



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**“HÁBITAT TRÓFICO DEL TIBURÓN TORO
Carcharhinus leucas, TIBURÓN TIGRE
Galeocerdo cuvier Y TIBURÓN MARTILLO
Sphyrna mokarran EN EL CARIBE MEXICANO”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

MORGANE KRISTELL SANCHEZ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2017



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 26 del mes de Mayo del 2017 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:

"HÁBITAT TRÓFICO DEL TIBURÓN TORO *Carcharhinus leucas*, TIBURÓN TIGRE *Galeocerdo cuvier* Y TIBURÓN MARTILLO *Sphyrna mokarran* EN EL CARIBE MEXICANO"

Presentada por el alumno:

SANCHEZ

Apellido paterno

MORGANE KRISTELL

nombre(s)

Con registro:

A	1	5	0	1	6	0
---	---	---	---	---	---	---

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

DRA. ANA HACOHEÑ DOMENÉ
2ª. Directora de Tesis

DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

Hoyos Padilla Mauricio

DR. EDGAR MAURICIO HOYOS PADILLA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 8 del mes de Junio del año 2017

El (la) que suscribe ING. MORGANE KRISTELL SANCHEZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A150160 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 DRA. ANA HACOHEN DOMENÉ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"HÁBITAT TRÓFICO DEL TIBURÓN TORO *Carcharhinus leucas*, TIBURÓN TIGRE

Galeocerdo cuvier Y TIBURÓN MARTILLO *Sphyrna mokarran* EN EL CARIBE MEXICANO"

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: sanchezmorgane@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - anahacohen@gmail.com

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

ING. MORGANE KRISTELL SANCHEZ

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

All good things are wild, and free..."

Henry David Thoreau

A los guardianes de los océanos...

AGRADECIMIENTOS

Al Doctor Felipe Galván Magaña por brindarme la oportunidad de realizar un sueño, por todo el apoyo y confianza que me dio durante estos dos años. Gracias por abrirme las puertas del laboratorio y por su enseñanza. En fin, gracias por ser tan buena persona y darnos un ejemplo que seguir.

A Ana Hacoheñ Domené por su gran disponibilidad y su apoyo incondicional como codirectora pero especialmente como amiga. Gracias por el tiempo que tomaste para responder a mis dudas y orientarme siempre con excelentes consejos.

Gracias a los demás de mi comité: Dr. Alberto Sánchez, Dr. Mauricio Hoyos, y Dr. Agustín Hernández por siempre estar disponibles y apoyarme con su tiempo y aportaciones en la realización de este trabajo.

A Ángel por su disponibilidad y su apoyo en el análisis de mis muestras.

A Luis Lombardo director de la Asociación Saving Our Sharks por la obtención de los datos y por el conocimiento, los comentarios y las aportaciones que me brindó para mejorar mi trabajo.

A Humberto Anduce por la recolecta de mis muestras.

A mis profesores de la maestría: por la enseñanza que me ofrecieron.

A CICIMAR-IPN por la oportunidad de crecer profesionalmente al realizar estudios de posgrado.

A CONACYT y BEIFI por darme la oportunidad de estudiar en México. Por el apoyo económico que me permitió llevar a cabo el objetivo planteado y permitirme ser independiente económicamente durante mis estudios de posgrado.

A Humberto Cesena y César Casas por sus sonrisas y ayuda con los trámites desde el proceso de admisión hasta el último día de maestría.

A mis amigos que hicieron de estos dos años una experiencia inolvidable. Gracias por la fuerte amistad que me brindaron y los recuerdos que me llevaré. Les quiero agradecer por ofrecerme una familia con la cual siempre pude contar.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Peces en CICIMAR y el Proyecto de Tiburones y Rayas de CICIMAR por hacer del laboratorio un lugar lleno de alegría y este equipo tan excepcional.

A la ONG Pelagios Kakunjá por los buceos realizados en Cabo Pulmo que me permitieron conocer en persona a los tiburones toro, y a su gente por ser un excelente equipo de trabajo y salidas.

De manera muy especial, gracias a la Familia Galván-Medellín por siempre tener la puerta de su casa abierta y hacerme sentir como parte de la familia.

Finalmente, A mi familia por darme la fuerza de seguir mis sueños y superar los momentos difíciles a pesar de la distancia.

CONTENIDO

CONTENIDO.....	vii
Lista de Figuras.....	i
Lista de Tablas.....	iv
GLOSARIO	vi
Resumen.....	viii
Abstract.....	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	6
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. HIPÓTESIS.....	14
5. OBJETIVOS.....	15
5.1 Objetivo general.....	15
5.2 Objetivos específicos	15
6. MATERIALES Y MÉTODOS	16
6.1 Área de estudio.....	16
6.2 Isótopos estables	17
6.2.1. Fase de campo.....	17
6.2.2. Fase de laboratorio.....	17
6.2.3. Fase de gabinete.....	18
6.3 Telemetría.....	23
6.3.1. Fase de campo.....	23
6.3.2. Fase de gabinete.....	26
7. RESULTADOS.....	27
7.1 Isótopos estables	27
7.1.1. Datos generales	27
7.1.2. Relación C:N	31
7.1.3. Análisis isotópico.....	32
7.1.4. Nicho isotópico y traslapo isotópico.....	40

7.1.5. Posición trófica (PT).....	45
7.1.6. Contribución de presas potenciales.....	46
7.2 Telemetría.....	52
8. DISCUSIÓN.....	61
8.1 Isótopos estables.....	61
8.1.1. Extracción de lípidos y urea.....	61
8.1.2. Composición isotópica.....	61
8.1.3. Amplitud de nicho y traslape trófico.....	65
8.1.5. Modelo de mezcla.....	68
8.2 Telemetría.....	72
8.3 Combinación de los resultados isotópicos y telemetría acústica.....	79
9. CONCLUSIONES.....	81
10. RECOMENDACIONES.....	83
BIBLIOGRAFÍA.....	84
ANEXOS.....	101

Lista de Figuras

Figura 1. Área de estudio. Ubicación de los campos pesqueros donde se realizaron los muestreos (Puerto Morelos, Cancún).	16
Figura 2. Marcas ultrasónicas interna (negra) y externa (gris).	23
Figura 3. Marcaje interno.....	24
Figura 4. (a) Receptor submarino VR2W y (b) estación acústica.....	25
Figura 5. Localización de los receptores colocados en las costas de Quintana Roo (en amarillo).	25
Figura 6. Distribución de frecuencia de tallas por sexo para los organismos de <i>C. leucas</i> capturados en el Caribe Mexicano. La n hace referencia al número de individuos medidos a partir de los cuales están basados los histogramas. Las hembras están representadas con columnas de color rosa y los machos por las columnas de color azul. La línea roja y azul indica la talla de primera madurez para hembras y machos respectivamente de acuerdo a Martínez <i>et al.</i> (1994).	28
Figura 7. Distribución de frecuencia de tallas por sexo para los organismos de <i>G. cuvier</i> capturados en el Caribe Mexicano. La n hace referencia al número de individuos medidos a partir de los cuales están basados los histogramas. Las hembras están representadas con columnas de color rosa y los machos por las columnas de color azul. La línea roja y azul indica la talla de primera madurez para hembras y machos respectivamente de acuerdo a Whitney y Crow (2007).	29
Figura 8. Distribución de frecuencia por sexo para los organismos de <i>S. mokarran</i> capturados en el Caribe Mexicano. La n hace referencia al número de individuos medidos a partir de los cuales están basados los histogramas. Las hembras están representadas con columnas de color rosa y los machos por las columnas de color azul. La línea roja y azul indica la talla de primera madurez para hembras y machos respectivamente de acuerdo a Piercy <i>et al.</i> (2010).	30
Figura 9. Relación C:N en músculo de <i>C. leucas</i> , <i>G. cuvier</i> y <i>S. mokarran</i>	31
Figura 10. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>C. leucas</i> para cada sexo con su promedio y desviación estándar	33

Figura 11. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>C. leucas</i> para cada estadio de madurez con su promedio y desviación estándar	34
Figura 12. Relación entre los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y la talla (LT) de los tiburones <i>C. leucas</i>	34
Figura 13. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>G. cuvier</i> para cada sexo con su promedio y desviación estándar	35
Figura 14. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>G. cuvier</i> para cada estadio de madurez con su promedio y desviación estándar.	36
Figura 15. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>S. mokarran</i> para cada sexo con su promedio y desviación estándar.....	37
Figura 16. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>S. mokarran</i> para cada estadio de madurez con su promedio y desviación estándar.....	38
Figura 17. Valores isotópicos para las tres especies de tiburones <i>C. leucas</i> , <i>G. cuvier</i> y <i>S. mokarran</i> (media \pm EE)	39
Figura 18. Nicho isotópico para machos y hembras de <i>C. leucas</i>	40
Figura 19. Nicho isotópico para juveniles y adultos de <i>C. leucas</i>	41
Figura 20. Nicho isotópico para machos y hembras de <i>S. mokarran</i>	42
Figura 21. Nicho isotópico para juveniles y adultos de <i>S. mokarran</i>	43
Figura 22. Nicho isotópico y traslapo trófico de las tres especies de tiburones.....	45
Figura 23. Relación de valores isotópicos de presas potenciales de <i>C. leucas</i> con respecto a los valores isotópicos promedios.	46
Figura 24. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>C. leucas</i> , mediante el modelo de mezcla. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.....	47
Figura 25. Relación de valores isotópicos de presas potenciales de <i>G. cuvier</i> con respecto a los valores isotópicos promedios	48
Figura 26. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>G. cuvier</i> , mediante el modelo de mezcla. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.....	49

Figura 27. Relación de valores isotópicos de presas potenciales de <i>S. mokarran</i> con respecto a los valores isotópicos promedios.....	50
Figura 28. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>S. mokarran</i> , mediante el modelo de mezcla. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.....	51
Figura 29. Número de detecciones en los diferentes sitios donde se colocaron los receptores.	54
Figura 30. Patrones diarios de dispersión de los diferentes individuos de <i>C. leucas</i> marcados en la costa de Quintana Roo.	55
Figura 31. Patrones diarios de cada uno de los tiburones <i>C. leucas</i> marcados en la costa de Quintana Roo (1. Punta Venado, 2. Mama Viña, 3. Xcaret, 4. La Pistola, 5. <i>Shark Site</i>).	55
Figura 32. Número de detecciones por meses del año en el sitio “ <i>Shark site</i> ” y en los 4 otros sitios agrupados (La Pistola, Mama Viña, Punta Venado y Xcaret).	56
Figura 33. Número de días presentes por sitios durante todo el año.....	57
Figura 34. Número de días presentes por tiburones y por sitios.	58
Figura 35. Número de detecciones de las hembras marcadas por horas del día.....	59
Figura 36. Diagramas circulares de las detecciones durante el día, en los distintos sitios donde se colocaron receptores.	60

Lista de Tablas

Tabla 1: Valores isotópicos (promedio \pm desviación estándar) de las muestras utilizadas para la prueba de extracción de lípidos e urea para las tres especies de tiburones.	19
Tabla 2. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm desviación estándar) de presas potenciales de los tiburones <i>C. leucas</i> , <i>G. cuvier</i> y <i>S. mokarran</i> en el área de estudio. Las cuatro primeras presas fueron obtenidas en este estudio y las dos últimas fueron obtenidas a partir de estudios previos (Talavera, 2016 y Luviano-Aparicio, 2016).	22
Tabla 3. Muestras obtenidas de <i>C. leucas</i>	27
Tabla 4. Muestras obtenidas de <i>G. cuvier</i>	29
Tabla 5. Muestras obtenidas de <i>S. mokarran</i>	30
Tabla 6. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con promedio y desviación estándar de <i>C. leucas</i> , <i>G. cuvier</i> y <i>S. mokarran</i> en el Caribe mexicano.	32
Tabla 7. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios de madurez de <i>C. leucas</i> . ..	32
Tabla 8. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios de madurez de <i>G. cuvier</i> . ..	35
Tabla 9. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios de madurez de <i>S. mokarran</i> . ..	37
Tabla 10. Valores isotópicos obtenidos para las tres especies de tiburones.	39
Tabla 11. Áreas de los elipses y polígonos por sexos de <i>C. leucas</i> en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslape se calculó a partir del área corregida (SEAc).	40
Tabla 12. Áreas de los elipses y polígonos por estadios de madurez de <i>C. leucas</i> en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslape se calculó a partir del área corregida (SEAc).	41
Tabla 13. Áreas de los elipses y polígonos por sexos de <i>S. mokarran</i> en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslape se calculó a partir del área corregida (SEAc).	42
Tabla 14. Áreas de los elipses y polígonos por estadios de madurez de <i>S. mokarran</i> en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslape se calculó a partir del área corregida (SEAc).	43
Tabla 15. Áreas de los elipses y polígonos para las tres especies, en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslape se calculó a partir del área corregida (SEAc).	44
Tabla 16. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>C. leucas</i>	47

Tabla 17. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>G. cuvier</i>	48
Tabla 18. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>S. mokarran</i>	50
Tabla 19. Hembras de <i>C. leucas</i> marcadas en la costa de Quintana Roo. Se indica el código del transmisor, el nombre del tiburón, el estadio de madurez, las observaciones que se hicieron durante el marcaje y el tipo de marca.....	52
Tabla 20. Hembras de <i>C. leucas</i> marcadas en la costa de Quintana Roo. Se indica el código del transmisor, el nombre del tiburón, fecha de la primera detección, fecha de la última detección, duración de seguimiento, número de día de detección, estado e IR (Índice de residencia). .	53

GLOSARIO

Amplitud de nicho: Selección de la dieta con respecto a un número potencial de tipos alimenticios (Odum, 1972).

Consumidores terciarios: Son los animales que se alimentan de los consumidores secundarios, es decir, de los animales carnívoros forman el cuarto nivel trófico de la cadena alimentaria (Odum, 1972).

Depredador generalista: Organismo que se alimenta de un número elevado de especies. Presenta una dieta amplia con gran diversidad de presas (Odum, 1972).

Depredador especialista: Organismo que se alimenta de un número reducido de especies. Presenta una dieta reducida con poca diversidad de presas (Odum, 1972).

Discriminación isotópica: Diferencia neta en la abundancia isotópica causada por la variación de los isótopos de algún elemento, la cual es determinada por los procesos biogeoquímicos y debido a procesos termodinámicos y cinéticos relacionados con las diferencias en la masa nuclear (Fry, 1984).

Espectrómetro de masas de razones isotópicas: Equipo para medir la razón absoluta entre dos isótopos (R), para luego obtener la razón isotópica de una muestra relativa a un estándar (δ) (Román-Reyes, 2005).

Fraccionamiento isotópico o factor de discriminación: Aumento en la concentración de un isótopo estable que se presenta en un consumidor con respecto a la de su presa (Román-Reyes, 2003).

Isótopo: Átomo de un mismo elemento químico que presenta el mismo número de protones (número atómico) pero diferente número de neutrones (número de masa). Todos los isótopos se ubican en el mismo lugar dentro de la tabla periódica y poseen propiedades químicas similares (Torres-Rojas, 2011).

Isótopo estable: Isótopo no radioactivo que no se degrada con el tiempo. Se encuentran de manera abundante en la naturaleza. Constituyen buenos trazadores naturales (Román-Reyes, 2003).

Nicho isotópico: Representación del nicho ecológico, el cual puede ser cuantificado con las tasas de isótopos estables, donde el ^{13}C representa los componentes ambientales del nicho, y el ^{15}N los componentes tróficos (Newsome *et al.* 2007).

Nivel trófico: Posición en la cual se ubica un determinado organismo dentro de la cadena trófica. Los organismos son asignados al nivel trófico más alto en el cual están actuando como consumidores (Gerking, 1994).

Normoxia: Presión de oxígeno ambiental de aproximadamente 150 (± 10) mm Hg, o presión parcial del oxígeno en el aire atmosférico al nivel del mar (Dejours and Armand (1983).

Pee Dee Belemnita (PDB): Fósil de Belemnita Americana de la formación geológica Pee Dee del Sur de Carolina, USA, que corresponde a la referencia estándar de las razones isotópicas de carbono y oxígeno. Su razón isotópica absoluta (R) es 0,011238 (Román-Reyes, 2003).

Tasa de recambio isotópico: Periodo correspondiendo al tiempo en el que el isótopo estable está incorporado en el tejido del consumidor y expresa la señal isotópica de un nuevo recurso alimenticio (Rau *et al.*, 1990).

Traslapo trófico: Uso de un mismo recurso alimenticio (mismas presas) por dos o más especies como parte de su dieta (Odum, 1972).

(δ) Delta. Notación con la cual se expresan las diferencias relativas en las razones de isótopos entre una muestra y un estándar. Se expresa en unidades de partes por mil (‰) (Rau *et al.*, 1990).

$\delta^{13}\text{C}$: Diferencia entre la razón de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de la muestra y la razón de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ del estándar (Pee Dee Belemnita). Expresada en partes por mil (‰) (Rau *et al.*, 1990).

$\delta^{15}\text{N}$: Diferencia entre la razón de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la muestra y la razón de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ del estándar (nitrógeno atmosférico). Expresada en partes por mil (‰) (Rau *et al.*, 1990).

Resumen

Los tiburones tienen un papel ecológico importante como depredadores tope en las cadenas tróficas; sin embargo, debido a la captura comercial, las poblaciones han disminuido a nivel mundial. En Quintana Roo, existe una disminución en el número de organismos de varias especies de tiburones, entre ellas el tiburón toro (*Carcharhinus leucas*), tigre (*Galeocerdo cuvier*) y cornuda gigante (*Sphyrna mokarran*). Desafortunadamente, a pesar de su alto interés pesquero en la zona, aún se desconocen varios aspectos biológicos así como el uso de hábitat y ecología trófica de estas especies en el área. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es determinar el hábitat trófico de estas tres especies de tiburones, presentes en el Caribe Mexicano, mediante el análisis de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), y específicamente para *C. leucas* se utilizó telemetría acústica. Se obtuvieron muestras de músculo de las tres especies de tiburones: *Carcharhinus leucas* (n=31), *Galeocerdo cuvier* (n=10) y *Sphyrna mokarran* (n=14) por medio de la pesca artesanal en Quintana Roo. El promedio isotópico para *C. leucas* en músculo fue $-14.8 \pm 0.8\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ y $13.2 \pm 1.4\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$; para *G. cuvier* $-13.6 \pm 1.1\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$, $11.2 \pm 1.4\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$; mientras que en *S. mokarran* fue de $-14.8 \pm 0.5\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ y $12.2 \pm 1.2\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$. Además, se observaron diferencias interespecíficas tanto en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. No obstante, no se observaron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre sexos para cada especie, lo cual fue confirmado a través del análisis de traslapo trófico. En el caso de *C. leucas* se observó una diferencia significativa entre $\delta^{13}\text{C}$ y su longitud total (LT), sugiriendo un cambio en las zonas de alimentación conforme aumenta la talla. Asimismo, se observó un traslapo trófico entre sexos, así como entre especies. Con la amplitud de nicho isotópico se categorizó a las tres especies como depredadores generalistas. Asimismo, mediante el análisis de la posición trófica, las tres especies se clasificaron como consumidores terciarios (*C. leucas*: 4.3; *G. cuvier*: 3.8; y *S. mokarran*: 4.0). Mediante telemetría acústica se encontró que *C. leucas* permanece en la zona de estudio durante la época fría, de noviembre hasta abril. Además se observó un patrón circadiano de los tiburones marcados en la localidad de “Shark site”, con altas detecciones desde el mediodía hasta las 11 pm. Con ambos análisis, se pudo observar que las hembras maduras y las hembras preñadas de *C. leucas* usan una zona distinta a la de los machos y probablemente permanecen cerca de áreas de crianza.

Palabras clave: Ecología alimentaria, isótopos estables, ^{13}C y ^{15}N , tiburones, Caribe Mexicano, amplitud de dieta, uso de hábitat, telemetría acústica.

Abstract

Sharks have an important ecological role as top predators in trophic chains; however, due to commercial catch, populations have declined globally. In Quintana Roo, there is a decrease in the catch number of several shark species, including bull shark (*Carcharhinus leucas*), tiger (*Galeocerdo cuvier*) and the great hammerhead (*Sphyrna mokarran*). Unfortunately, despite its high fishing interest in the area, several biological aspects as well as the use of habitat and trophic ecology of these species in the area are still unknown. Therefore, the objective of this study was to determine the trophic habitat of these three species of sharks, present in the Mexican Caribbean, using stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), and specifically for *C. leucas* acoustic telemetry. Muscle samples were obtained from the three species of sharks: *Carcharhinus leucas* (n = 31), *Galeocerdo cuvier* (n = 10) and *Sphyrna mokarran* (n = 14) were obtained through artisanal fishing in Quintana Roo. The isotopic mean for *C. leucas* in muscle was -14.8 ± 0.8 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ and 13.2 ± 1.4 ‰ $\delta^{15}\text{N}$. For *G. cuvier* isotopic mean value were -13.6 ± 1.1 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ and 11.2 ± 1.4 ‰ $\delta^{15}\text{N}$ whereas in *S. mokarran* mean values were -14.8 ± 0.5 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 12.2 ± 1.2 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$. In addition, interspecific differences were observed in both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. However, no significant differences were observed in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between sexes for each species, which was confirmed through the analysis of trophic overlap. In the case of *C. leucas*, a significant difference between $\delta^{13}\text{C}$ and total length (LT) was observed, suggesting a change in the feeding zones according to size. Likewise, trophic overlap was observed between sexes, as well as between species. The amplitude of isotopic niche categorized the three species as generalist predators. On the other hand, by analyzing the trophic position, the three species were classified as tertiary consumers (*C. leucas*: 4.3, *G. cuvier*: 3.8, and *S. mokarran*: 4.0). Telemetry data of *C. leucas* allowed to show the different habitat use of the species in the study area, during different. Results showed that *C. leucas* remains the cold season, from November to April. In addition, a circadian pattern of tagged sharks was observed in the locality of "Shark site", with high detections from noon to 11pm. Based on both techniques, this study suggest that mature and pregnant females of *C. leucas* use a different area from that of males and are very likely to remain close to nursery areas.

Key words: Food ecology, stable isotopes, ^{13}C and ^{15}N , sharks, Mexican Caribbean, dietary range, habitat use, acoustic telemetry.

1. INTRODUCCIÓN

Los tiburones son organismos que forman parte de los ecosistemas marinos y son un recurso pesquero vulnerable, debido principalmente a que presentan una estrategia de vida de tipo “K”, que se caracteriza por un crecimiento lento y madurez sexual tardía (Castro, 1993; Walker, 1992). Estas características y el colapso histórico de algunas pesquerías de tiburón, implican que este recurso debería ser manejado cuidadosamente (Anderson, 1990). La pesca intensa de estas especies también está acompañada de una degradación de sitios importantes para su desarrollo (áreas de crianza en hábitats costeros, estuarios, etc.), lo cual incrementa una disminución de sus poblaciones (Camhi *et al.* 1998, Stone *et al.* 1998).

Los tiburones juegan un papel importante en la regulación de los ecosistemas marinos ya que son considerados como depredadores tope, debido a que regulan poblaciones y estructuran comunidades marinas a través de la depredación (Cortés, 1999; Steven *et al.* 2000). La importancia económica que representan los tiburones y la falta de conocimiento biológico han generado el interés de conocer aspectos sobre el tipo de hábitat que utilizan estas especies (Compagno, 1984).

El tiburón toro *C. leucas* tiene con una distribución mundial en mares tropicales y subtropicales. Se observan varios sitios de agregación de esta especie en México, como en el Parque Nacional de Cabo Pulmo, al Sur de Baja California Sur o en Playa del Carmen, Quintana Roo (Reyes-Bonilla *et al.*, 2016). Sin embargo, a pesar de su amplia distribución, se han realizado muy pocos estudios acerca de la ecología trófica de esta especie. A nivel nacional, no existe ningún estudio acerca de esta especie.

El tiburón martillo *S. mokarran* es una especie con una distribución circumglobal en aguas costeras templadas y mares tropicales (Compagno, 1984). En el Atlántico oeste, se distribuye en Carolina del Norte, de EE.UU. a Uruguay, incluyendo el Golfo de México y el Caribe. Se considera como una especie altamente migratoria. Ocurre en aguas costeras y en aguas más profundas sobre plataformas continentales, y se ha

registrado desde la superficie hasta profundidades de aproximadamente 80 m. Se alimenta principalmente de peces teleósteos, condricios y crustáceos (Compagno, 1984). Algunas poblaciones, como las de Florida y el Mar del Sur de China, migran hacia latitudes más altas en los meses más cálidos (Taniuchi 1974; Compagno, 1984).

EL tiburón tigre *G. cuvier* es una especie con una amplia distribución en mares templados y tropicales. En el Atlántico Oeste, se distribuye en Massachusetts, de EE.UU. a Uruguay, incluyendo el Golfo de México. Al igual que *S. mokarran* se considera como una especie altamente migratoria. Se observa usualmente cerca de la superficie hasta profundidades de 170 m (Compagno 1984).

En el Caribe Mexicano, los tiburones ocupan el cuarto lugar en la producción pesquera. En el estado de Quintana Roo, los elasmobranquios representaron el 6.5% de la captura total del estado en peso desembarcado para 2013 (SAGARPA 2013). Los tiburones *C. leucas* (Müller & Henle, 1839), *G. cuvier* (Péron & Lesueur, 1822) y *S. mokarran* (Rüppell, 1837) son tres de las siete especies más capturadas en el Caribe Mexicano (SAGARPA 2013).

En esta zona de estudio, existen muy pocas investigaciones de ecología trófica en tiburones. Incluso, en varias especies los estudios biológicos en el área son inexistentes, como es el caso para *S. mokarran*.

La información acerca de la ecología trófica de los depredadores en una zona particular es de gran importancia para entender mejor la dinámica de un ecosistema. De esa manera, conocer cómo y de qué se alimenta una especie ayuda a definir su distribución y posición en las tramas tróficas.

Asimismo, los patrones de movimiento y uso de hábitat de animales marinos han sido estudiados mediante técnicas de marcaje y recaptura (Pastor, 1988), o por observación directa (Murphy y Jenkins, 2010). Sin embargo, estas técnicas presentan limitaciones como pérdida de tiempo, subestimación y sobreestimación de la densidad, error de muestreo, etc. (Murphy y Jenkins, 2010).

Por lo anterior, es importante buscar otros métodos para evaluar y monitorear los movimientos de las especies marinas. Una alternativa actualmente aceptada es a través de la telemetría. Debido a las limitaciones de varias técnicas de pesca, la telemetría se ha vuelto cada vez más popular para el monitoreo remoto de poblaciones de peces (Voegeli *et al.*, 2001; Simpfendorfer *et al.*, 2002; Heupel *et al.*, 2004; Lowe y Bray, 2006). El análisis telemétrico permite abordar cuestiones más complejas de comportamiento, ecológicas y fisiológicas en sistemas que a menudo son inaccesibles, y representa una herramienta para cuantificar movimientos complejos a escalas espaciales y temporales (Domeier, 2005; Heupel *et al.*, 2006) para obtener información sobre el uso de hábitat (Klimley *et al.*, 2001).

En el presente trabajo, se utilizó la telemetría acústica, la cual consiste en utilizar receptores autónomos para "registrar" la presencia de organismos con marcas codificadas y almacenar estos datos durante largos períodos de tiempo. La colocación de receptores autónomos a lo largo de un litoral puede permitir un seguimiento relativamente largo (> 1 año) de los patrones de movimiento y la fidelidad a un área (Voegeli *et al.*, 2001).

A diferencia de los métodos convencionales de marcado y recaptura, el monitoreo acústico permite recapturas electrónicas repetidas sin necesidad de esfuerzos de pesca continuo y en algunos casos puede ser una herramienta más efectiva para monitorear la dinámica de poblaciones de especies como tiburones que son difíciles de estudiar (Voegeli *et al.*, 2001). Asimismo se utiliza el seguimiento activo para tener información del movimiento de los organismos a menor escala durante un corto período de tiempo. En el caso del monitoreo pasivo se usa para cuantificar información a largo plazo (datos de presencia-ausencia) de múltiples individuos, así como su fidelidad al sitio, en escalas temporales y espaciales (Heupel *et al.*, 2006).

Conocer el comportamiento de los tiburones, especialmente los patrones de movimiento, y las escalas temporales y espaciales en las que se mueven, son de suma importancia para los pescadores, ecologistas y conservacionistas, ya que aportan una mejor comprensión del uso del hábitat y sitios clave ocupados por estas especies (Speed *et al.*, 2011). Esta información ayudará a definir el papel ecológico de la especie

dentro del ecosistema y será útil para el diseño y monitoreo de Áreas Protegidas Acuáticas (Meyer *et al.*, 2007).

Por otro lado, la dinámica trófica es un aspecto importante de la biología de los peces, principalmente para aquellos que son más vulnerables por ser objeto de explotación pesquera. La tendencia actual en el manejo de las pesquerías indica un cambio hacia un manejo basado en el conocimiento del ecosistema. Por lo cual, la información de las interacciones tróficas entre presas y depredadores se ha vuelto muy importante para los administradores pesqueros (Sainsbury *et al.* 2000; FAO 2003).

En relación al uso de los isótopos estables, en los últimos 15 años se han convertido en una herramienta importante para proporcionar información acerca de migración, composición de dieta, cambios de nicho y estructura trófica (Peterson & Fry, 1987; Hobson, 1999; Post, 2002; Layman *et al.*, 2005). A diferencia de los estudios de contenido estomacal, los isótopos estables tienen la ventaja de representar la dieta del depredador a medio y largo plazo, dependiendo de las tasas de recambio del tejido analizado (Fry & Arnold, 1982). Esta técnica se basa en la premisa de que un depredador que consume una presa presenta un enriquecimiento de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos, debido a la asimilación del isótopo pesado (e.g. ^{13}C , ^{15}N) y la excreción preferencial del isótopo ligero (e.g. ^{12}C y ^{14}N) (Wada *et al.* 1991).

Los isótopos estables más utilizados para este tipo de estudio son los de carbono y de nitrógeno. En el medio marino, el isótopo estable de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) es un indicador de la posición trófica que ocupa el depredador en la cadena alimenticia, debido a que se observa un enriquecimiento isotópico de $\sim 3\%$ entre un depredador y su presa (Post, 2002). El nitrógeno también aporta información de la profundidad en la cual consume a las presas (bentónica o pelágica) (Rau *et al.* 1990).

El isótopo estable de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) es un indicador del origen de la fuente de alimentación (ej., zonas de mayor o menor productividad en ecosistemas costeros y oceánicos) (Fry y Sherr 1984), lo cual tiene que ver con la productividad primaria (Das *et al.*, 2003). Existe un fraccionamiento de 0 a 1‰ entre la presa y su depredador.

En relación a la telemetría acústica y el análisis de isótopos estables, han sido herramientas importantes para determinar los patrones de movimiento, sitios claves, hábitos alimenticios y descubrir acerca de la ecología trófica de los tiburones. Como se mencionó previamente, los valores de nitrógeno y carbono en el tejido de un animal pueden proporcionar información sobre su posición trófica y el origen de su alimento. Sin embargo, la resolución espacial de los análisis de isótopos estables de los sitios de alimentación sólo pueden ser registrados a escalas espaciales grandes (meses) y no son adecuados para los estudios a pequeña escala (días) (Carlisle *et al.* 2012). El utilizar ambas técnicas, se proporciona información sobre diferentes periodos de tiempo (Speed *et al.* 2011). Una combinación de telemetría y análisis de isótopos estables permite correlacionar los movimientos de los animales con posibles ubicaciones de zonas de alimentación (Papastamatiou *et al.*, 2010; Carlisle *et al.* 2012).

El objetivo del presente estudio es determinar la ecología trófica de los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* que se registran en Playa del Carmen, Quintana Roo, utilizando el análisis de isótopos estables y específicamente para *C. leucas* se utilizó la telemetría acústica.

2. ANTECEDENTES

A nivel mundial se han realizado pocos estudios sobre la ecología trófica de las tres especies de este estudio. El conocimiento acerca de la biología y ecología de *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, es escaso.

A partir de la técnica de análisis de contenido estomacal, Tuma (1976) examinó el contenido estomacal de 101 tiburones *C. leucas* colectados en las aguas dulces del sistema Lago de Nicaragua-Rio San Juan. Varias especies presa incluían la dieta de la especie, de las cuales se observó una familia de elasmobranquios, 9 familias de peces teleósteos, 1 de reptiles, 1 de aves y 1 de mamíferos. Varios objetos no alimenticios fueron también encontrados en los estómagos de los tiburones.

Snelson *et al.* (1984), estudiaron 64 estómagos de tiburones *C. leucas* de Florida y encontraron que la población residente de la laguna estaba compuesta enteramente de recién nacidos y juveniles (hasta 202 cm LT), los cuales se alimentan exclusivamente de peces teleósteos y elasmobranquios (rayas y un caso reportado de un tiburón *C. leucas*).

Cortés (1999) estudió la composición de la dieta y la posición trófica de varias especies de tiburones, por medio de estudios de contenido estomacal y análisis de isótopos estables a nivel mundial. Encontraron una posición trófica de 4.3, 4.1 y 4.3 para *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, respectivamente. Ubica a las tres especies como consumidores terciarios y menciona que el nivel trófico y la talla del organismo estaban positivamente correlacionados.

Por otro lado, Lowe *et al.* (1996), encontraron a partir del análisis de los hábitos alimenticios de *G. cuvier* en Hawaii, que la diversidad y frecuencia de aparición de presas grandes aumenta conforme aumenta la talla de los tiburones. Asimismo los autores observaron que el porcentaje de ocurrencia de peces teleósteos y cefalópodos disminuye cuando los tiburones aumentan de talla; mientras que la ocurrencia de elasmobranquios, tortugas, mamíferos terrestres, crustáceos y elementos no digeribles aumenta. En este mismo estudio los autores reportaron que *G. cuvier*

pueden ser un depredador oportunista, alimentándose de las presas abundantes y fáciles de capturar. Lowe *et al.* (1996) sugieren una segregación por talla entre los individuos pequeños y los de talla mediana y grande.

Smale & Cliff (1998), reportaron que en la dieta de *G. cuvier* en África del Sur, las familias de cefalópodos Sepiidae, Octopodidae y Ancistrocheiridae fueron las más numerosas y dominantes en términos de masa; mientras los picos de cefalópodos fueron escasos. Las presas de *S. mokarran* fueron dominadas por Ancistrocheiridae y Octopoteuthidae. Los autores observaron que los cefalópodos neríticos eran relativamente más importantes en los tiburones más pequeños, que en todas las especies estudiadas; mientras que los taxones pelágicos y epibénticos de alta mar eran más dominantes en los individuos más grandes, apoyando así la información derivada de los estudios de alimentación y telemetría anteriores.

Simpfendorfer *et al.* (2001), analizaron el contenido estomacal de 84 tiburones de *G. cuvier* en Australia, encontrando que las presas más abundantes fueron tortugas, serpientes de mar, peces teleósteos, dugongos y aves marinas. Además, los autores observaron un alto traslapo en la dieta, entre machos y hembras. Las presas pequeñas fueron más comunes en los individuos pequeños; mientras que las presas grandes aumentaron con el incremento de la talla de los tiburones, lo cual indica un cambio ontogénico en la especie. Asimismo, los autores señalan que la capacidad de capturar y consumir presas grandes, así como la disponibilidad, densidad y rendimiento de las presas puede ser identificado como factores que influyen en su dieta.

En el caso del tiburón *S. mokarran*, Stevens & Lyle (1989), analizaron el contenido estomacal de *S. mokarran* en Australia, mencionan que esta especie se alimenta de una gran variedad de presas, incluyendo peces teleósteos y elasmobranquios (principalmente especies demersales), cangrejos y calamares. Esta especie presenta una preferencia para las rayas y otros batoideos, meros y bagres marinos. Los autores reportan resultados similares en estudios previos, tales como Bass *et al.* (1975), quienes reportaron que los peces elasmobranquios (rayas), fueron los elementos más comunes en los estómagos de *S. mokarran* analizados, los crustáceos y cefalópodos fueron encontrados en menor medida.

En África del Sur (Kwazulu-natal), Cliff (1995) analizó el contenido estomacal de 147 estómagos de tiburones *S. mokarran*. Los resultados de este estudio fueron similares a los encontrados por Stevens y Lyle (1989) en el norte de Australia. El autor encontró elasmobranchios en el 82% de los estómagos. Reporto una alta incidencia de rayas (Dasyatidae), pez guitarra (Rhinobatidae) y otros peces de fondo en la dieta.

Posteriormente, durante las últimas décadas, el análisis de isótopos estables ha demostrado ser una técnica eficiente y en algunos casos complementarios para ampliar el conocimiento acerca de la ecología trófica de las especies. Además, representa una herramienta alternativa no letal para los animales.

Al nivel mundial, Matich *et al.* (2010) estudiaron la ecología trófica de *C. leucas* en estuarios y marismas de Florida y de *G. cuvier* en ecosistemas hipersalinos de Australia por medio del análisis de isótopos estables. Encontraron en ambas especies que el tamaño del tiburón puede ser un factor importante que influye en la magnitud de las diferencias en los valores isotópicos de los diferentes tejidos, debido a que las diferencias varían significativamente con el tamaño de los organismos. Observaron en el caso de *C. leucas* que los neonatos cuando nacían presentaban valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ similares a la de su madre ($\delta^{13}\text{C} \sim -15\text{‰}$ en el estudio). Los valores isotópicos reportados por los autores clasifican ambas especies como especies con hábitats costeros ($\delta^{13}\text{C}$ entre -26.79‰ y -16.51‰ ; $\delta^{15}\text{N}$ entre 11.07‰ y 13.26‰ en músculo de juveniles de *C. leucas* y $\delta^{13}\text{C}$ entre -15.72‰ y -9.56‰ y valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre 10.57‰ y 13.09‰ en sangre de individuos adultos de *G. cuvier*).

Matich *et al.* (2011), analizaron el grado de especialización, tanto a nivel poblacional como individual, de *C. cuvier* y *C. leucas*. A partir de los resultados, los autores concluyen que *G. cuvier* puede considerarse como un depredador generalista al nivel poblacional e individual, mientras *C. leucas* debe considerarse como depredador generalista al nivel poblacional pero especialista a nivel individual.

En los tiburones *C. leucas* de Florida, Belicka *et al.* (2012) detectaron que la pérdida de señal materna en valores de $\delta^{13}\text{C}$ ocurre a una longitud de aproximadamente 100 cm de LT. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de tejido muscular reflejaban

una transición de dietas de agua dulce / estuarios a dietas basadas en aguas marinas conforme va creciendo la longitud de los organismos.

En el Océano Índico Sudoeste, Daly *et al.* (2013) se enfocaron en investigar y comparar el papel de depredador de los sub-adultos y adultos de *C. leucas*. El tiburón toro presentó un rango amplio en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, lo cual sugiere que los tiburones toro se alimentan de una gama más diversa de fuentes $\delta^{13}\text{C}$ en un rango geográfico más amplio. Los autores observaron que los organismos adultos presentaron un nivel trófico mayor al de los sub-adultos, lo cual sugeriría que existe un cambio ontogénico en la especie. Los adultos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más costeros a los de los sub-adultos, con valores de $\delta^{15}\text{N}$ similares. La posición trófica de los adultos fue de 4.6 y de 4.4 para los sub-adultos.

En Florida, Matich et Heithaus (2014) observaron que los tiburones toro aumentan el uso de los canales durante la estación seca. Los valores isotópicos sugirieron que algunos individuos ajustan sus dietas para aprovechar las presas que ingresaban al sistema desde el Pantano, y como tal este puede ser un recurso importante para el vivero.

A nivel mundial, existen varios estudios de telemetría en elasmobranquios. Específicamente para *C. leucas*, la mayoría de estos estudios se han realizado en el Norte del Golfo de México y Florida, localidades donde se registra una gran población.

En el Océano Pacífico y Atlántico, en Fiji y Bahamas, Brunnschweiler *et al.* (2010) realizaron un monitoreo con marcaje satelital en *C. leucas* con el fin de investigar los movimientos horizontales y verticales de *C. leucas*. El estudio demostró una alta fidelidad de la especie a las áreas costeras. Además, en cuanto a los movimientos verticales, los resultados mostraron pocos movimientos y ningún patrón diario en los movimientos verticales. Los resultados de ese estudio evidenciaron que la especie permanece la mayor parte del tiempo entre 30 y 100 m de profundidad con buceos ocasionales debajo de los 100 m de profundidad.

En el Golfo de México, en Florida, Heupel *et al.* (2010), marcaron 67 organismos juveniles de *C. leucas* con marcas satelitales, con el fin de estudiar los patrones de

movimientos en el río Caloosahatchee. La mayoría de los organismos presentaron migraciones diarias menores a 5km. Los autores detectaron que los juveniles presentaban un patrón diario en los movimientos verticales, permaneciendo cerca de la superficie durante la noche y en aguas más profundas durante el día. Horizontalmente, se movieron río arriba durante el día y río abajo durante la noche. Concluyeron que el río Caloosahatchee se considera como área de crianza para esta especie.

En la misma área de estudio, Hammerschlag *et al.* (2012), marcaron *C. leucas* y Tarpón Atlántico *Megalops atlanticus* con marcas satelitales, con el fin de describir el uso de hábitat, la abundancia y los patrones de movimientos de estas dos especies. Los resultados de este estudio mostraron que las dos especies están presentes todo el año, pero los tiburones toro alcanzaron una mayor abundancia en verano. Los autores señalan que la presencia de los individuos adultos de *C. leucas* (>230 cm de LT) coincide con el punto máximo de abundancia del Tarpón Atlántico, presa principal de *C. leucas*. El mismo patrón se observó con el *G. cuvier* en Australia, donde la presencia de los dugongos (presa favorita de los tiburones tigres) en aguas poco profundas durante el verano, se traduce en mayor abundancia de *G. cuvier* en estos hábitats. Observaron que la mayoría de los tiburones marcados presentaron una alta fidelidad al sitio de marcaje. Una sola hembra realizó una migración relativamente larga en aguas abiertas.

Drymon *et al.* (2014) examinaron el efecto de las condiciones hidrográficas con la presencia de los organismos juveniles de *C. leucas* en la bahía de “Mobile bay”, Alabama. Para ello, se marcaron 35 tiburones juveniles (30 a 114 cm de LT) de *C. leucas* utilizando marcas acústicas internas. Los resultados indicaron que una combinación de factores hidrográficos que interactúan en la distribución de los juveniles de *C. leucas*. Los tiburones presentaron una afinidad por aguas calientes (29-32°C), una salinidad moderada (10-11 psu) y aguas de normoxia (5-7 mg/l).

Lea *et al.* (2015) estudiaron el comportamiento migratorio de una hembra preñada de *C. leucas* (3m de LT) en los Amirantes, Seychelles. Utilizando telemetría satelital y acústica con una red de 88 receptores acústicos, monitorearon los movimientos del

animal. Reportaron que el tiburón realizó una migración de 2000 km en aguas oceánicas, desde Seychelles hasta el Sureste de Madagascar antes de regresar a Seychelles. Mencionaron que en Madagascar, la hembra permaneció un periodo prolongado en aguas someras (< 5 m), probablemente para parir. A su regreso a Seychelles, observaron que la hembra de *C. leucas* ya no estaba grávida. En Seychelles, reportaron que este tiburón pasó la mayoría del tiempo a una temperatura de 26° C y profundidades inferiores a 50m; mientras que durante su migración, presentó un intervalo mucho más amplio en profundidad y tendió a permanecer en aguas más profundas, con movimientos rápidos hacia la superficie.

3. JUSTIFICACIÓN

Los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, son consumidos en México y están consideradas como especies importantes desde el punto económico (Applegate *et al.* 1993). La Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) indica que en 12 comunidades de Quintana Roo aún se pesca tiburón con fines comerciales. Estas capturas de tiburones, no están concentradas en adultos y sub adultos, sino también en los recién nacidos los cuales son altamente explotados en áreas de crianza (Bonfil, 1997).

A pesar del amplio número de estudios realizados en especies de elasmobranquios a nivel mundial, el conocimiento biológico de las especies objetivo de este estudio aún es escaso o inexistente en México. Por lo tanto, es necesario ampliar la información sobre la biología y ecología de estas especies, con la finalidad de aportar elementos biológicos para su conservación y establecer medidas adecuadas de manejo del recurso en el área; considerando que son altamente explotadas en la zona y que son especies catalogadas como “amenazadas” y “casi amenazadas” por la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). Por lo anterior, es preciso considerar la ecología trófica como uno de los rubros importantes para determinar las interacciones existentes entre las especies y el ambiente que los rodea, particularmente para las especies vulnerables a la sobreexplotación y que ejercen un control en la estructura y en el funcionamiento del ecosistema, como el caso de los tiburones (Calle-Morán, 2010).

Las costas de Quintana Roo se ven afectadas por actividades comerciales como la pesca y el turismo, las cuales, de igual manera afectan el hábitat y los procesos ecológicos de las especies de tiburones que se encuentran en la zona. Por lo tanto, es importante definir mejor el papel que tienen estas especies de tiburones en los ecosistemas. Estos son considerados como depredadores tope que regulan poblaciones y estructuran comunidades marinas a través de la depredación y contribuyen sustancialmente a la estabilidad de las mismas (Cortés, 1999; Stevens *et al.*, 2000). La abundancia y diversidad de tiburones proporcionan las condiciones

ideales para el estudio de las diferencias intra e interespecíficas en la ecología trófica a través del uso combinado de isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) y telemetría.

Durante el presente estudio, a partir del uso de técnicas complementarias, como son los isótopos estables y la telemetría, se determinará de manera directa el hábitat trófico, patrones de movimiento y los sitios claves que usan los tiburones en el Caribe Mexicano.

4. HIPÓTESIS

La composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ reflejará una segregación sexual y por tamaño de las tres especies de tiburones: *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, presentes en el área de estudio. Además, se espera que el tiburón *C. leucas*, presente fidelidad al sitio y un patrón espacio-temporal en sus movimientos.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar el hábitat trófico de *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* en el Caribe Mexicano, por medio del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno, así como el uso de hábitat de *C. leucas* mediante telemetría acústica.

5.2 Objetivos específicos

- Determinar las variaciones isotópicas entre especies, sexos y estadios.
- Determinar la amplitud del nicho isotópico entre las diferentes especies, sexos y estadios de madurez sexual, con base al $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo.
- Calcular la posición trófica de las tres especies de tiburones a partir de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en músculo.
- Determinar la contribución de presas potenciales en la dieta de las tres especies.
- Caracterizar la dinámica espacio-temporal de *C. leucas* mediante telemetría acústica, estimar la fidelidad al sitio de *C. leucas* y conocer su uso del hábitat en la costa de Quintana Roo.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en el estado de Quintana Roo, el cual se ubica en la península de Yucatán en México (Fig. 1).

La península de Yucatán se encuentra delimitada por el Golfo de México y el Mar Caribe (Wilson 1980). El clima de la región es tropical y se caracteriza por un invierno seco (estación seca) y lluvias en verano (estación húmeda). La estación lluviosa empieza en mayo y termina en octubre. Los meses más secos son de febrero a abril (Jones *et al.* 1973). La temperatura media anual oscila alrededor de 26°C (Bray *et al.*, 2004; Porter-Bolland *et al.*, 2007).

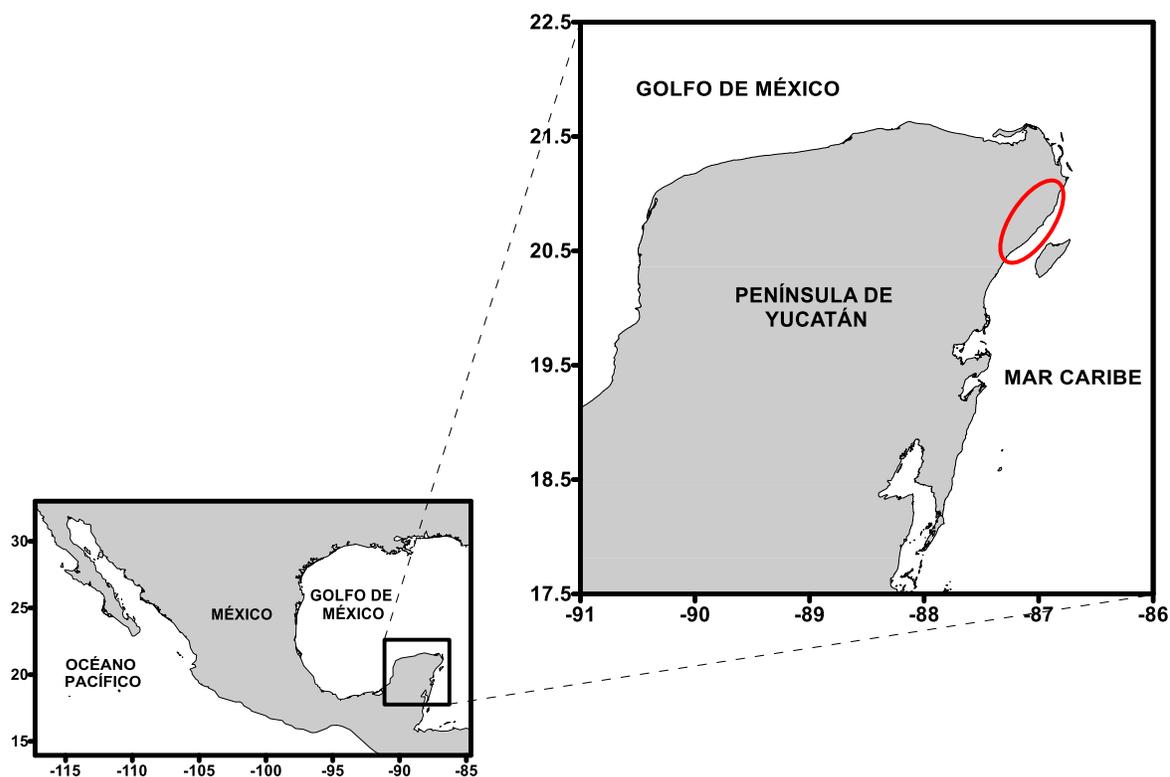


Figura 1. Área de estudio. Ubicación de los campos pesqueros donde se realizaron los muestreos (Puerto Morelos, Cancún).

La península de Yucatán tiene una plataforma poco profunda (10 a 20 m de profundidad) con una temperatura superficial del mar cálida (22-30°C anual). Está influenciada por la Corriente del Caribe y es un área importante de afloramiento del canal de Yucatán, lo cual genera una alta productividad primaria y secundaria en las aguas superficiales (Merino, 1997).

Los muestreos para el análisis de isótopos estables se realizaron en distintos campos pesqueros al noreste de la península de Yucatán, en las zonas de Puerto Morelos y Cancún. El marcaje de los tiburones se realizó en Cancún y Playa del Carmen (Fig.1).

6.2 Isótopos estables

6.2.1. Fase de campo

Los muestreos se realizaron durante los meses de abril a junio durante 2014 y 2015. Las muestras de tejido muscular fueron recolectadas de los tiburones capturados con palangres de la pesca artesanal de diferentes campos pesqueros (Puerto Morelos y Cancún). Las muestras se almacenaron en bolsas de plástico con una etiqueta, en la cual se anotó el lugar de muestreo, fecha, especie, sexo del organismo y longitud total (LT) en cm. Una vez obtenidas las muestras, estas fueron preservadas en hielo para su posterior traslado al Laboratorio de Ecología de Peces de CICIMAR-IPN. Una vez en laboratorio, las muestras fueron almacenadas en congeladores a una temperatura de -40° C.

Asimismo, en el área de estudio se realizaron capturas de peces con ayuda de los pescadores, consideradas como presas potenciales con base en la bibliografía. Los datos de estos peces permitieron obtener la señal isotópica de las probables presas de los tiburones para realizar el correspondiente análisis depredador-presa.

6.2.2. Fase de laboratorio

Para el análisis de isótopos estables, se colocaron las muestras de músculo en viales lavados y esterilizados para realizar la extracción de humedad del tejido utilizando una

liofilizadora FreeZone 2.5 (LABCONCO Ltd.), a una temperatura promedio de -50° C en vacío por 72 h. Cada muestra fue secada y molida en un mortero de ágata VWR (General Laboratory). Se pesó 0.001 g en una balanza analítica y posteriormente se colocó en una cápsula de estaño de 8 x 5 mg. La determinación de las abundancias de isótopos estables de carbono y nitrógeno fueron medidas en un espectrómetro de masa de razones isotópicas Delta V Plus de Thermo Scientific de flujo continuo acoplado a un analizador elemental (Elemental Combustion System Costech Instruments) ubicado en el Laboratorio de Espectrometría de Masas de Relaciones Isotópicas (LESMA) en el CICIMAR-IPN.

La composición isotópica de las muestras se expresa como $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, δ representando las diferencias relativas de las razones isotópicas entre los elementos pesados y ligeros de la muestra y de los estándares utilizados. Se determinó por lo tanto δX , el cual se expresa en partes por mil (‰), para cada isótopo, por medio de la ecuación propuesta por DeNiro & Epstein (1981):

$$\delta^h X = \left[\left(\frac{R_{muestra}}{R_{estándar}} \right) - 1 \right] * 1000$$

Donde; **X** es el elemento de interés (C o N), **h** el número de masa más alto, y **R** la razón del elemento de mayor masa entre el de menor masa ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ y $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). Los estándares utilizados como $R_{estándar}$ fueron para el $\delta^{13}\text{C}$ una calcita fósil llamada Pee Dee Belemnita (PDB) y el nitrógeno atmosférico (N_2) para el $\delta^{15}\text{N}$.

6.2.3. Fase de gabinete

Con el objetivo de definir los estadios de madurez sexual de los organismos obtenidos, se consideró el trabajo de Cruz-Martínez *et al.* (2004), para *C. leucas*. En el caso de *G. cuvier* se utilizó el trabajo de Whitney y Crow (2007), mientras que para *S. mokarran* se consideró el trabajo de Piercy *et al.* (2010).

6.2.3.1. Estadísticos de normalidad y homogeneidad

Se efectuó un análisis estadístico descriptivo de los datos. Los análisis estadísticos de los datos fueron realizados utilizando el programa “STATISTICA”. Todos los datos fueron probados para la normalidad usando la prueba de Shapiro-Wilk ($P > 0.05$) (Michener y Lajtha 2007), y homocedasticidad usando la prueba de Barlett, Hartley y Cochran C. (Michener y Lajtha 2007), utilizando un valor α de significancia de 0.05.

Debido a la falta de normalidad y homogeneidad de la mayoría de los datos y un número de muestras (n) pequeño, se realizaron análisis estadísticos no paramétricos utilizando la prueba U de Mann-Whitney para comparar entre estadios de madurez sexual y entre sexos. En el caso de comparación entre especies, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Para todas las pruebas realizadas se utilizó un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa R (*R Development Core Team, 2007*).

6.2.3.2. Relación C:N

Se realizó previamente un análisis con un número pequeño de muestras para decidir si realizar o no la extracción de lípidos y urea a todas las muestras. Los valores obtenidos a esta prueba se pueden observar en la Tabla 1:

Tabla 1: Valores isotópicos (promedio \pm desviación estándar) de las muestras utilizadas para la prueba de extracción de lípidos e urea para las tres especies de tiburones.

Especie	Número de muestras (n)	Sin extracción		Con extracción	
		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>C. leucas</i>	11	-14.69 \pm 0.5	12.40 \pm 1.7	-14.61 \pm 0.6	13.02 \pm 1.7
<i>G. cuvier</i>	5	-14.16 \pm 0.9	11.17 \pm 1.6	-13.55 \pm 0.8	11.55 \pm 1.3
<i>S. mokarran</i>	12	-14.77 \pm 0.6	12.19 \pm 1.3	-14.36 \pm 0.9	12.76 \pm 1.4

Se determinó la relación C:N en músculo a partir de la proporción entre la razón de carbono y la razón de nitrógeno obtenidos con y sin extracción para cada una de las muestras analizadas.

Considerando los resultados de la prueba de extracción y que los valores de la proporción C:N se encontraban por debajo de 3.5 (Post, 2007), se procedió a analizar el resto de muestras sin extracción.

6.2.3.3. Posición trófica

Se calculó la posición trófica de las tres especies usando la ecuación propuesta por Post (2002):

$$PT = \lambda + \left(\frac{\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{línea\ base}}{\Delta_n} \right)$$

Donde:

λ = Posición trófica del zooplancton ($\lambda=2$),

$\delta^{15}N_{depredador}$ = Valor de la señal isotópica del depredador,

$\delta^{15}N_{línea\ base}$ = Valor de la señal isotópica del zooplancton del litoral central de Quintana Roo, México = 4.76‰ (Talavera, 2016),

Δ_n = 3.7‰ = Valor de factor de enriquecimiento para el tejido muscular, determinado por Kim *et al.* (2012).

Para los isótopos de carbono y nitrógeno en músculo de *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, se escogió el factor de discriminación determinado por Kim *et al.* (2012), que corresponde al único estudio de larga duración donde se mantienen a los tiburones en condiciones de laboratorio y con dieta controlada.

6.2.3.4. Amplitud y traslapo de nicho isotópico

Con el fin de determinar la amplitud de la dieta y el traslapo de nicho isotópico entre las tres especies, sexo y estado de madurez, se utilizó el método SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R) del paquete SIAR, disponible en el programa R (R Development Core Team, 2007), propuesto por Jackson *et al.* (2011). Este método representa un alternativa para la determinación del nicho isotópico por medio del área de un polígono y con medidas basadas en elipses que no se ven influenciadas por el tamaño de la muestra.

Las elipses se forman de manera bivariada; son el equivalente de la desviación estándar para los casos uni-variados, pero se aplican en casos bi-variados. La elipse de una serie de datos bi-variados se calcula mediante una matriz de covarianza que define la forma y su área, mientras la media de los datos determina su ubicación (Jackson *et al.* 2011). Este método también proporciona el área de la elipse corregida, el cual no subestima el área en el caso de muestras pequeñas, así como la estimación bayesiana del área y el traslapo entre las elipses, considerando para este último caso valores cercanos a uno como un traslapo alto. Valores iguales o mayores a uno indican un traslapo alto; mientras que los valores menores a uno indican un traslapo bajo (Jackson *et al.*, 2011). El área total, que es el área del polígono, corresponde a la amplitud del nicho trófico (Jackson *et al.*, 2011).

Para determinar la amplitud de nicho poblacional, se recurrió a los criterios de Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007), quienes mencionan que la amplitud del nicho isotópico puede ser medida por la varianza (σ^2) de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, considerando que valores inferiores a 1, corresponden a poblaciones de hábitos especialistas; mientras que los superiores a 1 identifican poblaciones de hábitos generalistas (Jaeger *et al.*, 2009).

6.2.3.5. Contribución de presas potenciales

Se utilizaron varias presas potenciales (peces teleósteos) para las tres especies de tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* en la zona de estudio. Además, se obtuvieron valores isotópicos de otras presas potenciales para los tres depredadores

de trabajos previamente publicados en la zona del Caribe Mexicano (Tabla 2). Los valores isotópicos de las presas potenciales fueron posteriormente comparados con los valores isotópicos obtenidos para los depredadores en el presente estudio. A partir de los valores isotópicos de las presas potenciales y la de los tiburones, se determinó que presa contribuye más a la dieta de cada especie. Para ello se realizó un modelo de mezcla, con ayuda del programa R, por medio del método SIAR propuesto por Jackson *et al.* (2011), el cual relaciona los valores medios y la desviación estándar de las señales isotópicas de las presas y del depredador, así como el fraccionamiento presente entre ambos (Moore y Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2010). Se utilizó el factor de discriminación trófica determinado por Kim *et al.* (2012): $\Delta^{13}\text{C}=3.7\text{‰}$ y $\Delta^{15}\text{N}=1.7\text{‰}$.

Tabla 2. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm desviación estándar) de presas potenciales de los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* en el área de estudio. Las cuatro primeras presas fueron obtenidas en este estudio y las dos últimas fueron obtenidas a partir de estudios previos (Talavera, 2016 y Luviano-Aparicio, 2016).

Especies	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Fuente
<i>Calamus bajonado</i>	-15.1	8.85	Este estudio
<i>Gerres cinereus</i>	-10.84	9.41	Este estudio
<i>Caranx ruber</i>	-13.67	10.1	Este estudio
<i>Caranx hippos</i>	-14.21	12.08	Este estudio
<i>Chelonia mydas piel</i>^A	-7.45 \pm 1.6	6.85 \pm 1.1	Talavera, 2016
<i>Panulirus spp.</i>	-9.45 \pm 0.8	7.99 \pm 0.33	Luviano-Aparicio, 2016

6.3 Telemetría

El análisis de telemetría de este estudio solo se realizó para la especie *C. leucas* por la facilidad para colocar las marcas debido a que se utiliza atractivo para el buceo.

6.3.1. Fase de campo

Marcas ultrasónicas

Las marcas ultrasónicas, son transmisores codificados (VEMCO Ltd.) que emiten señales cada 50-130 segundos con un código específico, el cual permite su reconocimiento individual. El código de cada transmisor es registrado por las estaciones acústicas o receptores VR2W (VEMCO Ltd.) cada vez que los individuos se aproximan en un radio de 300 a 500 m, dependiendo de las características de la zona (topografía, salinidad, temperatura, etc.).

Las marcas están diseñadas para ser colocadas de manera externa o interna. Las externas tienen un plástico protector y dos orificios que permiten unir las a un filamento de acero inoxidable y una barbilla para su aplicación externa; mientras que las internas son más pequeñas y de color negro (Fig.2).



Figura 2. Marcas ultrasónicas interna (negra) y externa (gris).

Se colocaron marcas ultrasónicas en la musculatura dorsal de los tiburones de dos formas:

- 1) De manera externa, insertando un dardo de acero con punta afilada en la musculatura dorsal de los tiburones utilizando arpones para pesca deportiva.
- 2) De manera interna mediante una inserción quirúrgica en la cavidad peritoneal. Para esta operación fue necesario capturar a los tiburones, utilizando una línea de nylon con un empate de acero y un anzuelo modificado. Se mantuvo al tiburón inmóvil dentro del agua durante la operación (Fig. 3). Posteriormente, se cerró la incisión con sutura. Finalmente los individuos se regresaron al mar asegurándose de que su condición fuera óptima para su liberación (Ketchum *et al.* 2014).



Figura 3. Marcaje interno

Estaciones acústicas

Los receptores submarinos tipo VR2W (Fig. 4), son receptores acústicos sumergibles de un solo canal capaz de identificar los transmisores VEMCO codificados. Funcionan con una frecuencia de 69 kHz ó 180 kHz. El receptor se encuentra protegido por un cilindro de plástico resistente al agua y la presión. Todas las estaciones acústicas se realizaron utilizando un tubo galvanizado fijado en una llanta llena de concreto, utilizada como base.

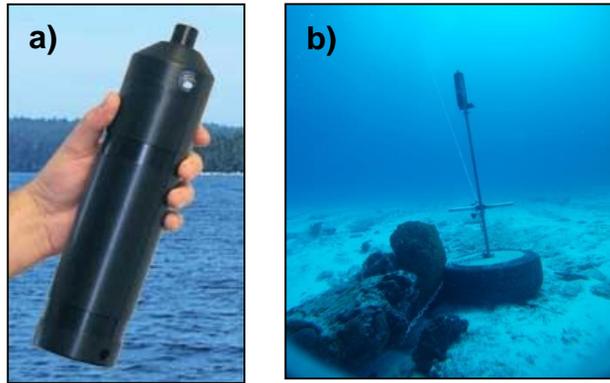


Figura 4. (a) Receptor submarino VR2W y (b) estación acústica.

Los receptores submarinos se colocaron en diferentes sitios a lo largo de las costas de Quintana Roo (Fig. 5).

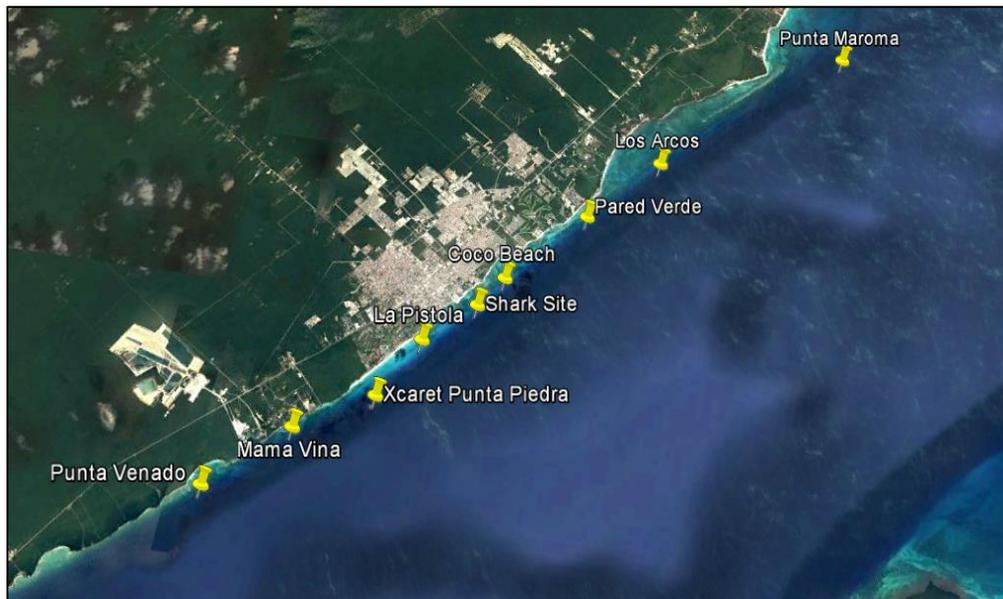


Figura 5. Localización de los receptores colocados en las costas de Quintana Roo (en amarillo).

Los receptores registran las señales emitidas por las marcas ultrasónicas codificadas en un intervalo de 250-500m. Registran el código de la marca, la fecha y la hora de las detecciones. La información se almacena en la memoria VR2W hasta que se descarga en una computadora por medio de bluetooth.

Se colocaron receptores en varios sitios que podrían estar siendo utilizados por los tiburones como áreas de crianza a lo largo de las costas de Quintana Roo. Los receptores fueron fijados sobre el sustrato a una profundidad entre 20 y 30 m por medio de buceo autónomo y se colocaron de tal manera que las señales acústicas no se traslaparan en el perímetro del área de estudio. Los receptores registraron la hora y fecha de la detección de los tiburones marcados con transmisores acústicos.

La duración de la batería de las marcas, es de 300 días y la de los receptores de hasta 15 meses. Cada seis meses los receptores fueron sacados del agua para pasar la información a la base de datos y así obtener la información almacenada y reemplazar las baterías para permitir que sigan operando.

Con los receptores colocados en distintos sitios se puede efectuar un seguimiento de los tiburones a largo plazo y a gran escala. Los datos obtenidos proporcionan información sobre la fidelidad de los tiburones a los diferentes sitios, así como su actividad diaria.

6.3.2. Fase de gabinete

Se utilizó el programa VUE de Vemco para leer y analizar los datos obtenidos por los receptores submarinos. Se calculó el período total de detección (PT) y los días de detección (DD). Con ambos datos, se calculó el índice de residencia para cada organismo, el cual se define como el cociente entre el DD y el PT.

Se analizaron los patrones en una escala de tiempo larga. Se exploró la variación tanto temporal como espacial, dependiendo de los siguientes parámetros: mes, temporada, sitio e individuos. Asimismo, se comparó el número de detecciones totales a distintas horas del día y se comparó la fidelidad al sitio de los tiburones.

7. RESULTADOS

7.1 Isótopos estables

7.1.1. Datos generales

Carcharhinus leucas

Se obtuvo un total de 31 muestras de músculo de *C. leucas*. Con un intervalo de tallas de 180 a 256 cm de LT en hembras y de 117 a 251 cm de LT para machos. Con base en el estudio de Cruz-Martínez *et al.* (2004) realizado en Veracruz y Campeche, en el cual registran una talla de primera madurez a los 200 cm LT para machos y a los 204 cm de LT para las hembras, la mayor parte de las muestras correspondían a tiburones adultos (Tabla 3) (Fig. 6).

Tabla 3. Muestras obtenidas de *C. leucas*.

Sexo	n	Estado de madurez	n
Hembras	10	Juveniles	8
		Adultas	2
Machos	21	Juveniles	13
		Adultos	8

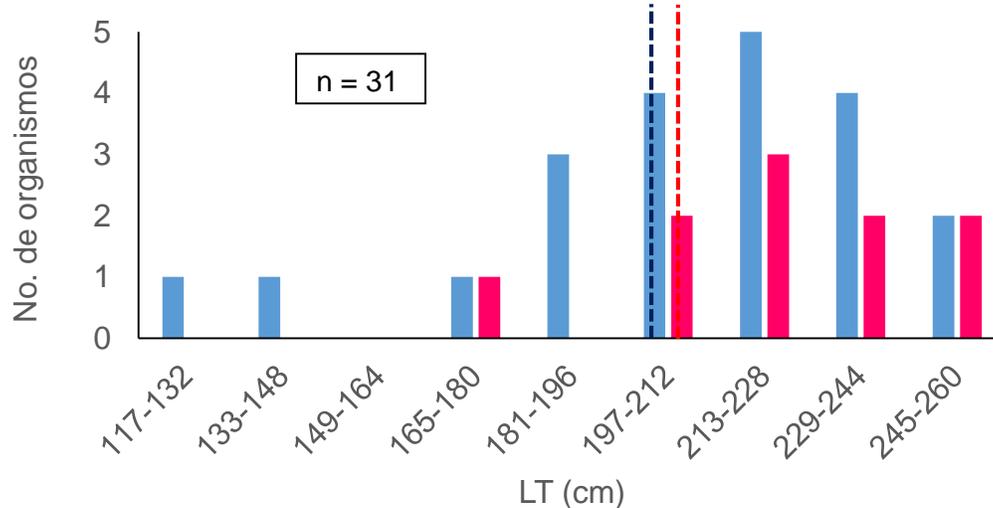


Figura 6. Distribución de frecuencia de tallas por sexo para los organismos de *C. leucas* capturados en el Caribe Mexicano. La n hace referencia al número de individuos medidos a partir de los cuales están basados los histogramas. Las hembras están representadas con columnas de color rosa y los machos por las columnas de color azul. La línea roja y azul indica la talla de primera madurez para hembras y machos respectivamente de acuerdo a Martínez *et al.* (1994).

Galeocerdo cuvier

En *G. cuvier*, se obtuvo un total de 10 muestras de músculo. Los organismos tuvieron un intervalo de tallas de 216 a 302 cm de LT en hembras y solo se obtuvo un macho de 216 a cm de LT. Para determinar el estadio de madurez en ambos sexos, se consideró el estudio de Whitney y Crow (2007), realizado en Hawaii, en el cual registran una talla de primera madurez a los 292 cm LT para machos y a los 330 cm de LT para las hembras. De lo cual se observa que la mayor parte de las muestras correspondían a tiburones juveniles (Tabla 4) (Fig. 7).

Tabla 4. Muestras obtenidas de *G. cuvier*.

Sexo	n	Estado de madurez	n
Hembras	9	Juveniles	1
		Adultas	8
Machos	1	Juveniles	-
		Adultos	1

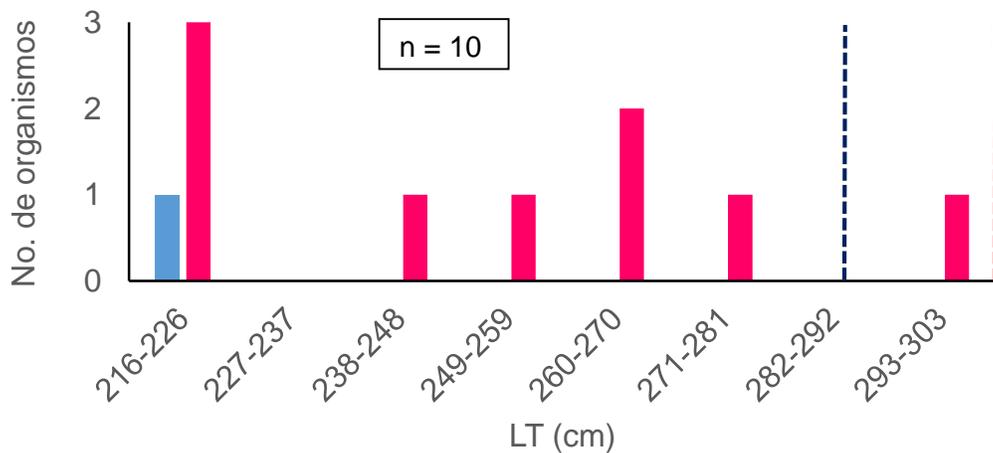


Figura 7. Distribución de frecuencia de tallas por sexo para los organismos de *G. cuvier* capturados en el Caribe Mexicano. La n hace referencia al número de individuos medidos a partir de los cuales están basados los histogramas. Las hembras están representadas con columnas de color rosa y los machos por las columnas de color azul. La línea roja y azul indica la talla de primera madurez para hembras y machos respectivamente de acuerdo a Whitney y Crow (2007).

Sphyrna mokarran

En *S. mokarran*, se obtuvo un total de 14 muestras de músculo. Los organismos tuvieron un intervalo de tallas de 279 a 389 cm de LT en hembras y de 122 a 420 cm de LT para machos. Considerando el estudio de Piercy *et al.* (2010), realizado en el Nor-Oeste del Océano Atlántico y el Golfo de México, en el cual registran una talla de

primera madurez a los 238 cm LT para machos y a los 285 cm de LT para las hembras, se pudo observar que la mayor parte de las muestras correspondían a tiburones adultos (Tabla 5) (Fig. 8).

Tabla 5. Muestras obtenidas de *S. mokarran*.

Sexo	n	Estado de madurez	n
Hembras	4	Juveniles	3
		Adultas	1
Machos	10	Juveniles	7
		Adultos	3

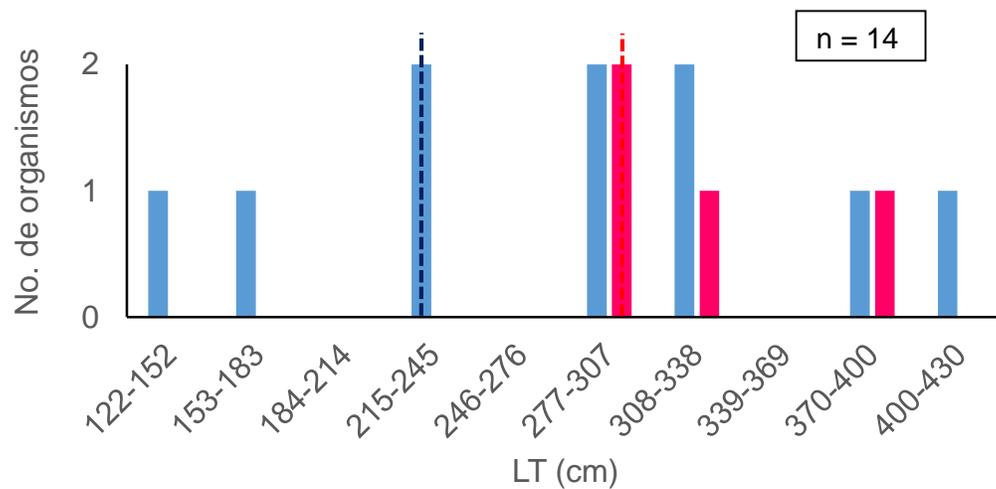


Figura 8. Distribución de frecuencia por sexo para los organismos de *S. mokarran* capturados en el Caribe Mexicano. La n hace referencia al número de individuos medidos a partir de los cuales están basados los histogramas. Las hembras están representadas con columnas de color rosa y los machos por las columnas de color azul. La línea roja y azul indica la talla de primera madurez para hembras y machos respectivamente de acuerdo a Piercy *et al.* (2010).

7.1.2. Relación C:N

Se calculó la proporción C:N para las tres especies. La relación C:N que se obtuvo en el músculo de *C. leucas* (n=31) se distribuye entre 2.13 y 2.83 (2.47 ± 0.2). En *G. cuvier* (n=10), la relación C:N varió entre 2.08 y 2.39 (2.26 ± 0.1) y para *S. mokarran* (n=14), la relación estuvo entre 2.3 y 2.52 (2.38 ± 0.1)(Fig. 9) .

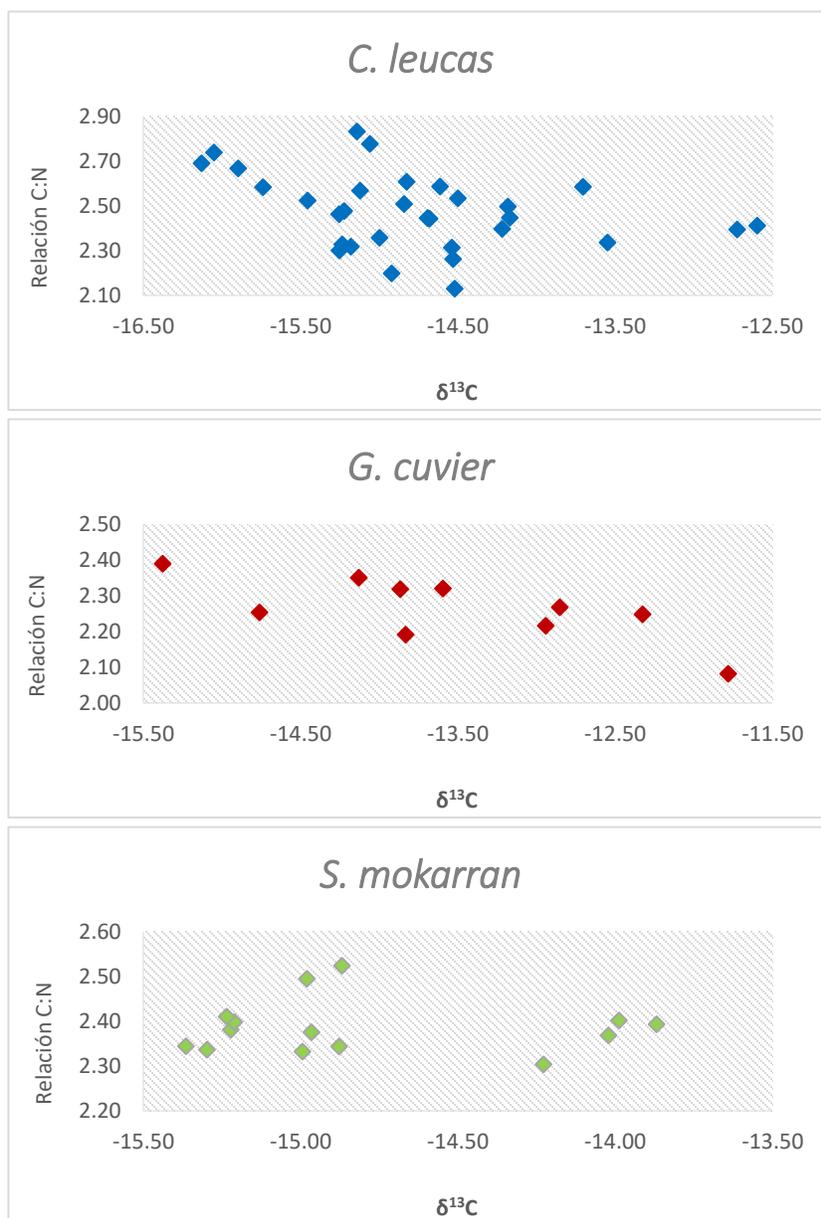


Figura 9. Relación C:N en músculo de *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*.

7.1.3. Análisis isotópico

Los valores isotópicos obtenidos para las tres especies de tiburones fueron cercanas a valores indicando hábitos costeros. El intervalo y la variación en cada especie no fueron muy amplia, y las tres especies de tiburones presentaron valores cercanos. Los valores promedios y desviación estándar para cada una de las especies se reportaron en la Tabla 6:

Tabla 6. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con promedio y desviación estándar de *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* en el Caribe mexicano.

	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	Promedio (‰)	Desv. Est (‰)	Promedio (‰)	Desv. Est (‰)
<i>C. leucas</i>	-14.8	± 0.8	13.2	± 1.4
<i>G. cuvier</i>	-13.6	± 1.1	11.2	± 1.4
<i>S. mokarran</i>	-14.8	± 0.5	12.2	± 1.2

7.1.3.1. Segregación por sexo y estadio de madurez

Carcharhinus leucas

Se observaron valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto para machos como para hembras, en *C. leucas*. Asimismo, no se encontró diferencia significativa entre ambos sexos de *C. leucas* tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($W=122$, $p=0.4921$) como en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($W=132.5$, $p=0.2538$) (Tabla 7) (Figura 10).

Tabla 7. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios de madurez de *C. leucas*.

Categoría		Número de muestras (n)	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Sexo	Hembras	10	-14.65 (±0.9)	13.50 (±1.4)
	Machos	21	-14.81 (±0.8)	13.08 (±1.4)
Estadio de madurez	Juveniles	21	-15.19 (±0.6)	12.66 (±1.9)
	Adultos	10	-14.56 (±0.9)	13.47 (±1.0)

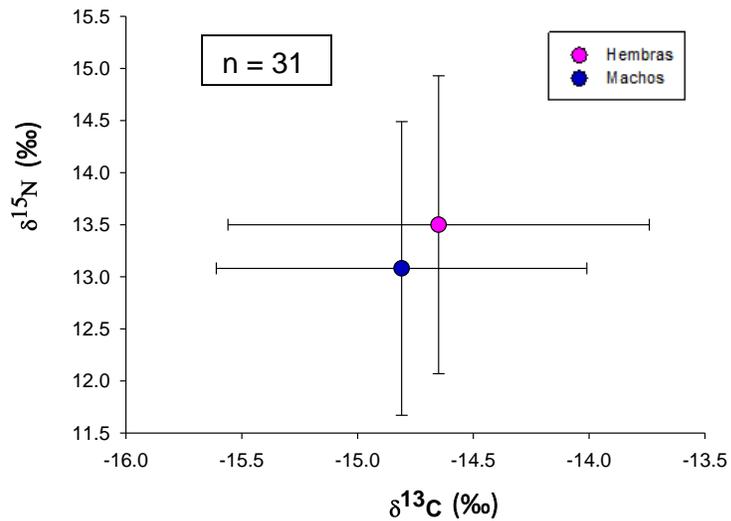


Figura 10. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *C. leucas* para cada sexo con su promedio y desviación estándar

Se tuvieron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *C. leucas* por estadio de madurez ($W=156$, $p = 0.0311$). Se observó que los tiburones adultos presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ levemente más enriquecidos en comparación con los juveniles ($\delta^{13}\text{C}$ para adulto: $-14.56 \pm 0.9\text{‰}$ y juvenil: $-15.19 \pm 0.6\text{‰}$) (Figura 11). No se detectaron diferencia significativa entre los estadios de madurez para el $\delta^{15}\text{N}$ ($W=126.5$, $p = 0.3748$).

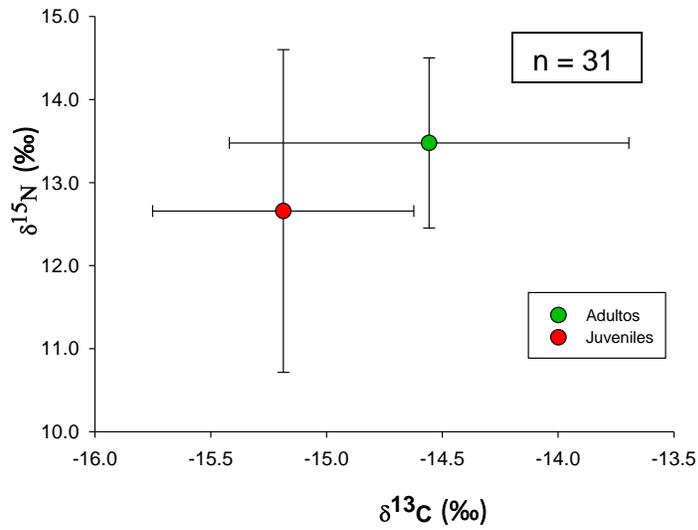


Figura 11. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *C. leucas* para cada estadio de madurez con su promedio y desviación estándar

En *C. leucas*, se observó una relación entre la talla de los organismos y los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$. En el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, no se observó una relación (Fig. 12).

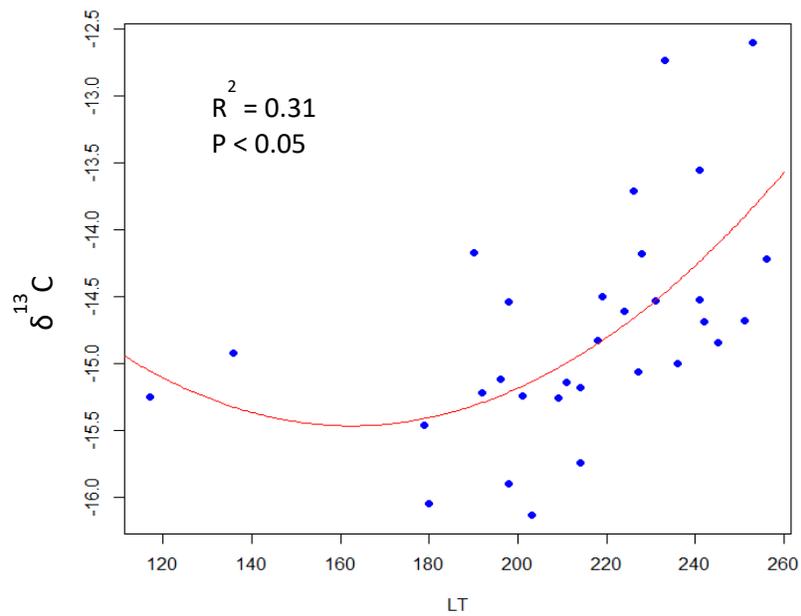


Figura 12. Relación entre los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y la talla (LT) de los tiburones *C. leucas*.

Galeocерdo cuvier

En el caso de *G. cuvier*, se obtuvo únicamente muestra de un macho, el cual presentó valores menos enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ (-15.38 ‰) y un valor más alto en $\delta^{15}\text{N}$ (13.98 ‰), con respecto a las hembras ($\delta^{13}\text{C}$: -13.34 ± 0.9 ‰ y $\delta^{15}\text{N}$: 10.89 ± 1.1). Debido a que únicamente se obtuvo un organismo macho, no se realizó análisis estadísticos para comparar entre machos y hembras de *G. cuvier* (Tabla 8) (Fig. 13).

Tabla 8. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios de madurez de *G. cuvier*.

Categoría		Número de muestras (n)	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Sexo	Hembras	9	-13.34 (± 0.9)	10.89 (± 1.1)
	Machos	1	-15.38	13.98
Estadio de madurez	Juveniles	1	-13.41 (± 1.1)	11.27 (± 1.5)
	Adultos	9	-14.76	10.55

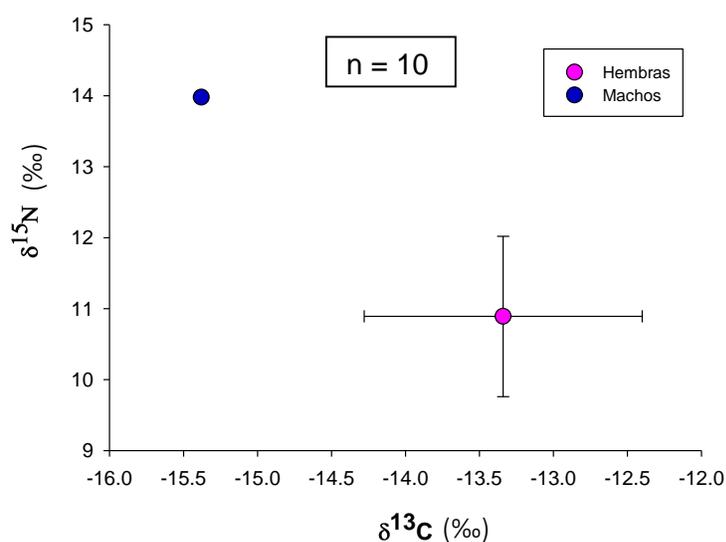


Figura 13. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *G. cuvier* para cada sexo con su promedio y desviación estándar

De acuerdo a los análisis entre estadios de madurez para *G. cuvier*, el único organismo adulto presentó valores de $\delta^{13}\text{C}$ menos enriquecidos (-14.76‰) y valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos (10.55‰), con respecto a los juveniles ($\delta^{13}\text{C}$: $-13.41\pm 1.1\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}$: $11.27\pm 1.5\text{‰}$). Al igual que para la comparación entre sexos de *G. cuvier*, no se pudo realizar el análisis estadístico debido a que solo se obtuvo un organismo adulto (Fig. 14).

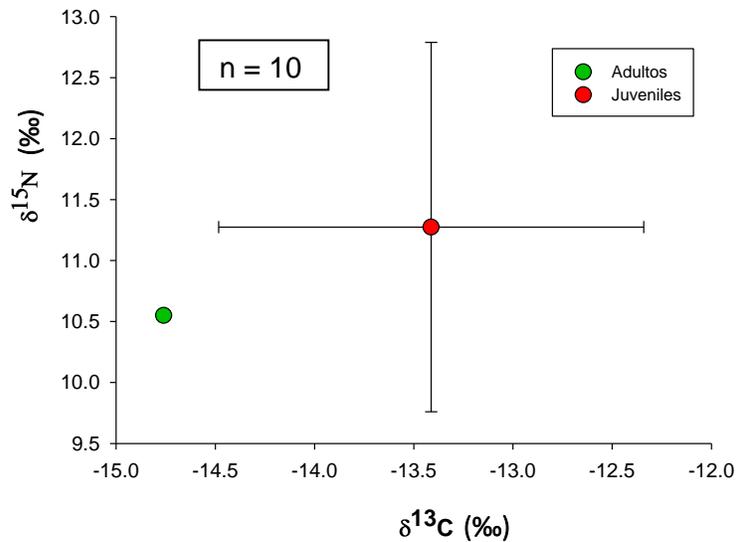


Figura 14. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *G. cuvier* para cada estadio de madurez con su promedio y desviación estándar.

Sphyrna mokarran

Se observaron valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto para machos como para hembras (machos: $\delta^{13}\text{C}$: $-14.84\pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}$: $12.14\pm 1.2\text{‰}$; hembras: $\delta^{13}\text{C}$: $-14.67\pm 0.7\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}$: $12.38\pm 1.2\text{‰}$). Los análisis estadísticos no evidenciaron diferencia significativa entre ambos sexos de la especie, tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($W=20$, $p=1$) como en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($W=20$, $p=1$) (Tabla 9) (Figura 15).

Tabla 9. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y estadios de madurez de *S. mokarran*.

Categoría		Número de muestras (n)	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Sexo	Hembras	4	-14.69 (± 0.7)	12.38 (± 1.2)
	Machos	10	-14.84 (± 0.5)	12.14 (± 1.2)
Estadio de madurez	Juveniles	10	-14.48 (± 0.5)	12.44 (± 1.3)
	Adultos	4	-14.92 (± 0.5)	12.12 (± 1.2)

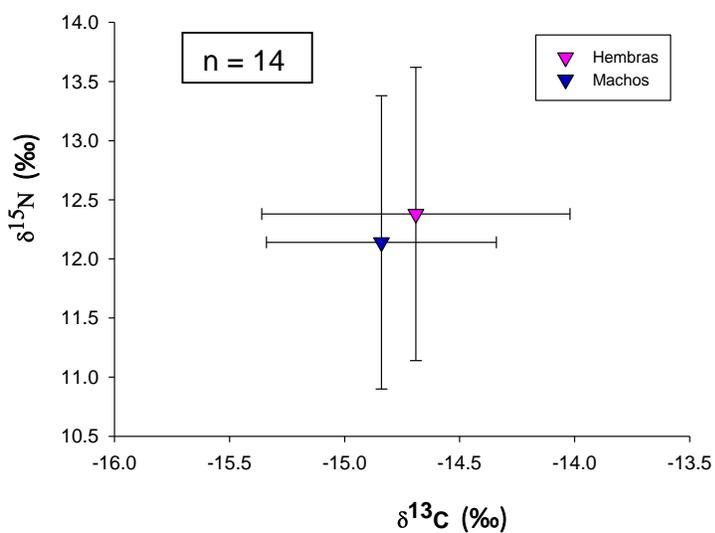


Figura 15. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *S. mokarran* para cada sexo con su promedio y desviación estándar.

Al igual que para la comparación por sexos, se observaron valores similares entre los juveniles y los adultos (juveniles: $\delta^{13}\text{C}$: $-14.48 \pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}$: $12.44 \pm 1.3\text{‰}$; adultos: $\delta^{13}\text{C}$: $-14.92 \pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}$: $12.12 \pm 1.2\text{‰}$) de *S. mokarran*. No se evidenciaron diferencias significativas entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($w=8$, $p\text{-value}=0.1059$) como los de $\delta^{15}\text{N}$ ($w=14$, $p\text{-value}=0.4362$) (Figura 16).

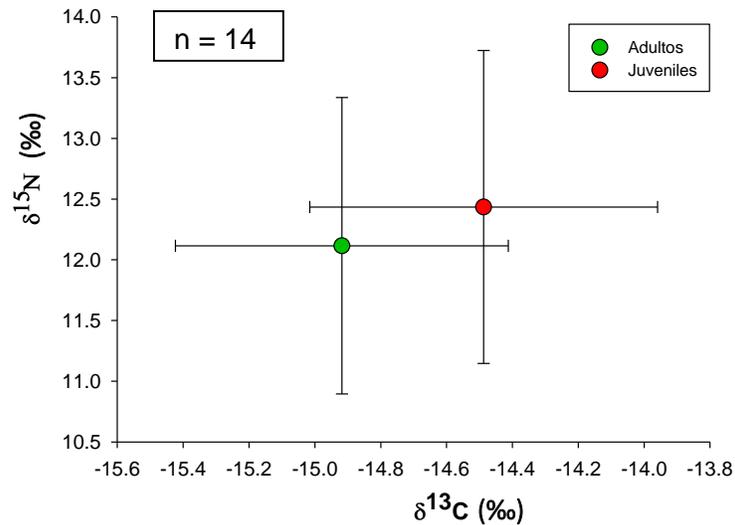


Figura 16. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *S. mokarran* para cada estadio de madurez con su promedio y desviación estándar.

7.1.3.2. Variaciones isotópicas entre especies

Los valores isotópicos en músculo de *C. leucas* estuvieron entre -16.13 a -12.6‰ , para $\delta^{13}\text{C}$ y de 9.88 a 15.6‰ para $\delta^{15}\text{N}$. En el caso de *G. cuvier* los valores estuvieron entre -15.38 a -11.78‰ , para $\delta^{13}\text{C}$ y de 9.17 a 13.98‰ , para $\delta^{15}\text{N}$. Finalmente, en *S. mokarran*, los valores isotópicos en músculo estuvieron entre -15.36 a -13.87‰ , para $\delta^{13}\text{C}$ y de 10.22 a 14.12‰ , para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 10) (Fig. 17). El tiburón *G. cuvier* presentó valores más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$. Se detectaron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ ($\chi^2=9.9735$, $df=2$, $p=0.006828$) entre *G. cuvier* y *C. leucas* (Col Mean= -2.984107 , $p=0.0014$) así como entre *G. cuvier* y *S. mokarran* (Col Mean= -2.754670 , $p=0.0029$). En cuanto al $\delta^{15}\text{N}$, el tiburón *C. leucas* presentó los valores más

altos, seguido por el tiburón *S. mokarran*, el tiburón *G. cuvier* presentó los valores más bajos. Se detectó diferencia significativa en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($\chi^2= 11.533$, $df= 2$, $p = 0.003131$), únicamente entre *C. leucas* y *G. cuvier* (Col Mean= 3.166605, $p = 0.0008$).

Tabla 10. Valores isotópicos obtenidos para las tres especies de tiburones.

Especie	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
	Promedio \pm Desviación estándar (‰)	Promedio \pm Desviación estándar (‰)
<i>C. leucas</i>	-14.8 \pm 0.8	13.2 \pm 1.4
<i>G. cuvier</i>	-13.6 \pm 1.1	11.2 \pm 1.4
<i>S. mokarran</i>	-14.8 \pm 0.5	12.2 \pm 1.2

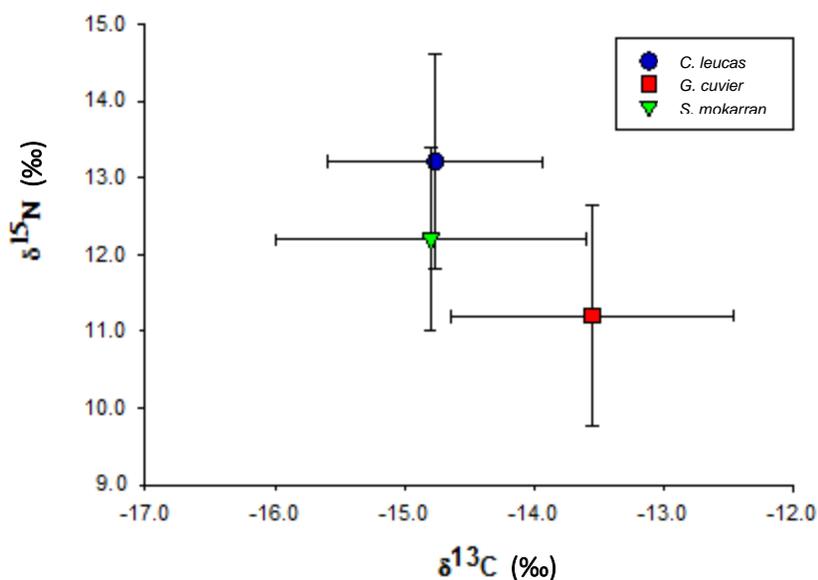


Figura 17. Valores isotópicos para las tres especies de tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* (media \pm EE)

7.1.4. Nicho isotópico y traslapeo isotópico

C. leucas

Con el método SIBER se observó que los machos y hembras de *C. leucas* tienen una amplitud de nicho similar (Tabla 11). Además, se determinó que tienen un traslapeo alto de acuerdo a las áreas de las elipses que se generaron (Fig. 18). Finalmente, tanto machos como hembras se consideran como depredadores con hábitos generalistas, de acuerdo a las varianzas de los datos isotópicos de nitrógeno para machos ($\sigma^2 \delta^{15} \text{N} = 2.03$) y hembras ($\sigma^2 \delta^{15} \text{N} = 2.00$), ya que esta es mayor a 1.

Tabla 11. Áreas de los elipses y polígonos por sexos de *C. leucas* en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslapeo se calculó a partir del área corregida (SEAc).

Sexo	Área de la elipse	Área corregida	Área total	Valor de sobre posición	Porcentaje de traslapeo (%)
Hembras	3.915080	4.404465	8.89935	2.77	62.93
Machos	3.044534	3.204772	8.40915		86.49

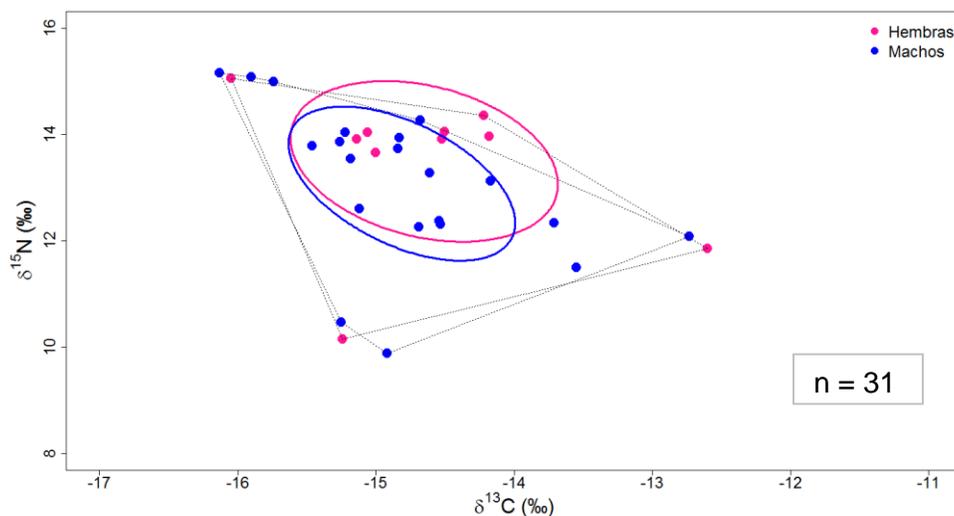


Figura 18. Nicho isotópico para machos y hembras de *C. leucas*.

Con respecto a los estadios de madurez sexual, el método SIBER indicó que los adultos y los juveniles de *C. leucas* tienen una amplitud de nicho distinta (Tabla 12). Los adultos presentaron una amplitud de nicho con una variación horizontal (zonas de alimentación), mientras los juveniles presentaron una amplitud de nicho con variación vertical (nivel trófico) (Fig. 19). De acuerdo a las áreas de las elipses que se obtuvieron, se determinó juveniles y adultos tienen un traslape bajo. Las varianzas de los datos isotópicos de nitrógeno para adultos ($\sigma^2 \delta^{15} N = 1.05$) y juveniles ($\sigma^2 \delta^{15} N = 3.77$) fueron mayores a 1, por lo cual los adultos y los juveniles se consideran como depredadores con hábitos generalistas.

Tabla 12. Áreas de los elipses y polígonos por estadios de madurez de *C. leucas* en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslape se calculó a partir del área corregida (SEAc).

Sexo	Área de la elipse	Área corregida	Área total	Valor de sobreposición	Porcentaje de traslape (%)
Adultos	1.755245	1.847626	5.07120	0.48	26.23
Juveniles	3.089819	3.476047	4.62305		13.94

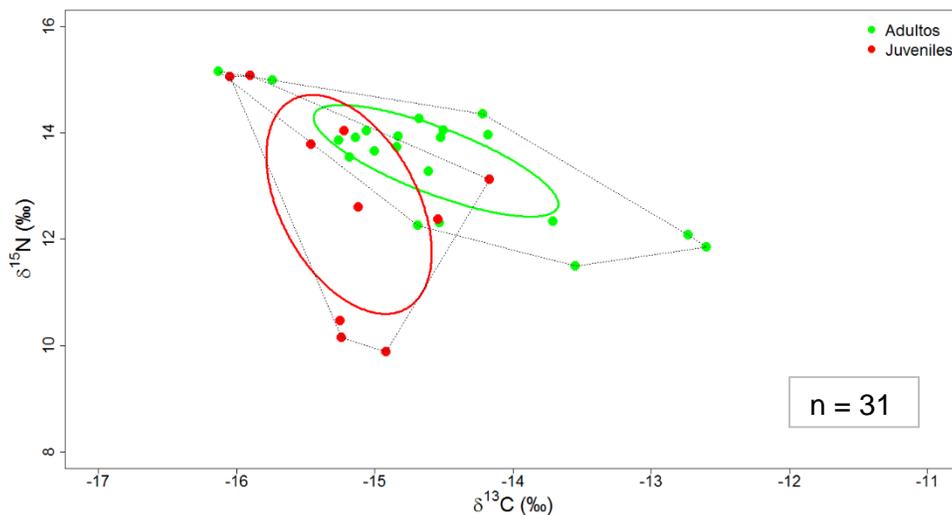


Figura 19. Nicho isotópico para juveniles y adultos de *C. leucas*.

S. mokarran

El método SIBER aplicado a *S. mokarran*, indicó que los machos y hembras de esta especie tienen una amplitud de nicho similar (Tabla 13). Se determinó al igual que el tiburón *C. leucas*, que tienen un traslapeo alto de acuerdo a las áreas de los elipses que se generaron (Fig. 20). Tanto machos como hembras se consideran como depredadores con hábitos generalistas, de acuerdo a las varianzas de los datos isotópicos de nitrógeno para machos ($\sigma^2 \delta^{15} N = 1.5$) y hembras ($\sigma^2 \delta^{15} N = 1.6$), ya que esta es mayor a 1.

Tabla 13. Áreas de los elipses y polígonos por sexos de *S. mokarran* en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslapeo se calculó a partir del área corregida (SEAc).

Sexo	Área de la elipse	Área corregida	Área total	Valor de sobre posición	Porcentaje de traslapeo (%)
Hembras	2.608531	3.912797	1.8602	2.00	51.24
Machos	1.796965	2.021585	3.3336		99.18

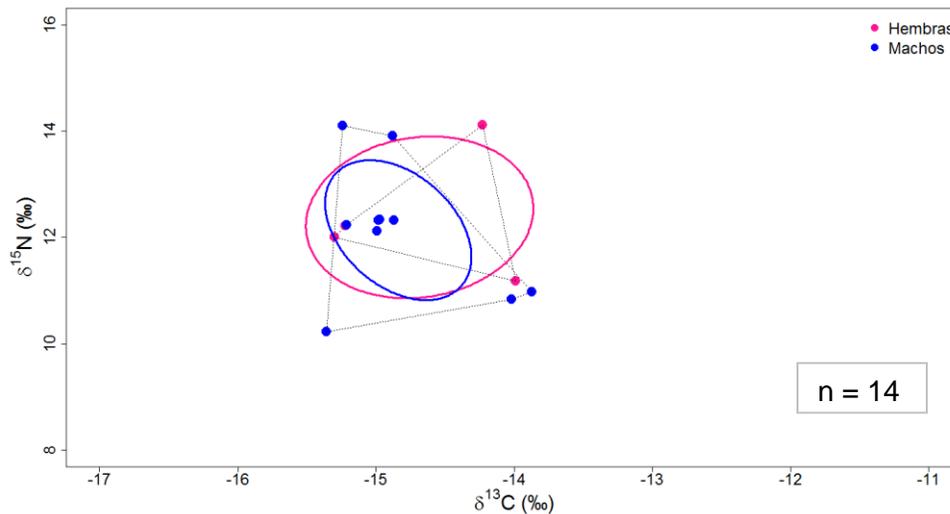


Figura 20. Nicho isotópico para machos y hembras de *S. mokarran*.

Al comparar por estadios de madurez, se observó con el método SIBER que los adultos y juveniles de *S. mokarran* tienen una amplitud de nicho similar (Tabla 14). Asimismo, se determinó que tienen un traslapo medio de acuerdo a las áreas de las elipses que se generaron (Fig. 21). Tanto adultos como juveniles se consideran como depredadores con hábitos generalistas, de acuerdo a las varianzas de los datos isotópicos de nitrógeno para adultos ($\sigma^2 \delta^{15} N = 1.5$) y juveniles ($\sigma^2 \delta^{15} N = 1.7$), ya que esta es mayor a 1.

Tabla 14. Áreas de los elipses y polígonos por estadios de madurez de *S. mokarran* en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslapo se calculó a partir del área corregida (SEAc).

Sexo	Área de la elipse	Área corregida	Área total	Valor de sobreposición	Porcentaje de traslapo (%)
Adultos	1.833954	2.063199	3.2348	1.24	60.15
Juveniles	2.103654	3.155481	1.5015		39.33

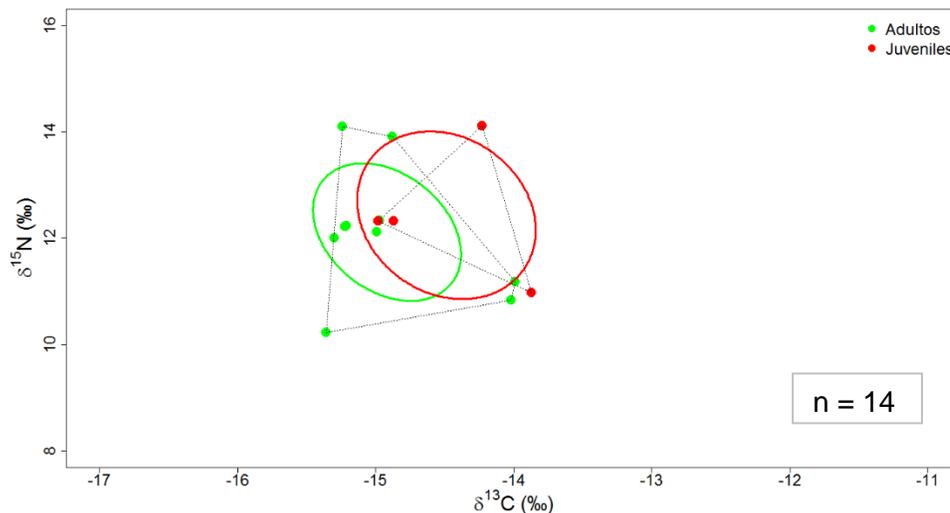


Figura 21. Nicho isotópico para juveniles y adultos de *S. mokarran*.

G. cuvier

En el caso de *G. cuvier*, no se pudo realizar el análisis de traslapo trófico, debido a un número de muestras insuficiente de organismos machos y organismos adultos de *G. cuvier*.

De acuerdo a las varianzas de los datos isotópicos de nitrógeno para hembras ($\sigma^2 \delta^{15}\text{N} = 1.3$), ya que esta es mayor a 1, las hembras se consideran depredadores con hábitos generalistas. Los valores de las varianzas de los valores isotópicos de nitrógeno, también permitieron considerar los juveniles ($\sigma^2 \delta^{15}\text{N} = 2.3$) como depredadores con hábitos generalistas.

Al comparar la amplitud de nicho entre las tres especies. Se observó que las tres especies de tiburones tienen una amplitud de nicho diferente. Se determinó también que *C. leucas* y *S. mokarran* tienen un traslapo alto (1.24), de acuerdo a las áreas de las elipses que se generaron. Por otra parte, *C. leucas* y *G. cuvier* presentaron un traslapo bajo (0.45) al igual que *G. cuvier* y *S. mokarran* (0.51) (Tabla 15 y Figura 22). Con base a los valores de varianza de $\delta^{15}\text{N}$, *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* son considerados como depredadores de hábitos generalistas.

Tabla 15. Áreas de los elipses y polígonos para las tres especies, en la costa de Quintana Roo, México. El porcentaje de traslapo se calculó a partir del área corregida (SEAc).

Comparación especies	Área de la elipse SEA	Área corregida SEAc	Área total	Valor de sobreposición	Porcentaje de traslapo
<i>C. leucas</i> / <i>G. cuvier</i>	3.319769 4.840707	3.434244 5.445795	9.79545 10.21690	0.26	7.57 % 4.77 %
<i>G. cuvier</i> / <i>S. mokarran</i>	4.840707 1.953444	5.445795 2.116231	10.21690 4.49470	1.09	20.02 % 51.51 %
<i>S. mokarran</i> / <i>C. leucas</i>	1.953444 3.319769	2.116231 3.434244	4.49470 9.79545	0.63	29.77 % 18.34 %

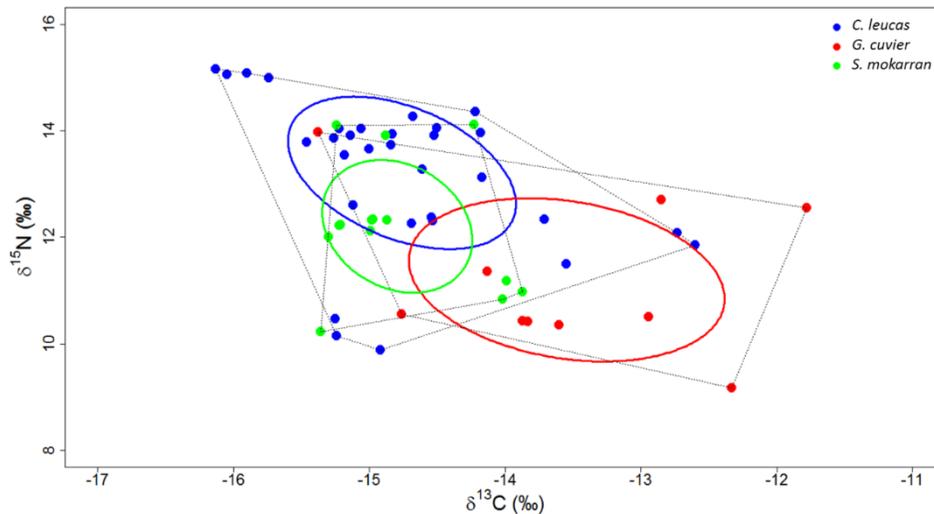


Figura 22. Nicho isotópico y traslapeo trófico de las tres especies de tiburones.

7.1.5. Posición trófica (PT)

C. leucas presentó la PT más alta con un valor de 4.3, *S. mokarran* se encontró en posición intermedia con un valor de 4.0 y *G. cuvier* presentó la PT más baja con una PT de 3.8. Considerando la PT de las poblaciones de *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, se considera que estas tres especies son consumidores terciarios.

Se calculó la posición trófica por sexos y por estadios de madurez en cada especie. Las hembras de *C. leucas*, presentaron una PT de 4.36, muy similar a las de los machos, la cual fue de 4.25. En cuanto a estadios de madurez, los juveniles presentaron una PT de 4.13, ligeramente menor a los adultos presentando una PT de 4.36.

Para *G. cuvier*, se obtuvo una PT de 3.66 para las hembras. El único organismo macho presentó un valor de PT de 4.49. Los juveniles de *G. cuvier* presentaron una PT de 3.76. Se obtuvo un valor de 3.56 para el único individuo adulto.

Las hembras de *S. mokarran*, presentaron una PT de 4.06, ligeramente mayor al valor de PT obtenido para los machos, el cual fue de 3.99. En esta especie, los juveniles presentaron una PT de 4.07, mayor a la de los adultos, de 3.99.

7.1.6. Contribución de presas potenciales

Con la finalidad de inferir sobre la importancia de las presas, en la dieta de los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, se realizó una comparación entre los valores isotópicos de las presas potenciales obtenidas y los valores promedios de los tres depredadores. Se tomó en cuenta los valores de cuatro especies de peces teleósteos: *Calamus bajonado*, *Gerres cinereus*, *Caranx ruber* y *Caranx hippos*, de un crustáceo, la langosta *Panulirus* spp. y de un reptil, la tortuga verde *Chelonia mydas*.

Para el tiburón *C. leucas*, se observó que, de todas las presas elegidas para el modelo de mezcla, el pez teleósteo *Caranx bajonado* presentó la mayor contribución a la dieta del depredador (media = 73%; I.C.= 53- 90%), seguido del pez teleósteo *Caranx hippos* (media = 14%; I.C.= 1- 27%), *Caranx ruber* (media = 8%; I.C.= 0- 25%) y *Gerres cinereus* (media = 2%; I.C.= 0- 6%). Tanto la tortuga (media = 1%; I.C.= 0- 3%) como la langosta (media = 1%; I.C.= 0- 4%) no contribuyen significativamente a la dieta de *C. leucas* (Tabla 16, Fig. 23-24).

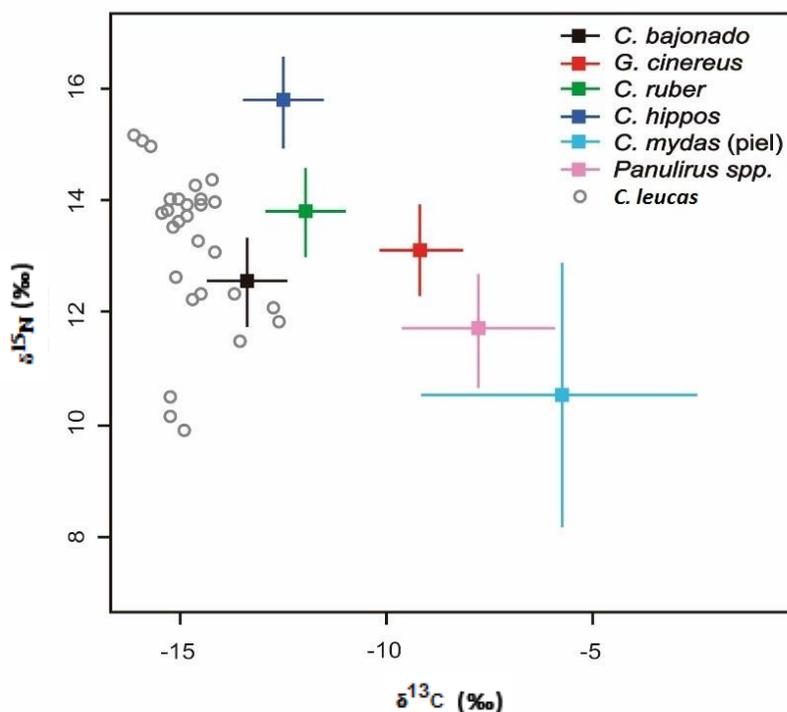


Figura 23. Relación de valores isotópicos de presas potenciales de *C. leucas* con respecto a los valores isotópicos promedios.

Tabla 16. Contribución de presas potenciales en la dieta de *C. leucas*.

Especie	Límite inferior	Límite superior	Moda	Media
<i>C. bajonado</i>	0.53	0.90	0.75	0.73
<i>G. cinereus</i>	0.00	0.06	0.01	0.02
<i>C. ruber</i>	0.00	0.25	0.02	0.08
<i>C. hippos</i>	0.01	0.27	0.13	0.14
<i>C. mydas</i> piel	0.00	0.03	0.01	0.01
<i>Panulirus</i> spp.	0.00	0.04	0.00	0.01

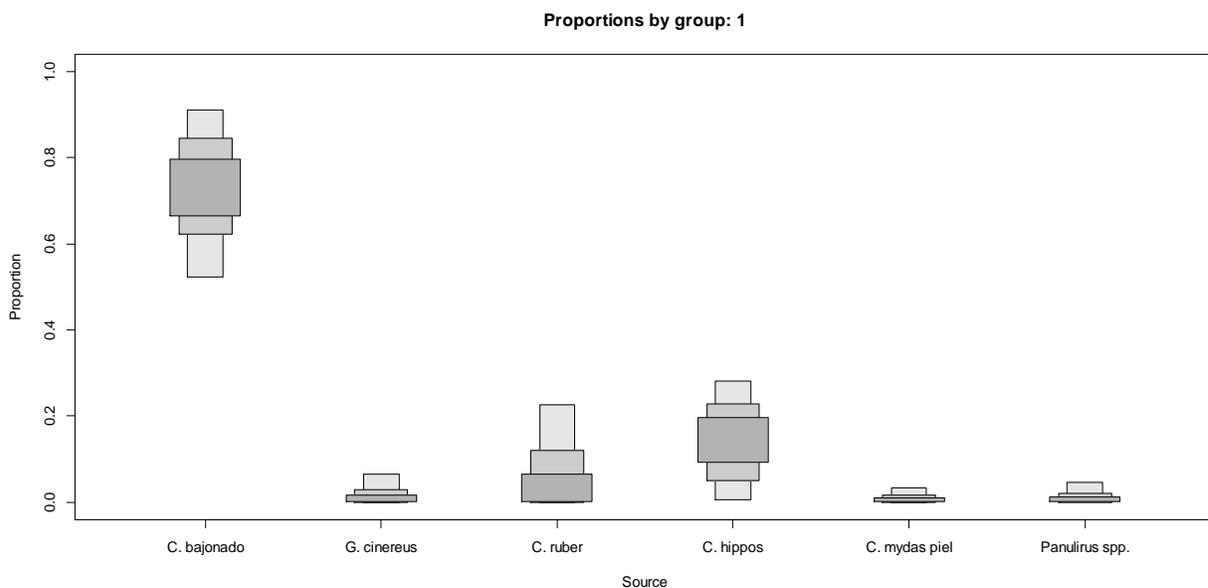


Figura 24. Contribución de presas potenciales en la dieta de *C. leucas*, mediante el modelo de mezcla. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta.

Para el tiburón *G. cuvier*, se observó que, de todas las presas elegidas para el modelo de mezcla, el pez teleósteo *Caranx bajonado* presentó la mayor contribución a la dieta del depredador (media = 49%; I.C.= 14- 84%), seguido del pez teleósteo *Caranx ruber* (media = 17%; I.C.= 0- 37%) y *Caranx hippos* (media = 11%; I.C.= 0- 30%). Tanto el pez teleósteo *Gerres cinereus* (media = 8%; I.C.= 0- 24%), como la

tortuga (media = 7%; I.C.= 0- 23%) y la langosta (media = 8%; I.C.= 0- 25%) no contribuyen significativamente a la dieta de *C. leucas* (Tabla 17, Fig. 25-26).

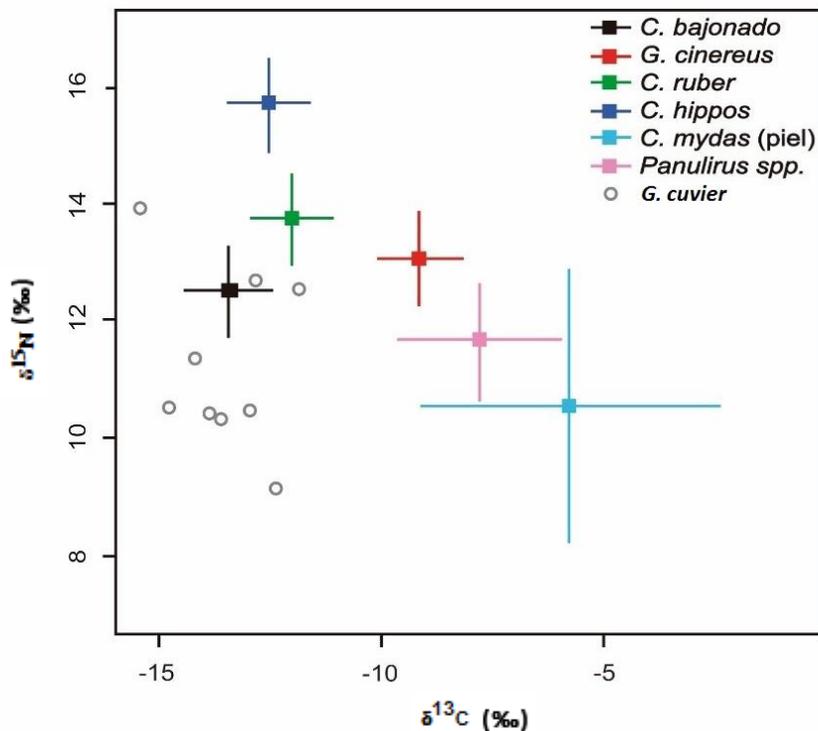


Figura 25. Relación de valores isotópicos de presas potenciales de *G. cuvier* con respecto a los valores isotópicos promedios

Tabla 17. Contribución de presas potenciales en la dieta de *G. cuvier*.

Especie	Límite inferior	Límite superior	Moda	Media
<i>C. bajonado</i>	0.14	0.84	0.49	0.49
<i>G. cinereus</i>	0.00	0.24	0.02	0.08
<i>C. ruber</i>	0.00	0.37	0.03	0.17
<i>C. hippos</i>	0.00	0.30	0.03	0.11
<i>C. mydas piel</i>	0.00	0.23	0.01	0.07
<i>Panulirus spp.</i>	0.00	0.25	0.02	0.08

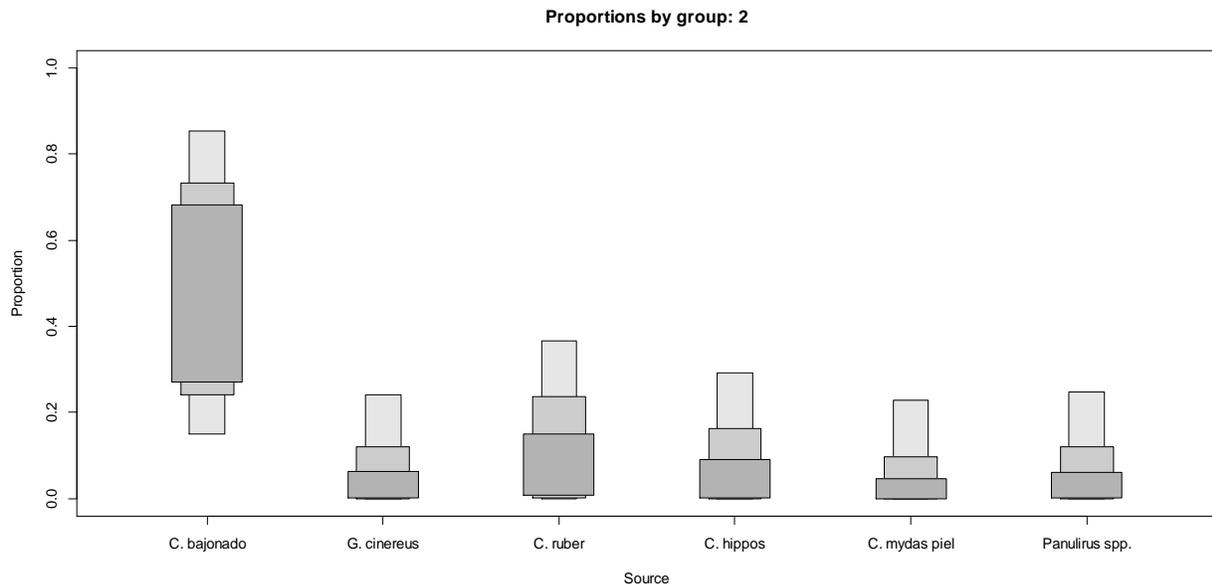


Figura 26. Contribución de presas potenciales en la dieta de *G. cuvier*, mediante el modelo de mezcla. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta

Para el tiburón *S. mokarran*, se observó que, de todas las presas elegidas para el modelo de mezcla, el pez teleósteo *Caranx bajonado* presentó la mayor contribución a la dieta del depredador (media = 27%; I.C.= 1- 49%), seguido del pez teleósteo *Caranx ruber* (media = 19%; I.C.= 0- 54%). Los peces teleósteos *Caranx hippos* (media = 39%; I.C.= 18- 58%) y *Gerres cinereus* (media = 10%; I.C.= 0- 43%), como la langosta (media = 5%; I.C.= 0- 23%) no contribuyen significativamente a la dieta de *C. leucas* (Tabla 18, Fig. 27-28).

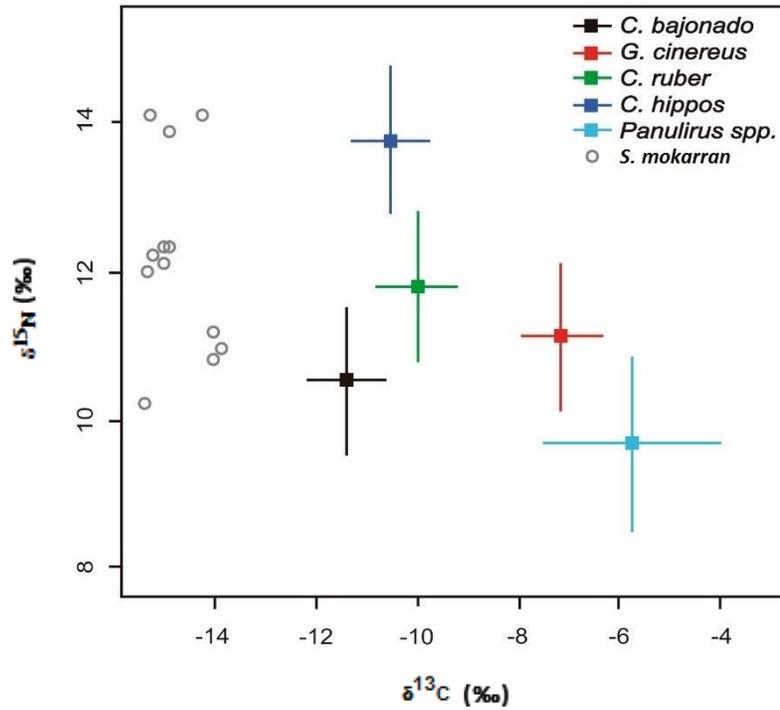


Figura 27. Relación de valores isotópicos de presas potenciales de *S. mokarran* con respecto a los valores isotópicos promedios

Tabla 18. Contribución de presas potenciales en la dieta de *S. mokarran*.

Especie	Límite inferior	Límite superior	Moda	Media
<i>C. bajonado</i>	0.01	0.49	0.35	0.27
<i>G. cinereus</i>	0.00	0.43	0.10	0.10
<i>C. ruber</i>	0.00	0.54	0.08	0.19
<i>C. hippos</i>	0.18	0.58	0.44	0.39
<i>Panulirus spp.</i>	0.00	0.23	0.02	0.05

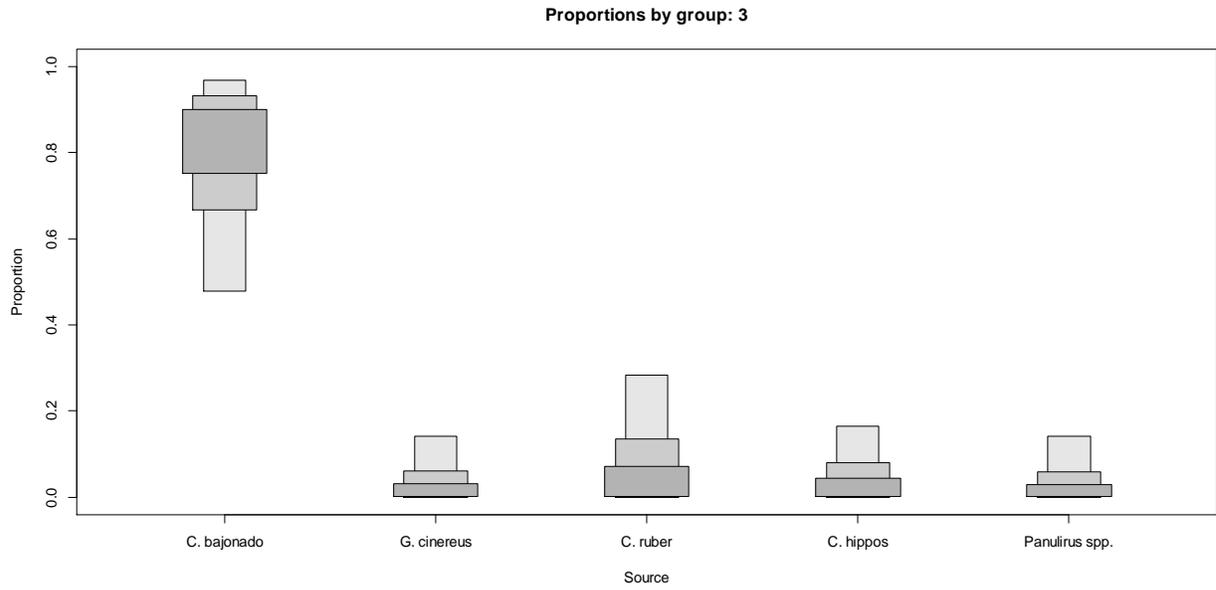


Figura 28. Contribución de presas potenciales en la dieta de *S. mokarran*, mediante el modelo de mezcla. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta

7.2 Telemetría

En total se marcaron 13 tiburones *C. leucas*. Todos los individuos fueron detectados en el periodo comprendido entre noviembre y abril de 2015. Se obtuvieron un total de 92,673 detecciones acústicas (Tabla 19).

Tabla 19. Hembras de *C. leucas* marcadas en la costa de Quintana Roo. Se indica el código del transmisor, el nombre del tiburón, el estadio de madurez, las observaciones que se hicieron durante el marcaje y el tipo de marca.

ID	Nombre	Estadio de madurez	Observaciones	Tipo de marca
29982	Old	N/D	N/D	Interna
47142	Scarface	Adulta	280 cm LT	Externa
47141	Frizzia	Adulta	260 cm LT	Externa
47145	Big Mama	Adulta	Preñada avanzada	Externa
47143	Dedos	Juvenil		Externa
23512	Golda	Adulta	Preñada avanzada	Externa
27577	Fede	Juvenil	180 cm LT	Externa
24608	24608	Adulta	N/D	Externa
24607	24607	Adulta	N/D	Externa
47144	47144	Adulta	N/D	Externa
47133	Cola cortada	Adulta	Adulto 220 cm LT	Externa
5387	5387	Juvenil	N/D	Externa
47134	47134	Juvenil	N/D	Externa

La longitud total se estimó a partir de fotografías en comparación con una regla graduada sumergida en el fondo de PVC utilizada como referencia cada que los tiburones se acercaban a la misma. Se utilizaron las siguientes definiciones de historia de vida para los tiburones *C. leucas*: juveniles (< 204 cm LT) y adultos (\geq 204 cm LT) con base en el trabajo de Cruz-Martínez *et al.* (1994).

Cálculo del Índice de residencia (IR)

A partir del índice de residencia (días de detección/periodo total de detección) calculado, se pudo establecer que 8 de los 13 tiburones marcados tuvieron tiempos altos de residencia (>70%). Dos tiburones presentaron valores intermedios, indicando que permanecen la mitad del tiempo en la zona de estudio. Los otros tres tiburones presentaron valores del índice de residencia muy bajos, lo cual indica que estos tiburones prefieren permanecer en otro lugar la mayoría del tiempo (Tabla 20).

Tabla 20. Hembras de *C. leucas* marcadas en la costa de Quintana Roo. Se indica el código del transmisor, el nombre del tiburón, fecha de la primera detección, fecha de la última detección, duración de seguimiento, número de día de detección, estado e IR (Índice de residencia).

ID	Nombre	Fecha de marcaje	Lugar de llegada	Fecha de ultima detección	Lugar de ultima detección	Duración	Número de días de detecciones	IR
24607	24607	13/01/2015	<i>Shark site</i>	01/04/2015	Punta Venado	79	56	<u>0.71</u>
5387	5387	20/01/2015	<i>Shark site</i>	29/03/2015	<i>Shark site</i>	69	52	<u>0.75</u>
47141	Frizzia	22/11/2014	<i>Shark site</i>	28/04/2015	Mama Viña	158	86	0.54
47142	Scarface	20/12/2014	Mama Viña	05/04/2015	Mama Viña	107	94	<u>0.88</u>
23512	Golda	15/01/2015	<i>Shark site</i>	29/03/2015	<i>Shark site</i>	74	63	<u>0.85</u>
27577	Fede	19/01/2015	<i>Shark site</i>	01/03/2015	<i>Shark site</i>	42	32	<u>0.76</u>
47145	Big Mama	17/12/2014	<i>Shark site</i>	05/03/2015	<i>Shark site</i>	79	65	<u>0.82</u>
47134	47134	13/02/2015	<i>Shark site</i>	29/03/2015	<i>Shark site</i>	45	39	<u>0.87</u>
47143	Dedos	27/12/2014	<i>Shark site</i>	21/04/2015	<i>Shark site</i>	116	47	0.41
24608	24608	20/01/2015	<i>Shark site</i>	03/03/2015	<i>Shark site</i>	43	19	0.02
47133	Cola Cortada	27/01/2015	<i>Shark site</i>	01/03/2015	<i>Shark site</i>	34	23	0.03
29982	Old	02/11/2014	Mama Viña	27/03/2015	<i>Shark site</i>	146	123	<u>0.84</u>
47144	47144	28/12/2014	La Pistola	31/03/2015	Punta Venado	94	18	0.19

Al graficar el número de detecciones por sitios, se observó una clara dominancia en las detecciones del receptor colocado en “*Shark site*”, el cual representó 99% del total de las detecciones (91,755). Los receptores colocados en “La Pistola”, “Mama Viña”, “Punta venado” e “Xcaret representaron el 1% de los datos (918) (Fig. 29).



Figura 29. Número de detecciones en los diferentes sitios donde se colocaron los receptores.

El patrón diario de todas las detecciones obtenidas no presentó ningún patrón de preferencia entre día y noche. Los organismos marcados fueron detectados durante todo el ciclo del día. Se observa una mayor abundancia de los organismos a mitad de diciembre y una desaparición de los mismos a finales de marzo. Ningún organismo se detectó desde mayo hasta octubre (Figs. 30-31).

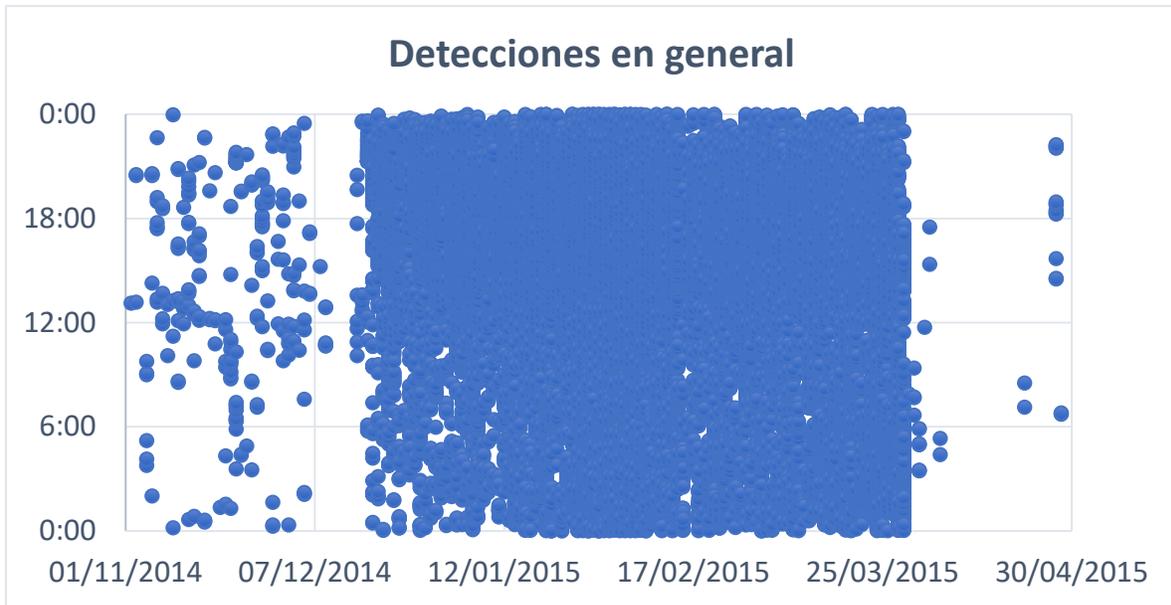


Figura 30. Patrones diarios de dispersión de los diferentes individuos de *C. leucas* marcados en la costa de Quintana Roo.

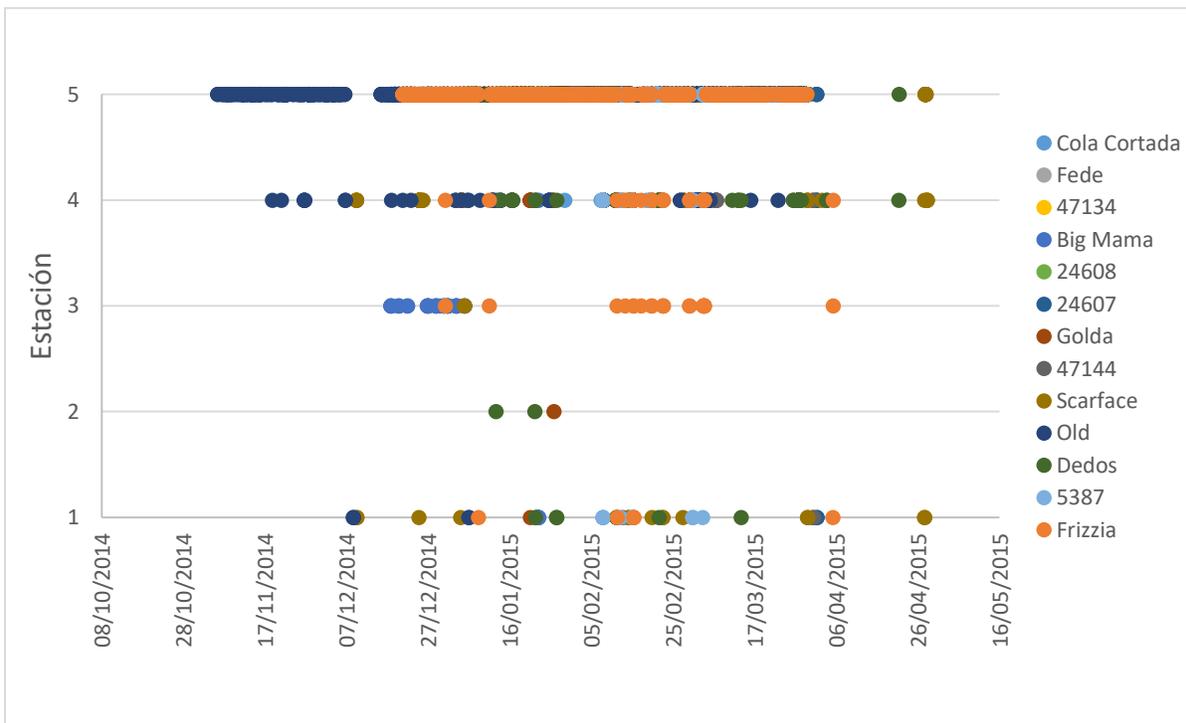


Figura 31. Patrones diarios de cada uno de los tiburones *C. leucas* marcados en la costa de Quintana Roo (1. Punta Venado, 2. Mama Viña, 3. Xcaret, 4. La Pistola, 5. *Shark Site*).

Se graficaron las detecciones obtenidas por meses del año, separando el sitio “*Shark site*” a los otros sitios (Fig. 32). En ambas gráficas, se pudo observar el mismo patrón de aparición de los organismos. Sin depender del sitio, los tiburones empezaron a aparecer en Noviembre para desaparecer definitivamente en Abril (Fig. 32).

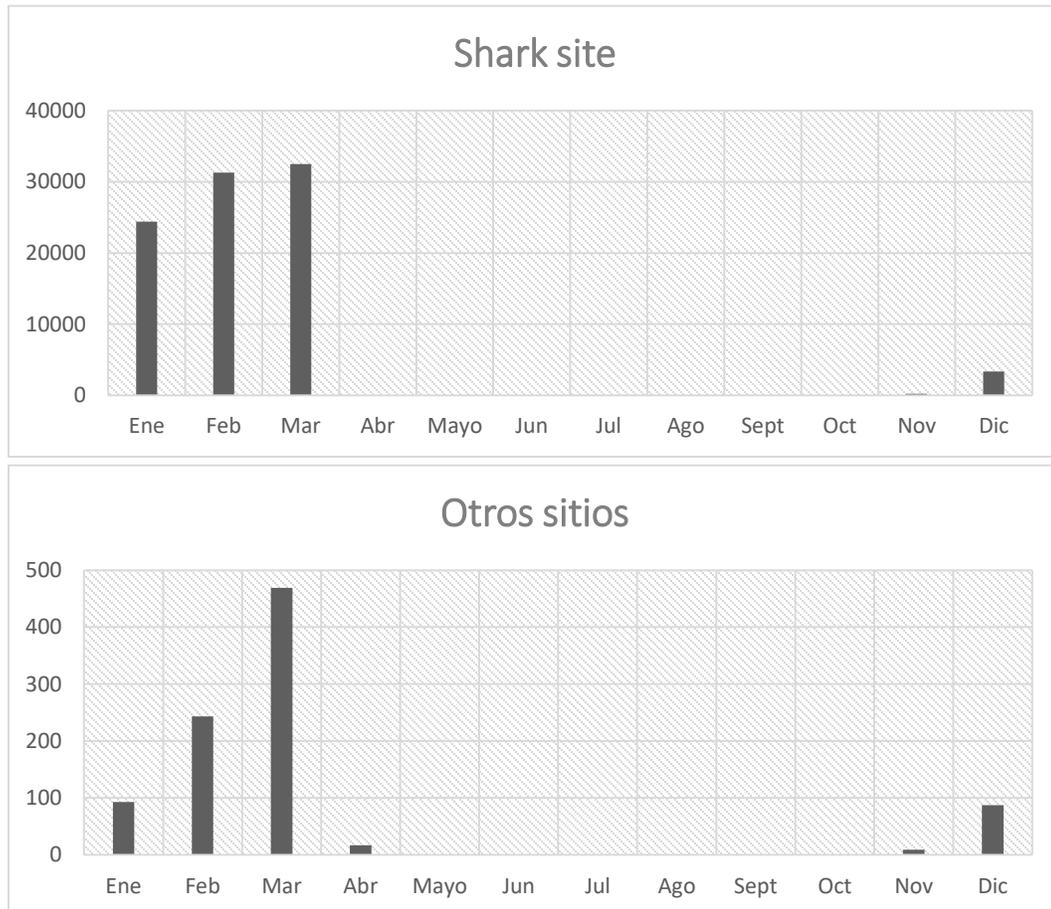


Figura 32. Número de detecciones por meses del año en el sitio “*Shark site*” y en los 4 otros sitios agrupados (La Pistola, Mama Viña, Punta Venado y Xcaret).

Cabe considerar que los organismos pueden permanecer en distintos sitios, y por lo tanto ser detectados varias veces al día. Con el fin de homogeneizar los datos, se analizaron solo los días presentes de cada organismo marcado y no con el número de detecciones. Lo cual permitió rebajar los datos y homogeneizar por sitios.

Considerando los días presentes de cada organismo marcado, se obtuvo el patrón de aparición de los tiburones toro a lo largo del año, en los distintos sitios. El patrón observado aquí es similar al observado con el total de las detecciones. Sin embargo, por ser estandarizados, las proporciones de los meses de abril y noviembre, se ven más importantes, las cuales eran casi inexistente en los resultados anteriores (Fig. 33).

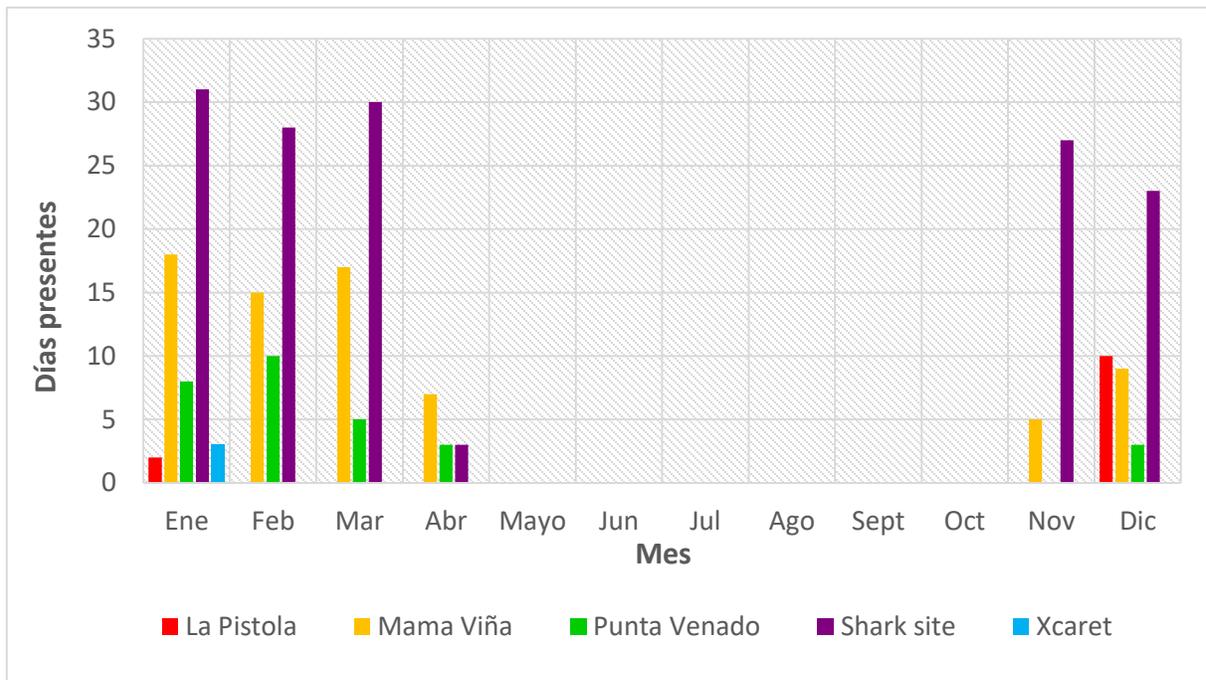


Figura 33. Número de días presentes por sitios durante todo el año.

Los tiburones presentaron una fidelidad alta al sitio “*Shark site*” de manera regular desde noviembre hasta marzo, para desaparecer en abril. En este sitio, los tiburones estuvieron presentes casi diario durante los 5 meses. El segundo sitio más frecuentado por los tiburones fue el sitio “*Mama Viña*”, en el cual se observaron organismos desde noviembre hasta abril. El sitio “*Punta Venado*” fue el tercer sitio con más frecuencia, con un promedio de cinco días al mes. Los sitios “*La Pistola*” y “*Xcaret*”, presentaron una frecuencia muy baja con aparición de organismos marcados

solo 10 días en diciembre y 2 días en enero en el caso del sitio “La Pistola” , y tres días de presencia en enero en el caso de “Xcaret”.

Seguimiento de los individuos

Los tiburones marcados fueron detectados en el periodo comprendido entre el 2 de noviembre del 2014 y el 28 de abril del 2015. La descarga de la información de los receptores se realizó hasta el mes de julio 2015.

La mayoría de los tiburones (salvo el tiburón “Scarface”) no fueron detectados por los 5 receptores. Dos tiburones “47134” y “24608”, se detectaron en un único sitio. Los otros tiburones marcados fueron detectados en 2 a 4 sitios. Todos los tiburones fueron detectados en el sitio “Shark site” (Fig. 34).

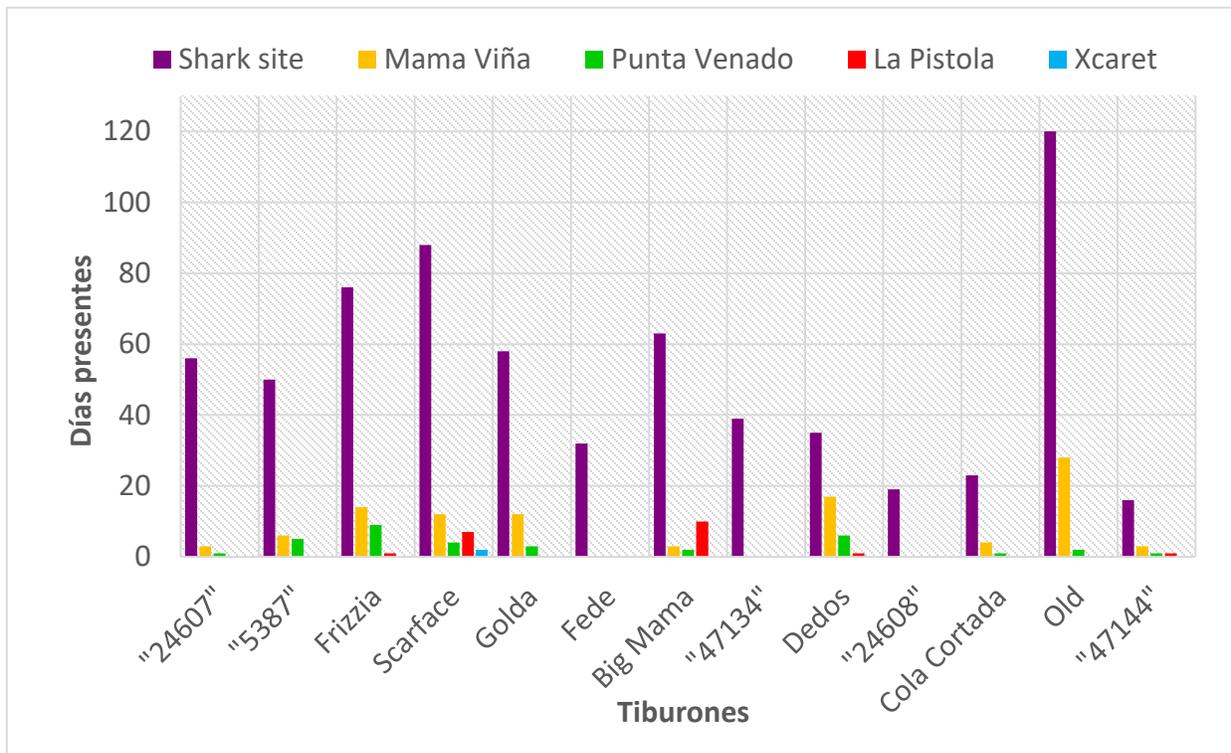


Figura 34. Número de días presentes por tiburones y por sitios.

Comparando el número total de detecciones por hora del día, se observó una mayor presencia de tiburones durante la tarde-noche entre las 2 pm y las 11 pm (Fig. 35).

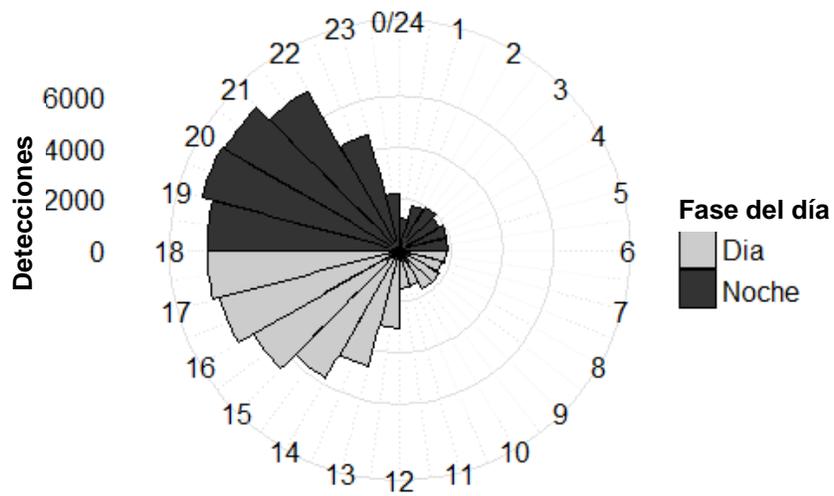


Figura 35. Número de detecciones de las hembras marcadas por horas del día.

Observando las detecciones en cada uno de los sitios, se observó que “*Shark site*” fue la única localidad que presentó un patrón diario muy marcado. Cabe señalar que la ausencia de un patrón marcado en los otros sitios puede ser explicada por la menor cantidad de detecciones en estos sitios (Fig. 36).

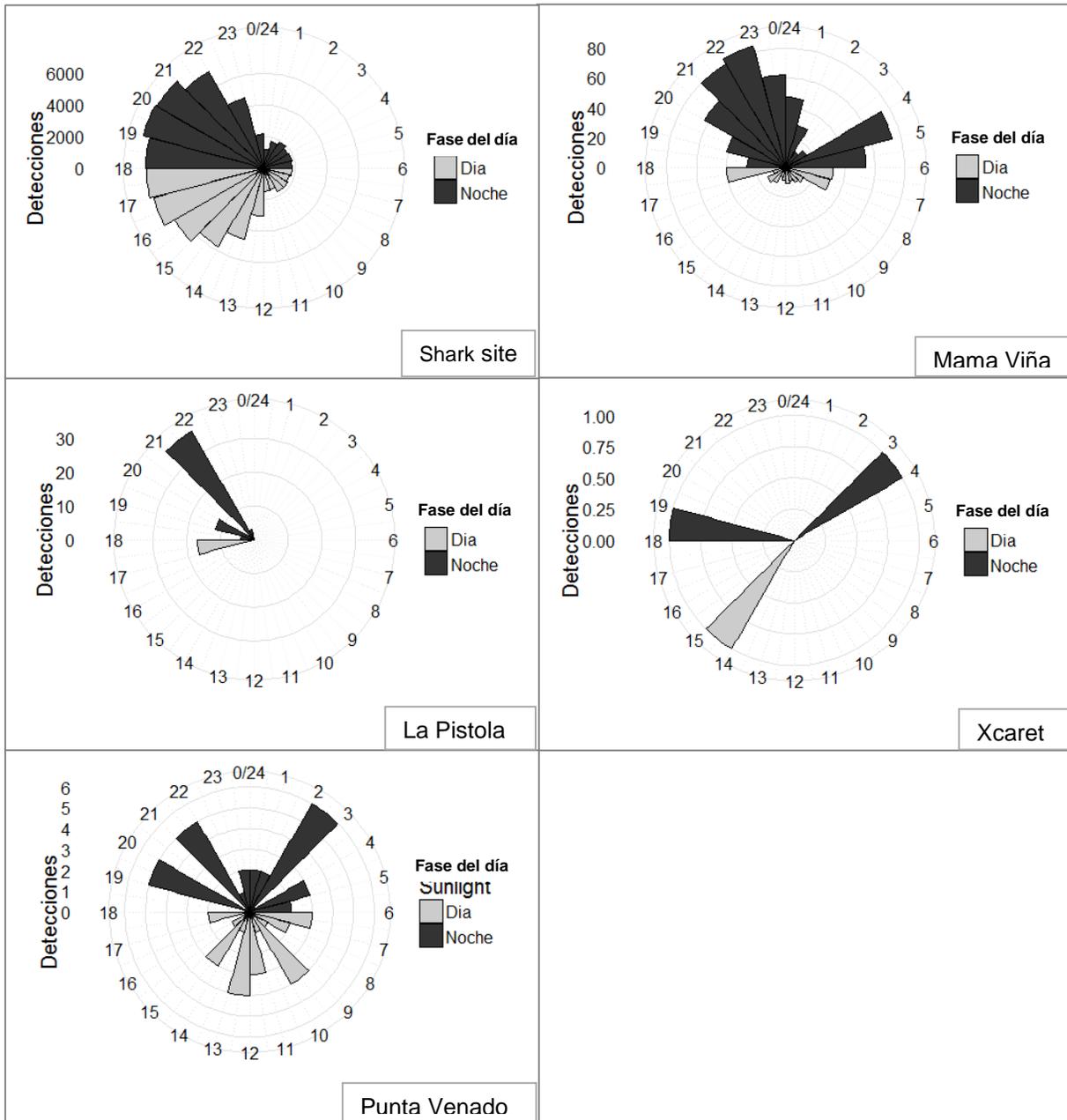


Figura 36. Diagramas circulares de las detecciones durante el día, en los distintos sitios donde se colocaron receptores.

8. DISCUSIÓN

Desde el punto de vista del análisis de isótopos estables, este es el primer estudio que se enfoca en los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* en México. En el caso del tiburón *C. leucas*, este es el primer trabajo al nivel mundial en el cual se utiliza el análisis de isótopos estables junto al análisis de telemetría acústica.

8.1 Isótopos estables

8.1.1. Extracción de lípidos y urea.

La presencia de lípidos y urea en el tejido muscular puede dar interpretaciones erróneas (Carlisle *et al.*, 2016; Logan & Lutcavage, 2010; Post, 2002). La relación C:N puede ser usada para evaluar si el tejido presenta altas concentraciones de urea (Sweeting *et al.*, 2006; Kim y Koch, 2011) o lípidos (Post *et al.*, 2007). En el caso de la urea tiene menos ^{15}N y mayor ^{14}N , debido a que el ^{14}N está concentrado en urea por desaminasas y transaminasas (Gannes *et al.*, 1998). La concentración alta de urea en los tejidos empobrece los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$. Por otra parte, los lípidos están empobrecidos en ^{13}C con relación a proteínas y carbohidratos, por lo cual, la presencia de lípidos en los tejidos puede empobrecer en ^{13}C los valores de $\delta^{13}\text{C}$ e incrementar la relación C:N (Post *et al.*, 2007).

En el presente estudio, el intervalo de la razón C:N fue de 2.08 a 2.83. Este intervalo es menor de 3.5 por lo que no fue necesaria la extracción de lípidos (Logan y Lutcavage, 2010). Aunque, los valores de razón C:N en este estudio son menores al valor de 2.8, que indica la presencia de urea, se ha sugerido que en tejidos con lenta tasa de recambio (i.e., tejido muscular) no es apreciable un efecto isotópico por la presencia de urea (Logan y Lutcavage, 2010).

8.1.2. Composición isotópica

Los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* son especies de distribución mundial (Compagno 1984). Sin embargo, se han realizados muy pocos estudios acerca de la ecología trófica de estas especies (Stevens & Lyle, 1989; Matich *et al.*, 2010; Matich et Heithaus, 2014).

Carcharhinus leucas

En el presente estudio, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en músculo de *C. leucas* ($-14.8 \pm 0.8 \text{ ‰}$) sugieren que *C. leucas* hace uso de zonas de alimentación en aguas costeras (valores cercanos a -15‰) (Chasar *et al.* 2005). Lo mismo fue reportado por Matich *et al.* (2010) en Florida, quienes encontraron valores significativos de permanencia en aguas costeras y aguas dulces (-26.86 a -16.27‰). El agua dulce de los ríos y estuarios está enriquecida en ^{12}C , por lo tanto, en estas zonas costeras, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son más negativos. En el Océano Índico, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo de *C. leucas* ($-14.6 \pm 5.11\text{‰}$) sugieren el uso de áreas costeras de este tiburón (Daly *et al.*, 2013). Estudios previos de telemetría han demostrado que esta especie presenta movimientos a gran escala muy limitados (Brunnschweiler *et al.*, 2010; Hammerschlag *et al.*, 2012). El valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ ($13.21 \pm 1.41\text{‰}$) fueron muy similares a los obtenidos por Daly *et al.* (2013) lo que sugiere la existencia de poca variabilidad en el consumo de presas con posiciones tróficas similares.

En el análisis trófico por sexo, los resultados del $\delta^{13}\text{C}$ en músculo de machos y hembras de *C. leucas* no reflejan segregación sexual. Las hembras ($-14.6 \pm 0.9\text{‰}$) y los machos ($-14.8 \pm 0.8\text{‰}$) parecen tener un uso de hábitat trófico similar, en zonas costeras. Este resultado concuerda con el estudio de Daly *et al.* (2013), donde no encontraron diferencias significativas entre las hembras y los machos de *C. leucas*. En Florida, Snelson *et al.* (1984) reportan la segregación por sexo en *C. leucas*, debido a que las hembras visitan aguas someras y estuarios, para encontrar áreas de crianza y evitar depredación.

Por otro lado, el uso de hábitat por estadios de madurez reveló que existe segregación entre los adultos, sugiriendo que los adultos podrían estarse alimentando en zonas más costeras (adultos: $-14.6 \pm 0.9\text{‰}$ vs. juveniles $-15.2 \pm 0.9\text{‰}$). Lo mismo fue reportado por Daly *et al.* (2013), quienes observaron que los adultos presentaron valores más enriquecidos en ^{13}C a comparación de los sub-adultos. Los resultados de $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de *C. leucas* no indican segregación entre sexos o estadios de madurez. Lo cual sugiere que se están alimentando de presas de nivel trófico similar, similar a lo reportado por Daly *et al.* (2013).

Sphyrna mokarran

Los hábitos alimenticios de *S. mokarran* solo han sido realizados por medio del análisis de contenido estomacal (Stevens & Lyle, 1989; Cliff, 1995). Los aspectos tróficos de *S. mokarran* no han sido establecidos por análisis isotópicos de carbono y nitrógeno, como ha sido el caso de *S. lewini* y *S. zygaena* (Torres-Rojas *et al.*, 2013; Méndez, 2015).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en músculo para *S. mokarran* (-15.36 a - 13.87‰) fueron más enriquecidos que los valores en músculo de *S. lewini* (-18.21 a -14.79‰) en el sur del Golfo de California (Torres-Rojas *et al.*, 2013). La composición isotópica del tiburón *S. zygaena* (-17.55 a -15.65 ‰) indica hábitos oceánicos o semi-oceánicos de la especie en la costa occidental de Baja California Sur (Méndez, 2015). Dichos resultados concuerdan con las preferencias de cada especie a permanecer en aguas semi-oceánicas u oceánicas en el caso de *S. lewini* y *S. zygaena*, o en aguas costeras en el caso de *S. mokarran*.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en músculo de *S. mokarran* (12.2 ± 1.2 ‰) fueron menores a los encontrados en músculo de *S. zygaena* ($\delta^{15}\text{N} = 19.66 \pm 1.10$ ‰) por Méndez (2015) en la costa occidental de Baja California Sur, quien menciona que los valores observados corresponden a presas de zonas profundas o de niveles tróficos altos (Fry, 2006). Por lo tanto, los tiburones *S. mokarran* presentan una dieta con presas de nivel trófico más bajo, comparando con las presas de *S. zygaena*, la cual se alimenta en zonas más profundas, donde se encuentran los cefalópodos, presa principal de su dieta (Méndez, 2015). Valores enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$ pueden indicar el uso del hábitat de zonas profundas (Fry, 2004). Por lo tanto el nivel trófico distinto de estas presas explica la diferencia en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de martillo.

Por otro lado, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ no indican segregación sexual en *S. mokarran*. Las hembras presentaron valores similares ($\delta^{13}\text{C}$: -14.69 ± 0.7 ‰; $\delta^{15}\text{N}$: 12.38 ± 1.2 ‰) a los de los machos ($\delta^{13}\text{C}$: -14.84 ± 0.5 ‰; $\delta^{15}\text{N}$: 12.14 ± 1.2 ‰). Algunos estudios han reportado segregación sexual en *S. lewini* en el Golfo de California (Klimley, 1983), donde las hembras migran hacia zonas oceánicas y los machos consumen presas neríticas. En la costa occidental de Baja California Sur, los

valores similares en $\delta^{13}\text{C}$ para las hembras ($-16.97 \pm 0.6\text{‰}$) y para los machos ($-16.90 \pm 0.6\text{‰}$) no indican segregación sexual en *S. zygaena* (Méndez, 2015). Torres-Rojas *et al.* (2013) reportaron para *S. lewini*, valores promedios similares en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, entre ambos sexos (hembras: $\delta^{13}\text{C}$: $-14.99 \pm 0.25\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$: $19.72 \pm 0.87\text{‰}$; machos: $\delta^{13}\text{C}$: $-15.06 \pm 0.67\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$: $19.61 \pm 1.00\text{‰}$) en el sur del Golfo de California.

Considerando los estadios de madurez, no se encontró segregación por talla, sugiriendo que los adultos y los juveniles se alimentan en mismas zonas de alimentación y de presas con nivel trófico similar. Aguilar-Castro (2003) detectó diferencias significativas entre estadios de madurez para *S. lewini* en el Golfo de California, así como *S. zygaena* (Méndez, 2015). Los hábitos costeros u oceánicos distintos entre estas tres especies podrían explicar la presencia o ausencia de segregación por talla según la especie.

Galeocerdo cuvier

Los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ en *G. cuvier* obtenidos durante este estudio ($-13.6 \pm 0.8 \text{‰}$), sugieren que esta especie se alimenta en zonas costeras. Estos valores se encuentran en el intervalo de valores en sangre de -15.72 a -9.56‰ de *G. cuvier* reportado por Matich *et al.*, 2010, quienes sugieren que la especie tiene un uso de hábitat costero en Australia (Matich *et al.*, 2010). Por otra parte, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en músculo de *G. cuvier* ($11.2 \pm 1.4 \text{‰}$) son similares a los reportados (9.17 a 13.98‰) por Matich *et al.* (2010). La similitud de valores confirma que las poblaciones de *G. cuvier* hacen uso de zonas costeras para alimentarse y que presentan una dieta de presas con niveles tróficos similares.

En el presente estudio, solo se obtuvo una muestra de organismo macho, por lo cual no se puede obtener conclusiones robustas con respecto a las posibles segregaciones existentes por sexos o estadios de madurez de los tiburones *G. cuvier*. Los valores isotópicos en las hembras sugieren un comportamiento alimenticio costero. Este comportamiento suele ser explicado con el ciclo reproductivo de las hembras, que tienden a acercarse a las costas, en aguas someras, para dar la luz a sus crías (Driggers *et al.*, 2008). Papastamatiou *et al.* 2006, estudiaron la especie en

Hawái y han demostrado que no existe evidencia de segregación por sexo ni estadios de madurez en la especie *G. cuvier* en cuanto a la profundidad, a diferencia de otras especies de la familia Carcharhinidae.

Al igual que la comparación por sexos, no se pudo comparar la composición isotópica por estadios de madurez, por el mismo hecho de que sólo se obtuvo una muestra de un organismo adulto ($\delta^{13}\text{C}$: -14.76 ‰; $\delta^{15}\text{N}$: 10.55 ‰). Los individuos juveniles de *G. cuvier* ($\delta^{13}\text{C}$: -13.41 ± 1.1 ‰; $\delta^{15}\text{N}$: 11.27 ± 1.5 ‰) presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más enriquecidos comparando con el único adulto macho. En el presente estudio, se observó que los juveniles de *G. cuvier* llegan a compartir zonas de alimentación y presas de mismo nivel trófico, con las hembras adultas de la misma especie. La segregación por tamaño en *G. cuvier* ha sido sugerida previamente (Lowe et al., 1996, Heithaus 2001). Heithaus (2001), sugiere que la segregación podría ser sesgada por el sexo, afirmando que los tiburones pequeños evitan tiburones más grandes para minimizar el riesgo de depredación.

8.1.3. Amplitud de nicho y traslapo trófico

La posición de los tiburones en la parte superior de muchas redes alimentarias marinas juega un papel en la regulación de las poblaciones presas e inducir cascadas tróficas.

El nicho y traslapo isotópico indica un área de polígono más grande para el tiburón *G. cuvier*, seguido por el tiburón *C. leucas* y el tiburón *S. mokarran*. *C. leucas* se encuentra intermedio, mientras que el tiburón martillo es la especie con el nicho isotópico menos amplio. El nicho isotópico de los tiburones *G. cuvier* y *C. leucas* fue más amplio horizontalmente, comparando con el tiburón *S. mokarran*, lo cual sugiere que tienen la capacidad de buscar sus alimentos en un intervalo geográfico más amplio y de fuentes distintas.

Matich *et al.* (2011), en Australia y Florida, mencionan que muchas especies de tiburones como *C. leucas* y *G. cuvier* son consideradas como organismos generalistas, debido a la dieta muy diversa que presentan. La varianza en el $\delta^{15}\text{N}$ (2.09) obtenida para *G. cuvier* en este trabajo, indica que es un depredador generalista. Lo cual

coincide con lo observado por Matich *et al.* (2011), quienes mencionan que la amplitud del nicho trófico del tiburón *G. cuvier* se explica por la variación dentro de los individuos. Por otra parte, la varianza en el $\delta^{15}\text{N}$ (1.98) observada en *C. leucas*, también indica que esta especie es un depredador generalista. Matich *et al.* (2011), sugieren que la especie se clasifica como depredador generalista al nivel poblacional, pero como depredador especialista al nivel individual.

El traslapo bajo entre *C. leucas* y *G. cuvier*, así como entre *S. mokarran* y *G. cuvier* puede ser explicado por las diferentes dietas de las especies, o bien por un uso de hábitat trófico distinto entre las especies (Strong *et al.*, 1990; Clif, 1995; Smale & Cliff, 1998). Teniendo la capacidad de ajustarse a la disponibilidad de alimento en la zona, el tiburón *G. cuvier* puede demostrar un uso de hábitat distinto a las otras especies de tiburones para evitar competencia (Simpfendorfer *et al.*, 2001).

El mayor traslapo trófico observado entre *C. leucas* y *S. mokarran* puede explicarse por la similitud de dieta entre ambas. Este traslapo puede indicar que los recursos (presas) que comparten ambas especies, son abundantes en la zona y por lo tanto suficiente a las necesidades alimenticias de las dos especies. Los eventos de surgencias y la mezcla de varias masas de aguas y corrientes en la zona, así como su batimetría, pueden ser características a la alta diversidad en fauna (Merino, 1997).

El análisis de nicho y traslapo isotópico en *C. leucas* indicó que ambos sexos presentan una amplitud y un nicho isotópico similar, lo cual indica que tanto las hembras como los machos hacen uso de las mismas zonas y fuentes de alimentación. Sin embargo, las observaciones de los buzos de Playa del Carmen y datos de telemetría de este estudio indican mayor presencia de hembras en la localidad de “*Shark site*”. La cercanía a la costa puede ser interpretada como hembras posiblemente preñadas en áreas de crianza, evitando compartir la misma área con machos y evitar la depredación. En cuanto a los estadios de madurez de *C. leucas*, los adultos presentan un nicho amplio en el eje horizontal, comparando a los juveniles que presentan una variación vertical. Por lo tanto, los adultos tienden a desplazarse en un

intervalo geográfico más amplio al de los juveniles. Los juveniles tienden a permanecer en áreas costeras y estuarios, donde encuentran protección y alimento (Simpfendorfer *et al.*, 2005; Curtis, 2008). En la zona de estudio, los juveniles podrían alejarse de la costa para no compartir el área con hembras adultas y así evitar la depredación, lo cual explicaría el traslape bajo entre los estadios de madurez.

El tiburón *S. mokarran* no tiene un intervalo amplio de nicho como los otros tiburones, lo cual sugiere que esta especie se alimenta en área geográfica limitada y de una misma fuente. Strong *et al.* (1990) formularon la hipótesis de que *S. mokarran* es una especie de hábitos especialistas, ya que presenta una preferencia por las rayas (*Dasyatis americana*) y otros peces batoideos. Sin embargo, la elevada varianza en el $\delta^{15}\text{N}$ (1.44) sugiere que este tiburón presenta hábitos generalistas, tanto por sexo como por estadio de madurez. Asimismo, Cortés (1999) quien estudió la dieta de esta especie y menciona que el comportamiento trófico de una especie puede variar según la disponibilidad de su alimento.

En el caso del tiburón *S. mokarran*, el análisis de nicho y traslape isotópico entre sexos y estadios de madurez, indicó que las hembras y los machos, así como los adultos y los juveniles, hacen uso de las mismas zonas y fuentes de alimentación. Stevens y Lyle (1989) mencionan que los datos de contenido estomacal de tres especies de tiburón martillo (*E. blochii*, *S. mokarran* y *S. lewini*) indican diferencias en la dieta que pueden reflejar la separación de nichos entre estas especies de martillo. Al igual que lo mencionado por otros autores en otras especies de tiburón martillo, es posible que la falta de variación entre ambos sexos se deba a la poca segregación sexual que presentan en la alimentación, lo cual indica que machos y hembras podrían alimentarse de los mismos recursos y en las mismas zonas. Es decir, se mantienen agrupados a una determinada talla y en un área específica en busca de alimento. Por lo tanto, ambos sexos hacen un uso de hábitat trófico similar.

8.1.5. Modelo de mezcla

Los tiburones son consumidores marinos que ocupan las posiciones finales en la cadena alimentaria marina. Sin embargo, las estimaciones de nivel trófico para estos depredadores son casi inexistentes para sitios específicos.

El modelo de mezcla permitió inferir sobre la contribución relativa de las presas potenciales en la dieta de los tiburones. En el presente estudio, las presas potenciales fueron peces teleósteos (*Calamus bajonado*, *Gerres cinereus*, *Caranx ruber* y *Caranx hippos*), un crustáceo, la langosta *Panulirus* spp. y la tortuga verde *Chelonia mydas*. En las tres especies de tiburones, la mayor contribución a la dieta fue por parte de los peces teleósteos. Esto coincide con lo encontrado en estudios previos (Tuma, 1976; Cortés, 1999).

Varios autores han definido el factor de discriminación con tiburones de tallas grandes como *Carcharias taurus* y *Negaprion brevirostris* (Hussey *et al.*, 2010). Sin embargo, en el presente trabajo, se decidió usar el factor de discriminación de Kim *et al.* (2012), que se obtuvo a partir de músculo del tiburón leopardo, especie (*Triakis semifasciata*). Aun cuando es una especie más pequeña que las estudiadas en el presente trabajo, este factor de discriminación es más correcto debido a que, actualmente en la literatura, corresponde al único estudio de larga duración donde se mantienen a los tiburones en condiciones de laboratorio y con dieta controlada durante 1000 días. Asimismo el factor de discriminación fue calculado en el mismo tejido utilizado para este estudio.

En cuanto al análisis de posición trófica, como estimador de la base de la cadena trófica $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$, se utilizó el valor isotópico del zooplancton de la zona de estudio, del trabajo de Talavera (2016), realizado en el litoral central de Quintana Roo, México, debido a que Post (2002) comenta que las especies que se usan como base en la fórmula de posición trófica deben en lo posible compartir el mismo hábitat que las especies de tiburones estudiadas.

Cortés (1999) a partir del contenido estomacal de diversas especies de tiburón calculó el nivel trófico, obtuvo un valor de $\text{PT} = 4.3$ para el tiburón *C. leucas*, de 4.1

para el tiburón *G. cuvier* y de 4.3 para el tiburón *S. mokarran*. Estos valores de PT son ligeramente menores al valor de 4.6 para adultos y de 4.4 de los sub-adultos para *C. leucas* (Daly *et al.*, 2013). En el presente estudio, se obtuvo el valor de posición trófica (PT) = 4.3 para *C. leucas*, PT= 3.7 para *G. cuvier* y PT= 4.0 para *S. mokarran*. Estos resultados son cercanos a los obtenidos por Cortés (1999), siendo *C. leucas* el que tiene la mayor PT, seguido por *G. cuvier* y luego *S. mokarran*. La poca variabilidad que se observa entre los valores obtenidos en este estudio y los de otros autores indica que estas especies se alimentan de presas de nivel trófico similar, independientemente del lugar. La ligera diferencia con los valores de Daly *et al.* (2013) en el caso de *C. leucas*, podría ser explicada por una dieta compuesta de presas distintas a las de los tiburones de la costa de Quintana Roo, como lo reportaron Hobson y Clark (1992), quienes mencionan que el hábitat y el tipo de alimentación pueden causar una variación en la composición isotópica de una especie. Analizando la dieta específica de las especies, Cortés (1999) registró que el tiburón *C. leucas* y el tiburón *S. mokarran* presentaron una dieta similar, donde *C. leucas* tenía 52.3% de su dieta compuesta de peces teleósteos y 35.4% compuesta por peces condriictios; mientras que *S. mokarran* presenta una dieta compuesta por 43.5% de peces teleósteos, 41.7% compuesta por peces condriictios y 11.2% por crustáceos. El tiburón *G. cuvier* presentó una dieta más diversa, con 35.4% de peces teleósteos, 23.8% de reptiles marinos, 12.2% de crustáceos, 10.4% de aves marinas y 8% de peces condriictios.

Matich *et al.* (2010) investigaron la relación entre el tamaño del tiburón y la composición isotópica de los tejidos (músculo, sangre y aleta), la cual aumenta con la talla en *C. leucas*. En el presente estudio se pudo observar una correlación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y la talla de *C. leucas* y. De hecho, Daly *et al.* (2013) observaron la existencia de dietas distintas entre organismos de tallas pequeñas vs. tallas grandes en *C. leucas*. Se ha determinado que los juveniles de *C. leucas* pierden la señal isotópica de la madre cuando alcanzan los 120 cm de LT (Matich *et al.*, 2010). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ no presentaron una tendencia de enriquecimiento conforme va aumentando la talla de *C. leucas*, la cual se observa generalmente en organismos de mayor talla o edad que consumen presas de mayor tamaño y nivel trófico más alto (Torres-Rojas, 2006). La PT de los estadios de madurez de *C. leucas* demostró que

los juveniles (PT= 4.13) presentaban una PT menor a los adultos (4.36), lo cual concuerda con el hecho de que los juveniles se alimentan de presas con nivel trófico menor a las de los adultos.

Como se ha podido observar en el análisis previo de amplitud de nicho y traslapo isotópico, se observó un intervalo amplio en los valores de $\delta^{15}\text{N}$. Este intervalo en los tiburones *C. leucas* de este estudio fue más amplio comparando con el trabajo de Matich *et al.*, (2010), lo cual podría sugerir que los tiburones toro de la costa de Quintana Roo presentan una amplitud de nicho más amplia a la de los tiburones toro de Florida, lo cual se puede explicar por la alta diversidad en fauna de la zona y la alta productividad biológica. Esta amplitud en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ también podría deberse a las condiciones ambientales de la zona. El estudio de la batimetría del área de estudio ha demostrado que existe una plataforma continental al norte de la península de Yucatán, la cual es un factor importante que afecta los procesos oceánicos y costeros como los fenómenos de surgencias (Sleeman *et al.* 2007). Durante los meses de presencia de los tiburones (invierno), las aguas de la costa de Yucatán son bajas en nutrientes, debido a que las surgencias ocurren durante todo el año (Merino, 1997). Durante una productividad baja (ausencia de surgencias), los valores de $\delta^{15}\text{N}$ aumentan, debido a que existe una menor discriminación en contra de ^{15}N (Román-Reyes, 2003).

El modelo de mezcla cataloga a *C. leucas* como una especie especialista, debido a que el pez teleósteo *Caranx bajonado* contribuyó al 75% de la dieta del depredador, similar a lo reportado por Matich *et al.* (2011).

En el caso del tiburón *G. cuvier*, los juveniles presentaron una PT de 3.76, mayor a la obtenida para el único adulto de 3.56, posiblemente por consumir un porcentaje mayor de peces teleósteos y cefalópodos en comparación a los adultos. Lowe *et al.* (1996) reportan que el porcentaje de aparición de teleósteos y cefalópodos en los estómagos de *G. cuvier* disminuye a medida que los tiburones aumentaron de tamaño, mientras que la aparición de elasmobranquios, tortugas, mamíferos terrestres,

crustáceos y elementos no digeribles aumenta, especialmente después de que los tiburones superen 200 cm de longitud total. Además, mencionan que estos cambios ontogénicos son universales en esta especie. Los peces teleósteos y cefalópodos presentan valores de nivel trófico altos, lo cual coincide con los resultados obtenidos.

El modelo de mezcla sugiere que el tiburón tigre *G. cuvier* es una especie generalista, debido a que su dieta es compuesta de especies marinas diversas. Su dieta incluyó peces teleósteos tortuga verde *Chelonia mydas*. Heithaus *et al.* (2001) encontraron que los teleósteos y las serpientes marinas eran las presas más comunes, seguidas por las tortugas marinas (*Chelonia mydas*) y los dugongos (*Dugong dugon*) de los tiburones tigre en la Bahía de “Shark Bay” Australia. Simpfendorfer (1992) observó cambios ontogenéticos en la dieta de *G. cuvier*, los juveniles se alimentan de teleósteos, serpientes marinas y aves, y los adultos consumieron principalmente peces teleósteos, serpientes marinas, tortugas y cangrejos. En el presente estudio, la dieta de *G. cuvier* indica que este tiburón hace un uso más amplio de la diversidad de presas.

En el caso del tiburón *S. mokarran*, Stevens y Lyle, (1989) observaron que la dieta de *S. mokarran* incluye numerosos peces teleosteos, distinta a la de *S. lewini* que contiene un porcentaje menor de crustáceos y un mayor porcentaje de cefalópodos, lo cual sugiere que esta especie conduce a un modo de vida más pelágico. Los cefalópodos fueron la presa más común encontrada en la dieta de *S. zygaena* de Nueva Gales del Sur (Stevens 1984), que indica una existencia pelágica similar para este tiburón. Klimley (1983) estudiando los hábitos alimenticios y la utilización del hábitat de *S. lewini* en el Golfo de California, menciona que los juveniles del tiburón martillo se alimentan principalmente de peces bentónicos y neríticos, así como de cefalópodos epipelágicos; mientras que los adultos se alimentan de peces neríticos y epipelágicos, así como de cefalópodos mesopelágicos. Aguilar-Castro (2003) menciona que los juveniles de *S. lewini* tienen una posición trófica mayor en relación con los adultos. Se evidencia aquí el efecto que tiene el origen de las presas consumidas sobre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de un depredador. Sin embargo, cabe mencionar que los valores isotópicos se pueden ver afectados por fenómenos

oceanográficos. Aquí, además de ser explicado por la dieta de los tiburones, los valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ en el tiburón *S. mokarran*, podrían ser la consecuencia de las características oceanográficas de la zona de estudio. La presencia de surgencias en la zona de Yucatán durante todo el año causa valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos en los tejidos de los tiburones (Merino, 1997).

En la dieta del tiburón *S. mokarran*, al igual que las dos otras especies de tiburones, se observó una contribución alta por parte de los peces teleósteos, lo cual coincide con el trabajo de Cortés (1999). Sin embargo, se sabe por estudios previos (Stevens y Lyle, 1989) de contenido estomacal, que esta especie se alimenta de elasmobranquios y principalmente rayas. Strong (1990), observó y describió la persecución, ataque y consumo de la raya (*Dasyatis americana*) por un tiburón *Sphyrna mokarran*. El autor menciona que este tiburón tiene la capacidad para detectar peces batoideos. El resultado del modelo de mezcla coincide con lo reportado por Strong (1990), quien define al tiburón *S. mokarran* como una especie especialista.

8.2 Telemetría

Los trabajos de telemetría permiten extender el conocimiento acerca de los movimientos de los organismos. Los datos obtenidos en el presente estudio permitieron registrar información sobre los movimientos de los tiburones *C. leucas*, así como su fidelidad a los sitios de la costa de Quintana Roo.

Resultados previos han mostrado que los movimientos a gran escala tienden a ser muy limitados en *C. leucas* (Brunnschweiler *et al.*, 2010, Hammerschlag *et al.*, 2012). Sin embargo, el trabajo de Lea *et al.* (2015), en el cual se monitoreo una hembra preñada de *C. leucas* desde Seychelles hasta Madagascar, permitió demostrar que esta especie llega a realizar grandes migraciones en el océano abierto, durante las cuales están en aguas profundas (hasta 164 m).

Se ha reportado que la especie tiene una fidelidad de sitio muy pronunciada en aguas someras costeras y de la plataforma continental (Kohler *et al.* 1998; Kohler &

Turner, 2001; Tremain *et al.*, 2004; Curtis, 2008). Los resultados obtenidos en este estudio apoyan lo observado en trabajos anteriores (Brunnschweiler *et al.*, 2010; Heupel *et al.*, 2010; Hammerschlag *et al.*, 2012). Los tiburones marcados en Playa del Carmen, presentaron un periodo de residencia en la zona de estudio desde noviembre hasta abril. Sin embargo, no se ha definido bien las causas y/o condiciones.

En el presente estudio, los tiburones toro *C. leucas*, presentaron una mayor abundancia en los meses de invierno, de Diciembre a Marzo, y posteriormente ya no se registran en las capturas. Hammerschlag *et al.* (2012), trabajaron en el Golfo de México y Florida, y observaron una mayor abundancia durante el invierno; sin embargo, a diferencia de este estudio, los autores mencionaron que los tiburones toro estaban presentes durante todo el año. Esta diferencia observada en la presencia de los tiburones puede deberse a la presencia o ausencia del alimento. En Florida, la mayor abundancia de *C. leucas* se refiere a tiburones de mayor tamaño (>230 cm) y su abundancia coincide con la mayor abundancia del Tarpón del Atlántico *Megalops atlanticus*, el cual se definió como una de las presas principales en la zona. Examinando los contenidos estomacales de *C. leucas*, los autores observaron que las presas consumidas (lisa *Mugil cephalus*, arenque *Brevoortia patronis* y machete del Atlántico *Elopssaurus*) también eran consumidas por el Tarpón del Atlántico. Smith (1980), menciona que la costa caribeña de México parece ser un área importante de reproducción del Tarpón del Atlántico. Por lo tanto, la permanencia del tiburón toro en la costa de Quintana Roo, podría tener relación con alguna presa en particular.

En el caso de los tiburones *C. leucas* que llegan a Playa del Carmen, se ha observado que permanecen de manera temporal en estas áreas, cuando la temperatura del agua se encuentra por debajo de los 27°C y se presentan vientos predominantes del norte y noreste. Su presencia coincide con la llegada de los peces denominados localmente como coronado (*Seriola dumerili*); sin embargo, cuando los coronados migran, los tiburones toro permanecen en el área (comunicación personal Mauricio Hoyos). Asimismo, la disponibilidad de alimento puede ser un factor determinante para los depredadores tope cuando escogen su hábitat (Heithaus *et al.* 2002). Por lo tanto, podría ser factible, que la presencia de *C. leucas*, coincide con la

presencia de su alimento principal. Hammerschlag *et al.* (2012), concluyeron que la actividad de *C. leucas* es probablemente impulsada por la gran abundancia de teleósteos que se concentran en la zona.

En varias partes del mundo, los tiburones vivos tienen cada vez más valor económico debido a su atractivo para el ecoturismo. Por lo anterior, el buceo con tiburones se ha convertido en una industria del buceo recreativo (Brunnschweiler *et al.*, 2014). En Playa del Carmen, los operadores turísticos utilizan alimento para atraer a los tiburones a sitios específicos durante los buceos. Brunnschweiler *et al.*, (2010), en su trabajo en Florida y Fiji, mencionan que la alimentación de los tiburones en actividades turísticas, podría ser un factor del grado de fidelidad de los tiburones a los sitios de buceo. La alimentación podría explicar el alto número de registros acústicos en el sitio “*Shark site*”, donde se realiza esta actividad. En el presente estudio se pudo observar un patrón diario bien marcado en el sitio “*Shark site*”, el cual podría ser debido a los horarios de las actividades de buceo de alimentación. Brena *et al.*, (2015), comentaron los efectos potenciales del turismo de buceo con tiburones, incluyendo el darles alimento y el comportamiento individual de los tiburones. Los autores encontraron efectos que actúan más allá de la escala individual. Sin embargo, señalaron que la escasez de datos sobre la ecología de los elasmobranquios no permite conclusiones generales. Varios autores han estudiado el valor económico de las operaciones de ecoturismo de tiburones e implicaciones para la conservación de la industria a los tiburones en todo el mundo. (Brunnschweiler, 2010; Gallagher y Hammerschlag, 2011; Vianna *et al.*, 2012). Estos autores destacaron el importante papel que tienen los tiburones dentro de los ecosistemas. Mencionan una alternativa a la pesca de tiburón, la cual ofrece beneficios a varios sectores de la economía, estimulando los ingresos de desarrollo y de generación de alta al gobierno, al tiempo que garantiza la sostenibilidad ecológica de las poblaciones de tiburones.

En su estudio sobre la actividad de alimentación de tiburones en la reserva marina “*Shark Reef*” en Fiji, Brunnschweiler *et al.*, (2014) observaron un efecto de esta actividad, al incrementar los tiburones en la zona de alimentación. Brunnschweiler &

Baensch (2011), mencionan que este incremento podría tener consecuencias en la presencia y abundancia de otras especies de tiburones en la zona. En este sentido, las especies más grandes, incluyendo *C. leucas*, podrían excluir competitivamente a las especies de tiburón de arrecife más pequeñas.

Sin embargo, aunque se podrían presentar efectos de la actividad de alimentación en los tiburones, en el presente estudio se observaron cambios en el comportamiento estacional y temporal de los tiburones toro, ya que a pesar del aporte de alimento migraron de la zona de estudio.

En el presente estudio, los 14 organismos marcados fueron hembras adultas, sub-adultas y juveniles. Revisando la literatura, la mayoría de los trabajos de telemetría en *C. leucas*, se enfocan en el estudio de organismos neonatos o juveniles.

Graficando el patrón individual de los tiburones, se pudo observar que los juveniles son los primeros en llegar y permanecen en la zona de Playa del Carmen después del marcaje, a diferencia de las hembras grandes que desaparecen. Ese comportamiento se encontró en los tiburones blancos *Carcharodon carcharias* en la Isla Guadalupe, México, donde Hoyos-Padilla *et al.* (2016), encontraron que los juveniles de esta especie, permanecen más tiempo en la Isla comparando a los adultos. Mencionaron que los juveniles tendían a permanecer en la Isla durante varios meses, tomando ventajas de la diversidad de presas en la zona y evitando al mismo tiempo los adultos. Los operadores turísticos de Playa del Carmen mencionaron que estas hembras parecían moverse hacia la zona de Akumal, al Sur de Playa del Carmen. Este movimiento de las hembras grandes podría ser para evitar competencia y para no compartir la zona de alimentación, como se observó en el análisis de isótopos estables, el cual indicó que los adultos y juveniles no comparten zonas de alimentación por tener un traslape isotópico bajo. Asimismo, se observó también que las hembras preñadas eran las primeras en irse de la zona para migrar probablemente hacia áreas de crianza.

Estudios en Florida y del Golfo de México, han encontrado que los neonatos y juveniles de tiburón toro ocupan ríos costeros como áreas de crianza, y dejan estas zonas cuando llegan alrededor de los 160 -180 cm de longitud total (Heupel *et al.*, 2004; Simpfendorfer *et al.*, 2005). Los trabajos de Carlson *et al.* (2010); Brunnschweiler *et al.* (2010); Hammerschlag *et al.* (2012) y Lea *et al.* (2015) son los únicos trabajos en los cuales se han reportado los patrones de movimientos de *C. leucas* por medio de telemetría satelital, siendo los dos últimos los únicos que reportan los movimientos de organismos adultos en el Golfo de México y Suroeste de Estados Unidos. Los autores encontraron que los adultos presentan alta fidelidad a los sitios y permanecen de preferencia en aguas costeras.

Muchos autores observaron la misma tendencia en los tiburones *C. leucas* de permanecer en aguas costeras, presentando una alta fidelidad a los sitios (Kohler & Turner, 2001; Tremain *et al.*, 2004; Curtis, 2008; Brunnschweiler *et al.*, 2010; Carlson *et al.*, 2010; Hammerschlag *et al.*, 2012). Sin embargo, Drymon *et al.* (2014), reportaron un comportamiento interesante de una de las hembras más grandes (95 cm de longitud furcal), la cual fue marcada en junio de 2009 y detectada de nuevo en junio 2010. Otras dos hembras (74 y 68 cm de LF) marcadas en junio y agosto respectivamente, presentaron el mismo patrón. La primera de estas fue detectada en noviembre 2009 por primera y última vez; mientras que la segunda fue detectada en agosto 2009 y se volvió a detectar de nuevo hasta mayo de 2010. Como las otras hembras fueron marcadas después durante el verano de 2010, no se pudo conocer si presentaban el mismo comportamiento.

El patrón de distribución de las hembras, observado en el presente estudio fue inverso a lo observado por Drymon *et al.* (2014) en la bahía de “*Mobile Bay*” (Alabama). En el presente estudio, las hembras de *C. leucas* marcadas en la costa de Quintana Roo, permanecieron en la zona durante la época fría, de diciembre a marzo. Se observaron pocas detecciones en los meses de noviembre y abril, y ninguna detección fue registrada en los otros meses del año. De manera opuesta, en el trabajo de Drymon *et al.* (2014) las hembras maduras permanecen en la bahía de “*Mobile Bay*” durante la época cálida.

Hammerschlag *et al.* (2012), reportaron que las tasas de capturas de los organismos adultos (>230 cm de LT) en el Golfo de México y Florida, se encontraban más altas en los meses de Abril y Julio.

Con los resultados obtenidos, se podría inferir que las hembras de tiburón toro marcadas en Quintana Roo, permanecen de Diciembre a Abril en la zona, para luego migrar al norte del Golfo de México, donde se encuentran estuarios, lagunas y ríos, los cuales sirven de áreas de crianzas (Heupel *et al.*, 2004; Simpfendorfer *et al.*, 2005). Hammerschlag *et al.* (2012), reportaron un caso de una hembra (194 cm LT), que realizó una migración de más de 1200 km, durante 68 días desde Florida, hacia el Noroeste del Golfo de México para llegar en “*Biscayne Bay*” después de pasar por Bimini (Bahamas).

Los tiburones marcados en el presente estudio fueron hembras, las cuales se detectaron en aguas costeras durante los meses de época fría; mientras que, durante los meses de época caliente, desaparecieron de la zona. Varios estudios han demostrado que las hembras de las especies de tiburones presentan un patrón de migración relacionado con su ciclo reproductivo, como en el caso del tiburón azul *Prionace glauca* (Carrera-Fernández M. 2004). Asimismo, Nakano (1994) y Vögler (2012) mencionaron, que para el tiburón azul, las hembras aparecen en áreas costeras, al final del verano-inicio de otoño, durante la última fase de su ciclo reproductivo. El resto del tiempo, tienden a permanecer en áreas oceánicas. Por el trabajo de varios autores, se sabe que existen varias áreas de crianza en la parte Norte del Golfo de México. Castro (1993), reportó que las lagunas de la costa Este de Florida Central formaban un área de crianza para la especie *C. leucas*. Wiley & Simpfendorfer (2007), encontraron que el Parque Nacional Everglades, Florida, podía ser considerado como área de crianza del tiburón *C. leucas*. Hasta ahora, ningún trabajo ha reportado la existencia de áreas de crianza de esta especie en la parte sur del Golfo de México. Esta información podría apoyar la hipótesis que sugiere que las hembras maduras en la península de Yucatán desaparecen en abril, para migrar hacia áreas de crianza al Norte del Golfo para parir a sus crías. Conjuntamente esta hipótesis coincide con los tiempos de nacimientos reportados por varios autores. En el Norte del Golfo

de México, Branstetter (1981,1987) reporta la época de nacimiento del tiburón toro en abril-mayo y junio-agosto. Rodríguez de la Cruz *et al.* (1996) y Snelson *et al.* (1984) reportaron en ambos trabajos un nacimiento de tiburón toro en mayo-Junio en el Golfo de México y en el Rio Indio en Florida, respectivamente. Snelson (1981), Snelson *et al.* (1984) y Curtis (2008) reportaron que El “*Indian River Lagoon*” en Florida, es considerado como un área de crianza para varias especies de tiburones, incluyendo *C. leucas*. Las áreas de crianza permiten a las especies un mayor reclutamiento y ofrecen un lugar seguro a las hembras para depositar a sus huevos o expulsar a sus crías, y a los jóvenes para pasar las primeras semanas, meses o años de vida (Castro 1993).

Los tiburones marcados en el presente estudio presentaron un patrón diario en el sitio “*Shark site*”, lo cual representó 99% de las detecciones. Los tiburones toro permanecieron en este sitio, durante un periodo de 11 horas al día, desde el mediodía hasta las 11 pm. Durante el resto del día se obtuvieron pocas detecciones. Considerando el comportamiento del tiburón durante el día y la noche, se puede inferir que el patrón presentado por los tiburones no depende del fotoperiodo.

La relación con la actividad turística de “alimentación de tiburones” no parece estar relacionado con el patrón de presencia observado. Las actividades de buceo comienzan en la mañana, y se terminan en promedio a las 5 pm, por lo que no se puede inferir una relación directa con esta actividad.

Brunnschweiler *et al.* (2010), reportaron que el tiburón *C. leucas* no presentaba un patrón diario de migraciones verticales como los observados en otras especies de tiburones. Estos autores sugieren que la ausencia de movimientos verticales en esta especie de tiburón podría explicarse por qué permanece la mayoría del tiempo en aguas someras (a menos de 30 m). La topografía de la zona de estudio aporta al tiburón *C. leucas* las características adecuadas para su hábitat. En el Golfo de México, la plataforma continental se extiende hacia el mar por más de 260 km, lo que la hace la plataforma continental más amplia del mundo (Merino 1997). Al contrario, la anchura de la plataforma en la costa caribeña, varía sólo entre 1 y 2 km. Por estas características, se podría inferir que durante la temporada cálida del año, los tiburones

se desplazan al Norte, en el Golfo de México. Existe una zona de afloramiento al suroeste de la plataforma continental de Yucatán (Merino 1997), la cual debe de atraer una alta diversidad de fauna y representar por lo tanto una buena fuente de alimento para las especies. Parámetros como la temperatura pueden al igual que la producción primaria, influir sobre el desplazamiento de los tiburones. Fumas y Smayda (1987), confirmaron la entrada de una sub termoclina sobre la plataforma continental de Yucatán. La fidelidad de sitio de los tiburones en la localidad de "Shark site" posiblemente se podría explicar en parte por las características oceanografías que les ofrece ese sitio.

En el presente estudio, todos los receptores acústicos fueron colocados a profundidades menores a 30 m. Estudios previos han reportado que los movimientos de esta especie de tiburón en aguas más oceánicas y más profundas eran muy escasos (Kohler *et al.*, 1998; Kohler & Turner, 2001; Tremain *et al.*, 2004; Curtis, 2008).

El perfil de buceo de los tiburones también podría ser restringido por la batimetría del sitio (Lea *et al.*, 2015). Otros autores como Lea *et al.* (2015), reportaron que los tiburones toro llegaban a permanecer hasta un tercio de su tiempo en profundidades mayores a 100 m, bajando hasta 164 m de profundidad durante sus migraciones. La batimetría de la zona presenta una plataforma continental somera (~30 m) así como zonas profundas (~4000 m) (Bello-Pineda y Hernández-Stefanoni, 2007).

8.3 Combinación de los resultados isotópicos y telemetría acústica

El análisis de isótopos estables representa una herramienta importante para los ecólogos, ya que puede proporcionar una visión integrada del tiempo de las interacciones tróficas (Bearhop *et al.*, 2004).

Mientras que el análisis de isótopos estables proporciona información útil sobre las interacciones tróficas de los animales, el uso de esta herramienta con enfoques complementarios, puede utilizarse para dilucidar patrones y factores de variabilidad en

las interacciones tróficas. Esta información permite hacer inferencias sobre cómo las condiciones futuras pueden conducir a cambios en las redes alimenticias.

La telemetría acústica, proporciona datos sobre los movimientos de los animales marcados, y cuando se combina con análisis de isótopos estables, puede proporcionar una herramienta para elucidar los patrones individuales y poblacionales que vinculan el uso del hábitat y la dieta (Papastamatiou *et al.*, 2010, Rosenblatt & Heithaus 2011, Speed *et al.*, 2012).

En este trabajo se utilizó una combinación de seguimiento acústico pasivo a largo plazo y análisis de isótopos estables utilizando los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tejido muscular, para investigar el comportamiento ecológico de los tiburones toro *C. leucas* en la costa de Quintana Roo. Por medio del análisis de isótopos estables se pudo determinar que las tres especies de tiburones manifiestan hábitos costeros, se categorizan como depredadores generalistas y presentan posiciones tróficas distintas. Estos resultados, como los de amplitud de nicho isotópico y traslapo trófico coincidieron con los resultados obtenidos en el análisis de telemetría acústica, en la cual se evidencio que el tiburón *C. leucas* es una especie con hábitos costeros, en la cual se observa segregación por estadio de madurez. Con ambos análisis, se pudo observar que las hembras maduras y las hembras preñadas de *C. leucas* usan una zona distinta a la de los machos y probablemente permanecen cerca de áreas de crianza.

Logan & Lutcavage (2010) mencionan en su trabajo que los datos isotópicos en músculo probablemente no son capaces de registrar las migraciones estacionales o factores asociados a la dieta de los tiburones; sin embargo, en el presente estudio, se aplicó la telemetría acústica para conocer los movimientos de los tiburones hacia zonas de alimentación o probables zonas de crianza.

9. CONCLUSIONES

- Los valores isotópicos de *C. leucas*, no presentaron segregación entre machos y hembras, lo cual significa que ambos sexos hacen el uso de las mismas fuentes de alimento.
- La composición isotópica de *C. leucas*, no indica segregación por estadios de madurez en cuanto al $\delta^{15}\text{N}$, lo que sugiere que los juveniles y adultos se alimentan de presas de nivel trófico similar. El $\delta^{13}\text{C}$ indica una segregación entre juveniles y adultos, por lo que los adultos, con valores más enriquecidos, usan áreas de alimentación más costeras a las de los juveniles.
- En los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, *S. mokarran*, no presentó segregación entre sexos, ni entre estadios de madurez, lo cual sugiere que las hembras y los machos comparten fuentes de alimento; al igual que los juveniles y los adultos.
- El tiburón *G. cuvier* presenta tendencia a la segregación por sexos y por estadios de madurez. Sin embargo, no se puede obtener una conclusión adecuada debido al bajo número de muestras de esta especie.
- Existe un traslape de nicho isotópico entre los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran*, lo cual sugiere que estas especies puedan compartir zonas y fuentes de alimento. Este traslape fue alto entre el tiburón *C. leucas* y el tiburón *S. mokarran*.
- Para los tiburones *C. leucas* y *S. mokarran* se presentó un traslape de nicho isotópico entre las hembras y los machos.
- Los tiburones *C. leucas*, *G. cuvier* y *S. mokarran* se clasificaron como consumidores terciarios y son depredadores de hábitos generalistas.

- El tiburón toro *C. leucas*, tiene la mayor posición trófica, seguido por el tiburón *S. mokarran* y el tiburón *G. cuvier*.
- El tejido muscular, parece ser un buen tejido para estimar el nivel trófico de los tiburones.
- El uso de hábitat del tiburón *C. leucas* difiere entre temporadas. Los tiburones toro están presentes en la costa de Quintana Roo durante la época fría de noviembre a abril. El resto del año, durante la época cálida, migran a otro hábitat.
- Los tiburones toro *C. leucas*, presentan una fidelidad alta al sitio “*Shark site*”, con un patrón diurno bien marcado, con una mayor presencia desde el mediodía hasta las 11 pm, lo cual podría ser explicado por las características oceanográficas del sitio y por el efecto de la provisión de alimento por parte de la actividad turística de buceo en la zona.
- Las hembras maduras y preñadas permanecen en zonas más costeras como Playa del Carmen, a diferencia de los machos, posiblemente con el objetivo de buscar áreas de crianza.

10. RECOMENDACIONES

Desde una perspectiva crítica, y para dar más soporte al presente estudio, se recomendaría incrementar el tamaño de muestras.

Además se recomienda realizar el modelo de mezcla con presas obtenidas vía análisis de contenido estomacal y ampliar la información de las señales isotópicas de las presas de la zona, para inferir mejor la contribución de presas en la dieta de los depredadores. Asimismo, se sugiere comparar los valores isotópicos del Tarpón del Atlántico con los valores isotópicos de los tiburones toro de la costa de Quintana Roo para determinar si esta especie forma parte de su dieta.

Por otro lado se recomienda seguir analizando datos de los receptores acústicos por más tiempo e incrementar la red de receptores ya existentes para poder seguir y analizar los patrones de movimientos en un área de estudio más amplia. Se podrían realizar seguimientos continuos para obtener datos más finos de los patrones de movimientos locales de los tiburones. El uso de marcas satelitales para realizar seguimientos continuos podría servir a reforzar los datos y comprobar las hipótesis de migración planteadas en el presente estudio.

Finalmente, un análisis de genética permitiría comparar la población de tiburones toro de Playa del Carmen con la población de los tiburones toro de Florida. Esta comparación permitiría identificar la naturaleza de las migraciones de los tiburones toro.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar Castro, N. A. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Golfo de California. (Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 113pp.
- Anderson, S. A. 1990. Core indicators of nutritional state for difficult-to-sample populations. *The Journal of nutrition*, 120(11), 1557-1599.
- Anislado, T. V. (2000). Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México. Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México.
- Applegate S.P., F. Sotelo-Macias, y L. Espinosa-Arrubarrena. 1993. An overview of mexican shark fisheries with suggestions for shark conservation in Mexico. *US.National Marine Fisheries Service. Tech.Rep. The National Oceanic and Atmospheric Administration* 115: 31–37.
- Barnes, H. 1959. Oceanography and marine biology. London, George Alien & Unwin. 218 pp.
- Baum, J. K., & Worm, B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 699-714.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & MacLeod, H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73(5), 1007-1012.
- Bello-Pineda, J., & Hernández-Stefanoni, J. L. (2007). Comparing the performance of two spatial interpolation methods for creating a digital bathymetric model of the Yucatan submerged platform. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2(3), 247-254.

- Bonfil, R. 1997. Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications for management. *Fisheries Research*, 29(2), 101-117.
- Bonfil R, Meyer M, Scholl MC, Johnson R, O'Brien S, Oosthuizen H, Swanson S, Kotze D, Paterson M. 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science* 310:100–103
- Bray, D. B., Ellis, E. A., Armijo-Canto, N., & Beck, C. T. 2004. The institutional drivers of sustainable landscapes: a case study of the 'Mayan Zone' in Quintana Roo, Mexico. *Land Use Policy*, 21(4), 333-346.
- Branstetter, S. 1981. Biological notes on the sharks of the north central Gulf of Mexico. *Contributions in Marine Science (USA)*. 24:13-34.
- Branstetter, S., & Stiles, R. 1987. Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 20(3), 169-181.
- Brena, P. F., Mourier, J., Planes, S., & Clua, E. 2015. Shark and ray provisioning: functional insights into behavioral, ecological and physiological responses across multiple scales. *Marine Ecology Progress Series*, 538, 273-283.
- Brunnschweiler, J. M. 2010. The Shark Reef Marine Reserve: a marine tourism project in Fiji involving local communities. *Journal of Sustainable Tourism*, 18(1), 29-42.
- Brunnschweiler, J. M., Queiroz, N., & Sims, D. W. 2010. Oceans apart? Short-term movements and behaviour of adult bull sharks *Carcharhinus leucas* in Atlantic and Pacific Oceans determined from pop-off satellite archival tagging. *Journal of fish biology*, 77(6), 1343-1358.
- Brunnschweiler, J.M., Baensch H. 2011. Seasonal and long-term changes in relative abundance of bull sharks from a tourist shark feeding site in Fiji. *PLoS One* 6.

- Brunnschweiler, J. M., Abrantes, K. G., & Barnett, A. 2014. Long-term changes in species composition and relative abundances of sharks at a provisioning site. *PLoS One*, 9(1).
- Calle-Moran, M. 2010. Ecología trófica del tiburón zorro pelágico *Alopias pelagicus* en Santa Rosa de Salinas, Pacífico Ecuatoriano. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 87 pp.
- Carlisle, A. B., Kim, S. L., Semmens, B. X., Madigan, D. J., Jorgensen, S. J., Perle, C. R. & Block, B. A. 2012. Using stable isotope analysis to understand the migration and trophic ecology of northeastern Pacific white sharks (*Carcharodon carcharias*). *PLoS One*, 7(2).
- Carrera-Fernández M. 2004. Biología reproductiva del tiburón azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN. Tesis de maestría. 67 pp.
- Carlisle, A. B., Litvin, S. Y., Madigan, D. J., Lyons, K., Bigman, J. S., Ibarra, M., & Bizzarro, J. J. (2016). Interactive effects of urea and lipid content confound stable isotope analysis in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, (999), 1-10.
- Carlson, J. K., Ribera, M. M., Conrath, C. L., Heupel, M. R., & Burgess, G. H. 2010. Habitat use and movement patterns of bull sharks *Carcharhinus leucas* determined using pop-up satellite archival tags. *Journal of fish biology*, 77(3), 661-675.
- Castro J. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes* 38: 37–48.
- Chasar, L. C., Chanton, J. P., Koenig, C. C., & Coleman, F. C. 2005. Evaluating the effect of environmental disturbance on the trophic structure of Florida Bay, USA: multiple stable isotope analyses of contemporary and historical specimens. *Limnology and Oceanography*, 50(4), 1059.

- Compagno L. J. V. 1984. FAO species catalogue, Volume 4. Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fisheries Synopsis 125: 478–481.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES *Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 56(5), 707-717.
- Crabtree, R. E., Cyr, E. C., Chacón Chaverri, D., McLarney, W. O., & Dean, J. M. 1997. Reproduction of tarpon, *Megalops atlanticus*, from Florida and Costa Rican waters and notes on their age and growth. *Bulletin of Marine Science*, 61(2), 271-285.
- Cruz-Martinez, A., Chiappa-Carrara, X., & Arenas-Fuentes, V. 2005. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from southern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35(13), 367-374.
- Curtis, T. H. (2008). Distribution, movements, and habitat use of bull sharks (*Carcharhinus leucas*, Müller and Henle 1839) in the Indian River Lagoon system, Florida (Doctoral dissertation, University of Florida). 130pp.
- Daly, R., Froneman, P. W., & Smale, M. J. 2013. Comparative feeding ecology of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in the coastal waters of the southwest Indian Ocean inferred from stable isotope analysis. *PloS one*, 8(10), e78229.
- Daly, R., Smale, M. J., Cowley, P. D., & Froneman, P. W. 2014. Residency patterns and migration dynamics of adult bull sharks (*Carcharhinus leucas*) on the east coast of southern Africa. *PloS one*, 9(10), e109357.
- Das K., C. Beans, L Hosbeeck, G. mauger, S.D. Berrow, E. Rogan y J.M. Bouquegneau. 2003. Marine mammals from northeast Aatlantice: relationships between their trophic status as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements and their trace metal concentrations. *Mar. Env. Res.* 56: 349-365.

- Dejours, P. and Armand, J. 1983. Acid–base balance of crayfish haemolymph: effects of simultaneous changes of ambient temperature and water oxygenation. *J. comp. Physiol.* 149, 463–468.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.
- Domeier, M. L., & Nasby-Lucas, N. 2007. Annual re-sightings of photographically identified white sharks (*Carcharodon carcharias*) at an eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Marine Biology*, 150(5), 977-984.
- Driggers III, W. B., Ingram Jr, G. W., Grace, M. A., Gledhill, C. T., Henwood, T. A., Horton, C. N., & Jones, C. M. 2008. Pupping areas and mortality rates of young tiger sharks *Galeocerdo cuvier* in the western North Atlantic Ocean. *Aquatic Biology*, 2(2), 161-170.
- Drymon, J. M., Ajemian, M. J., & Powers, S. P. 2014. Distribution and dynamic habitat use of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a highly stratified northern Gulf of Mexico estuary. *PloS one*, 9(5), e97124.
- Estrada J.A., N. Rice, M.E Lutcavage y G.B Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the North-West Atlantic ocean using stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83 (6): 1347–50.
- FAO 2003. Fisheries management 2. The ecosystem approach to fisheries. FAO, Rome.
- France R. y Peters R. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fish and Aquatics Sciences* 54: 1255-1258.
- Fry, B., & Arnold, C. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, 54(2), 200-204.

- Fry B. y Sherr E.B. 1984. ^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27: 13–47.
- Fry, B. 2006. Stable Isotope Ecology. Spring. *Business Media*. New York. USA. 308pp.
- Furnas, M. J., & Smayda, T. J. 1987. Inputs of subthermocline waters and nitrate onto the Campeche Bank. *Continental Shelf Research*, 7(2), 161-175.
- Gallagher, A. J., & Hammerschlag, N. 2011. Global shark currency: the distribution, frequency, and economic value of shark ecotourism. *Current Issues in Tourism*, 14(8), 797-812.
- Gannes, L. Z., Del Rio, C. M., & Koch, P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative biochemistry and physiology Part A: Molecular & integrative physiology*, 119(3), 725-737.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. E. U. A. 416 pp.
- Goldman, K. J., & Anderson, S. D. 1999. Space utilization and swimming depth of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon Islands, central California. *Environmental Biology of Fishes*, 56(4), 351-364.
- Hammerschlag, N., Luo, J., Irschick, D. J., & Ault, J. S. 2012. A comparison of spatial and movement patterns between sympatric predators: bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and Atlantic tarpon (*Megalops atlanticus*). *PLoS One*, 7(9), e45958.
- Heithaus, M. R. 2001. The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet, and seasonal changes in catch rates. *Environmental Biology of Fishes*, 61(1), 25-36.
- Heithaus, M., Dill, L., Marshall, G., & Buhleier, B. 2002. Habitat use and foraging behavior of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in a seagrass ecosystem. *Marine Biology*, 140(2), 237-248.

- Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A., & Hueter, R. E. 2004. Estimation of shark home ranges using passive monitoring techniques. *Environmental Biology of Fishes*, 71(2), 135-142.
- Heupel, M. R., Semmens, J. M., & Hobday, A. J. 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research*, 57(1), 1-13.
- Heupel, M. R., Yeiser, B. G., Collins, A. B., Ortega, L., & Simpfendorfer, C. A. 2010. Long-term presence and movement patterns of juvenile bull sharks, *Carcharhinus leucas*, in an estuarine river system. *Marine and Freshwater Research*, 61(1), 1-10.
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, 189-197.
- Hobson, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120(3), 314-326.
- Hussey, N. E., MacNeil, M. A., & Fisk, A. T. 2010. The requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks. *Hydrobiologia*, 654(1), 1-5.
- Hussey N., M. Macneil, J. Olin, B. McMeans, M. Kinney, D. Chapman y A. Fisk. 2012. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology* 63: 635-643.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.
- Jaeger, A., Connan, M., Richard, P., & Cherel, Y. 2010. Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 269-277.

- Jones Jr, J. K., Smith, J. D., & Genoways, H. H. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. I. Chiroptera.
- Jones, J.K., Jr, Smith, J.D. & Genoways, H.H. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. I. Chiroptera. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University*, 13, 1-31.
- Ketchum, J. T., Hearn, A., Klimley, A. P., Peñaherrera, C., Espinoza, E., Bessudo, S., & Arauz, R. 2014. Inter-island movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) and seasonal connectivity in a marine protected area of the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*, 161(4), 939-951.
- Kim, S.L., Del Rio, C.M. Casper, D., y P.L. Koch. 2011. Isotopic incorporation rates for shark tissues from long-term captive feeding study. *J. Exp. Biol.*, 215(Pt14), 2495-500.
- Kim S. L., D. R. Casper, F. Galván-Magaña, R. Ochoa-Díaz, S. B. Hernández-Aguilar y P.L. Koch. 2012. Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes* 95(1): 37-52.
- Kim, S. L. & P. L. Koch. 2012. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fish.* 95:53-63. DOI: 10.1007/s10641-011-9860-9.
- Klimley, A. P. 1983. Social organization of schools of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith), in the Gulf of California. Scripps *Institution of Oceanography*. 339pp.
- Klimley AP, Pyle P, Anderson SD. 1996. The behavior of white sharks and their pinniped prey during predatory attacks. In: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. *Academic*, San Diego, pp 175–191

- Klimley, A. P., Le Boeuf, B. J., Cantara, K. M., Richert, J. E., Davis, S. F., Van Sommeran, S., & Kelly, J. T. 2001. The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony. *Marine Biology*, 138(3), 617-636.
- Kohler, N. E., Casey, J. G., & Turner, P. A. 1998. NMFS cooperative shark tagging program, 1962-93: an atlas of shark tag and recapture data. *Marine Fisheries Review*, 60(2), 1-87.
- Kohler, N. E., & Turner, P. A. 2001. Shark tagging: a review of conventional methods and studies. In *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson* (pp. 191-224). *Springer Netherlands*.
- Layman, C. A., Winemiller, K. O., Arrington, D. A., & Jepsen, D. B. 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology*, 86(9), 2530-2535.
- Lea, J. S. E., Humphries, N. E., Clarke, C. R., & Sims, D. W. (2015). To Madagascar and back: long-distance, return migration across open ocean by a pregnant female bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of fish biology*, 87(6), 1313-1321.
- Link J. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series* 230: 1-9.
- Logan, J. M., & Lutcavage, M. E. 2010. Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644(1), 231-244.
- Lowe, C. G., Wetherbee, B. M., Crow, G. L., & Tester, A. L. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 47(2), 203-211.
- Luviano-Aparicio, N. 2016. Influencia de la complejidad estructural del hábitat en la dieta y nivel trófico de *Panulirus guttatus* en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 54pp.

- Matich, P., Heithaus, M. R., & Layman, C. A. 2010. Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(5), 877-885.
- Matich, P., Heithaus, M. R., & Layman, C. A. 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 294-305.
- Matich, P., & Heithaus, M. R. 2014. Multi-tissue stable isotope analysis and acoustic telemetry reveal seasonal variability in the trophic interactions of juvenile bull sharks in a coastal estuary. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 199-213.
- Méndez-de Silveira, E.D. 2016. Composición isotópica de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en tejidos de tiburones de la costa occidental de baja california sur. Tesis de maestría, CICIMAR, La Paz, B.C.S. 103 pp.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems*, 13(1), 101-121.
- Meyer, C. G., Holland, K. N., & Papastamatiou, Y. P. 2007. Seasonal and diel movements of giant trevally *Caranx ignobilis* at remote Hawaiian atolls: implications for the design of marine protected areas. *Marine Ecology Progress Series*, 333, 13-25.
- Michener R. y K. Lajtha. 2007. *Stable isotopes in ecology and environmental science*. 2 ed. Malden, MA: Wiley-Blackwell, 594 p.
- Moore, J. & B. Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*. 11: 470-480.
- Murphy, H. M., & Jenkins, G. P. 2010. Observational methods used in marine spatial monitoring of fishes and associated habitats: a review. *Marine and Freshwater Research*, 61(2), 236-252.

- Myers, R. A., Baum, J. K., Shepherd, T. D., Powers, S. P., & Peterson, C. H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315(5820), 1846-1850.
- Nakano, H. 1994. Age, reproduction and migration of blue shark [Prionace] in the north Pacific ocean. *Bulletin-National Research Institute of Far Seas Fisheries*, 31:141-256.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.
- Odum E.P. *Ecología*. Nueva Editorial Interamericana. 3ed. México, 1972. 639 pp.
- Papastamatiou, Y. P., Wetherbee, B. M., Lowe, C. G., & Crow, G. L. 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series*, 320, 239-251.
- Papastamatiou, Y. P., Friedlander, A. M., Caselle, J. E., & Lowe, C. G. 2010. Long-term movement patterns and trophic ecology of blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) at Palmyra Atoll. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 386(1), 94-102.
- Papastamatiou, Y. P., & Lowe, C. G. 2012. An analytical and hypothesis-driven approach to elasmobranch movement studies. *Journal of fish biology*, 80(5), 1342-1360.
- Park R. y Epstein S. 1961. Metabolic fractionation of C13 and C12 in plants. *Plant Physiology* 36: 133–138.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one*, 5(3), e9672.
- Pastor, J., Verdoit-Jarrayaa, M., Astrucha, P., Dalias, N., Pasquala, J.-S., Saragonia, G., Lenfant, P., 1988. Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbère-Banyuls:

- infirmations on the territoriality of this emblematic species. *C. R. Biol.* 332, 732–740.
- Perry R.I., P.A. Thompson, D.L. Mackas, P.J. Harrison y D.R. Yelland. 1999. Stable carbon isotopes as pelagic food web tracers in adjacent shelf and slope regions off British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 2477-2486.
- Peterson B.J. y Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies. 1987. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 193-320.
- Piercy, A. N., Carlson, J. K., & Passerotti, M. S. 2010. Age and growth of the great hammerhead shark, *Sphyrna mokarran*, in the north-western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research*, 61(9), 992-998.
- Porter-Bolland, L., Ellis, E. A., & Gholz, H. L. 2007. Land use dynamics and landscape history in La Montaña, Campeche, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 82(4), 198-207.
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods and assumptions. *Ecology* 83 (3): 703-718.
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montana, C. G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152(1), 179-189.
- Rau, H. 1990. Azo compounds. *Studies in organic chemistry*, 40, 165-192.
- Rau, G. H., J. L. Tetssie, F. Rassoulzadegan & S. W. Fowler. 1990. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationship. *Marine Ecology Progress Series* 59: 33-38 pp.
- Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Melo, F. J. F. R., Zepeta-Vilchis, R., Asúnsolo-Rivera, A., & Ketchum, J. T. 2016. A bibliographic and field record chronology

- of sharks at Cabo Pulmo national park, gulf of California. *CICIMAR Oceánides*, 31(1), 55-57.
- Rodríguez de la Cruz, M. C., Castillo-Geniz, J. L., & Márquez F, J. F. 1996. Evaluación de la Pesquería de tiburón del Golfo de México. Informe final. Instituto Nacional de la Pesca, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. Clave 116002-5-1314N-9206.
- Roman-Reyes, J. C. 2003. Información ecológica a partir del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en las cadenas tróficas. Examen predoctoral. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 58pp.
- Román-Reyes, J. C. 2005. Análisis del contenido estomacal y la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), delfín manchado (*Stenella attenuata*) y delfín tornilla (*Stenella longirostris*) del Océano Pacífico Oriental (Doctoral dissertation, Doctoral thesis, Instituto Politécnico Nacional, México). 143pp.
- Rosenblatt, A. E., & Heithaus, M. R. 2011. Does variation in movement tactics and trophic interactions among American alligators create habitat linkages?. *Journal of Animal Ecology*, 80(4), 786-798.
- Sainsbury K.J., A.E. Punt y A.D.M. Smith. 2000. Design of operational management strategies for achieving fishery ecosystem objectives. *ICES Journal of Marine Science* 57: 731–741.
- Schmitter-Soto, J.J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, México. 239 pp.
- Schneider, D. C. 1994. Quantitative ecology: spatial and temporal scaling. San Diego. *Academic*. 395pp.

- Simpfendorfer, C. 1992. Biology of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught by the Queensland shark meshing program off Townsville, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 43(1), 33-43.
- Simpfendorfer, C. A., Goodreid, A. B., & McAuley, R. B. 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 61(1), 37-46.
- Simpfendorfer, C. A., Hueter, R. E., Bergman, U., & Connett, S. M. 2002. Results of a fishery-independent survey for pelagic sharks in the western North Atlantic, 1977–1994. *Fisheries Research*, 55(1), 175-192.
- Simpfendorfer, C. A., Freitas, G. G., Wiley, T. R., & Heupel, M. R. 2005. Distribution and habitat partitioning of immature bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a southwest Florida estuary. *Estuaries*, 28(1), 78-85.
- Sleeman, J. C., Meekan, M. G., Fitzpatrick, B. J., Steinberg, C. R., Ancel, R., & Bradshaw, C. J. A. 2010. Oceanographic and atmospheric phenomena influence the abundance of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382(2), 77-81.
- Smale, M. J., & Cliff, G. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from Kwazulu-Natal, South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 20(1), 241-253.
- Smith, D. G. 1980. Early larvae of the tarpon, *Megalops atlantica* Valenciennes (Pisces: Elopidae), with notes on spawning in the Gulf of Mexico and the Yucatan Channel. *Bulletin of Marine Science*, 30(1), 136-141.
- Snelson, F. F. (1981). Notes on the occurrence, distribution, and biology of elasmobranch fishes in the Indian River lagoon system, Florida. *Estuaries*, 4(2), 110-120.

- Snelson, F. F., Mulligan, T. J., & Williams, S. E. 1984. Food habits, occurrence, and population structure of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in Florida coastal lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 34(1), 71-80.
- Speed, C.W., Meekan, M.G., Field, I.C., McMahon, C.R., Stevens, J.D., McGregor, F., Huveneers, C., Berger, Y., Bradshaw, C.J.A., 2011. Spatial and temporal movement patterns of a multi-species coastal reef shark aggregation. *Marine Ecology Progress Series* 429, 261–275.
- Speed, C. W., Meekan, M. G., Field, I. C., McMahon, C. R., Abrantes, K., & Bradshaw, C. J. A. 2012. Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry. *Coral Reefs*, 31(2), 357-367.
- Stevens, J. D., & Lyle, J. M. 1989. Biology of three hammerhead sharks (*Eusphyra blochii*, *Sphyrna mokarran* and *S. lewini*) from northern Australia. *Marine and Freshwater Research*, 40(2), 129-146.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(3), 476-494.
- Stone, R. B., Bailey, C. M., McLaughlin, S. A., Mace, P. M., & Schulze, M. B. 1998. Federal management of US Atlantic shark fisheries. *Fisheries Research*, 39(2), 215-221.
- Strong, W.R., F.F. Snelson Jr. and S.H. Gruber. 1990. Hammerhead shark predation on stingrays: an observation of prey handling by *Sphyrna mokarran*. *Copeia*. 1990: 836–840.
- Strong WR Jr, Bruce BD, Nelson DR, Murphy RD. 1996. Population dynamics of white sharks in Spencer Gulf, South Australia. In: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. *Academic*, San Diego, pp 401–414

- Sweeting C.J., N.V.C. Polunin y S. Jennings. 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 20: 595–601 pp.
- Talavera-Saenz A.L. 2016. Hábitos alimenticios de la Tortuga verde (*Chelonia mydas*) del litoral central de Quintana Roo, México: uso del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Tesis de maestría, CICIMAR, La Paz, B.C.S.86 pp.
- Taniuchi, T. 1974. Three species of hammerhead sharks in the south-western waters of Japan. *Japanese Journal of Ichthyology* 21 (3), 145-53.
- Torres Rojas Y. E. 2006. Hábitos alimenticios y la razón de isótopos estables de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) del tiburón *Sphyrna lewini*, (Griffith y Smith 1834) capturado en el área de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis Maestría. CICIMAR. 59 p.
- Torres-Rojas YE. 2011. Nicho trófico de pelágicos mayores capturados en la boca del Golfo de California. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 164pp.
- Torres-Rojas, Y.E., F. Paez-Osuna, A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña, S. Aguíñiga-García, H. Villalobos-Ortíz, y L. Sampson. 2013. Feeding grounds of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in the south-eastern Gulf of California. *Hydrobiologia* 726: 81–94.
- Tremain, D. M., Harnden, C. W., & Adams, D. H. 2004. Multidirectional movements of sportfish species between an estuarine no-take zone and surrounding waters of the Indian River Lagoon, Florida. *Fishery Bulletin*, 102(3), 533-544.
- Tuma, R. E. 1976. An investigation of the feeding habits of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the Lake Nicaragua-Rio San Juan system. *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, 39.
- Vianna, G. M. S., Meekan, M. G., Pannell, D. J., Marsh, S. P., & Meeuwig, J. J. 2012. Socio-economic value and community benefits from shark-diving tourism in

- Palau: a sustainable use of reef shark populations. *Biological Conservation*, 145(1), 267-277.
- Voegeli, F. A., Smale, M. J., Webber, D. M., Andrade, Y., & O'Dor, R. K. 2001. Ultrasonic telemetry, tracking and automated monitoring technology for sharks. In *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson* (pp. 267-282). Springer Netherlands.
- Vögler, R., Beier, E., Ortega-García, S., Santana-Hernández, H., & Valdez-Flores, J. J. 2012. Ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in the tropical-subtropical transition zone of the north-eastern Pacific. *Marine environmental research*, 73, 37-52.
- Wada E., H. Mizutani y M. Minagawa. 1991. The use of stable isotopes for food web analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 30: 361–371.
- Walker, T. I. 1992. Fishery simulation model for sharks applied to the gummy shark, *Mustelus antarcticus* Gunther, from southern Australian waters. *Marine and Freshwater Research*, 43(1), 195-212.
- Whitney, N. M., & Crow, G. L. 2007. Reproductive biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *Marine Biology*, 151(1), 63-70.
- Wiley, T. R., & Simpfendorfer, C. A. 2007. The ecology of elasmobranchs occurring in the Everglades National Park, Florida: implications for conservation and management. *Bulletin of Marine Science*, 80(1), 171-189.
- Wilson, E. M. 1980. Physical geography of the Yucatan Peninsula. Yucatan: A World Apart, University of Alabama Press, Tuscaloosa, 5e40.

