por las condiciones ambientales estacionales, lo que ocasiona una distribución de las presas en parches o grupos.

De esta manera los tiburones se ven obligados a desplazarse grandes áreas en búsqueda de parches que tengan con una alta densidad de presas y una baja presencia de competidores (Grubbs 2010). A medida que los parches dejan de ser rentables (a causa de la disminución en la abundancia de presas y/o aumento en la competencia), los tiburones tendrán que trasladarse en búsqueda de otro parche, lo que resulta en ámbitos de hogar extensos (Grubbs 2010). Además, los cambios de temperatura (estacionalidad) suelen ser más marcados a latitudes mayores y menores que en las zonas cercanas al trópico. Diversos estudios han reportado que los tiburones toro que usan bahías o estuarios ubicados a latitudes mayores tienden a moverse en busca de aguas más cálidas durante la época invernal, ya sea como respuesta a los cambios en la temperatura o como consecuencia del movimiento de sus presas potenciales (Curtis 2008, Ortega et al. 2009).

Es posible que la diferencia en la ubicación de las zonas núcleo de alta actividad sea reflejo de la variación en el comportamiento de los tiburones, o un efecto del bajo número de ubicaciones obtenidas para uno de los tiburones. Los estimados basados en distribuciones de Kernel con un tamaño de muestra baja pueden sobreestimar del ámbito de hogar y ser poco efectivos al identificar distribuciones finas (Seaman y Powell 1996).

Patrones de actividad

La tasa de movimiento observada durante el seguimiento activo fue similar a la reportada previamente para los tiburones toro juveniles (Curtis 2008). Aunque la tasa de movimiento durante los periodos del día y la noche fue muy similar, la actividad diaria reveló diferencias en el comportamiento de los individuos entre el día y la noche. Muchas especies de tiburones han mostrado diferencias en sus patrones de movimiento y actividad con respecto a los periodos diurnos y nocturnos. Entre estas se encuentran el tiburón martillo (*S. lewini*), el tiburón limón (*N. brevirostris*), el tiburón tigre (*G. cuvier*) y el tiburón leopardo (*T. semifasciata*) (Holland et al. 1993; Klimley et al. 1988; Gruber et al. 1988; Lowe et al. 1996; Ackerman et al. 2000). En su mayoría, estos patrones han sido atribuidos a la búsqueda de alimento o como una respuesta al riesgo de depredación (Heithaus 2004, Speed et al. 2010). La actividad del tiburón toro dentro del estero ocurrió durante todas las horas del día, principalmente durante las horas iluminadas. Mientras que su actividad en la costa se restringió prácticamente a las horas de la noche. Es probable que los tiburones pasen la mayor parte del tiempo dentro del estero debido a la protección y a la relativa disponibilidad de alimento que estos ofrecen.

Sin embargo, el uso constante de esteros y bahías por periodos de tiempo prolongados puede aumentar la competencia por los recursos y por lo tanto influir en la decisión de los tiburones de explorar otros hábitats costeros que resulten energéticamente más rentables, aunque representen un mayor riesgo de depredación (Heithaus 2007, Grubbs 2010). Además, la disponibilidad de las presas en ambientes altamente estructurados (ej. raíces de manglares) se ve disminuida debido a la capacidad de las presas para escapar más fácilmente (Gotceitas y Colgan 1989). Por lo que, es probable que los juveniles de tiburón toro puedan estar aprovechando la oscuridad para desplazarse hacia las zonas costeras en búsqueda de alimento y como una estrategia para minimizar la probabilidad de ser detectados y depredados por otros tiburones adultos, entre ellos sus conespecíficos lo cual ha sido reportado en otros estudios (Heithaus 2007, Werry 2010). En general, la actividad de los tiburones toro dentro del estero mostró una disminución cerca del atardecer lo que coincide con el inicio de la mayor actividad en el mar. Un comportamiento similar ha sido observado en tiburones martillo (Klimley 1987) lo que sugiere que estos movimientos pueden estar relacionados con la alimentación.

Por otra parte, diversos estudios han mostrado una correlación entre el tamaño de los tiburones y la extensión de su ámbito de hogar (Morrisey y Gruber 1993a, Werry 2010), así como cambios en la utilización del hábitat con respecto a la edad (Grubbs 2010). Si bien, un aumento del tamaño corporal implica una disminución en el riesgo de depredación, este también implica un incremento en la demanda energética y a menudo un cambio en la composición de las presas consumidas por los tiburones. Debido a que el tiburón toro requiere de recursos y hábitats diferentes para completar su ciclo de vida (Werry 2010), el patrón de actividad observado en esta investigación puede ser evidencia de la transición entre el uso de hábitats estuarinos considerados como sitios de crianza por los tiburones toro juveniles hacia los hábitats costeros utilizados por los tiburones sub-adultos y adultos (Grubbs 2010, Werry 2010). Se ha propuesto que la transición de hábitats estuarinos a costeros pueden ser impulsada principalmente por la competencia intra e interespecífica y el aumento en sus requerimientos energéticos (Werry 2010). Sin embargo, aún se desconoce el momento preciso en que este cambio de hábitat ocurre (Werry 2010), por lo que no es posible afirmar que este sea el caso de los tiburones toro presentes en el estero Coyote.

Influencia de las mareas y las fases lunares en la actividad del tiburón toro

En ambientes estuarinos, el régimen de mareas es considerado como uno de los principales factores que influyen sobre los patrones de movimiento y uso de hábitat de los elasmobranquios (Carlisle 2006, Heupel y Simpfendorfer 2004). En el presente estudio, las mareas influyeron tanto en el nivel de actividad como en los periodos de actividad diaria de *C. leucas* dentro del estero Coyote. Estudios anteriores han sugerido que la relación entre el régimen de mareas y los movimientos de los tiburones puede deberse a diversos factores, entre ellos: (i) el ahorro de energía al desplazarse pasivamente junto con el flujo de la marea; (ii) al cambio en la cantidad o calidad del hábitat disponible (ej. condiciones de salinidad o profundidad); o bien (iii) al movimiento de sus presas (Simpfendorfer y Heupel 2004, Ortega et al 2009, Werry 2010).

La mayor actividad de los tiburones monitoreados se observó durante la marea llenante, independientemente de la hora del día. Esto puede deberse a una mayor disponibilidad de recursos dentro del estero Coyote debido al flujo de la marea (Becker et al. 2015). Un patrón similar observado en el tiburón leopardo (*T. semifasciata*) en Tomales Bay, California sugirió que los movimientos de los tiburones hacia el interior de la bahía junto con la marea creciente podrían corresponder al seguimiento de sus presas que se movían con las marea creciente (Ackerman et al. 2000). Sin embargo, sería necesario recabar información sobre los movimientos de las potenciales presas del tiburón toro en el sitio de estudio para poder confirmar esta hipótesis.

A excepción de la marea llenante, los patrones de actividad diaria de *C. leucas* dentro del estero Coyote parecieron responder más a las condiciones de luz que a la marea. A pesar de que las mareas influyeron en la actividad del tiburón toro, no se observó un efecto significativo de estas sobre tasa de movimiento de los tiburones. Por lo que es probable que el efecto real de las mareas sobre la tasa de movimiento haya sido enmascarado por el bajo tamaño de muestra.

Los cambios en la iluminación lunar pueden afectar el comportamiento de los organismos de diversas maneras. Ya sea de manera directa, a través del cambio en la habilidad para localizar depredadores o presas, o indirectamente, a través del cambio en las condiciones bióticas afectando el nivel de actividad de competidores, depredadores y presas (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). El nivel de actividad de los tiburones toro juveniles dentro del estero Coyote no presentó una diferencia significativa con respecto a las fases lunares.

Sin embargo, los periodos de actividad diaria especialmente durante la luna nueva y la menguante fueron diferentes. El pico de actividad en la luna nueva ocurrió cerca de la medianoche, mientras que la mayor actividad en la luna menguante se concentró cerca del mediodía.

Varios estudios han mencionado la influencia de las fases lunares sobre los movimientos verticales, la distribución y la tasa de captura de tiburones (Weng et al. 2007, Vianna et al. 2013, Werry 2010, Espinoza et al. 2015). En ambientes pelágicos, el comportamiento de los tiburones durante las fases lunares ha sido asociado principalmente a los cambios cíclicos en la distribución de los depredadores y sus presas influenciados por la iluminación lunar (ej. distribución de zooplancton en la columna de agua) (Hays 2003). Sin embargo, en ambientes estuarinos donde la dinámica en la distribución de nutrientes es mayormente influenciada por factores como las mareas o la salinidad, es probable que las fases lunares no representen un factor determinante en la actividad de los peces. Por otro lado, los picos en la actividad diaria durante la luna nueva y la menguante pueden deberse a que los tiburones prefieren evitar las condiciones de iluminación alta como una estrategia anti-depredación.

Uso de hábitat

La salinidad es considerada como una de las variables más importantes que influyen en la utilización y movimientos de los individuos dentro de estuarios y zonas costeras (Marshall y Elliot 1998, Simpfendorfer et al. 2005). El tiburón toro es una especie eurihalina (Martin 2005) capaz de tolerar salinidades de 0.1 a 34 ppt (Heupel y Simpfendorfer 2008). A pesar de su capacidad para osmorregular tanto en ambientes marinos, estuarinos como de agua dulce (Thorson et al. 1971), diversos estudios han encontrado que los juveniles de tiburón toro de menor tamaño exhiben una preferencia por condiciones mesohalinas, mientras que a los juveniles más grandes pueden ser encontrados en zonas polihalinas (Simpfendorfer et al. 2005, Heupel y Simpfendorfer 2008, Heupel et al. 2010).

En el presente estudio, los juveniles tiburón toro se encontraron mayormente en salinidades entre 5 y 34 ppt, lo cual coincide con los rangos de salinidad reportados en diversos sistemas estuarinos de Estados Unidos (Simpfendorfer et al. 2005, Heupel y Simpfendorfer 2008, Heupel et al. 2008, Curtis 2008, Ortega et al. 2009) y Australia (Werry 2010). Sin embargo, la mayor presencia de los tiburones ocurrió en condiciones polihalinas (28-30 ppt).

Diversos autores han observado una estrecha relación entre las condiciones de salinidad y la selección del hábitat de los tiburones toro juveniles, en especial entre los tiburones más pequeños (Heupel y Simpfendorfer 2008, Werry 2010). Sin embargo, dicha relación parece disminuir con la edad y conforme aumenta el tamaño corporal de los tiburones (Pillans et al. 2005). Además, es probable que la presencia de “El Niño” (ENSO) haya influido en los patrones de salinidad del estero de Coyote y por lo tanto sobre los movimientos y uso del hábitat del tiburón toro. No obstante, no se cuenta con información previa para probar esta hipótesis.

La temperatura es otro factor determinante en la distribución de los tiburones a escala global (Simpfendorfer y Heupel 2004). Además, la temperatura tiene un rol esencial en el control de diversos procesos fisiológicos en tiburones ectotérmicos, incluidos la digestión, reproducción, el metabolismo y el crecimiento (Carlson et al. 2004, Grubbs 2010). Los tiburones toro juveniles han sido reportados utilizando hábitats con un amplio ámbito de temperaturas (14-34 °C). La temperatura del agua registrada por las estaciones de temperatura ubicadas dentro del estero Coyote durante el periodo de muestreo varió entre los 21-35 °C. Los juveniles de tiburón toro se encontraron en temperaturas de 26-32 °C, aunque la mayoría del tiempo permanecieron entre los 29-30 °C. Lo anterior coincide con lo reportado en otros estudios para los tiburones toro juveniles (Simpfendorfer et al. 2005, Curtis 2008, Werry 2010).

La selección de temperaturas cálidas por parte de los tiburones toro juveniles podría ser una estrategia para favorecer su crecimiento y aumentar la tasa metabólica (Heupel et al. 2007, Froeschke et al. 2010). No obstante, conforme la temperatura del agua aumenta, también lo hace la tasa metabólica de los tiburones y como consecuencia se incrementa su necesidad por conseguir alimento (Heithaus 2007). Morrissey y Gruber (1993b) encontraron que los juveniles de tiburón limón (*N. brevirostris*) utilizaban aguas someras con condiciones de temperatura por encima de 30°C, probablemente para optimizar su tasa metabólica y evitar ser depredados. En el caso de los juveniles de tiburón toro, diversos estudios han señalado la influencia de la temperatura sobre sus patrones de movimiento y distribución principalmente en regiones templadas, donde ocurren grandes fluctuaciones estacionales (Simpfendorfer et al. 2005, Heupel y Simpfendorfer 2008).

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente estudio, la temperatura no pareció ser un factor determinante en el comportamiento de los tiburones toro juveniles. Los tiburones exhibieron un patrón de temperatura diaria similar a la temperatura del ambiente, a excepción de las horas más calientes del día (12:00-16:00) donde su temperatura corporal se mantuvo por debajo de la temperatura del agua, probablemente como una respuesta al estrés térmico o la radiación solar. Por lo tanto, es probable que en ambientes tropicales otros factores como la salinidad o la disponibilidad de presas sean más importantes en la selección de hábitat del tiburón toro.

En general, los juveniles de tiburón toro utilizaron profundidades someras (~2 m) la mayor parte del tiempo. Ciertas partes del estero Coyote (ej. pozas) pueden alcanzar los ~10 m de profundidad con la acción de la marea alta, aunque la mayor parte del tiempo la profundidad se mantiene cerca de los 4 m. Otros estudios reportaron el uso de profundidades promedio similares, lo que sugiere que el uso de estas profundidades podría ser típico de los tiburones toro juveniles (Curtis 2008, Ortega et al. 2009, Werry 2010, Heupel et al. 2010).

Diversas especies de tiburones han mostrado diferencias en el uso de la profundidad durante los periodos del día y la noche (Hoyos-Padilla 200, Ortega et al. 2009, Heupel et al. 2010, Espinoza et al. 2015). Dichos estudios han encontrado que los tiburones suelen nadar cerca de la superficie durante la noche y moverse a profundidades mayores durante el día. Este patrón ha sido asociado principalmente al movimiento de sus presas, como una estrategia para optimizar su éxito de captura y en el caso de individuos juveniles para evitar el riesgo de depredación (Heithaus 2004, Andrews et al. 2009).

Las profundidades a las que los tiburones se distribuyen y se mueven pueden diferir de acuerdo a sus etapas de la vida, el sexo, la hora del día o la estación (Speed et al. 2010). Para el tiburón toro, los estudios realizados muestran resultados diferentes en cuando a los patrones de profundidad utilizada durante el día y la noche. Ortega et al. (2009) y Heupel et al. (2010) reportaron que los juveniles de tiburón toro utilizaron profundidades más someras durante la noche y más profundas durante el día. Por su parte, Curtis (2008) no encontró ninguna diferencia en la profundidad utilizada por los tiburones toro a lo largo del día. En el presente estudio, se encontró que los tiburones toro juveniles utilizan profundidades someras durante el día y nadan a profundidades mayores al anochecer, lo cual contrasta con lo encontrado en los estudios mencionados anteriormente.

Es probable que el uso de profundidades someras durante las horas del día sea una estrategia de los tiburones toro para localizar y capturar a sus presas dentro del estero; mientras que por la noche, estos se mueven a hábitats más profundos y más frescos para “descansar”. Diversas especies de elasmobranquios tienden a alimentarse en aguas cálidas y a descansar en aguas más frías para optimizar su gasto de energía (Matern et al. 2000).

Aunque el comportamiento y la distribución de los peces en relación con los ciclos diarios de luz y oscuridad dentro de los estuarios es poco conocido, se ha encontrado que en ambientes estuarinos, la actividad de los peces de tamaño mediano (>500 mm LT) suele ser mayor durante las horas de luz, probablemente debido a una mayor visibilidad (Becker y Suthers 2014). Sin embargo, un depredador puede aumentar la probabilidad de encontrar y capturar a sus presas a través de la selección optima de los periodos del día y del hábitat de forrajeo (Heithaus 2004).

En esta investigación, las variables que mayor predijeron el uso de la profundidad de los tiburones toro fueron las mareas y la temperatura. Las mareas pueden influir sobre el uso de la profundidad a la que nada el tiburón toro, ya sea al disminuir el espacio disponible para su actividad o con el cambio en las condiciones físicas favorables para los tiburones (ej. salinidad, turbidez) (Simpfendorfer y Heupel 2004). Ortega et al. 2009 reportaron que los tiburones toro nadaron ligeramente más profundo durante la marea vaciante en comparación con la marea llenante, lo cual coincide con el efecto de la marea observado en el modelo lineal. Puede que los tiburones naden cerca del fondo durante la marea vaciante como una manera de permanecer en aguas con condiciones de salinidad mayores o más favorables (Ortega et al. 2009). Como era de esperar, la temperatura fue inversamente proporcional a la profundidad utilizada por los tiburones toro. Esto coincide con lo mencionado anteriormente, con respecto al uso de hábitats verticales con condiciones de temperaturas diferentes como una estrategia para optimizar sus procesos fisiológicos (termorregulación, digestión, etc.).

Además de las condiciones de salinidad, temperatura y profundidad aquí evaluadas, existen otros factores físico-químicos (ej. turbidez, oxígeno disuelto, tipo de sustrato), biológicos (ej. presas, complejidad estructural del hábitat) y climáticos que no fueron examinados pero que también podrían jugar un papel importante en el movimiento y distribución de tiburones dentro del estero Coyote. Es posible que en regiones tropicales, las variables asociadas a la precipitación y al movimiento de las presas sean factores más determinantes en los movimientos y distribución de los tiburones, en comparación con la importancia de la temperatura en regiones templadas.

CONCLUSIONES

Esta investigación es el primer estudio formal acerca de los movimientos y uso del hábitat de los tiburones toro juveniles en sistemas estuarinos de Costa Rica. La residencia y presencia continua de los tiburones toro juveniles de entre 1 a 3 años en el estero Coyote sugiere que este es un hábitat ampliamente usado por los mismos, al menos durante el periodo de estudio. Es probable que la presencia de estos tiburones en el estero esté relacionada con ciertos beneficios que este hábitat le proporciona, tales como refugio ante depredadores de su misma especie o una abundancia de presas.

Aunque se observó una cierta influencia de las mareas y las fases lunares sobre la tasa de movimiento de los tiburones toro, los datos obtenidos no permitieron distinguir una diferencia estadística clara.

Los movimientos de los tiburones toro fueron en su mayoría restringidos a las mismas áreas dentro del estero. Además, el ámbito de hogar de los mismos se localizó en la parte superior del estero donde se encuentra la mayor cobertura de manglar

Los tiburones estuvieron activos dentro del estero Coyote durante todo el día, principalmente durante las horas iluminadas, y salieron a la costa durante las horas de la noche. Este patrón de movimiento evidencia la conectividad entre los hábitats estuarinos y costeros en el sitio de estudio.

El uso de la profundidad de los tiburones fue diferente al observado en otros sistemas estuarinos ubicados en regiones tropicales y subtropicales del mundo. Los tiburones toro utilizaron profundidades someras durante el día y más profundas durante la noche. Es probable que esta diferencia en el uso de la profundidad sea una estrategia para optimizar la captura de presas durante el día y ahorrar energía durante la noche.

Debido a la capacidad del tiburón toro para tolerar amplias fluctuaciones de las condiciones ambientales, es probable que en ambientes tropicales como el estero Coyote, el movimiento y la abundancia de presas jueguen un papel de mayor importancia en los movimientos del tiburón toro, en comparación con las variables de temperatura, profundidad y salinidad aquí evaluadas. Sin embargo, otras variables ambientales no evaluadas la presente investigación (ej. visibilidad, oxígeno disuelto) podrían ser importantes en la distribución y los movimientos de los tiburones toro juveniles y de sus presas.

La combinación de ambas técnicas de telemetría acústica (pasiva y activa) permitió evaluar los patrones de movimiento y de uso de hábitat de los tiburones toro a diferentes escalas espaciales y temporales. Por lo que puede ser una herramienta útil en el estudio de otras especies de elasmobranquios.

Finalmente, es importante considerar que la corta escala espacial y temporal a la que se realizó el presente estudio en comparación con la extensión de los movimientos de los tiburones toro podría no reflejar el panorama completo. La información obtenida en este estudio contribuye a mejorar el conocimiento sobre el comportamiento y uso de hábitat de *C. leucas* en los ecosistemas marinos y costeros tropicales de Centroamérica. Se espera que esta información pueda ser utilizada para la implementación y el diseño de medidas de manejo efectivas que promuevan la conservación de la especie y de sus hábitats costeros.

RECOMENDACIONES PARA EL MANEJO Y LA CONSERVACIÓN

Dada la información obtenida en esta investigación acerca de la presencia y uso frecuente del estero Coyote por los tiburones toro juveniles, aunado a la evidencia de conectividad entre este sistema estuarino y la costa, se sugiere implementar incrementar las acciones de conservación y manejo de esta zona marino-costera. La implementación de un Área Marina de Uso Múltiple (AMUM) o el mejoramiento en el diseño de las AMPs ya existentes donde se contemple la inclusión de las 15,000 hectáreas de aguas desprotegidas podría brindar una mayor protección tanto a los estadios juveniles del tiburón toro, como a otras especies de elasmobranchios, tortugas marinas y peces de interés comercial que habitan en la zona.

Debido a que la comunidad de Coyote depende en cierto grado de sus recursos costeros a través de actividades como la pesca o el turismo, es de suma importancia informar tanto a la población local como a las autoridades y organizaciones vinculadas al manejo y la conservación marino-costera del área sobre la presencia del tiburón toro en el sitio con la finalidad de promover acciones enfocadas a la conservación de la especie y del sitio de estudio.

Puesto que esta investigación representa el primer esfuerzo por estudiar los movimientos y la ecología de los tiburones toro en área de estudio, se recomienda utilizar la información aquí encontrada como una línea base para continuar con los esfuerzos de investigación en el sitio que permita obtener una mayor información acerca de los movimientos a largo plazo y sobre la interacción de los tiburones toro con sus presas potenciales.

Por último, cabe mencionar que durante la realización del trabajo de campo se tuvo conocimiento de al menos cuatro tiburones toro juveniles capturados (uno de ellos implantado con un transmisor acústico) por pescadores locales, los cuales fueron capturados en su mayoría con trasmallo y con línea de mano desde la costa. Aunque en Coyote la pesca de tiburón es incidental, los tiburones capturados son conservados y vendidos como carne de cazón o bolillo. A pesar de que existe un acuerdo (AJDIP/51-95) que prohíbe el uso de trasmallo en un radio de dos mil metros partiendo del centro de la desembocadura de los ríos hacia mar adentro (Cajiao-Jiménez et al. 2003), no todos los pescadores respetan dicho acuerdo.

Debido a los hábitos de vida que presentan los tiburones toro juveniles, la probabilidad de que estos tiburones queden atrapados en los trasmallos colocados cerca de la entrada del estero Coyote durante las horas de la noche es sumamente alta. Por lo tanto, se recomienda a las autoridades encargadas el implementar un mayor control sobre el uso de esta arte de pesca con el objetivo de reducir la captura incidental de los estadios vulnerables de esta y otras especies de tiburones que habitan en la zona (ej. tiburón martillo).

LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y SUGERENCIAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES

Debido a la naturaleza elusiva y a las bajas densidades poblacionales de los tiburones en los ambientes naturales, la principal limitación de este estudio fue el bajo número de muestra. Aunque el uso de palangre de fondo fue efectivo para la captura de los juveniles de tiburón toro, sería recomendable implementar otras artes de pesca (ej. como redes o trasmallos) que permitan medir la abundancia y distribución de los tiburones toro y de sus presas potenciales.

La implementación de un estudio a largo plazo y a una mayor escala espacial permitiría incrementar el conocimiento sobre los movimientos, la conectividad, la selección del hábitat y los cambios ontogenéticos en el uso de los hábitats costeros. Además de proporcionar información acerca del efecto de las variables ambientales y los fenómenos climáticos (ej. ENSO) en el comportamiento y la distribución de los tiburones toro.

Por otra parte, la realización de estudios sobre la relación depredador-presa en el estero Coyote podrían ayudar a explicar mejor los patrones de movimiento, actividad y uso de hábitat observados en los tiburones toro juveniles. La utilización de técnicas bioquímicas (ej. isótopos estables) y genéticas han demostrado ser de utilidad en el análisis de la conectividad y las interacciones ecológicas en tiburones, por lo que se recomienda su implementación en este sitio.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, J.T., Kondratieff, M.C., Matern, S.A. y J.J. Cech. 2000. Tidal influence on spatial dynamics of leopard sharks, *Triakis semifasciata*, in Tomales Bay, California. *Environ. Biol. Fish.* 58:33-43.
- Alvarado, J.J., B. Herrera, L. Corrales, J. Asch y P. Paaby. 2011. Identificación de las prioridades de conservación de la biodiversidad marina y costera en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 59 (2), 829-842.
- Andrews, K. S., Williams, G. D., Farrer, D., Tolimieri, N., Harvey, C. J., Bargmann, G. y P. S. Levin. 2009. Diel activity patterns of sixgill sharks, *Hexanchus griseus*: the ups and downs of an apex predator. *Anim Behav* 78:525–536.
- Arauz, R., Cohen, Y., Ballesteros, J., Bolaños, A. y M. Pérez. 2004. Decline of shark populations in the exclusive economic zone of Costa Rica. En: *Proceedings of the International Symposium on Quantitative Ecosystem Indicators for Fisheries Management*. UNESCO. FAO. Paris, Francia.
- Arauz. R., J. Madrigal., E. López y C. Mongeon. 2013. Manejo responsable del pargo manchado (*Lutjanus guttatus*) como una alternativa para el desarrollo sostenible de las comunidades de pescadores artesanales adyacentes al Área Marina Protegida del Refugio Nacional de Vida Silvestre Caletas – Arío. PRETOMA. San José, Costa Rica.
- Bass, A.J., D'Aubrey, J.D. y N. Kitnasamy. 1973. Sharks of the east coast of Southern Africa. I. Genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). *Investigational Report 33*. Oceanographic Research Institute. Durban. 1-168.
- Bass, A.J. 1978. Problems in studies of sharks in the southwest Indian Ocean. En: Hodgson, E.S. y R.F. Matthewson (eds). *Sensory Biology of Sharks, Skates, and Rays*. Office of Naval Research, Dep Navy, Arlington, VA. 545-594 pp.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B.M. y S. Walker. 2014. *lme4*: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package versión 1.0-6.
- Beck, M.W., Heck Jr, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J. y R.J. Orth. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience*, 51(8):633-641.
- Becker, A., Holland, M., Smith, J.A. y I.M. Suthers. 2015. Fish Movement Through an Estuary Mouth Is Related to Tidal Flow. *Estuaries and Coasts*. 1-9.

- Becker, A. y I.M. Suthers. 2014. Predator driven diel variation in abundance and behaviour of fish in deep and shallow habitats of an estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 144: 82-88.
- Bonfil, R. 1994. Overview of World Elasmobranch Fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 341. Rome, FAO. 119 pp.
- Branstetter, S. 1981. Biological notes on the sharks of the north central Gulf of Mexico. *Contr Mar Sci Univ Texas*. 24:13-34.
- Branstetter, S y R. Stiles. 1987. Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental biology of fishes*. 20:169-181.
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharoid and lamnoid sharks of the northwest Atlantic. NOAA Tech Rep NMFS. 90:17–28.
- Bravo, J. y N. Windevoxhel. 1997. Manual para la identificación y clasificación de Humedales en Costa Rica. UICN-ORMA/ MINAE/ Embajada de Los Países Bajos. San José.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346–352.
- Bussing, W. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Segunda edición. Editorial Universidad de Costa Rica, San Jose, 468 p.
- Cajiao-Jiménez, M.V., Salazar C. R., Valverde S. M., Naranjo V. I. y R. Arauz. 2003. Régimen legal de los recursos marinos y costeros en Costa Rica. 1ª Edición, San José, Costa Rica, Fundación AMBIO. 166 pp.
- Calenge, C. 2011. Analysis of Animal Movements in R: the adehabitatLT Package. Office national de la classe et de la faune sauvage. Saint Benoist. France. 86 p.
- Carlisle, A.B. 2006. Movements and habitat use of female leopard sharks in Elkhorn Slough, California. Tesis de Maestría. Faculty of Moss Landing Marine Laboratories, San Jose State University.
- Carlson, J. K., Goldman, K. J. y C. G. Lowe. 2004. Metabolism, energetic demand, and endothermy. *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, 203-224.
- Carrión-Cortez, J., Canales-Cerro, C., Arauz R., y R. Riosmena-Rodríguez. 2013. Habitat Use and Diet of Juvenile Eastern Pacific Hawksbill Turtles (*Eretmochelys imbricata*) in the North Pacific Coast of Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology*, 12(2):235-245.
- Castro, J.I. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South California, with a review of the sharks nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environ. Biol. Fish.* 38:37-48.

- Chin, A., Kynew, P.M, Walker, T.I, y R. B. Mcauley. 2010. An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. *Global Change Biology*. 16:1936–1953.
- Clark, E. y K. von Schmidt. 1965. Sharks of the central Gulf coast of Florida. *Bull Mar Sci* 15:13-83.
- Cliff, G. y S.F.J. Dudley. 1991. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 4. The bull shark *Carcharhinus leucas* Valenciennes. *South African Journal of Marine Science*. 10 (1):253-270.
- Compagno, L. J.V.1984. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. *FAO Fish. Synop.* (125) 4:251-655.
- Compagno, L. M. Dando y S. Fowler. 2005. *Sharks of the world*. Princeton Field Guides. Princeton University Press. USA, Canada and Philippines Islands.
- Cortes, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES. J. Mar. Sci.* 56:707–717.
- Cortes, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Con. Biol.* 16(4):1048-1062.
- Cruz-Martínez, A., X. Chiappa-Carrara y V. Arenas-Fuentes. 2002. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the southern Gulf of Mexico. Northwest Atlantic Fisheries Organization Scientific Council Meeting, September 2002, NAFO SCR Doc.02/88. 11 pp.
- Curtis, T. H. 2008. Distribution, movements, and hábitat use of bull shark (*Carcharhinus leucas*, Müller and Henle 1839) in the Indian River Lagoon system, Florida. Tesis de maestría. Universidad de Florida.
- Curtis, T. H., Adams, D. H. y G.H. Burgess. 2011. Seasonal distribution and habitat associations of bull sharks in the Indian River Lagoon, Florida: a 30-year synthesis. *Transactions of the American Fisheries Society*. 140(5): 1213-1226.
- Daly, R., Smale, M. J., Cowley, P. D. y P. W. Froneman. 2014. Residency patterns and migration dynamics of adult bull sharks (*Carcharhinus leucas*) on the east coast of southern Africa. *PLoS one*. 9(10): e109357.
- Dent, F. y S. Clarke. 2015. State of the global market for shark products. *FAO Fish Aquacult. Techn. Pap.* 590.

- Dodrill, J. W. 1977. A hook and line survey of the sharks found within five hundred meters of shore along Melbourne Beach, Brevard County, Florida. Tesis de maestría. Florida Institute of Technology, Melbourne, Florida.
- Espinoza, M. 2010. Site fidelity, movements and habitat use of gray smooth-hound sharks, *Mustelus californicus* (Gill 1863), in a newly restored estuarine hábitat. Tesis de maestría. California State University, Long Beach. 91 pp.
- Espinoza, M., Farrugia, T.J., Webber, D. M., Smith, F. y C.G. Lowe. 2011. Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. *Fisheries Research* 108: 364–371.
- Espinoza, M., Heupel, M. R., Tobin, A. J. y C.A. Simpfendorfer. 2014. Residency patterns and movements of grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) in semi-isolated coral reef habitats. *Marine Biology*, 162(2), 343-358.
- Espinoza, M., Heupel, M.R., Tobin, A.J. y C.A. Simpfendorfer. 2015. Movement patterns of silvertip sharks (*Carcharhinus albimarginatus*) on coral reefs. *Coral Reefs*. 34(3): 807-821.
- Espinoza, M., Heupel, M. R., Tobin, A. J. y C. A. Simpfendorfer, C. A. 2016. Evidence of Partial Migration in a Large Coastal Predator: Opportunistic Foraging and Reproduction as Key Drivers?. *PloS one*. 11(2): e0147608.
- FAO. 2005. evaluación de los recursos forestales mundiales 2005. Estudio temático sobre manglares Costa Rica perfil nacional borrador, agosto 2005. Departamento de Montes FAO Viale delle Terme di Caracalla Rome, Italia.
- Fallows, C., Gallagher, A. J. y N. Hammerschlag. 2013. White Sharks (*Carcharodon carcharias*) scavenging on whales and its potential role in further shaping the ecology of an apex predator.
- Field, I. C., Meekan, M. G., Buckworth, R. C. y C. J. Bradshaw. 2009. Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Advances in marine biology*. 56: 275-363.
- Froeschke, J., Stunz, G. W. y M. L. Wildhaber. 2010. Environmental influences on the occurrence of coastal sharks in estuarine waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 407: 279–292.
- Frisk, M.G., T.J. Miller., y M.J. Fogarty. 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life-history study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 969-981.
- Gotceitas, V. y P. Colgan. 1989. Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia*, 80(2):158-166.

- Gleiss, A. C., Potvin, J., Keleher, J. J., Whitty, J. M., Morgan, D. L., y J. A. Goldbogen. 2015. Mechanical challenges to freshwater residency in sharks and rays. *J. Exp. Biol.* 218(7): 1099-1110.
- Grubbs, R. D. 2010. Ontogenetic shifts in movements and habitat use. En: *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 319-350 pp.
- Gruber, S.H. Nelson, D.R. y J.F. Morrissey. 1988. Patterns of activity and space utilization of lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, in a shallow Bahamian Lagoon. *Bull. Mar. Sci.* 43:61-76.
- Halliday, I.A., Robins, J.B., Mayer, D.G., Staunton-Smith, J. y M.J. Sellin. 2008. Effects of freshwater flow on the year-class strength of a non-diadromous estuarine finfish, king threadfin (*Polydactylus macrochir*), in a dry-tropical estuary. *Mar. Fresh. Res.* 59:157-164.
- Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L. y S.L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.* 9:228-241.
- Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503: 163–170
- Heinrich, D.D.U., Rummer, J. L., Morash, A. J., Watson, S., Simpfendorfer, C.A., Heupel, M. R. y P. L. Munday. 2014. A product of its environment: the epaulette shark (*Hemiscyllium ocellatum*) exhibits physiological tolerance to elevated environmental CO₂. *Conserv Physiol* 2:1–12.
- Heithaus, M.R. 2004. Predator-prey interactions. En: Carrier, J.C., Musick, J.A. y M.R. Heithaus (eds). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton. 487-522 pp.
- Heithaus, M.R. 2007. Nursery areas as essential shark habitats: a theoretical perspective. *Ame. Fish. Soc. Symp.* 50:3-13.
- Heithaus, M.R., Delius, B.K., Wirsing, A.J. y M.M. Dunphy-Daly. 2009. Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. *Limnology and Oceanography*, 54(2), pp.472-482.
- Henningsen, A.D. 1994. Tonic immobility in 12 elasmobranchs: use as an aid in captive husbandry. *Zoo biology.* 13:325-332.

- Heupel, M. R., Semmens, J. M. y A. J. Hobday. 2006a. Automated animal tracking: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research*. 57(1):1-13.
- Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Collins, A.B. y J.P. Tyminski. 2006b. Residency and movement patterns of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, in a large Florida estuary. *Environmental Biology of Fishes*. 76:47-67.
- Heupel, M. R., Carlson, J.K. y C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 337:287-297.
- Heupel, M. R. y C. A. Simpfendorfer. 2008. Movements and distribution of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a variable estuarine environment. *Aquatic Biology*. 1: 277 – 289.
- Heupel, M.R. y C.A. Simpfendorfer. 2011. Estuarine nursery areas provide a low-mortality environment for young bull sharks *Carcharhinus leucas*. *Marine Ecology Progress Series*. 433: 237–244.
- Heupel, M. R., B. G. Yeiser, A. B. Collins, L. Ortega y C. A. Simpfendorfer. 2010. Long-term presence and movement patterns of juvenile bull sharks, *Carcharhinus leucas*, in an estuarine river system. *Marine and Freshwater Research*. 61: 1- 10
- Heupel, M. R. y C. A. Simpfendorfer. 2011. Estuarine nursery areas provide a low- mortality environment for young bull sharks *Carcharhinus leucas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433: 237–244.
- Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Espinoza, M., Smoothey, A.F., Tobin, A. y V. Peddemors, V. 2015. Conservation challenges of sharks with continental scale migrations. *Frontiers in Marine Science*. (2)12:1-7.
- Hight, B. V. y C.G. Lowe. 2007. Elevated body temperatures of adult female leopard sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments: Evidence for behavioral thermoregulation?. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 352:114–128.
- Hoyos-Padilla, M. 2009. Patrones de movimiento del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en isla Guadalupe, México. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Tesis Doctoral.
- Hussey, N. E., Kessel, S.T., Aarestrup, K., Cooke, S.J., Cowley, P.D., Fisk, A.T., Harcourt, R.G., Holland, K.N., Iverson, S.J., Kocik, J.F., Flemming, J. E. M. y F.G. Whoriskey. 2015. Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science*. (348): 6240.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. *Ecología Basada en Zonas de Vida*. 1a. edición. San José, Costa Rica: IICA.

- Holland, K.N. Wetherbee, B.M., Peterson, J.D. y C.G. Lowe. 1993. Movements and distribution of hammerhead shark pups on their natal grounds. *Copeia*. 2:495-502.
- IUCN, 2016. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009-2.RLTS.T39372A10187195.en>. Consultada el 30 octubre del 2016.
- Jensen, N. H. 1976. Reproduction of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the Lake Nicaragua-Rio San Juan system. En: Thorson, T. B. (ed.). Investigation of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes. Lincoln; University of Nebraska Press: 539-559
- Jiménez, J. A. 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. EFEUNA, Heredia. 352 pp.
- Jirik, K.E. y C. G. Lowe CG. 2012. An elasmobranch maternity ward: female round stingrays *Urobatis halleri* use warm, restored estuarine habitat during gestation. *J. Fish. Biol.* 80(5):1227–45.
- Johnson, M. S., Kraver, D. W., Renshaw, G. M. C. y J. L. Rummer. 2016. Will ocean acidification affect the early ontogeny of a tropical oviparous elasmobranch (*Hemiscyllium ocellatum*)? *Conserv Physiol* 4:1–11.
- Kahle D. y H. Wickham. 2013. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *The R Journal*, 5(1), 144-161.
- Kessel, S. T., Cooke, S. J., Heupel, M. R., Hussey, N. E., Simpfendorfer, C. A., Vagle, S., y A.T. Fisk. 2014. A review of detection range testing in aquatic passive acoustic telemetry studies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 24(1):199-218.
- Kessel, S. T., Hussey, N. E., Webber, D. M., Gruber, S. H., Young, J. M., Smale, M. J., y A.T. Fisk. 2015. Close proximity detection interference with acoustic telemetry: the importance of considering tag power output in low ambient noise environments. *Animal Biotelemetry*. 3:5.
- Kessel, S. T. y N.E. Hussey. 2015. Tonic immobility as an anaesthetic for elasmobranchs during surgical implantation procedures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 72(9): 1287-1291.
- Klimley, A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environ. Biol. Fish.* 18(1):27-40.
- Klimley, A. P., Butler, S. B., Nelson, D. R. y A. T. Stull. 1988. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California. *Journal of fish biology*. 33(5): 751–761.

- Klimley, A. P., Le Boeuf, B. J., Cantara, K. M., Richert, J. E., Davis, S. F., Van Sommeran, S., & Kelly, J. T. (2001). The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony. *Marine Biology*, 138(3), 617-636.
- Knip, D.M., Heupel, M.R. y C.A. Simpfendorfer. 2010. Sharks in nearshore environments: models, importance and consequences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402: 1–11.
- Knip, D. D., Heupel, M. M. y C.C. Simpfendorfer. 2012a. To roam or to home: site fidelity in a tropical coastal shark. *Marine Biology*. 159: 1647-1657.
- Knip, D. M., Heupel, M.R. y C.A. Simpfendorfer. 2012b. Evaluating marine protected areas for the conservation of tropical coastal sharks. *Biological conservation*.
- Kronfeld-Schor, N. y T. Dayan. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution and systematics*. 34:153-181.
- Lopez-Garro, A. y I. Zanella. 2014. Conservación del tiburón toro (*Carcharhinus leucas*) en el Pacífico Norte de Costa Rica. Memoria: Taller Interinstitucional de Implementación de Medidas CITES. Costa Rica.
- Lowe, C.G., Wetherbee, B.M., Crow, G.L. y A.L. Tester. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environ. Biol. Fish.* 47:203-211.
- Lowe, C.G. y R. N. Bray. 2006. Fish Movement and Activity Patterns. En: Allen, L.G, Horn, M.H y D.J. Pondella (eds). *The Ecology of California Marine Fishes*. University of California Press: Berkeley, CA, EUA. 524–553.
- MacArthur, R. H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of co-existing species. *The American naturalist*. Vol.101, Numero 921:377–385.
- Mann, K.H. 2009. *Ecology of coastal waters with implications for management*. John Wiley and Sons.
- Marshall, S. y M. Elliott. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, UK. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 46(2):175-184.
- Martin, R. A. 2005. Conservation of freshwater and euryhaline elasmobranchs: a review. *J Mar. Biol. Assoc.* 85:1049– 1073.
- Matern, S.A., Cech, J.J. y T.E. Hopkins. Diel movements of bat rays, *Myliobatis californica*, in Tomales Bay, California: evidence for behavioral thermoregulation? *Environmental Biology of Fishes*. 58: 173-182.
- Meynecke, J.O., Lee, S.Y., Duke, N.C. y J. Warnken. 2006. Effect of rainfall as a component of climate change on estuarine fish production in Queensland, Australia. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 69:491-504.

- Montoya, R.V. y T.B. Thorson. 1982. The bull shark (*Carcharhinus leucas*) and largemouth sawfish (*Pristis perotteti*) in Lake Bayano, a tropical man-made impoundment in Panama. *Environ. Biol. Fish.* 7(4):341-347.
- Morrissey, J.F. y S.H. Gruber. 1993a. Home range of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Copeia*. 1993:425-434.
- Morrissey, J.F. y S. H. Gruber. 1993b. Habitat selection by juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Environ Biol Fish* 38:311-319.
- Mull, C.G., Lowe, C.G. y K. A. Young. 2010. Seasonal reproduction of female round stingrays (*Urobatis halleri*): steroid hormone profiles and assessing reproductive state. *Gen. Comp. Endocrinol.* 166(2):379-87.
- Myers, G.S. 1952. Sharks and sawfishes of the Amazon. *Copeia*. 1952:268-269.
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P. y C. H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*. 315(5820):1846-50.
- Myrberg, A.A. y S.H. Gruber. 1974. The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Copeia*. 1974:358-374.
- O'Bryhim, J.R. Parsons, E.C.M y S.L. Lance. 2016. Forensic species identification of elasmobranch products sold in Costa Rica. *Fisheries Research*. 186: 144-150.
- Ortega, L. A., Heupel, M. R. van Beynen P. y P. Motta. 2009. Movement patterns and water quality preferences of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a Florida estuary. *Environmental Biology of Fishes* 84, 361-373.
- Pillans, R. D., Good, J. P., Anderson, W. G., Hazon N. y C. E. Frankin. 2005. Freshwater to seawater acclimation of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*): plasma osmolytes and Na⁺/K⁺-ATPase activity in gill, rectal, gland, kidney and intestine. *J Comp Physiol B* 175: 37-44.
- Pistevos, J. C. A., Nagelkerken, I., Rossi, T., Olmos, M. y S. D. Connell. 2015. Ocean acidification and global warming impair shark hunting behaviour and growth. *Sci Rep* 5:16293.
- Pittman, S.J. y C.A. McAlpine. 2001. Movements of marine fish and decapod crustaceans: Process, theory and application. *Advances in marine biology*. 44: 205-295.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. Viena, Austria: R Foundation for estatistical Computing.

- Rodríguez de la Cruz, C., Castillo-Géniz J. L. y F. Márquez-Farías. 1996. Evaluación de la Pesquería de Tiburón en el Golfo de México. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Informe final del proyecto de Investigación. 199 pp.
- Rojas-Sibaja, N. 2013. Análisis de los elasmobranchios capturados por la pesca artesanal en los alrededores del Refugio Nacional de Vida Silvestre (RNVS) Caletas- Arío, Guanacaste, Costa Rica. Práctica profesional supervisada. Universidad Nacional. PRETOMA. Heredia, Costa Rica.
- Rowcliffe, J. M., R. Kays, B. Kranstauber, C. Carbone, y P. A. Jansen. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 1170-1179.
- Rowcliffe, J. M. 2014. Animal Activity Statistics. Package "activity". Version 1.0
- Sadowsky, V. 1971. Notes on the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the lagoon region of Carmanea, Brazil. *Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo*. 20(2):71-78.
- Schlosser, I. J. y P. L. Angermeier. 1995. Spatial variation in demographic processes of lotic fishes: conceptual models, empirical evidence, and implications for conservation. En: Nelson, J. L. (ed). *Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation*. Amer. Fish. Soc. Symp. 17:392–401.
- Seaman D.E. y R.A. Powell. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77:2075-2085
- Signer, J. y N. Balkenhol. 2015. Reproducible home ranges (rhr): A new, user-friendly R package for analyses of wildlife telemetry data. *Wildlife Society Bulletin*.
- Simpfendorfer, C.A. y M.R. Heupel. 2004. Assessing habitat use and movement. En: Carrier, J.C., J.A. Musick y M. R. Heithaus (eds). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, 553–572.
- Simpfendorfer, C. A., Freitas, G. G., Wiley, T. R., y M.R. Heupel. 2005. Distribution and habitat partitioning of immature bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a southwest Florida estuary. *Estuaries*. 28: 76–83.
- Simpfendorfer, C. A., Heupel, M.R. y R.E. Hueter. 2002. Estimation of short-term centers of activity from an array of omnidirectional hydrophones and its use in studying animal movements. *Can J Fish Aquat Sci* 59:23–32.
- Simpfendorfer, C. y G.H. Burgess. 2009. *Carcharhinus leucas*. The IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. Consultada el 30 Octubre del 2016.
- Sims, D.W. 2003. Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behaviour and habitat selection of free-ranging sharks. *J. Fish. Biol.* (63):53–73

- Snelson, F.F., Mulligan, T. J. y S. E. Williams. 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. Bull. Mar. Sci. 34:71-80.
- Speed, C. W., Field, I. C., Meekan, M.G. y J. A. Bradshaw. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. Mar Ecol Prog Ser 408: 275–293.
- Speed, C.W., Meekan, M.G., Field, I.C., McMahon, C.R. y C.J. Bradshaw. 2012. Heat-seeking sharks: support for behavioural thermoregulation in reef sharks. Mar. Ecol. Prog. Ser. 463:231–245.
- Springer, S. 1963. Field observations on large sharks of the Florida-Caribbean region. En: Gilbert, P.W. (ed.). Sharks and survival, DC Heath, Boston, USA. 95–113.
- Springer, S. 1940. The sex ratio and seasonal distribution of some Florida sharks. Copeia. 188-194.
- Springer, S. 1967. Social Organization of shark populations. pp. 149-174. In: P.W. Gilbert, R.F. Matheson & D.F. Rall (ed.) Sharks, Skates, and Rays, John Hopkins Press, Baltimore.
- Thomerson, J.E., Thorson, T.B. y R. L. Hempel. 1977. The bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the upper Mississippi River near Alton, Illinois. Copeia. 1977:166–168.
- Thorson, T. B., D. E. Watson y C. M. Cowan. 1966. The status of the freshwater shark of Lake Nicaragua. Copeia. 385-402.
- Thorson, T. B. 1971. Movements of bull sharks, *Carcharhinus leucas*, between Caribbean Sea and Lake Nicaragua demonstrated by tagging. Copeia 1971:336-338.
- Thorson, T. B. 1972. The status of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the Amazon River. Copeia. 601-605.
- Thorson, T. B. 1976. The status of the Lake Nicaragua shark: An updated appraisal. Pages En: Thorson, T.B. (ed). Investigations of the Ichthyofauna of the Nicaraguan Lakes. 561-574 pp.
- Thorson, T.B. 1982. The impact of commercial exploitation on sawfish and shark populations in Lake Nicaragua. Fisheries 7(2): 2–10.
- Tuma, R. E. 1976. An investigation of the feeding habits of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the Lake Nicaragua - Rio San Juan system. En: Thorson, T.B. (ed). Investigations of the Ichthyofauna of the Nicaraguan Lakes. 533-538.
- Torres, L.G., Heithaus, M. R. y B. Delius. 2006. Influence of teleost abundance on the distribution and abundance of sharks in Florida Bay, USA. Hydrobiologia 569:449-455.

- Vianna, G.M., Meekan, M.G., Meeuwig, J.J. y C. W. Speed. 2013. Environmental influences on patterns of vertical movement and site fidelity of grey Reef Sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) at Aggregation Sites. PLoS ONE 8(4).
- Walker, T.I. 2007. The state of research on chondrichthyan fishes. Mar. Fresh. Res. 58:1-3.
- Weng, K. C., O'Sullivan, J.B., Lowe, C.G., Winkler, C. E., Dewar, H. y B. A. Block. 2007. Movements, behavior and habitat preferences of juvenile white sharks *Carcharodon carcharias* in the eastern Pacific. Mar Ecol Prog Ser. 338: 211–224.
- Werry, J. M. 2010. Habitat ecology of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, on urban coasts in Eastern Queensland, Australia. Tesis doctoral. Australian Rivers Institute and School of Environment. Griffith University Gold Coast. Australia. 210 pp.
- Werry, J. M., Lee, S. Y., Otway, N. M., Hu, Y. y W. Sumpton. 2011. A multi-faceted approach for quantifying the estuarine–nearshore transition in the life cycle of the bull shark, *Carcharhinus leucas*. Marine and Freshwater Research. 62(12): 1421-1431.
- Werry, J. M., Lee, S. Y., Lemckert, C. J., y N. M. Otway. 2012. Natural or artificial? Habitat-use by the bull shark, *Carcharhinus leucas*. PloS one. 7(11): e49796.
- Worton, B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. Ecol. Model. 38: 277–298.
- Worton, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology. 70:164-168.
- Yeiser, B.G., Heupel, M.R. y C.A. Simpfendorfer. 2008. Occurrence, home range and movement patterns of juvenile bull (*Carcharhinus leucas*) and lemon (*Negaprion brevirostris*) sharks within a Florida estuary. Mar.Fresh. Res. 59:489-501.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. y G.M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer. New York, NY.

COMUNICACIONES PERSONALES

Quiroz, A. Asociación de Pescadores de Puerto Coyote. San Francisco de Coyote, Nandayure, Guanacaste, Costa Rica.