

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



PARTICIÓN DE RECURSOS TRÓFICOS POR TRES ESPECIES DE TIBURONES EN BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S.

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

PRESENTA

DAYLÍ LLADÓ CABRERA

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



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 25 del mes de Mayo del año 2020

El (la) que suscribe BIÓL. DAYLÍ LLADÓ CABRERA Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A180449 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. SERGIO AGUÍÑIGA GARCÍA Y DRA. LAURA CARREON PALAU

y cede los derechos del trabajo titulado:

“PARTICIÓN DE RECURSOS TRÓFICOS POR TRES ESPECIES DE TIBURONES EN BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S.”

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: daylillado21@gmail.com- saguini@ipn.mx -

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

BIÓL. DAYLI LLADÓ CABRERA

Nombre y firma del alumno

Índice

Índice de figuras	II
Índice de tablas	III
Glosario	V
Resumen	VIII
Abstract	IX
1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
2.1. Biología de las especies	3
2.2. Partición de recursos	4
2.3. Ecología nutricional	6
2.4. Ácidos grasos esenciales en redes tróficas marinas	7
3. Material y Métodos	12
3.1. Área de estudio	12
3.2. Métodos de muestreo	12
3.3. Análisis de laboratorio	14
3.3.1. Contenido estomacal	14
3.3.2. Isótopos estables de carbono y nitrógeno	14
3.3.3. Ácidos grasos	15
3.4. Análisis de los datos	16
3.4.1. Contenido estomacal	17
3.4.2. Isótopos estables	18
3.4.3. Ácidos grasos	19
4. Resultados	21
4.1. Contenido estomacal	21
4.2. Isótopos estables	24
4.3. Ácidos grasos	29
5. Discusión	38
6. Conclusiones	49
Bibliografía	50
Anexo	61

Índice de figuras

1.	Área de estudio, Bahía de la Paz, Baja California Sur, México.	12
2.	Sitios de muestreo durante el crucero de investigación en la Bahía de La Paz.	13
3.	Curvas acumulativas de diversidad de especies para <i>S. lewini</i> , <i>R. longurio</i> y <i>S. californica</i>	22
4.	Índice de Importancia Relativa Presa-Específico para <i>S. lewini</i> , <i>S. californica</i> y <i>R. longurio</i> expresado como porcentaje de contribución.	23
5.	Trama trófica asociada a <i>S. lewini</i> , <i>R. longurio</i> y <i>S. californica</i>	24
6.	Valores isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los tiburones <i>R. longurio</i> , <i>S. californica</i> y <i>S. lewini</i> y sus presas.	25
7.	Nicho isotópico de <i>S. lewini</i> , <i>S. californica</i> y <i>R. longurio</i> representado por elipses bayesianas.	26
8.	Modelo de mezcla, muestra la contribución de los diferentes ítems de presas a la dieta de <i>S. californica</i>	27
9.	Modelo de mezcla, muestra la contribución de los diferentes ítems de presas a la dieta de <i>S. lewini</i>	27
10.	Modelo de mezcla, muestra la contribución de los diferentes ítems de presas a la dieta de <i>R. longurio</i>	28
11.	Concentración promedio de lípidos totales ($\mu g\ mg^{-1}$) en el músculo de cada especie de tiburón.	29
12.	Análisis multidimensional no métrico (nmMDS) de la composición de los ácidos grasos (expresados como porcentaje de los ácidos grasos totales) de los productores primarios, secundarios y presas de la trama trófica asociada a los tiburones <i>S. californica</i> , <i>S. lewini</i> y <i>R. longurio</i> . Los contornos delimitan los grupos con un 81 % de similitud y son significativamente distintos de acuerdo al PERMANOVA $P_{seuso} - F = 19.07$, $p(\text{perm})=0.001$	30
13.	Ácidos grasos que contribuyen a la separación de los grupos obtenidos con el análisis multidimensional no métrico (nmMDS) con una correlación de Pearson ≥ 0.65 con MDS1 y MDS2; la separación fue estadísticamente diferente PERMANOVA $P_{seuso} - F = 20.245$, $p(\text{perm})=0.001$	34
14.	Porcentaje de ácidos grasos esenciales de cada especie de tiburón con respecto al total de ácidos grasos. Las barras indican el intervalo de confianza a un 95 %.	35
15.	Concentración de ácidos grasos esenciales con respecto al peso seco del músculo ($\mu g\ mg^{-1}$). Las barras indican el intervalo de confianza a un 95 %.	36
16.	Factor de Retención Trófica de los ácidos grasos esenciales en <i>S. californica</i> , <i>R. longurio</i> y <i>S. lewini</i>	37
A1.	Espectro de tallas de <i>S. californica</i> (a), <i>R. longurio</i> (b) y <i>S. lewini</i> (c).	61

Índice de tablas

1.	Aspectos poblacionales de cada especie. Estadios de vida, espectro de tallas, proporción por sexo y estadio de madurez.	21
2.	Grado de especialización medido por el índice de Levin y la varianza del isótopo de N^{15} . Posición Trófica por especie calculada tanto por los restos de contenido estomacal como por la señal de isótopos estables.	23
3.	Traslape y Partición de nichos isotópicos entre especies de tiburones	26
4.	Composición de ácidos grasos e isótopos estables de las tres especies de tiburones. Los valores representan la media \pm el 95 % del intervalo de confianza. SFA, ácidos grasos (FA) saturados; MUFA, FA monoinsaturados; PUFA, FA polinsaturados; LC-PUFA, FA de cadenas largas; OFA, FA impares; BFA, FA ramificados y AGT ácidos grasos totales con respecto al peso seco. El superíndice denota diferencias estadísticas.	31
5.	Composición de ácidos grasos e isótopos estables de la base de la trama trófica asociada a las tres especies de tiburones. Los valores representan la media \pm el 95 % del intervalo de confianza. SFA, ácidos grasos (FA) saturados; MUFA, FA monoinsaturados; PUFA, FA polinsaturados; LC-PUFA, FA de cadenas largas; OFA, FA impares; BFA, FA ramificados y AGT ácidos grasos totales con respecto al peso seco.	32
6.	Composición de ácidos grasos e isótopos estables de las presas de las tres especies de tiburones. Los valores representan la media \pm el 95 % del intervalo de confianza. SFA, ácidos grasos (FA) saturados; MUFA, FA monoinsaturados; PUFA, FA polinsaturados; LC-PUFA, FA de cadenas largas; OFA, FA impares; BFA, FA ramificados y AGT ácidos grasos totales con respecto al peso seco.	33
7.	Similitud de ácidos grasos entre tiburones y sus presas	35
B1.	Espectro trófico de <i>R. longurio</i> expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas	62
B2.	Espectro trófico de <i>S. lewini</i> expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente) , Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas	63
B2.	Espectro trófico de <i>S. lewini</i> expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente) , Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas	64

B3. Espectro trófico de *S. californica* expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente) , Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas 65

Glosario

Biotopo: Espacio geográfico con condiciones ambientales determinadas para el desarrollo de ciertas especies animales y vegetales (Olenin & Ducrotoy, 2006).

Discriminación isotópica: Los valores de discriminación son positivos señalando que el isótopo ligero reacciona más rápido que su contraparte el isótopo pesado. Dichos valores son aproximadamente la diferencia (‰) entre el sustrato y el producto formado (Peterson & Fry, 1987).

Especialista: Término que en Ecología describe especies, poblaciones o individuos que tienen un nicho estrecho (Munroe *et al.*, 2013).

Fitness: Estado físico óptimo de un organismo en respuesta a un alimento que proporciona sus requerimientos nutricionales.

Fraccionamiento Isotópico: Diferencia en la masa atómica de los isótopos resulta en leves diferencias en reacciones cinéticas y enlaces energéticos, al final, esto produce diferencias en abundancia de isótopos en el producto final dependiendo del sustrato inicial. En principio al tener una masa menor los isótopos ligeros tienen preferencia en reacciones cinéticas (Ramos & González-Solís, 2012).

Generalista: Son especies, poblaciones o individuos con un nicho amplio (Munroe *et al.*, 2013).

Hipótesis de Similitud Límite: Teóricamente hay un límite para la similitud en los nichos de especies que compiten (MacArthur & Levins, 1964).

Isótopos Estables: Átomos que constituyen variaciones de un mismo elemento químico dado que presentan igual número atómico. Su diferencia radica en la masa atómica ya que pueden variar en el número de neutrones. (Criss, 1999).

Mesodepredador: Son el eslabón entre los depredadores tope y los niveles tróficos inferiores (Vaudó & Heithaus, 2011). Pueden ser especies o estadios ontogénicos que por su tamaño y limitaciones en el consumo de presas, dado que solo tienen acceso a una porción de todo el alimento disponible, no alcanzan la categoría de depredadores tope. Suelen presentar una depredación difusa y redundancia funcional en el ecosistema (Heupel *et al.*, 2014; Navia *et al.*, 2016).

Nicho Ecológico: Hipervolumen en un espacio de n -dimensiones cuyos axis representan variables ambientales. Dicho hipervolumen representa el hábitat donde una especie se desarrolla (Hutchinson, 1978).

Nicho Isotópico: Es un área (en el espacio δ) con valores isotópicos (δ -valores) como coordenadas. En este se refleja la posición relativa de una especie en relación a otra (Newsome *et al.*, 2007).

Nicho Nutricional: Mezcla y radio de nutrientes que maximizan la salud del organismo o la población (Behmer & Joern, 2008).

Nivel Trófico: Posición de las especies en la red trófica, determinado por las relaciones depredador-presa y medido por la transferencia de energía de la presa a su consumidor. Por ende, este último ocupará un nivel superior con respecto a sus presas.

Nutrición: Es el enlace de todos los aspectos del mundo biológico. Son todos los procesos por los cuales un organismo adquiere y utiliza los nutrientes para crecer y reproducirse. Esta construye los componentes de los organismos, y el combustible de las interacciones dinámicas entre sus poblaciones, dígame crecimiento, decline y evolución. Además determina cómo se estructura el ecosistema y las relaciones entre especies (Simpson & Raubenheimer, 2012; Lihoreau *et al.*, 2015).

Oportunismo: El uso de los recursos en la misma proporción que su disponibilidad (Munroe *et al.*, 2013).

Partición de Recursos: Especies cercanas que coexisten pueden superponerse ampliamente en algún eje del nicho y aún así no competir dado que relajan la competencia en otro eje del mismo (Schoener, 1974).

Principio de Exclusión Competitiva: No puede existir coexistencia entre especies extremadamente similares (Hardin, 1960).

Recursos Esenciales: Nutrientes requeridos por los organismos para su salud óptima.

Redundante ecológico: Son especies que ejercen las mismas funciones en el hábitat. Constituyen un seguro contra la pérdida de funciones ecosistémicas (Gitay *et al.*, 1996).

Retención Trófica: Acumulación de nutrientes esenciales según los requerimientos fisiológicos de los depredadores.

Selección: El uso de los recursos en una proporción o diferentes proporciones de su disponibilidad ([Munroe *et al.*, 2013](#)).

Superposición de Nicho: Grado al que la frecuencia de encuentros interespecíficos es mayor o menor que el que podría haber si cada especie utilizara cada recurso de acuerdo a la proporción de su abundancia ([Hurlbert, 1978](#)).

Tasa de Recambio Isotópico: Periodo en el que el valor del isótopo estable es discriminado e incorporado en el tejido del consumidor y este refleja la señal isotópica de un nuevo recurso alimenticio, después de un cambio entre dietas isotópicamente distintas ([Carlisle *et al.*, 2012](#)).

Trama Trófica: Ordenamiento secuencial-alimenticio de los organismos en un ecosistema ([Odum, 1985](#)).

Teoría de Nutrición Óptima: Supone que un animal adquiere una combinación particular de nutrientes del ambiente en una tasa apropiada ([Raubenheimer *et al.*, 2012](#)).

Resumen

En este estudio se analizó la partición de los recursos tróficos de *Sphyrna lewini*, *Squatina californica* y *Rhizoprionodon longurio*, tres especies de tiburones que coexisten en Bahía de la Paz, BCS. La partición fue estimada desde tres ejes del nicho ecológico, según su dieta, señal química y nivel de macronutrientes. Para ello se analizaron el contenido estomacal, la señal de isótopos estables de carbono y nitrógeno, y el perfil y concentración de ácidos grasos presentes en las especies de tiburones respectivamente. El Índice de Importancia Relativa Presa Específico mostró que *S. lewini* presenta una dieta más diversa, aunque las tres especies de tiburones comparten algunos ítems presa. El ANOSIM determinó que la dieta de estos tiburones es diferente ($R: 0.1894$, $p = 0.001$). El grado de partición mostrado por las elipses del nicho isotópico entre *S. lewini* y *R. longurio* fue del 58 %, dicha partición no fue suficiente para detectar una diferencia significativa en su perfil de ácidos grasos con una disimilitud de 11.5 % ($p(\text{perm})=0.251$). En contraste, *S. californica* mostró un mayor grado de partición con *R. longurio* de 62 % y con *S. lewini* de 76 %. Dichas diferencias se vieron reflejadas en el perfil de ácidos grasos, con una disimilitud significativamente distinta de 22.7 % ($p(\text{perm})=0.002$) con *R. longurio* y de 23.4 % con *S. lewini* ($p(\text{perm})=0.001$). Sin embargo, el factor de retención trófica de la concentración de los ácidos grasos esenciales en el músculo no coincide con el patrón reportado en teleósteos, al parecer responde más a la historia evolutiva de los condricios.

Abstract

In this study we analyzed the trophic resource partitioning of three species of sharks, *Sphyrna lewini*, *Squatina californica* and *Rhizoprionodon longurio*, within Bahía de La Paz, BCS. Resource partitioning was estimated from three ecological niche axes, their diet, the chemical signal and the level of macronutrients. In order to evaluate the three ecological niches stomach content, stable isotopes of carbon and nitrogen, and fatty acids composition were analyzed. The prey-specific index of relative importance showed that *S. lewini* has a more diverse diet, although the three shark species share prey items. ANOSIM determined that the diets of these sharks are different (R: 0.1894, p = 0.001). The trophic resource partition in the isotopic niche of *S. lewini* and *R. longurio* was 58%. This trophic partition degree was not enough to detect a significant difference in their fatty acid profile with a dissimilitude of 11.5% (p=0.251). In contrast, *S. californica* showed a higher partition degree with *R. longurio* (62%) and with *S. lewini* (76%). These differences in the trophic niche were reflected in their fatty acid profiles with a significant dissimilitude of 22.7% with *R. longurio* (p=0.002) and 23.4% with *S. lewini* (p=0.001). However, essential fatty acid concentration trophic retention factor does not coincide with the reported pattern when Teleosts are top predators. Probably, trophic retention of essential fatty acids depends on the evolutionary history of Chondrichthyes.

1. Introducción

La distribución de las comunidades naturales a escala local está determinada primeramente por el tipo de hábitat, donde cada biotopo sienta las bases para el establecimiento de las especies (Keddy, 1992). Posteriormente, las propiedades abióticas del ecosistema filtran la presencia de organismos; y en última instancia, las interacciones bióticas dictan la composición de especies. Aunque algunos autores se debaten entre cuáles factores son más importantes, bióticos o abióticos (Garrido *et al.*, 2011), otros consideran que ambos actúan simultáneamente (Mouillot *et al.*, 2007).

A menudo la estructura biológica que se encuentra en la naturaleza es el resultado de fuerzas evolutivas actuando de forma simultánea, muchas veces mediada por una competencia pasada lo cual dificulta su detección (Connell, 1980). Sin embargo, se pueden encontrar algunas evidencias. Por ejemplo, en el presente, cuando se observan nichos adyuntos (un nicho junto al otro) o disjuntos (nichos cercanos que no tienen ningún punto en común), la superposición es nula pero puede estar indicando una fuerte competencia actual o pasada (Jaksic, 2007).

La diferenciación del nicho con frecuencia es expresada como el resultado de interacciones competitivas pasadas entre especies; sin embargo, algunos autores consideran la hipótesis alternativa de que esta segregación puede ser el reflejo de requerimientos de las especies (Wereszczuk & Zalewski, 2015). Aunque el tema es controversial, podemos llegar a un acuerdo, la partición del recurso no ocurre de forma aleatoria, sino que está mediada por una causa u otra.

En los tiburones hay varios ejemplos de segregación como forma de evitar la competencia. Cuando se alimentan de los mismos ítems presas procuran separarse en tiempo y/o espacio. De forma inversa, cuando comparten el hábitat pueden reducir las interacciones entre ellos diversificando su dieta. Bethea *et al.* (2004) encontraron una superposición moderada en la dieta que fue compensada por la baja superposición en el uso de hábitats de juveniles de cuatro especies de tiburones que coexisten. Kinney *et al.* (2011) hallaron segregación espacial y en algunos casos temporal como evidencia de la partición de recursos en la dieta de tiburones juveniles de varias especies dentro de un área de crianza, en este caso los autores consideran que la segregación puede ser por las diferentes condiciones ambientales dentro del ecosistema que comparten.

En este estudio se analiza el espectro trófico de tres especies de tiburones, *Sphyrna lewini*, *Rhizoprionodon longurio* y *Squatina californica*; que coexisten en Bahía de La Paz, B.C.S. En el Golfo de California, las dos primeras especies se encuentran entre las más abundantes en la pesquería artesanal; mientras que *S. californica* está reportada como una

especie con abundancia moderada (Saldaña-Ruiz *et al.*, 2017).

Aunque estas especies en su morfología son muy diferentes, comparten algunas características comunes. Las mismas pueden ser consideradas como mesodepredadores dado que en el caso de *S. lewini* son organismos juveniles los que predominan en Bahía de La Paz. De ahí, que a todos se les considera de hábitos costeros; con conductas alimentarias tanto pelágicas como bentónicas y con un nivel trófico de cuatro (Conde-Moreno, 2009; Escobar-Sánchez *et al.*, 2011; Torres-Rojas *et al.*, 2013).

A pesar que sus hábitos alimentarios son similares, estas especies presentan diferentes estrategias para su alimentación. *S. californica* es considerado un depredador de emboscada, se deposita sobre el fondo y espera que su presa pase para atraparla (Escobar-Sánchez *et al.*, 2006). *S. lewini* posee órganos sensoriales en su cabeza que le permiten detectar presas enterradas en el fondo; y *R. longurio* es considerado una especie oportunista que se alimenta según la disponibilidad de las presas (Conde-Moreno, 2009).

Considerando los fundamentos anteriores, se asume que dichas especies particionan los recursos en nuestra área de estudio. Se propone que esta partición ocurre en tres ejes del nicho trófico; en el eje de la dieta (abordado por el contenido estomacal), en el eje de la señal química (abordado por isótopos estables) y en el eje de concentración de ácidos grasos esenciales para organismos marinos. En teoría, estos últimos, dada su esencialidad, son retenidos selectivamente a través de la red trófica según los requerimientos fisiológicos de cada especie. Por tanto, se plantea la siguiente pregunta ¿cómo ocurre la partición de recursos a nivel de ácidos grasos esenciales, la concentración de los mismos es equivalente o desigual entre especies? y se propone la siguiente hipótesis:

“Si entre *R. longurio*, *S. lewini* y *S. californica* existe una repartición del recurso trófico, entonces compartirán un bajo porcentaje de presas en su contenido estomacal, su nicho isotópico mostrará un bajo porcentaje de traslape pero las tres especies tendrán una concentración equivalente de ácidos grasos esenciales.”

2. Antecedentes

2.1. Biología de las especies

Los tiburones *R. longurio*, *S. lewini* y *S. californica* son especies pertenecientes a dos órdenes diferentes; *R. longurio* y *S. lewini* pertenecen al orden Charcharhiniformes y *S. californica* pertenece al orden Squatiniformes. En su morfología estas especies son muy diferentes; sin embargo, filogenéticamente las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae son consideradas familias hermanas (Amaral *et al.*, 2018). En contraste la familia Squatinidae se encuentra alejada de las anteriormente mencionadas (Vélez-Zuazo & Agnarsson, 2011).

Estas especies de tiburones coinciden en su distribución en el Pacífico Mexicano. Las dos primeras especies se limitan al Océano Pacífico Oriental. En el caso de *R. longurio*, llamado comúnmente cazón bironche, su distribución abarca desde el sur de California hasta Perú. Por otro lado, *S. californica* o tiburón angelito, es la única especie del género *Squatina* que habita este océano; la misma presenta dos parches de distribución: desde el sur de Alaska hasta el Golfo de California y desde Perú hasta el Sur de Chile. Por su lado *S. lewini* o tiburón martillo es una especie ampliamente distribuida en aguas templadas y tropicales de todo el mundo; y es la única de estas especies objetivo que se encuentra amenazada según la Lista Roja de la UICN (Baum *et al.*, 2013).

En el Golfo de California estas especies han sido explotadas históricamente por la pesca artesanal. Las especies *R. longurio* y *S. lewini* se encuentran entre las tres especies con mayores capturas, incluso desde la década de 1960. En contraste, las capturas del tiburón angelito se registran moderadas a partir de la década de 1970. El tiburón angelito, *S. californica*, también se registra entre las especies más abundantes, pero en un orden de magnitud menor en comparación con el tiburón martillo y el cazón bironche (Saldaña-Ruiz *et al.*, 2017).

En el Pacífico mexicano varias investigaciones se han realizado para describir la biología de estas especies, algunas de ellas enfocadas en la reproducción de estos organismos. Mejía-Salazar (2007) analizó aspectos reproductivos y poblacionales de *R. longurio* como la talla de primera madurez sexual de 80 y 82 cm para hembras (H) y machos (M) respectivamente; estimó la gestación en una duración de 11 a 12 meses con una fecundidad promedio de dos a diez embriones por hembra y además reportó una proporción poblacional de 1.18 M: 1 H. De igual forma, para *S. californica*, Romero-Caicedo *et al.* (2016) describieron algunos parámetros poblacionales y de su biología reproductiva. Estos autores hallaron que las hembras de *S. californica* son más grandes que los machos tanto en términos de largo total como en términos de masa corporal; y al igual que en el caso de *R. longurio*, reportaron una fecundidad de dos a diez embriones por hembra. Encontraron, además, segregación

temporal de acuerdo al sexo para la Bahía de La Paz; donde las hembras fueron más abundantes que los machos en los meses de enero, febrero y junio. En el resto del año la abundancia de hembras y machos fueron similares.

En el Golfo de California se han realizado varios estudios relacionados con ecología trófica que contribuyen al proyecto “Ecología trófica de tiburones de Baja California Sur”. Para el caso de las especies focales, sus estrategias alimentarias han sido descritas como parte de dicho proyecto, información que se utilizó de base para esta investigación. Tanto para *R. longurio* como para *S. californica* se ha reportado un nivel trófico de 4 según los valores isotópicos (Conde-Moreno, 2009; Escobar-Sánchez *et al.*, 2011); además, para ambas especies, se han descritos hábitos costeros y predominantemente bentónicos más que epipelágicos (Escobar-Sánchez *et al.*, 2006; Conde-Moreno, 2009). Para el caso de los juveniles de *S. lewini* también se describen hábitos costeros en contraste con los adultos que son más oceánicos, y la dieta de estos se basa principalmente en peces bentónicos y cefalópodos epipelágicos (Klimley, 1983; Torres-Rojas *et al.*, 2013). Varios autores describen el uso de hábitat de los juveniles de *S. lewini* en el Golfo de California; Aguilar-Castro (2003) sugiere que Bahía de La Paz debe ser considerada una zona temporal de alimentación para dichos juveniles, y más específico Klimley & Nelson (1984) concluyen que el bajo de la Isla Espíritu Santo es considerado un área de refugio para los mismos. Por último, Torres-Rojas *et al.* (2013) demostraron que el sureste del Golfo de California es un área de crianza para juveniles de esta especie.

2.2. Partición de recursos

La teoría de la partición de los recursos indica que especies cercanas filogenéticamente que coexisten pueden traslaparse en algún eje del nicho y aun así no competir debido a que relajan la competencia en otro eje del mismo (Schoener, 1974). En la naturaleza cuando se encuentran nichos adjuntos o disjuntos, estos pueden estar indicando una fuerte competencia actual o pasada (Jaksic, 2007). Sin embargo, ¿qué sucede cuando encontramos superposición? El traslape de nichos puede indicar tanto competencia como partición de los recursos. ¿Cómo diferenciarlo? En este estudio una superposición de nichos significativa estadísticamente sugiere competencia; en contraste, un traslape no-significativo sugiere partición de los recursos.

La partición de los recursos puede reflejarse en diferentes dimensiones del nicho, siendo más común en unos ejes que en otros. Schoener (1974) detectó que es más común encontrar partición en la dimensión del hábitat, del alimento (ítems alimentarios) y del tiempo (momento de alimentación o de coexistencia) en ese orden; siendo la partición en el tiempo rara en la naturaleza.

Especies similares o redundantes ecológicos presentan más posibilidades de competir por los recursos disponibles. Muchas veces no se tiene evidencias contundentes para identificar si existen interacciones fuertes entre las especies. Sin embargo, el tamaño de las poblaciones en el hábitat puede ser un indicador de dicho fenómeno, dado que una especie puede disminuir la demografía de una segunda especie ya sea por reducir los recursos que esta utiliza o interferir con encuentros agresivos (Schoener, 1974). A esto llamamos exclusión competitiva, la especie mejor adaptada puede desplazar a otra especie a escala local si hay escasez en los recursos (Hardin, 1960).

En la naturaleza la exclusión competitiva de una especie sobre otra no es tan común, ocurre con mayor frecuencia en especies más relacionadas filogenéticamente (Violle *et al.*, 2011). Por ello, teóricamente, existe un límite en la similitud de nichos entre especies que compiten (MacArthur & Levins, 1964). De ahí que especies cercanas se diversifiquen evolutivamente.

Como resultado del proceso de especiación, se pueden utilizar variables morfológicas para estimar diferencias en el uso de los recursos. La disimilitud de fenotipos puede indicar la forma en que los recursos son utilizados por los organismos (Schoener, 1974). Sin embargo, la coexistencia siempre genera caracteres convergentes; entonces son las diferencias en los requerimientos nutricionales de las especies quienes prevén a los competidores de evolucionar usando recursos idénticos (Fox & Vasseur, 2008).

En los tiburones varios son los registros de segregación y partición de recursos tanto inter como intraespecífica. Acorde a lo antes expuesto se plantea que existe una mayor superposición de nichos entre especies de tallas y morfología similares (Betha *et al.*, 2004). La partición de recursos utilizando microhábitats diferentes ha sido documentada por varios autores (White *et al.*, 2004; Papastamatiou *et al.*, 2006; Pethybridge *et al.*, 2011). Kinney *et al.* (2011) observó este patrón espacial entre juveniles en un área de crianza. Albo-Puigserver *et al.* (2015) encontró segregación trófica en tres especies de tiburones demersales simpátricos; mientras que Tillett *et al.* (2014) determinaron que tres especies simpátricas de carcarínidos particionan sus recursos tróficos. A nivel de macronutrientes, Pethybridge *et al.* (2010) encontraron partición en las diferentes clases lipídicas en tiburones, las cuales cambian en concordancia con la profundidad donde estos viven. En un experimento Malins & Barone (1970) encontraron que *Squalus acanthias* podía cambiar el radio de éteres diacilglicerol en triacilglicéridos en el hígado para controlar la flotabilidad durante sus migraciones verticales.

2.3. Ecología nutricional

La alimentación es uno de los factores limitantes para muchas especies en las escalas espacio-temporal; tiene una fuerte influencia en la distribución geográfica de las poblaciones y puede afectar los patrones de actividad de dichas especies entre las diferentes temporadas definidas por el forzamiento oceanográfico (Simpson & Raubenheimer, 2012). La nutrición es la red que une y conecta todos los nodos del mundo biológico, actúa como combustible para las demás actividades y necesidades de los individuos. La misma no es una cualidad fija, sino que va cambiando con la ontogenia y con las circunstancias ecológicas de los organismos (Simpson & Raubenheimer, 2012; Kohl *et al.*, 2015).

A escala local, la nutrición de los organismos puede determinar las interacciones entre estos, tanto interespecífica como intraespecíficas. Además, es la responsable de construir la estructura ecosistémica mediante los roles depredador-presa. Generalmente, la distribución espacio temporal de los nutrientes define las áreas de forrajeo de los individuos y la frecuencia a la que ellos interactúan; de ahí que se plantee que la nutrición, además, media la estructuración de las agregaciones (Lihoreau *et al.*, 2015).

La teoría de nutrición óptima supone que un animal adquiere una combinación particular de nutrientes del ambiente en una tasa apropiada (Raubenheimer *et al.*, 2012); para ello los organismos deben buscar activamente sus alimentos. Algunos autores plantean que dicha búsqueda puede ser selectiva debido a que ellos necesitan balance en sus nutrientes dependiendo de su fisiología y estadio ontogénico (Behmer & Joern, 2008; Potter *et al.*, 2018), para ello pueden ingerir presas con una frecuencia diferente a la que estas aparecen en la naturaleza, o incluso, consumir solo ciertas partes del cuerpo de las mismas (Kohl *et al.*, 2015).

En la naturaleza la preferencia de macronutrientes está vinculada a mantener un estado físico adecuado en los organismos. Existe jerarquía nutricional cuando los animales obtienen dietas desbalanceadas, o sea, en el caso de que un individuo presente déficit de un nutriente su prioridad será suplir esa necesidad (Raubenheimer *et al.*, 2012). En algunos estudios, depredadores generalistas han mostrado forrajeo selectivo orientado a recursos particulares, consumiendo dietas ricas en proteínas para contrarrestar infecciones virales o bacterianas (Raubenheimer *et al.*, 2012; Potter *et al.*, 2018).

La selectividad que pueden mostrar varias especies de carnívoros en la caza del alimento indica que buscan determinados nutrientes, sin embargo, esta conducta también puede indicar la presencia de nichos nutricionales especie-específicos (Behmer & Joern, 2008). La existencia de estos nichos puede reducir la competencia interespecífica por períodos de tiempo (Godbold *et al.*, 2009), y el hecho que cada especie pueda tener un nicho nutricional único evidencia la partición de recursos entre poblaciones que coexisten. Dicha partición

puede ser encontrada a nivel bioquímico (Behmer & Joern, 2008), o no (Godbold *et al.*, 2009).

La nutrición a través de recursos no-esenciales fomenta la coexistencia de especies dado que en este caso un recurso puede ser sustituido por otro sin mayores consecuencias, se podría decir que relaja la competencia entre especies (Fox & Vasseur, 2008). En contraste, cuando el nutriente es esencial, el estado físico de los organismos depende de la incorporación de estos mediante la dieta (Parrish, 2009). Por ende, se puede suponer que la búsqueda de nutrientes esenciales puede aumentar la competencia entre especies que coexisten, sin embargo, el resultado que se ha encontrado es otro. Los experimentos predictivos de decisión de dieta muestran que los organismos escogen presas balanceadas nutricionalmente las cuales incluyen estos nutrientes esenciales (Fox & Vasseur, 2008; Vasseur & Fox, 2011). Por tanto, la competencia por recursos esenciales no afecta la coexistencia entre especies (Vasseur & Fox, 2011).

Vasseur & Fox (2011) modelan dos escenarios diferentes, uno con alopatría sin competencia y otro con simpatría indicando coexistencia. Ellos encontraron que en alopatría una dieta nutricionalmente balanceada no maximiza el *fitness* de las especies. Este resultado puede ser explicado por la dinámica de la retroalimentación entre la tasa de consumo y la densidad del recurso; cuando los depredadores no tienen competencia van a consumir solo el recurso que prefieren y por ende lo harán escasear y será energéticamente más costoso de encontrar. Por el contrario, en simpatría, los competidores con diferentes requerimientos nutricionales tienden a igualar la abundancia relativa de los dos recursos que ellos modelan.

2.4. Ácidos grasos esenciales en redes tróficas marinas

Los ácidos araquidónico (ARA, 20:4 ω 6), eicosapentanoico (EPA 20:5 ω 3) y docosahexanoico (DHA, 22:6 ω 3) son nutrientes esenciales en las redes tróficas marinas (Parrish, 2009; Ruess & Müller-Navarra, 2019); pues se requieren para un desarrollo somático normal, además de intervenir en la pigmentación, el desarrollo neuronal y la reproducción. El ARA es conocido por ser esencial durante la primera etapa de desarrollo de los peces. Ambos, EPA y DHA intervienen conjuntamente en el crecimiento, la inmunidad y la resistencia al estrés. De por sí solo el DHA participa en el desarrollo ocular y la conducta de cardumen en los peces (Parrish, 2009, 2013; Ruess & Müller-Navarra, 2019).

Los precursores de estos ácidos grasos esenciales son el ácido linoleico (LA, 18:2 ω 6) y el ácido α -linoleico (ALA, 18:3 ω 3); y se originan principalmente de clorofitas en ambientes

marinos (Ruess & Müller-Navarra, 2019). En los productores primarios ocurren interconversiones de estas biomoléculas durante su biosíntesis que permite que cada taxa exhiba perfiles de ácidos grasos inherentes a cada uno lo que ayuda a determinar su origen. En taxas superiores la interconversión ocurre durante la digestión, pero no incluye la modificación de los ácidos grasos esenciales dado que la misma es energéticamente costosa y enzimáticamente limitada (Meyer *et al.*, 2019). Excepto en peces dulceacuícolas, los cuales tienen las enzimas necesarias para sintetizar el EPA y el DHA a partir del ALA; y el ARA a partir del LA (Tocher, 2010).

La distinción de un perfil de ácidos grasos único para cada taxa permite utilizar a estas biomoléculas como trazadores ecológicos, aunque puede haber cierto grado de similitud o superposición en los mismos y por ende incertidumbre (Meyer *et al.*, 2019). Las diferencias se basan en las proporciones en las que estos ácidos grasos son encontrados ya que siempre están presentes debido su carácter vital para los organismos. Dichas proporciones tienen su origen en la dieta de los depredadores, pero en última instancia dependen de la estructura comunitaria de la base de la red trófica.

La disponibilidad de ácidos grasos en la naturaleza depende de la distribución de los productores primarios. Las diatomeas son consideradas el mayor productor de EPA, mientras que para el DHA son los dinoflagelados. En el caso de las macroalgas, las clorofitas de arrecife coralino tienen más ARA, EPA y DHA que las clorofitas unicelulares; las rodofitas tienen altos niveles de EPA (y muy bajos de DHA) y las feofitas tienden a carecer de DHA (Carreón-Palau *et al.*, 2013; Ruess & Müller-Navarra, 2019).

En ambientes marinos, la obtención de estos ácidos grasos puede variar en dependencia de las condiciones oceanográficas que influyen la composición taxonómica de la comunidad de productores primarios. Factores como nutrientes, salinidad, luz y temperatura superficial del mar pueden hacer que estas moléculas varíen espacial y temporalmente (Meyer *et al.*, 2019; Ruess & Müller-Navarra, 2019). No obstante, existen otras fuentes de variación que influyen en la concentración de estos ácidos grasos en los consumidores. Una vez obtenidas estas biomoléculas por los organismos, existen factores biológicos que alteran la proporción en la que estos ácidos son consumidos; las diferencias filogenéticas en fisiología y gremios tróficos, pueden dictar la asimilación de los mismos por los consumidores (Meyer *et al.*, 2019).

Dada la importancia de los ácidos grasos esenciales y el costo energético que implica su conversión, los mismos no son utilizados por los organismos marinos como fuente de energía. En contraste, dichos ácidos son almacenados en los tejidos y solo son utilizados para mantener un estado físico óptimo en los individuos. De ahí que existe una retención de estas biomoléculas a medida que aumenta el nivel trófico en las redes marinas (Ruess &

Müller-Navarra, 2019). Dicha retención trófica se ha documentado principalmente en las redes tróficas que tienen a los peces teleósteos como depredadores tope en las costas del ártico (Connelly *et al.*, 2014), en lagunas costeras del mediterráneo (Koussoroplis *et al.*, 2011) y en arrecifes coralinos (Carreón-Palau *et al.*, 2013). A diferencia de los estudios mencionados en este estudio la trama trófica incluye tres especies de peces cartilagosos como depredadores tope.

Justificación

Considerando los fenómenos naturales y antropogénicos que enfrenta el planeta, es urgente conocer cómo interaccionan las especies que coexisten de forma natural, esta información puede ayudar a predecir cómo se podrían ensamblar los ecosistemas después de un disturbio. Este estudio se centra en la ecología de tres especies de tiburones, *S. lewini*, *R. longurio* y *S. californica*, que ocupan los primeros puestos en la productividad de la pesca artesanal de condrictios en el Golfo de California. Sin embargo, *S. lewini* está catalogada como una especie en peligro según la Lista Roja de la UICN y *R. longurio* permanece sin evaluar debido a la insuficiencia en la información para catalogar sus poblaciones.

Entre los principales enigmas de la ecología se encuentra cómo ocurre la partición de los recursos tanto interespecíficos como intraespecíficamente. En este estudio se asume que hay partición de recursos entre dichas especies de tiburones a nivel de ítems presas lo que puede ser reflejado en la señal isotópica de los organismos y asimismo evidenciar el grado de repartición de las especies por su nivel de traslape en el nicho isotópico. Sin embargo, a nivel de macronutrientes no se conoce cómo funciona este mecanismo; en particular, la partición de nutrientes esenciales como pueden serlo algunos ácidos grasos. Se desconoce si especies similares que coexisten pueden obtener ácidos grasos esenciales de manera equivalente o unas especies están en ventaja con respecto a las otras en cuanto a la calidad de sus presas. En este estudio se intenta profundizar tanto en las interacciones ecológicas de los organismos como en la fisiología de los mismos utilizando tres aproximaciones diferentes pero complementarias entre sí.

Objetivo General

Determinar el grado de partición del recurso trófico entre tres especies de tiburones en Bahía de La Paz, BCS.

Objetivos Específicos

1. Describir la trama trófica asociada a cada especie de tiburón mediante el análisis de la contribución de sus presas obtenida del contenido estomacal e isótopos estables utilizando el modelo Econet.
2. Determinar el grado de repartición del nicho trófico entre las especies de tiburones mediante la determinación del nicho isotópico de carbono y nitrógeno de cada especie usando el paquete SIBER.

3. Evaluar el efecto del grado de partición en el perfil de ácidos grasos, así como la concentración y la tasa de retención de los ácidos grasos esenciales en las tres especies de tiburón.

3. Material y Métodos

3.1. Área de estudio

La Bahía de La Paz se ubica en el margen suroriental de la Península de Baja California, entre los 24° 10', y 24°47' de latitud N y los 110°20', y 110°44' longitud W, aproximadamente a 180 km de la boca del Golfo de California (Figura 1). Esta bahía abarca un área de 1780 km^2 que la convierte en el cuerpo de agua más grande del litoral oriental de la península (Sánchez *et al.*, 2018). Tiene una longitud máxima de 77 km desde Punta Cabeza Mechudo a Playa Costa Baja; limitada al oeste y al sur por tierra firme, y al norte y este por las aguas del Golfo de California, la Isla Espíritu Santo e Isla La Partida.

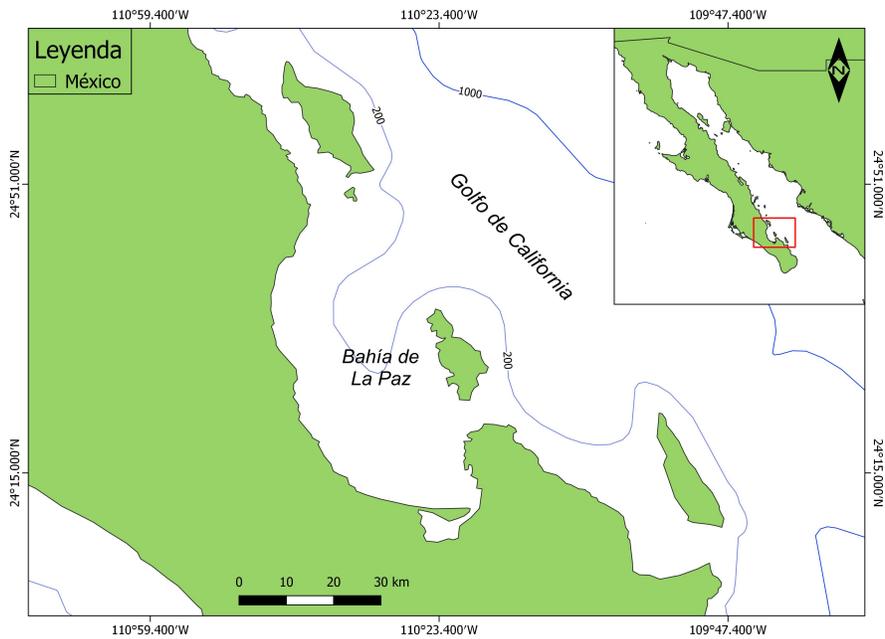


Figura 1. Área de estudio, Bahía de la Paz, Baja California Sur, México.

3.2. Métodos de muestreo

Los muestreos se realizaron entre marzo y abril de 2018. Las muestras fueron colectadas en el campo pesquero El Saladito (24° 26'806"N - 110° 39'282"W) en la zona costera central de la bahía (Figura 2). Los tiburones fueron capturados por medio de redes agalleras de fondo, a una profundidad entre 30 y 60 m aproximadamente. A cada organismo se le midieron variables morfométricas como el largo total, el largo pre-caudal, el ancho de la boca y el tamaño de los gonopterigios en el caso de los machos. A cada tiburón se le registró el sexo y el grado de madurez. En el caso de los organismos machos se consideraron

los criterios: grado de calcificación de los gonopterigios (0 = Sin calcificar, 1 = Semi-calcificado y 3 = Calcificado), la presencia de rífidon (Sí/No) y la presencia de semen (Sí/No). El largo total fue utilizado para determinar la clase de talla perteneciente a cada individuo; en las categorías neonato, juvenil o adulto (Ver Tabla 1). Se tomaron muestras de músculo de la zona comprendida entre la primera vértebra y la cabeza para análisis de isótopos estables y de ácidos grasos. Además, se colectó el estómago de cada individuo para identificar sus presas en el laboratorio. Todas las muestras fueron almacenadas en frío a manera de conservante para su subsiguiente uso.

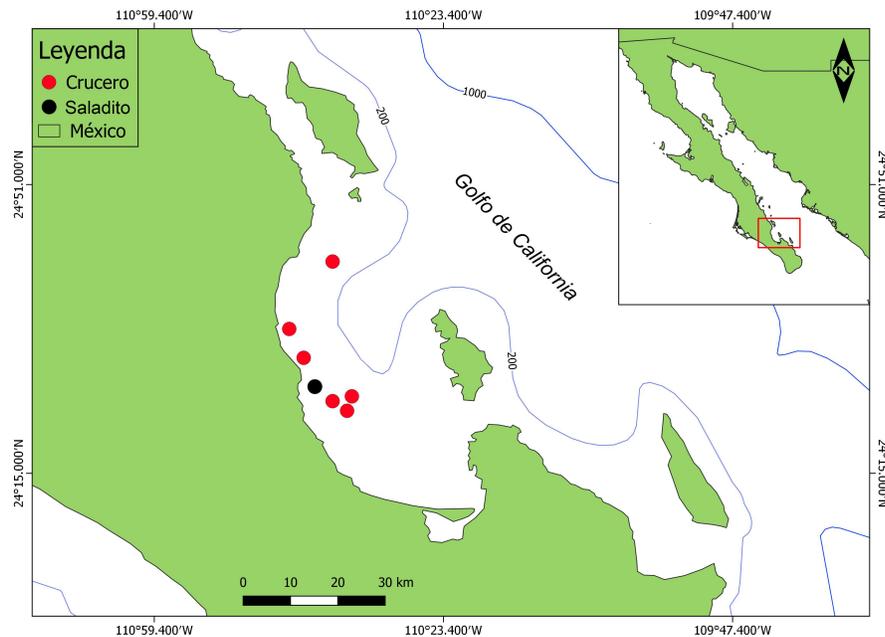


Figura 2. Sitios de muestreo durante el crucero de investigación en la Bahía de La Paz.

Con el objetivo de vincular las tres especies de tiburones colectadas con la base de la red trófica, se realizó un crucero de investigación en el área de estudio. Se recolectaron muestras de fitoplancton, zooplancton, algas y sedimentos. Se eligieron siete puntos de muestreo (siguiendo la isóbata de 60 m) alrededor del campo pesquero con el objetivo de describir el área donde se capturaron los tiburones (Figura 2). El fitoplancton y el zooplancton fueron colectados mediante arrastres en círculo de 10 min a una velocidad de 2.5 km/h, para lo cual se utilizaron redes con luz de malla de 20 y 500 micras para fitoplancton y zooplancton, respectivamente. Se utilizó una draga tipo Van Veen para la recolecta del sedimento superficial y se recolectó una muestra de alga que se encontró en la zona.

3.3. Análisis de laboratorio

3.3.1. Contenido estomacal

Una vez en el laboratorio, a cada estómago se le estimó el porcentaje de llenado dividiendo el estómago en 4 partes; donde 0 % es un estómago vacío, 25 % es aproximadamente un $\frac{1}{4}$ de llenado, 75 % sería $\frac{3}{4}$ de llenado y 100 % para los estómagos que están llenos en su totalidad. Además, se le midió el largo total, así como el espacio comprendido entre el esfínter cardíaco y el esfínter pilórico. Las presas encontradas fueron lavadas con agua destilada, a cada una se le asignó un grado de digestión; en caso de presentar musculatura se les tomó una muestra para análisis de ácidos grasos e isótopos estables. Las mismas fueron identificadas hasta el menor taxón posible. A cada presa encontrada se le asignó un grado de digestión. El grado de digestión uno se asignó a presas que aún presentaban piel, el nivel dos fue para presas que no tenían piel, pero sí musculatura. El nivel tres fue asignado a restos óseos o exoesqueletos carentes de músculo y, por último, el nivel cuatro se refiere a estructuras duras como picos de cefalópodos y otolitos de peces.

La literatura especializada que se utilizó para la identificación taxonómica consistió en cinco libros fundamentales; para peces (Allen & Robertson, 1998), para esqueletos de peces (Clothier, 1950), para invertebrados (Fischer, 1995), para otolitos una guía de identificación (Aguilera & Rodriguez de Aguilera, 2009) y para picos de calamar las guías de identificación del Laboratorio de Ecología de Peces en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN).

3.3.2. Isótopos estables de carbono y nitrógeno

Las muestras de músculo de tiburones fueron lavadas con agua destilada para extraerles la urea y así evitar interferencia con el nitrógeno total. Este procedimiento consistió en tres lavados de 15 minutos en un sonicador BRANSON 3800. Las muestras orgánicas de tiburones, sus presas, fitoplancton, zooplancton y una macroalga flotante se secaron utilizando una Liofilizadora LABCONCO a 0.120 mbar y -40 °C por aproximadamente 48 horas. Las muestras de sedimento se secaron en un horno a una temperatura constante de 45°C por 24 horas. Las muestras secas se homogenizaron en un mortero de ágata. En una micro-balanza METTLER TOLEDO se pesaron 6.5 mg para sedimentos, 0.6 mg de músculo de tiburones y sus presas. Asimismo, 1.0 mg para fitoplancton, zooplancton y la macroalga.

Las muestras pesadas en la micro-balanza fueron empaquetadas en cápsulas de estaño de 4 x 6 mm para determinar su composición de carbono y nitrógeno mediante combustión a altas temperaturas en el Analizador Elemental COSTECH 4010 acoplado

a un Espectrómetro de Masas de Razones Isotópicas Thermo Delta Plus V en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Las lecturas de isótopos de Carbono y Nitrógeno se realizaron mediante sistemas de flujo continuo con un cromatógrafo de gases conectado al espectrómetro de masas de razones isotópicas. La determinación de los valores isotópicos se realiza mediante la siguiente fórmula:

$$\delta^{15}N \text{ o } \delta^{13}C = \left(\frac{R_{muestra}}{R_{estandar}} - 1 \right) \cdot 1000 \quad (1)$$

Donde $R_{muestra}$ para $\delta^{13}C$ es la proporción entre el isótopo pesado contra el ligero ($^{13}C/^{12}C$); de la misma forma sería $R_{muestra}$ para $\delta^{15}N$, la proporción entre $^{15}N/^{14}N$. El estándar utilizado para el caso del Carbono fue Vienna Pee Dee belemnite (V-PDB) y para el caso del Nitrógeno el nitrógeno atmosférico.

3.3.3. Ácidos grasos

Las muestras fueron congeladas y posteriormente liofilizadas con una Liofilizadora LABCONCO. Para la extracción de lípidos totales, el primer paso es pesar la biomasa; se pesa el tubo de ensayo con rosca de 10 mL vacío y lavado con solventes; y posteriormente se pesa el tubo con la biomasa, la diferencia entre ambos pesos es la biomasa. En el caso del fitoplancton, zooplancton y el alga se tomó toda la biomasa con la que se contaba; para el caso del músculo de tiburones y sus presas se pesaron solo 100 mg y en el caso del sedimento 1000 mg.

Los lípidos totales se extrajeron con la mezcla cloroformo: metanol: agua a 1 : 2 : 0.6 respectivamente lo que constituye una modificación del método de [Bligh & Dyer \(1959\)](#), una vez obtenida la monofase entre cloroformo, metanol y agua, se agregaron 3 mL a cada vial y se realizó una extracción en frío en el sonicador por 20 min en un baño frío, posteriormente se dejó extrayendo toda la noche a -20° . El día siguiente se añadieron 2 mL de cloroformo y 1 mL de agua destilada para romper la monofase, se mezclaron con Vortex y se sonicaron nuevamente otros 20 min. Después se centrifugó por 20 minutos a 1200 rpm o 420 g. Finalmente se recuperó el cloroformo que queda en el fondo y se secó con N_2 gaseoso. En la mayoría de las muestras se cuantificaron los lípidos totales por el método gravimétrico, sin embargo, hubo algunas muestras en que la balanza analítica no alcanzó a determinar la concentración lipídica por lo que en esas muestras se procedió a la cuantificación por el método semi-micro de calcinación de [Marsh & Weinstein \(1966\)](#) (Ver [Del Ángel-Rodríguez et al. \(2007\)](#)).

Una vez obtenidos los lípidos totales, éstos se derivatizaron para obtener ácidos grasos metil esterificados (*Fatty acid methyl esters*, FAME), para ello se utilizó la mezcla de ácido

clorhídrico y metanol 5 : 95 respectivamente a una temperatura de 85°C por 2.5 h (Sato & Murata, 1988). Una vez terminada la reacción se dejó enfriar a temperatura ambiente; se agregaron 1.5 mL de hexano y se mezcló con vortex por 30 segundos para facilitar que los ácidos grasos metil-esterificados se disolvieran en el hexano. Después de esperar unos segundos a que se separen las dos capas, se colecta la capa superior (hexano) en un tubo limpio, en este paso es importante dejar una capa de hexano de aproximadamente de 5 mm de espesor para evitar contaminar el hexano recuperado. Para una extracción más exhaustiva se agregaron otros 1.5 mL de hexano siguiendo el mismo procedimiento, se mezcla con vortex y se vuelve a recuperar en el mismo tubo donde se colocó el hexano.

Los ácidos grasos metil esterificados se inyectaron en un cromatógrafo de gases - espectrómetro de masas HP GCD 1800B. La columna utilizada fue una Omegawax SUPELCO (30 m x 0.25 mm x 0.25 μm) en el Laboratorio de Biotecnología de Microalgas del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). La identificación se realizó comparando los tiempos de retención (TR) de los picos de los ácidos grasos de la curva de calibración, confirmándose la identificación mediante los iones característicos del espectro de masas de cada uno de los ácidos grasos, que se generan al ingresar en la cámara de ionización electrónica. Para calcular la concentración de los ácidos grasos presentes en las muestras, se integró el área bajo los picos, y se interpoló con una curva de calibración que relaciona 5 concentraciones conocidas (5, 10, 20, 40 y 80 $\mu g mL^{-1}$) de cada uno de los 37 estándares de ácidos grasos metil esterificados, con sus respectivas áreas bajo el pico, siendo el área directamente proporcional a la masa en el sistema GC-MS.

3.4. Análisis de los datos

Para probar la hipótesis biológica de que *S. lewini*, *R. longurio* y *S. californica* participan sus recursos tróficos en tres ejes del nicho alimentario; a nivel de sus presas, de isótopos estables y de ácidos grasos esenciales, se proponen las siguientes hipótesis estadísticas:

- A nivel de presas:

H_0 : No hay repartición de las presas, por lo tanto, no existen diferencias en la dieta de los tres depredadores, por lo que el índice de importancia relativa presa-específico es similar.

H_A : Si hay repartición de las presas por lo tanto, existen diferencias en la dieta de los tres depredadores, por lo que el índice de importancia relativa presa-específico es diferente para cada especie de tiburón.

- A nivel de isótopos estables:

H_0 : No hay partición del nicho isotópico, por lo tanto, el traslape del nicho es mayor o igual al 60 %.

H_A : Si hay partición del nicho isotópico, por lo tanto, el traslape del nicho es menor al 60 %.

- A nivel de ácidos grasos esenciales:

H_0 : No hay un efecto de la partición del nicho en el macronutriente, por lo tanto no existe diferencia en el perfil de ácidos grasos, la concentración de los ácidos grasos esenciales y su tasa de retención trófica.

H_A : Si hay un efecto de la partición del nicho en el macronutriente, por lo tanto si existe diferencia en el perfil de ácidos grasos, la concentración de los ácidos grasos esenciales y su tasa de retención trófica.

3.4.1. Contenido estomacal

Se calcularon curvas de diversidad acumuladas de las presas para verificar que el número de muestras es representativo para describir la dieta del depredador, se escogió este tipo de curvas sobre las de riqueza de especie basándonos en los criterios de [Lande *et al.* \(2000\)](#) y [Thompson & Withers \(2003\)](#). Se construyó una curva para cada especie de tiburón, utilizando el programa EstimateS versión 9.1.0 ([Colwell *et al.*, 2012](#)).

La composición cuantitativa de la dieta fue analizada utilizando el Índice de Importancia Relativa Presa-Específico (PSIRI). El PSIRI describe la importancia de cada una de las presas en la dieta del depredador; incluye los índices: numérico, gravimétrico y de frecuencia de ocurrencia, además de ser una versión mejorada del índice de Importancia Relativa ([Brown *et al.*, 2012](#)). Se calcula de acuerdo a la ecuación 2.

$$\% \text{PSIRI}_i = \frac{\%FO_i \cdot (\%PN_i + \%PW_i)}{2} \quad (2)$$

Donde FO_i es el índice de frecuencia de ocurrencia, PN_i y PW_i son el índice numérico y el índice gravimétrico respectivamente con sus correspondientes abundancias presa-específica que se obtienen de la ecuación 3.

$$\%PA_i = \frac{\sum_{j=1}^n \%A_{ij}}{n_i} \quad (3)$$

Donde A_{ij} es la abundancia de conteos o peso (según sea el índice que calculemos, numérico o gravimétrico respectivamente) de cada categoría presa (i) en j estómagos y n_i es el número de estómagos que contienen presas.

Una vez calculado el PSIRI, a los resultados de este índice se les aplicó una prueba de similitud ANOSIM para saber si existen o no diferencias estadísticas en la dieta de los depredadores. Para este fin se construyó una matriz de disimilitud de Bray-Curtis. Además se realizó un ANOSIM pareado para corroborar los resultados. En este análisis no se incluyeron categorías sin resolución taxonómica (e.g. Restos de peces, restos de cefalópodos, restos de crustáceos).

La amplitud de la dieta de cada depredador fue calculada mediante el Índice Estandarizado de Levin, cuyos valores fluctúan entre 0 y 1 (Krebs, 1989). Un valor mayor de 0.6 indica un depredador generalista y un resultado menor que este valor es considerado un depredador especialista (Labropoulou & Eleftheriou, 1997). El Índice de Levin fue calculado con la siguiente fórmula:

$$B_i = \frac{1}{n-1} \left(\frac{1}{\sum_j p_{ij}^2} - 1 \right) \quad (4)$$

Donde B_i es el Índice Estandarizado de Levin para depredadores i , p_{ij} es la proporción de la dieta del depredador conformada por presas (j) y n es el número de categorías de presas.

Para la determinación del nivel trófico (NT) calculado a partir de los contenidos estomacales se utilizó la fórmula propuesta por Christensen & Pauly (1992) donde se pondera el peso de cada tipo de presa. Los niveles tróficos de las presas se obtuvieron de la propuesta de Cortés (1999). Ecuación utilizada:

$$NT_{depredador} = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} \cdot NT_j \quad (5)$$

Donde DC_{ij} se refiere a la composición de la dieta, dada en proporción de presas (j) en la dieta del depredador (i); NT_j se refiere al nivel trófico de las presas y n al número de grupos en el sistema.

3.4.2. Isótopos estables

El cálculo del Nivel Trófico mediante valores isotópicos se calculó mediante la ecuación de Post (2002):

$$PT = \lambda + (\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{base})/\Delta_n \quad (6)$$

Donde λ es la posición trófica del organismo utilizado para calcular $\delta^{15}N_{base}$, $\delta^{15}N_{depredador}$ es el consumidor secundario o cualquier otro consumidor que es medido directamente y Δ_n es el enriquecimiento en $\delta^{15}N$ por nivel trófico. El enriquecimiento isotópico aplicado

se basó en el criterio de [McCutchan Jr et al. \(2003\)](#), $1.1 \text{ ‰} \pm 0.3 \text{ ‰}$ y $2.8 \text{ ‰} \pm 0.4 \text{ ‰}$ para Carbono y Nitrógeno respectivamente.

Se determinó la varianza del $\delta^{15}N$ en los depredadores como medida análoga al Índice Estandarizado de Levin en los análisis de contenido estomacal. Si la varianza es mayor que uno significa que el depredador se alimenta de varios ítems con señal isotópica de nitrógeno diferente y correspondería a una especie generalista; por otro lado, si la varianza es menor que uno indica una especie especialista ([Jackson et al., 2011](#)).

Se generó una gráfica de $\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ para representar tanto la señal isotópica de los depredadores como de sus presas. Además, se calcularon elipses bayesianas para delimitar el nicho isotópico de cada especie mediante el paquete SIBER ([Jackson et al., 2011](#)) en el software R versión 3.4.3 ([R Core Team, 2019](#)). Se determinó el porcentaje de traslape entre las elipses y el porcentaje de partición (área de la elipse de una especie que es diferente a la otra especie y por tanto no se superpone). Se utilizaron los modelos de Mezcla con la ayuda del paquete SIMMR ([Parnell, 2016](#)) en el software R, para determinar la contribución de cada presa a la dieta del depredador y así conocer cuáles son los ítems más asimilados por el depredador. Para construir estos modelos no se tomaron todas las presas identificadas en los estómagos, solo fueron consideradas aquellas cuyo grado de digestión permitió tomarle muestras de músculo para el análisis de isótopos estables.

Se utilizó un modelo EcoNet versión 2.2 para simular y representar la trama trófica asociada a las tres especies de tiburones *S. californica*, *R. longurio* y *S. lewini* ([Kazanci, 2007](#)). El modelo incluye las contribuciones de las presas con sus respectivos depredadores, basándonos en una revisión bibliográfica de la dieta de cada una de las especies que conforman la red trófica asociada a las tres especies de tiburones. En total se generaron 5 modelos, comenzando por la base de la cadena, los consumidores de fitoplancton y algas, seguido los consumidores de zooplancton y sedimento, luego los que se alimentan de invertebrados, el siguiente modelo se hizo un todo contra todos entre los peces piscívoros y, por último, se aplicó el modelo de cada tiburón con su respectiva dieta encontrada en sus estómagos. Las condiciones iniciales de biomasa de cada ítem que requiere el modelo EcoNet fueron tomadas de la literatura, de modelos EcoPath estimados en la zona de estudio [Arregun-Sánchez et al. \(2002\)](#), [González-Acosta et al. \(2005\)](#) y [Arreguín-Sánchez et al. \(2007\)](#).

3.4.3. Ácidos grasos

Se calculó el porcentaje de lípidos en relación al peso seco, la concentración de ácidos grasos esenciales y el porcentaje que representan cada uno de estos ácidos grasos esenciales con respecto al total de ácidos grasos.

Se calculó un Modelo de Escalamiento Multidimensional no métrico (*Non-Metric MultiDimensional Scaling*, nmMDS) a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis, este estadístico permite agrupar las muestras según su semejanza en términos del porcentaje de ácidos grasos de todo su perfil. En este análisis se incluyen todas las muestras no solo los tiburones y sus presas. A este análisis se le aplicó una correlación de Pearson para determinar los ácidos grasos que más contribuyen a la diferencia entre grupos. Para cada especie de tiburón se realizó una comparación del perfil de ácidos grasos por sexo. Además, se realizó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) con los perfiles de ácidos grasos de las tres especies de tiburón, sus presas, zooplancton, fitoplancton, la macroalga y sedimentos y se probó si las diferencias fueron significativas con un análisis multivariado de varianza basado en permutaciones. Las permutaciones permiten hacer un análisis de varianza incluso si los residuales no tienen una distribución normal (*Permutational Multivariate Analysis of Variance: PERMANOVA*). Estos análisis se obtuvieron utilizando el software PRIMER versión 7.

Para evaluar la retención de ácidos grasos por los depredadores y sus presas se utilizó el Factor de Retención Trófico (FRT) propuesto por [Carreón-Palau et al. \(2013\)](#); el cual, para ácidos grasos, fue calculado de forma similar al Factor de Magnificación en Redes Tróficas (FWMF) que se usó para contaminantes originalmente, propuesto por [Fisk et al. \(2001\)](#) y revisado por [Jardine et al. \(2006\)](#). El FWMF provee información sobre el cambio promedio en la concentración de contaminantes por nivel trófico ([Müller et al., 2011](#)). En los ácidos grasos, este cambio en la retención de un nivel trófico a otro depende de los requerimientos energéticos de los organismos; lo cual puede resultar en concentraciones altas o bajas de ácidos grasos por unidad de biomasa y, además, está regulado por los consumidores a diferencia de la mayoría de los contaminantes. El FRT fue evaluado considerando las presas que más contribuyeron a la dieta de cada especie de tiburón, a las de sus presas y así sucesivamente. Valores de $FRT = 1$ denotan que no hay cambios tróficos con respecto a la fuente, $FRT > 1$ significan retención trófica y $FRT < 1$ evidencia disminución trófica, debida probablemente a catabolismo o elongación de la cadena y/o a la desaturación de cada ácido graso.

4. Resultados

En este estudio se muestrearon 97 tiburones en total; 31 individuos de *S. lewini*, 33 de *S. californica* y 33 de *R. longurio*. Sus principales características poblacionales se describen en la Tabla 1. Los estadios de madurez fueron definidos utilizando la talla de los organismos; se usó como referencia la talla de primera madurez reportada por Mejía-Salazar (2007) para *R. longurio*, Torres-Rojas *et al.* (2013) para *S. lewini* y Romero-Caicedo *et al.* (2016) para *S. californica*. En la Tabla 1 se incluyen los diferentes estadios de las especies de tiburones, solo *S. californica* presenta tanto juveniles como adultos, con mayor porcentaje de individuos inmaduros. La estructura de tallas se muestra en el Anexo A1.

Tabla 1. Aspectos poblacionales de cada especie. Estadios de vida, espectro de tallas, proporción por sexo (H : M) y estadio de madurez (M: Maduros, I: inmaduros).

Especie	Estadios	Talla (cm)	H : M	Madurez
<i>S. lewini</i>	Juveniles	110-154	0.8 : 1	100 % (I)
<i>R. longurio</i>	Adultos	98-114	0.65 : 1	100 % (M)
<i>S. californica</i>	Juveniles y adultos	47-94	1 : 0.32	64 % , 36 % (I , M)

4.1. Contenido estomacal

Las curvas acumuladas de diversidad de especies muestran que en cada caso se alcanza la asíntota (Figura 3), lo que indica que el número de muestras no es tan elevado pero sí alcanza para describir la dieta de estas especies. En el caso de *S. lewini*, se alcanza la asíntota alrededor de los 15 estómagos, al igual que *S. californica*. En contraste, la asíntota de *R. longurio* se alcanza en el estómago número diez.

Como resultado del análisis del contenido estomacal se tomaron biopsias de 20 presas para el análisis de isótopos estables y ácidos grasos; de ellas 11 corresponden a *S. lewini*, seis a *S. californica* y tres a *R. longurio*. El Índice de Importancia Relativa Presa-Específico (Figura 4) mostró que *S. lewini* tiene una dieta más diversa en comparación con *S. californica* y *R. longurio*; su alimentación se basa en gran medida en peces sobre todo demersales, pero también resaltan los ítems de invertebrados y cefalópodos. Sus presas más importantes son las familias Achiridae (lenguados), Albulidae (macabí), Congridae (congrios) y *Squilla bigelowi* (estomatópodo). En contraste, *S. californica* exhibió una dieta más estricta dirigida especialmente a peces y en menor medida se alimenta de invertebrados. Sus presas más importantes son las familias Albulidae, Engraulidae (anchovetas), Synodontidae y *S. japonicus* (macarela).

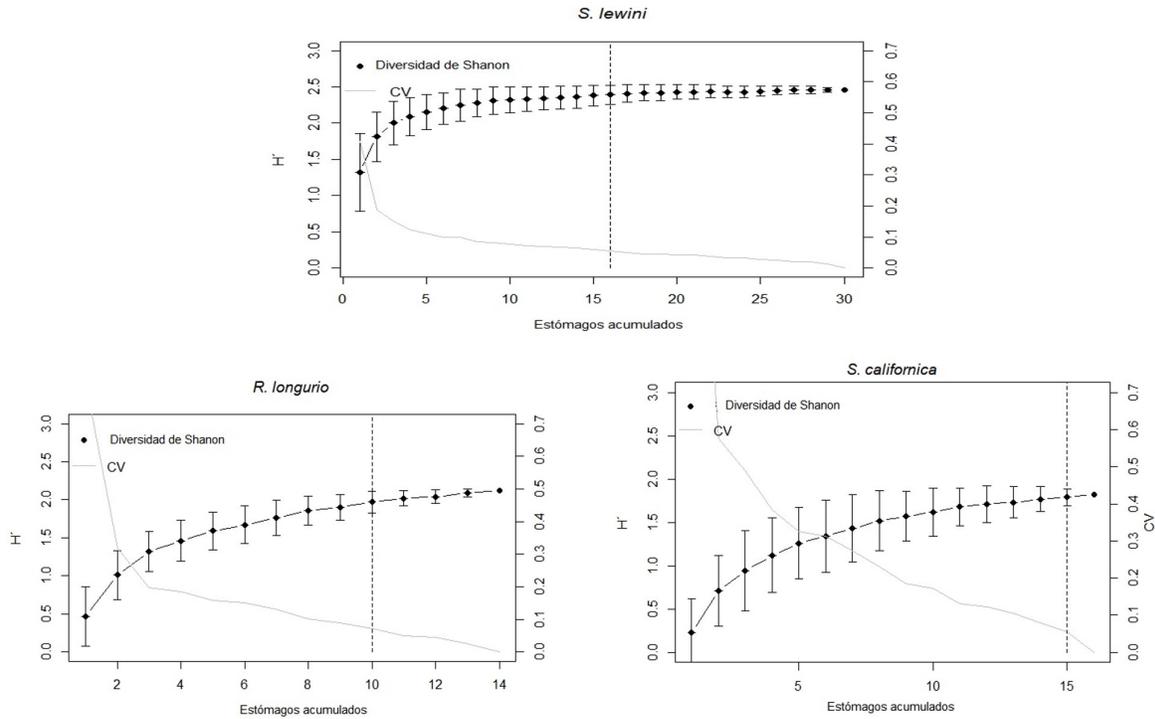


Figura 3. Curvas acumulativas de diversidad de especies para *S. lewini*, *R. longurio* y *S. californica*.

R. longurio se alimenta tanto de peces como invertebrados y cefalópodos, sin embargo, su dieta no es tan diversa como la de *S. lewini*. Sus presas más importantes son *S. japonicus*, *Litopenaeus vannamei* y *Pleurocondes planipes*. El ANOSIM determinó que existen diferencias significativas ($R: 0.3421$, $p = < 0.001$) en la dieta de estas especies. Este resultado es consistente con el ANOSIM pareado; *S. lewini* vs *S. californica* ($R: 0.3497$, $p = < 0.001$), *R. longurio* vs *S. californica* ($R: 0.2312$, $p = < 0.001$) y *S. lewini* vs *R. longurio* ($R: 0.3407$, $p = < 0.001$). Por lo tanto, se acepta la hipótesis de que hay repartición del recurso en cuanto a las presas más importantes para cada tiburón.

Además, el Índice de Levin muestra que estas especies de tiburones presentan diferentes estrategias (Tabla 2). *S. lewini* y *S. californica* son especies especialistas; aunque resalta que *S. lewini* a pesar de tener una dieta más variada, su nivel de especialización es mayor. Al contrario, *R. longurio* se encuentra en los límites definidos por el índice de amplitud de dieta (0.6) entre estrategia generalista y especialista. Sin embargo, la varianza del $\delta^{15}N$ ratifica a esta especie como generalista.

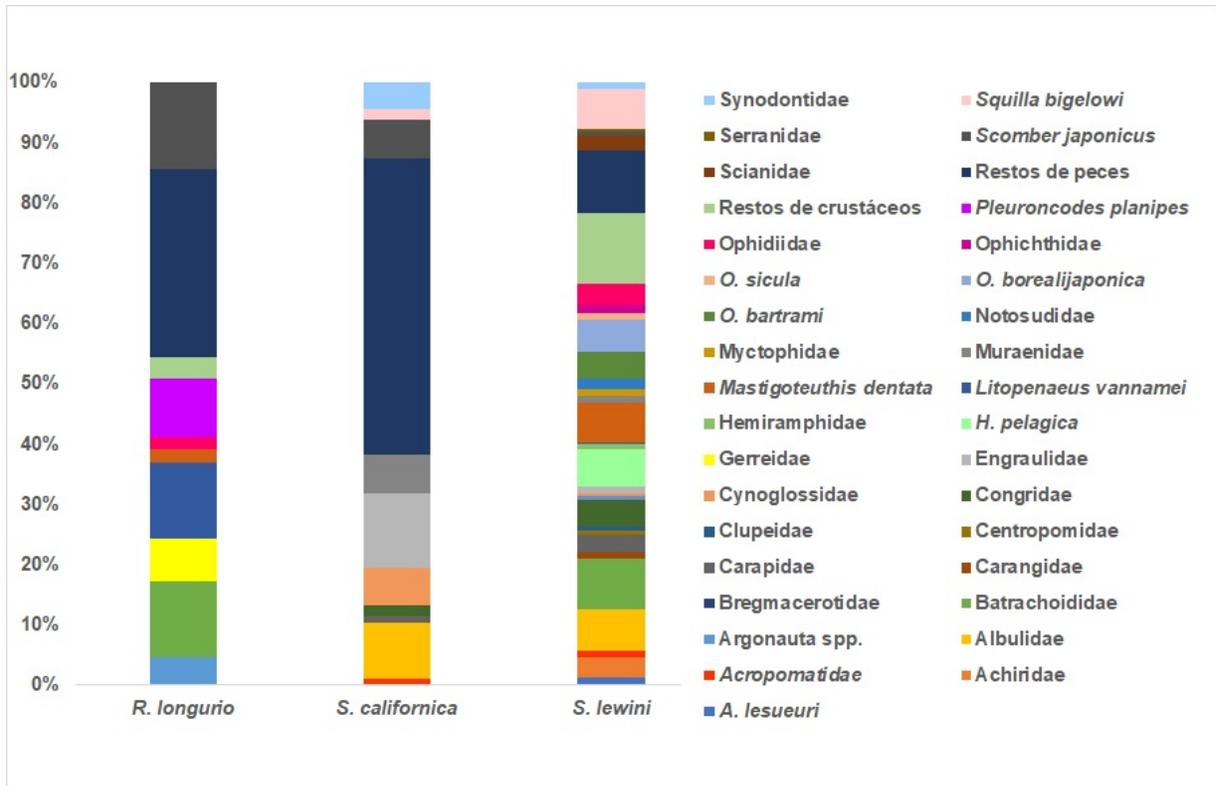


Figura 4. Índice de Importancia Relativa Presa-Específico para *S. lewini*, *S. californica* y *R. longurio* expresado como porcentaje de contribución.

Tabla 2. Grado de especialización medido por el índice de Levin y la varianza del isótopo de N^{15} . Posición Trófica por especie calculada tanto por los restos de contenido estomacal como por la señal de isótopos estables. Los valores son la media \pm el intervalo de confianza al 95 %.

Especie	Índice de Levin	var $\delta^{15}N$	Posición trófica	
			Contenido Estomacal	Isótopos Estables
<i>S. lewini</i>	0.19	0.64 ± 0.09	4.15 ± 0.16	4.5 ± 0.03
<i>S. californica</i>	0.26	0.97 ± 0.12	4.23 ± 0.1	4.3 ± 0.03
<i>R. longurio</i>	0.64	2.16 ± 0.19	4.08 ± 0.04	4.5 ± 0.05

El nivel trófico calculado mediante contenido estomacal muestra que *S. californica* ocupa una posición mayor que las restantes especies (Tabla 2), aunque todos se posicionan en el nivel 4. Por su parte *S. lewini* ocupa la posición del medio y *R. longurio* ocupa el último lugar, aunque sin diferencia significativa, debido que su intervalo de confianza se traslapa. La trama trófica asociada a estas especies de tiburón, modelada por EcoNet

(Figura 5), muestra una mayor cercanía e interacción entre *S. lewini* y *R. longurio* con respecto a *S. californica*.

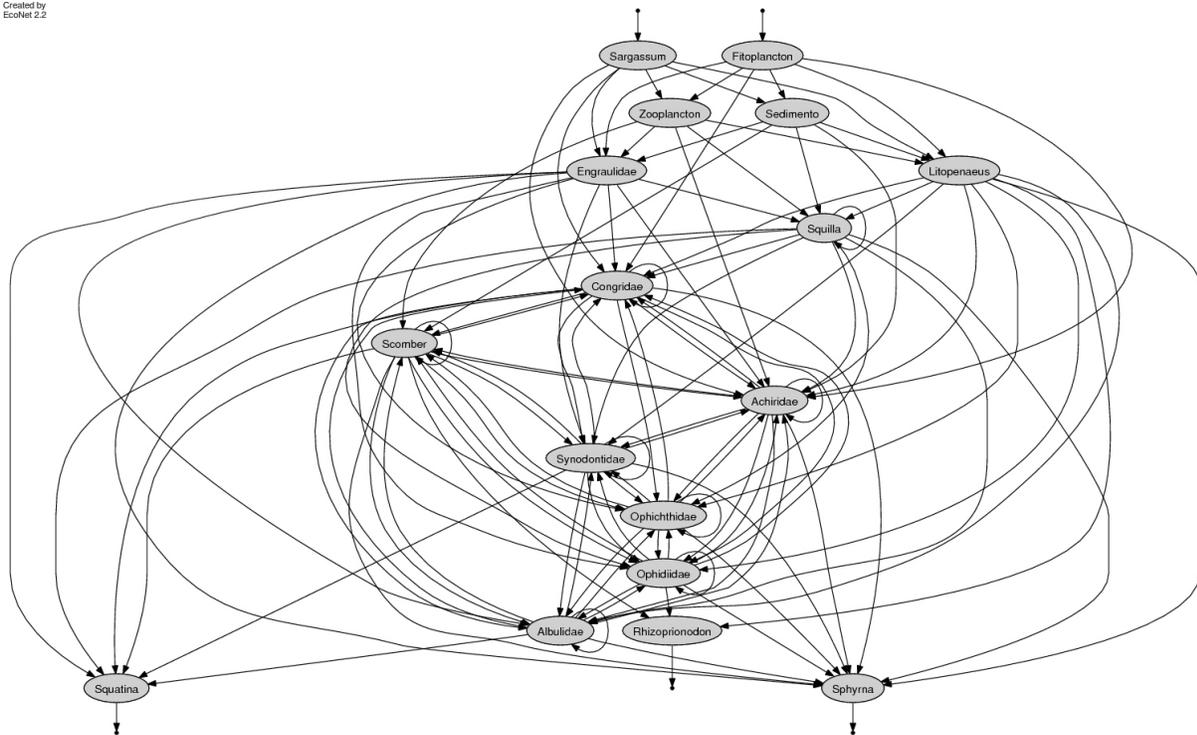


Figura 5. Trama trófica asociada a *S. lewini*, *R. longurio* y *S. californica*

4.2. Isótopos estables

El nivel trófico calculado mediante isótopos estables muestra cierta similitud entre las especies (Tabla 2). Sin embargo, estos resultados son mayores a los calculados mediante contenido estomacal. En *S. californica* este análisis muestra la posición más baja en contraste con su posición mediante contenido estomacal que punteaba como la más alta. Aunque las posiciones en los diferentes contextos (contenido estomacal vs isótopos estables) son opuestas, los valores en sí son muy similares y no presentan diferencias significativas; guardan mayor similitud que en el caso de las otras dos especies (Ver Tabla 2). En consecuencia, *S. lewini* y *R. longurio* tienen la misma posición trófica y es significativamente mayor a la de *S. californica*.

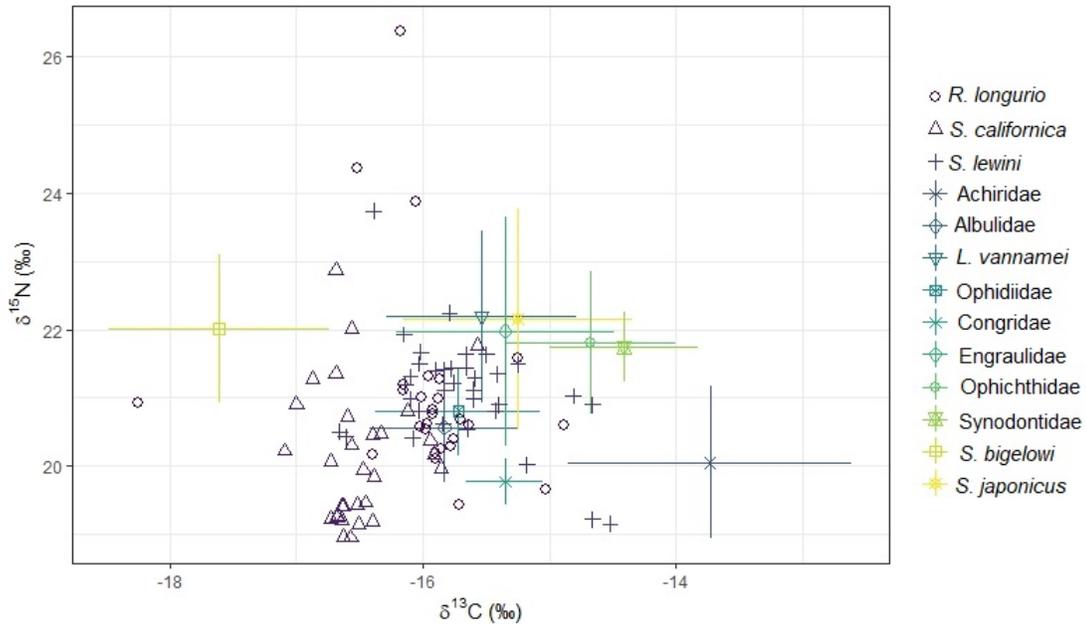


Figura 6. Valores isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los tiburones *R. longurio*, *S. californica* y *S. lewini* y sus presas.

La varianza del $\delta^{15}N$ coincide con los resultados obtenidos con el Índice de Levin, y en el caso de *R. longurio* la varianza de $\delta^{15}N$ confirma que se trata de una especie generalista. En el caso de *S. lewini* y *S. californica*, ambas especies se pueden considerar especialistas. En este análisis también coincide que *S. lewini* exhibe un grado de especialización mayor al de *S. californica*.

La proyección de las especies de tiburones y sus presas en el espacio isotópico muestra cierto agrupamiento en los tiburones (Figura 6). Sin embargo, resalta la distancia de *S. californica* del resto. La mayor parte de los organismos entra dentro del polígono (*convex hull*) que conforman las presas, lo cual significa que la mayor parte del *pool* de tiburones se alimenta regularmente de estas presas según (Phillips *et al.*, 2014).

Los extremos del *convex hull* están representados por *S. japonicus*, Fam. Achiridae, Fam. Congridae, *L. vannamei* y *S. bigelowi*. *S. japonicus* está orientado a la señal del zooplancton, mientras que los peces de la familia Achiridae están más influenciados por los organismos del bentos con algas y sedimento. Los peces de la familia Congridae, el camarón *L. vannamei* y el estomatópodo *S. bigelowi* están más cercanos a la señal de las macroalgas, su señal de carbono no varía mucho, sin embargo, los peces de la familia Congridae se encuentra en un nivel trófico inferior a *L. vannamei* y *S. bigelowi*, quienes son muy cercanos isotópicamente.

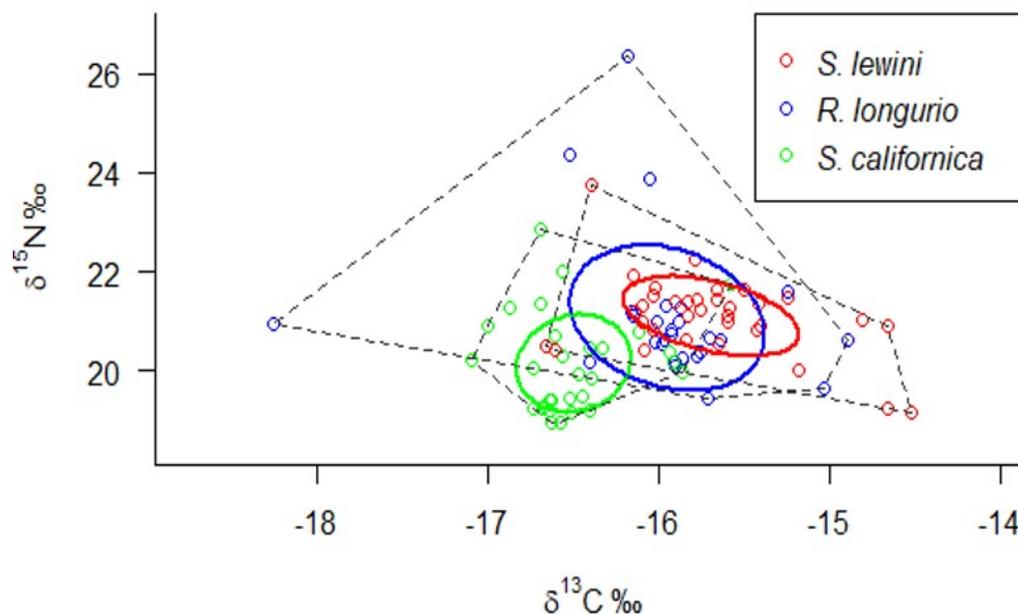


Figura 7. Nicho isotópico de *S. lewini*, *S. californica* y *R. longurio* representado por elipses bayesianas.

Tabla 3. Traslape y Partición de nichos isotópicos entre especies de tiburones.

	% Traslape	% Partición
<i>S. lewini</i> vs <i>R. longurio</i>	42	58
<i>S. lewini</i> vs <i>S. californica</i>	24	76
<i>R. longurio</i> vs <i>S. californica</i>	38	62

La Figura 7 muestra el nicho isotópico de las diferentes especies de tiburones, los cuales se superponen parcialmente. El porcentaje de partición está evaluado como el área del nicho de una especie que no se superpone con otra. La suma del porcentaje de traslape y partición es igual al 100 % del espacio isotópico que representa la población de una especie. Las elipses no se superponen significativamente dado que no exceden el 60 % del traslape en ningún caso.

Por lo tanto existe una partición del nicho como se comentó en la hipótesis que varía en el grado de repartición. La menor partición sucedió entre *S. lewini* y *R. longurio* con

58 % y la mayor fue entre *S. lewini* y *S. californica* con 76 % de partición (Tabla 3).

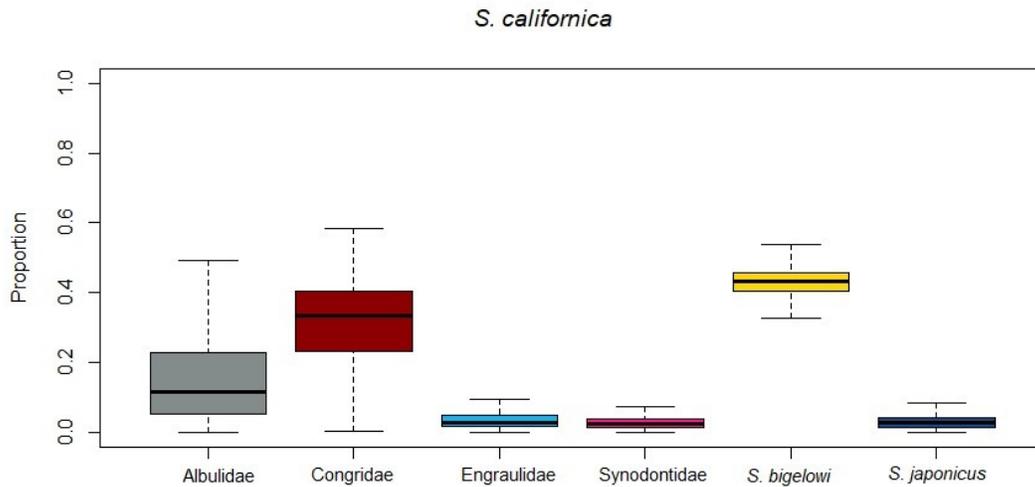


Figura 8. Modelo de mezcla, muestra la contribución de los diferentes ítems de presas a la dieta de *S. californica*.

Los modelos de mezcla mostraron la contribución relativa de cada presa a la dieta de su depredador. En el caso de *S. californica* (Figura 8), el modelo se construyó en base a seis ítems presa. De ellas, tres mostraron una mayor contribución: *S. bigelowi*, Fam. Congridae y Fam. Albulidae en ese orden. Mientras que la Fam. Engraulidae, Fam. Synodontidae y *S. japonicus* mostraron aportes similares y bajos en comparación con los otros ítems antes mencionados.

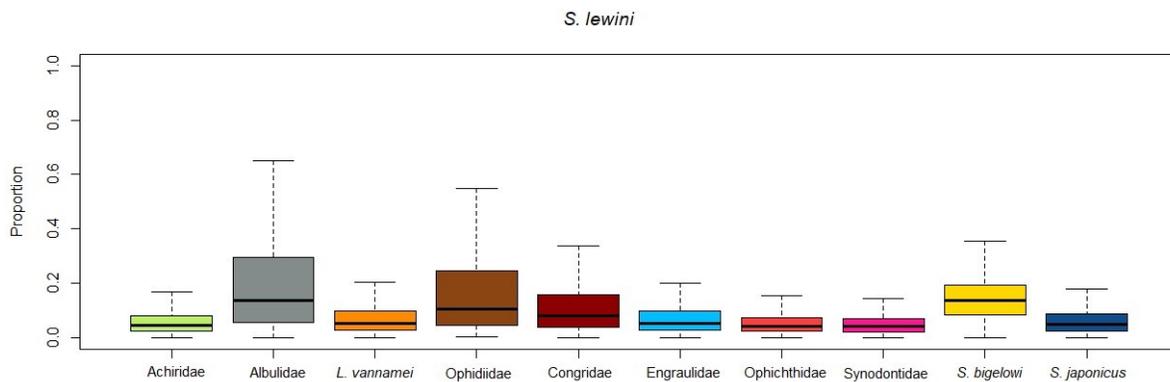


Figura 9. Modelo de mezcla, muestra la contribución de los diferentes ítems de presas a la dieta de *S. lewini*.

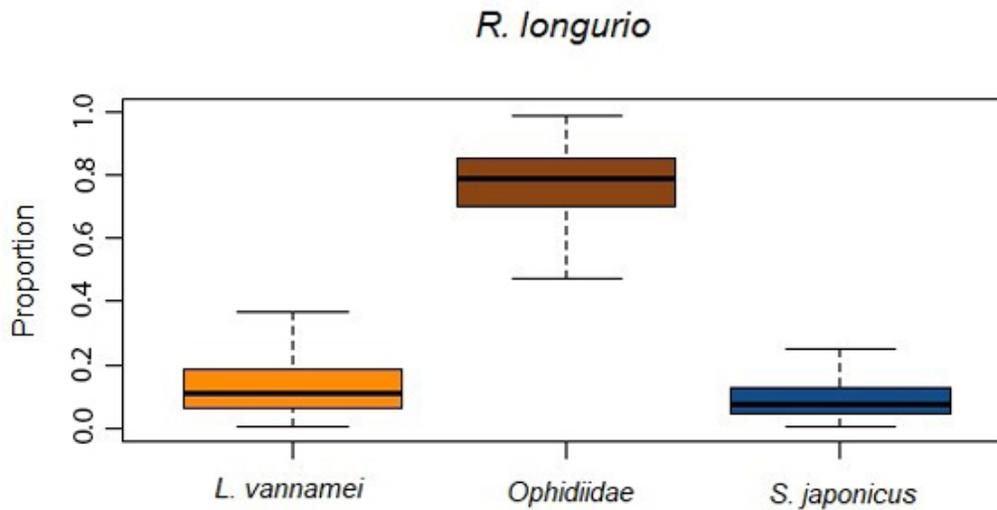


Figura 10. Modelo de mezcla, muestra la contribución de los diferentes ítems de presas a la dieta de *R. longurio*.

El modelo de mezcla correspondiente a *S. lewini* (Figura 9) se construyó en base a diez ítems presa. De ellas sobresalen Fam. Albulidae, Fam. Ophidiidae, Fam. Congridae y *S. bigelowi* con las mayores contribuciones. En un término medio de aportación se encuentran Fam. Achiridae, *L. vannamei*, Fam. Engraulidae y *S. japonicus*. Y, por último, exhibiendo el menor aporte las familias Ophichthidae y Synodontidae.

El modelo de mezcla correspondiente a *R. longurio* (Figura 10) se construyó en base a tres ítems presa. Las mismas mostraron niveles diferentes de contribución. En secuencia descendente de mayor a menor aportación: Fam. Ophidiidae, *L. vannamei* y *S. japonicus*.

Los depredadores, según los modelos de mezcla, mostraron cierta convergencia en la importancia de los ítems presa en su dieta. *S. lewini* y *R. longurio* presentan coincidencias en el aporte de Fam. Ophidiidae y *L. vannamei* a su alimentación. Por su parte *S. lewini* también coincidió con *S. californica*, pero en la contribución de Fam. Albulidae, Fam. Congridae y *S. bigelowi* como ítems de mayor aporte; además, Fam. Synodontidae estuvo entre las presas con los menores aportes en ambas especies. Por último, *S. japonicus* fue una presa común para todos los depredadores y mostró la menor contribución en cada caso.

4.3. Ácidos grasos

El porcentaje de lípidos totales en el músculo de los depredadores mostró diferencias significativas entre los mismos (Figura 11). *S. californica* exhibió un menor porcentaje de lípidos (2 %) con respecto a las otras dos especies; mientras *R. longurio* mostró el mayor porcentaje (4.8 %).

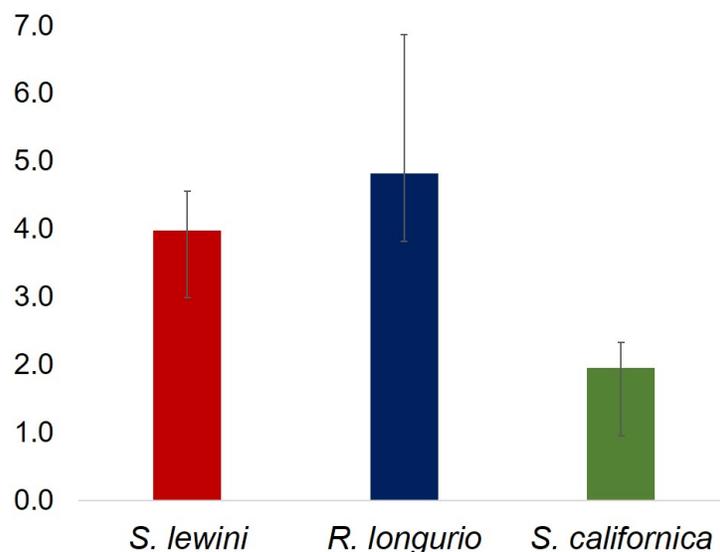


Figura 11. Concentración promedio de lípidos totales ($\mu\text{g mg}^{-1}$) en el músculo de cada especie de tiburón.

Se identificaron 26 ácidos grasos en los depredadores *S. lewini*, *S. californica* y *R. longurio* (Tabla 4). De ellos, 24 estuvieron presentes en *S. lewini* y *R. longurio*, mientras que en *S. californica* se reportaron solo 14. No se encontraron diferencias significativas de ningún ácido graso entre sexos en ninguna de las especies de tiburones. Por lo que se consideraron hembras y machos de la misma especie en un solo grupo.

El porcentaje de ácidos grasos de la base de la red trófica y las presas asociadas a estas especies de tiburones se muestran en la Tabla 5 y la Tabla 6 respectivamente. Los elementos de la base de la red trófica muestran diferencias en su composición de ácidos grasos; mientras que el fitoplancton tiene representados los 22 ácidos grasos, el detritus depositado en el sedimento solo presenta 13 de ellos. Además, el isótopo de carbono muestra un enriquecimiento en el caso del sedimento debido probablemente a la presencia de carbonatos. Por su parte, el perfil de *Sargassum* y del zooplancton son muy similares cualitativamente. En el caso de la Tabla 6, los peces de la familia Achiridae exhibieron la mayor riqueza de ácidos grasos (en total 23); mientras que la familia Synodontidae solo mostró 11 de ellos.

El resto de presas mostraron perfiles de ácidos grasos bastante similares en el número de ácidos grasos.

El nmMDS se realizó con el perfil de ácidos grasos de las tres especies de tiburones (Tabla 4), del de los organismos de la base de la red trófica (Tabla 5) y de las presas de los tiburones (Tabla 6). El mismo se agrupó la matriz de similitud en 5 grandes grupos; fitoplancton, zooplancton, organismos bentónicos (*L. vannamei*, *S. bigelowi*, Fam. Ophidiidae y Fam. Achiridae), peces (Fam. Albulidae, Fam. Synodontidae, *S. japonicus* y Fam. Congridae) y *S. californica*, y en un último grupo, *S. lewini* y *R. longurio* (Figura 12). El zooplancton muestra una mayor similitud con el grupo de organismos bentónicos que con el fitoplancton. El sedimento queda separado de los restantes grupos y se muestra con bastante variabilidad. El alga por su parte no se incluye en ninguno de los grupos, pero queda bastante cercana al fitoplancton. La similitud dentro de los grupos podría considerarse relativamente alta dado que esta ascendió al 81 %.

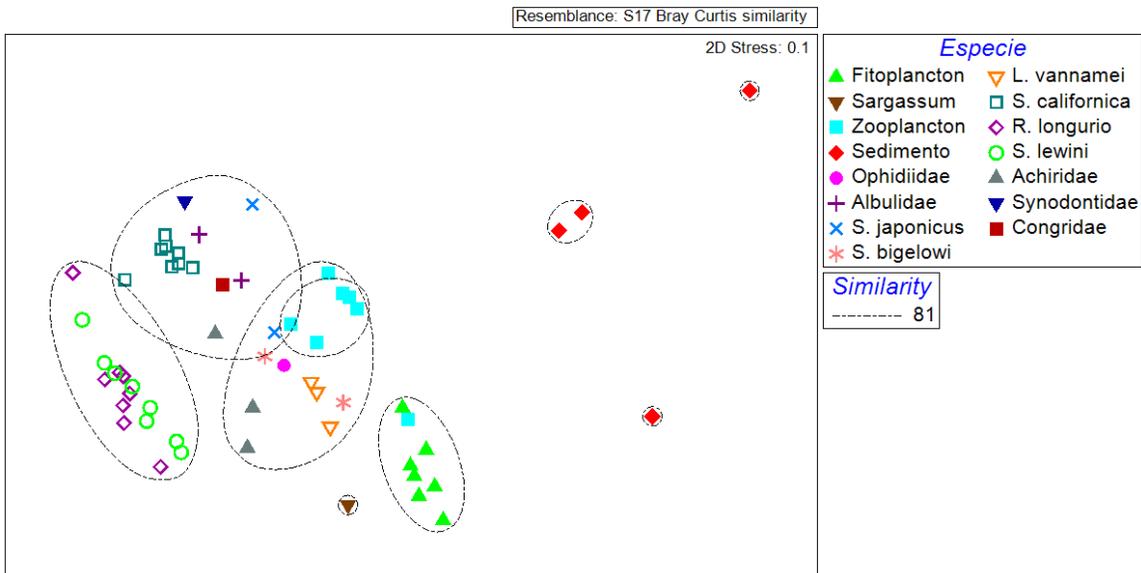


Figura 12. Análisis multidimensional no métrico (nmMDS) de la composición de los ácidos grasos (expresados como porcentaje de los ácidos grasos totales) de los productores primarios, secundarios y presas de la trama trófica asociada a los tiburones *S. californica*, *S. lewini* y *R. longurio*. Los contornos delimitan los grupos con un 81 % de similitud y son significativamente distintos de acuerdo al PERMANOVA $P_{pseudo} - F = 19.07$, $p(\text{perm})=0.001$.

La correlación de Pearson aplicada al nmMDS fue de ≥ 0.65 (Ver Figura 13). Los ácidos grasos que más contribuyeron a la diferencia entre el sedimento y los restantes grupos fueron el 14:0 y los ácidos ramificados. Por su parte el fitoplancton marca la diferencia con el 17:1n5, el 17:1n7, 20:0 y el 22:0; mientras que el zooplancton lo hace con el 16:1n9.

Tabla 4. Composición de ácidos grasos e isótopos estables de las tres especies de tiburones. Los valores representan la media \pm el 95 % del intervalo de confianza. SFA, ácidos grasos (FA) saturados; MUFA, FA monoinsaturados; PUFA, FA polinsaturados; LC-PUFA, FA de cadenas largas; OFA, FA impares; BFA, FA ramificados y AGT ácidos grasos totales con respecto al peso seco. El superíndice denota diferencias estadísticas.

FAME	<i>S. californica</i>	<i>R. longurio</i>	<i>S. lewini</i>
14:0			0.2 \pm 0.4
14:0 <i>iso</i>	0.3 \pm 0.4 ^b	0.4 \pm 0.2 ^b	0.5 \pm 0.3 ^b
15:0	0.2 \pm 0.2 ^b	0.4 \pm 0.2 ^b	0.5 \pm 0.2 ^b
16:0	24.6 \pm 1.0 ^a	21.7 \pm 0.9 ^b	20.0 \pm 1.2 ^b
16:1 ω 7	2.7 \pm 0.3 ^a	3.8 \pm 0.2 ^a	3.3 \pm 0.2 ^a
16:0 <i>iso</i>		0.7 \pm 0.2 ^b	0.9 \pm 0.2 ^b
16:0 <i>antiso</i>		0.1 \pm 0.2 ^b	0.4 \pm 0.2 ^b
17:0	1.4 \pm 0.3 ^b	0.9 \pm 0.2 ^b	1.3 \pm 0.3 ^b
17:1 ω 7		0.1 \pm 0.3 ^a	0.7 \pm 0.2 ^a
17:0 <i>iso</i>		0.5 \pm 0.3 ^b	0.8 \pm 0.3 ^b
18:0	10.3 \pm 0.5 ^{ab}	10.6 \pm 0.9 ^b	11.8 \pm 0.5 ^{ab}
18:1 ω 9c	12.0 \pm 0.8 ^a	9.4 \pm 0.7 ^b	9.0 \pm 0.4 ^b
18:1 ω 7c	6.9 \pm 0.9 ^a	9.7 \pm 0.6 ^b	9.3 \pm 0.6 ^b
18:2 ω 6c	2.0 \pm 0.4 ^b	1.2 \pm 0.4 ^b	1.4 \pm 0.4 ^b
19:00	0.2 \pm 0.3 ^b	0.1 \pm 0.2 ^b	0.2 \pm 0.3 ^b
19:1	0.2 \pm 0.3 ^b	0.3 \pm 0.4 ^b	
20:0			0.3 \pm 0.4
20:1 ω 9		1.4 \pm 0.6 ^b	2.0 \pm 0.5 ^b
20:2 ω 6		0.3 \pm 0.6	
20:4 ω 6	10.7 \pm 0.6 ^a	6.8 \pm 0.7 ^b	7.1 \pm 0.6 ^b
20:5 ω 3	8.3 \pm 1.4 ^a	3.9 \pm 1.2 ^b	4.3 \pm 1.3 ^b
22:4 ω 6	0.9 \pm 1.8 ^a	5.0 \pm 1.5 ^b	4.6 \pm 0.7 ^b
22:4 ω 3		2.3 \pm 0.9 ^b	1.4 \pm 0.9 ^b
22:5 ω 3		7.6 \pm 0.9 ^b	7.1 \pm 0.6 ^b
24:1 ω 9		0.3 \pm 0.5	
22:6 ω 3	19.6 \pm 0.9 ^a	13.0 \pm 2.3 ^b	12.7 \pm 2.2 ^b
SFA	34.9 \pm 1.2 ^b	32.3 \pm 1.5 ^b	32.3 \pm 1.4 ^b
MUFA	21.6 \pm 0.8 ^a	24.8 \pm 1.6 ^b	24.6 \pm 0.9 ^b
PUFA	2.0 \pm 0.4 ^b	1.2 \pm 0.4 ^b	1.4 \pm 0.4 ^b
LC-PUFA	39.4 \pm 2.4 ^b	38.7 \pm 2.4 ^b	37.2 \pm 2.5 ^b
OFA	1.8 \pm 0.4 ^b	1.4 \pm 0.5 ^b	2.0 \pm 0.6 ^b
BFA	0.3 \pm 0.4 ^a	1.6 \pm 0.7 ^b	2.5 \pm 1.0 ^b
AGT (% ps)	0.71 \pm 0.3 ^a	2.76 \pm 1.1 ^b	2.61 \pm 0.9 ^b
Razón C:N mol	3.54 \pm 0.17	3.67 \pm 0.29	3.63 \pm 0.19
$\delta^{13}C$	-16.4 \pm 0.3	-15.9 \pm 0.5	-15.7 \pm 0.5
$\delta^{15}N$	20.14 \pm 0.9	21 \pm 1.4	21.1 \pm 0.8

Tabla 5. Composición de ácidos grasos e isótopos estables de la base de la trama trófica asociada a las tres especies de tiburones. Los valores representan la media \pm el 95 % del intervalo de confianza. SFA, ácidos grasos (FA) saturados; MUFA, FA monoinsaturados; PUFA, FA polinsaturados; LC-PUFA, FA de cadenas largas; OFA, FA impares; BFA, FA ramificados y AGT ácidos grasos totales con respecto al peso seco.

FAME	Sedimento	Fitoplancton	<i>Sargassum</i>	Zooplancton
14:0	10.23 \pm 3.6	8.18 \pm 0.92	7.79*	8.54 \pm 2.22
14:0 <i>iso</i>	5.2 \pm 1.86	1.04 \pm 0.15	1.04*	1.07 \pm 0.45
15:0	2.14 \pm 1.53	2.1 \pm 0.24	1.79*	2.5 \pm 0.49
16:0	26.13 \pm 8.36	17.56 \pm 1.22	22.37*	21.78 \pm 1.86
16:1 ω 7	5.49 \pm 1.92	3.71 \pm 0.42	4.95*	5.23 \pm 0.62
16:0 <i>iso</i>	0.77 \pm 1.54	1.25 \pm 0.17	1*	1.29 \pm 0.28
16:0 <i>antiso</i>	1.65 \pm 1.1	1.01 \pm 0.77	0.95*	0.11 \pm 0.3
17:0	2.54 \pm 1.77	2.82 \pm 0.2	1.99*	3.23 \pm 0.54
17:1 ω 7	0.46 \pm 0.92	1.2 \pm 0.96	0.71*	0.11 \pm 0.3
17:0 <i>iso</i>		0.92 \pm 0.14	0.74*	0.3 \pm 0.52
18:0	11.29 \pm 2.87	7.86 \pm 0.57	5.41*	9.51 \pm 0.72
18:1 ω 9c	5.11 \pm 3.99	6.45 \pm 0.54	10.34*	8.73 \pm 3.84
18:1 ω 7c	5.23 \pm 3.78	4.01 \pm 0.29		4.87 \pm 0.91
18:2 ω 6c		2.74 \pm 0.26	5.35*	4.18 \pm 1.68
19:00		1.06 \pm 0.08		0.34 \pm 0.58
20:0	0.8 \pm 1.6	2.16 \pm 0.41	2.17*	1.83 \pm 0.37
20:1 ω 9		2.4 \pm 0.22		
20:2 ω 6		2.71 \pm 1.44		
20:4 ω 6		1.85 \pm 1.27	7.17*	2.02 \pm 2.54
20:5 ω 3		5.77 \pm 0.91	5.98*	9.47 \pm 1.93
22:4 ω 3		0.58 \pm 0.99		
22:6 ω 3		8.22 \pm 1.66	7.09*	12.89 \pm 2.49
SFA	51.24 \pm 9.9	39 \pm 2.4	40.44*	42.14 \pm 2.9
MUFA	26.29 \pm 6.3	19.86 \pm 1.5	16.91*	18.94 \pm 5
PUFA		9.11 \pm 2.2	12.38*	5.26 \pm 3.1
LC-PUFA		19.13 \pm 1.3	20.24*	24.38 \pm 4.4
OFA	4.68 \pm 3.1	5.98 \pm 0.3	3.78*	6.06 \pm 1.2
BFA	17.8 \pm 1.7	6.92 \pm 1.2	6.25*	3.23 \pm 2
AGT (% ps)	0.01*	1.34 \pm 0.3	2.57*	1.35 \pm 0.7
$\delta^{13}C$	-5.87 \pm 3.8	-20.09 \pm 1.3	-16.07*	-20.05 \pm 0.3
$\delta^{15}N$	6.76 \pm 2.2	10.92 \pm 0.6	10.36*	12.22 \pm 1.1

* No hay intervalo de confianza porque es la representación de un solo organismo.

Tabla 6. Composición de ácidos grasos e isótopos estables de las presas de las tres especies de tiburones. Los valores representan la media \pm el 95% del intervalo de confianza. SFA, ácidos grasos (FA) saturados; MUFA, FA monoinsaturados; PUFA, FA polinsaturados; LC-PUFA, FA de cadenas largas; OFA, FA impares; BFA, FA ramificados y AGT ácidos grasos totales con respecto al peso seco.

FAME	Achiridae	Albulidae	<i>L. vanamei</i>	Ophidiidae	Synodontidae	<i>S. bigelowi</i>	<i>S. japonicus</i>
14:0	4.27 \pm 0.61	3.42 \pm 1.96	3.54 \pm 0.27	3.19 \pm 2.15	1.99 *	6.26 \pm 0.12	4.52 \pm 0.37
14:0 _{iso}	0.26 \pm 0.23		0.6 \pm 0.08	0.29 \pm 0.41		0.7 \pm 0.27	
15:0	1.45 \pm 0.17	1.25 \pm 0.24	1.8 \pm 0.14	0.8 \pm 1.13	0.71 *	1.68 \pm 0.27	1.46 \pm 0.06
16:0	20.09 \pm 1.82	23.1 \pm 1.82	14.83 \pm 0.81	21.79 \pm 1.9	26.51 *	19.18 \pm 1.71	24.59 \pm 3.35
16:1 ω 7	4.13 \pm 0.6	2.85 \pm 1.1	4.88 \pm 0.18	3.58 \pm 0.22	1.91 *	5.87 \pm 0.14	3.16 \pm 0.61
16:0 _{iso}	1.31 \pm 0.26		1.59 \pm 0.35	1.22 \pm 0.4		1.21 \pm 0.07	1.08 \pm 0.34
16:0 _{antiso}	0.35 \pm 0.31		0.85 \pm 0.008	0.29 \pm 0.41		0.5 \pm 0.45	
17:0	2.75 \pm 0.17	2.07 \pm 0.14	3.15 \pm 0.02	3.24 \pm 0.14	0.96 *	2.47 \pm 0.31	2.05 \pm 0.28
17:1 ω 7	1.13 \pm 0.36		1.78 \pm 0.42	0.76 \pm 1.08		1.23 \pm 0.25	0.46 \pm 0.64
17:0 _{iso}	0.56 \pm 0.51		1.58 \pm 0.22	0.72 \pm 1.02		1.45 \pm 0.64	0.64 \pm 0.91
18:0	8.54 \pm 0.43	10.52 \pm 0.64	9.86 \pm 0.59	11.15 \pm 0.4	9.09 *	8.32 \pm 0.1	10.36 \pm 0.39
18:1 ω 9c	9.55 \pm 0.82	11.15 \pm 1.45	9.94 \pm 0.4	12.34 \pm 0.03	11.16 *	15.83 \pm 0.7	10.22 \pm 0.36
18:1 ω 7c	4.8 \pm 1.12	5.56 \pm 0.29	4.81 \pm 1.11	6.51 \pm 0.66	3.30 *	6.96 \pm 3.06	5.17 \pm 0.62
18:2 ω 6c	1.79 \pm 0.53	1.17 \pm 1.65	2.97 \pm 0.23	0.79 \pm 1.12		1.64 \pm 0.45	1.63 \pm 2.3
19:0	0.67 \pm 0.58		1.32 \pm 0.22	0.56 \pm 0.79			0.54 \pm 0.77
20:0	0.78 \pm 0.7		2.05 \pm 0.22	0.68 \pm 0.97		0.79 \pm 1.11	
20:1 ω 9	0.59 \pm 0.55						
20:2 ω 6			1.06 \pm 1.83				
20:4 ω 6	6.68 \pm 1.37	6.95 \pm 1.05	7.8 \pm 1.2	7.2 \pm 1.58	9.19 *	6.47 \pm 0.01	5.46 \pm 1.13
20:5 ω 3	8.35 \pm 1.42	11.94 \pm 0.03	10.92 \pm 2.16	8.59 \pm 2.02	10.81 *	7.54 \pm 0.1	10.77 \pm 2.13
22:4 ω 6	1.83 \pm 1.74						
22:4 ω 3	2.77 \pm 0.68						
22:5 ω 3	4.74 \pm 0.85						
22:6 ω 3	11.27 \pm 2.57	20.04 \pm 3.8	10.57 \pm 1.79	13.03 \pm 3.5	24.36 *	9.15 \pm 1.99	15.75 \pm 5.08
SFA	33.67 \pm 0.7	37.04 \pm 3.13	33.12 \pm 0.8	37.79 \pm 2.2	37.59 *	36.12 \pm 1.6	39.47 \pm 2.5
MUFA	21.15 \pm 0.9	19.55 \pm 0.06	21.41 \pm 1.6	24.01 \pm 1.8	16.37 *	29.9 \pm 3.6	19.01 \pm 1
PUFA	1.79 \pm 0.5	1.17 \pm 1.65	2.97 \pm 0.2	0.79 \pm 1.1		1.64 \pm 0.4	3.76 \pm 5.3
LC-PUFA	35.63 \pm 3.5	38.93 \pm 4.82	30.35 \pm 3.4	28.82 \pm 7.1	44.36 *	23.16 \pm 2.1	31.98 \pm 6
OFA	4.87 \pm 0.8	3.32 \pm 0.1	6.27 \pm 0.3	6.06 \pm 0.2	1.68 *	4.64 \pm 1.2	4.05 \pm 1.1
BFA	2.88 \pm 1.5		5.88 \pm 0.8	2.53 \pm 2.2		4.55 \pm 2.4	1.73 \pm 1.2
AGT (% ps)	1.46 \pm 0.4	1 \pm 0.7	2.21 \pm 1.2	1.17 \pm 0.4	0.34 *	2.05 \pm 0.6	1.19 \pm 0.1
$\delta^{13}C$	-15.03 \pm 1	-17.13 \pm 0.5	-16.84 \pm 0.6	-17.02 \pm 0.5	-15.71 \pm 0.5	-18.91 \pm 0.8	-16.55 \pm 0.8
$\delta^{15}N$	17.15 \pm 1	17.66 \pm 0.7	19.29 \pm 1.2	17.9 \pm 0.5	18.84 \pm 0.4	19.11 \pm 1	19.26 \pm 1.5

* No hay intervalo de confianza porque es la representación de un solo organismo.

En el grupo de los organismos bentónicos sobresale el 20:1n9, mientras que el de los peces pelágicos, incluyendo a *S. californica*, predomina el ARA y el DHA. En el conjunto de *S. lewini* y *R. longurio*, la diferencia es marcada por el 18:1n7c y el 22:5n3. Resalta el hecho que, entre los ácidos grasos esenciales, el EPA es el único que no marca la diferencia entre ningún grupo lo cual sugiere que en promedio todos cuentan con la misma proporción de este ácido graso esencial.

El análisis de PERMANOVA mostró que no hay diferencia significativa en el perfil de ácidos grasos de *R. longurio* y *S. lewini*, con una disimilitud de 11.5% ($p(\text{perm})=0.251$). En contraste, *S. californica* y *R. longurio* tuvieron una disimilitud significativamente distinta de 22.7% ($p(\text{perm})=0.002$). De igual manera *S. californica* y *S. lewini* tuvieron una disimilitud significativa de 23.4% ($p(\text{perm})=0.001$).

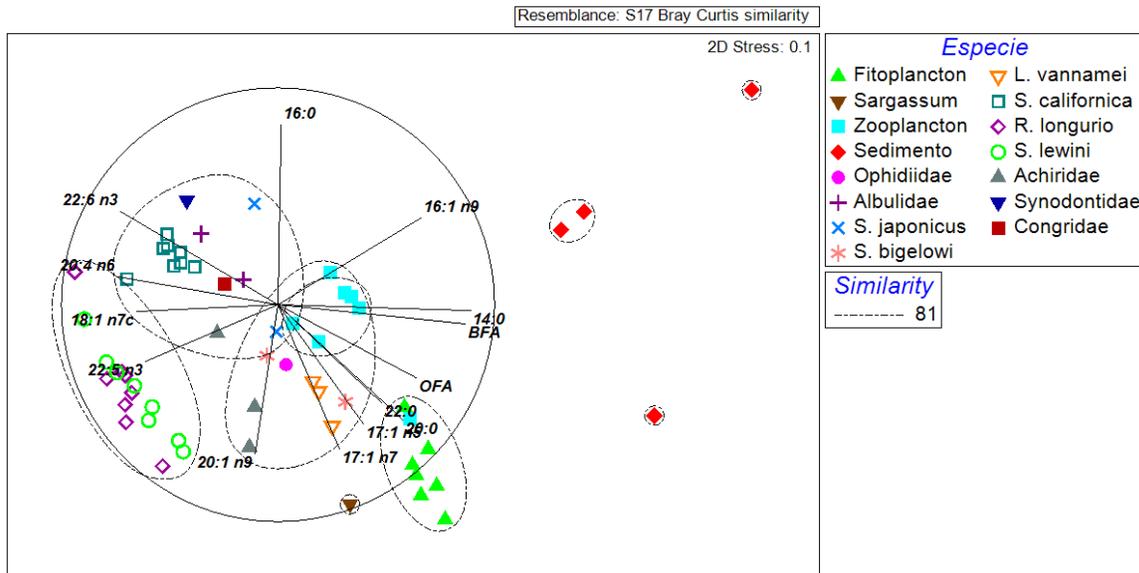


Figura 13. Ácidos grasos que contribuyen a la separación de los grupos obtenidos con el análisis multidimensional no métrico (nmMDS) con una correlación de Pearson ≥ 0.65 con MDS1 y MDS2; la separación fue estadísticamente diferente PERMANOVA $P_{\text{pseudo}} - F = 20.245$, $p(\text{perm})=0.001$.

El porcentaje de similitud entre los tiburones y sus presas fue relativamente alto dado que en promedio sobrepasan el 70% (Tabla 7). En general, *S. lewini* y *S. californica* mostraron una mayor semejanza con sus presas que *R. longurio*. *L. vannamei* muestra una mayor similitud con *S. lewini* que con *R. longurio*; *S. japonicus* muestra una mayor similitud con *S. californica* que con *R. longurio*.

Tabla 7. Porcentaje de similitud de ácidos grasos entre tiburones y sus presas.

	<i>S. lewini</i>	<i>R. longurio</i>	<i>S. californica</i>
Achiridae	80.86		
<i>L. vannamei</i>	70.17	67.29	
<i>S. bigelowi</i>	72.47		74.26
<i>S. japonicus</i>		68.14	83.12
Albulidae			87.82
Ophidiidae	76.76	74.54	

El porcentaje de ácidos grasos esenciales de las especies de tiburones con respecto al total de ácidos grasos exhibió una mayor proporción de DHA con respecto al ARA y al EPA (Figura 14). *S. californica* mostró, en todos los casos, un mayor porcentaje de ácidos grasos esenciales (ARA, EPA Y DHA) y por ende diferencias significativas con respecto a las otras dos especies de tiburones. En contraste, *S. lewini* y *R. longurio* no mostraron diferencias entre ellos.

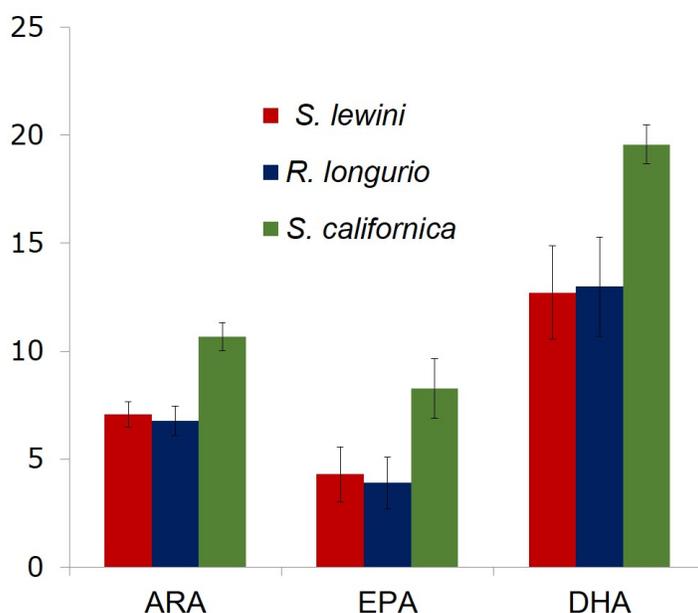


Figura 14. Porcentaje de ácidos grasos esenciales de cada especie de tiburón con respecto al total de ácidos grasos. Las barras indican el intervalo de confianza a un 95 %.

La concentración de ácidos grasos esenciales con respecto al peso seco del músculo muestra una mayor cantidad de ARA y EPA que de DHA por cada miligramo de músculo

lío filizado analizado (Figura 15). En este análisis fueron *S. lewini* y *R. longurio* quienes mostraron una mayor concentración de ácidos grasos esenciales en comparación con *S. californica*. En consecuencia, *S. lewini* y *R. longurio* no mostraron diferencias significativas entre ellos, pero sí cada uno por separado con *S. californica* quien exhibió una menor concentración de ARA y DHA, el EPA nos mostró diferencias significativas.

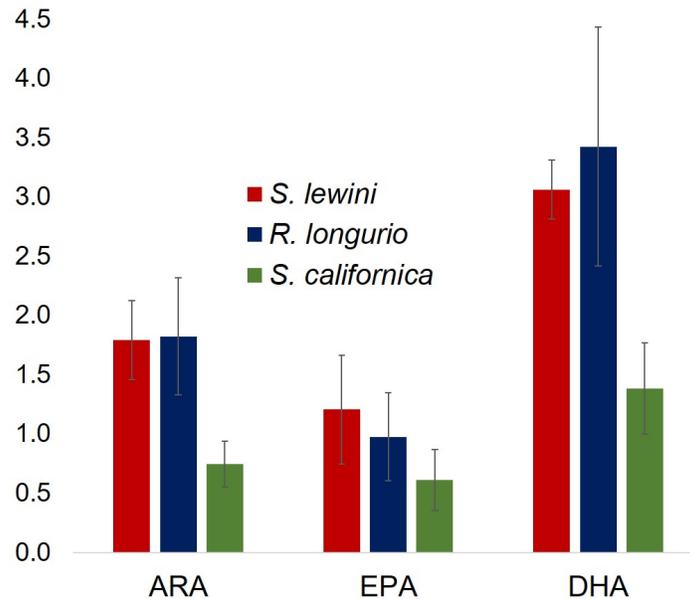


Figura 15. Concentración de ácidos grasos esenciales con respecto al peso seco del músculo ($\mu\text{g mg}^{-1}$). Las barras indican el intervalo de confianza a un 95 %.

La Figura 16 muestra el Factor de Retención Trófico para cada especie de tiburón en cada ácido graso esencial. En todos los casos se ve un aumento desde la base de la cadena trófica a los peces teleósteos que son las presas de los tiburones. Sin embargo, disminuyen en el tiburón. Estos resultados muestran que en el caso del ARA cada especie de tiburón muestra una disminución trófica lo cual significa que no existe retención; para este ácido graso esencial fue *S. lewini* quien mostró la mayor cercanía a la retención trófica. En los resultados del EPA tampoco se encontraron señales de retención, todos los factores calculados se hallaron por debajo de uno; con valores similares al ARA. Por su parte, el DHA mostró la misma tendencia que el resto de los ácidos grasos esenciales ($\text{FRT} < 1$).

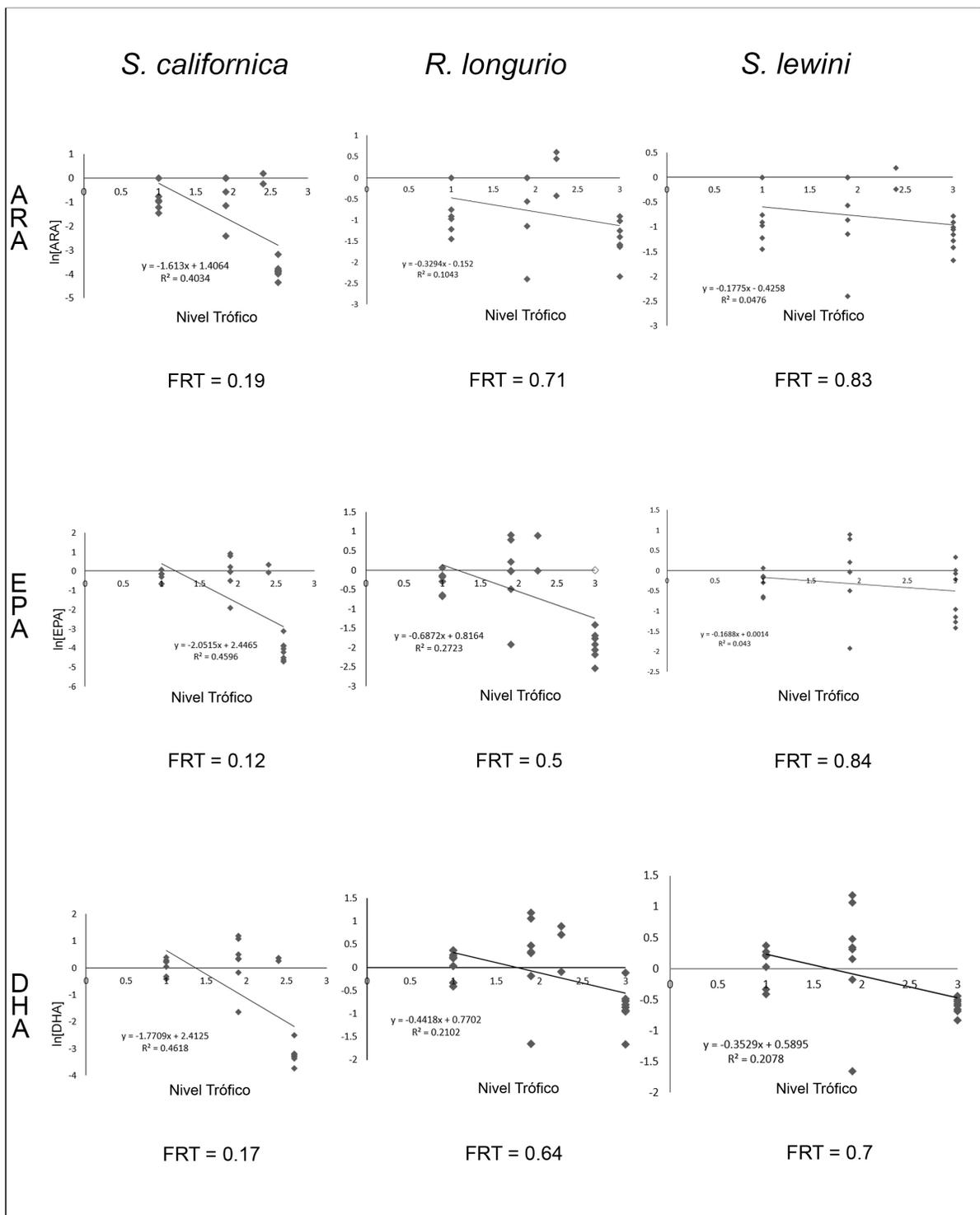


Figura 16. Factor de Retención Trófica de los ácidos grasos esenciales en *S. californica*, *R. longurio* y *S. lewini*.

5. Discusión

Trama trófica asociada a las especies de tiburones.

La dieta encontrada para *S. lewini*, *S. californica* y *R. longurio* coincide en gran medida con lo reportado en la literatura. En general, todas las especies mostraron convergencia en sus hábitos piscívoros, siendo este comportamiento más marcado en *S. californica*. La tendencia del tiburón angelito a ingerir especialmente peces en su dieta ya ha sido registrada por otros autores (Escobar-Sánchez *et al.*, 2006); las presas que se detectaron en este estudio previo coinciden con las nuestras a excepción de los cefalópodos.

S. lewini exhibe la dieta más variada de las tres especies y además consume muchos más ítems presa. El espectro trófico del tiburón martillo está más orientado al consumo de peces y cefalópodos lo cual coincide con lo reportado por los autores que trabajaron previamente con la especie (Klimley, 1983; Aguilar-Castro, 2003; Estupiñán-Montaña *et al.*, 2009). En este estudio, el PSIRI (Figura 4) no muestra una gran importancia relativa de los cefalópodos en la dieta de este tiburón debido a que solo se encontraron las estructuras duras de estos ítems sin su músculo. En contraste, el PSIRI se basa también en el índice gravimétrico (Ver ecuación 2) y al ser el peso de los picos casi despreciable, dichos ítems son subestimados a pesar de que este tiburón se alimenta de cinco especies diferentes de cefalópodos con una frecuencia de ocurrencia por encima de la media en varios casos (Ver Anexo B2). Los resultados coinciden con el nivel de importancia relativa de *Mastigoteuthis dentata* encontrado por Estupiñán-Montaña *et al.* (2009) donde esta fue una de las presas principales.

R. longurio también consume recursos de gremios tróficos diferentes pero la diversidad de ítems presa es menor que la de *S. lewini* (Figura 4). En general se alimenta más de peces e invertebrados que de cefalópodos, resultado que contrasta con los resultados de Conde-Moreno (2009) quien encontró una dieta más especializada en cefalópodos en cazones bironche adultos para el Golfo de California. Sin embargo, se tiene un punto en común con estos autores; nuestros resultados sostienen su conclusión de que esta especie mantiene un comportamiento más bentónico que epipelágico.

Las curvas de diversidad acumulada de presas (Figura 3), muestran que la asíntota se alcanza en todos los casos lo cual significa que se puede describir la dieta de estas especies con el número de muestras colectadas. Sin embargo, hay diferencias en la tasa de acumulación de la diversidad en función del número de organismos. Lo anterior se puede explicar por cambios en la frecuencia de ingestión del alimento y la tasa de evacuación gástrica pues para cada especie se contaba con un número similar de organismos que fueron capturados con el mismo arte de pesca. El mayor número de estómagos vacíos encontrados

en *S. californica* y *R. longurio* con respecto a *S. lewini* puede deberse a una frecuencia de ingestión más baja en estas especies, además de los diferentes mecanismos inherentes a los tiburones para ralentizar la digestión y la absorción de nutrientes que en ellos pudiera ser más acentuado (Meyer *et al.*, 2019). Considerando que todos los individuos analizados de tiburón martillo son juveniles, podría explicarse la falta de estómagos vacíos en ellos pues normalmente los juveniles tienen una tasa metabólica más elevada (Janse *et al.*, 2004); y en el caso de *S. lewini* su tasa de evacuación gástrica aumenta con la ontogenia (Aguilar-Castro, 2003; Leigh *et al.*, 2017). Torres-Rojas *et al.* (2010) también encontraron la mayor parte de los estómagos de *S. lewini* con alimento y piensan que se debe a su alta frecuencia de ingestión de alimentos.

A pesar de la concepción general de que los tiburones son organismos generalistas con un amplio espectro trófico, estos de hecho, pueden tener comportamientos especialistas a nivel de individuos (Tillett *et al.*, 2014) o pueden cambiar sus patrones de alimentación según circunstancias ecológicas; ya sea por competencia o por tácticas anti-depredación (Heupel *et al.*, 2007; Munroe *et al.*, 2013). Munroe *et al.* (2013) recomiendan analizar la especialización en tiburones en un eje continuo más que en valores discretos; por ende, en este estudio se compara el grado de especialización que muestran las especies más que decir si son especialistas o no.

S. lewini muestra un mayor nivel de especialización con respecto a las otras dos especies (Ver Tabla 1). Estos resultados concuerdan con los reportados por Aguilar-Castro (2003) y Estupiñán-Montaña *et al.* (2009) en el Golfo de California (Bahía de La Paz) y el Pacífico ecuatoriano, respectivamente. Sin embargo, difieren de lo obtenido por Torres-Rojas *et al.* (2010) también en el Golfo de California (Frente a la costa de la ciudad de Mazatlán), quienes sugieren que esta especie tiene un comportamiento oportunista. En contraste, el Índice Estandarizado de Levin calculado por estos autores indica la presencia de un nicho trófico estrecho, solo que los autores prefieren vincularlo a conductas oportunistas *vs* selectivas, términos que no son intercambiables con el grado de especialización de los organismos (Munroe *et al.*, 2013).

S. californica en este estudio también se considera una especie especialista según el Índice Estandarizado de Levin, aunque en menor medida que *S. lewini* patrón que se repite tanto con análisis de contenido estomacal como con isótopos estables (Tabla 1). Estos resultados coinciden con lo reportado por Escobar-Sánchez *et al.* (2006) quienes definen al tiburón angelito como un depredador selectivo. En contraste, *R. longurio* fue de las tres especies, la única considerada generalista; lo cual coincide con lo reportado por otros autores (Conde-Moreno, 2009; Trejo, 2017).

En cuanto al nivel trófico ocupado por estas especies, en este estudio se determinó tanto por contenidos estomacales como por isótopos estables, cuyos resultados convergen y divergen en algunos puntos. Estas diferencias entre ambos métodos pueden deberse a las limitaciones de los mismos. En el caso del contenido estomacal, *S. californica* presenta la mayor posición trófica (Tabla 2), lo cual podría estar dado por su marcada piscivoría dado que el valor del nivel trófico de las presas es fijo para cada categoría siendo el ítem “peces” el de mayor peso. El valor de estas posiciones tróficas propuesto por Cortés (1999) tiene como desventaja que no considera que dentro de cada categoría pueden encajar organismos de varios niveles tróficos (Hussey *et al.*, 2014); dado que no es lo mismo un pez herbívoro, que uno detritívoro, que uno carnívoro, que una larva. Todos estos organismos son peces, por tanto, para Cortés (1999) tienen el mismo nivel trófico. No obstante, *S. lewini* y *R. longurio* exhibieron posiciones similares y este es un patrón que se repite para ambos métodos.

La posición trófica calculada mediante isótopos estables cambia la perspectiva y presenta a *R. longurio* y *S. lewini* como especies de mayor nivel trófico con respecto a *S. californica*. La similitud entre estos valores de posición trófica puede deberse a que en la ecuación de nivel trófico mediante isótopos estables (Ecuación 6) propuesta por Post (2002) se estandariza el enriquecimiento isotópico cuando este puede ser dinámico y cambiar dependiendo del tejido, la especie o incluso el estadio de vida de los organismos dadas sus diferencias metabólicas (Ramos & González-Solís, 2012; Hussey *et al.*, 2014). Nuestros resultados coinciden con lo reportado por Conde-Moreno (2009); Bethea *et al.* (2011) para contenido estomacal; y con Escobar-Sánchez *et al.* (2011); Torres-Rojas *et al.* (2013); Trejo (2017) para isótopos estables.

El espacio isotópico muestra mayor similitud entre *S. lewini* y *R. longurio* con respecto a *S. californica* (Figura 6); lo que concuerda con la disposición de estas especies en la trama trófica modelada (Ver Figura 5). La separación del tiburón angelito de las otras dos especies está relacionada con las diferencias en la posición trófica como vimos anteriormente. Además, esta segregación refleja una dieta más enfocada en peces que se alimentan del zooplankton como *S. japonicus* y engraulidos que, de hecho, tienen una alta importancia relativa (Anexo B3). Por su parte *R. longurio* y *S. lewini* forman una nube de puntos que demuestran coexistencia y utilización de recursos similares. Los mismos solo presentan algunas diferencias en individuos que en el caso de *S. lewini* están más orientados al consumo de lenguados (Achiridae); y, en *R. longurio* exhibe algunos organismos con una posición en el $\delta^{15}N$ bastante más elevada con respecto a sus conespecíficos. Estos *outliers* podrían deberse al consumo de organismos de niveles tróficos superiores no registrados en este estudio; sin embargo, Conde-Moreno (2009) sí reporta consumo de elasmobranquios.

En general se podría decir que la trama trófica asociada a estas especies de tiburones está sustentada por el fitoplancton como productor primario principal, debido a su orientación en el espacio isotópico. En ecología, es un concepto generalizado, utilizar el eje de $\delta^{13}C$ para discernir entre hábitos costeros *vs* oceánicos por los organismos (Newsome *et al.*, 2007); sin embargo, en este estudio no se tiene en cuenta esta premisa dado que esta herramienta es útil para discriminar entre regiones, pero a escala local (donde se circunscribe el estudio) la señal isotópica no es lo suficientemente contrastante para establecer evidencias con claridad. En cambio, se utiliza este eje para estimar la fuente de producción primaria que sustenta a estas poblaciones como sugiere Munroe *et al.* (2018). Teniendo en cuenta el enriquecimiento del carbono entre cada nivel trófico propuesto por McCutchan Jr *et al.* (2003).

El porcentaje de similitud de ácidos grasos entre *R. longurio* y sus presas coincide con el resultado del modelo de mezcla, en consecuencia, ambos contrastan con los resultados del PSIRI (Ver Tabla 7, Figura 10 y Anexo B1, respectivamente); donde la Fam. Ophidiidae presenta la mayor contribución y la mayor similitud según los isótopos estables y el modelo de mezcla respectivamente, sin embargo, presenta el valor más bajo de importancia relativa, lo cual coincide con lo reportado por Conde-Moreno (2009). El PSIRI muestra un aporte más importante de *S. japonicus* y *L.vannamei* que de la Fam. Ophidiidae; contrapuesto, tanto el modelo de mezcla como el porcentaje de similitud de ácidos grasos muestra que dichas especies (macarela y camarón) están por debajo de la Fam. Ophidiidae en su contribución. Se necesita resaltar que en todos los métodos *S. japonicus* y *L.vannamei* mostraron valores similares en la contribución a la dieta de esta especie de tiburón.

En contraste con los resultados del contenido estomacal, el modelo de mezcla de *S. californica* refleja que *S. bigelowi* es uno de los ítems que más contribuyen a su dieta; lo cual difiere con la concepción netamente piscívora de este tiburón (Figura 8); resultado que es apoyado por el porcentaje de similitud que presenta esta presa con su depredador (Ver Tabla 7). En importancia le sigue la Fam. Congridae que resume peces bentónicos que se alimentan de otros peces y además crustáceos; por último, resalta la importancia de la Fam. Albulidae, la cual consume invertebrados del fondo y está más asociada con ecosistemas de manglar lo cual evidencia el uso de diferentes hábitats por este tiburón, que además se ve reflejado en su valor de $\delta^{13}C$ con respecto a *R. longurio* y *S. lewini* (Ver Tabla 4). El porcentaje de similitud de ácidos grasos muestra que la Fam. Albulidae y *S. japonicus* muestran valores similares con *S. californica*.

Las presas de mayor contribución a la dieta de *S. lewini* coinciden con las de mayor importancia para *R. longurio* y *S. californica* (Ver Figura 10 y Figura 8, respectivamente);

dígase las familias Ophidiidae, Albulidae, Congridae y *S. bigelowi* (Figura 9). Con valores moderados se presentan otro conjunto de presas: Fam. Achiridae, *L. vannamei*, Fam. Engraulidae y *S. japonicus*, las cuales hacen referencia a diferentes gremios tróficos que el tiburón martillo consume. Estos resultados son un poco contrastantes con los del PSIRI dado que solo coinciden en nivel de importancia la Fam. Ophiididae, *S. bigelowi* y la Fam. Achiridae, el resto tienen valores de menor importancia (Ver Anexo B2).

Los ácidos grasos muestran una diferencia marcada del sedimento del resto de la cadena trófica dado que son los únicos con ácidos grasos ramificados (BFA) los cuales son producidos por bacterias (Ver Figura 13). Los productores primarios (Fitoplancton y *Sargassum sp.*) tienen mayor similitud con el grupo conformado por organismos bentónicos que con el zooplancton dado que comparten mayor cantidad del 17:1 ω 7. Por su parte el zooplancton también está altamente relacionado con los organismos bentónicos dado que prácticamente están incluidos en este grupo y la presencia significativa del 20:1 ω 9 sugiere consumo de copépodos (Kreibich *et al.*, 2010; Beckmann *et al.*, 2013b). Considerando que el fitoplancton y el zooplancton presentan mayor similitud de ácidos grasos con el bentos que entre ambos es evidente la relevancia de organismos bentónicos en el mantenimiento de las redes tróficas marinas.

En el análisis de similitud de ácidos grasos (Figura 12), el grupo enmarcado por los peces pelágicos agrupó a *S. californica*. Este grupo se caracterizó por presentar los mayores valores del 22:6 ω 3 y el 20:4 ω 6, dos de los ácidos grasos esenciales en los que se enfoca este estudio (DHA y ARA respectivamente). El DHA puede ser indicador de la dominancia de dinoflagelados en la base de la red trófica, así como una alta posición en la misma (Meyer *et al.*, 2019; Ruess & Müller-Navarra, 2019); estos resultados contrastan con Beckmann *et al.* (2013b) quienes asocian a este ácido graso con el consumo de cefalópodos que en este estudio no se registran según el análisis de contenido estomacal. Por su parte el ARA puede estar indicando la prevalencia de hábitats costeros (Meyer *et al.*, 2019), además de que podría señalar un evento reproductivo o de crecimiento (Parrish, 2009; Ruess & Müller-Navarra, 2019).

El agrupamiento de *S. lewini* y *R. longurio* estuvo marcado sobre todo por el 22:5 ω 3 y el 18:1 ω 7; lo cual coincide con lo reportado por Beckmann *et al.* (2013a) para el tiburón *Heterodontus portusjacksoni* con una dieta basada en invertebrados. Sin embargo, Meyer *et al.* (2019) asocia el 22:5 ω 3 con el consumo de cefalópodos y Beckmann *et al.* (2013a) sugieren que el 18:1 ω 7 podría ser indicador de consumo de crustáceos, calamares bentopelágicos y peces. Sin embargo, las altas concentraciones de 18:1 ω 7 pueden ser el resultado de una biomodificación vía elongación del 16:1 ω 7 frecuente en tiburones (McMeans *et al.*, 2012). Este resultado coincide con el hecho de que no encontramos restos de cefalópodos en los

estómagos de *S. californica* al contrario de las otras dos especies de tiburones; por lo que en efecto el 22:5 ω 3 podría ser indicador de consumo de cefalópodos o, al menos, está señalando una dieta rica en moluscos marinos. Cabe señalar que el MDS con correlación de Pearson (Figura 13) no señaló al EPA como un ácido graso que hiciera la diferencia para ninguno de los grupos, de ahí que todos los organismos presenten valores cercanos del mismo.

El porcentaje de similitud de ácidos grasos muestra que las especies con mayor parecido a *S. lewini* son las familias Achiridae y Ophidiidae (ambos peces), y en menor medida *L. vannamei* y *S. bigelowi* (ambos invertebrados) (Tabla 7). Estos resultados difieren con los encontrados por Aguilar-Castro (2003) quien reporta como presas de mayor importancia relativa a *S. japonicus* y la Fam. Synodontidae, al igual que Torres-Rojas *et al.* (2010) que encontraron a esta última como uno de los ítems más influyente en la dieta. Por el contrario, Estupiñán-Montaña *et al.* (2009) coinciden con el bajo nivel de importancia encontrado para la Fam. Synodontidae.

En consecuencia, estas especies de tiburones presentan diferencias en su espectro trófico como se ha visto anteriormente. Esto es comprobado por el análisis de ANOSIM que refleja diferencias significativas en la dieta de estas especies. Por tanto, no comen lo mismo; este resultado indica que estas poblaciones podrían estar particionando los recursos tróficos disminuyendo de esta forma interacciones fuertes entre ellas y así aumentar las probabilidades de coexistencia.

Superposición del nicho trófico entre las especies de tiburones

Las diferencias entre los estadios de madurez encontrada para cada especie de tiburón nos muestran el primer indicio de partición de recursos, dado que no coexisten todos los estadios excepto en el caso de *S. californica*. No obstante, para esta especie se ha reportado que no existen diferencias en la dieta entre juveniles y adultos tanto mediante estudios de contenido estomacal (Escobar-Sánchez *et al.*, 2006), como de isótopos estables (Escobar-Sánchez *et al.*, 2011). Por tanto, se concibe que sean estos estadios, y no otros, los que presentan conductas complementarias que estimulan la coexistencia.

En este estudio se analiza la partición de recursos de estas tres especies de tiburones desde varios ejes del nicho trófico. Un eje podría estar representado por la dieta, o sea, los ítems presa que son consumido por cada especie de tiburón; este eje puede ser analizado utilizando los resultados del contenido estomacal. El siguiente eje está representando el nicho isotópico que está ocupando cada especie y se analiza utilizando los isótopos estables.

En estos dos ejes se observan escalas de tiempo diferente pero complementarias entre sí. Los análisis de contenido estomacal presentan algunas limitaciones, como el hecho de que no se tiene certeza que se registró la totalidad de ítems presa que una población consume; dado que depende de lo que el organismo haya ingerido recientemente, lo que lo convierte en un registro puntual. Sin embargo, este análisis provee resolución taxonómica que es la base para entender los siguientes análisis. Por su parte, los análisis de isótopos estables no indican qué presas está consumiendo el depredador; pero se complementa con el contenido estomacal al reflejarnos una dieta más extendida en el tiempo, dependiendo de la tasa de recambio del tejido que se utilice para el análisis (Hussey *et al.*, 2012).

El último eje también forma parte de dicha complementariedad; refleja los ácidos grasos que son asimilados de la dieta del depredador. Al igual que los análisis de isótopos estables, la determinación de ácidos grasos provee escasa resolución taxonómica (Budge *et al.*, 2006); sin embargo, los ácidos grasos tienen una tasa de recambio más rápida que los isótopos, por lo que estos perfiles tienen mayor probabilidad de reflejar una dieta más local en especies migratorias o de alta movilidad como los tiburones (Munroe *et al.*, 2018). Además, permiten una comprensión más profunda de la fisiología de los organismos.

Los resultados del PSIRI y el ANOSIM muestran que existen diferencias significativas en la dieta de *S. lewini*, *S. californica* y *R. longurio*. Dado que son especies que coexisten y muestran abundancias similares tanto en este estudio como en lo reportado por Saldaña-Ruiz *et al.* (2017) para el Golfo de California; se puede suponer que dichas especies particionan los ítems presa disponibles en el área de estudio.

El nicho isotópico por su parte muestra traslape entre las poblaciones de estas especies lo cual sugiere la utilización de recursos comunes (Ver Figura 7). Como vimos en el capítulo anterior solo *R. longurio* es considerado oportunista en este estudio y en correspondencia su elipse es más grande y comprende una mayor porción de las elipses de las otras dos especies. Como contraste *S. lewini* y *S. californica* muestran elipses más pequeñas, pero no en el mismo sentido.

La elipse de *S. lewini* tiende a ser más alargada mostrando la mayor variación en el $\delta^{13}C$ lo que refiere que consume presas que provienen de diferentes fuentes de carbono correspondiendo a la gran movilidad atribuida a esta especie de tiburón. En contraste, la elipse de *S. californica* tiende a ser más redondeada y su $\delta^{13}C$ muestra menor variación dando la impresión de una conducta más local. En cuanto al $\delta^{15}N$ en *S. lewini* se muestra con cierta estabilidad lo cual concuerda con el hecho de que todos los organismos utilizados en este estudio corresponden a un estadio juvenil y por tanto no existen grandes diferencias en su nivel trófico. Aún así estos valores son más elevados que los reportados por Bethea *et al.* (2011) para juveniles de *S. lewini* en el Atlántico. Por su parte, *S. californica* muestra

la mayor variación en este eje ($\delta^{15}N$) reflejando de igual forma la estructura etaria que encontramos en esta especie, dado que la elipse comprende la señal tanto de adultos como de juveniles.

La superposición de las elipses en el espacio isotópico no fue significativa en ninguno de los casos lo que sugiere partición de recursos y no competencia como se muestra en la Tabla 3. La mayor similitud (% Traslape) se muestra entre *S. lewini* y *R. longurio* lo cual concuerda con lo reportado por [Bethea et al. \(2004\)](#) quienes encuentran mayor superposición interespecífica en tallas similares. Este patrón también se encuentra en los resultados de ácidos grasos (Véase las Figuras 11, 12, 14 y 15); reflejando una estrategia de vida más parecida entre sí con respecto a *S. californica*.

Las diferencias interespecíficas en los perfiles de ácidos grasos pueden ser relacionadas, en este caso, a la dieta, la filogenia y la regulación de la flotabilidad según los criterios de [Pethybridge et al. \(2010\)](#). A pesar de que en este estudio encontramos dietas diferentes para cada especie de tiburón, *S. lewini* y *R. longurio* no muestran diferencias significativas en cuanto a su contenido de ácidos grasos pero ambos difieren significativamente de *S. californica*. Entonces estaríamos descartando la dieta y la filogenia como variables causales al ser diferentes para cada especie. Como resultado, la regulación de la flotabilidad puede ser la variable que mejor explique esta partición al ser *S. lewini* y *R. longurio* especies pelágicas que presentan mecanismos diferentes a *S. californica* que es una especie de tiburón asociada sobre todo a los ambientes bentónicos.

La partición a nivel de ácidos grasos encontrada entre *S. lewini* y *R. longurio* con respecto a *S. californica*, ya ha sido documentada para especies de pinnípedos que coexisten ([Budge et al., 2007](#)) y tiburones de profundidad ([Pethybridge et al., 2010](#)). Según los resultados de [Oxtoby et al. \(2017\)](#) la partición se mantiene a lo largo del tiempo a pesar de la variabilidad interanual. Esta partición a nivel de macronutrientes también ha sido documentada en insectos herbívoros generalistas los cuales ingieren mezcla de nutrientes diferentes incluso si se alimentan de la misma planta ([Behmer & Joern, 2008](#)).

Aunque estas especies se alimentan de presas diferentes, los resultados de isótopos estables y ácidos grasos sugieren que las mismas son equivalentes ecológicos; pero no a nivel de especies dado que en este estudio no se registran todos los estadios de estas especies tiburones. Más bien, los adultos de *R. longurio* son equivalentes ecológicos de los juveniles de *S. lewini* y viceversa.

Finalmente, el perfil de ácidos grasos fue más sensible a los cambios en la dieta que la concentración de ácidos grasos esenciales. Ya que se modificó en relación al grado de partición. Mientras que el grado de partición entre *S. lewini* y *R. longurio* (58%) no fue suficiente para detectar diferencias significativas en su perfil de ácidos grasos ($t=1.1953$,

$p(\text{perm})=0.251$). Un grado de partición del 62 % como el que se determinó entre *S. californica* y *S. lewini* ya tuvo un efecto significativo en la diferencia del perfil de ácidos grasos de dichas especies ($t=6.2998$, $p(\text{perm})=0.002$). El mayor grado de partición se determinó entre *S. californica* y *S. lewini* del 76 % y con un perfil significativamente diferente ($t=6.2998$, $p(\text{perm})= 0.001$).

Relación entre la posición trófica y la concentración de ácidos grasos esenciales

Los valores de Lípidos Totales encontrados en este estudio para *S. lewini*, *S. californica* y *R. longurio* son más elevados que los reportados por [Pethybridge et al. \(2010\)](#) en varias especies de tiburones de profundidad en Australia. Tanto la concentración de Lípidos Totales como la concentración de ácidos grasos esenciales muestran el mismo patrón (Ver Figuras 11 y 15). *S. lewini* y *R. longurio* presentan los valores más altos sin diferencias significativas entre ellos. Por el contrario *S. californica* muestra los valores más bajos y estadísticamente diferentes a las otras dos especies de tiburón. Según [Pethybridge et al. \(2010\)](#) y [McMeans et al. \(2012\)](#) estos resultados pueden ser explicados por las diferencias en la locomoción y filogenia de estos organismos.

Filogenéticamente, la familia Squatinidae se encuentra muy lejos de las familias Carcharhinidae y Sphyrnidae, quienes son hermanas entre sí y pertenecen al mismo orden ([Amaral et al., 2018](#)). Este hecho quizás muestre estrategias evolutivas diferentes que bien pueden reflejarse en el metabolismo de estos tiburones. Tal es el caso, que *S. californica*, al ser un tiburón más sedentario que puede permanecer inmóvil en el fondo requiere una mayor flotabilidad negativa. La flotabilidad, en los tiburones, está regulada por el hígado. Una forma de conferirle flotabilidad negativa al organismo sería acumulando los lípidos en este órgano ([Ballantyne, 2015](#)). De ahí que la mayor parte de los lípidos presentes en *S. californica* podrían encontrarse en el hígado y no en el músculo, comparado con *R. longurio* y *S. lewini*. Esto explicaría la menor concentración de lípidos y ácidos grasos con respecto a las otras dos especies. Por otra parte, el hecho que *S. californica* consuma presas con mayores valores de ARA y DHA como muestra la Figura 13, puede explicar la selectividad hacia estos ácidos grasos esenciales.

A pesar de los valores bajos encontrados en *S. californica* y discutidos anteriormente, el porcentaje relativo de ácidos grasos esenciales con respecto al total del perfil de ácidos grasos exhibe un patrón diferente (Ver Figura 14). La concentración de ácidos grasos esenciales muestra que *S. californica* presenta valores bajos; sin embargo, el porcentaje relativo de los mismos evidencia que estos son más importantes para este tiburón dado

que estos ácidos grasos están más representados dentro del perfil general en comparación con *S. lewini* y *R. longurio*. Estas diferencias son significativas estadísticamente lo que muestra diferencias en los requerimientos metabólicos entre *S. californica* y las otras dos especies. Sin embargo, aunque *S. californica* presenta una estrategia diferente, la misma pareciera no afectar su condición nutricional según los valores de la razón C:N (Ver Tabla 4), los cuales no presentaron diferencias significativas entre las tres especies de tiburones .

En este estudio no se registró evidencia de retención trófica de ácidos grasos esenciales en ninguno de los casos; lo cual contrasta con [Connelly *et al.* \(2014\)](#) quienes detectaron retención del DHA en la red trófica asociada al bentos en el Océano Ártico; y [Koussoroplis *et al.* \(2011\)](#) quienes encontraron retención de ARA, EPA y DHA en peces lo que demuestra su esencialidad. Dicha retención trófica también se ha observado en los peces asociados a los arrecifes ([Carreón-Palau *et al.*, 2013](#)). Es importante señalar que en los trabajos mencionados los niveles tróficos más altos son peces teleósteos. En contraste con este estudio que tiene a los tiburones como nivel trófico tope. En la trama trófica estudiada los peces presas de los tiburones tienen mayor concentración de ARA, EPA y DHA que los niveles tróficos previos. Sin embargo, esa tendencia se pierde con los tiburones. Todos los FRT estuvieron por debajo de la unidad indicando disminución trófica (Figura 16). Este resultado podría estar dado por los diferentes requerimientos energéticos que tienen los peces cartilaginosos a diferencia de los teleósteos. Sin dejar de vista el estadio ontogenético de los individuos, pues tanto juveniles como adultos presentan retos metabólicos como el crecimiento y la reproducción respectivamente.

En general, *S. californica* presentó los valores más bajos de FRT en todos los casos, lo cual coincide con la baja concentración de lípidos y ácidos grasos esenciales encontrados en esta especie con respecto a las otras dos (Ver Figuras 11 y 15). En contraste, *S. lewini* presentó los valores más cercanos a la unidad y por ende los más elevados de las tres especies de tiburones; y sin embargo su concentración de lípidos, aunque no de forma significativa si fue menor a la encontrada en *R. longurio*. Los posibles requerimientos metabólicos asociados a dichos valores podrían deberse al gasto metabólico asociado a la alta tasa de crecimiento de los tiburones juveniles sin descartar el hecho que esta especie es altamente migratoria. Los valores intermedios de FRT encontrados en *R. longurio* pueden deberse a una posible preparación para el apareamiento y alumbramiento según lo reportado por [Mejía-Salazar \(2007\)](#), dado que la totalidad de los organismos en este estudio son adultos maduros.

Otra posibilidad que podría explicar los valores bajos de FRT es el tejido en el cual se enfocó este estudio. A pesar de que el tejido muscular es considerado una estructura

de almacenamiento, en el caso de los tiburones, el hígado puede acumular hasta el 75 % de lípidos presentes en el organismo (Pethybridge *et al.*, 2014). Este estudio no consideró utilizar tejido hepático para evitar la interferencia de los ácidos grasos de novo presentes en el hígado de los tiburones, dado que los elasmobranquios pueden acortar o elongar los ácidos grasos no-esenciales provenientes de la dieta (McMeans *et al.*, 2012).

A pesar que nuestros resultados demuestran que el tejido muscular puede reflejar la dieta de estos organismos, lo cual coincide con lo reportado por (Beckmann *et al.*, 2013b); es posible que falle en evidenciar la condición nutricional de los tiburones en cuanto a ácidos grasos. Debido a la falta de albúmina o un transportador proteico que mueva los ácidos grasos, los tejidos extrahepáticos utilizan cuerpos cetónicos como fuente energética principal (Ballantyne, 2015); de ahí que el tejido muscular no contenga grandes cantidades de ácidos grasos contrario al resto de vertebrados quienes utilizan los lípidos como fuente primaria de energía en el músculo (Kisia, 2016).

6. Conclusiones

El tiburón martillo, *S. lewini*, mostró una diversidad en su dieta mayor que *S. californica*; sin embargo, ambas especies se pueden considerar como especialistas. Por el contrario, *R. longurio* es generalista. A pesar de que *S. lewini*, *R. longurio* y *S. californica* comparten ciertos ítems presas, se acepta la hipótesis alternativa dado que sus dietas son diferentes lo que muestra partición de los recursos tróficos.

Las elipses bayesianas muestran partición del nicho isotópico entre las tres especies de tiburones por lo cual se acepta la hipótesis alternativa. El grado de partición mostrado por las elipses del nicho isotópico entre *S. lewini* y *R. longurio* fue del 58 %, dicha partición no fue suficiente para detectar una diferencia significativa en su perfil de ácidos grasos. En contraste, *S. californica* mostró un mayor grado de partición con *R. longurio* de 62 % y con *S. lewini* de 76 %. Dichas diferencias se vieron reflejadas en el perfil de ácidos grasos.

S. lewini, *S. californica* y *R. longurio* presentan una disminución trófica con respecto a la base de la red. No se encontró retención en la concentración de ácidos grasos esenciales en el tejido muscular a medida que aumenta el nivel trófico.

El estudio demuestra la complementariedad de las técnicas de contenido estomacal, isótopos estables y ácidos grasos esenciales en el estudio de la conducta alimentaria de los organismos.

El factor de retención trófica de la concentración de los ácidos grasos esenciales en el músculo no coincide con el patrón reportado en teleósteos, al parecer responde más a la historia evolutiva de los condriictios.

La partición de recursos a nivel de porcentaje de ácidos grasos esenciales no es equivalente entre las especies de tiburones; está sujeta a la historia de vida de los organismos más que a las interacciones ecológicas a los que puedan estar sujetos, por tanto, se acepta la hipótesis alternativa.

Bibliografía

- Aguilar-Castro, N. A. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Golfo de California. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Aguilera, O. & D. Rodríguez de Aguilera. 2009. *Elasmobranchii teeth and Teleostei otoliths*. Universidad Francisco de Miranda, Centro de Investigaciones Arqueológicas, Antropológicas y Paleontológicas (CIAAP), <https://fossils.its.uiowa.edu/database/teleost/teleomnu.htm>, nmita neogene marine biota of tropical américa ed^{ón}.
URL <https://fossils.its.uiowa.edu/database/teleost/teleomnu.htm>
- Albo-Puigserver, M., J. Navarro, M. Coll, J. Aguzzi, L. Cardona & R. Sáez-Liante. 2015. Feeding ecology and trophic position of three sympatric demersal chondrichthyans in the northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 524:255–268. doi:10.3354/meps11188.
- Allen, G. R. & D. R. Robertson. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*. 332. Crawford House Press. ISBN 0-8248-1675-7.
- Amaral, C. R., F. Pereira, D. A. Silva, A. Amorim & E. F. de Carvalho. 2018. The mitogenomic phylogeny of the Elasmobranchii (Chondrichthyes). *Mitochondrial DNA Part A*, 29(6):867–878.
- Arregun-Sánchez, F., E. Arcos & E. A. Chávez. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecol. Model.*, 156(2-3):167–183. doi:10.1016/s0304-3800(02)00159-x.
- Arreguín-Sánchez, F., P. del Monte-Luna, J. G. Díaz-Uribe, M. Gorostieta, . A. Chávez & R. Ronzón-Rodríguez. 2007. Trophic model for the ecosystem of La Paz Bay, Southern Baja California Peninsula, Mexico. *Fish. Centre Res. Reports*, 15(6):134–160. ISSN 1198-6727.
- Ballantyne, J. S. 2015. Metabolism of elasmobranchs (Jaws II). p. 395–456. En: *Fish Physiology*, tomo 34. Elsevier. doi:10.1016/b978-0-12-801286-4.00007-1.
- Baum, J., S. Clarke, A. Domingo, M. Ducrocq, A. F. Lamónaca, N. Gaibor, R. Graham, S. Jorgensen, J. E. Kotas & E. Medina. 2013. *Sphyrna lewini*. En: *IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species*.

- Beckmann, C. L., J. G. Mitchell, L. Seuront, D. A. J. Stone & C. Huveneers. 2013a. Experimental evaluation of fatty acid profiles as a technique to determine dietary composition in benthic elasmobranchs. *Physiol. Biochem. Zool.*, 86(2):266–278. doi:10.1086/670758.
- Beckmann, C. L., J. G. Mitchell, D. A. J. Stone & C. Huveneers. 2013b. A controlled feeding experiment investigating the effects of a dietary switch on muscle and liver fatty acid profiles in Port Jackson sharks *Heterodontus portusjacksoni*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 448:10–18.
- Behmer, S. T. & A. Joern. 2008. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States. Am.*, 105(6):1977–1982. ISSN 1091-6490. doi:10.1073/pnas.0711870105.
- Bethea, D. M., J. A. Buckel & J. K. Carlson. 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 268:245–264. doi:10.3354/meps268245.
- Bethea, D. M., J. K. Carlson, L. D. Hollensead, Y. P. Papastamatiou & B. S. Graham. 2011. A comparison of the foraging ecology and bioenergetics of the early life-stages of two sympatric hammerhead sharks. *B. Mar. Sci.*, 87(4):873–889. doi:10.5343/bms.2010.1047.
- Bligh, E. G. & W. J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37(8):911–917. doi:10.1139/o59-099.
- Brown, S. C., J. J. Bizzarro, G. M. Cailliet & D. A. Ebert. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ. Biol. Fish.*, 95(1):3–20.
- Budge, S. M., S. J. Iverson & H. N. Koopman. 2006. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Mar. Mammal Sci.*, 22(4):759–801. doi:10.1111/j.1748-7692.2006.00079.x.
- Budge, S. M., A. M. Springer, S. J. Iverson & G. Sheffield. 2007. Fatty acid biomarkers reveal niche separation in an Arctic benthic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 336:305–309. doi:10.3354/meps336305.
- Carlisle, A. B., S. L. Kim, B. X. Semmens, D. J. Madigan, S. J. Jorgensen, C. R. Perle, S. D. Anderson, T. K. Chapple, P. E. Kanive & B. A. Block. 2012. Using stable isotope analysis to understand the migration and trophic ecology of northeastern Pacific white sharks (*Carcharodon carcharias*). *PLoS One*, 7(2):e30492.

- Carreón-Palau, L., C. C. Parrish, J. A. Del Angel-Rodríguez, H. Pérez-Espana & S. Aguíñiga-García. 2013. Revealing organic carbon sources fueling a coral reef food web in the Gulf of Mexico using stable isotopes and fatty acids. *Limnol. Oceanogr.*, 58(2):593–612. doi:10.4319/lo.2013.58.2.0593.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61(3-4):169–185. doi:10.1016/0304-3800(92)90016-8.
- Clothier, C. R. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. *Fish Bull., Calif. Dept. Nat. Res., Div. Fish and Game*, 79:1–83.
- Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon & J. T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant. Ecol.*, 5(1):3–21. doi:10.1093/jpe/rtr044.
- Conde-Moreno, M. 2009. Ecología trófica del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882), en dos áreas del Pacífico Mexicano. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, p. 131–138. doi:10.2307/3544421.
- Connelly, T. L., D. Deibel & C. C. Parrish. 2014. Trophic interactions in the benthic boundary layer of the Beaufort Sea shelf, Arctic Ocean: combining bulk stable isotope and fatty acid signatures. *Prog. Oceanogr.*, 120:79–92. doi:10.1016/j.pocean.2013.07.032.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56(5):707–717. doi:10.1006/jmsc.1999.0489.
- Criss, R. E. 1999. *Principles of stable isotope distribution*. Oxford University Press on Demand.
- Del Ángel-Rodríguez, J., L. Carreón-Palau & M. O. Arjona-López. 2007. Extracción y cuantificación de lípidos. *Métodos y herramientas analíticas en la evaluación de la biomasa microalgal. México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC La Paz, BC Sur*, p. 47–57.
- Escobar-Sánchez, O., L. A. Abitia-Cárdenas & F. Galván-Magaña. 2006. Food habits of the Pacific angel shark *Squatina californica* in the southern Gulf of California, Mexico. *Cybium*, 30(4):91–97.

- Escobar-Sánchez, O., F. Galván-Magaña & L. Abitia-Cárdenas. 2011. Angel Shark, *Squatina californica* (Ayres, 1859), in the Southern Gulf of California, Mexico. *J. Fish. Aquat. Sci.*, 6(2):141–150. ISSN 1996-0751.
- Estupiñán-Montaño, C., L. G. Cedeño-Figueroa & F. Galván-Magaña. 2009. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834)(Chondrichthyes) en el Pacífico Ecuatoriano. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.*, 44(2):379–386. doi:10.4067/s0718-19572009000200011.
- Fischer, W. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. *Vertebrados*, p. 647–1813.
- Fisk, A. T., K. A. Hobson & R. J. Norstrom. 2001. Influence of chemical and biological factors on trophic transfer of persistent organic pollutants in the Northwater Polynya marine food web. *Environ. Sci. Technol.*, 35(4):732–738. doi:10.1021/es010719m.
- Fox, J. W. & D. A. Vasseur. 2008. Character convergence under competition for nutritionally essential resources. *Am. Nat.*, 172(5):667–680. ISSN 1537-5323. doi:10.1086/591689.
- Garrido, J., A. Pérez-Bilbao & C. J. Benetti. 2011. Biodiversity and conservation of coastal lagoons. En: *Ecosystems Biodiversity*. IntechOpen. doi:10.5772/24934.
- Gitay, H., J. B. Wilson & W. G. Lee. 1996. Species redundancy: a redundant concept? *J. Ecol.*, 84(1):121–124. doi:10.2307/2261706.
- Godbold, J. A., R. Rosenberg & M. Solan. 2009. Species-specific traits rather than resource partitioning mediate diversity effects on resource use. *PloS one*, 4(10):e7423. doi:10.1371/journal.pone.0007423.
- González-Acosta, A. F., G. De la Cruz-Agüero, J. De la Cruz-Agüero & G. Ruiz-Campos. 2005. Seasonal pattern of the fish assemblage of El Conchalito mangrove swamp, La Paz bay, Baja California Sur, Mexico. *Hidrobiológica*, 15(2):205–214.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409):1292–1297. doi:10.1126/science.131.3409.1292.
- Heupel, M. R., J. K. Carlson & C. A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 337:287–297. doi:10.3354/meps337287.

- Heupel, M. R., D. M. Knip, C. A. Simpfendorfer & N. K. Dulvy. 2014. Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Marine Ecology Progress Series*, 495:291–298. doi:10.3354/meps10597.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1):67–77.
- Hussey, N. E., M. A. MacNeil, B. C. McMeans, J. A. Olin, S. F. J. Dudley, G. Cliff, S. P. Wintner, S. T. Fennessy & A. T. Fisk. 2014. Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol. Lett.*, 17(2):239–250.
- Hussey, N. E., M. A. MacNeil, J. A. Olin, B. C. McMeans, M. J. Kinney, D. D. Chapman & A. T. Fisk. 2012. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *J. Fish Biol.*, 80(5):1449–1484. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03251.x.
- Hutchinson, G. E. 1978. An introduction to population ecology. doi:10.2307/3808396.
- Jackson, A. L., R. Inger, A. C. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.*, 80(3):595–602. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- Jaksic, F. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones UC.
- Janse, M., B. Firchau & P. Mohan. 2004. Elasmobranch nutrition, food handling, and feeding techniques. *The elasmobranch husbandry manual: captive care of sharks, rays and their relatives*. Columbus (OH): Ohio Biological Survey, Inc, p. 183–200.
- Jardine, T. D., K. A. Kidd & A. T. Fisk. 2006. Applications, considerations, and sources of uncertainty when using stable isotope analysis in ecotoxicology. *Environ. Sci. Technol.*, 40(24):7501–7511. doi:10.1021/es061263h.
- Kazancı, C. 2007. EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis. *Ecol. Model.*, 208(1):3–8. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.04.031.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.*, 3(2):157–164. doi:10.2307/3235676.
- Kinney, M. J., N. E. Hussey, A. T. Fisk, A. J. Tobin & C. A. Simpfendorfer. 2011. Communal or competitive? Stable isotope analysis provides evidence of resource partitioning within a communal shark nursery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 439:263–276. doi:10.3354/meps09327.

- Kisia, S. M. 2016. *Vertebrates: structures and functions*. 545. CRC Press. doi:10.1201/b10502.
- Klimley, A. P. 1983. Social organization of schools of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith), in the Gulf of California. *California Digital Library*.
- Klimley, A. P. & D. R. Nelson. 1984. Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15(1):45–54. doi:10.1007/bf00310214.
- Kohl, K. D., S. C. P. Coogan & D. Raubenheimer. 2015. Do wild carnivores forage for prey or for nutrients? Evidence for nutrient-specific foraging in vertebrate predators. *BioEssays*, 37(6):701–709. doi:10.1002/bies.201400171.
- Koussoroplis, A. M., A. Bec, M. E. Perga, E. Koutrakis, G. Bourdier & C. Desvillettes. 2011. Fatty acid transfer in the food web of a coastal Mediterranean lagoon: Evidence for high arachidonic acid retention in fish. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 91(3):450–461. doi:10.1016/j.ecss.2010.11.010.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*.- Harper Collins Publishers. *New York*, 654.
- Kreibich, T., W. Hagen & R. Saborowski. 2010. Food utilization of two pelagic crustaceans in the Greenland Sea: *Meganycitiphanes norvegica* (Euphausiacea) and *Hymenodora glacialis* (Decapoda, Caridea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 413:105–115.
- Labropoulou, M. & A. Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *J. Fish Biol.*, 50(2):324–340. doi:10.1111/j.1095-8649.1997.tb01361.x.
- Lande, R., P. J. DeVries & T. R. Walla. 2000. When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos*, 89(3):601–605. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.890320.x.
- Leigh, S. C., Y. Papastamatiou & D. P. German. 2017. The nutritional physiology of sharks. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 27(3):561–585. doi:10.1007/s11160-017-9481-2.
- Lihoreau, M., J. Buhl, M. A. Charleston, G. A. Sword & D. Raubenheimer. 2015. Nutritional ecology beyond the individual: a conceptual framework for integrating nutrition and social interactions. *Ecol. Lett.*, 18(3):273–286. doi:10.1111/ele.12406.

- MacArthur, R. & R. Levins. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 51(6):1207. doi:10.1073/pnas.51.6.1207.
- Malins, D. C. & A. Barone. 1970. Glycerol ether metabolism: regulation of buoyancy in dogfish *Squalus acanthias*. *Science*, 167(3914):79–80.
- Marsh, J. B. & D. B. Weinstein. 1966. Simple charring method for determination of lipids. *J. Lipid Res.*, 7(4):574–576.
- McCutchan Jr, J. H., W. M. Lewis Jr, C. Kendall & C. C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2):378–390. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x.
- McMeans, B. C., M. T. Arts & A. T. Fisk. 2012. Similarity between predator and prey fatty acid profiles is tissue dependent in Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*): implications for diet reconstruction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 429:55–63.
- Mejía-Salazar, L. A. 2007. Biología reproductiva del cazón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882) en el Pacífico Mexicano. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Meyer, L., H. Pethybridge, P. D. Nichols, C. Beckmann & C. Huveneers. 2019. Abiotic and biotic drivers of fatty acid tracers in ecology: a global analysis of chondrichthyan profiles. *Funct. Ecol.*, p. 1–13. doi:10.1111/1365-2435.13328.
- Müller, C. E., A. O. De Silva, J. Small, M. Williamson, X. Wang, A. Morris, S. Katz, M. Gamberg & D. C. G. Muir. 2011. Biomagnification of perfluorinated compounds in a remote terrestrial food chain: lichen–caribou–wolf. *Environ. Sci. Technol.*, 45(20):8665–8673. doi:10.1021/es201353v.
- Mouillot, D., O. Dumay & J. A. Tomasini. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 71(3-4):443–456. doi:10.1016/j.ecss.2006.08.022.
- Munroe, S., L. Meyer & M. Heithaus. 2018. Dietary biomarkers in shark foraging and movement ecology. En: *Shark Research: Emerging Technologies & Applications for the Field and Laboratory*. CRC Press.
- Munroe, S. E. M., C. A. Simpfendorfer & M. R. Heupel. 2013. Defining shark ecological specialisation: concepts, context, and examples. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 24(1):317–331. doi:10.1007/s11160-013-9333-7.

- Navia, A. F., P. A. Mejía-Falla, J. López-García, A. Giraldo & V. H. Cruz-Escalona. 2016. How many trophic roles can elasmobranchs play in a marine tropical network? *Marine and Freshwater Research*, 68(7):1342–1353. doi:10.1071/mf16161.
- Newsome, S. D., C. Martinez del Rio, S. Bearhop & D. L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 5(8):429–436. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[429:anfie]2.0.co;2.
- Odum, P. E. 1985. Fundamentos de ecología. *Nueva Editorial Interamericana SA México*, 422.
- Olenin, S. & J. P. Ducrottoy. 2006. The concept of biotope in marine ecology and coastal management. *Mar. Pollut. Bull.*, 53(1-4):20–29. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.01.003.
- Oxtoby, L. E., L. Horstmann, S. M. Budge, D. M. O'Brien, S. W. Wang, T. Schollmeier & M. J. Wooller. 2017. Resource partitioning between Pacific walrus and bearded seals in the Alaska Arctic and sub-Arctic. *Oecologia*, 184(2):385–398. doi:10.1007/s00442-017-3883-7.
- Papastamatiou, Y. P., B. M. Wetherbee, C. G. Lowe & G. L. Crow. 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 320:239–251. doi:10.3354/meps320239.
- Parnell, A. 2016. *simmr: A Stable Isotope Mixing Model*. R package version 0.3. URL <https://CRAN.R-project.org/package=simmr>
- Parrish, C. C. 2009. Essential fatty acids in aquatic food webs. p. 309–326. En: *Lipids in aquatic ecosystems*. Springer. doi:10.1007/978-0-387-89366-2_13.
- Parrish, C. C. 2013. Lipids in marine ecosystems. *ISRN Oceanography*, 2013. doi:10.5402/2013/604045.
- Peterson, B. J. & B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. S.*, 18(1):293–320. doi:10.1146/annurev.es.18.110187.001453.
- Pethybridge, H., R. Daley, P. Virtue & P. Nichols. 2010. Lipid composition and partitioning of deepwater chondrichthyans: inferences of feeding ecology and distribution. *Mar. Biol.*, 157(6):1367–1384. doi:10.1007/s00227-010-1416-6.

- Pethybridge, H., R. K. Daley & P. D. Nichols. 2011. Diet of demersal sharks and chimaeras inferred by fatty acid profiles and stomach content analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 409(1-2):290–299. doi:10.1016/j.jembe.2011.09.009.
- Pethybridge, H. R., C. C. Parrish, B. D. Bruce, J. W. Young & P. D. Nichols. 2014. Lipid, fatty acid and energy density profiles of white sharks: insights into the feeding ecology and ecophysiology of a complex top predator. *PLoS One*, 9(5). doi:10.1371/journal.pone.0097877.
- Phillips, D. L., R. Inger, S. Bearhop, A. L. Jackson, J. W. Moore, A. C. Parnell, B. X. Semmens & E. J. Ward. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can. J. Zool.*, 92(10):823–835. doi:10.1139/cjz-2014-0127.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3):703–718. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[0703:usitet]2.0.co;2.
- Potter, T. I., H. J. Stannard, A. C. Greenville & C. R. Dickman. 2018. Understanding selective predation: Are energy and nutrients important? *PloS one*, 13(8):1–12. doi:10.1371/journal.pone.0201300.
- R Core Team. 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL <https://www.R-project.org/>
- Ramos, R. & J. González-Solís. 2012. Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Front. Ecol. Environ.*, 10(5):258–266. doi:10.1890/110140.
- Raubenheimer, D., S. J. Simpson & A. H. Tait. 2012. Match and mismatch: conservation physiology, nutritional ecology and the timescales of biological adaptation. *Philos. T. R. Soc. B.*, 367(1596):1628–1646. doi:10.1098/rstb.2012.0007.
- Romero-Caicedo, A. F., F. Galván-Magaña, A. Hernández-Herrera & M. Carrera-Fernández. 2016. Reproductive parameters of the Pacific angel shark *Squatina californica* (Selachii: Squatinidae). *J. Fish Biol.*, 88(4):1430–1440. doi:10.1111/jfb.12920.
- Ruess, L. & D. Müller-Navarra. 2019. Essential Biomolecules in Food Webs. *Front. Ecol. Evol.*, 7:269. doi:10.3389/fevo.2019.00269.

- Saldaña-Ruiz, L. E., O. Sosa-Nishizaki & D. Cartamil. 2017. Historical reconstruction of Gulf of California shark fishery landings and species composition, 1939–2014, in a data-poor fishery context. *Fish. Res.*, 195:116–129. doi:10.1016/j.fishres.2017.07.011.
- Sato, N. & N. Murata. 1988. Membrane lipids. p. 251–259. En: *Methods in enzymology*, tomo 167. Elsevier. doi:10.1016/0076-6879(88)67027-3.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145):27–39. doi:10.1126/science.185.4145.27.
- Simpson, S. J. & D. Raubenheimer. 2012. *The nature of nutrition: a unifying framework from animal adaptation to human obesity*. Princeton university press. doi:10.23943/princeton/9780691145655.001.0001.
- Sánchez, A., G. Rodríguez-Figueroa, E. Shumilin & M. C. Ortiz-Hernández. 2018. Evidence of intense suboxia and anoxia in a tropical bay of the Gulf of California. *Cont. Shelf Res.*, 168:21–27. doi:10.1016/j.csr.2018.09.006.
- Thompson, G. G. & P. C. Withers. 2003. Effect of species richness and relative abundance on the shape of the species accumulation curve. *Austral Ecol.*, 28(4):355–360. doi:10.1046/j.1442-9993.2003.01294.x.
- Tillett, B. J., M. G. Meekan & I. C. Field. 2014. Dietary overlap and partitioning among three sympatric carcharhinid sharks. *Endang. Species Res.*, 25(3):283–293. doi:10.3354/esr00615.
- Tocher, D. R. 2010. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish. *Aquacult. Res.*, 41(5):717–732. doi:10.1111/j.1365-2109.2008.02150.x.
- Torres-Rojas, Y. E., A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña & V. G. Alatorre-Ramírez. 2010. Stomach content analysis of juvenile, scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* captured off the coast of Mazatlán, Mexico. *Aquat. Ecol.*, 44(1):301–308.
- Torres-Rojas, Y. E., F. P. Osuna, A. H. Herrera, F. G. Magaña, S. A. García, H. V. Ortíz & L. Sampson. 2013. Feeding grounds of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in the south-eastern Gulf of California. *Hydrobiologia*, 726(1):81–94. doi:10.1007/s10750-013-1753-9.
- Trejo, A. 2017. Caracterización de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México, como una posible área de crianza del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan

- & Gilbert, 1882). Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Vasseur, D. A. & J. W. Fox. 2011. Adaptive dynamics of competition for nutritionally complementary resources: character convergence, displacement, and parallelism. *Am. Nat.*, 178(4):501–514. doi:10.1086/661896.
- Vaudo, J. J. & M. R. Heithaus. 2011. Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine Ecology Progress Series*, 425:247–260. doi:10.3354/meps08988.
- Vélez-Zuazo, X. & I. Agnarsson. 2011. Shark tales: a molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 58(2):207–217. doi:10.1016/j.ympev.2010.11.018.
- Violle, C., D. R. Nemergut, Z. Pu & L. Jiang. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecol. Lett.*, 14(8):782–787. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x.
- Wereszczuk, A. & A. Zalewski. 2015. Spatial niche segregation of sympatric stone marten and pine marten—avoidance of competition or selection of optimal habitat? *PLoS One*, 10(10):e0139852. doi:10.1371/journal.pone.0139852.
- White, W. T., M. E. Platell & I. C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. *Mar. Biol.*, 144(3):439–448. doi:10.1007/s00227-003-1218-1.

Apéndices

Anexo.

Espectro de tallas

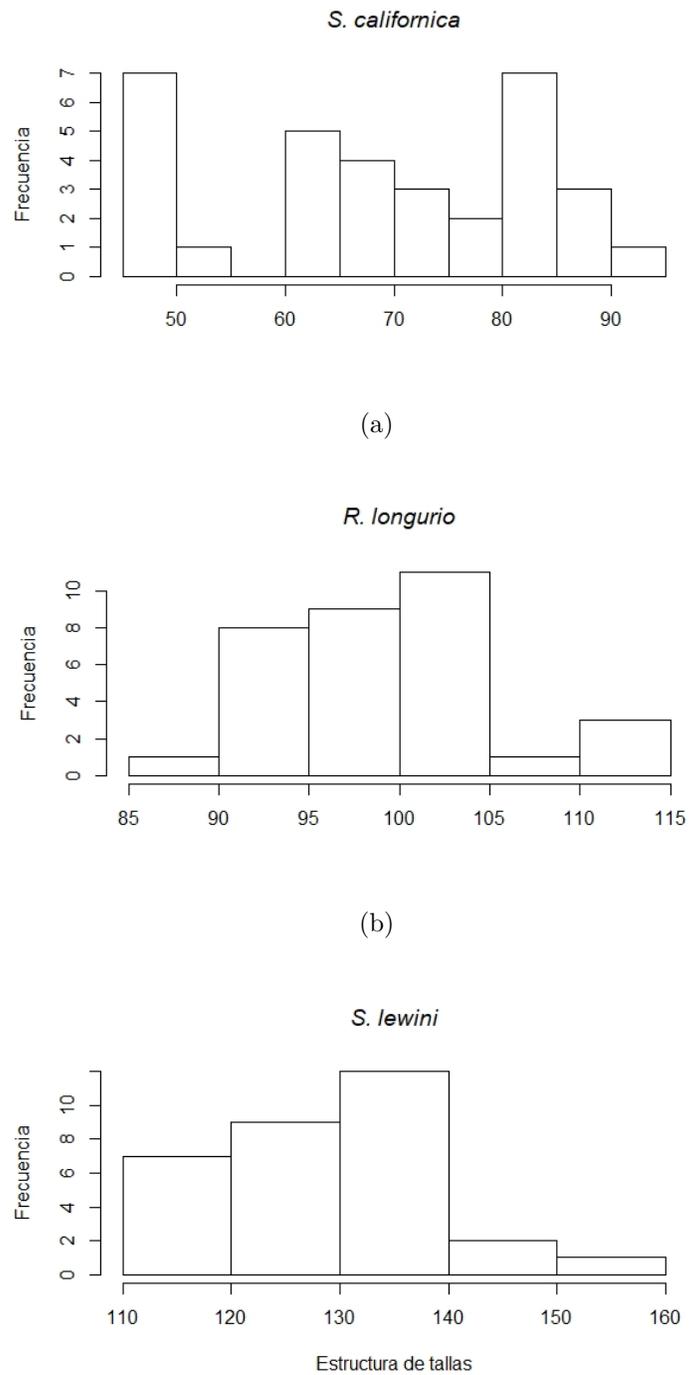


Figura A1. Espectro de tallas de *S. californica* (a), *R. longurio* (b) y *S. lewini* (c).

Índices referentes al contenido estomacal

Tabla B1. Espectro trófico de *R. longurio* expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas

Presas	% FO	N	% N	W	% W	PN_i	PW_i	% IRI	PSIRI	PT
MOLLUSCA										
Argonautidae										
<i>Argonauta</i> spp.	14.29	3.00	9.68	0.02	0.03	39.29	26.56	3.59	4.70	3.2
Mastigoteuthidae										
<i>M. dentata</i>	7.14	4.00	12.90	0.02	0.03	57.14	6.25	2.39	2.26	3.2
CRUSTACEA										
Penaeidae										
<i>L. vannamei</i>	14.29	2.00	6.45	13.33	20.95	75.00	99.64	10.14	12.47	2.52
Munididae										
<i>P. planipes</i>	21.43	3.00	9.68	0.32	0.50	38.10	52.63	5.65	9.72	2.52
Restos Crustáceo	7.14	1.00	3.23	0.01	0.02	50.00	50.00	0.60	3.57	2.52
OSTEICHTHYES										
Batrachoididae										
	21.43	7.00	22.58	0.03	0.05	72.22	45.03	12.56	12.56	3.24
Gerreidae										
	7.14	1.00	3.23	0.68	1.08	100.00	100.00	0.80	7.14	3.24
Ophidiidae										
	7.14	1.00	3.23	0.01	0.02	25.00	33.33	0.60	2.08	3.24
Scombridae										
<i>S. japonicus</i>	14.29	2.00	6.45	46.87	73.65	100.00	100.00	29.65	14.29	3.24
Restos de peces	50.00	7.00	22.58	2.34	3.68	58.33	66.43	34.01	31.19	3.24

Tabla B2. Espectro trófico de *S. lewini* expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas

Presas	% FO	N	% N	W	% W	PN_i	PW_i	% IRI	PSIRI	PT
MOLLUSCA										
Ancistrocheiridae										
<i>A. lesueuri</i>	10.71	9.00	3.00	0.90	0.00	9.65	5.37	0.64	0.80	3.2
Ommastrephidae										
<i>H. pelagica</i>	17.86	7.00	2.33	0.70	0.00	9.54	1.93	0.82	1.02	3.2
<i>O. bartrami</i>	10.71	9.00	3.00	0.90	0.00	16.18	1.09	0.64	0.93	3.2
Mastigoteuthidae										
<i>M. dentata</i>	39.29	37.00	12.33	3.70	0.01	21.01	12.51	9.59	6.58	3.2
Octopoteuthidae										
<i>O. sicula</i>	3.57	3.00	1.00	0.30	0.00	18.75	7.38	0.07	0.47	3.2
Onychoteuthidae										
<i>O. borealijaponica</i>	42.86	36.00	12.00	3.60	0.01	17.50	3.48	10.18	4.50	3.2
CRUSTACEA										
Penaeidae										
<i>L. vannamei</i>	3.57	2.00	0.67	18.92	0.04	18.18	61.31	0.05	1.42	2.52
Squillidae										
<i>S. bigelowi</i>	25.00	16.00	5.33	66.86	0.13	29.68	71.69	2.70	12.67	2.52
Restos Crustaceos	39.29	11.00	3.67	3.79	0.01	11.25	13.22	2.86	4.81	2.52
OSTEICHTHYES										
Achiridae	14.29	7.00	2.33	58.69	0.12	41.07	66.36	0.69	7.67	3.24
Acropomatidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	10.00	1.44	0.02	0.20	3.24
Albulidae	21.43	9.00	3.00	2.93	0.01	18.49	6.55	1.27	2.68	3.24
Batrachoididae	25.00	12.00	4.00	9.03	0.02	25.52	6.61	1.99	4.02	3.24
Bregmacerotidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	3.33	1.71	0.02	0.09	3.24
Carangidae	7.14	2.00	0.67	1.36	0.00	21.67	8.80	0.09	1.09	3.24
Coninúa en la próxima página										

Tabla B2. Espectro trófico de *S. lewini* expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas

Presas	% FO	N	% N	W	% W	PN_i	PW_i	% IRI	PSIRI	PT
OSTEICHTHYES										
Carapidae	14.29	10.00	3.33	3.03	0.01	25.00	7.83	0.94	2.35	3.24
Centropomidae	3.57	2.00	0.67	0.20	0.00	11.11	0.72	0.05	0.21	3.24
Clupeidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	9.09	0.32	0.02	0.17	3.24
Congridae	14.29	4.00	1.33	3.84	0.01	15.36	8.02	0.38	1.67	3.24
Cottidae	7.14	2.00	0.67	0.20	0.00	7.92	1.02	0.09	0.32	3.24
Cynoglossidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	3.33	1.71	0.02	0.09	3.24
Engraulidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	9.09	0.32	0.02	0.17	3.24
Hemiramphidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	3.85	0.46	0.02	0.08	3.24
Muraenidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	10.00	1.44	0.02	0.20	3.24
Myctophidae	7.14	3.00	1.00	0.30	0.00	7.87	0.30	0.14	0.29	3.24
Notosudidae	7.14	3.00	1.00	0.40	0.00	26.25	2.82	0.14	1.04	3.24
Ophichthidae	3.57	1.00	0.33	16.07	0.03	33.33	55.29	0.03	1.58	3.24
Ophidiidae	10.71	5.00	1.67	34814.03	70.04	24.34	75.05	15.20	5.32	3.24
Scombridae										
<i>S. japonicus</i>	7.14	2.00	0.67	93.42	0.19	6.02	85.92	0.12	3.28	3.24
Sciaenidae	10.71	5.00	1.67	14476.20	29.13	26.98	10.55	6.53	2.01	3.24
Serranidae	3.57	1.00	0.33	0.10	0.00	3.70	0.22	0.02	0.07	3.24
Synodontidae	3.57	1.00	0.33	26.88	0.05	25.00	98.90	0.03	2.21	3.24
Restos Peces	71.43	94.00	31.33	95.93	0.19	41.73	43.98	44.56	30.61	3.24

Tabla B3. Espectro trófico de *S. californica* expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente) , Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas

Presas	% FO	N	% N	W	% W	PN_i	PW_i	% IRI	PSIRI	PT
CRUSTACEA										
Squillidae										
<i>S. bigelowi</i>	6.25	1.00	4.17	1.00	0.77	50.00	6.67	0.66	1.77	2.52
OSTEICHTHYES										
Acropomatidae	6.25	1.00	4.17	0.13	0.10	33.33	2.76	0.57	1.13	3.24
Albulidae	12.50	2.00	8.33	61.14	47.09	50.00	96.43	14.83	9.15	3.24
Carapidae	6.25	1.00	4.17	0.13	0.10	33.33	2.76	0.57	1.13	3.24
Congridae	6.25	1.00	4.17	2.83	2.18	50.00	6.91	0.85	1.78	3.24
Cynoglossidae	6.25	1.00	4.17	0.13	0.10	100.00	100.00	0.57	6.25	3.24
Engraulidae	12.50	2.00	8.33	3.04	2.34	100.00	100.00	2.86	12.50	3.24
Muraenidae	6.25	1.00	4.17	0.14	0.11	100.00	100.00	0.57	6.25	3.24
Scombridae										
<i>S. japonicus</i>	6.25	1.00	4.17	9.97	7.68	100.00	100.00	1.58	6.25	3.24
Synodontidae	6.25	1.00	4.17	38.12	29.36	50.00	93.09	4.49	4.47	3.24
Restos de peces	56.25	12.00	50.00	13.21	10.18	87.04	88.33	72.45	49.32	3.24