



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**CAMBIOS TRÓFICOS DURANTE EL
DESARROLLO ONTOGÉNICO DEL TIBURÓN
MARTILLO *Sphyrna lewini* (GRIFFITH y SMITH
1834) EN EL GOLFO DE TEHUANTEPEC,
MÉXICO**

TESIS

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

PRESENTA

FRANKLIN GARCIA FERNANDEZ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 09 del mes de Mayo del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"CAMBIOS TRÓFICOS DURANTE EL DESARROLLO ONTOGÉNICO DEL TIBURÓN MARTILLO
***Sphyrna lewini* (GRIFFITH y SMITH 1834) EN EL GOLFO DE TEHUANTEPEC, MÉXICO"**

Presentada por el alumno:

GARCÍA
Apellido paterno

FERNÁNDEZ
materno

FRANKLIN
nombre(s)

Con registro:

B	1	6	0	7	7	8
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis

DR. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN
2º. Director de Tesis

DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS

DR. ARTURO TRIPP VALDEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCION



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 30 del mes de Mayo del año 2018
El (la) que suscribe BIÓL. FRANKLIN GARCÍA FERNÁNDEZ Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro B160778 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA Y DR. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN
y cede los derechos del trabajo titulado:
"CAMBIOS TRÓFICOS DURANTE EL DESARROLLO ONTOGÉNICO DEL TIBURÓN MARTILLO
Sphyrna lewini (GRIFFITH y SMITH 1834) EN EL GOLFO DE TEHUANTEPEC, MÉXICO"
al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: biolfranklin@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - elofe7@gmail.com
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


BIÓL. FRANKLIN GARCÍA FERNÁNDEZ

Nombre y firma del alumno

Agradecimientos

A Taimi Fernández Pérez y Francisco García Caballero por juntar parte de sus vidas para regalarme una maravillosa. Sin ustedes nada con ustedes todo.

A Tomás, mi segundo padre.

A David mi hermanazo.

Felipe GRACIAS ETERNAMENTE por todo su apoyo, por toda su confianza, por estar ahí siempre.

Gracias Fernando por todas tus sugerencias y acertadas indicaciones y por tan buenas clases.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas y al Instituto politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) por estos dos años llenos de experiencias y nuevo conocimiento.

Al laboratorio de Biogeoquímica de Isótopos Estables del Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (IACT) por acogerme en sus instalaciones. Gracias Antonio Delgado y Arsenio Granados por su enorme apoyo.

Al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado para mi formación como joven investigador.

¡Viva México!

Índice	
Lista de figuras	I
Lista de Tablas	II
Glosario	III
Resumen	V
Abstract	VI
Introducción.....	1
Antecedentes	4
Justificación.....	7
Objetivo general	8
Objetivos específicos	8
Materiales y Métodos	8
Descripción área de estudio	8
Trabajo de campo.....	10
Análisis de isótopos estables.....	11
Trabajo de gabinete.....	12
Resultados	13
Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios ontogénicos.....	13
Valores $\delta^{13}\text{C}$ por sexos y estadios ontogénicos.....	16
Nivel trófico por sexos y estadios ontogénicos.....	18
Discusión.....	19
Variación del $\delta^{15}\text{N}$ durante la ontogenia	23
Variación del $\delta^{15}\text{N}$ ente sexos	29
Variación del $\delta^{13}\text{C}$ durante la ontogenia	30
Variación del $\delta^{13}\text{C}$ ente sexos.....	32
Nivel Trófico.....	34
Conclusiones.....	36

Recomendaciones.....	36
Referencias	37

Lista de figuras

- Figura 1. Área de estudio, Golfo de Tehuantepec y Campamento pesquero en la Ensenada de Chipehua, Oaxaca.....8
- Figura 2. Obtención del tejido de la vértebra para análisis isotópico utilizando un microtaladro.....11
- Figura 3. Valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ medido a determinadas distancias del foco de vértebras de hembras de *S. lewini* capturadas en el Golfo de Tehuantepec (neonato (2); juvenil (4) y juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Las letras diferentes indican diferencias significativas.....14
- Figura 4. Valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ medido a determinadas distancias del foco de vértebras de machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec (neonato (2); juvenil (4) Juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Las letras diferentes indican diferencias significativas.....14
- Figura 5. Valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ medido a determinadas distancias del foco en vértebras de hembras y machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec (neonato (2); juvenil (4), Juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Los asteriscos señalan diferencias significativas entre sexos en cada estadio.....15
- Figura 6. Valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ medido a determinadas distancias del foco en vértebras de hembras de *S. lewini* capturadas en el Golfo de Tehuantepec, México (neonato (2); juvenil (4), juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)).....17
- Figura 7. Valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ medido a determinadas distancias del foco en vértebras de machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec, México (neonato (2); juvenil (4) y juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Las letras diferentes indican diferencias significativas.....17
- Figura 8. Valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ medido a determinadas distancias del foco en vértebras de hembras y machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec, México (neonato (2); juvenil (4) y juvenil preadulto (6) y adulto (8

y 10)). Los asteriscos señalan diferencias significativas entre sexos por estadio.....18

Figura 9. Variación del nivel trófico en hembras y machos de *S. lewini* capturados en el golfo de Tehuantepec, conforme transitaban por diferentes estadios ontogénicos (neonato (2); juvenil (4), juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)).....19

Figura 10. Distribución espacial de los valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$) promedio de las especies de copépodos planctónicos analizadas. Tomado de López-Ibarra (2008).....27

Lista de Tablas

Tabla 1. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por estadios ontogénicos medidos en vértebras de tiburón martillo *S. lewini* hembras capturadas durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México..... 13

Tabla 2. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por estadios ontogénicos medidos en vertebras de tiburón martillo *S. lewini* machos capturados durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México..... 13

Tabla 3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ por estadios ontogénicos medidos en vertebras de tiburón martillo *S. lewini* hembras capturadas durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México..... 16

Tabla 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ por estadios ontogénicos medidos en vertebras de tiburón martillo *S. lewini* machos capturados durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México..... 16

Glosario

(δ) Delta. Notación adoptada para expresar diferencias relativas en las razones de isótopos entre una muestra y un estándar. Se expresa en unidades de partes por mil (‰).

$\delta^{13}\text{C}$. Diferencia expresada en partes por mil entre el contenido de ^{13}C de una muestra con respecto al del estándar Pee Dee Belemnite.

$\delta^{15}\text{N}$. Diferencia expresada en partes por mil entre el contenido de ^{15}N de una muestra con respecto al del estándar nitrógeno atmosférico.

Desnitrificación. Proceso microbiano mediante el cual se realiza la reducción de nitratos para la producción de N molecular (N_2).

Enriquecimiento isotópico. Término empleado para describir la cantidad de un determinado isótopo (^{15}N o ^{13}C) con respecto a una cantidad previa. Una sustancia enriquecida en ^{15}N o ^{13}C estará disminuida isotópicamente en ^{14}N y en ^{12}C respectivamente.

Factor de discriminación: Diferencia entre los valores isotópicos del consumidor y su dieta.

Fraccionamiento isotópico. Aumento en la concentración de un isótopo estable que se presenta en un consumidor respecto a su presa, resultado de una discriminación metabólica hacia el isótopo pesado.

Isótopo. Átomo de un mismo elemento con igual número de protones ($Z+$) y electrones ($e-$) pero diferente número de neutrones (N).

Isótopo estable o pesado. Es un isótopo que posee gran energía de enlace que no permite que el núcleo sea separado en sus partículas individuales, y a la razón $N/Z+$ que debe ser aproximadamente inferior a 1-1.5.

Migración. Patrón conductual en el que un conjunto de organismos se desplaza periódicamente de una zona a otra con propósitos alimentarios o reproductivos.

Nivel trófico. Posición o categoría en la que se clasifica un determinado organismo dentro de la cadena trófica; dicha posición está dada de acuerdo a la manera en la cual obtiene su materia y energía.

Productividad primaria. Esta se mide por el crecimiento y la reproducción de algas y otras plantas. Este desarrollo es el resultado de una combinación de recursos disponibles, luz y temperatura, los cuales forman parte de condiciones locales. La producción primaria es solo la primera de las varias etapas por las que pasa la transformación de los nutrientes y el dióxido de carbono en los elementos constitutivos de células vivas. Este tipo de productividad se mide en gramos de carbono por unidad de área, por unidad de tiempo.

Tasa de recambio isotópico. Periodo en el que las concentraciones isotópicas de un tejido reflejan la señal isotópica de una dieta. Los tejidos con una tasa de recambio isotópica rápida reflejarán una dieta reciente mientras que aquellos tejidos con una tasa de recambio lenta reflejarán una dieta promedio de largos periodos de tiempo.

Resumen

Los elasmobranquios frecuentemente presentan cambios de dieta durante el desarrollo ontogénico, los cuales incluyen cambios en el hábitat a lo largo de las diferentes etapas de vida (neonato, juvenil y adulto). Estos cambios pueden resultar en segregación trófica por sexo y/o estado de madurez. El conocer aspectos de su biología en especies amenazadas y de importancia comercial es útil para el desarrollo de estrategias de conservación o regulación pesquera. En este sentido, se analizaron los cambios tróficos del tiburón martillo *Sphyrna lewini* durante el desarrollo ontogénico, utilizando la composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) en vértebras. La especie *S. lewini*, es una de las especies de tiburones martillo más capturadas en las pesquerías de elasmobranquios en el Golfo de Tehuantepec, México. Este tiburón está clasificado como en peligro por la UICN. Las muestras se obtuvieron en el campamento pesquero Chipehua, Oaxaca durante 2004 a 2006. Se efectuaron perforaciones de las vértebras desde el foco hacia el borde de la vértebra en diferentes anillos de crecimiento para considerar los estadios de neonato hacia el adulto. Los valores más elevados en $\delta^{15}\text{N}$ en ambos sexos se presentaron en el estadio de neonato (14.1‰ en hembras y 13.8‰ en machos); mientras que los más bajos fueron en adultos (12.9‰ hembras y 12.7‰ machos). Se observó una tendencia al decrecimiento del $\delta^{15}\text{N}$ conforme el organismo pasó por los diferentes estadios ontogénicos desde neonato hasta adulto. Con respecto al $\delta^{13}\text{C}$, los valores promedio variaron poco entre estadios en ambos sexos. Este valor fue mayor en las hembras (-14.8 a -11.9‰) que en machos (-14.0 a -12.2‰). Para ambos sexos el $\delta^{13}\text{C}$ mostró tendencia a disminuir conforme el organismo avanzó en el desarrollo ontogénico. El nivel trófico estimado fue el mismo en todos los estadios. Por otro lado las hembras presentaron un valor de nivel trófico ligeramente superior en todos los estadios. Las tendencias decrecientes del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ sugieren cambios en la dieta a medida que avanzan en el desarrollo ontogénico. También indican un posible desplazamiento desde una zona con menor productividad primaria a otra donde es más elevada, probablemente desde la zona costera a la oceánica. Se observó que las hembras juveniles pueden iniciar este desplazamiento antes que los machos.

Abstract

Elasmobranchs frequently present dietary changes during ontogenetic development, which include habitat changes in different stages of life (neonate, juvenile and adults). These changes can result in trophic segregation by sex and / or maturity. Their aspects of their biology as variation pattern of these changes in threatened and commercial species is useful for development of conservation strategies or fisheries regulation. Considering this, trophic changes of the hammerhead shark *Sphyrna lewini* were analyzed during ontogenetic development using isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in vertebrae.. The species *S. lewini*, is one of the most captured species in the elasmobranch fisheries in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. This shark is classified as endangered by IUCN. The samples were obtained in the fishing camp Chipehua, Oaxaca during 2004 to 2006. Perforations were made from the focus towards the edge of the vertebra in different group rings growth, to consider the neonate stages towards the adults. The highest $\delta^{15}\text{N}$ values in both sexes were presented in neonate stage (14.1 ‰ females and 13.8 ‰ males) and the lowest values in adults (12.9 ‰ females and 12.7 ‰ males). A tendency to decrease of $\delta^{15}\text{N}$ was observed as the organism passed through the different ontogenetic stages from neonate to adult. The average values of $\delta^{13}\text{C}$ changed little between stages in both sexes. This value was higher in females (-14.8 to -11.97 ‰) than males (-14.0 to -12.2 ‰). For both sexes the $\delta^{13}\text{C}$ showed a tendency to decrease as the organism advanced in the ontogenetic development. The estimated trophic level was the same in all stages. On the other hand, females presented a slightly higher trophic level value in all stages. The decreasing trends of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ suggest changes in the diet as the ontogenetic development progressed. They also indicate a possible displacement from an area with lower primary productivity to one where it is higher, probably from the coastal zone to the oceanic one. It was observed that juvenile females can initiate this displacement earlier than males.

Introducción

Los cambios en la dieta y el uso del hábitat durante la ontogenia son eventos generalizados en la naturaleza (Morris, 2003). Con frecuencia reflejan un cambio de estrategia en el estadio juvenil para maximizar el crecimiento y la supervivencia; mientras que en los adultos se relaciona a menudo con la reproducción (Grubbs, 2010). Tradicionalmente estudiar especies pelágicas a través de su ontogenia ha sido difícil debido a la conducta migratoria de las mismas y a la limitada accesibilidad a sus hábitats. Esto ha dejado vacíos de información o un conocimiento limitado de la historia de vida de muchas especies (Hazen *et al.*, 2012).

Esta falta de información acerca de la historia de vida temprana y los posibles cambios ontogénicos pueden llegar a ser motivo de preocupación. La supervivencia y el reclutamiento de los juveniles es vital para el mantenimiento de la salud de las poblaciones y la perdurabilidad de las especies marinas incluyendo a los elasmobranquios (Grubbs, 2010 y Cortez, 2002).

El tiburón martillo común *Sphyrna lewini* ocupa una amplia distribución circumglobal, encontrándose en mares templados y cálidos. En el Pacífico oriental se distribuye desde el sur de California hasta el Ecuador (Compagno, 1984). Se ha estimado que su población declinó en más de un 75% en las últimas décadas del siglo pasado (Baum *et al.*, 2003; UICN, 2007; Camhi *et al.*, 2008; Ferretti *et al.*, 2010).

Este tiburón ha sido tradicionalmente capturado en grandes cantidades, tanto por la pesca industrial como por las de escala menor (Stevens, 2000; IUCN, 2007). Su carne, piel, el aceite de su hígado y en especial sus aletas se comercializan de forma exitosa en el mercado internacional (FAO, 2000; UICN, 2007).

En regiones de México como el golfo de Tehuantepec (GT), en los estados de Oaxaca y Chiapas, la pesca artesanal de elasmobranquios se realiza de forma intensiva. Una de las especies más capturadas es *S. lewini*, la cual también figura dentro del apéndice II de CITES (convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres).

Aspectos característicos de los elasmobranquios como, prolongado tiempo de maduración sexual, baja fecundidad y prolongados periodos de gestación, los hacen vulnerables a la sobreexplotación (Jennings *et al.*, 2005 Camhi, 1998; Camhi *et al.*, 2009). Por todas estas razones, *S. lewini* está clasificada actualmente en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como “en peligro” (UICN, 2010).

La vulnerabilidad de los elasmobranquios a la sobre explotación, el declive a nivel mundial de sus poblaciones y su importancia como depredadores tope, ha motivado la investigación de varios aspectos biológicos (Dulvy *et al.*, 2008; Ferretti *et al.*, 2010; Heithaus *et al.*, 2008). La obtención de esta información es vital para su conservación y manejo (Saïdi *et al.*, 2009, Knipp *et al.*, 2010; Speed *et al.*, 2010). El estudio de ecología trófica y posibles cambios de hábitat durante la ontogenia de las especies pelágicas han constituido una de estas tareas prioritarias.

La mayoría de los estudios sobre ecología trófica en los tiburones se ha basado en los análisis de contenido estomacal (ACE) (p. e. Weatherbee y Cortes 2004). La identificación de cambios tróficos en los elasmobranquios involucra el muestreo de cientos de individuos de varios estadios de madurez y donde cada uno representa solo un dato puntual en el tiempo (Cortes, 1997). Por otro lado, no es posible obtener un historial trófico individual (ontogenia) debido a la limitación temporal del ACE (Cortes, 1997; 1999). En este sentido el análisis de isótopos estables (AIE) constituye una alternativa al ACE tradicional para estimar posibles cambios en la alimentación y el hábitat durante la ontogenia.

El AIE ha sido empleado para estudiar los movimientos y las relaciones tróficas de los organismos en los ecosistemas acuáticos incluyendo a los tiburones (Hussey *et al.*, 2012). Esta aproximación se basa en el principio de que los tejidos de los depredadores reflejan la composición isotópica (carbono y nitrógeno) de sus presas (DeNiro y Epstein 1978; Peterson y Fry 1987). Esto se debe a que ambos isótopos experimentan procesos de fraccionamiento (enriquecimiento) a medida que transitan entre niveles tróficos donde los depredadores muestran valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ más altos que los de sus presas a razones predecibles (Owens, 1987). Aunque esta técnica no permite

identificar (taxonómicamente) las especies consumidas, es posible estimar el nivel trófico de los organismos dado que el valor del $\delta^{15}\text{N}$ aumenta progresivamente desde la base de la red trófica hasta los depredadores tope (Post, 2002). Este valor de $\delta^{15}\text{N}$ incrementa usualmente en un intervalo de 2 a 4‰ (DeNiro y Epstein 1978, Post 2002).

Por otro lado, el $\delta^{13}\text{C}$ es usado para identificar la o las fuentes de productividad primaria en una red trófica. A diferencia del $\delta^{15}\text{N}$, el valor del $\delta^{13}\text{C}$ presenta un ligero ($\sim 0.5\text{-}1\text{‰}$) o ningún incremento entre niveles tróficos. En particular aporta información acerca de las variaciones entre distintos ambientes marino/dulceacuícola, costero/oceánico, pelágico/costero donde se alimentan los consumidores (France, 1995; Hobson *et al.*, 1997). En estos ambientes las diferencias en el valor de $\delta^{13}\text{C}$ responden a los siguientes factores como: (1) La concentración y composición isotópica del CO_2 disuelto que varía latitudinalmente en función de la temperatura (Rau *et al.*, 1992; Goericke y Fry, 1994), (2) La composición de las presas y la tasa de crecimiento del fitoplancton (Pancost *et al.*, 1997), (3) El aporte de carbono al sistema por parte de macrofitas bentónicas en la zona costera las cuales están enriquecidas en ^{13}C en comparación con el fitoplancton de la zona oceánica (France, 1995).

En los organismos algunas estructuras como los otolitos, vibrisas, barbas de cetáceos, vértebras, dientes, etc. están constituidas por una precipitación de tejido en intervalos discretos como capas o anillos. El análisis de la variación en la composición isotópica (carbono y nitrógeno) a través de estas capas o anillos puede ser útil para detectar cambios en la dieta, nivel trófico y hábitat de los organismos (Høie *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2005; Elorriaga-Verplancken, 2009; Carlisle, 2014; López-Alvirde, 2014).

El cartílago que constituye la vértebra en tiburones retiene la firma isotópica del periodo en que se forma una banda de crecimiento en la vértebra. Esto permite obtener una serie de tiempo continua de información sobre el ambiente y la alimentación del organismo. Varios estudios en tiburones han evidenciado la efectividad del uso de esta estructura para examinar cambios tróficos y de hábitat durante la ontogenia (Estrada *et al.* 2006; Carlisle *et al.*, 2012, 2014; Lóor-Andrade *et al.*, 2015).

En este ámbito y con el interés de investigar cambios en la alimentación y de hábitat durante la ontogenia de *S. lewini* en el GT, se estudiará la composición isotópica de nitrógeno y carbono ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) en los anillos de crecimiento de sus vertebras.

Antecedentes

La especie *S. lewini* presenta una cabeza comprimida dorso-ventralmente y expandida lateralmente, dando la forma semejante a un martillo típica de los tiburones de la familia (Sphyrnidae). El borde anterior de la cabeza es ligeramente arqueado y con una conspicua hendidura en el punto medio. No presenta espiráculos. La boca está en posición ventral y es notablemente arqueada. La primera aleta dorsal es curva en su margen posterior, con su origen a la misma altura o ligeramente por detrás de la axila de las aletas pectorales. El extremo posterior libre de la primera aleta dorsal está por delante de la inserción de las aletas pélvicas. La segunda aleta dorsal es más pequeña y con el extremo posterior libre largo (casi dos veces la altura de la segunda aleta dorsal) y extendiéndose hasta casi el origen de lóbulo dorsal de la aleta caudal. El margen posterior de las aletas pélvicas es relativamente recto y acentuadamente curvo en la aleta anal. Los dentículos imbricados, en individuos juveniles normalmente con tres crestas y en ejemplares de mayor tamaño con cuatro o cinco. *S. lewini* podría alcanzar tallas de hasta 370-420 cm (Compagno, 1984).

Esta especie habita principalmente en ambientes neríticos, y en las proximidades de islas oceánicas y montes submarinos (Klimley y Nelson 1981, 1984; Arauz y Antoniou 2006; Sibaja-Cordero 2008; Vaske Júnior *et al.*, 2009; Hearn *et al.*, 2010; Bessudo *et al.*, 2011a,b). Sin embargo, puede encontrarse en el ambiente oceánico, en zonas alejadas de tierra (Ketchum *et al.*, 2009; Bessudo *et al.*, 2011b).

Las preferencias de hábitat de esta especie difieren dependiendo de la edad o grado de desarrollo. Los neonatos y juveniles de tamaño pequeño habitan fundamentalmente en áreas próximas a la costa (Clarke 1971; Holland *et al.*,

1993; Gadig *et al.*, 2002; Vooren *et al.*, 2005; Adams y Paperno 2007; Harry *et al.*, 2011).

Los juveniles de mayor tamaño se encuentran con más frecuencia sobre la plataforma (Vooren *et al.*, 2005; Kotas 2009; Harry *et al.*, 2011). Según (Klimley 1983, 1987). Aparentemente esta transición se daría más temprano en las hembras que en los machos. Por otro lado, los adultos ocupan regiones próximas al talud y aguas oceánicas, aunque incursionan en aguas de la plataforma y costeras durante ciertas fases del ciclo reproductivo (p. e. Clarke 1971; Vooren *et al.*, 2005).

La especie *S. lewini* es una especie vivípara placentaria (Bejarano, 2007). El período de gestación aparentemente presenta cierta variación tanto entre regiones como entre estudios. En el Pacífico noreste el período de gestación ha sido estimado entre 10 y 11 meses, produciéndose el parto entre mayo y julio en el golfo de California (Torres-Huerta *et al.*, 2008) y litoral de Michoacán, México (Anislado 2000) y entre julio y agosto sobre las costas mexicanas de Salina Cruz (Bejarano 2007; Alejo-Plata *et al.*, 2007).

Es una especie gregaria capaz de formar cardúmenes de cientos de ejemplares, aunque también forma grupos pequeños (10-50) y a menudo también se observan individuos solitarios (Clarke 1971; Klimley y Nelson 1981, 1984). Este tipo de agregaciones también ha sido advertido en la cercanía de islas oceánicas (Hearn *et al.*, 2010; Bessudo *et al.*, 2011a).

La dieta de *S. lewini* ha sido estudiada en el Océano Pacífico (Aguilar 2003, 2011; Torres-Rojas *et al.*, 2006, 2010; Zanella *et al.*, 2010; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009; Stevens 1984; Stevens y Lyle 1989; Simpfendorfer y Milward 1993; Clarke 1971; Bush y Holland 2002; Bush 2003). Estos estudios indicaron que la dieta de *S. lewini* se compone principalmente por cefalópodos, peces óseos, y en menor medida de crustáceos. La importancia relativa de cefalópodos y peces óseos varía entre estudios. Diferentes estudios refieren a una mayor contribución de los cefalópodos a la dieta (Klimley 1983; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009; Vaske Júnior *et al.*, 2009; Zanella *et al.*, 2010). Por otro lado, otros trabajos indicaron un mayor consumo de peces óseos (Clarke 1971; Bass *et*

al., 1975; Stevens y Lyle 1989; Cortés 1999; de Bruyn *et al.*, 2005; Torres-Rojas *et al.*, 2006).

Varios estudios han señalado diferencias en la dieta entre adultos y juveniles de *S. lewini* (Clarke 1971; Klimley 1983, 1987; Smale y Clif 1998; de Bruyn *et al.*, 2005; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009; Aguilar 2011). Estas diferencias han sido también observadas entre sexos (Klimley 1987; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009; Zanella *et al.*, 2010). Clarke (1971) observó que la dieta de neonatos en la Bahía de Kaneohe, Hawái, estaba constituida principalmente de crustáceos y peces bentónicos de arrecife, mientras que los adultos presentaban restos de cefalópodos y peces óseos. Vaske-Júnior *et al.* (2009) analizaron el contenido estomacal de individuos juveniles en el Noreste de Brasil, sugirieron que los mismos realizarían desplazamientos frecuentes entre aguas someras y profundas para alimentarse.

La preferencia por crustáceos y especies de peces y moluscos bentónicos en la dieta de los neonatos y juveniles de *S. lewini* ha sido indicada en varios estudios (Clarke 1971 Hawaii; Simpfendorfer y Milward 1993, Australia; Aguilar 2003 y Torres-Rojas *et al.*, 2006, GC; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009, Pacífico Ecuatoriano). Sin embargo, a medida que crecen y se alejan de las costas, la dieta se compone principalmente de especies epipelágicas de calamares y peces óseos (Clarke 1971; Klimley 1983, 1987).

Los hábitos alimentarios de *S. lewini* aparentan mostrar una gran dependencia con las distintas etapas del ciclo de vida de la especie, así como con las diferentes regiones geográficas en las que ha sido estudiada. Algunos investigadores han caracterizado a esta especie como un depredador generalista y oportunista poco selectivo, con una dieta determinada principalmente por las presas más abundantes y accesibles en las regiones donde se estudiado como es el GC (Klimley 1983; Torres-Rojas *et al.*, 2006; Aguilar 2011).

Aguilar-Castro (2003), estudió la ecología trófica de juveniles de *S. lewini* en el sur del Golfo de California (GC). Los juveniles presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ mayores en relación con dos individuos adultos. El autor mencionó no

haber observado diferencia en los valores isotópicos por sexos entre los juveniles. Lo que indicó es que se mantienen agrupados en áreas específicas en busca de alimento. Por otro lado, reportó que existieron diferencias del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los juveniles y a las hembras adultas.

Torres-Rojas (2006) no encontró diferencias en la alimentación entre sexos de individuos juveniles de *S. lewini* en el GC; sin embargo se observó un aumento del $\delta^{15}\text{N}$ a conforme aumentaba la talla de los organismos.

Lloor-Andrade *et al.* (2015) al estudiar el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en anillos de vértebras, concluyeron que *S. lewini* presenta segregación sexual en el Pacífico Ecuatoriano. Las hembras de mayor tamaño se encuentran hacia zonas oceánicas. De acuerdo a la tendencia del $\delta^{13}\text{C}$ registrada en la vértebra, algunos individuos se alejaron de la costa en sus últimas etapas de vida, mientras que otros mantuvieron valores isotópicos que sugerían poco desplazamiento con respecto a la zona costera.

Justificación

Obtener información sobre la biología de los recursos pesqueros resulta imprescindible para su manejo y conservación. Particularmente en aquellas especies donde está amenazada la sostenibilidad de sus poblaciones como *S. lewini*. La misma está reconocida globalmente como “en peligro” en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza como “en peligro”, por la magnitud de sus capturas y la reducción de sus poblaciones (UICN, 2010).

Esta es una especie de la cual se conoce que migra y cambia de hábitats a través de su ciclo de vida. Esta conducta produce notables cambios en la ecología trófica de la especie como segregaciones de tipo espacial y sexual. Sin embargo, es escasa la información de estos cambios relacionados al desarrollo ontogénico a nivel individual.

En este sentido se buscó mediante la utilización del AIE aportar nueva información sobre el o los patrones de variación de la alimentación, nivel trófico

y cambio de hábitat durante la ontogenia de *S. lewini* en el Golfo de Tehuantepec.

Objetivo general

Analizar la dinámica trófica durante la ontogenia de *Sphyrna lewini*, mediante el análisis de la composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) en vértebras

Objetivos específicos

- Analizar cambios en la alimentación y la posición trófica de *S. lewini* durante la ontogenia y por sexos, con base en $\delta^{15}\text{N}$
- Analizar cambios en el hábitat de alimentación de *S. lewini* durante la ontogenia y por sexos, con base en $\delta^{13}\text{C}$

Materiales y Métodos

Descripción área de estudio

El Golfo de Tehuantepec (Fig.1) es una región de aproximadamente 125,000 km² delimitada al sur por los 12°N, al norte por la costa mexicana, entre Puerto Ángel, Oaxaca, y Puerto Madero, Chiapas, al este por el meridiano de los 92°W y al oeste por el meridiano 97°W. Su radio es de aproximadamente 200 km (Gallegos-García y Barberán-Falcón, 1998).

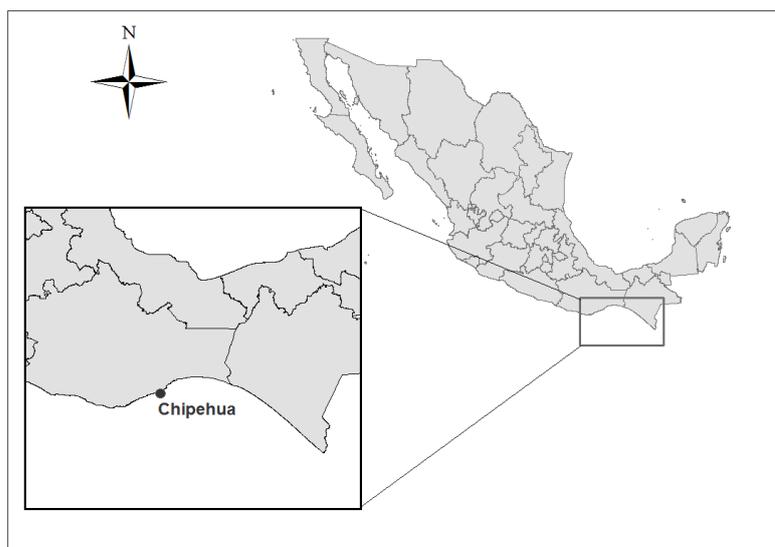


Figura 1. Área de estudio, Golfo de Tehuantepec y Campamento pesquero en la ensenada de Chipechua.

Se considera como una de las zonas centroamericanas del Pacífico Tropical Oriental con altos niveles de productividad primaria, debido a condiciones orográficas que permiten la acción pronunciada de vientos invernales intensos (localmente llamados “Tehuanos” o “Tehuantepequeros”), producidos por el gradiente de presión atmosférica que se establece entre la zona del Golfo de México y Centroamérica (Clarke, 1988; Legeckis, 1988; McCreary *et al.*, 1989) y que generan importantes procesos de surgencia y mezcla vertical (Roden, 1961; Stumpf, 1975).

La topografía del continente que favorece la formación de estos vientos está determinada por la Sierra Madre del Sur, que se extiende a lo largo del sur de México y parte de América Central con elevaciones típicas de 2000 m. En el Istmo de Tehuantepec la cadena montañosa es interrumpida por un paso de 40 km de ancho y de altura promedio de 200 m conocido como “Paso Chivela”.

En invierno los sistemas de alta presión atmosférica avanzan hacia el sur, sobre el Golfo de México. Cuando estos sistemas alcanzan la latitud del Istmo de Tehuantepec, y dado que la presión sobre el Pacífico no es afectada, se establece una diferencia de presión a través del Paso Chivela. Es entonces que se canaliza un chorro intenso de viento frío y seco, que cruza hacia el Pacífico y se esparce sobre el GT con velocidades de hasta 27 km/h (Lavín *et al.*, 1992; Barton *et al.*, 1993; Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

El área de influencia de las surgencias es de aproximadamente 500 km². Además de las surgencias, también se desarrolla un giro anticiclónico y un hundimiento de la piconoclinea en el lado oeste, el giro es formado por la advección de agua superficial cálida del oeste del golfo, y la mayoría del agua incorporada a los giros viene del oeste, de fuera del golfo (Trasviña *et al.*, 1995). Mientras que en la parte occidental del golfo se produce un transporte de Ekman y la mezcla vertical se extiende a un máximo de 120 m de profundidad, en el lado opuesto se forma una divergencia la cual restringe la formación de una capa superficial bien desarrollada resultando por lo tanto en una capa más somera. Así, los nortes inducen la formación de frentes oceánicos en la parte suroeste del golfo y la formación de surgencias en la parte sureste.

El Golfo de Tehuantepec se encuentra bajo la influencia de corrientes como: la Corriente Norecuatorial, la Contracorriente Ecuatorial, la Corriente Costera de

Costa Rica y en condiciones invernales extremas la Corriente de California (Wyrcki, 1967).

Trabajo de campo

La pesca se realizó en embarcaciones menores tipo panga utilizando palangres pelágicos de 250 a 500 anzuelos del número 5 y redes de deriva de 25 y 30 cm de abertura de malla; así como redes agalleras con abertura de malla de 9 cm.

Las muestras fueron recolectadas en el campamento pesquero ubicado en la ensenada de Chipehua, en el estado de Oaxaca, México, durante los años de 2004 a 2006 entre los meses de mayo a septiembre.

Las vértebras se extrajeron a la altura de la primera aleta dorsal y seguidamente fueron almacenadas en bolsas de plástico. Se registró la fecha, número de organismo correspondiente, nombre de la especie, talla, sexo y lugar del muestreo. Las muestras se preservaron congeladas.

Trabajo de laboratorio

Las muestras fueron descongeladas y limpiadas de forma manual removiendo el arco neural y el tejido conjuntivo. Se seleccionaron las vértebras pertenecientes a 45 organismos de ambos sexos. Estos consistieron en 23 hembras adultas de talla superior a 200 cm y cuatro ejemplares de 114, 165, 174 y 179 cm como organismos de control interno del experimento. Los machos estuvieron representados por 16 ejemplares adultos de talla superior 200 cm y 2 ejemplares de 157 y 175 cm como controles del experimento.

Con base en el trabajo de Zarate (2010) se estimó para los estadios ontogénicos analizados su posición correspondiente en los anillos de crecimiento de la vértebra. Para esto se tuvo en cuenta la talla de madurez de la especie y relación entre el radio de la vértebra y la longitud total. Las posiciones estimadas respecto al foco de la vértebra (distancias) para cada estadio fueron: 2 mm (Neonato), 4mm (Juvenil), 6mm (juvenil preadulto), 8 mm (adulto), 10mm (adulto).

Posteriormente se procedió a extraer el tejido que constituye a la vértebra. Para ello se utilizó un Microtaladro con una broca con un diámetro de 1 mm. Se realizaron perforaciones en dirección desde el foco hacia el borde de la vértebra en las marcas preestablecidas. El material resultante de cada perforación (polvo) se depositó en viales individuales.



Figura 2. Obtención del tejido de la vértebra para análisis isotópico utilizando un microtaladro

Análisis de isótopos estables

Se pesó en capsulas de plata de 3.2 x 4mm una cantidad de 2 mg del polvo contenido en cada vial. Para ello se utilizó una balanza analítica modelo ABT 220-5D con una precisión de ± 0.01 mg.

Posteriormente las capsulas fueron expuestas a un baño de vapor ácido. Este procedimiento consistió en exponer el polvo de las cápsulas a vapor de HCl ultrex en desecador cerrado por 24 horas. Esta acción se realizó para degradar los carbonatos inorgánicos presentes en la muestra.

Una vez finalizado este procedimiento las muestras fueron analizadas en un espectrómetro de masas DELTA plus XL de razones isotópicas con error de 0.1 ‰ en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

Los valores de isótopos estables (δ) se calcularon mediante la fórmula propuesta por Boutton (1991):

$$\delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] \times 1000.$$

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] \times 1000.$$

Donde:

$\delta^{15}\text{N}$

R muestra: proporción entre los isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

R estándar: nitrógeno atmosférico.

$\delta^{13}\text{C}$

R muestra: proporción entre los isótopos $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

R estándar: Pee Dee Belemnite (PDB).

Trabajo de gabinete

El procesamiento estadístico de los resultados se realizó con el empleo del Software Statística 7.0 y Primer 6 versión 6.1.15 y Permanova + versión 1.0.5 (PRIMER & PERMANOVA). Se comprobaron la normalidad y la homocedasticidad de varianza mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene respetivamente. Las comparaciones *a priori* y *posteriori* se realizaron mediante una prueba Permanova (permutaciones) y *Pair-Wise Tests* (análisis pareado de decisión) respetivamente con un nivel de significación de 0.05.

Para las estimaciones de la posición trófica se utilizó el algoritmo propuesto por Post (2002):

$$Pt = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N}_{depredador} - \delta^{15}\text{N}_{línea base})}{\Delta_n}$$

Dónde:

$\lambda = 2$ (posición trófica del zooplancton)

$\delta^{15}\text{N}_{depredador}$ = valor de la señal isotópica del depredador

$\delta^{15}\text{N}_{línea base}$ = valor de $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton de la zona de estudio

Δn = valor de factor de enriquecimiento de 3.4 (Post, 2002)

Como referencia del valor de $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la red trófica, se seleccionó a un copépodo planctónico herbívoro abundante en la zona de estudio, *Eucalanus inermis* (Lopez-Ibarra, 2008).

Resultados

Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios ontogénicos

Los valores más elevados del $\delta^{15}\text{N}$ en ambos sexos se presentaron en el estadio ontogénico correspondiente a neonato, mientras que los más bajos se hallaron en el estadio adulto (10) (Tabla 1 y 2). Por otro lado, se observó una tendencia a decrecer en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ conforme el organismo va transitando por los diferentes estadios ontogénicos desde neonato hasta adulto (Fig. 1 y 2).

Tabla 1. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por estadios ontogénicos medidos en vértebras de tiburón martillo *S. lewini* hembras capturadas durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México

Estadio	N	Media (‰)	Mínimo(‰)	Máximo(‰)	Desviación estándar
2	27	14.13	12.86	14.99	0.45
4	27	13.79	12.85	15.16	0.50
6	27	13.38	12.46	14.23	0.51
8	24	13.19	10.19	14.42	0.96
10	17	12.90	11.91	14.07	0.70

Tabla 2. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por estadios ontogénicos medidos en vértebras de tiburón martillo *S. lewini* machos capturados durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México

Estadio	N	Media(‰)	Mínimo(‰)	Máximo(‰)	Desviación estándar
2	18	13.78	12.67	14.62	0.57
4	18	13.43	12.53	14.67	0.50
6	18	12.80	11.39	14.19	0.57
8	15	12.59	11.80	13.71	0.49
10	10	12.67	11.53	13.79	0.65

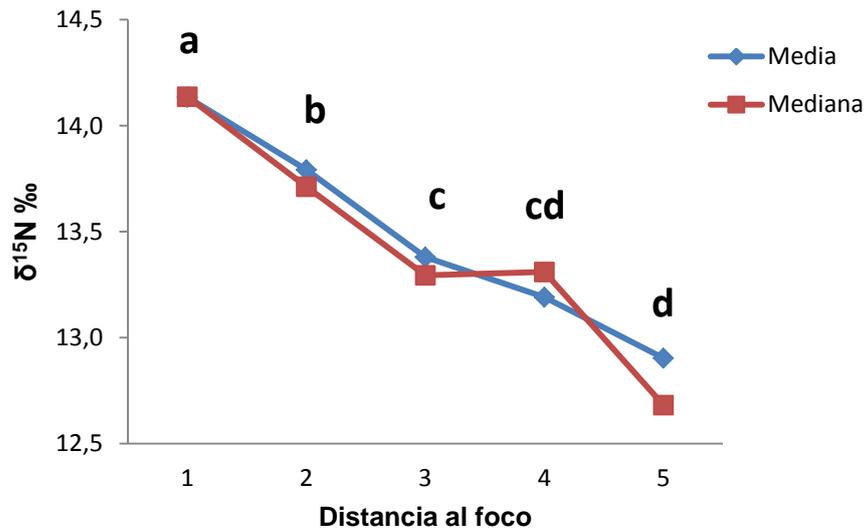


Figura 3. Valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ medido a determinadas distancias (mm) del foco de vértebras de hembras de *S. lewini* capturadas en el Golfo de Tehuantepec (neonato (2); juvenil (4) y juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Las letras diferentes indican diferencias significativas

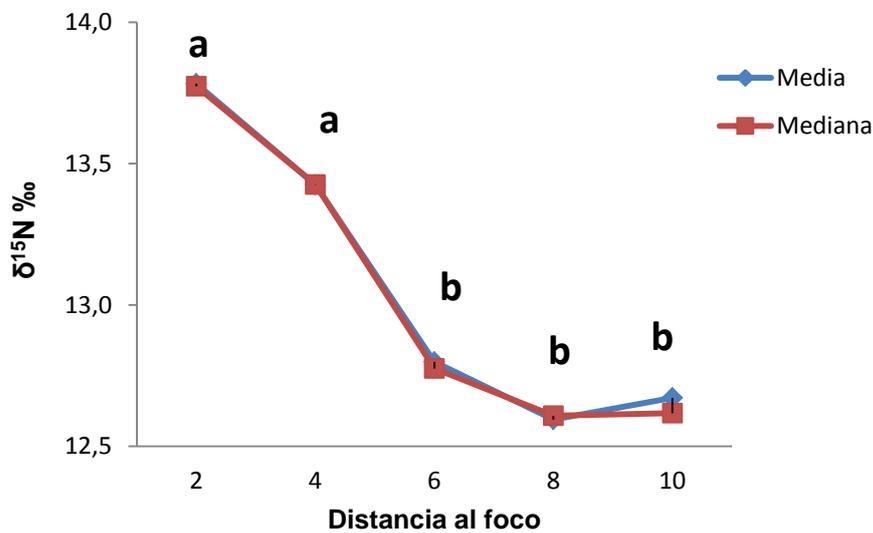


Figura 4. Valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ medido a determinadas distancias (mm) del foco de vértebras de machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec (neonato (2); juvenil (4) Juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Las letras diferentes indican diferencias significativas

Se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$ ($p < 0.05$) entre los estadios ontogénicos en ambos sexos.

En las hembras los estadios de neonato y juvenil (4) se diferenciaron con respecto a todos los estadios, mientras el resto no presento diferencias con relación al estadio inmediato (Fig. 1).

En los machos solo se observó diferencias entre dos grupos de estadios. El primer grupo estuvo conformado por neonatos y juveniles (4) y el segundo por los juveniles preadultos (6) y adultos (8 y 10) (Fig. 2).

Al comparar el valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ para cada estadio entre machos y hembras se observó que este fue superior en las hembras (Fig. 5). Sin embargo, se apreció una tendencia en ambos sexos a converger hacia el último estadio analizado. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre cada par de estadios con excepción del adulto (10).

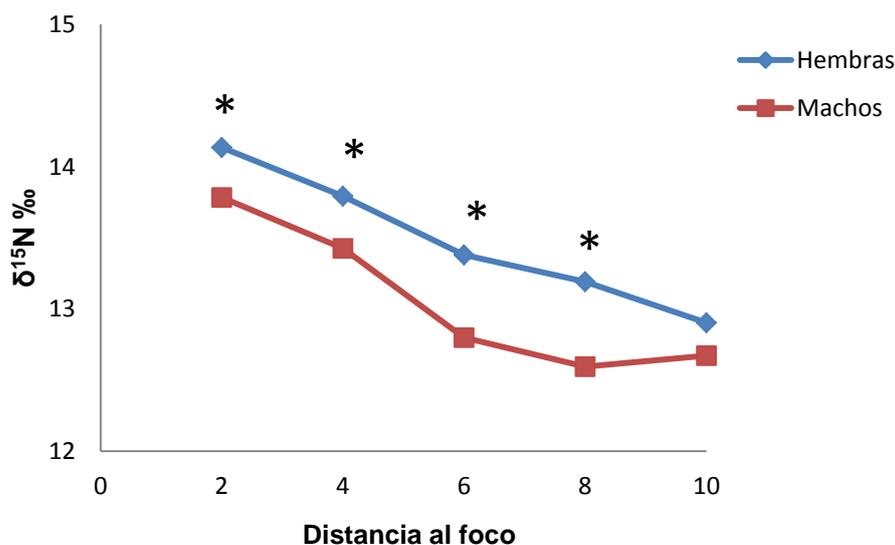


Figura 5. Valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ medido a determinadas distancias (mm) del foco en vértebras de hembras y machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec (neonato (2); juvenil (4), Juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Los asteriscos señalan diferencias significativas entre sexos en cada estadio.

Valores $\delta^{13}\text{C}$ por sexos y estadios ontogénicos

Los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ en hembras y machos presentaron poca variación entre los estadios ontogénicos (Tabla 3 y 4). Para las hembras el valor más bajo se encontró en el primer estadio, mientras que en los machos se registró en el último estadio. Se observó que en ambos sexos el $\delta^{13}\text{C}$ a pesar de la escasa variación encontrada, presentó tendencia a disminuir conforme el organismo avanzó en el desarrollo ontogénico (Fig. 3 y 4). Solo en los machos se registraron diferencias significativas entre estadios ontogénicos, ($p < 0.05$) Figura 4).

Tabla 3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ por estadios ontogénicos medidos en vertebras de tiburón martillo *S.lewini* hembras capturadas durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México

Estadio	N	Media(‰)	Mínimo(‰)	Máximo(‰)	Desviación estándar
2	27	-13.28	-14.82	-12.56	0.50
4	27	-13.07	-13.99	-11.97	0.45
6	27	-13.06	-13.52	-12.57	0.27
8	24	-13.14	-13.63	-12.60	0.33
10	17	-13.23	-13.65	-12.56	0.30

Tabla 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ por estadios ontogénicos medidos en vertebras de tiburón martillo *S.lewini* machos capturados durante los años de 2004 a 2006 en el Golfo de Tehuantepec, México

Estadio	N	Media(‰)	Mínimo(‰)	Máximo(‰)	Desviación estándar
2	18	-12.91	-13.57	-12.22	0.41
4	18	-12.69	-13.58	-12.18	0.32
6	18	-12.95	-13.58	-12.23	0.35
8	15	-13.15	-13.98	-12.50	0.39
10	10	-13.25	-13.97	-12.35	0.50

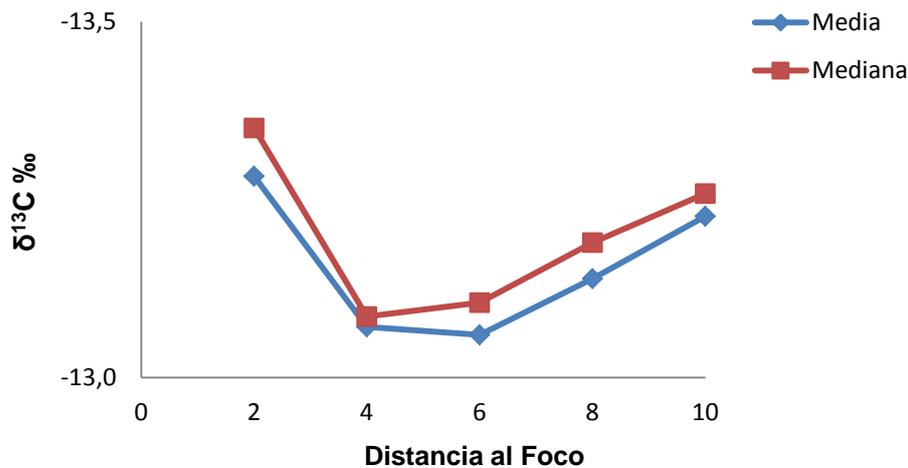


Figura 6. Valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ medido a determinadas distancias (mm) del foco en vértebras de hembras de *S. lewini* capturadas en el Golfo de Tehuantepec, México (neonato (2); juvenil (4), juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)).

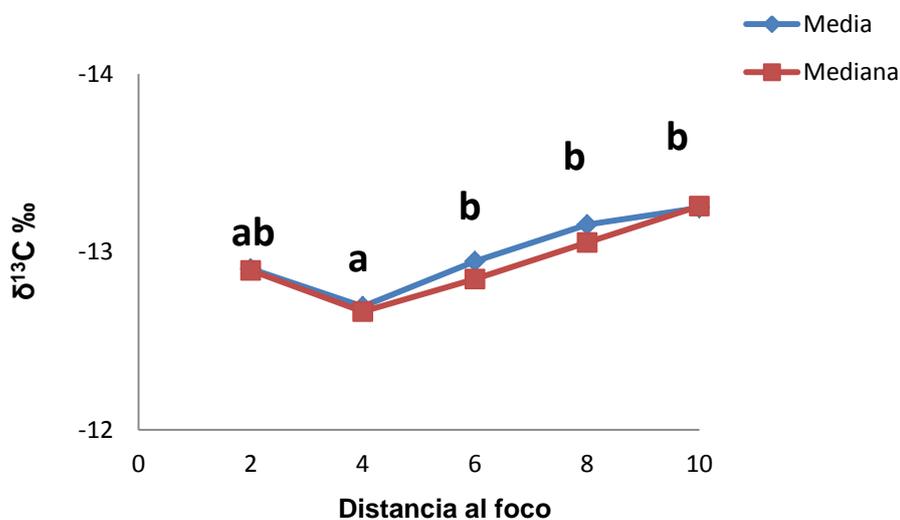


Figura 7. Valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ medido a determinadas distancias (mm) del foco en vértebras de machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec, México (neonato (2); juvenil (4) y juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Las letras diferentes indican diferencias significativas.

En el análisis del valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ entre sexos por estadios ontogénicos, se observó que este fue inferior en las hembras en los dos primeros (Fig. 6).

Adicionalmente solo se encontraron diferencias significativas entre estos dos estadios, en el resto presentó valores similares entre sí.

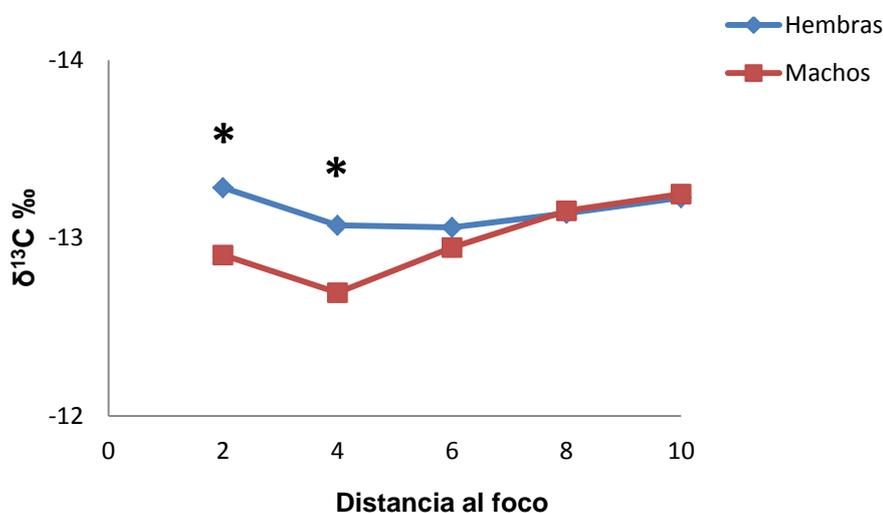


Figura 8. Valor promedio del $\delta^{13}\text{C}$ medido a determinadas distancias (mm) del foco en vértebras de hembras y machos de *S. lewini* capturados en el Golfo de Tehuantepec, México (neonato (2); juvenil (4) y juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)). Los asteriscos señalan diferencias significativas entre sexos por estadio.

Nivel trófico por sexos y estadios ontogénicos

Se encontró que el nivel trófico es el mismo entre sexos y en todos los estadios analizados. Sin embargo, este presentó una tendencia a disminuir conforme avanza el desarrollo ontogénico (Fig. 7). También se observó que las hembras conservaron una posición ligeramente superior en todos los estadios respecto a los machos.

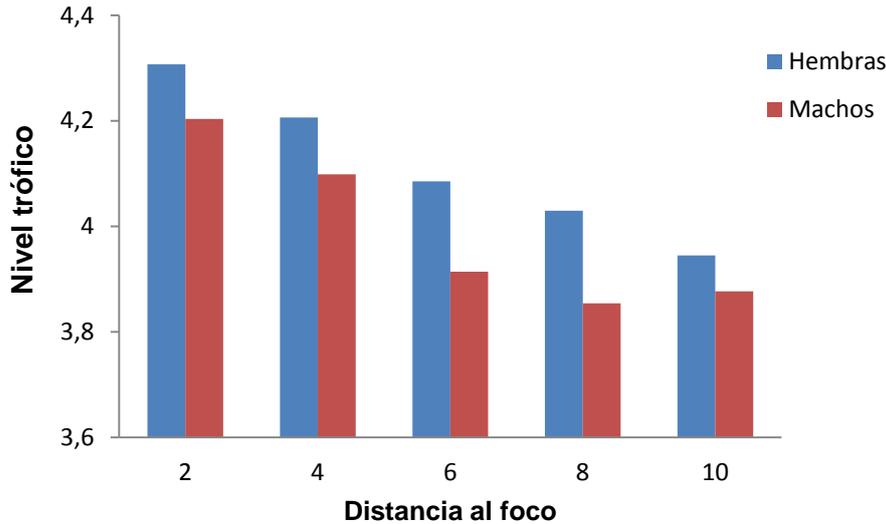


Figura 9. Nivel trófico en hembras y machos de *S. lewini* capturados en el golfo de Tehuantepec, conforme transitaron por diferentes estadios ontogénicos (neonato (2); juvenil (4), juvenil preadulto (6) y adulto (8 y 10)).

Discusión

La detección de valores de $\delta^{15}\text{N}$ mayores en los estadios ontogénicos iniciales (neonato y juvenil (4)) en ambos sexos de *S. lewini* y con una tendencia a decrecer conforme avanzó el desarrollo ontogénico, mostró concordancia con estudios previos sobre la especie en el Pacífico Mexicano, descritos a continuación.

En el GC, Aguilar (2003) analizó tejido extraído del músculo de *S. lewini*. En este encontró valores más elevados de $\delta^{15}\text{N}$ en los juveniles respecto a los adultos. Si bien comparó solo con dos individuos adultos, de talla próxima a los juveniles y uno de ellos capturado fuera del área de estudio. Por otro lado, el $\delta^{15}\text{N}$ hallado en los juveniles varió entre 19.0‰ a 21.9‰. Este intervalo es superior a los valores registrados en el presente estudio en todos los estadios, y que comprende desde 10.2‰ a 15.2‰.

Esta notable diferencia de enriquecimiento aún en tejidos distintos, sugiere que la dieta de la especie, la base de la red trófica o ambas difieren

considerablemente entre las dos zonas del Pacífico Mexicano, como son los Golfos de California y Tehuantepec.

En general en las zonas donde se ha estudiado la especie, como es el GC (Aguilar, 2003, 2011; Torres-Rojas *et al.* 2006, 2010); GT (Aguilar, 2011); Costa Rica (Zanella *et al.* 2010), Ecuador (Estupiñán-Montaño *et al.* 2009), Australia (Stevens 1984; Stevens y Lyle 1989; Simpfendorfer y Milward 1993), islas oceánicas (Clarke 1971; Bush y Holland 2002; Bush 2003), Florida (Bethea *et al.*, 2011), esta ha presentado una dieta compuesta principalmente por cefalópodos, peces óseos y en menor medida por crustáceos.

Aguilar (2003) analizó 131 estómagos de juveniles de capturados en la Bahía de la Paz y campos pesqueros próximos. Los peces y restos no identificados de estos fueron el contenido más frecuente con un 86% seguido de los cefalópodos y crustáceos con el 26% y 6%, respectivamente. Sin embargo, el índice de importancia relativa (IRI) reflejó que los cefalópodos constituyeron el componente fundamental en la dieta con el 44% seguido de los peces y los crustáceos con el 21% y 0.3%, respectivamente. De las especies presa identificadas, el calamar gigante *Dosidicus gigas* tuvo el mayor valor porcentual (23.3%) y fue considerado el componente más importante de la dieta; seguido del calamar *Onychoteuthis banksii* con 11.8% de importancia, la macarela *Scomber japonicus* 9.4%, el calamar *Abraliopsis affinis* 8.1% y el pez *Synodus evermanni* 6.2%.

En Sinaloa, Torres-Rojas *et al.* (2007, 2009) recolectó 449 y 197 estómagos de juveniles de *S. lewini*, respectivamente, capturados durante los años de 2001 al 2005. En el primer estudio se encontró que el 55% de los individuos se alimentaron de peces, el 30% de cefalópodos y el 14% de crustáceos. El IRI reflejó que el calamar *Loliolopsis diomedae* fue el componente fundamental de la dieta con un 49%, seguido de los peces de las familias carangidae (*Chloroscombrus orqueta*; *Decapterus spp*; *Selar crumenophthalmus*) (26%), Gerridae (7%) y Sciaenidae (6%). El segundo trabajo mostró resultados similares. El IRI reflejo nuevamente que las especies presa principales fueron peces de las familias Carangidae (*Decapterus spp*; *Selar crumenophthalmus*), Synodontidae y el calamar *D. lolilopsis* con el 25%, 19% y 18%,

respectivamente. Según Torres-Rojas *et al.* (2009) los juveniles de *S. lewini* mantienen un nicho trófico similar independientemente de su localización.

En el Golfo de Tehuantepec, Aguilar (2011) analizó el contenido de 358 estómagos de juveniles de *S. lewini* capturados en 2004, 2005 y 2006. En el contenido identificado, las especies más representativas fueron el calamar *Mastigoteuthis dentata* y los peces *Auxis sp*, *Euthynnus lineatus*, y *Gymnothorax spp*. En 2006 excepcionalmente, el camarón blanco *Litopenaeus vannamei* fue el ítem más representativo de la dieta. Sin embargo, el mayor porcentaje del contenido estomacal en los tres años estuvo compuesto siempre por restos de peces.

Comparando únicamente la dieta de los juveniles, dado que está registrada en estos trabajos previos tanto para el GC como en el GT a diferencia de los adultos de *S. lewini* se deduce que los cefalópodos constituyeron un recurso común y abundante su dieta. Particularmente especies pequeñas (< 90 mm de longitud del manto), con excepción de *D. gigas*, del cual presumiblemente consumieron individuos pequeños también.

Los peces óseos también fueron un recurso común. Las especies principales difirieron tratándose de zonas con condiciones diferentes. Sin embargo podría considerarse que desempeñan funciones similares en los ecosistemas donde habitan, también similar nivel trófico como las especies de las familias Synodontidae y Muraenidae. Por otro lado, los depredadores pelágicos de la familia Carangidae fueron comunes en el GC, mientras que los representantes la familia Scombridae fueron presas frecuentes en el GT. Los organismos identificados de estas dos últimas familias desempeñan roles similares en los ecosistemas que habitan y presentan niveles tróficos próximos. La similitud encontrada en la dieta, al menos entre los juveniles en el GC y GT sugiere, que la misma no fue la fuente de variación principal en el $\delta^{15}\text{N}$ de la especie entre las dos zonas.

En otras especies de tiburón también se han detectado estas diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ cuando se comparan organismos de ambas zonas. Conde (2009) encontró que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ tanto en el músculo como en el hígado

de *Rhizoprionodon longurio* fueron significativamente diferentes entre el sur del GC y el GT. En promedio fueron 3.6‰ más elevados en el GC. También observó que en ambas localidades *R. longurio* ocupó el mismo nivel trófico y se alimentó en las mismas zonas, por lo que descartó la dieta como la causa principal de esta diferencia en $\delta^{15}\text{N}$.

Esta diferencia en $\delta^{15}\text{N}$ no relacionadas directamente con la dieta, también se ha encontrado en otros otros grupos de organismos. Aurióles-Gamboa *et al.* (2009) estudiaron las especies de lobo marino de California *Zalophus californianus* y de Galápagos *Z. wolfebaeki* que habitan en el GC y las islas Galápagos, respectivamente. Encontraron una alta similitud en la dieta entre ambas especies con seis presas comunes de las diez principales. Esto explicó en parte los valores cercanos de nivel trófico entre ambas. Si bien se observó una correlación significativa entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y el nivel trófico, no fue suficiente para explicar la diferencia isotópica entre *Z. californianus* y *Z. wolfebaeki*. Sin embargo, cuando se analizó la materia orgánica de los sedimentos en las islas Galápagos, estos fueron alrededor de 5.3‰ más bajos en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ respecto al GC. Este resultado indicó que la señal isotópica inicial de la trama trófica podía explicar la diferencia en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y nivel trófico encontrados entre especies en cada región, a pesar de tener dietas similares.

Se conoce que el GC presenta altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la trama trófica. Debido a esto los organismos dentro del mismo tienden a exhibir valores relativamente elevados comparado con otras zonas en el Pacífico (Altabet *et al.* 1999; Aurióles-Gamboa *et al.* 2013; Elorriaga-Verplancken *et al.*, 2018). Los valores obtenidos en los juveniles de la especie en el GT coinciden con este criterio, en donde los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son notablemente más bajos cuando se comparan con sus congéneres capturados en el GC. Semejantes resultados también se observan en los organismos que incursionan temporalmente en el GC, tal es el caso de los mamíferos marinos (Aurióles-Gamboa *et al.* 2013).

Variación del $\delta^{15}\text{N}$ durante la ontogenia

Son numerosas las especies marinas en donde el estadio juvenil hace uso de hábitat diferentes al adulto (Adams *et al.*, 2006). Estos cambios de hábitat incluyen desplazamientos verticales y horizontales. También muchos organismos exhiben cambios en los patrones de alimentación con frecuencia asociados a estos desplazamientos, los cuales han sido documentados en varias especies de tiburones (Tricas y McCosker, 1984; Lowe *et al.* 1996; Yamaguchi y Taniuchi, 2000; Estrada, 2006; Carlisle *et al.* 2012). En el presente estudio se observó que valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de estadio ontogénico tiende a decrecer respecto a sus precedentes, lo que pudiera ser indicativo de cambios en la alimentación.

En este sentido, Klimley (1983) estudió el uso del hábitat de *S. lewini* con base en su alimentación en el Golfo de California. El autor encontró que los juveniles se alimentaron fundamentalmente de peces bentónicos y cefalópodos epibentónicos, mientras los adultos de peces neríticos, epipelágicos y de cefalópodos mesopelágicos.

Aguilar (2003) analizó el $\delta^{15}\text{N}$ en músculo de *S. lewini* capturados en el GC. Encontró que este valor fue superior en juveniles respecto a los adultos, lo cual coincide con el resultado obtenido en el presente estudio en el GT. Aguilar (2011) afirma que *S. lewini* presentó cambios alimentarios durante la ontogenia debido al consumo de presas de mayor tamaño conforme aumenta su talla en el GT. Esta observación la atribuyó a un mayor requerimiento energético a medida que el organismo aumenta su talla (Gerking, 1994). Sin embargo, asociar únicamente la talla de los organismos presa encontrados en los contenidos estomacales a un mayor requerimiento energético de *S. lewini*, podría ser insuficiente para dar respuesta a cambios alimentarios durante la ontogenia.

Factores como la disponibilidad y abundancia de presas, el tamaño de la boca, la capacidad motriz y el hábitat en donde se alimenta el organismo en determinado estadio ontogénico (neonato, juvenil, adulto) también pueden influir de manera notable. En particular el cambio de zona de alimentación es uno de los factores que más pudieran influir en la variabilidad de la dieta de una especie que presenta alta movilidad como es *S. lewini*. Se ha observado que

esta especie puede completar su ciclo biológico tanto en la zona costera como en áreas oceánicas simultáneamente, lo que ha sugerido que esta estrategia pudiera maximizar sus opciones de forrajeo (Hoyos-Padilla *et al.* 2014).

Con relación a la talla, Estrada *et al.* (2003) observaron que la talla corporal de especies como *Isurus oxyrinchus* no parece ser la fuente principal de variación en sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ en músculo. Por ejemplo, ellos encontraron un valor de 13.7‰ en el $\delta^{15}\text{N}$ de un individuo de 555 kg, el cual fue considerado como intermedio, mientras que otro de 135 kg presentó el valor más elevado con 15.2‰. En cambio, sugirió que diferencias substanciales en la dieta de *I. oxyrinchus* en áreas próximas a la costa y la consumida en zonas distantes de esta puedan ser la explicación. Al igual que *S. lewini*, se sabe que *I. oxyrinchus* también realiza largas migraciones y movimientos entre ambientes costeros y oceánicos (Stillwell y Kohler, 1982).

Los resultados del presente estudio coincidieron con los de Torres (2006), Estrada *et al.* (2003) y Jaime (2013). Estos autores indicaron que las variaciones en el $\delta^{15}\text{N}$ entre individuos de *S. lewini*, *I. oxyrinchus* y *Carcharodon carcharias* en sus respectivos estudios pudieron ser originadas en parte por la permanencia y/o movilidad de estas especies entre las zonas oceánica y costeras. Generalmente en la zona costera las redes tróficas presentan un número mayor de niveles tróficos con respecto a las oceánicas, así como un mayor fraccionamiento y enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ (Link, 2002).

Esta variación horizontal en $\delta^{15}\text{N}$ que se establece entre la zona costera y la oceánica podría explicar en parte de la tendencia decreciente de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ conforme aumentó la talla y transcurrió la ontogenia de los individuos de *S. lewini*.

La tendencia a la disminución de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, conforme el organismo aumentó la talla es un resultado *a priori* no esperado, siendo *S. lewini* un depredador tope, y del cual se esperaría que conforme crece ocupe posiciones más altas en una trama trófica, aumentando los valores de $\delta^{15}\text{N}$.

Un resultado igualmente inesperado fue obtenido por Kim *et al.* (2011) en tiburón blanco. Estos investigadores encontraron que el $\delta^{15}\text{N}$ fue mayor en los

individuos más pequeños de su muestra, los que ubicó en un intervalo de entre 2.74 a 3.20 m de longitud total, mientras que los valores más bajos los observaron en individuos con longitud total superior a ese intervalo. Al igual que *S. lewini*, los juveniles pequeños (<250cm) de tiburones blanco son residentes de los hábitats costeros y neríticos como los del sureste de California y Baja California (Dewar *et al.*, 2004; Weng *et al.* 2007). De igual forma, también consideraron que los tiburones blancos pequeños eran residentes de las aguas costeras de la corriente de California, por lo que forrajeaban primariamente en tramas tróficas costeras enriquecidas en ^{15}N .

Torres (2006) encontró que el $\delta^{15}\text{N}$ en juveniles de *S. lewini* capturados en el litoral de Mazatlán presentaban valores considerablemente más elevados en comparación a *Alopias vulpinus*, *Isurus oxyrinchus* y *Prionace glauca* (Estrada *et al.*, 2003). También atribuyó esta observación a que residen y se alimentan próximos o en la zona costera. Sin embargo, mencionó la influencia que puede ejercer comparar especies que se encuentran a diferentes latitudes.

Debe considerarse que no solo se establece un gradiente en el enriquecimiento isotópico entre la zona costera y la oceánica, sino también latitudinalmente.

Existe una fuerte relación entre los valores isotópicos de la materia orgánica particulada (MOP) y el fitoplancton con la latitud (Goericke y Fry, 1994), de modo particular el Océano Pacífico Este (Gruber y Sarmiento, 1997; Altabet *et al.*, 1999; Voss *et al.*, 2001).

Los valores registrados en trampas de sedimento y de núcleos de sedimento superficial y en depredadores tope como el elefante marino del norte (*Mirounga angustiristris*) han mostrado que se presenta un incremento de 1‰ en $\delta^{15}\text{N}$ MOP por cada 4° aproximadamente de decremento en la latitud en el Pacífico Noreste (Aurioles *et al.*, 2006). El aumento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en latitudes bajas puede llegar a estar relacionado con la presencia de zonas de desnitrificación, que están fuertemente ligadas a la capa mínima de oxígeno. Los altos niveles de producción regenerada en esta zona reducen una gran cantidad de nitratos, aumentando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Wada y Hattori, 1991; Altabet *et al.*, 1995; 2001; Takai *et al.*, 2000), los cuales son eventualmente incorporados a la zona fótica.

Este proceso causa que la base de la red trófica asociada a estas zonas inicie con valores elevados en $\delta^{15}\text{N}$. Debido a esto se debe considerar la influencia que puede llegar a ejercer de la posición geográfica cuando se comparan firmas isotópicas entre los organismos.

Los valores encontrados en los estadios juveniles del presente estudio se han comparado con registros obtenidos en el GC. Entre las zonas donde fueron capturados los individuos hay una distancia superior a los 1000 km. A esta escala el $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la trama trófica pueden variar por la diferencia de latitud. Sin embargo, nuestros resultados no cumplen con lo esperado considerando este de gradiente latitudinal, debido a que los valores son menores en la región meridional (GT), respecto a la septentrional (GC). Las características tan peculiares del GC en sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ parece ser que opacan el efecto del factor latitud.

En este sentido distintos trabajos que reportan valores basales (MOP) altos para el GC (hasta 10.5‰) (Altabet et al. 1999), los cuales se asocian con la presencia de áreas de desnitrificación en el Alto Golfo de California (Aguíñiga-García, 1999) y en el Pacífico mexicano, próximo la boca del Golfo de California (22°N, 105°O y 15°N 110°O), y cuyas aguas enriquecidas en ^{15}N (producción regenerada como factor importante), son transportadas hacia el Golfo de California por la Corriente Mexicana Occidental (Voss et al., 2001; Beier et al., 2003).

Relacionado a la latitud también existe otra fuente de variación no menos importante de la firma isotópica, como es la migración (Busquets-Vass et al., 2017). Como ya se describió anteriormente en este documento, *S. lewini* se caracteriza por ser una especie que realiza desplazamientos y migraciones extensas. Esta conducta pudiera ser la clave para explicar la tendencia observada durante la ontogenia en ambos sexos del $\delta^{15}\text{N}$, así como del $\delta^{13}\text{C}$ como se abordará más adelante en el documento.

La influencia de la migración y los desplazamientos en la firma isotópica de las especies ha sido estudiada en mamíferos marinos (Aurióles et al., 2013; Busquets-Vass et al., 2017; Elorriaga-Verplancken et al., 2018). El análisis

isotópico de la piel de ballena azul que habían migrado de forma periódica entre el Océano Pacífico Noreste (PNE) y Océano Pacífico Sureste (PSE) mostró un marcado gradiente del $\delta^{15}\text{N}$ entre zonas del PNE y entre el PNE vs PSE (Busquets-Vass *et al.*, 2017). El gradiente observado también estuvo en concordancia con el de sus presas principales en cada zona de forrajeo (Sistema de la corriente de California, Golfo de California, Domo de Costa Rica).

Un gradiente latitudinal en la señal del $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la trama trófica fue descrito por López-Ibarra (2008) en la comunidad de copépodos planctónicos del Océano Pacífico Oriental Tropical. Los valores más elevados estuvieron hacia la región norte y menores en la región sur de su área de estudio (Fig. 9).

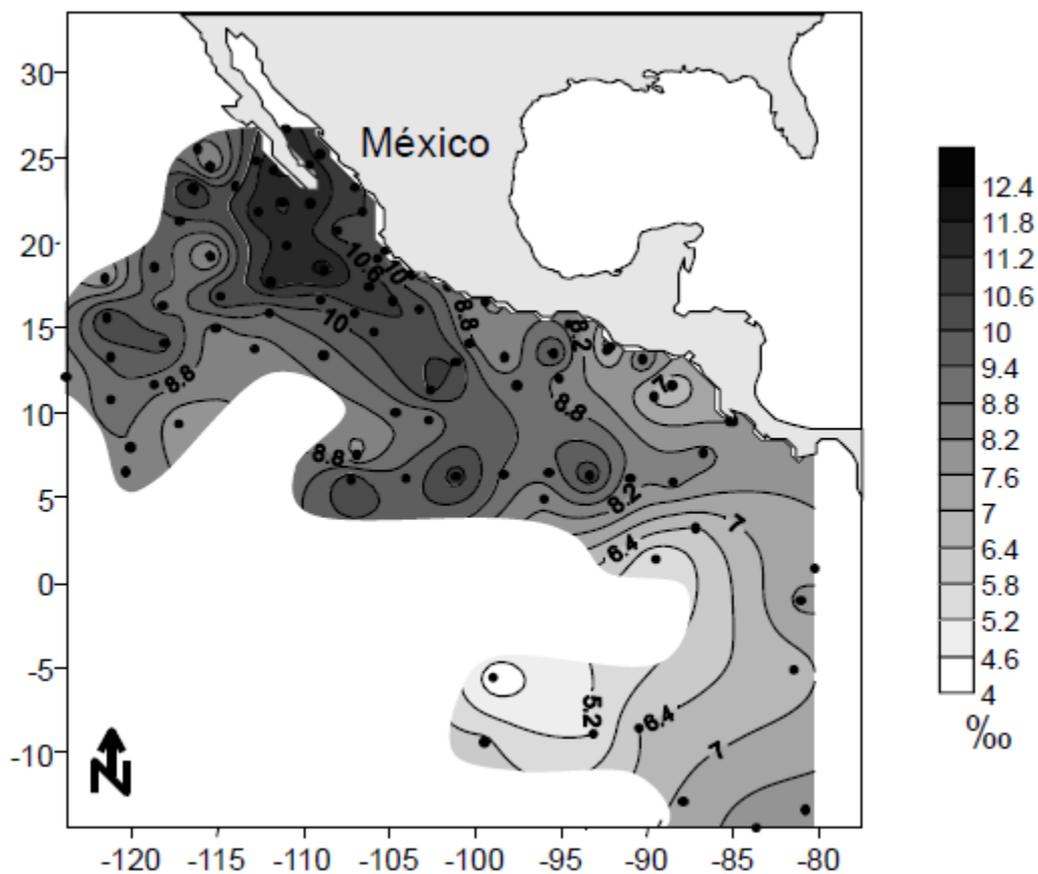


Figura 10. Distribución espacial de los valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$) promedio de las especies de copépodos planctónicos analizadas. Tomado de López-Ibarra (2008)

Estos estudios previos mostraron las particularidades oceanográficas de la región con relación al $\delta^{15}\text{N}$, qué procesos las originan y cómo influyen en la red trófica. También quedó evidenciada la posibilidad de detectar cambios en la composición isotópica en determinados tejidos de especies que migran o transitan a través del gradiente isotópico latitudinal descrito.

Esta información nos sugiere que la tendencia del $\delta^{15}\text{N}$ a disminuir durante la ontogenia de *S. lewini*, no solo pudiera deberse a su desplazamiento horizontal entre las zonas costera y oceánica, también de la posible interacción con este gradiente isotópico latitudinal.

Al dividir la vértebra en tres secciones concéntricas (del centro a la periferia) encontramos inicialmente un valor más elevado del $\delta^{15}\text{N}$ hacia el centro de esta, correspondiente a los estadios de neonato y juvenil de pequeña talla (<100cm). Este valor se correspondería con la mayor permanencia de estos estadios en la zona costera asociados al bentos (zona de crianza).

La sección media mostraría cuando los juveniles comienzan a desplazarse a ecosistemas pelágicos distantes de la zona costera que se caracterizan generalmente por tener redes tróficas con menos niveles tróficos. Se observa la tendencia a decrecer el $\delta^{15}\text{N}$ en los anillos de la vértebra como un posible cambio en su alimentación.

Finalmente los adultos y preadultos (sección más exterior) presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ inferiores a los neonatos y juveniles. Estos valores responderían a la interacción con el gradiente isotópico latitudinal (migraciones) posiblemente con mayor frecuencia en y hacia zonas oceánicas, donde la base de la red trófica presenta valores iniciales de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos.

Si bien se conoce que *S. lewini* es una especie que realiza extensos desplazamientos y migraciones, no se cuenta con datos que permitan inferir la dirección de sus desplazamientos en la región que incluye a la zona de estudio. Sin embargo, consideramos la posibilidad de que los isótopos pudieran estar dando indicios sobre estos movimientos migratorios.

Variación del $\delta^{15}\text{N}$ ente sexos

El sexo de un organismo es considerado como una de las variables fundamentales en los estudios ecológicos que evalúan isótopos estables (Papastamatiou *et al.*, 2010; Abrantes y Barnett, 2011; Borrell *et al.*, 2011b; Hussey *et al.*, 2011a, 2012). Factores como la conducta, talla, edad de madurez, fisiología entre otras, pueden generar firmas isotópicas diferentes entre machos y hembras. Los resultados del presente estudio indicaron que durante toda la ontogenia de *S. lewini* las hembras presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ superiores a los machos. Sin embargo cuando los organismos alcanzaron la adultez estos valores en ambos sexos tendieron a converger. Es precisamente en el último estadio en donde no se encontró una diferencia significativa.

Esta tendencia de los valores isotópicos coincide con lo descrito por Kimley (1987) para la especie en el GC. En esta región observó una segregación sexual relacionada con la profundidad y la distancia a la zona costera. Encontró que las hembras dentro del intervalo de tallas entre de 74 a 125 cm de longitud total (LT) fueron capturadas a una profundidad de 50m, mientras que los machos con el mismo intervalo de talla fueron capturados a una profundidad media de 25 m. También registró que este desplazamiento a más temprana edad en las hembras que en los machos y que este alejamiento de la zona costera resultó en una dieta diferente entre sexos.

Según Kimley (1987) las hembras menores a 160 cm (LT) se alimentaron de un mayor porcentaje de presas pelágicas que los machos de tallas similares. Las presas mesopelágicas y epipelágicas constituyeron el 27% y 5.5% respectivamente del IRI en las hembras mientras que en machos solo el 18.1% y 3.6%. Por otro lado, las presas bentónicas en las hembras solo constituyeron el 15.1% del IRI, en cambio en los machos alcanzaron el 40.9%.

Considerando que esta conducta persista en los individuos de nuestra región de estudio, el $\delta^{15}\text{N}$ podría haber reflejado esta variación durante la ontogenia a consecuencia de este movimiento anticipado de las hembras con respecto a los machos. Un ejemplo de este desfase fue descrito por Kimley (1983,1985) quien mencionó que las agregaciones de tiburón martillo en el GC estaban compuestas tanto por individuos juveniles como por adultos de ambos sexos.

Sin embargo, solo las hembras conformaban las clases de talla de 113 cm, 128 cm y 143 cm de LT.

Finalmente, el $\delta^{15}\text{N}$ en ambos sexos tendió a ser similar como muestra el registro de las vértebras, probablemente cuando a partir de determinada talla los individuos machos adultos coinciden con las hembras adultas en áreas con características tróficas semejantes.

Variación del $\delta^{13}\text{C}$ durante la ontogenia

Es probable que los cambios de hábitat durante la ontogenia ocurran universalmente en la mayoría de los taxa de elasmobranquios. Sin embargo, esta predicción ha sido pobremente estudiada más allá de los estadios juveniles debido en gran parte a las dificultades inherentes a cuantificar el uso de hábitat en adultos (Grubs, 2010).

El uso de trazadores biogeoquímicos que pueden ser sensibles a los cambios de hábitats, como los isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$), constituye una valiosa herramienta para tal propósito. El análisis de su variación en estructuras que registran con periodicidad el crecimiento de un organismo como son las vértebras, han permitido evaluar cambios de hábitats en algunas especies de tiburones (Estrada, 2006; Carlisle *et al.*, 2012, 2014; Galindo, 2014; Loo-Andrade *et al.*, 2015).

La literatura registra que los neonatos y juveniles de *S. lewini* son residentes y se alimenta en aguas costeras o próximas a estas (Clarke 1971; Klimley 1983; Duncan y Holland 2006; Torres 2009) por lo deberían reflejar una señal de este tipo de ambiente (Hussey *et al.*, 2011). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ registrados en el presente estudio concuerdan totalmente con estos autores. Se observó el decrecimiento del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de la ontogenia, en donde los neonatos y juveniles presentaron los valores más elevados. En ambos sexos esta tendencia indica un desplazamiento gradual durante la ontogenia hacia zonas presumiblemente de menor productividad primaria. Por lo que queda reflejado el movimiento natural que realizan los individuos juveniles *S. lewini* hacia zonas más profundas, alejadas de la costa a medida que aumenta su talla.

Al comparar la tendencia del $\delta^{13}\text{C}$ y del $\delta^{15}\text{N}$ durante la ontogenia, se observa que los eventos explicados por ambos isótopos se complementan. Por un lado, si consideramos que la variación del $\delta^{15}\text{N}$ durante la ontogenia pudo ser resultado de la incorporación de los individuos juveniles a redes tróficas más cortas típicas de las zonas pelágicas alejadas de la costa, la tendencia del $\delta^{13}\text{C}$ parece reflejar dicha transición en hembras y machos. También el $\delta^{13}\text{C}$ indica que ambos sexos una vez alcanzada la adultez forrajean con mayor frecuencia en áreas de menor productividad primaria que los juveniles de la especie, posiblemente en zonas oceánicas en detrimento de las costeras.

La entrada de carbono al sistema por parte de macrofitas bentónicas en zonas costeras, que se encuentran enriquecidas en ^{13}C si se comparan con los valores empobrecidos del fitoplancton de la zona oceánica (Michener y Schell, 1994; France, 1995). Sin embargo, la información aportada el $\delta^{13}\text{C}$ respecto al uso de hábitat por diferentes estadios ontogénicos en la especie no ha seguido una tendencia común entre estudios.

Aguilar-Castro (2003) en el sur del GC encontró que los juveniles de *S. lewini* presentaban valores 2‰ mayores que los adultos. En Sudáfrica Hussey *et al.* (2011) observaron que los adultos en ambos sexos presentaban valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares a los individuos de pequeña talla residentes en las zonas costeras (zonas de crianza). En cambio, Loo-Andrade (2013) en el Pacífico ecuatoriano mencionó, que de manera general observó una tendencia con un ligero decremento de los valores del $\delta^{13}\text{C}$ desde los estadios iniciales hasta los últimos años de vida en los individuos. Sin embargo, no encontró diferencias significativas entre estadios. A pesar de la aparente divergencia de estos resultados incluyendo los obtenidos en el presente estudio, estos autores coinciden en que las áreas costeras son el hábitat natural de los neonatos y juveniles de *S. lewini*.

Esta variedad de resultados pudo deberse las características físicas y biogeoquímicas intrínsecas de cada región y el tipo de tejido analizado en cada estudio.

Elementos como la amplitud de la plataforma continental, la presencia de corrientes marinas o el aporte de nutrientes moldean las características biogeoquímicas de cada región. Conocer las particularidades biogeoquímicas en cada zona de estudio y la interacción organismo-medio ambiente aporta las bases para dilucidar resultados tan variables. Por ejemplo, Hussey *et al.* (2011) al encontrar valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares entre adultos e individuos de pequeña talla residentes en las zonas costeras, declararon que su conocimiento sobre la ecología de *S. lewini* a la fecha era limitado. Por esta razón no pudieron determinar la causa inmediata de esa observación. Por otro lado, la información obtenida al analizar valores isotópicos de diferentes tejidos puede resultar contrastante. Mientras las vértebras están constituidas por un tejido considerado metabólicamente inerte que representa una escala temporal de los años que componen la vida del organismo (Kim *et al.*, 2012), el músculo presenta una tasa de recambio variable (depende de la especie), según Logan y Lutcavage (2010) es superior a 300 días para el $\delta^{13}\text{C}$.

Variación del $\delta^{13}\text{C}$ ente sexos

El valor de $\delta^{13}\text{C}$ mostró lo que puede haber una segregación por sexos en el uso del hábitat por los juveniles de *S. lewini*. Las hembras en los primeros dos estadios presentaron valores significativamente inferiores que los machos del mismo estadio. Por otro lado, los valores son prácticamente los mismos hacia el final de la etapa juvenil y como adultos, cuya tendencia fue a coincidir y a disminuir ligeramente en ambos sexos.

La diferencia del $\delta^{13}\text{C}$ entre sexos en los juveniles coincide con lo observado respecto a la variación del $\delta^{15}\text{N}$. La misma da soporte a la idea de que las hembras comienzan a incursionar de forma anticipada respecto a los machos en zonas menos productivas, posiblemente en zonas más alejadas de la línea costera. También coincide con Kimley (1987), con respecto a la segregación en el uso de hábitats, en la cual los machos jóvenes se incorporan con retraso respecto las hembras a las zonas de alimentación con los adultos.

En el GC, Kimley (1983) observó mediante estereofotografía la distribución de tallas de los individuos de *S. lewini* que nadaban en los montes submarinos e islas. El autor encontró que solo las hembras conformaban las clases de talla de 113, 128 y 143 cm en las agregaciones.

En Sudáfrica Hussey *et al.* (2011) indicaron que los machos pequeños (juveniles) de *S. lewini* tienen un habitat restringido a la zona costera. Ellos tuvieron en cuenta el alto agrupamiento de sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ y las elevadas capturas reportadas en los bancos costeros (Fennessy, 1994) y en las redes de protección de playas (Bruyn *et al.*, 2005). Por otro lado, encontró que las hembras juveniles entre 120 y 160 cm de longitud precaudal presentaron valores inferiores a los valores esperados en caso de habitar sobre la plataforma continental. Esto indicó una residencia prolongada de las mismas en la zona pelágica fuera de la misma.

Es probable que muchas de las diferencias en el uso del hábitat entre sexos estén relacionadas al menos en última instancia con la reproducción. Los movimientos y patrones migratorios que varían en función del sexo (migración diferencial) pueden ser observados en estadios inmaduros y en estado reproductivo. En los peces juveniles incluyendo a los elasmobranchios, la conducta migratoria funciona como balance de las ventajas tróficas y físicas (refugio) (Grubbs, 2010). Una posible ventaja adaptativa de esta migración temprana de las hembras juveniles de *S. lewini* es el incremento en la velocidad del crecimiento pese al riesgo de depredación fuera de la zona costera (refugio). Un incremento de la talla corporal pudiera no solo proveer de una cavidad corporal mayor para los embriones, también de mayor musculatura, así como de un hígado más grande para almacenar energía y ser distribuida posteriormente en la reproducción (Kimley, 1983; Grubbs, 2010). De esta manera se compensa en las hembras juveniles el riesgo de una migración hacia la zona oceánica en un estadio temprano con un crecimiento más rápido y el incremento de su potencial reproductivo (Kimley, 1983).

Nivel Trófico

Los resultados mostraron una diferencia inferior a los 2.3‰ y 3‰ del $\delta^{15}\text{N}$ entre todos los estadios en ambos sexos, valores reportados aproximadamente como equivalentes a un salto de nivel trófico (Elorriaga, 2009; Hussey *et al.*, 2010b). Esto indica que todos los estadios ontogénicos analizados presentaron el mismo nivel trófico, igual que en ambos sexos. Se ha planteado que el nivel trófico puede elevarse con el incremento de la talla en los tiburones. Esto supuestamente debido a la mayor habilidad de los tiburones grandes que les permite capturar presas fuera del alcance de los más pequeños (Cortes 1999; Grubbs, 2010). Según Castillo-Geniz y Cabrera-Chávez (2000), *S. lewini* es un depredador generalista en donde la talla del individuo condiciona el tamaño de sus presas.

Aguilar (2011) reportó que *S. lewini* en el Golfo de Tehuantepec consume presas de mayor tamaño según aumenta su talla. Sin embargo, según nuestros resultados esto no se traduce en un aumento de nivel trófico. Al analizar la dieta de la especie registrados por Aguilar (2011) se observa que los juveniles y adultos de ambos sexos compartieron gran parte de las presas. Esto podría ser explicado por la alta capacidad de movilidad de la especie desde estadios tempranos. Esto posibilita que prácticamente todos los estadios al menos temporalmente capturen presas en varias zonas de alimentación (costera-bentónica y oceánica-pelagica).

Los elasmobranquios son reconocidos comúnmente como depredadores oportunistas. La selección de sus presas se considera de una elevada "plasticidad", mostrando variación tanto en escala temporal como espacial. La mayoría de las especies tienen una dieta diversa, lo cual les permite sustituir determinados taxa en la misma en dependencia de su abundancia relativa o absoluta (Braccini y Perez, 2005). La depredación dependiente de la talla ha sido reportada en elasmobranquios (Cortez *et al.*, 1996; Scharf *et al.*, 2000; Bethea *et al.*, 2004; Estrada, 2006). Sin embargo, en muchos casos la talla media de las presas consumidas cambia poco durante la ontogenia del depredador (Braccini *et al.*, 2005). Con el crecimiento el tamaño de las presas consumidas aumenta, pero frecuentemente las presas de menor talla también

permanecen en la dieta. De esta manera, la correlación entre la talla del depredador y la de las presas es frecuentemente débil (Rabehagaso *et al.*, 2012), con notables excepciones como el tiburón blanco (Estrada, 2006). A pesar de que no se observó un cambio en el nivel trófico, la tendencia del mismo durante la ontogenia fue de descender ligeramente. Esto se debe a la disminución del $\delta^{15}\text{N}$ durante el desarrollo ontogénico.

Conclusiones

- Los juveniles y adultos de tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) se desplazan durante su desarrollo ontogénico desde zonas de mayor productividad primaria hacia zonas con menor productividad, desde la zona costera a la oceánica conforme va creciendo el tiburón.
- Las hembras de tiburón martillo probablemente comienzan el desplazamiento desde la zona costera hacia la oceánica antes que los machos.
- Existe segregación sexual en el uso del hábitat trófico en los estadios tempranos de la ontogenia del tiburón martillo.
- El nivel trófico del tiburón martillo en Golfo de Tehuantepec es similar en todos los estadios ontogénicos
- El nivel trófico de las hembras del tiburón martillo es ligeramente superior al de los machos en todos los estadios ontogénicos

Recomendaciones

Se considera que en estudios futuros se debería incorporar el uso de telemetría a los análisis de isótopos estables. Esta técnica permitiría contrastar y corroborar con mayor precisión y resolución espacial los movimientos de la especie inferidos a partir del análisis de isótopos estables.

Referencias

- Abrantes, K. G. y A. Barnett. 2011. Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *Mar Ecol Prog Ser.* 442, 133–148. doi:10.3354/meps09395.
- Aguilar-Castro, N. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* en el Golfo de California. *Tesis de Maestría*. CICIMAR-IPN. 113 pp.
- Adams, A.J., Dahlgren, C.P., Kellison, G.T., Kendall, M.S., Layman, C.A., Ley, J.A., Nagelkerken, I. y JE. Serafy. 2006. Nursery function of tropical back-reef systems. *Mar Ecol Prog Ser.* 318, 287–301.
- Adams, D. H. y R. Paperno. 2007. Preliminary Assessment of a Nearshore Nursery Ground for the Scalloped Hammerhead off the Atlantic Coast of Florida. *American Fisheries Society Symposium.* 50: 165–174.
- Alejo-Plata, C., J. L. Gómez-Márquez., S. Ramos y E. Herrera. 2008. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México. *Rev. boil. Mar. Oceanogr.* 42: 403–413.
- Altabet, M. A. 2001. Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional NO₃ utilization in the equatorial Pacific. *Limnol Oceanogr.* 46 (2): 368- 380.
- Altabet, M. A., Francois, R., Murray, D. W. y Prell, W. R. 1995. Climate-related variations in denitrification in the Arabian Sea from sediment ¹⁵N/¹⁴N ratios. *Nature.* 373: 506-509.

- Altabet, M. A., Pilskaln, C., Thunell, R., Pride, C., Sigman, D., Chavez, F. y Francois, R. 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. *Deep-sea research*. 46: 655-679.
- Anislado, V. 2000. Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 115p.
- Arauz, R. y A. Antoniou. 2006- Preliminary results: movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) tagged in Cocos Island National Park, Costa Rica, 2005. Memoria: Primer Seminario Taller Sobre el Estado del Conocimiento de la Condrictio fauna de Costa Rica. pp 8–9.
- Aurioles-Gamboa, D., Koch, P., Le Boeuf, B. J. 2006. Differences in foraging ecology of mexican and California elephant seals: Evidence from stable isotopes in pups. *Mar. Mammal. Sci.* 22 (2): 1-13.
- Aurioles-Gamboa, D., Newsome, S. D., Salazar-Pico, S y Koch, P. L. 2009. Stable isotope differences between sea lions (*Zalophus*) from the Gulf of California and Galapagos Islands. *J. Mammal.* 90: 1410–1420.
- Aurioles-Gamboa, D., M. Rodríguez-Pérez., L. Sánchez-Velasco y M. Lavín. 2013. Habitat, trophic level, and residence of marine mammals in the Gulf of California assessed by stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 488: 275–290.
- Bass, A. J., J. D. D'Aubrey y N. Kistnamasy. 1975. Sharks of the east coast of southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding Carcharhinus and Musrelus) and Sphyrnidae. *S. Afr. Ass. Mar. Biol. Res.* 38: 1–100.
- Barton, E.D., M.L. Argote., J. Brown., P.M. Kosro., M. Lavin., J.M. Robles., R.L.

- Smith., A. Trasviña y H.S. Velez. 1993. Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec. *Oceanography*.6: 23-30.
- Baum, J. K., R. A. Myers, D. G. Kehler., B. Worm., S. J. Harley y P. A. Doherty. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science*. 299 (5605): 389-392.
- Bejerano, O. M. 2007. Biología reproductiva del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en Salina Cruz, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, La Paz. 73p.
- Beier, E., Lavín, M. F., Gómez, J., Godinez, V. y J. García. 2003. La Corriente Costera Mexicana in GEOS, Reunión anual de la Unión Geofísica Mexicana. 23: 152. Puerto Vallarta, México.
- Bessudo, S., Soler, G. A., Klimley, A. P., J. T. Ketchum., A. Hearn., y R. Arauz. 2011a. Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environ. Biol. Fish.* 91(2):165–176. doi:10.1007/s10641-011-9769-3
- Bessudo, S., G. Soler., A. P. Klimley., J. T. Ketchum., R. Arauz., A. Hearn., A. Guzmán y B. Calmettes. 2011b. vertical and horizontal movements of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) around Malpelo and Cocos islands (tropical eastern pacific) using satellite telemetry. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 40: 91–106.
- Bethea, D. M., Buckel, J. A y Carlson, J. K. 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268: 245-264.

- Bethea, D. M., K. C. John., L. D. Hollensead., Y. P. Papastamatiou., y 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.
- Borrell, A., A. Aguilar., M. Gazo., R. P. Kumarran., y L. Cardona 2011b. Stable isotope profiles in whale sharks (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. Environ. Biol. Fish. 68: 547–554. doi: 10.1007/s10641-011-9879-y
- Boutton, T. 1991. Stable carbon isotope ratio of natural material: I. Sample preparation and mass spectrometric analysis. En: D. Coleman y B. Fry (Eds). Carbon isotope techniques. Academic Press. Estados Unidos. p.274.
- Braccini, J. M., B. M. Gillanders y T. I. Walker. 2005. Sources of variation in the feeding ecology of the piked spurdog (*Squalus megalops*): implications for inferring predator–prey interactions from overall dietary composition. ICES J. Mar. Sci. 62(6), 1076-1094.
- Braccini, J. M. y J. E. Perez. 2005. Feeding habits of the sand skate *Psammobatis extenta* (Garman, 1913): sources of variation in dietary composition. Mar. Freshwater. Res. 56(4): 395-403.
- Bush, A. 2003. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kaneohe Bay, O'ahu, Hawaii. Environ. Biol. Fish. 67: 1–11.
- Bush, A. y K. Holland. 2002. Food limitation in a nursery area: Estimates of daily ration in juvenile scalloped hammerheads, *Sphyrna lewini* (Griffith&Smith, 1834) in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 278: 157–178.

- Busquets-Vass ,G., S.D. Newsome., J. Calambokidis., G. Serra-Valente., J.K. Jacobsen., S. Aguñiga-García., D. Gendron .2017. Estimating blue whale skin isotopic incorporation rates and baleen growth rates: Implications for assessing diet and movement patterns in mysticetes. PLoS ONE. 12 (5): e0177880. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177880>
- Camhi, M. D., E. Lauck., E. K. Pikitch y E. A. Babcock. 2008. A global overview of commercial fisheries for Open Ocean sharks. 166-192. En: Camhi, M. D., E. K. Pikitch and E. A. Babcock (Eds.). Sharks of the open ocean: Biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing, Oxford. 536 p.
- Camhi, M.D., S.V. Valenti., S.V. Fordham., S.L. Fowler y C. Gibson. 2009. The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays: Report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red List Workshop. IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group. Newbury, UK. 78 p.
- Carlisle A. B., K. J. Goldman., S. Y. Litvin., D. J. Madigan., J. S. Bigman., A. M. Swithenbank., T. C. Kline Jr y B. A. Block. 2014. Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark rspb.royalsocietypublishing.org Proc. R. Soc. B 282: 20141446 Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1446> or via <http://rspb.royalsocietypublishing.org>.
- Carlisle, A.B., Kim, S.L., Semmens, B.X., Madigan, D.J., Jorgensen, S.J., Perle, C.R., Anderson, S.D., Chapple T.K., Kanive, P.W. y 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.doi:10.1371/journal.pone.0030492.

- Clarke, A. J. 1988. Inertial wind path and sea surface temperature patterns near the Gulf of Tehuantepec and Gulf of Papagayo, J Geophys Res. 93:15491-15501.
- Compagno, L. J. V. 1984. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carchariniformes. FAO Fish. Synop. 125(4): 251-663.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. Can J Fish Aquat Sci. 54:726–738.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet composition and trophic level in sharks. ICES J.Mar. Sci. 56: 707-717.
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. Conserv. Biol. 16: 1048–1062. (doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00423.x)
- Cortés, E., C. A. Manire., y R. E. Hueter. 1996. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. B Mar Sci. 58(2): 353-367.
- De Bruyn, P., S.F.J. Dudley., G. Cliff., y M.J. Smale. 2005. Sharks caught in the protective gill nets off KwaZulu-Natal, South Africa.11. The scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith). Afr. J. Mar. Sci. 27(3): 517–528. doi:10.2989/ 18142320509504112.
- Dewar, H., M. Domeier., N. Nasby-Lucas .2004. Insights into young of the year white shark, *Carcharodon carcharias*, behavior in the Southern California Bight. Environ Biol Fishes. 70: 133–143.

- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42, 495–506.
- Dulvy, N.K., N. K. Dulvy., J.K. Baum., S. Clarke. , L. J. V. Compagno ., E. Cortes., A. Domingo., S. Fordham., S. Fowler. , M. P. Francis., C. Gibson. , J. Martinez., J.A. Musick., A. Soldo., J. D. Stevens y S. Valentil. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 459–482. (doi:10.1002/aqc. 975)
- Elorriaga-Verplancken, F. R. 2009. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos del género *Zalophus*: patrones ontogénicos y geográficos Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 142 p.
- Estrada, J. A., A. N. Rice., L.J. Natanson., y G. B. Skomal. 2006. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *ecology.* 87(4): 829–834
- Estrada, J.A., Rice. A.N., M.E. Lutcavage y G.B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Jornal. Mar. Biol. Assoc. of United Kingdom.* 1347-1350.
- Estupiñan-Montaño, C., L. G. Cedeño-Figueroa y F. Galván-Magaña. 2009. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Chondrichthyes) en el Pacífico ecuatoriano. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.* 44: 379–386.
- FAO. 2000. Fisheries management 1. Conservation and management of sharks. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4. Suppl. 1. Rome. 37p.

- Fennessy, S.T. 1994. Incidental capture of elasmobranchs by commercial prawn trawlers on the Tugela banks, Natal, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 14(1): 287–296. doi:10.2989/ 025776194784287094.
- Ferretti, F., B. Worm., G.L. Britten., M.R. Heithaus y H.K. Lotze. 2010 Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*. 13: 1055–1071.
- Fisk, A. T., S. A. Tittlemier., J. L. Pranschke y R. J. Norstrom. 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology*. 83: 2162–2172.
- France, R. L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. *Mar. Ecol. Prog Ser.* 124: 307-312.
- Gadig, O. B. F., F. S. Motta y R. C. Namora. 2002. Projeto Cação: a study on small coastal sharks in São Paulo Southeast Brazil. (En): Proceedings of the International Conference on Sustainable Management of Coastal Ecosystem. P. Duarte (Ed.). Porto, Portugal. 239–246 pp.
- Gallegos-García, A. y J. Barberán-Falcón. 1998. Surgencia eólica, 3:27-34. En: Tapia-García, M. (Ed.). *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*, 240 p. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, ISBN 970-654-348-1.
- Galindo- Rosado, M. A. 2014. Composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) durante el desarrollo ontogénico del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle 1839) en la zona oceánica del pacífico oriental. Tesis de maestría CICIMAR- IPN.88 pp
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding ecology of fish*, Academy Press, San Diego, Ca.

- Goericke, R. y B. Fry. 1994. Variations of marine $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world Ocean. *Global Biogeochem Cy.* 8: 85-90.
- Graham, B.S., P.L. Koch., S.D. Newsome., K.W. McMahon., D. Aurioles. 2010. Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems.(En): J.B. West., G.J. Bowen., T.E. Dawson., K.P. Tu, (eds). *Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on earth through isotope mapping.* New York: Springer. pp 299–318.
- Grubbs, RD. 2010. Ontogenetic shifts in movements and habitat use. In *Sharks and their relatives II: biodiversity, physiology, and conservation* (Eds) J.C. Carrier, J.A. Musick., M.R. Heithaus), pp. 319–350. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Gruber, N. y J. L. Sarmiento. 1997. Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification. *Global Biogeochem Cy.* 11(2): 235-266.
- Harry, A. V., W. G. Macbeth., A. N. Gutteridge y C. A. Simpfendorfer. 2011. The life histories of endangered hammerhead sharks (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) from the east coast of Australia. *J. Fish. Biol.* 78: 2026–2051.
- Hazen, E.L., S.M. Maxwell., H. Bailey, S.J. Bograd, M. Hamman., P. Gaspar., B.J. Godley., G.L. Shillinger. 2012. Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 457: 221–240. (doi:10.3354/meps09857)
- Hearn, A., J. Ketchum., A. P. Klimley., E. Espinoza y C. Peñaherrera. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Mar. Biol.* 157: 1899–1915.

- Heithaus, M.R., A. Frid., A.J. Wirsing y B. Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends. Ecol. Evol.* 23, 202–210. (doi:10.1016/j.tree.2008.01.003)
- Hobson, K. A., J. L. Sease., R. L. Merrick y J. F. Piatt. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Mar. Mammal. Sci.* 13:114-132.
- Holland, K. N., B. M. Wetherbee., J. D. Peterson y C. G. Lowe. 1993. Movements and distribution of hammerhead shark pups on their natal grounds. *Copeia* 2: 495–502.
- Hoyos-Padilla, E. M., J. T. Ketchum., A. P. Klimley y F. Galván-Magaña. 2014. Ontogenetic migration of a female scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* in the Gulf of California. *Animal Biotelemetry.* 2:1-17
- Høie, H., C. Andersson, A. Folkvord, y Ø. Karlsen. 2004. Precision and accuracy of stable isotope signals in otoliths of pen-reared cod (*Gadus morhua*) when sampled with a high-resolution micromill. *Marine Biol.*144: 1039-1049.
- Hussey, N. E., S. F. J. Dudley., I. D. McCarthy., G. Cliff., y Fisk, A. T. 2011. Stable isotope profiles of large marine predators: viable indicators of trophic position, diet and movement in sharks? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68: 2029–2045.
- Hussey, N. E., H. McCann., G. Cliff., S. F. J. Dudley., S. P. Wintner, y Fisk, A. T. 2012. Size-based analysis of the diet and trophic position of the white shark (*Carcharodon carcharias*) in South African waters. In *Global Perspectives on the Biology and Life History of the Great White Shark* (ed) Domeier, M. L. pp. 27–49. Boca Raton, FL: CRC Press.

- Hussey, N.E., M.A. MacNeil y A.T. Fisk 2010b. The requirement for accurate diet–tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks: comment on stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*. 654: 1–5
- IUCN. 2007. The conservation status of pelagic sharks and rays. Report of the IUCN Shark specialist group. Pelagic sharks red list workshop. Tubney house, University of Oxford, Oxford. 92 p.
- IUCN. 2010. IUCN red list of threatened species. Version 2010.4. www.iucnredlist.org. 01/02/2011. Jennings, S., M. J. Kaiser y J. D. Reynolds. 2005. *Marine fisheries ecology*. Blackwell Science Ltd., Oxford. 432 p.
- Ketchum, J., A. Hearn., G. Shillinger., E. Espinoza., C. Peñaherrera y A. P. Klimley. 2009. Shark movements and the design of protected pelagic environments within and beyond the Galapagos Marine Reserve. *Proceedings of the Galapagos Science Symposium, Puerto Ayora*. pp 127–130.
- Kim, S.L., M.T. Tinker., J.A. Estes y P.L. Koch. 2012. Ontogenetic and among-individual variation in foraging strategies of Northeast Pacific white sharks based on stable isotope analysis. *PLoS ONE*. 7, e45068. (doi:10.1371/journal.pone.0045068)
- Klimley, A.P. 1985. Schooling in the large predator, *Sphyrna lewini*, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state. *Ethology*.70: 297–319.
- Klimley, A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environ Biol Fish*. 18:27–40.

- Klimley, A.P y S.T. Brown.1983. Stereophotography for the field biologist: measurement of lengths and three-dimensional positions of free-swimming sharks. *Mar Biol.* 74:175–185.
- Klimley, A. P. y D. R. Nelson. 1981. Schooling of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the Gulf of California. *Fish B-NOAA*19: 356–360.
- Klimley, A. P. y 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.* 5: 45–54.
- Knipp, D.M., M.R. Heupel y C.A. Simpfendorfer. 2010. Sharks in nearshore environments: models, importance and consequences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402: 1–11.
- Kohler, N.E y P.A.Turner. 2001. Shark tagging: a review of conventional methods and studies. *Environ. Biol. Fish.* 60: 191–224.
- Kotas, J. E. 2009. Avaliação do impacto da pesca industrial de emalhe e de espinhel-de-superfície sobre o tubarão-martelo-entalhado (*Sphyrna lewini*) no Sudeste e Sul do Brasil. *Elasmovisor*, Junio 2009: 12–14.
- Lavín, M.F., J.M. Robles., M.L. Argote., E.D. Barton., R.L. Smith., J. Brown., M. Kosro., A. Trasviña., H.S. Vélez y J. García. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec, *Ciencia y Desarrollo*, XVIII, 97-107.
- Lee, S.H., D.M. Schell, T. L. McDonald y W.J. Richardson. 2005. Regional and seasonal feeding by bowhead whales *Balaena mysticetus* as indicated by stable isotope ratios. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 285:271-287.

- Legeckis, R. 1988. Upwelling off the Gulfs of Panama and Papagayo in the Tropical Pacific During March 1985. *J Geophys Res.* 95 (C12): 15485-15489. doi:[10.1029/JC093iC12p15485](https://doi.org/10.1029/JC093iC12p15485).
- Link, J. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230: 1-9.
- Loor-Andrade, P., F. Galván-Magaña., F. R. Elorriaga-Verplancken., C. Polo-Silva y A. Delgado-Huertas. 2015. Population and individual foraging patterns of two hammerhead sharks using carbon and nitrogen stable isotopes *Rapid Comm. Mass. Spectrom.* 29: 821–829
- López-Alvirde, S.B. 2014. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vibrisas de lobo marino de California (*Zalophus californianus*) y su relación con el período de lactancia. *Tesis de Maestría*. CICIMAR-IPN. 76 p.
- López-Ibarra, G. A. (2008). Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 92 p.
- Lowe, C.G., B.M. Wetherbee., G.L. Crow., Tester, A.L. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environ. Biol. Fish.* 47:203–211.
- MacNeil, M. A., G. B. Skomal, y A. T. Fisk. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Mar. Ecol. Prog. Series* 302:199–206.
- Jaime, R.M. 2013: Relaciones tróficas del tiburón Blanco *Carcharodon carcharias* en las inmediaciones de la isla Guadalupe, México, inferidas mediante el análisis de isotopos estables de Carbono y Nitrógeno. Tesis de Doctorado. CIBNOR. 90 p.

- McCreary, J.P., H.S. Lee y D. B. Enfield. 1989. The response of the coastal to strong offshore winds: with application to circulation in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo. *J Mar. Res.* 47:81-109.
- Michener, R.H. y Schell, D.M. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. En: *Stable isotopes in ecology and environmental science*. (Eds). Lajtha, K., Michener, R. H. Blackwell, Boston, pp 138-15.
- Monreal-Gómez, M.A. y D.A. Salas-de-León. 1998. Dinámica y estructura termohalina, 2:13-26. En: *Tapia-García, M. (Ed.). El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*, 240 p. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, 1998. ISBN 970-654-348-1.
- Rabehagaso, N., A. Lorrain., P. Bach., M. Potier., S. Jaquemet., P. Richard y F. Ménard. 2012. Isotopic niches of the blue shark *Prionace glauca* and the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southwestern Indian Ocean. *Endang. Species. Res.* 17: 83–92.doi: 10.3354/esr00418
- Rau, G. H., T. Takahashi., D. J. Des Marais., D. J. Repeta y J. H. Martin. 1992. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and CO_2 in ocean surface water: data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 56: 1413-141.
- Roden, G.I. 1961. Sobre la circulación producida por el viento en el Golfo de Tehuantepec y sus efectos sobre las temperaturas superficiales. *Geofis Int* 1:55-76.
- Saïdi, B., B. M. Nejmeddine y A. Bouain. 2009. Reproductive biology and diet of *Mustelus punctulatus* (Risso, 1826) (Chondrichthyes: Triakidae) from the Gulf of Gabès, central Mediterranean Sea. *Sci. Mar.* 73: 249-258.

- Sibaja-Cordero, J. A. 2008. Tendencias espacio-temporales de los avistamientos de fauna marina en los buceos turísticos (isla del Coco, Costa Rica). *Rev. de Biol. Trop.* 56: 113–132.
- Scharf, F. S., Juanes, F., y Rountree, R. A. (2000). Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 208, 229-248.
- Simpfendorfer, C. A. y N. E. Milward. 1993. Utilisation of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environ. Biol. Fish.* 37: 337–345.
- Smale, M. J. y G. Cliff. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from KwaNulu-Natal, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 20: 241-253.
- Stevens, J. D. 1984. Biological observations on sharks caught by sport fishermen off New South Wales. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 35: 573–590.
- Stevens, J. D. y J. M. Lyle. 1989. The biology of three hammerhead sharks (*Eusphyrna blochii*, *Sphyrna mokarran* and *S. lewini*) from Northern Australia. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 40:129–146.
- Stevens, J. D. 2000. The population status of highly migratory oceanic sharks. 35-43. (En): Hinman, K. (Ed.). *Getting ahead of the curve: Conserving the Pacific ocean's tunas, swordfish, billfishes and sharks.* National Coalition for Marine Conservation, Leesburg. USA. 200 p.
- Stillwell, C.E. y Kohler, N. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shorten mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 407-414.

- Stumpf, H.G. 1975. Satellite detection of upwelling in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *J. Phys. Oceanogr.* 5: 383-388.
- Speed, C.W., M.G. Meekan., I.C. Field., C.R. McMahon., K. Abrantes y. J. A. Bradshaw. 2011. Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry Electronic supplementary material Coral Reefs DOI 10.1007/s00338-011-0850-3
- Speed C.W., I.C. Field., M.G. Meekan., C.J.A. Bradshaw. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 408: 275–293.
- Takai, N., Onaka., S., Ikeda., Y., Yatsu., A., Kidokoro., H. y Sakamoto, W. 2000. Geographical variations of Carbon and nitrógeno stable isotopes ratios in squid. *Journal of Marine Biology Association of the UK.* 80: 675-684.
- Torres-Huerta, A. M., C. Villavicencio-Garayzar y D. Corro-Espinosa. 2008. Biología reproductiva de la cornuda común *Sphyrna lewini* Griffith y Smith (Sphyrnidae) en el golfo de California. *Hidrobiológica.* 18: 27–238.
- Torres-Rojas Y. E. 2006. Hábitos alimenticios y la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) del tiburón *Sphyrna lewini*, (Griffith y Smith 1834) capturado en el área de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S., México. 108 pp.
- Trasviña, A., E.D. Barton., J. Brown., H.S. Vélez., P.M. Kosro y R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: the asymmetric circulation. *J. Geophys. Res.* 100 (20) 649-20
- Tricas, T.C., J.E. McCosker. 1984. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*) with notes on its biology. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 43: 221–238.

- Owens, P. J. N. 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.* 24: 389-451.
- Pancost, R. D., K. H. Freeman., S. G. Wakeham., y C. Y. Robertson. 1997. Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 61:4983-4991.
- Papastamatiou, Y. P., Freidlander., A. M., Caselle., J. E. y C.G. Lowe. 2010. Long term movement patterns and trophic ecology of blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) at Palmyra Atoll. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 386: 94–102.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption. *Ecology*, 83: 703–718.
- Pinnegar, J. K., y N. V. C. Polunin. 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Funct. Ecol.*13:225–231.
- Peterson, B.J y B. Fry .1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293–320
- Vaske Júnior, T., C. M. Vooren y R. P. Lessa. 2009. Feeding strategy of the night shark (*Carcharhinus signatus*) and scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) near seamounts off northeastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 57: 97–104.
- Vooren, C. M., S. Klippel y A. B. Galina. 2005. Biología e status conservação dos tubarão-martelo *Sphyrna lewini* e *S. zygaena*. En: Vooren C. M. & Klippel S. (Eds.), *Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil*. Igaré, Porto Alegre. pp. 97–112.

- Voss, M., J.W. Dippner y J. P. Montoya. 2001. Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res* 48: 1905-1921.
- Wada, E. y Hattori, A. 1991. Nitrogen in the sea: forms, abundances and rate processes. Boca Raton. CSC Press.
- Weng, KC., J.B. O'Sullivan., C.G. Lowe., C.E. Winkler., H. Dewar y B. A. Block. 2007. Movements, behavior and habitat preferences of juvenile white sharks *Carcharodon carcharias* in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 338: 211-224.
- Wyrki, K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol. Limnol.* 1:117-147.
- Yamaguchi, A y Taniuchi T. 2000. Food variations and ontogenetic dietary shift of the star spotted dogfish *Mustelus manazo* at five locations in Japan and Taiwan. *Fisheries. Sci.* 66:1039–1048.
- Zanella, I., A. López y R. Arauz. 2010. La alimentación de tiburones martillo jóvenes (*Sphyrna lewini*) capturados en el golfo de Nicoya, Costa Rica. *Bol. Investig. Mar.* 39: 447–453.