



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS CAZONES
Rhizoprionodon terraenovae (RICHARDSON,
1836) Y *Sphyrna tiburo* (LINNAEUS, 1758)
CAPTURADOS EN EL LITORAL DE
CAMPECHE, MÉXICO.

TESIS

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

PRESENTA

ISAAC ANTONIO FLORES MARTÍNEZ

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE 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 29 del mes de Noviembre 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:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS CAZONES *Rhizoprionodon terraenovae* (RICHARDSON, 1836) Y *Sphyrna tiburo* (LINNAEUS, 1758) CAPTURADOS EN EL LITORAL DE CAMPECHE, MÉXICO"

Presentada por el alumno:

FLORES

Apellido paterno

MARTÍNEZ

materno

ISAAC ANTONIO

nombre(s)

Con registro:

A	1	6	0	9	7	2
---	---	---	---	---	---	---

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. ARTURO TRIPP VALDEZ
Director de Tesis

DR. YASSIR EDÉN TORRES ROJAS
2º. Director de Tesis

DR. SERGIO AGUÍÑIGA GARCÍA

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



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 05 del mes de Diciembre del año 2017

El (la) que suscribe ING. ISAAC ANTONIO FLORES MARTÍNEZ Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A160972 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. ARTURO TRIPP VALDEZ y DR. YASSIR EDÉN TORRES ROJAS

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS CAZONES *Rhizoprionodon terraenovae* (RICHARDSON, 1836) Y

Sphyrna (LINNAEUS, 1758) CAPTURADOS EN EL LITORAL DE CAMPECHE, MÉXICO"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: iflores_89@hotmail.com - blackwalrus@gmail.com - yassirtorres@gmail.com

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

ING. ISAAC ANTONIO FLORES MARTINEZ

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A mis padres por siempre creer en mí, por ser mi fortaleza y mis guías, principalmente a mi madre por creer siempre en mis sueños y alentarme a seguir adelante te amo.

A mis hermanos a los cuales quiero y aprecio mucho.

A mi novia (Amairani de León) por tu amor y apoyo durante estos dos años.

A mis amigos

A Dios

Se ama lo que se conoce, se conoce lo que se comprende y se comprende lo que se ama.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado durante estos dos años.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por la aceptación y apoyo académico de alto nivel para la elaboración de la tesis.

Al Dr., Arturo Tripp Valdez por haber confiado en mí después de un intento fallido, por su apoyo durante estos dos años, así como por sus sugerencias para la elaboración de este trabajo y amistad gracias Doc!!

Al Dr. Yassir Edén Torres Rojas por ser más que un director de tesis por ser un amigo, gracias por la orientación que siempre has tenido hacia mí, por la confianza brindada en todo momento y por ser un ejemplo a seguir, gracias Yassir!!

Al Dr. Felipe Galván Magaña por el apoyo incondicional y por compartir un poco de su sabiduría.

Al Dr. Sergio Aguiñiga García gracias por sus consejos y cooperación para llevar a cabo de una manera más efectiva el análisis de isótopos estables.

Al Dr. Manuel Zetina Rejón por las correcciones acertadas a esta tesis.

Al Dr. Agustín Hernández Herrera por el tiempo dedicado a leer y corregir este escrito.

Al Team Tripp Vianney Barajas, Julio Cesar y Rubén el mal amigo por haberme escuchado durante los ensayos de seminarios así como por el aporte que le dieron a esta tesis.

Al Team Torres-Rojas a Paloma Juárez, Manuel chilango, Miguel Ángel el del lunar, Miroslava Rodríguez y Javier Vianna gracias por su amistad y por la ayuda en la identificación de la presas.

A la M. en C. Vanessa a la Torre por el apoyo brindado no solo en la maestría si no, desde hace tiempo atrás gracias por alimentarme jajaja por ayudarme en el lab. y por las pláticas en Campeche, Gracias Vane.

Al C.P. Humberto y Cesar por su ayuda en los trámites administrativos y su rápida solución.

Finalmente, a mis amigos Rubén Olmo, Vianney Barajas, Dania di Filippo, Melany Sepulveda, Juliana di Filippo, Diana Treviño gracias por su amistad, las tardes de comida no olvidare las paellas, arepas y los sashimi. Gracias por hacer de la Paz una estancia más agradable.

ÍNDICE

RESUMEN	X
ABSTRACT	XI
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	4
JUSTIFICACIÓN	6
OBJETIVOS	7
Objetivo general	7
Objetivos específicos	7
ÁREA DE ESTUDIO	8
MATERIALES Y METODOS	9
Trabajo de laboratorio	9
Trabajo de gabinete	11
RESULTADOS	18
DISCUSIÓN	53
Abundancia y estructura de tallas de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	53
Porcentaje de llenado y estado de digestión de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	54
Estados de digestión	55
Relación C:N	56
Espectro y traslapeo trófico de <i>R. terraenovae</i> por sexos y estadios de madurez.	57
Espectro y traslapeo trófico de <i>S. tiburo</i> por sexos y estadios de madurez	58
Espectro y traslapeo trófico de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i> por temporadas	59
Espectro y traslapeo trófico de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	60
Nivel y amplitud trófica de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	61
Análisis topológico	63
Modelo de mezcla	64
CONCLUSIONES	66
BIBLIOGRAFÍA	67

ÍNDICE DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1. Área de estudio..	8
Figura 2. Porcentaje de llenado de los estómagos (a) y grado de digestión de las presas (b) de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	19
Figura 3. Curvas de diversidad de especies presas para <i>R. terraenovae</i> (curva superior) y <i>S. tiburo</i> (curva inferior). (Línea azul = diversidad acumulada; Línea roja = coeficiente de variación (C.V.) y líneas verticales = desviación estándar).	21
Figura 4. Relación entre C:N y la razón de isotopos estables de carbono sin la extracción de urea.....	23
Figura 5. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada sexo de <i>R. terraenovae</i> en el litoral de Campeche.....	27
Figura 6. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada estadio de madurez de <i>R. terraenovae</i> en el litoral de Campeche.....	28
Figura 7. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada sexo de <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche	29
Figura 8. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada estadio de madurez de <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche	30
Figura 9. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche	31
Figura 10. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre sexos de <i>R. terraenovae</i>	34

Figura 11. Representación del nicho trófico (SIBER) entre sexos de <i>R. terraenovae</i> en el litoral de Campeche.....	35
Figura 12. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre estadios de madurez de <i>R. terraenovae</i>	36
Figura 13. Representación del nicho trófico (SIBER) entre estadios de madurez de <i>R. terraenovae</i> en el litoral de Campeche	37
Figura 14. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre sexos de <i>S. tiburo</i>	38
Figura 15. Representación del nicho trófico (SIBER) entre sexos de <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche	39
Figura 16. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre estadios de madurez de <i>S. tiburo</i>	40
Figura 17. Representación del nicho trófico (SIBER) entre estadios de madurez de <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche.....	41
Figura 18. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre temporadas de <i>R. terraenovae</i>	42
Figura 19. Representación del nicho trófico (SIBER) entre temporadas de <i>R. terraenovae</i> en el litoral de Campeche.....	43
Figura 20. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre temporadas de <i>S. tiburo</i>	44

Figura 21. Representación del nicho trófico (SIBER) entre temporadas de <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche.....	45
Figura 22. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) para <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	46
Figura 23. Representación del nicho trófico (SIBER) de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i> en el litoral de Campeche.....	47
Figura 24. Esquema de la red trófica de <i>R. terraenovae</i> respecto al índice de grado nodal.....	49
Figura 25. Esquema de la red trófica de <i>S. tiburo</i> respecto al índice de grado nodal.....	50
Figura 26. Porcentaje de la contribución de las presas a la dieta de <i>S. tiburo</i>	51
Figura 26. Porcentaje de la contribución de las presas a la dieta de <i>R. terraenovae</i>	52

ÍNDICE DE TABLAS

	Páginas
Tabla 1. Tamaño de muestra para <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i> por temporadas, sexo y estadios de madurez (M= machos, H= hembras, A= adultos y J= juveniles).	18
Tabla 2. Valores de las curvas de diversidad de <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i> de manera general, por sexo y temporadas.....	20
Tabla 3. Valores promedio y desviación estándar de: $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y C: N para <i>R. terraenovae</i> y <i>S. tiburo</i>	22
Tabla 4. Resultado de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ con y sin extracción.....	24

Tabla 5. Espectro trófico de *Sphyrna tiburo* y *Rhizoprionodon terraenovae* en el litoral de Campeche. Donde se representa los porcentajes numéricos (%N), gravimétrico (%G), frecuencia de aparición (%FA), e índice de importancia relativa (%PSIRI), así como el hábitat de las presas (C = costero, O = oceánico, P = pelágico, D =demersal, B = bentónico, nerítico = N).....25 y 26

Tabla 5. Prueba de Mann Whitney para *R. terraenovae* y *S. tiburo* a nivel intraespecifico (S= *S. tiburo*, T= *R. terraenovae*, M= machos, H= hembras, A= adultos, J= juveniles).....32

Tabla 6. Prueba de Mann Whitney por temporadas.....33

RESUMEN

Los tiburones *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo* son especies de hábitos costeros que se distribuyen en las costas del Océano Atlántico y Pacífico. Ambas especies sostienen la pesquería en el estado de Campeche con el 88% de sus capturas. Sin embargo, a pesar de su importancia pesquera, se desconoce algunos aspectos como su ecología trófica. En el presente estudio, se colectaron 310 organismos de *R. terraenovae* y 380 de *S. tiburo* durante 2015. Mediante el análisis contenido estomacal, se identificaron 41 especies presa (14 para *S. tiburo* y 27 para *R. terraenovae*). Se observó un bajo traslape entre temporadas así como a nivel intraespecífico e interespecífico para *R. terraenovae* y *S. tiburo*, debido a que *R. terraenovae* consumió principalmente *Haemulon plumierii*; mientras que *S. tiburo* consumió *Portunus gibbesii*. De acuerdo a sus variancias, *R. terraenovae* y *S. tiburo* fueron considerados como depredadores especialistas. Por otra parte, la prueba de Mann Whitney mostro diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre *R. terraenovae* y *S. tiburo*. Ambas especies presentaron un nivel trófico similar (NT = 4.3 para *R. terraenovae*; NT = 4.1 para *S. tiburo*), característico de consumidores terciarios. El modelo de mezcla indica que los peces de la familia Clupeidae y *Harengula* Spp. fueron las presas de mayor contribución a la dieta de *R. terraenovae*; mientras que *Callinectes sapidus* y *Octopus maya* a *S. tiburo*.

ABSTRACT

The sharks *Rhizoprionodon terraenovae* and *Sphyrna tiburo* are species of coastal habits that are distributed on the coasts of the Atlantic and Pacific Oceans. Both species support the fishery in the state of Campeche with 88% of their catches. However, despite its fishing importance, some aspects are unknown. In the present study, 310 organisms of *R. terraenovae* and 380 of *S. tiburo* were collected during 2015. By analyzing the stomach content, 41 prey species were identified (14 for *S. tiburo* and 27 for *R. terraenovae*). A low overlap was observed between seasons as well as at intraspecific and interspecific levels for *R. terraenovae* and *S. tiburo*, because *R. terraenovae* consumed mainly *Haemulon plumierii*; while *S. tiburo* consumed *Portunus gibbesii*. According to their variances, *R. terraenovae* and *S. tiburo* were considered as specialized predators. On the other hand, the Mann Whitney test showed significant differences in the values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ between *R. terraenovae* and *S. tiburo*. Both species showed a similar trophic level (NT = 4.3 for *R. terraenovae*, NT = 4.1 for *S. tiburo*), characteristic of tertiary consumers. Finally, the mixing model indicates that the fish of the family Clupeidae and *Harengula* Spp. were the prey of greatest contribution to the diet of *R. terraenovae*; while *Callinectes sapidus* and *Octopus maya* to *S. tiburo*.

INTRODUCCIÓN

En México los tiburones son un recurso importante desde el punto de vista social, económico y ecológico (SAGARPA, 2013). En el Golfo de México la pesca de tiburón es una de las actividades más antiguas y tradicionales que existe (García-Cuellar, 2006); Castillo-Géniz (2001) menciona que se han reportado alrededor de 80 especies de tiburones para esta región y de acuerdo a la Carta Nacional Pesquera (2002), Campeche, es el estado que ocupa el tercer lugar a nivel nacional en captura de elasmobranquios (principalmente cazón) aportando 16% de las 6,000 toneladas anuales (SAGARPA, 2013). La pesquería de tiburones en Campeche comprende nueve especies, siendo *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo*, las que destacan por sus mayores abundancias en las capturas (>88%) durante todo el año (Martínez-Cruz, *et al.* 2011).

Ambas especies de tiburones presentan hábitos costeros y migran a las costas de Campeche para expulsar a sus crías año tras año (representada por neonatos, juveniles y adultos, así como hembras grávidas), momento en el que son capturadas por la flota artesanal la región, la cual opera aproximadamente a 60 km fuera de la línea de costa y utiliza red de enmalle para sus capturas. Sin embargo, en los últimos años se ha reportado un descenso en las capturas (Martínez-Cruz *et al.*, 2011), lo cual ha generado un creciente interés por conocer el estatus del recurso (Shiffman *et al.*, 2012), así como el efecto en las interacciones ecológicas (ecología trófica) que puede ocasionar la sobreexplotación del recurso.

Los elasmobranquios han sido considerados depredadores tope dentro de los ecosistemas marinos, ya que mantienen un equilibrio con las poblaciones que interactúan y la estructura de las comunidades marinas (Hussey, *et al.*, 2011; Baum & Worm, 2009; Shiffman *et al.*, 2012). En años recientes se ha documentado que la ecología trófica de los elasmobranquios puede variar a nivel intra e interespecífico (*e.g.* tiburones ictiófagos, teutofagos, carcinofagos, etc.), así como en función de la escala espacio-temporal, por lo que conocer el papel

ecológico entre especies de elasmobranquios resulta relevante para entender y evaluar sus interacciones para mantener el equilibrio dentro de un ecosistema.

El estudio de la ecología trófica se ha vuelto muy importante para el manejo y administración de los recursos pesqueros, ya que permiten conocer las interacciones que mantiene una especie en función de su alimento (¿Qué? ¿Cómo? y ¿Cuándo se alimentan?), así como los flujos de energía dentro de los ecosistemas, conociendo así, el papel que desempeña una especie en la comunidad (posición trófica), el impacto que tendría en un organismo la exclusión de una especie presa en su dieta (amplitud de nicho) y la posible competencia o coexistencia de una especie con otras en la comunidad (traslape trófico) (Cortés, 1999; Torres-Rojas, 2011).

Una manera de estudiar la ecología trófica de una especie es a partir del análisis de contenido estomacal e isótopos estables. El análisis de contenido estomacal (dieta consumida), proporciona una alta resolución taxonómica, así como la biomasa y abundancia de las especies consumidas. Sin embargo, la ventana de tiempo es muy corta (horas-días). Por lo que, el uso de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) como herramienta complementaria, permite hacer inferencias acerca del alimento asimilado por una ventana de tiempo más grande (meses a año) (Vander-Zanden *et al.*, 2000).

Para el caso específico de los isótopos estables, en ecología trófica se utiliza el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. El $\delta^{13}\text{C}$ nos brindan información acerca de los cambios de hábitat (movimientos y migración) (Post, 2002; Herzka, 2003; Syvovanta *et al.*, 2013), así como los hábitos alimentarios de una población en función de su estado ontogénico (Zanella-Cesarotto, *et al.* 2010; Navia-López, 2013; Hoffman y Sutton, 2010; Peterson & Fry, 1987; Adams y Sterner, 2000; Layman *et al.*, 2007). Mientras que el $\delta^{15}\text{N}$ se utiliza principalmente para conocer la posición trófica y la estimación de la longitud de la cadena alimenticia (Li *et al.*, 2016; Svensson *et al.*, 2010).

El uso en conjunto de análisis de contenido estomacal e isótopos estables ha permitido conocer aspectos como amplitud (Drymon *et al.* 2012), traslape (Flores-Martínez *et al.* 2016) y niveles tróficos (Harrington *et al.* 2016); así como las interacciones que mantienen los depredadores con sus diferentes especies presas (Torres-Rojas, 2011), lo cual ha sido de gran utilidad para conocer el papel que desempeña una especie en un ecosistema.

En este contexto, el presente estudio tuvo por objetivo estudiar la ecología trófica de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en las costas de Campeche mediante el análisis de contenido estomacal e isótopos estables, buscando conocer las interacciones tróficas que mantienen a nivel intra e interespecífica (en sus diferentes etapas ontogénicas) así como por temporadas. Esta información permitirá conocer los posibles cambios en la estructura trófica para posteriormente evaluar el posible impacto que puede ocasionar una disminución o ausencia de estos depredadores, lo que puede ser importante para el desarrollo de las estrategias de manejo y protección.

ANTECEDENTES

Son pocos los estudios realizados sobre *R. terraenovae* y *S. tiburo*, ambas especies se caracterizan por tener una reproducción vivípara-placentaria y por encontrarse dentro de la plataforma continental a profundidades entre 5 y 140 metros. Con lo que respecta a su distribución, *R. terraenovae* se distribuye principalmente en las costas del Océano Atlántico; mientras que *S. tiburo* se distribuye tanto en el Océano Atlántico como en el Pacífico. De acuerdo a Oviedo-Pérez *et al.* (2014) la talla de madurez sexual para *R. terraenovae* es a los 88 cm; mientras que para *S. tiburo* es a los 90 cm.

En el Golfo México, Drymon *et al.* (2011), en Alabama EEUU, determinaron los hábitos alimenticios de *R. terraenovae* mediante el análisis de isótopos estables y contenido estomacal, reportaron que *R. terraenovae* se alimenta principalmente de cangrejos de la familia Portunidae (*Callinectes* Spp.), camarones (*Penaeus* Spp.) y camarón mantis (Stomatopoda), así como de anchoas (*Anchoa* Spp.), corvina del Atlántico (*Micropogonias undulatus*) y bagre de cabeza dura (*Arius felis*).

Esto coincide con lo reportado por otros autores, los cuales mencionan que la dieta de esta especie está compuesta de especies pelágicas y demersales donde destacan peces de la familia Scianidae (*Micropogonias undulatus*), Engraulidae (*Anchoa* spp.) y Clupeidae (*Brevoortia patronus*), seguidos por crustáceos del genero Portunidae (*Callinectes sapidus*) y moluscos (Cortes *et al.*, 1996, Drymon *et al.*, 2011, Higgs *et al.*, 2013, García-Alvares, 2014, INAPESCA 2014 & Tyler *et al.* 2016).

Respecto a *S. tiburo*, Cortes *et al.* (1996), determinaron los hábitos alimenticios en dos zonas, la Bahía de Tampa Florida y Puerto Charlotte, ellos concluyeron que la dieta fue muy homogénea en ambas zonas, dominando los crustáceos (*Callinectes sapidus* y *Squilla empusa*). Por lo que los autores categorizan a *S. tiburo* como un depredador especialista cuya dieta depende de la temporada.

Por su parte García-Alvarez (2014) reporta que en el Suroeste del Golfo de México, *R. terraenovae* se alimenta principalmente del pez *Nicholsina usta* (familia Scaridae) y *Micropogonias undulatus* (Sciaenidae); mientras que *S. tiburo* del crustáceo *Callinectes simillis* (Familia Portunidae); en cuanto a la amplitud trófica *R. terraenovae* se le considero un depredador generalista; mientras que a *S. tiburo* especialista.

En el Noroeste del Golfo de México, Harrington *et al.* (2016), reportaron que *R. terraenovae* se alimenta principalmente de peces teleósteos (*Micropogonias undulatus*, *Brevoortia patronus*); mientras que *S. tiburo* se alimenta de crustáceos del género Portunidae (*Callinectes sapidus*).

Estos estudios proporcionaron bases para conocer aspectos de la ecología trófica de ambas especies en el Golfo de México, desde su conducta alimenticia (amplitud y traslapo) hasta la detección de cambios en la disponibilidad de recursos tróficos (cambios en la dieta de *R. terraenovae*: de peces de la familia Scianidae a peces de la familia Clupeidae). Sin embargo, aspectos como: contribución de las presas al depredador (modelos de mezcla), cambios de los componentes tróficos por temporadas, análisis topológicos y cambios en la dieta a nivel interespecífico, siguen inciertos.

JUSTIFICACIÓN

Los cazones, *R. terraenovae* y *S. tiburo* son especies con un alto valor comercial en las costas del Golfo México, específicamente en las áreas del presente estudio (Castillo-Géniz, 1998). Se sabe que los tiburones juegan un papel importante en la dinámica trófica de un ecosistema, por lo que una posible exclusión provocaría un desequilibrio en los ambientes marinos y por consecuencia esto afectaría a otras especies dentro de la cadena trófica (Cortés, 1999).

Pese a que *R. terraenovae* y *S. tiburo* tienen gran importancia ecológica y pesquera, se tiene poca información acerca de las posibles variaciones de amplitud trófica, traslapeo y nivel trófico a nivel intra e interespecífico; así como cambios en sus componentes alimenticios a escalas temporales. Por lo anterior, la información generada en el presente estudio servirá como línea base para un futuro manejo del recurso pesquero.

Por otra parte, la mayoría de los estudios de ecología trófica de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en el Golfo de México, se han evaluado a través del análisis de contenido estomacal, por lo que el presente estudio será el primero en utilizar de manera complementaria el uso de contenido estomacal e isótopos estables, con el fin de tener una mejor información visión de las interacciones que mantienen estas dos especies en las costas de Campeche.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Describir la ecología trófica de *R. terraenovae* y *S. tiburo* capturados en el litoral de Campeche, México, a partir del uso de contenido estomacal e isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$).

Objetivos específicos

- Describir el espectro trófico a nivel intra e interespecífico así como por temporadas de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en las costas de Campeche, México.
- Analizar la composición isotópica y relación C:N del músculo dorsal de *R. terraenovae* y *S. tiburo* capturados en las costas de Campeche, México.
- Describir la amplitud y traslapeo trófico a nivel intra e interespecífico así como por temporadas de *R. terraenovae* y *S. tiburo*, a partir del análisis de contenido estomacal e isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.
- Describir el nivel trófico de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en las costas de Campeche.
- Analizar las relaciones topológicas de las presas de *R. terraenovae* y *S. tiburo* a nivel intraespecífico así como por temporadas, a partir del análisis de contenido estomacal.

ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras provienen de San Francisco de Campeche ($19^{\circ} 51' 00''$ N; $90^{\circ} 31' 19''$ O), Seybaplaya ($19^{\circ} 38' 17''$ N; $90^{\circ} 41' 16''$ O) y Champotón ($19^{\circ} 21' 14''$ N; $90^{\circ} 43' 40''$ O; Fig. 1). Las características oceanográficas de la Sonda del Banco de Campeche, son el resultado de la circulación a gran escala de la corriente del Lazo y los giros anticiclónicos asociados (Zavala *et al.* 2006). En cuanto a las surgencias, siempre están presentes en la sonda de Campeche, debido a la presencia de vientos durante todo el año, favoreciendo así una alta productividad con Yañez-Arancibia (1985). De acuerdo a las características específicas de la sonda de Campeche, es una zona que tiene una alta diversidad de especies permanentes o temporales. Sin embargo, las interacciones que tiene el Banco afectan la abundancia de algunas especies, de manera que la pesca varía estacionalmente como es el caso de la pesca del tiburón o cazón (Castillo-Géniz *et al.* 1998). De acuerdo con Yañez-Arancibia (1985) se caracterizan tres estaciones climáticas definidas: de junio a septiembre la época de lluvias, de octubre a febrero la época de nortes y de febrero a mayo la época de secas.

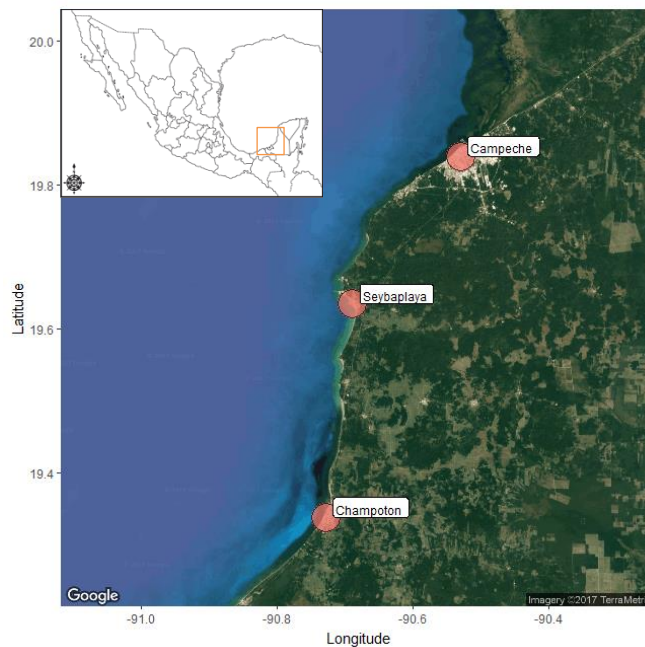


Figura 1. Área de estudio. Los círculos indican los campamentos pesqueros.

MATERIALES Y METODOS

Durante enero a diciembre del 2015, se recolectaron estómagos y músculo blanco de la parte dorsal, de los organismos capturados por la pesca artesanal, cada organismo fue identificado mediante las claves propuestas por Compagno (1984). A cada ejemplar se le registro la longitud total (LT), longitud furcal (LF), sexo, fecha y lugar de captura. Posteriormente, se recolectaron las presas potenciales de *R. terraenovae* y *S. tiburo* (basados en García-Álvarez, 2014). Las muestras fueron congeladas y etiquetadas en bolsas de plástico para ser analizados en el Laboratorio de Ecología Trófica del Instituto EPOMEX-UAC.

Trabajo de laboratorio

Para el análisis de contenido estomacal, las muestras fueron descongeladas y posteriormente se calculó el porcentaje de llenado de acuerdo a Stilwell y Kohler (1982), donde; 0= estómago vacío, 1= 25% de llenado, 2 = 50% de llenado, 3 = 75% de llenado y 4 = 100% estómago lleno.

Una vez determinado el porcentaje de llenado, las presas presentes en los estómagos fueron vertidas en un tamiz e identificadas hasta el mínimo taxón posible. Para compensar los alimentos digeridos, se separaron cuatro niveles de digestión de acuerdo con Galván-Magaña (1999), el cual se estimó de la siguiente manera: 1 = presas que se pueden identificar, es decir, las características morfológicas aún siguen intactas (piel visible, escamas), 2 = presas con estado de digestión intermedio, en este estado los organismos cuentan con presencia de musculo en su esqueleto, pero, carecen de algunas características morfológicas (escamas, aletas), 3 = avanzado, los organismos solo presentan sus esqueletos y en el caso de los crustáceos sus exoesqueletos, 4 = digerido, incluye los picos de los calamares, otolitos, restos de crustáceos y materia orgánica no identificada (MONI).

Para cada estado de digestión se utilizaron diferentes guías de identificación. De esta forma, para los organismos con estados de digestión 1 se utilizó las guías propuestas por la FAO (FAO species identification guide for fishery purposes) editado por Carpenter (2002). Mientras que para las especies en estados de digestión 2 y 3 se utilizó la colección de referencia sobre peces, cefalópodos y crustáceos disponibles en el Laboratorio de Ecología Trófica del Instituto EPOMEX-UAC. En cuanto a los peces en estado de digestión 4 (otolitos), estos fueron identificados mediante claves específicas, propuestas por García-Godos (2001). Por otra parte, los crustáceos se identificaron por sus exoesqueletos utilizando las claves de Tavares (2002). Finalmente, los cefalópodos, se identificaron mediante su aparato mandibular comúnmente llamado pico de acuerdo con Wolf (1984) y Clarke (1986).

Respecto al análisis isotópico, se extrajo la humedad del musculo dorsal de *R. terraenovae* y *S. tiburo*, así como de sus presas potenciales durante 24 horas mediante el uso de una liofilizadora a -45°C a una presión de 0.120 mbar. Posteriormente, se procedió a macerar cada muestra en un mortero de ágata, para obtener una submuestra de $\pm 0.001\text{g}$, la cual fue pesada en una balanza analítica con precisión de $\pm 0.0001\text{g}$. Las submuestras fueron almacenadas en cápsulas de estaño (8x5 mm) y enviadas al Laboratorio de Espectrometría de Masas del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (LESMA-CICIMAR). Todas las muestras se analizaron en un espectrómetro de masas Delta V Plus de Thermo Electron Finnigan delta V plus con una precisión por corrida de 0.2 ppm.

Trabajo de gabinete

Curvas de diversidad acumulada

Para determinar si el número de estómagos analizados de *R. terraenovae* y *S. tiburo* fue representativo, se realizaron curvas de diversidad acumulada (Hoffman, 1978), con el uso del software Estimates win 8.0 (Colwell, 2006). El cual, mediante permutaciones aleatorias genera valores de diversidad, a partir del índice de Shannon. Una vez generados los valores se procedió a relacionar el número de estómagos revisados (eje horizontal) contra la diversidad acumulada al *i*-ésimo estómago revisado (eje vertical), hasta la asíntota, indicando que el número de estómagos revisados fue suficiente para caracterizar el espectro trófico de cada categoría.

Además, se calculó el coeficiente de variación (CV) como una medida de dispersión de datos, para el presente trabajo un valor de CV de 0.05 fue considerado como una mínima variación, por ende una representación adecuada del espectro trófico para ambos tiburones.

Espectro trófico

La composición cuantitativa de la dieta fue analizada usando los siguientes métodos: frecuencia de ocurrencia (%FO), numérico (%N) y gravimétrico (%G) (Hyslop, 1980); los cuales, fueron incorporados en el índice de importancia relativa presa-específica (PSIRI) propuesto por Brown *et al.* (2012).

Este nuevo índice, es una modificación del índice de importancia relativa (IRI) (Pinkas *et al.*, 1971) el cual contabiliza las abundancias de las presas específicas con respecto a los estómagos donde estuvieron presentes por lo que a diferencia

del índice de importancia relativa (%IRI) el PSIRI es aditivo, proporcionando resultados más homogéneos de las medidas relativas de abundancia del alimento. Dicho índice se calculó con la siguiente formula:

$$\%PSIRI_i = \frac{\%FO_i \times (\%PN_i + \%PW)}{2}$$

Dónde:

%PSIRI= Índice de Importancia Presa Especifica.

%PW_i = porcentaje en peso específico.

%PN_i= porcentaje en número específico.

%FO_i = porcentaje de frecuencia de ocurrencia específica.

Composición isotópica y relación C:N

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se calcularon a partir de las razones medidas en la muestra y los estándares del NIST (National Institute Standard Technology) la expresión (Boutton 1991):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ó } \delta^{15}\text{N} = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] \times 1000$$

Dónde:

R-. muestra para $\delta^{15}\text{N}$, es la proporción entre sus isótopos $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$; Mientras que para $\delta^{13}\text{C}$ es la proporción de los isótopos de $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ y

R-. estándar para $\delta^{15}\text{N}$, será nitrógeno atmosférico; mientras que para $\delta^{13}\text{C}$ será Pee Dee Belemnita (VPDB).

Se decidió aplicar pruebas no paramétricas, para comprobar si los valores de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y la relación C:N presentan diferencias significativas, por lo que se utilizó el análisis de Mann-Whitney y Kruskal Wallis, utilizando el programa.

Statistica v7.0.6.1.0 (StatSoft, 2001). Finalmente, se graficó el $\delta^{13}\text{C}$ contra la relación C:N.

Finalmente, se realizó una corrección matemática tomada del modelo propuesto por Dorantes-Hernández (2016), debido a que se encontró presencia de compuestos nitrogenados en valores de relación C:N (<2.5).

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{corrected}} = 3.99 + 0.70 \times \delta^{15}\text{N}_{\text{untreated}}$$

Dónde:

$\delta^{15}\text{N}_{\text{corrected}}$: valores de $\delta^{15}\text{N}$ con extracción.

$\delta^{15}\text{N}_{\text{untreated}}$: valores de $\delta^{15}\text{N}$ sin extracción de urea.

Nivel trófico (contenido estomacal)

Se determinó el nivel trófico de *R. terraenovae* y *S. tiburo* a nivel intra e interespecífico a partir de las presas encontradas en los estómagos. Para esto se utilizó la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992).

$$\text{NT} = 1 + \left(\sum_{j=1}^n \text{DC}_{ij} \right) (\text{NT}_j)$$

Dónde:

DC_{ij} = referida como la composición de la dieta, es la proporción de presas (*j*) en la dieta del depredador (*i*).

NT_j = nivel trófico de las presas (*j*).

n = número de grupos en el sistema.

Para el caso de los peces el valor del nivel trófico (NT) se consultó en el programa Fishbase (Froese y Pauly, 2003) mientras que el de los cefalópodos y crustáceos se obtuvo a partir de literatura especializada.

Posición trófica (isótopos estables)

La posición trófica se estimó usando la ecuación propuesta por Post (2002).

$$PT = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N Depredador} - \delta^{15}\text{N Base})}{\Delta n}$$

Dónde:

λ = posición trófica de la presa base.

Δn = Valor teórico de enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ por nivel trófico de 3.5 ‰ (Post, 2002).

$\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}}$ = Valor de $\delta^{15}\text{N}$ de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

$\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ = Valor de $\delta^{15}\text{N}$ de la presa base que deberá cumplir con los criterios establecidos por Post (2002).

Traslape trófico (contenido estomacal)

Para determinar el posible traslape trófico, se utilizó un análisis de similitud (ANOSIM); esta prueba permite determinar si existen diferencias estadísticamente significativas en la composición trófica entre grupos. Mediante la siguiente ecuación:

$$R = \frac{(rB - rW)}{\frac{1}{2}M}$$

Dónde:

R = La similitud.

rW = Promedio de todos los intervalos de similitud dentro de los sectores.

rB = Promedio de los intervalos de similitud de todos los pares de réplicas entre los diferentes sectores.

Los valores de R usualmente van de 0 y 1, cuando el valor de R es cercano a 0, se acepta la hipótesis nula (H_0), la cual indica que las similitudes entre y dentro de los grupos a comparar son parecidos en promedio, en ocasiones los valores de R pueden estar entre 0 y 1 indicando un grado de discriminación entre muestras. Por otra parte, los valores de R se consideraron significativos cuando el valor de $p < 0.05$. En caso de existir diferencias significativas, se utilizó un análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) para determinar las categorías alimentarias que contribuyen en mayor medida a la disimilitud de dietas (Clarke, 1993).

Amplitud y traslape trófico (Isótopos estables)

Para determinar el traslape trófico, se utilizó el método SIBER en el software R propuesto por Jackson *et al.* (2011). Este método utiliza medidas basadas en elipses calculadas por una matriz de covarianza que define sus formas y áreas. Las cuales, son utilizadas como estimadores de la amplitud del nicho trófico (área corregida de una elipse estándar SEAc por sus siglas en inglés). En cuanto a la sobreposición entre elipses, valores cercanos a 1 son considerados como un alto traslape (Jackson *et al.* 2011).

Por otra parte, para la amplitud de nicho trófico, se consideró los criterios de Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007). Los cuales, mencionan que la amplitud del nicho puede ser medida con el tamaño de la varianza de los datos. Por lo que, valores de varianza menores a 1 corresponden a depredadores con

hábitos especialistas, mientras que valores mayores a 1 se consideró como generalistas (Jeager *et al.*, 2009).

Análisis topológico

Se realizó un análisis topológico, para conocer las interacciones alimenticias de *R. terraenovae* y *S. tiburo* con sus especies presas, así como la estructura y su función. Para esto, se construyó una matriz a partir del análisis de contenido estomacal, donde se representó la biomasa de las especies presa al depredador.

Existen diversos índices que describen las principales características de una red trófica (Kay *et al.*, 1989). Algunos de los índices más utilizados son el índice de grado y cercanía, denominados índices de centralidad. Para el presente trabajo ambos índices fueron calculados con el programa R mediante el paquete IGRAPH poner referencia (Csardi & Nepusz, 2006).

Índice de grado

Grado de nodo (D) está dado por el número total de flujos (tróficos) de un grupo funcional en la red (Izquierdo & Hanneman, 2006). Es decir, sólo considera el número de nodos con los que conecta un determinado nodo. El índice se calculó de la siguiente manera:

$$D_i = D_{in\ i} + D_{out\ i}$$

Dónde:

D_i = índice de grado

$D_{in\ i}$ = son los flujos tróficos de entrada del grupo i

$D_{out\ i}$ = son los flujos de salida del grupo i

Posteriormente se calculó el índice de cercanía (Cc).

El segundo índice de centralidad usado fue el de cercanía (*CC*), el cual cuantifica qué tan cortos son los pasos mínimos de un nodo dado a todos los otros (Wassermann y Faust, 1994). El índice se calculó de la siguiente manera:

$$CC_i = \frac{N - 1}{\sum_{j=1}^N d_{ji}}$$

Donde $i \neq j$, d_{ij} : es la distancia geodésica más corta entre los nodos i y j en la red.

Modelos de mezcla

La contribución de las presas a la dieta de *R. terraenovae* y *S. tiburo* se estimó utilizando modelos de mezcla Bayesianos con el paquete SIAR (Parnell *et al.*, 2008) en R (R Development Core Team, 2007). Los modelos de mezcla Bayesianos relacionan los valores medios y la desviación estándar de las señales isotópicas de las presas y el depredador, así como el fraccionamiento que se presenta entre ambos, con el objetivo de determinar la contribución relativa de cada una de las presas a la dieta del consumidor (Moore y Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2010).

El factor de discriminación para los isótopos estables de carbono y nitrógeno se obtuvo del trabajo de Hussey *et al.*, 2010. Los valores isotópicos de las presas se obtuvieron de trabajos previos, considerándose aquellas que han sido registradas para estas especies de tiburones mediante el contenido estomacal Juárez-Camargo, 2017.

RESULTADOS

Datos generales

Se recolectaron 310 organismos de *R. terraenovae* y 380 de *S. tiburo* en el litoral de Campeche (Tabla 1). De acuerdo a las temporadas, *R. terraenovae* presentó un alto número de organismos en la temporada de nortes; mientras que *S. tiburo* presentó un alto número en la temporada de nortes y lluvias.

Tabla 1. Tamaño de muestra para *R. terraenovae* y *S. tiburo* por temporadas, sexo y estadios de madurez (M= machos, H= hembras, A= adultos y J= juveniles) en el litoral de Campeche.

Especies	Sexos y estadios de madurez	Temporadas		
		Nortes (Octubre-Enero)	Lluvias (Junio-Septiembre)	Secas (Febrero-Mayo)
<i>S. tiburo</i>	M	80	5	57
	H	86	125	27
	A	21	121	4
	J	145	9	80
<i>R. terraenovae</i>	M	44	27	151
	H	31	38	19
	A	34	25	158
	J	41	21	31

El intervalo de tallas de *R. terraenovae* fue de los 34.5 cm a los 111 cm LT, con un promedio de 54.2 cm (± 9.0 cm). De acuerdo a las temporadas (nortes, lluvias y secas) el promedio general fue de 81.4 cm. Por otra parte, las tallas más grandes (>85 cm) se presentaron en la temporada de secas; mientras que las tallas pequeñas (< 85 cm) en la temporada de lluvias.

Para el caso de *S. tiburo*, los intervalos de tallas estuvieron entre los 34.4 cm y 121 cm LT, con un promedio de 73.4 cm (± 16.1 cm). Mientras que para las tres temporadas (nortes, lluvias y secas) el promedio general fue de 81.3 cm. Por otra parte, las tallas más grandes (>90 cm) se presentaron en la temporada de lluvias; mientras que las tallas pequeñas (< 90 cm) en la temporada de secas.

Porcentaje de llenado y grado de digestión

En cuanto a *R. terraenovae* la mayor parte de los estómagos (203) estaban vacíos (65.4%), mientras que el 44.8% (48) de los estómagos se encontraron en categoría 1. Finalmente, 58 estómagos (54.2%) presentaron presas en estado de digestión 3.

S. tiburo presento un alto contenido de estómagos con alimento 317 (83.4%). Mientras que el 44.1% (137) de los estómagos se encontraron en categoría 2. Finalmente, 133 estómagos (43.6%) presentaron presas en estado de digestión 3. (Fig. 2).

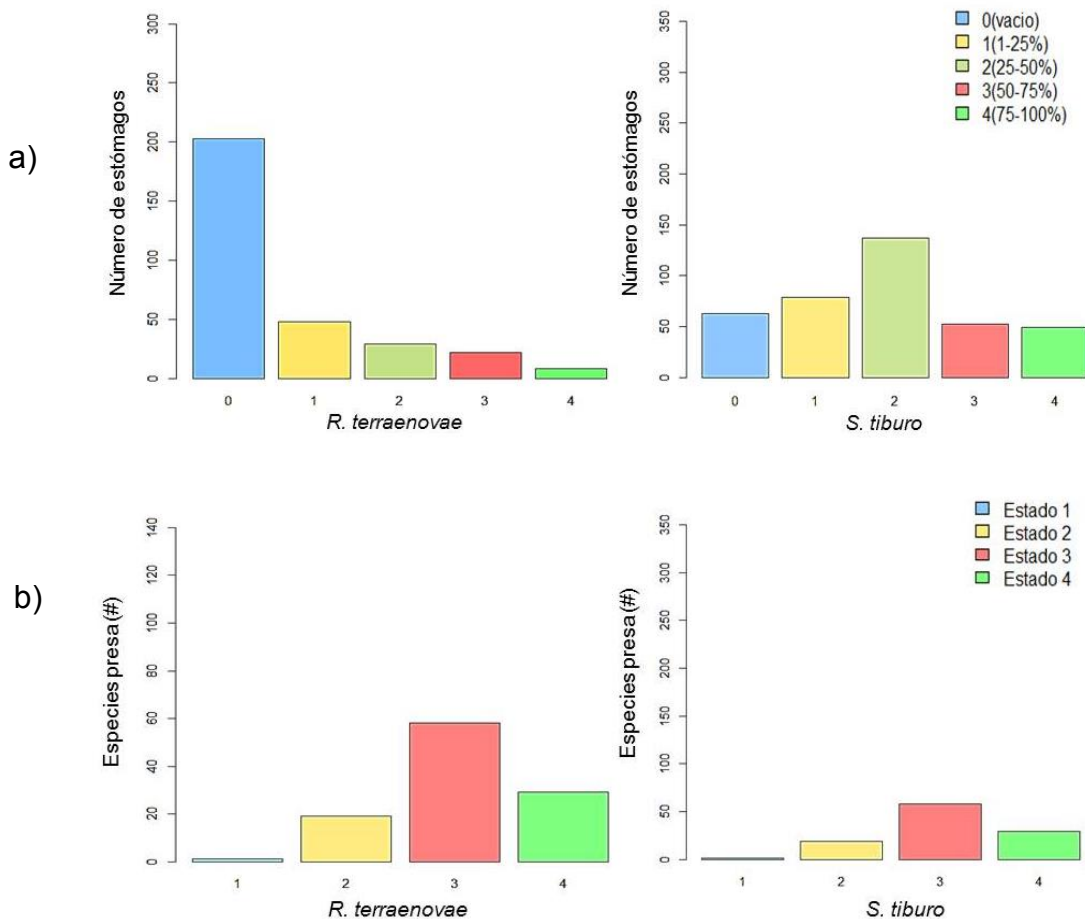


Figura 2. Porcentaje de llenado de los estómagos (a) y grado de digestión de las presas (b) de *R. terraenovae* y *S. tiburo*.

Calidad de inventario (Curvas de diversidad y relación C:N)

Las curvas de diversidad de especies presa mostraron que 148 estómagos fueron suficientes para caracterizar el espectro trófico de *S. tiburo*; mientras que para *R. terraenovae* 57 fueron suficientes (Tabla 2), obteniendo valores de coeficiente de variación (C.V.) por debajo de 0.05 (Fig. 3).

Tabla 2. Valores de las curvas acumuladas de *R. terraenovae* y *S. tiburo* de manera general, por sexo y temporadas.

	Estómagos Analizados	Muestras representativa	CV
<i>S. tiburo</i>			
General	300	148	0.049
Macho	107	78	0.046
Hembra	195	147	0.043
Nortes	141	76	0.046
Lluvias	111	100	0.042
Secas	51	42	0.048
<i>R. terraenovae</i>			
General	107	57	0.047
Macho	84	66	0.049
Hembra	25	18	0.041
Nortes	15	13	0.068
Lluvias	14	12	0.086
Secas	77	50	0.049

De igual forma se realizaron CAEP por sexos y temporadas. Para *S. tiburo* en las dos categorías se logró alcanzar un valor de C.V. menor a 0.05. En el caso de *R. terraenovae* no se alcanzó un C.V. en las temporadas de Nortes y lluvias, donde el C.V. fue 0.06 y 0.08. Sin embargo, debido a que es un valor cercano a 0.05 se consideró representativo de la dieta.

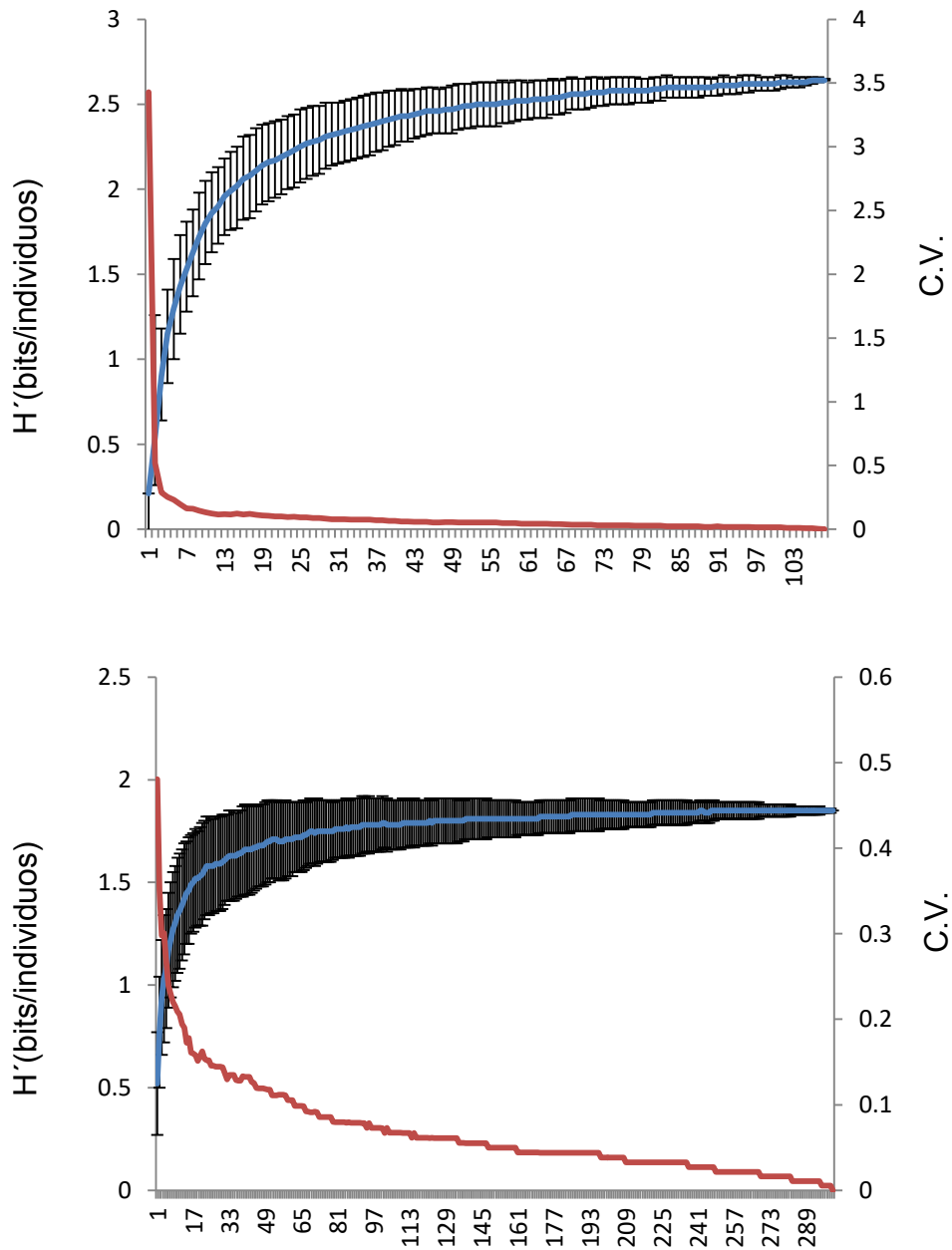


Figura 3. Curvas de diversidad de especies presas para *R. terraenovae* (curva superior) y *S. tiburo* (curva inferior). (Línea azul = diversidad acumulada; Línea roja = coeficiente de variación (C.V.) y líneas verticales = desviación estándar).

Se analizaron un total de 76 músculos, de los cuales 29 pertenecieron a *R. terraenovae* y 47 a *S. tiburo*. Se determinaron los valores promedio y desviación estándar (\pm DE) de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y C:N (Tabla 3).

Tabla 3. Valores promedio y desviación estándar de: $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y C:N de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Especie	Categoría	N	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$		C:N	
			Promedio	SD	Promedio	SD	Promedio	SD
<i>R. terraenovae</i>		29						
	Machos	15	11.89	0.72	-15.25	0.85	2.45	0.12
	Hembras	14	11.89	0.87	-15.25	0.87	2.45	0.12
	Juveniles	11	11.89	0.87	-15.25	0.87	2.45	0.12
	Adultos	18	11.89	0.68	-15.25	0.92	2.45	0.12
	Nortes	10	11.89	0.87	-15.25	0.87	2.45	0.12
	Lluvias	7	11.89	0.72	-15.25	0.80	2.45	0.12
	Secas	12	11.89	0.64	-15.25	0.89	2.45	0.12
<i>S. tiburo</i>		47						
	Machos	20	11.89	0.73	-15.25	0.83	2.45	0.14
	Hembras	27	11.89	0.74	-15.25	0.87	2.45	0.13
	Juveniles	29	11.89	0.72	-15.25	0.79	2.45	0.13
	Adultos	18	11.89	0.67	-15.25	0.92	2.45	0.12
	Nortes	26	11.89	0.74	-15.25	0.84	2.45	0.13
	Lluvias	14	11.89	0.74	-15.25	0.86	2.45	0.13
	Secas	7	11.89	0.71	-15.25	0.86	2.45	0.13

De los 76 músculos analizados, 54 estuvieron por debajo de 2.5 ($<2.5\%$ valor mínimo del rango teórico de proteínas puras) (Figura 4), de estos 17 pertenecían a *R. terraenovae* y 37 a *S. tiburo*, por lo que se procedió a aplicar una corrección matemática para comprar los resultados con extracción y sin extracción de urea (Tabla 4).

Figura 4. Relación C:N y $\delta^{13}\text{C}$ en músculo sin extracción de urea de *R. terraenovae* y *S. tiburo*.

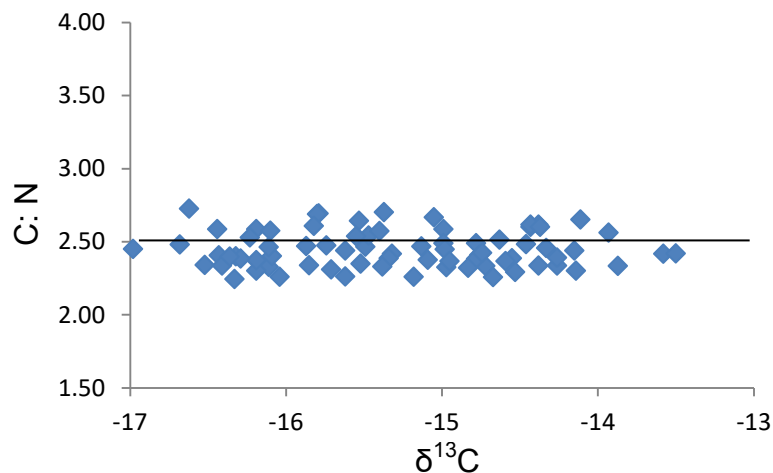


Tabla 4. Resultado de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ con y sin extracción.

	Sin corrección			Con corrección
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C/N	$\delta^{15}\text{N}$
<i>R. terraenovae</i>	-16.98	16.15	2.39	15.30
	-14.83	10.86	2.47	11.59
	-15.47	13.51	2.26	13.45
	-14.95	11.61	2.33	12.12
	-16.04	12.15	2.38	12.49
	-15.34	11.73	2.34	12.20
	-15.71	12.99	2.30	13.08
	-16.33	12.90	2.47	13.02
	-16.52	12.34	2.46	12.63
	-16.43	12.35	2.44	12.63
	-16.41	12.36	2.32	12.64
	-16.19	11.90	2.37	12.32
	-16.29	11.94	2.44	12.35
	-15.62	13.03	2.26	13.11
	-16.36	12.71	2.37	12.88
-14.26	11.83	2.39	12.27	
-15.38	11.96	2.33	12.36	
<i>S. tiburo</i>	-14.55	10.85	2.47	11.59
	-14.63	10.89	2.48	11.61
	-15.49	11.93	2.49	12.34
	-16.68	10.97	2.29	11.67
	-16.44	11.25	2.33	11.87
	-16.19	10.64	2.26	11.44
	-15.18	11.24	2.49	11.85

-15.37	12.04	2.41	12.42
-15.13	11.45	2.33	12.00
-14.99	11.80	2.42	12.25
-12.92	11.18	2.34	11.81
-16.11	12.75	2.41	12.92
-15.32	11.17	2.35	11.81
-15.52	11.90	2.34	12.32
-16.23	12.50	2.30	12.74
-14.11	11.37	2.45	11.95
-15.79	10.61	2.37	11.42
-15.80	10.49	2.34	11.33
-15.85	11.04	2.42	11.72
-14.14	11.83	2.48	12.27
-14.98	11.08	2.48	11.75
-14.43	10.97	2.42	11.67
-14.59	10.98	2.42	11.67
-14.38	11.10	2.45	11.76
-13.58	11.56	2.39	12.08
-14.97	11.98	2.31	12.37
-14.43	11.86	2.24	12.29
-14.37	12.02	2.34	12.41
-14.78	11.17	2.41	11.81
-14.46	11.22	2.40	11.84
-13.87	11.15	2.34	11.80
-16.19	12.70	2.40	12.88
-15.87	12.66	2.38	12.85
-14.33	11.62	2.39	12.12
-15.74	11.59	2.26	12.11
-13.50	11.45	2.46	12.00
-14.74	11.29	2.40	11.89

Espectro trófico general

De acuerdo al espectro trófico se identificaron un total de 41 especies presa (14 para *S. tiburo* y 27 para *R. terraenovae*). El espectro trófico de *R. terraenovae* se integró por 1 cefalópodo perteneciente a 1 familia, 3 crustáceos pertenecientes a 3 familias y 23 peces de 17 familias.

El espectro trófico de *S. tiburo* se integró por 2 gasterópodos de 2 familias, 11 crustáceos pertenecientes a 7 familias y 1 pez (Tabla 5).

Tabla 5. Espectro trófico de *Sphyrna tiburo* y *Rhizoprionodon terraenovae* en el litoral de Campeche. Se representan los porcentajes numéricos (%N), gravimétrico (%G), frecuencia de aparición (%FA), e índice de importancia relativa (%PSIRI), así como el hábitat de las presas (C = costero, O = oceánico, P = pelágico, D = demersal, B = bentónico, N= nerítico).

Presas	<i>Sphyrna tiburo</i>				<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>				Hábitat		
	%N	%G	%FA	%PSIRI	%N	%G	%FA	%PSIRI			
Cefalópodos	Octopodidae	<i>Octopus maya</i>	39.05	40.72	21.43	20.62	x	x	x	x	B
	Octopodidae	<i>Octopus vulgaris</i>	x	x	x	x	5.98	2.95	5.61	5.55	B
Crustáceos	Calappidae	<i>Calappa flamea</i>	1.57	2.19	2.60	2.5	x	x	x	x	B
	Portunidae	<i>Callinectes sapidus</i>	1.05	1.37	1.95	7.18	x	x	x	x	B/C
	Portunidae	<i>Callinectes rathbunae</i>	5.23	9.89	7.47	1.87	x	x	x	x	B
	Portunidae	<i>Callinectes similis</i>	0.35	0.82	0.65	0.62	x	x	x	x	B/C
	Penaeidae	<i>Penaeus aztecus</i>	x	x	x	x	0.85	0.05	0.93	0.92	B
	Penaeidae	<i>Penaeus duorarum</i>	1.74	0.84	2.60	1.56	x	x	x	x	B
	Hepatidae	<i>Hepatus ephelithicus</i>	0.35	0.55	0.65	0.62	x	x	x	x	B/C
	Parthenopidae	<i>Parthenope pourtalesii</i>	0.52	0.26	0.97	0.93	x	x	x	x	B
	Leucosiidae	<i>Persephona mediterranea</i>	0.17	0.14	0.32	0.31	x	x	x	x	B/C
	Portunidae	<i>Portunus gibbesii</i>	21.27	19.85	26.95	25.93	4.27	0.98	4.67	4.62	B/P
Portunidae	<i>Portunus spinimanus</i>	18.79	15.59	22.73	21.71	x	x	x	x	B/C	
	Squillidae	<i>Squilla empusa</i>	1.01	0.59	1.30	1.09	0.85	0.10	0.93	0.92	B/C
Gasterópodo	Cerithiidae	<i>Cerithium atratum</i>	0.17	0.00	0.32	0.31	x	x	x	x	B
	Olividae	<i>Oliva scripta</i>	0.17	0.00	0.32	0.31	x	x	x	x	B/C
Peces	Sparidae	<i>Archosargus spp.</i>	x	x	x		0.85	1.1	0.93	0.92	D
	Scianidae	<i>Bairdiella ronchus</i>	x	x	x		4.27	81.5	4.67	4.62	D
	Clupeidae	<i>Brevoortia gunteri</i>	x	x	x		6.84	169.2	7.48	7.4	P/N
	Carangidae	<i>Caranx latus</i>	x	x	x		0.85	2.37	0.93	0.92	P
	Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i>	x	x	x		0.85	0.00	0.93	0.92	C
	Labridae	<i>Clepticus parrae</i>	x	x	x		0.85	0.08	0.93	0.92	P

Gerreidae	<i>Eucinostomus gula</i>	x	x	x		5.13	5.05	5.61	5.55	C
Bythitidae	<i>Gunterichthys longipennis</i>	x	x	x		0.85	0.04	0.93	0.92	D
Haemulidae	<i>Haemulon plumieri</i>	x	x	x		27.35	18.55	24.30	24	D
Clupeidae	<i>Harengula clupeola</i>	x	x	x		8.33	8.33	8.33	8.33	C
Hemiramphidae	<i>Hemiramphus brasiliensis</i>	x	x	x		7.69	10.47	8.41	0.92	C
Labridae	<i>Lachnolaimus maximus</i>	x	x	x		0.85	3.50	0.93	1.85	C
Lutjanidae	<i>Lutjanus synagris</i>	x	x	x		1.71	1.30	1.87	1.85	O
Scianidae	<i>Micropogonias undulatus</i>	x	x	x		1.71	1.48	1.87	0.92	D
Ophichthidae	<i>Myrophis punctatus</i>	0.17	0.32	0.28	0.31	0.85	0.02	0.93	x	C
Clupeidae	<i>Opisthonema oglinum</i>	x	x	x		0.93	3.19	0.93	0.92	P
Haemulidae	<i>Orthopristis chrysoptera</i>	x	x	x		0.93	0.81	0.93	0.92	C
Clupeidae	<i>Sardinella aurita</i>	x	x	x		10.26	10.88	10.28	11.11	P
Tetraodontidae	<i>Spheroides spengleri</i>	x	x	x		3.42	10.11	3.74	3.7	C
Monacanthidae	<i>Stephanolepis hispidus</i>	x	x	x		1.71	4.44	1.87	1.85	P
Carangidae	<i>Trachinotus carolinus</i>	x	x	x		1.71	0.97	1.87	1.85	C
Belonidae	<i>Tylosurus crocodilus</i>	x	x	x		1.71	3.47	1.87	1.85	P
Urobatidae	<i>Urobatis jamaicensis</i>	x	x	x		3.4	5.01	2.7	1.85	B

Análisis isotópico de *R. terraenovae* por sexos

Al comparar las razones isotópicas entre sexos de *R. terraenovae*, se encontró que en los machos, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaron de -15.05 a -16.62‰, con un promedio de -15.25 ± 0.84 ‰. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron de 11.61 a 13.01‰, con un promedio de 11.84 ± 0.72 ‰. Para las hembras los valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaron de -13.93 a -16.98‰, con un promedio de -15.25 ± 0.87 ‰, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron de 10.86 a 16.15‰, con un promedio de 11.89 ± 0.86 ‰ (Fig. 5). De acuerdo a la prueba de Mann Whitney no existió diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($U=102.00$, $p < 0.89$) y $\delta^{13}\text{C}$ ($U=85.00$, $p < 0.38$) entre machos y hembras de *R. terraenovae* (Tabla 6).

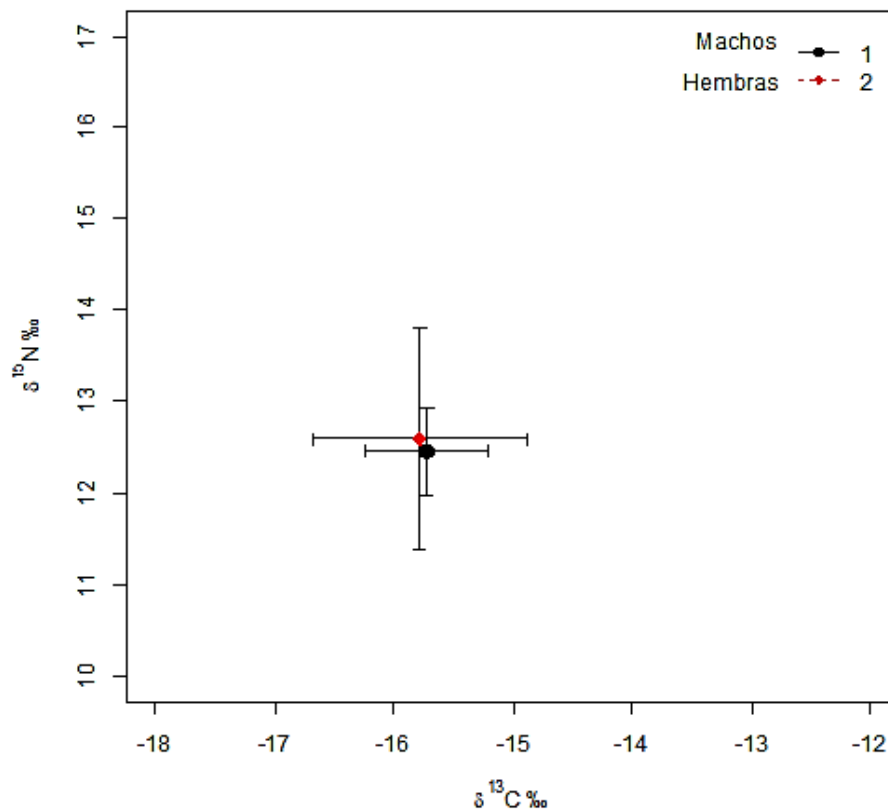


Figura 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para ambos sexos de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

Análisis isotópico de *R. terraenovae* por estadios de madurez

En cuanto a los valores isotópicos de *R. terraenovae* por estadios de madurez, los adultos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -14.26 y -16.43‰, con un promedio de $-15.25 \pm 0.91\text{‰}$, para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ los intervalos fueron de 11.83 a 13.03‰, con un promedio de $12.06 \pm 0.65\text{‰}$. Los juveniles presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -14.83 a -16.98‰, con un promedio de $-15.25 \pm 0.87\text{‰}$, finalmente los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron de 10.86 a 16.15‰, con un promedio de $11.89 \pm 0.86\text{‰}$ (Fig. 6). De acuerdo a la prueba de Mann Whitney no existió diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($U=85.00$, $p < 0.52$) y $\delta^{13}\text{C}$ ($U=62.00$, $p < 0.09$) entre los adultos y juveniles de *R. terraenovae* (Tabla 6).

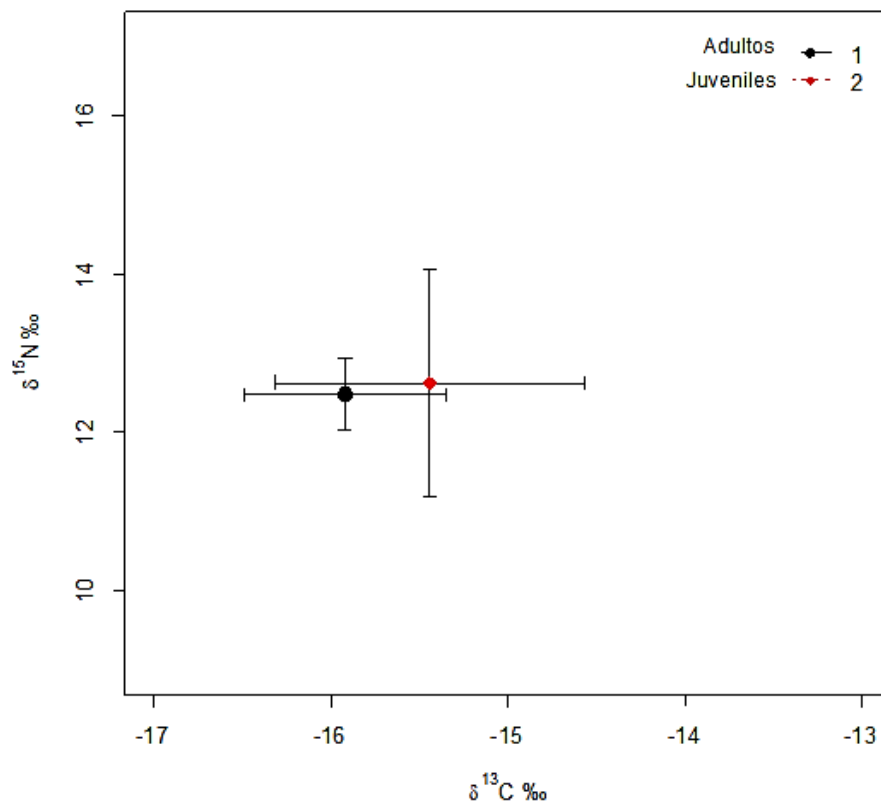


Figura 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada estadio de madurez de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

Análisis isotópico de *S. tiburo* por sexos

Respecto a las razones isotópicas entre los sexos de *S. tiburo*, se encontró que en los machos, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaron de -14.11 a -16.11‰, con un promedio de $-15.25 \pm 0.82\text{‰}$. Para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ los intervalos fueron de 10.77 a 15.85‰, con un promedio de $15.17 \pm 0.72\text{‰}$. Para las hembras los valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaron de -12.92 a -16.68‰, con un promedio de $-15.28 \pm 0.86\text{‰}$, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron de 10.61 a 12.70‰, con un promedio de $11.86 \pm 0.73\text{‰}$ (Fig.7). En cuanto a la prueba de Mann Whitney no existió diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($U=205.00$, $p < 0.16$) y $\delta^{13}\text{C}$ ($U=243.00$, $p < 0.56$) entre machos y las hembras (Tabla 6).

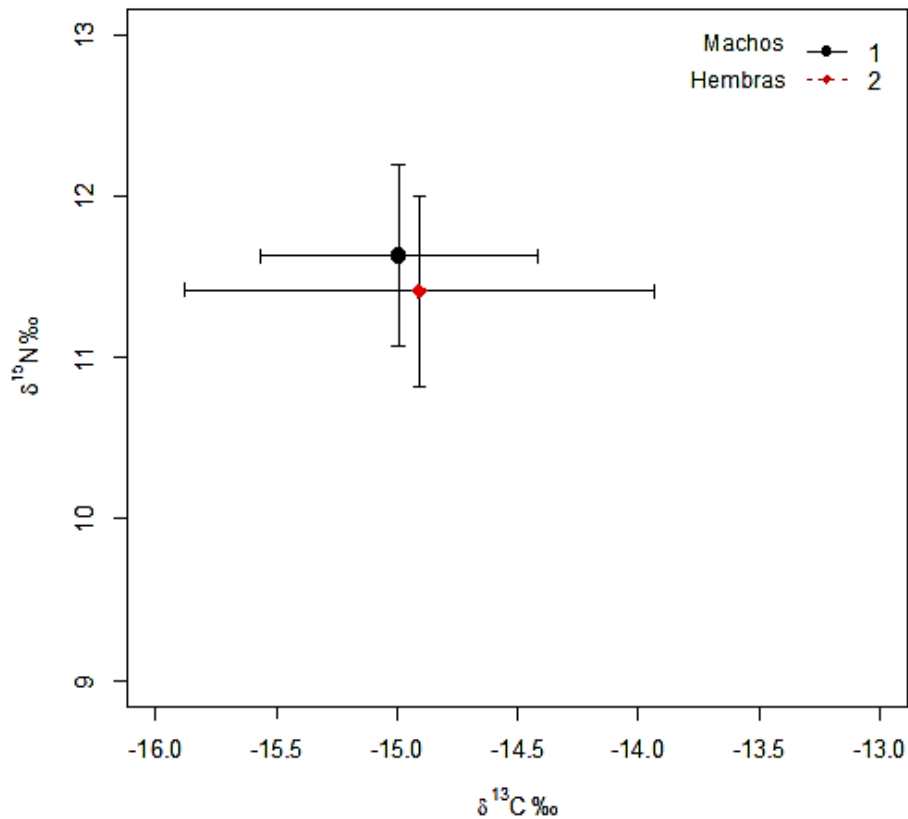


Figura 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para ambos sexos de *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Análisis isotópico de *S. tiburo* por estadios de madurez

De acuerdo a los valores isotópicos de *S. tiburo* por estadios de madurez, los adultos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -13.50 a -16.19‰, con un promedio de $-15.25 \pm 0.92\text{‰}$. Para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ los intervalos fueron de 10.98 a 12.70‰, con un promedio de $11.99 \pm 0.70\text{‰}$, mientras que los juveniles presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ -12.92 a -16.68‰, con un promedio de $-15.23 \pm 0.79\text{‰}$, finalmente los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron de 10.61 a 12.75‰, con un promedio de $11.63 \pm 0.72\text{‰}$ (Fig.8). No se realizó la prueba de Mann Whitney debido a que no se contó con datos suficientes.

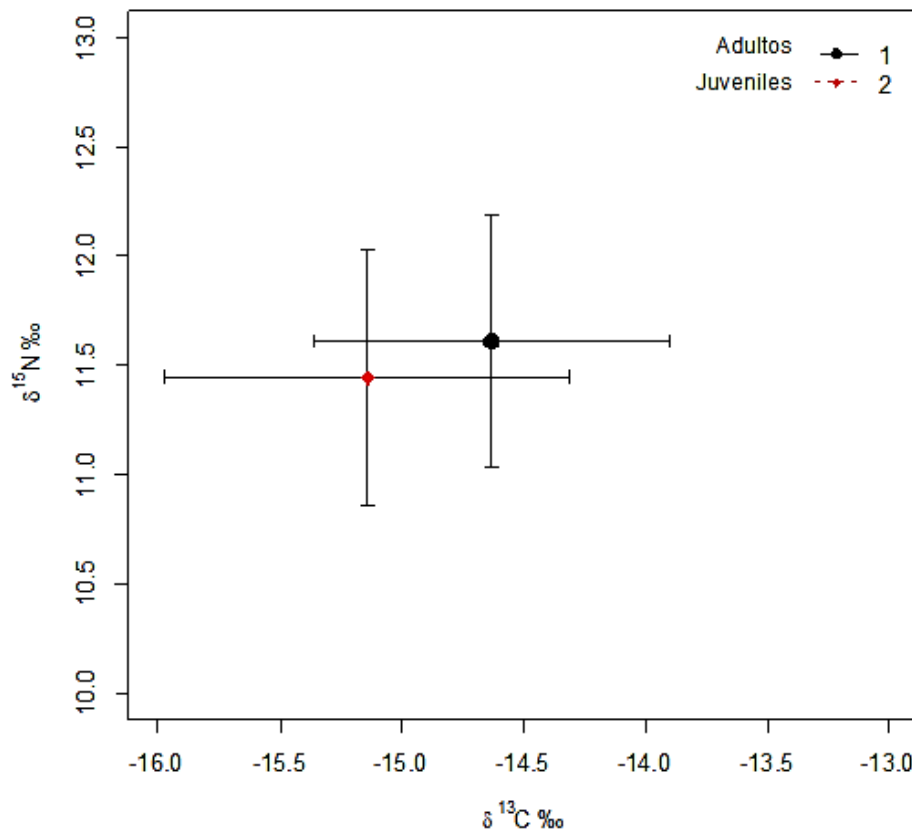


Figura 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada estadio de madurez de *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Análisis isotópico de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

El intervalo de $\delta^{15}\text{N}$ para *R. terraenovae* fue de 10.86 a 16.15‰, con un promedio de 11.89 ± 0.86 ‰; mientras que el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -16.98 a -14.26‰, con un promedio de -15.25 ± 0.87 . Para *S. tiburo* el intervalo de $\delta^{15}\text{N}$ fue de 10.04 a 12.70‰, con un promedio de 11.83 ± 0.73 ‰; mientras que el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -14.53 a -16.68‰, con un promedio de -15.26 ± 0.85 ‰ (Fig. 9). De acuerdo a la prueba de Mann Whitney existieron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($U=200.00$, $p < 0.001$) y $\delta^{13}\text{C}$ ($U=200.00$, $p < 0.001$) (Tabla 6).

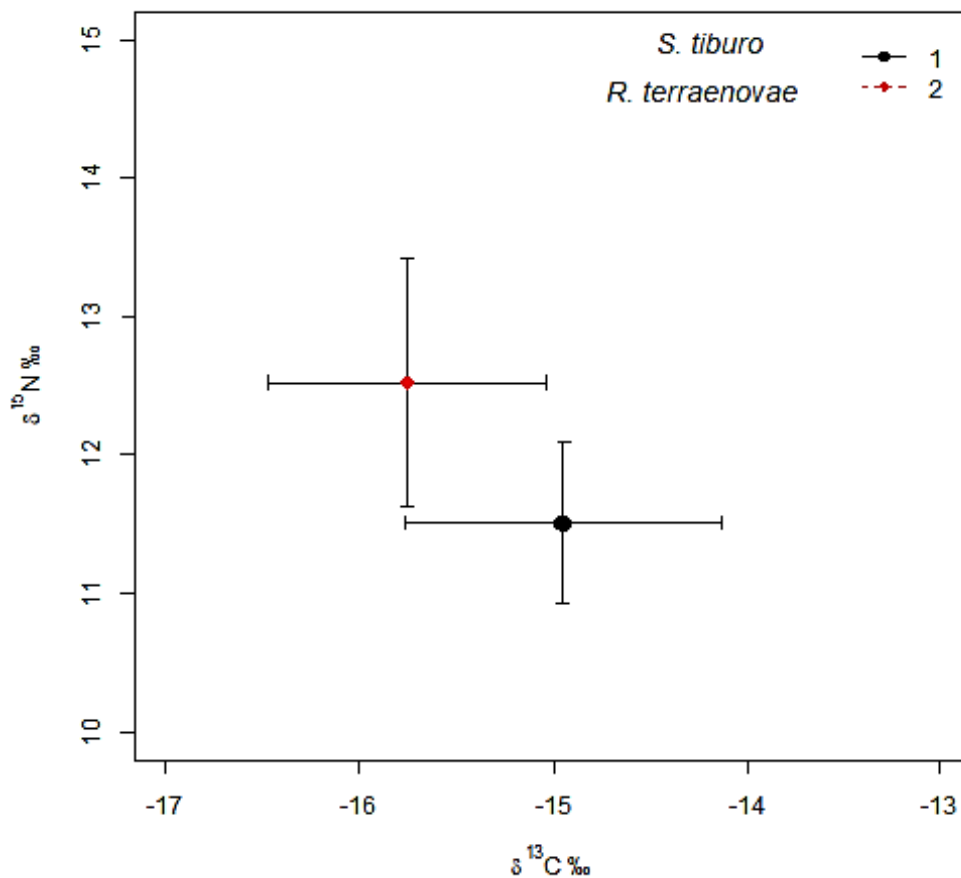


Figura 9. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *R. terraenovae* y *S. tiburo* con su promedio y desviación estándar.

Tabla 6. Prueba de Mann Whitney para *R. terraenovae* y *S. tiburo* a nivel intraespecifico (S= *S. tiburo*, T= *R. terraenovae*, M= machos, H= hembras, A= adultos, J= juveniles).

Prueba de U Mann Whitney para <i>R. terraenovae</i>				
	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
Categorías	U	p	U	p
JTM-JTH	13	0.71	32	0.71
ATM-ATH	23	0.12	34	0.56
JTM-ATM	65	0.41	38	0.26
JTH-ATH	12	0.16	22	0.94
JTM-ATH	15	0.15	22	0.94
ATM-JTH	15	0.31	21	0.84
Prueba de U Mann Whitney para <i>S. tiburo</i>				
JSM-JSH	72	0.07	35	0.059
ASM-ASH	0	0	0	0
JSM-ASM	0	0	0	0
JSH-ASH	291	0.04	32	0.01
JSM-ASH	325	0.05	341	0.77
ASM-JSH	0	0	0	0

De igual forma se obtuvieron los valores de Mann Whitney a nivel intraespecifico donde la única diferencia significativa fue entre las hembras juveniles (JSH) (U= 291.00, $p = 0.001$) y las hembras adultas de *S. tiburo* (ASH) (U= 32; $p = 0.01$) (Tabla 6).

De acuerdo a la prueba de Mann Whitney existieron diferencias significativas entre los adultos de *R. terraenovae* y *S. tiburo* en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (U=205.00, $p < 0.008$) y $\delta^{13}\text{C}$ (U=28.00, $p < 0.008$) para la temporada de nortes y lluvias $\delta^{15}\text{N}$ (U=54.00, $p < 0.07$), $\delta^{13}\text{C}$ (U=86.00, $p < 0.01$); así como en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (U=75.00, $p < 0.03$) entre los machos, hembras $\delta^{15}\text{N}$ (U=121.00, $p < 0.001$) $\delta^{13}\text{C}$ (U=86.00, $p < 0.03$) juveniles $\delta^{13}\text{C}$ (U=206.00, $p < 0.001$) y adultos $\delta^{15}\text{N}$ (U=56.00, $p < 0.008$), $\delta^{13}\text{C}$ (U=28.00, $p < 0.008$), $\delta^{15}\text{N}$ (U=82.00, $p < 0.004$), $\delta^{13}\text{C}$ (U=36.00, $p < 0.001$) para la temporada de nortes y lluvias (Tabla 7).

Tabla 7. Prueba de Mann Whitney por temporadas.

Prueba de U Mann Whitney (<i>R. terraenovae</i> vs <i>S. tiburo</i>)						
Categorías	Nortes		Lluvias		Secas	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Machos	U=110.00; P=0.06	U=75.00; P=0.03	N/D	N/D	U=25.00; P=0.86	U=25.00; P=0.86
Hembras	U=173.00; P=0.17	U=121.00; P=0.001	U=86.00; P=0.01	U=54.00; P=0.07		
Adulto	U=56.00; P=0.008	U=28.00; P=0.008	U=82.00; P=0.004	U=36.00; P=0.001	U=22.00; P=0.41	U=25.00; P=0.86
Juveniles	U=255.00; P=0.61	U=206.00; P=0.001	N/D	N/D	U=16.00; P=0.57	U=16.00; P=0.57

Análisis trófico de *R. terraenovae* por sexos

De los 222 machos analizados, 84 presentaron alimento (37.83%) y 138 se encontraron vacíos (62.1%). En cuanto a las 88 hembras capturadas, 24 presentaron alimento en estómagos (27.2%) y 64 se encontraron vacíos (72.7%).

De acuerdo al PSIRI, los machos se alimentaron principalmente de peces, principalmente de la especie *Haemulon plumierii* (28.5%) y *Sardinella aurita* (13%). En cuanto a las hembras el índice indicó que se alimentan de los peces *Harengula clupeiola* (29.1%) y *Brevoortia gunteri* (16.6%) (Fig. 10).

En cuanto al análisis de similitud ANOSIM existieron diferencias significativas ($R_{\text{global}} = 0.05$; $p = 0.004$; $\text{SIMPER} = 94.46\%$). Esta disimilitud se debe a que los machos se alimentaron principalmente de *Haemulon plumierii*, el cual le contribuye a la dieta un (28.5%), mientras que las hembras se alimentaron de *Harengula clupeiola* en un (29.1%).

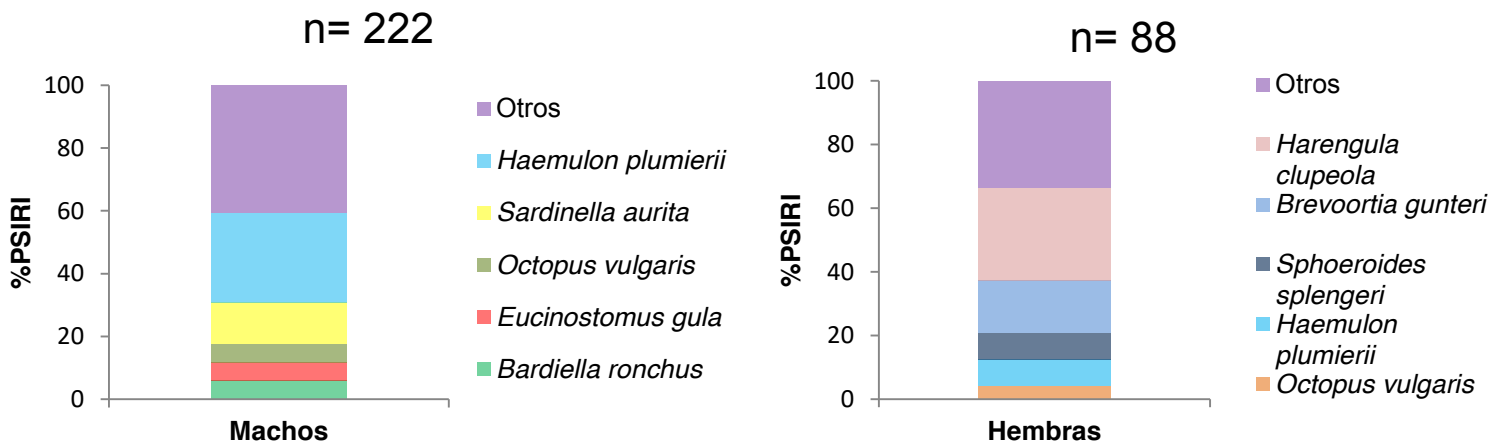


Figura 10. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre sexos de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

En cuanto al traslape trófico por medio de isotopos estables, *R. terraenovae*, obtuvo un valor de 0.1 entre machos y hembras (Fig.11) lo cual indica un traslape bajo. Por otra parte, los machos presentaron valores de $SD\delta^{15}N < 1$ ($SD\delta^{15}N = 0.7$), similar a los valores de las hembras ($SD\delta^{15}N = 0.8$), por lo que machos y hembras fueron considerados como especialistas. Se comparó el traslape a nivel interespecífico (machos/hembras *R. terraenovae* vs machos/hembras *S. tiburo*) donde se obtuvo un valor de machos= 0.4; hembras= 0.3. Por otra parte, los valores de $SD\delta^{15}N$ a nivel interespecífico fueron < 1 (machos *R. terraenovae* $SD\delta^{15}N = 0.7$, Machos *S. tiburo* $SD\delta^{15}N = 0.5$, Hembras *R. terraenovae* $SD\delta^{15}N = 0.4$, Hembras *S. tiburo* $SD\delta^{15}N = 0.8$) por lo que, *R. terraenovae* como *S. tiburo* se consideraron depredadores especialistas. En cuanto al nivel trófico, tanto machos como hembras de *R. terraenovae* presentaron un nivel trófico de 4.

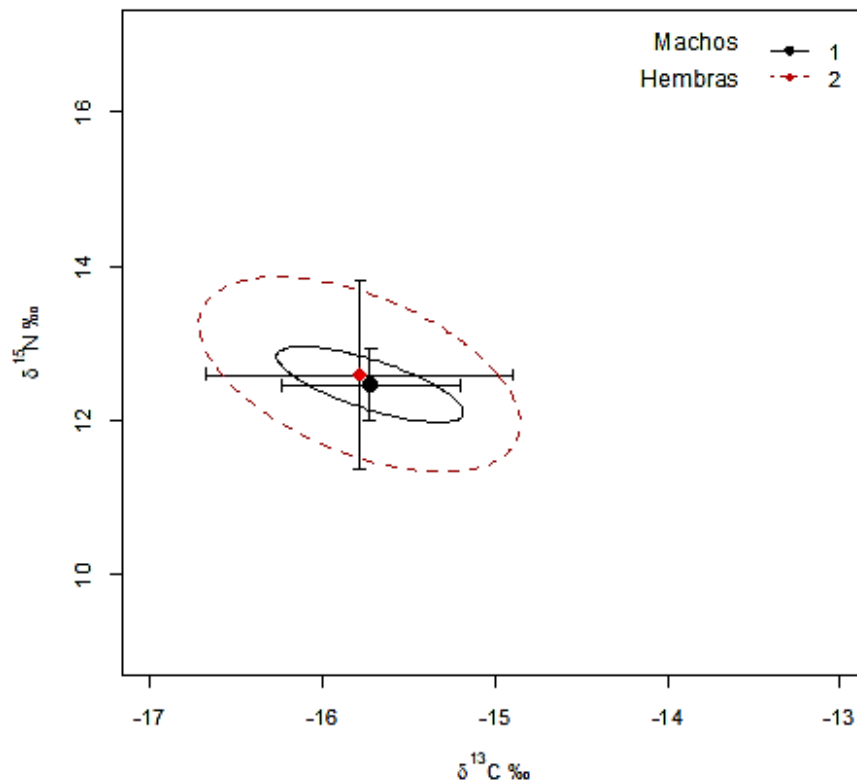


Figura 11. Representación del nicho trófico (SIBER) entre sexos de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

Análisis trófico de *R. terraenovae* por estadios de madurez

De los 217 adultos analizados, 83 presentaron alimento (38.2%) y 134 se encontraron vacíos (61.7%). Respecto a los 86 juveniles capturados, 23 presentaron alimento en estómagos (26.7%) y 63 se encontraron vacíos (73.2%). De acuerdo al PSIRI, los adultos se alimentaron principalmente de *Haemulon plumierii* (28.9%) y *Harengula clupeola* (9.6%). Mientras que los juveniles de *Sardinella aurita* (17.3%) y del crustáceo *Portunus gibbesii* (13%) (Fig. 12).

De acuerdo al análisis de similitud ANOSIM existieron diferencias significativas entre los estadios de madurez ($R_{\text{global}} = 0.04$; $p = 0.001$; SIMPER=93.8%). Esta disimilitud se debe a que los adultos se alimentaron principalmente de *Haemulon plumierii* el cual contribuyo a la dieta con un 72.35%, a diferencia de los juveniles los cuales se alimentaron de *Sardinella aurita* con una contribución del 27.70%.

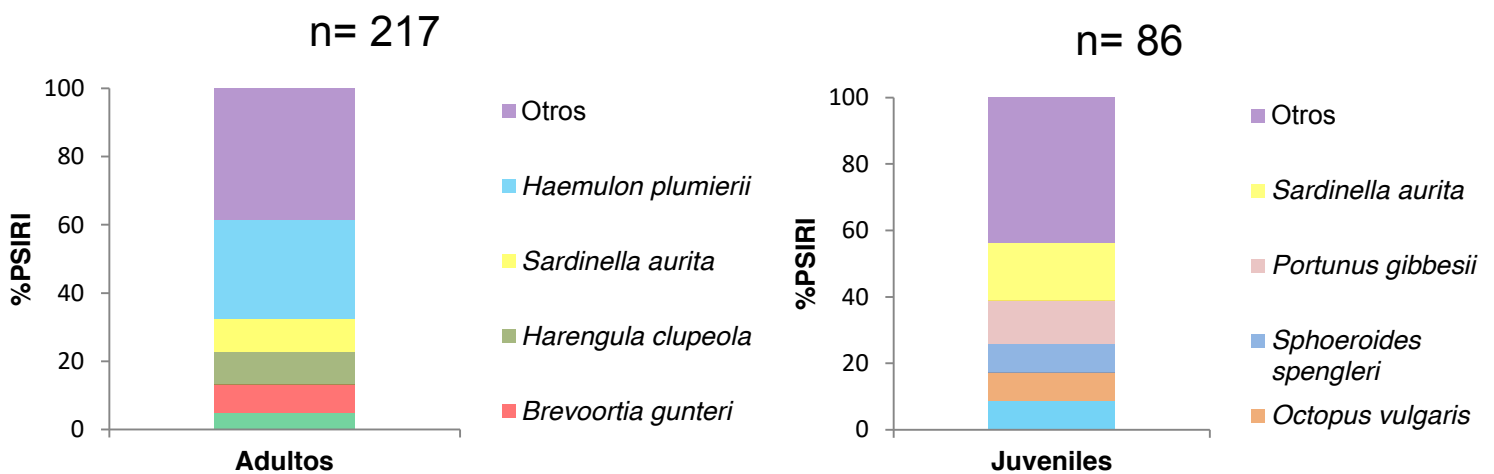


Figura 12. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre estadios de madurez de *R. terraenovae*.

En cuanto al traslape trófico por estadios de madurez, se obtuvo un valor de 0.2 (Fig.13). Por otra parte, los adultos presentaron valores bajos de $SD\delta^{15}N$ ($SD\delta^{15}N= 0.6$), al igual que los juveniles ($SD\delta^{15}N= 0.8$), por lo que fueron considerados como depredadores especialistas. De igual forma, se comparó el traslape a nivel interespecífico (adulto/juveniles de *R. terraenovae* vs adulto/juveniles de *S. tiburo*) donde se obtuvo un valor de 0.3 para juveniles y 0.08 para adultos lo cual indica un bajo traslape. En cuanto a los valores de $SD\delta^{15}N$, los adultos ($SD\delta^{15}N= 0.3$) y juveniles ($SD\delta^{15}N= 0.4$) de *R. terraenovae* presentaron valores < 1 , al igual que los Juveniles ($SD\delta^{15}N= 0.8$) y adultos ($SD\delta^{15}N= 0.6$) de *S. tiburo*, por lo tanto *R. terraenovae* y *S. tiburo* son considerados como depredadores especialistas tanto en sus diferentes etapas de ontogenia como entre sexos. Finalmente, los adultos y juveniles de *R. terraenovae* presentaron un nivel trófico de 4.

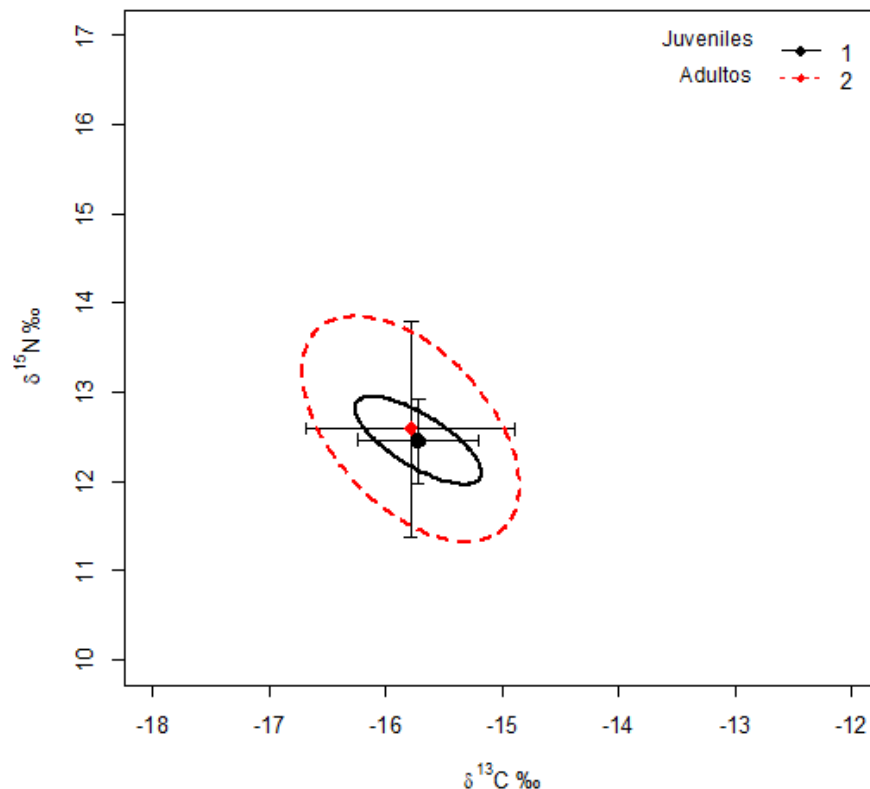


Figura 13. Representación del nicho trófico (SIBER) entre estadios de madurez de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

Análisis trófico de *S. tiburo* por sexos

De los 142 machos analizados, 109 presentaron alimento (76.7%) y 33 se encontraron vacíos (23.2%). En cuanto a las 238 hembras capturadas, 212 presentaron alimento (89%) y 26 se encontraron vacíos (10.9%). De acuerdo al PSIRI, los machos se alimentaron principalmente de los crustáceos *Portunus gibbesii* (39.8%) y *P. spinimanus* (24.5%). Mientras que las hembras del cefalópodo *Octopus maya* (27.8%) y del crustáceo *P. spinimanus* (26.2%) (Fig. 14).

En cuanto al análisis de similitud ANOSIM existieron diferencias significativas entre sexos ($R_{\text{global}} = 0.033$, $p = 0.001$; SIMPER= 85.44%). Esta disimilitud se debe a que los machos consumen principalmente *Portunus gibbesii* el cual le contribuye a su dieta en un 69.8%; mientras que las hembras se alimentan de *Octopus maya* el cual representa el 42.6% a la dieta.

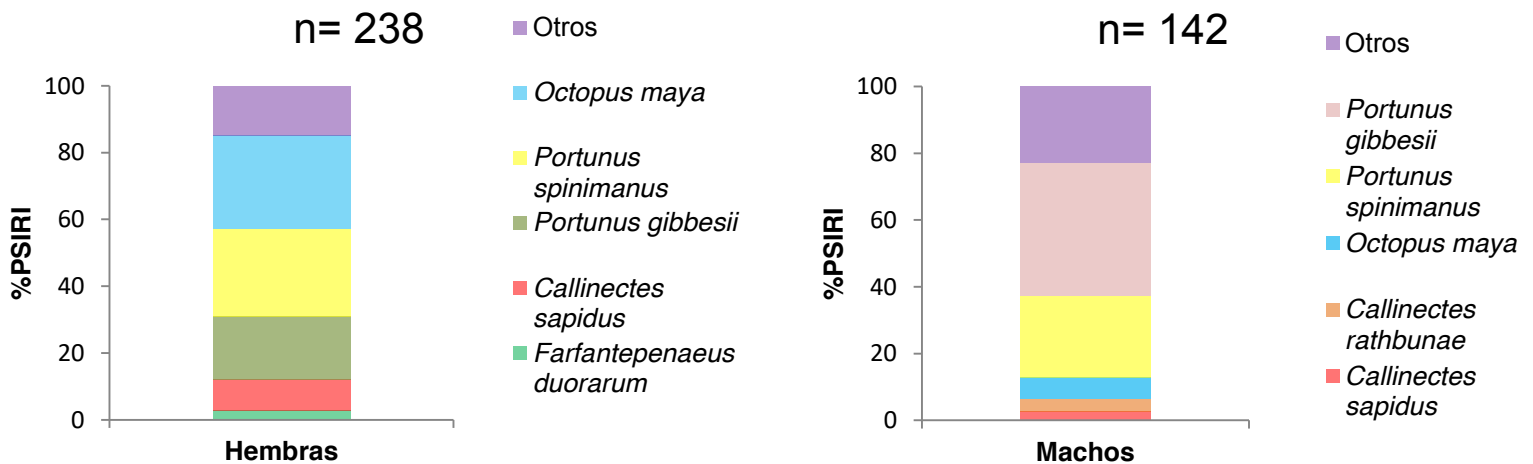


Figura 14. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre sexos de *S. tiburo*

En cuanto al traslape trófico por medio de isótopos estables, *S. tiburo* obtuvo un valor bajo de 0.3 entre sexos (Fig.15). Por otra parte, los machos presentaron valores de $SD\delta^{15}N=0.7$, similar a los valores de las hembras $SD\delta^{15}N=0.7$, por lo que ambos depredadores fueron considerados como especialistas. De igual forma, se comparó el traslape a nivel interespecífico (machos/hembras *S. tiburo* vs machos/hembras *R. terraenovae*) donde se obtuvo un valor de 0.4 para machos y 0.3 para hembras. En cuanto a los valores de amplitud, los machos ($SD\delta^{15}N= 0.7$) y las hembras ($SD\delta^{15}N=0.4$) de *R. terraenovae* presentaron valores < 1 , al igual que los machos ($SD\delta^{15}N= 0.5$) y hembras ($SD\delta^{15}N= 0.8$) de *S. tiburo*, por lo que ambas especies se consideraron depredadores especialistas. En cuanto al nivel trófico de *S. tiburo*, los machos presentaron un valor de 3.9 y las hembras de 3.7.

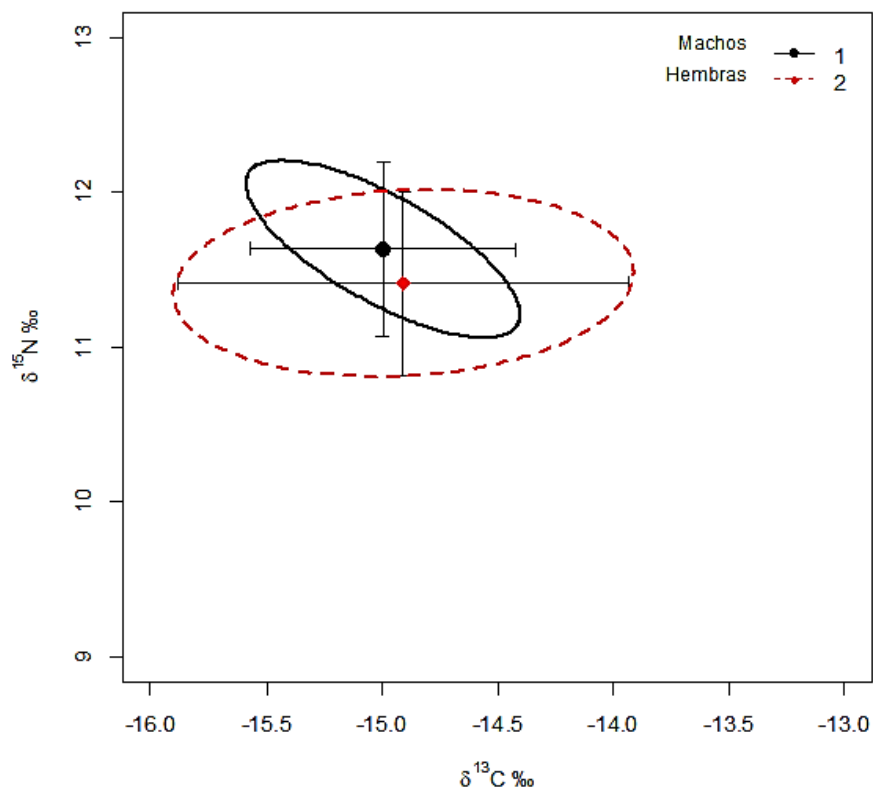


Figura 15. Representación del nicho trófico (SIBER) entre sexos de *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Análisis trófico de *S. tiburo* por estadios de madurez

De los 145 adultos analizados, 130 presentaron alimento (89.6%) y 15 se encontraron vacíos (10.3%). De los 235 juveniles capturados, 190 presentaron alimento en estómago (80.8%) y 45 se encontraron vacíos (19.1%).

De acuerdo al PSIRI, los adultos se alimentaron principalmente del cefalópodo *Octopus maya* (40.7%) y del crustáceo *P. spinimanus* (16.5%). Mientras que los juveniles se alimentaron principalmente de *P. gibbesii* (35.7%) y *Portunus spinimanus* (25.2%) (Fig.16).

En cuanto al análisis de similitud ANOSIM existieron diferencias significativas entre estadios de madurez ($R_{\text{global}} = 0.093$, $p = 0.001$; SIMPER= 88.18%). Esta disimilitud se debe a que los adultos consumen el crustáceo *Octopus maya* el cual contribuye a la dieta un 72.28%; mientras que los juveniles se encuentran alimentándose de *Portunus gibbesii* el cual le contribuye 63.79% a la dieta.

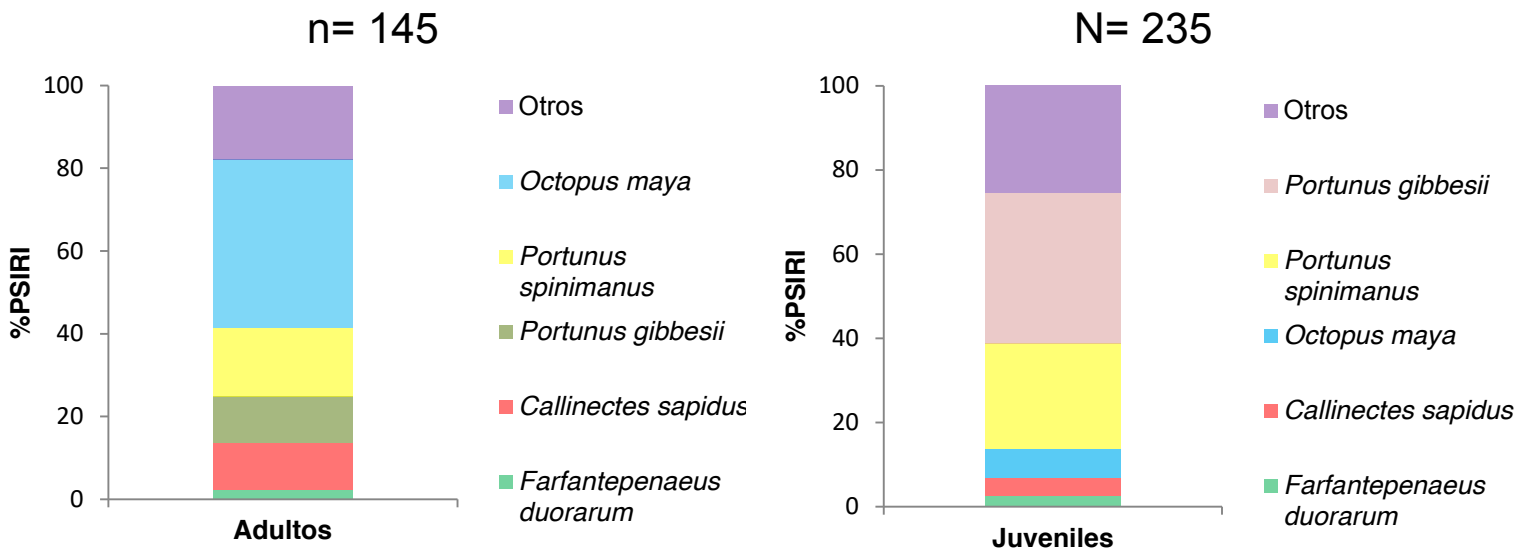


Figura 16. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre estadios de madurez de *S. tiburo*.

En cuanto al traslape trófico de *S. tiburo* entre estadios de madurez, se obtuvo un valor intermedio de 0.6 (Fig.17). Por otra parte, los adultos presentaron valores de amplitud trófica bajos ($SD\delta^{15}N= 0.7$), similar a los valores de los juveniles ($SD\delta^{15}N= 0.7$) por lo fueron considerados especialistas. De igual forma, se comparó el traslape a nivel interespecífico (adulto/juveniles de *S. tiburo* vs adulto/juveniles de *R. terraenovae*) donde se obtuvo un valor de 0.3 en juveniles y 0.8 en adultos. En cuanto a los valores de amplitud, los adultos ($SD\delta^{15}N= 0.3$) y juveniles ($SD\delta^{15}N= 0.4$) de *R. terraenovae* presentaron valores < 1 , al igual que los juveniles ($SD\delta^{15}N= 0.8$) y adultos ($SD\delta^{15}N= 0.6$) de *S. tiburo*. Tanto *R. terraenovae* como *S. tiburo* se consideraron depredadores especialistas. En cuanto al nivel trófico, los adultos presentaron un valor de 3.9 y los juveniles 3.7.

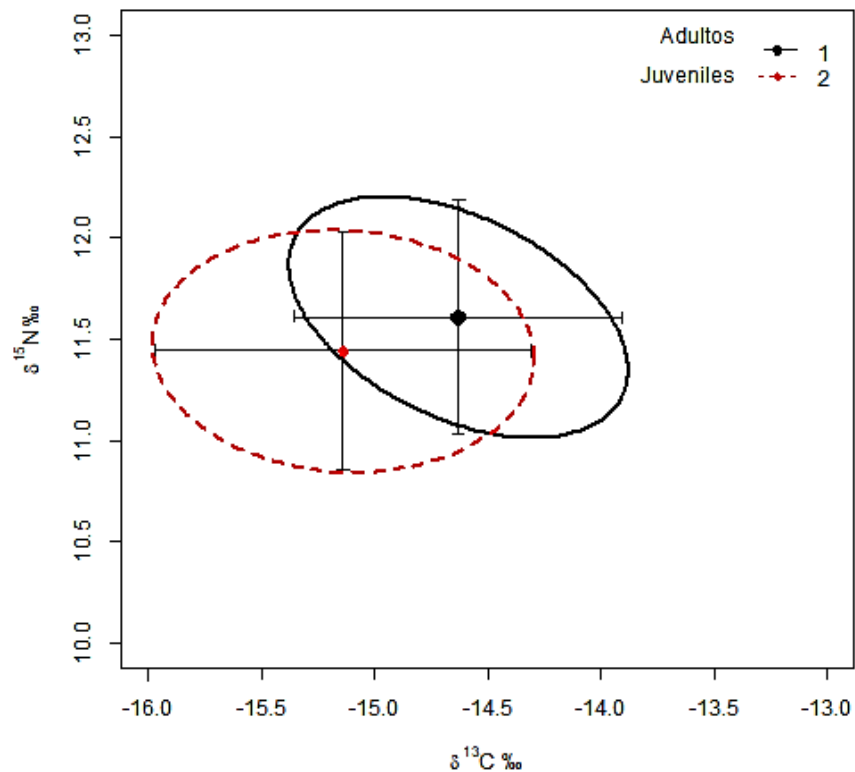


Figura 17. Representación del nicho trófico (SIBER) entre estadios de madurez de *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Análisis trófico de *R. terraenovae* por temporadas

De los 310 organismos analizados, 75 se capturaron en la temporada de nortes (24.1%), 46 en lluvias (14.8%) y 189 en secas (60.9%).

De acuerdo al PSIRI, los organismos capturados en la temporada de nortes se alimentaron principalmente de *Harengula clupeiola* (77.7%), mientras que en lluvias (72.6%) y en secas (67.9%) se alimentaron de *Haemulon plumierii*. (Fig. 18).

En cuanto al análisis de similitud ANOSIM existieron diferencias significativas entre temporadas ($R_{\text{global}} = 0.034$, $p = 0.006$; SIMPER= 87.5). Esta disimilitud se debe principalmente a que *R. terraenovae* se alimenta de recursos diferentes en las tres temporadas.

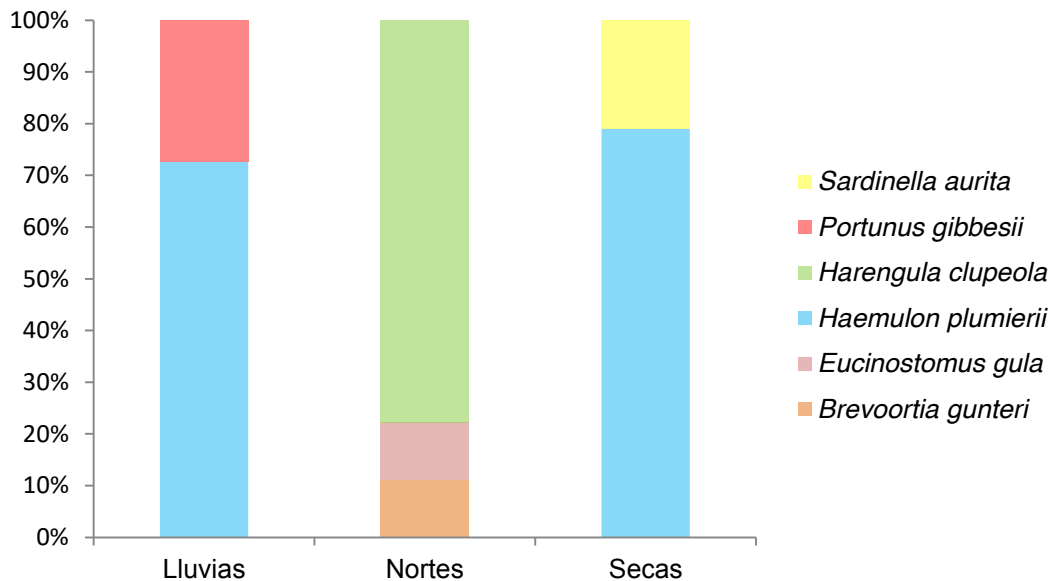


Figura 18. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre temporadas de *R. terraenovae*

En cuanto al traslape trófico entre temporadas *R. terraenovae* obtuvo un valor bajo en la temporada de nortes y lluvias= 0.3; así como en la temporada de nortes y secas= 0.2, mientras que en la temporada de secas y lluvias se obtuvo un traslape intermedio= 0.5 (Fig.19). De igual forma se calculó el traslape a nivel interespecífico (*R. terraenovae* vs *S. tiburo* por temporadas) donde se obtuvieron los siguientes valores: nortes= 0.17, lluvias=0.08 y secas= 0.5, mientras que a nivel intraespecífico: nortes hembras= 0.06; nortes machos= 0.2 y lluvias hembras= 0.05. Por estadios de madurez los valores fueron: nortes juveniles= 0.1 y lluvias adultos= 0.06×10^{-16} . De acuerdo a la amplitud trófica, los organismos presentaron valores bajos en la temporada de nortes $SD\delta^{15}N= 0.8$, lluvias $SD\delta^{15}N= 0.7$ y secas $SD\delta^{15}N= 0.6$, por lo que a *R. terraenovae* se le consideró un depredador especialista con un nivel trófico de 4.

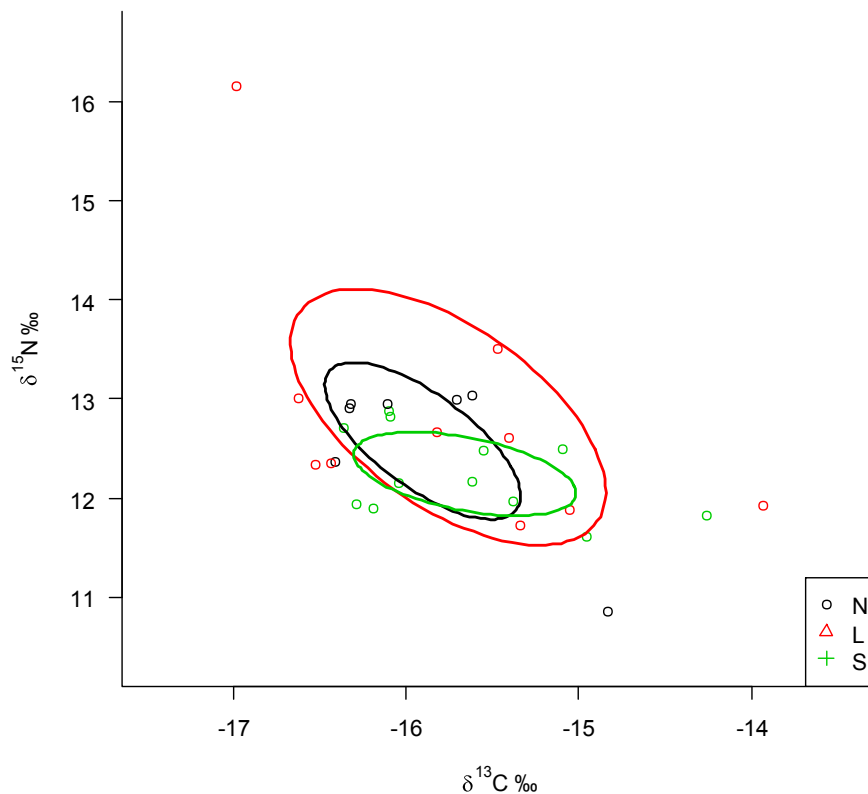


Figura 19. Representación del nicho trófico (SIBER) entre temporadas de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

Análisis trófico de *S. tiburo* por temporadas

De los 380 organismos analizados, 166 se capturaron en la temporada de nortes (43.6%), 130 en lluvias (34.2%) y 84 en secas (22.1%).

De acuerdo al PSIRI, los organismos capturados en la temporada de nortes se alimentaron principalmente de *P. spinimanus* (45.9%), mientras que en lluvias del cefalópodo *Octopus maya* (74.5%) y en secas de *P. gibbesii* (74.4%) (Fig. 20).

En cuanto al análisis de similitud ANOSIM este mostró que existieron diferencias significativas entre temporadas ($R_{\text{global}} = 0.056$, $p = 0.001$; SIMPER = 93.8).

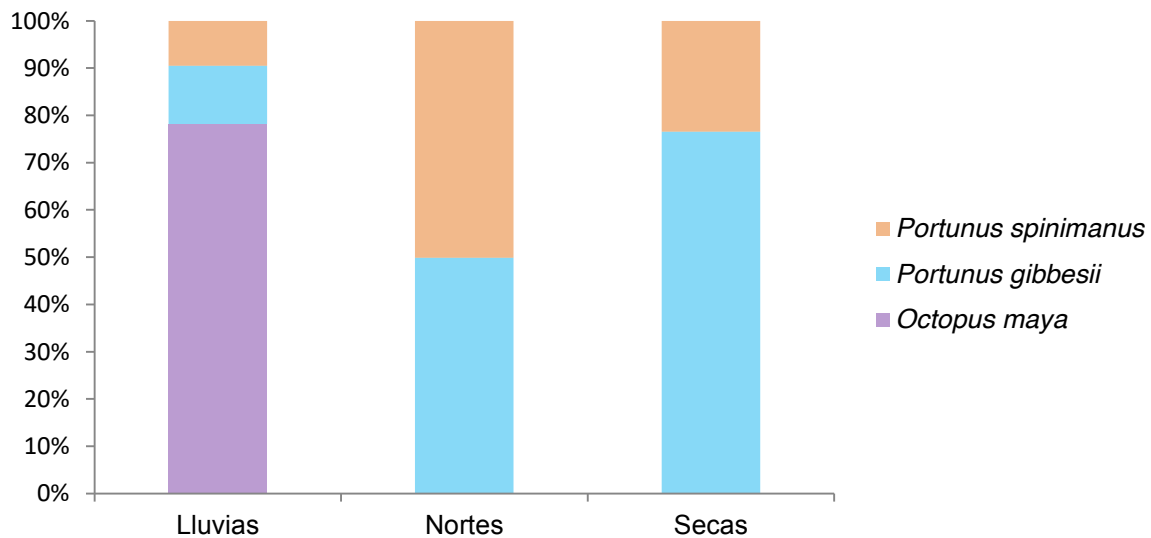


Figura 20. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) entre temporadas de *S. tiburo*.

En cuanto al traslape trófico entre temporadas *S. tiburo* obtuvo un valor bajo en la temporada de secas y lluvias= 0.2; así como en la temporada de nortes y secas= 0.1, mientras que en la temporada de nortes y lluvias se obtuvo un traslape intermedio= 0.5 (Fig.21). De igual forma se calculó el traslape a nivel interespecífico (*R. terraenovae* vs *S. tiburo*) donde se obtuvieron los siguientes valores: nortes= 0.17, lluvias=0.08 y secas= 0.5. Por sexos (nortes hembras= 0.06; nortes machos= 0.2), (lluvias hembras= 0.05) y estadios de madurez (nortes juveniles= 0.1; lluvias adultos= 0.06⁻¹⁶). Por otra parte, los organismos capturados en las tres temporadas tuvieron valores de: nortes $SD\delta^{15}N= 0.4$, lluvias $SD\delta^{15}N= 0.4$ y secas $SD\delta^{15}N= 0.4$ presentaron valores de amplitud trófica < 1, por lo que *S. tiburo* se le consideró como un depredador especialista con un nivel trófico de 3.9.

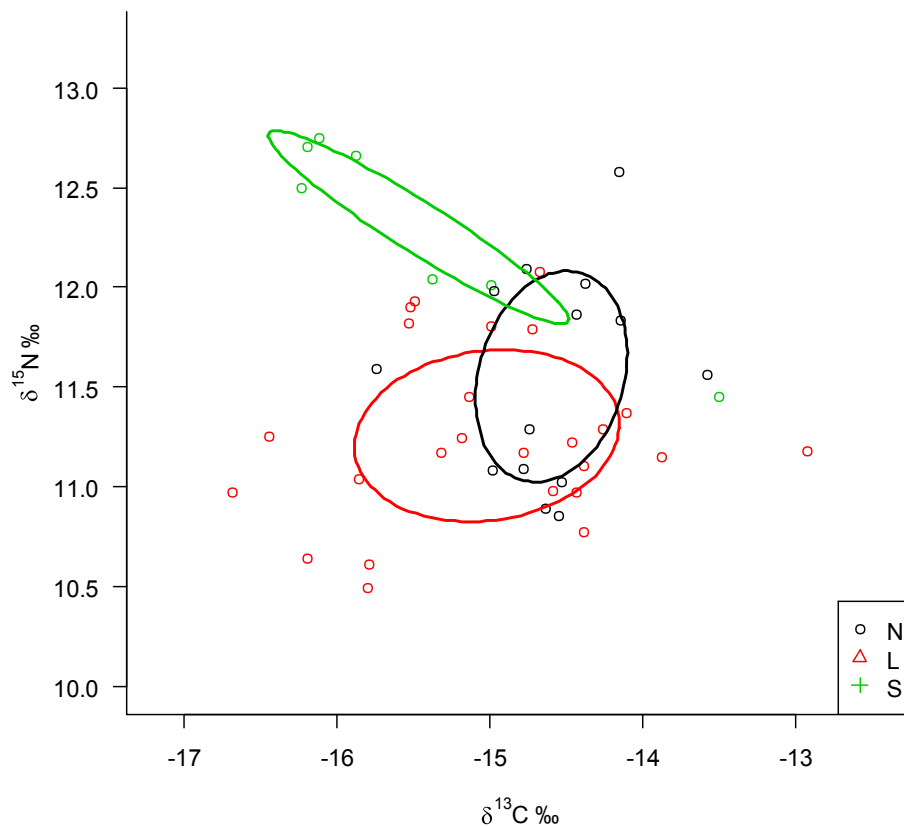


Figura 21. Representación del nicho trófico (SIBER) entre temporadas de *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Análisis trófico de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

De los 690 organismos analizados, 310 fueron *R. terraenovae* (44.9%) y 380 *S. tiburo* (55 %).

De acuerdo al PSIRI el pez *Haemulon plumierii* fue la especie más importante en la dieta de *R. terraenovae* con un 24.07%, seguido de *Harengula clupeola* (8.3%) y *Brevoortia gunteri* (7.4%). Para *S. tiburo*, la presa más importante fue el crustáceo *P. gibbesii* con un 25.9%, seguido por *P. spinimanus* (21.7%) y *Octopus maya* (20.6%) (Fig. 22).

De acuerdo al análisis de similitud ANOSIM se encontraron diferencias significativas entre especies ($R_{\text{global}} = 0.1$, $p = 0.001$; SIMPER= 98.8).

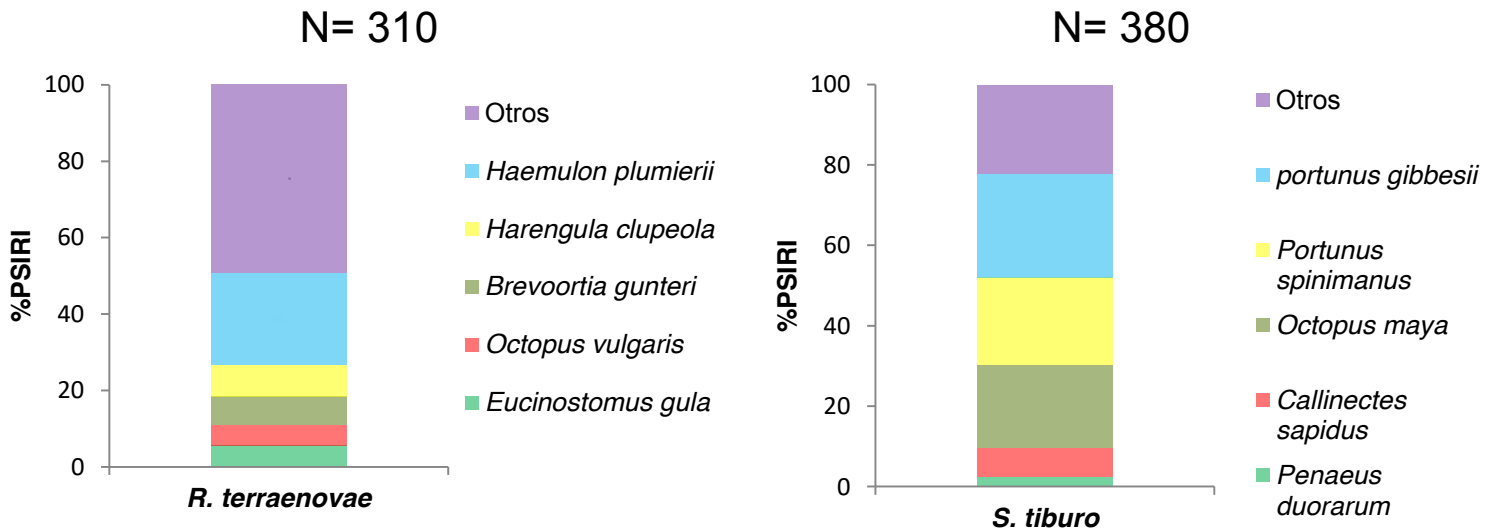


Figura 22. Índice de importancia de presa específica (%PSIRI) para *R. terraenovae* y *S. tiburo*.

En cuanto al traslape trófico *R. terraenovae* y *S. tiburo* obtuvieron un valor de 0.3, lo cual significa que existe un traslape bajo entre estas especies (Fig. 23). De acuerdo a la amplitud trófica tanto *R. terraenovae* ($SD\delta^{15}N= 0.8$) como *S. tiburo* ($SD\delta^{15}N= 0.7$) obtuvieron valores <1 , por lo que ambas especies fueron consideradas como depredadores especialistas. El nivel trófico de 3.9 para *S. tiburo* y un nivel trófico de 4 para *R. terraenovae*.

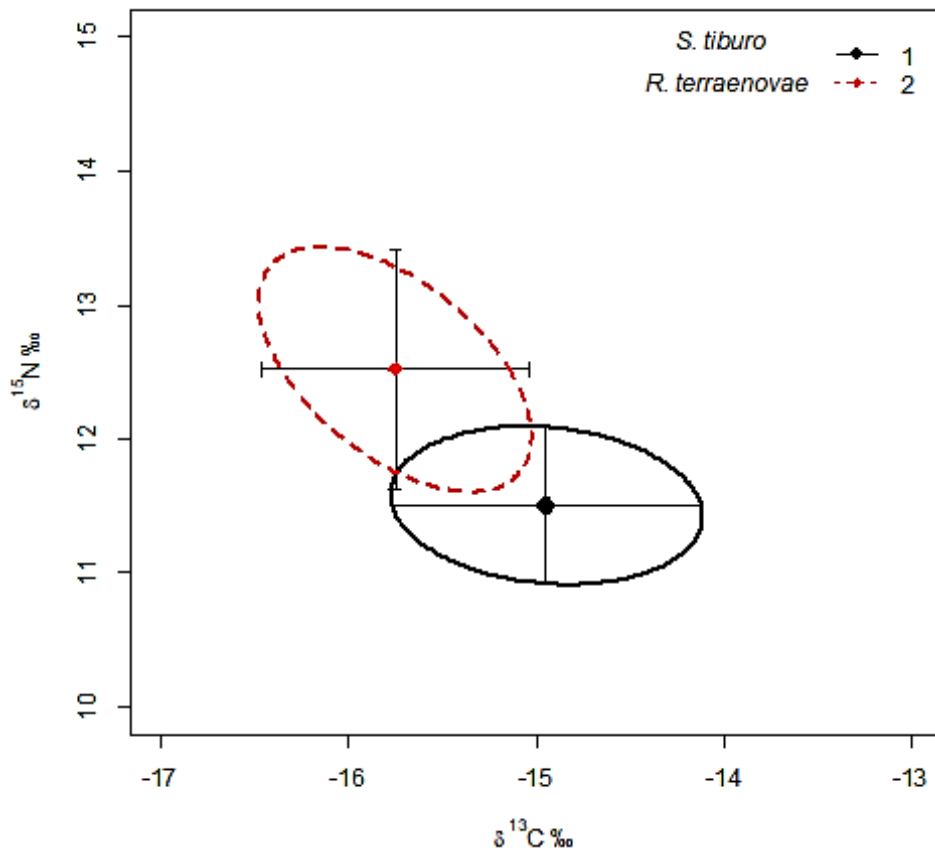


Figura 23. Representación del nicho trófico de *R. terraenovae* y *S. tiburo* con elipses según el método SIBER.

Representación de la red trófica mediante contenido estomacal e isótopos estables de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

Análisis topológico

Las redes tróficas de *R. terraenovae* y *S. tiburo* se construyeron a partir de una matriz depredador/presa, la cual se construyó con información del contenido estomacal. Ambos depredadores fueron separados por sexo y estadios de madurez (machos-adultos, hembras-adultas y machos-juveniles hembras-juveniles) así como por temporadas (nortes, lluvias, secas). Para *R. terraenovae*, se obtuvo un total de 31 nodos de los cuales, 27 representan a las especies funcionales y 4 a las categorías del depredador (machos, hembras, juveniles y adultos).

Índice de grado y cercanía para *R. terraenovae*

De acuerdo al índice de grado, el número máximo de conexiones fueron 22 las cuales corresponden al nodo de los machos adultos; mientras que el nodo con un menor número conexiones fueron las hembras juveniles con 6.

Respecto a los valores de grado, se observó que los peces tuvieron un total de 45 conexiones con los 4 grupos de depredadores. Esto posiciona al grupo de los peces como el más conectado dentro de la red. Por su parte, los nodos con mayor grado nodal fue *Haemulon plumierii* con 4 conexiones, seguido de *Harengula clupeola*, *Sardinella aurita*, *Brevoortia gunteri* y *Eucinostomus gula*, cada uno con 3 conexiones (Fig. 24). En cuanto al índice de grado por temporadas, se observó un total de 40 conexiones siendo la temporada de secas la que obtuvo un mayor número de conexiones (24).

Por su parte el índice de cercanía mostró que el crustáceo *Portunus gibbesii* (0.0011) presentó la distancia más corta respecto a las categorías del depredador.

Sin embargo, los peces volvieron a tener un papel importante dentro de la red, debido a que, las especies *Orthopristis chrysoptera* (0.0010) y *Lutjanus synagris*(0.0010) también presentaron una distancia corta hacia los nodos de los grupos funcionales de *R. terraenovae*. Mientras que entre las temporadas las especies *Brevoortia gunteri* (0.0010), *Bairdiella ronchus* (0.0011) y *Eucinostomus gula* (0.0011) fueron las de distancia más corta entre un nodo y otro.

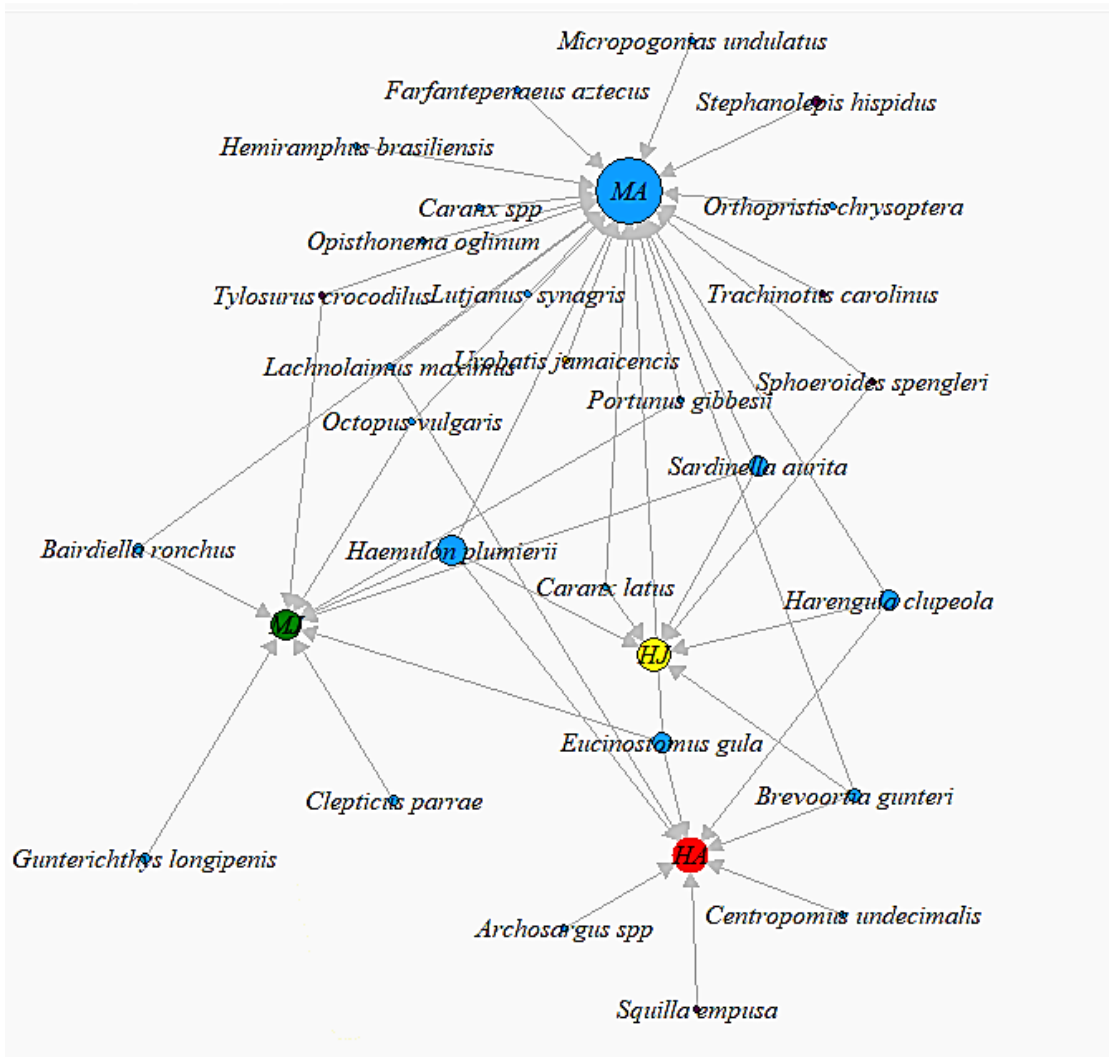


Figura 24. Esquema de la red trófica de *R. terraenovae* respecto al índice de grado nodal.

Índice de grado y cercanía para *S. tiburo*

Respecto a los valores de grado de las especies funcionales, se observó que los crustáceos tuvieron un total de 34 conexiones con los 4 grupos de depredadores. Lo cual coloca al grupo de los crustáceos como el más conectado dentro de la red. Por su parte, los nodos con mayor grado nodal fueron los crustáceos *Portunus spinimanus* y *Esquilla empusa* con 4 conexiones, seguido de *Callinectes sapidus*, *P. gibbesii*, *Penaeus duorarum*, *Callinectes rathbunae*, *Calappa flamea* y el cefalópodo *Octopus maya* cada uno con 3 conexiones (Fig. 25) En cuanto al índice de grado por temporadas se obtuvo un total de 29 conexiones siendo la temporada de nortes la que obtuvo un mayor número de conexiones (12), donde los crustáceos *P. gibbesii*, *P. spinimanus* y *C. sapidus* fueron las especies con mayor grado nodal con 3 conexiones cada uno.

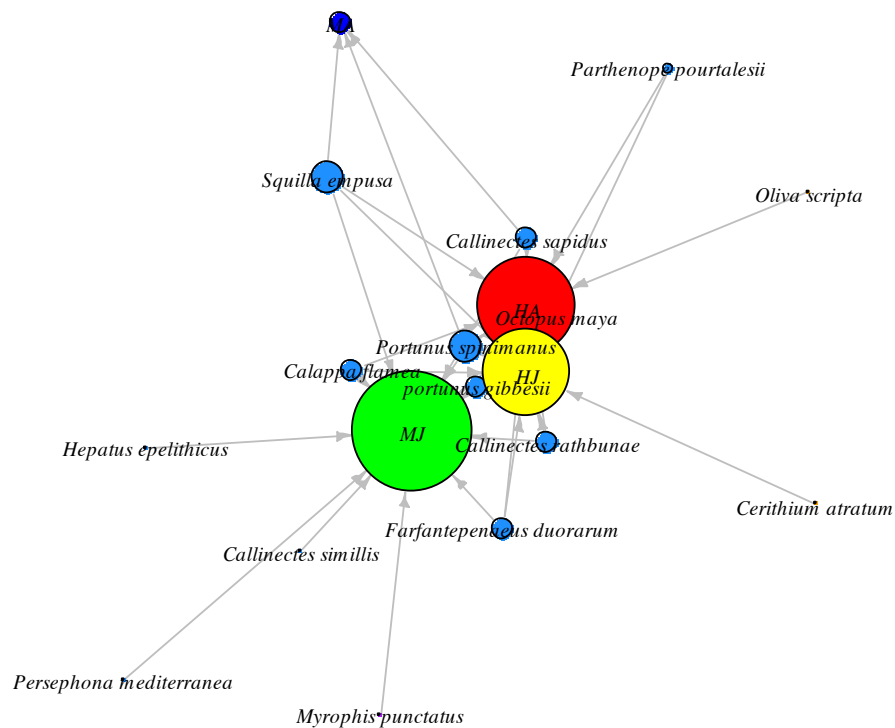


Figura 25. Esquema de la red trófica de *S. tiburo* respecto al índice de grado nodal.

El índice de cercanía mostró que el crustáceo *Squilla empusa* presentó la distancia más corta para llegar a un nodo (0.0036). Sin embargo, las especies *Calappa flamea* (0.0030), *Penaeus duorarum* (0.0032), *Callinectes simillis* (0.0027) volvieron a aparecer como especies claves dentro de la red, ya que presentaron mayor cercanía respecto a los otros nodos de los grupos funcionales de *S. tiburo*. Finalmente, de acuerdo al índice de cercanía por temporadas, las especies *Portunus gibbesii* (0.0014), *P. spinimanus* (0.0016) y *C. sapidus* (0.0021) presentaron mayor cercanía en las tres temporadas.

Contribución de las presas al depredador

Modelos de mezcla para *S. tiburo*

Con la finalidad de conocer la contribución relativa de las presas al depredador se realizaron modelos de mezcla por especie. Para *S. tiburo* se observó que el cefalópodo *Octopus maya* contribuyó con un 56%, seguido del crustáceo *Callinectes sapidus* con un 38% y finalmente, el camarón *Penaeus duorarum* junto con jaibas de la familia Portunidae aportaron un 2% cada uno (Fig. 26).

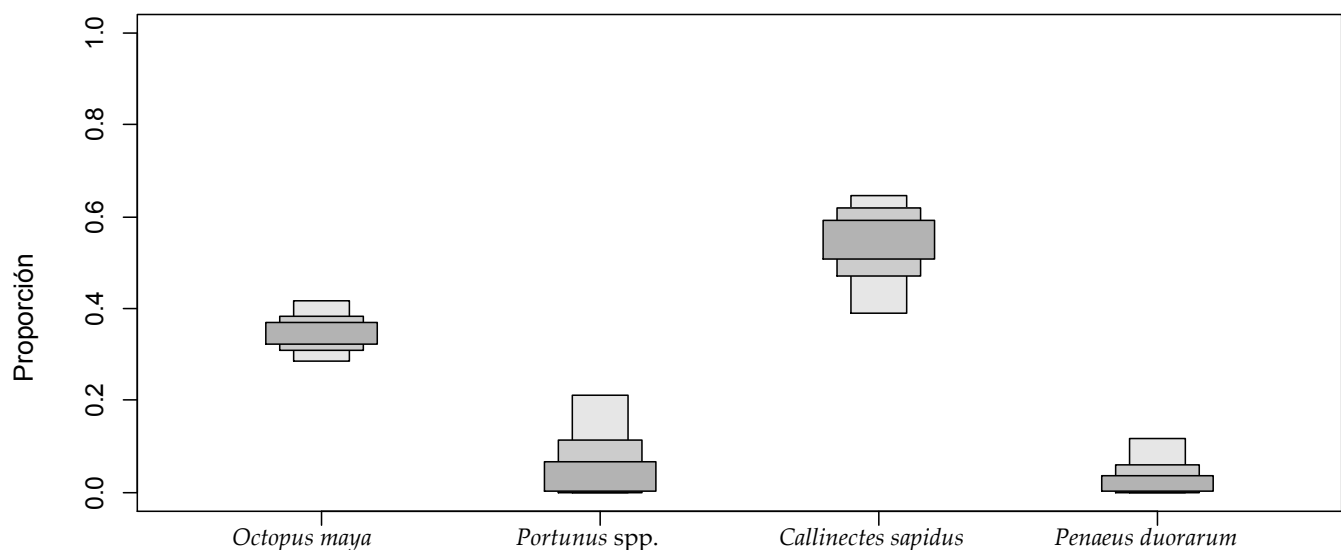


Figura 26. Porcentaje de la contribución relativa de las presas a la dieta de *S. tiburo* en el litoral de Campeche.

Modelo de mezcla para *R. terraenovae*

En cuanto a *R. terraenovae* se observó que los peces de la familia Clupeidae fueron los que contribuyeron un 30% a la dieta, seguido de *Harengula* spp. con un 28%, mientras que *Haemulon plumierii* un 27% y finalmente, el pez *Eucinostomus gula* un 14% (Fig. 27).

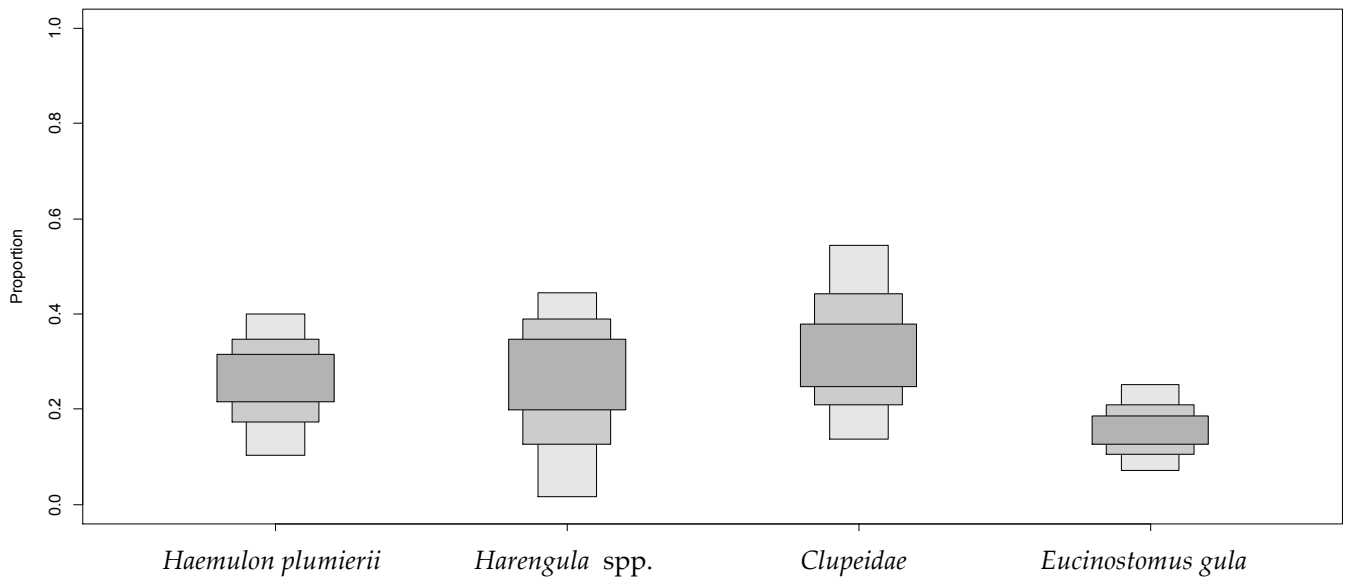


Figura 27. Porcentaje de la contribución relativa de las presas a la dieta de *R. terraenovae* en el litoral de Campeche.

DISCUSIÓN

Abundancia y estructura de tallas de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

En cuanto a la abundancia y estructura de tallas, *R. terraenovae* presentó un gran número de organismos adultos en la temporada de secas (febrero-mayo), lo cual coincide con lo reportado por Martínez-Cruz *et al.* (2016), al encontrar tallas similares en los meses de abril y mayo. Por otra parte, García-Álvarez (2014), encontró una mayor cantidad de organismos juveniles para la misma zona; mientras que Gelsleichter *et al.* (1999), Parsons & Hoffmayer (2005), Bethea & Carlson (2006), reportaron organismos juveniles en el noroeste del Atlántico. Sin embargo, Márquez-Farias *et al.* (1998) y Dorantes-Hernández (2016) reportan un gran número de adultos pero en diferente temporada (lluvias), ellos atribuyen esta abundancia a una migración otoñal a las costas de Campeche. Otra posible explicación para las altas abundancias en estos meses sería por estrategia reproductiva, ya que se conoce que en los meses siguientes (junio-julio) *R. terraenovae* llega a las costas de Campeche a expulsar a sus neonatos.

A diferencia de *R. terraenovae*, *S. tiburo* presentó un gran número de organismos juveniles en las temporadas de nortes y lluvias. El presente resultado coincide con los autores Márquez-Farias *et al.* 1998; García-Álvarez, 2014; Rodríguez-Contreras, 2017 & Dorantes-Hernández, 2016 quienes reportaron que existe una gran cantidad de juveniles en los meses de agosto y septiembre. Castillo-Géniz *et al.* (1998), mencionan que *S. tiburo* se mantiene durante todo el año en las costas de Campeche por lo que esta especie podría presentar una fidelidad al sitio. Por otra parte, Holland *et al.* (1993), mencionan que la fidelidad al sitio es común en los tiburones, especialmente en áreas de reproducción y alimentación como lo son las lagunas costeras, por lo que las costas de Campeche, podrían ser una importante zona de crianza, no sólo para los tiburones, sino también para varias especies de teleósteos de la familia Carangidae y Sciaenidae (Uribe, 1993).

Porcentaje de llenado y estado de digestión de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

Porcentaje de llenado

Una de las limitantes al realizar estudios de ecología trófica con análisis de contenido de estomacal, es el alto número de estómagos vacíos; en el presente estudio *R. terraenovae* presento un alto número de estómagos vacíos. Esto ha sido reportado por algunos autores como Viana-Morayta (2016) y García-Alvares (2014), quienes determinaron los hábitos alimenticios de *R. terraenovae* en las costas de Campeche. Sin embargo, Cortes *et al.* (1996) reportan para la bahía de Tampa y Puerto Charlotte en EUA un alto número de alto número de estómagos llenos. El alto número de estómagos vacíos se ha observado en otros tiburones del mismo género, un ejemplo de ello es el estudio realizado por Conde-Moreno (2009) quien reportó para el Golfo de Tehuantepec un alto número de estómagos vacíos en *Rhizoprionodon longurio*. El alto número de estómagos vacíos puede estar relacionado a diferentes variables, la primera de ellas es el tiempo de captura, se ha reportado que los tiburones al permanecer mucho tiempo en las artes de pesca, estos tienden a regurgitar el alimento debido a un alto grado de estrés (Hernández-Aguilar, 2008). Otra variable son los tipos de arte de pesca utilizados, en México, la pesca de tiburón se lleva a cabo por lo general con dos artes de pesca: la cimbra (línea de 1km con anzuelos) y red de enmalle (luz de malla de 10 cm). Cortés (1997) señala que el uso de palangres ocasiona un alto número de estómagos vacíos debido al alto estrés que le proporciona al organismo, por lo que Cabrera-Chávez (2003) menciona que el mejor equipo de pesca para capturar tiburones para estudios de ecología trófica son las redes de enmalle, ya que los tiburones no se ven atraídos por la carnada, como sucede con los palangres, los cuales atraen a los tiburones con estómagos vacíos. Sin embargo, a pesar de que en el estado de Campeche se utiliza red de enmalle (Pérez-Jiménez y Méndez-Loeza, 2015), el alto número de estómagos sigue permaneciendo, por lo que, la gran cantidad de estómagos sin alimento, podría estar condicionado a causas ajenas al arte de pesca. Una explicación podría ser la migración de los adultos hacia la parte oceánica, se tiene por entendido que los adultos de *R. terraenovae* se alimentan en la parte costera y migran hacia aguas

más oceánicas, lo cual podría indicar que los organismos al hacer la migración hacia la parte costera al momento de alimentarse estos son capturados por la flota pesquera.

Por otra parte, *S. tiburo* presentó un alto número de estómagos con contenido estomacal, lo cual coincide con Cortés *et al.* 1996 y Parsons (1987) quienes mencionan que el alto número de estómagos con contenido estomacal podría estar atribuido al arte de pesca. Otros estudios como los de Rodríguez-Contreras (2016) y García-Álvarez (2014) reportan el mismo comportamiento para la zona de Campeche. Otra respuesta, al alto número de estómagos con contenido estomacal, podría deberse a aspectos morfológicos del organismo, como el tamaño de los arcos branquiales, una posible hipótesis es que debido a que *S. tiburo* tiene arcos branquiales pequeños este al ser capturado en la red de enmalle sufra pronto de asfixia y no llegue a regurgitar el alimento (Cortés *et al.* 1996 y Cabrera-Chávez 2003).

Estados de digestión

Ovchivnikov (1970), menciona que el porcentaje de llenado de los estómagos y el estado de digestión de las presas se encuentra relacionado con la hora en la que los peces se alimentan. Con lo que respecta a *R. terraenovae* y *S. tiburo*, ambas especies presentaron estados de digestión similares (2 y 3). Esto coincide con lo reportado por Viana-Morayta (2016) en las costas de Campeche quien encontró diferentes estados de digestión en las presas de *R. terraenovae* y por Cortes (1996) en el noroeste del Golfo de México quien observó los mismos resultados en *S. tiburo*. Lo anterior resulta importante mencionarlo ya que para hablar de actividad trófica a través del estado de digestión, es necesario considerar aspectos como el tipo de especies presa, por lo que Flores-Martínez *et al.* (2016) recomiendan tomar en consideración el grado de digestión de un mismo grupo trófico del cual se conozca las tasas de evacuación (e.g. cefalópodos = 10hrs, Crustáceos =24 y Peces = 48hrs) (Olson & Boggs, 1986).

Por otra parte, el haber encontrado presas en diferentes estados de digestión, es indicativo que *R. terraenovae* y *S. tiburo* se están alimentando de manera continua a lo largo del día sin presentar una preferencia por alimentarse en una hora determinada, lo cual coincide con lo reportado en trabajos previos para cada especie (Viana-Morayta, 2016; García-Alvares, 2014 & Cortes, 1996). Otro factor por el cual se encontraron diferentes estados de digestión es debido a que ambos tiburones presentan una tasa de digestión lenta en relación a otras especies de tiburones Cortés & Gruber (1990), Cortes (1996), algunos autores como Cabrera (2000) menciona que en este tiempo el tiburón deja de alimentarse hasta que el estado digestión de sus presas haya sido parcial o totalmente terminada.

Relación C:N

En cuanto a la relación C:N, Román-Reyes, 2005, menciona que son pocos los estudios que evalúan dicha relación. Esto es importante ya que una extracción insuficiente de urea (^{14}N) puede afectar significativamente los valores isotópicos, ocasionando conclusiones erróneas al estimar el nivel trófico (Post, 2002). La relación C:N registrada en el presente estudio estuvo en su mayoría (54) por debajo del valor teórico de proteína pura (2.5), este resultado coincide con lo reportado por Dorantes-Hernández (2016), quien encontró un alto número de músculos enriquecidos de ^{14}N en *R. terraenovae* y *S. tiburo* en las costas de Campeche, así como un incremento de $\delta^{15}\text{N}$ de 0.21‰ al momento de realizar la corrección. Otros autores como Carlisle *et al.* (2016) reportan un incremento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de 0.5 a 1.1‰ en seis especies de tiburón. Sin embargo, algunos investigadores como Newsome (2007) menciona que diferencias menores a 1‰ no son biológicamente significativas. Aun así, el enriquecimiento de ^{14}N puede explicarse por diferentes razones, una de ellas es que a diferencia de la mayoría de las especies acuáticas, los elasmobranchios adoptan un mecanismo único de osmorregulación, el cual, les permite mantener un equilibrio osmótico. Este equilibrio se debe a que mantienen óxido de trimetilamina (TMAO, $\text{C}_3\text{H}_9\text{NO}$) y urea ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$) en sus tejidos (Fisk *et al.*, 2002; Olson, 1999). Hobson & Wassenaar

(1997), mencionan que estos cambios isotópicos podrían estar relacionados a procesos físicos como los cambios de salinidad, ya que un cambio de salinidad obliga al organismo a osmorregular de manera más intensa, lo que genera una mayor cantidad de desecho nitrogenado (urea). Por lo que se recomienda a que en futuros trabajos, se realice una extracción de urea o la aplicación del modelo de corrección que se generó en la presente investigación.

Espectro y traslapo trófico de *R. terraenovae* por sexos y estadios de madurez.

La dieta de machos estuvo compuesta principalmente por peces de la familia Haemulidae; mientras que las hembras por peces de la familia Clupeidae. Esto ha sido observado por Viana-Morayta (2016) & García-Álvarez (2014) para la misma especie en la misma zona. Algunos autores como Klimley 1987; Cortés & Gruber 1990; Ellis, 2003 & Bethea *et al.*, 2006 reportan que los tiburones presentan un cambio en el espectro trófico entre sexos y que estas diferencias pueden estar asociadas a la distribución espacial de sus presas, así como por comportamientos reproductivos. Un ejemplo de ello es lo presentado en este trabajo donde existe una segregación espacial entre machos y hembras; esto se debe principalmente a que los machos se encuentran en la parte demersal; mientras que las hembras cercanas a la costa, estos cambios de hábitat podría atribuirse a que las hembras buscan sitios adecuados alejados de la presencia de machos para expulsar a sus crías, debido a que las crías son presas principales de otros tiburones Springer (1967).

Se pudo observar en los adultos y juveniles de *R. terraenovae*, ya que los adultos se encuentran alimentándose de peces de mayor tamaño como lo son los peces de la familia Haemulidae; mientras que los juveniles de presas más pequeñas como los peces de la familia Clupeidae. Por otra parte, Bethea *et al.* 2006 mencionan que *R. terraenovae* tiende a desplazarse hacia zonas alejadas de la costa a ingerir presas de mayor tamaño y movilidad con el incremento de su talla;

mientras que los juveniles se encuentran en zonas más productivas como lo son las zonas costeras. Reduciendo la competencia intraespecífica mediante patrones de segregación espacial (Wourms, 1977).

Por otra parte, los resultados indicaron que *R. terraenovae* está haciendo uso de áreas y presas diferentes al momento de alimentarse, por lo que el traslapo a nivel intraespecífico fue bajo, indicando que *R. terraenovae* no compite por los recursos alimenticios. Sin embargo, el bajo traslapo se debe principalmente a la distribución espacial de las presas de las cuales se está alimentando, ya que en el presente estudio se observó que los machos y adultos consumieron principalmente peces demersales como lo fue el pez *Haemulon plumieri*; mientras que las hembras y juveniles peces de hábitos costeros como *Harengula clupei*, coincidiendo con Parsons y Hoffmayer (2005) quienes mencionan que *R. terraenovae* es una especie que presenta segregaciones.

Espectro y traslapo trófico de *S. tiburo* por sexos y estadios de madurez

En cuanto al espectro trófico de *S. tiburo* este estuvo compuesto principalmente por crustáceos y cefalópodos. Cortés *et al.* 1996, mencionan que es común que *S. tiburo* se alimente de crustáceos y cefalópodos, así como de peces asociados al bentos. Por otra parte, Rodríguez-Contreras (2017) reporta la misma conducta para la misma especie y zona, por lo que estos cambios en los componentes alimenticios podrían indicar una posible segregación trófica. Sin embargo, esta conducta no solo es exclusiva de *S. tiburo*, debido a que se ha observado en especies como *S. lewini* quienes presentan segregaciones como una estrategia de alimentación para evitar competir por los recursos. Wetherbee *et al.* (1990) mencionan que la segregación se debe a diferentes factores como: la utilización del espacio, estadios de desarrollo (ontogenia) y el tamaño de las presas que consumen, esto concuerda con lo encontrado en el presente estudio ya que se observó que los adultos de *S. tiburo* se alimentaron de presas más grandes y rápidas como lo es el cefalópodo *Octopus maya*, esto podría estar atribuido a requerimientos energéticos, mientras que los juveniles al tener una menor

capacidad de nado se alimentan de presas como lo son los crustáceos los cuales son presas menos rápidas y fáciles de capturar. Por otra parte, el alto número de cefalópodos y crustáceos dentro de la dieta de *S. tiburo* denota que existe una mayor presencia de estos recursos en esta zona, lo que indica que esta especie se alimenta según la disposición de las especies dada a la región geográfica donde se encuentre.

Galván-Magaña *et al.* (1989) mencionan que algunas especies que habitan en la misma zona pueden alimentarse de las presas disponibles, esto concuerda con lo reportado en el presente estudio donde se observó un traslapo intermedio a nivel intraespecífico en *S. tiburo*, quien tiende a consumir especies abundantes y disponibles, como es el caso del crustáceo *Portunus gibbesii* y del cefalópodo *Octopus maya* los cuales se distribuyen en sur del Golfo de México (Ruiz *et al.* 2013), reduciendo así la competencia entre sexos como por estados ontogénicos.

Espectro y traslapo trófico de *R. terraenovae* y *S. tiburo* por temporadas

De acuerdo a Stillwell & Kohler, 1982 & Cortes, 1996 los tiburones presentan cambios en sus componentes tróficos a escalas temporales. Para el caso de *R. terraenovae* y *S. tiburo* los cambios en los componentes tróficos entre temporadas estuvieron influenciados por factores como la abundancia de las especies presa en la zona, así como por estrategias reproductivas de las mismas.

Estos cambios en los componentes tróficos provocó que existiera un bajo traslapo entre temporadas. En el caso de *R. terraenovae*, se alimentó principalmente del pez *H. plumierii* en las temporadas de lluvias y secas; mientras que en nortes del pez *H. clupeola*. Respecto al alto consumo de *H. clupeola* en la temporada nortes este podría estar atribuido a la alta abundancia de esta especie, la cual está adjudicada a aspectos reproductivos; mientras que la ausencia de *H. plumierii* en esta temporada está dada a un descenso en la temperatura superficial del mar. Esto coincide con el trabajo realizado por la (NOAA), 1983 quien menciona que *H.*

plumierii es sensible a los cambios de temperatura, mientras que Viana- Morayta (2017) menciona que el agua superficial del mar en las costas de Campeche desciende 2 °C en la temporada de nortes, mientras que en las temporadas de secas y lluvias la temperatura oscila entre los 28 °C siendo la temperatura óptima para *H. plumierii*.

Por otra parte, *S. tiburo* se alimentó principalmente del crustáceo *P. spinimanus* en nortes, en lluvias del cefalópodo *O. maya* y de *P. gibbesii* en épocas de secas. El alto consumo *P. spinimanus* y *P. gibbesii* en las temporadas de nortes y secas, puede estar atribuido a una alta abundancia y riqueza de crustáceos de la familia *Portunidae*, los cuales están reportados para esta zona (Ruiz *et al.*, 2013); mientras que la alta abundancia del cefalópodo *O. maya* podría estar sujeto a su época reproductiva la cual se lleva a cabo en los meses de diciembre-julio (INAPESCA, 2007). Finalmente, el alto consumo de crustáceos y cefalópodos presentes en la zona, sugiere que *S. tiburo* es una especie oportunista, maximizando su consumo de alimento con un gasto mínimo de energía (Wetherbee *et al.*, 1990).

Espectro y traslapo trófico de *R. terraenovae* y *S. tiburo*

En cuanto a los componentes tróficos *R. terraenovae*, se alimentó principalmente de peces. Caso contrario al de *S. tiburo*, donde la dieta estuvo constituida por crustáceos, esto coincide con algunos estudios en el Golfo de México los cuales mencionan que la dieta de *R. terraenovae* se basa principalmente en peces, considerando a *R. terraenovae* como un depredador ictiófago (Barry, 2002; Hoffmayer & Parsons, 2003; Drymon *et al.* 2012 & Higgs *et al.* 2013). Mientras que García-Alvares, 2014; Harrington *et al.*, 2016 & Lessa & Almeida, 1998 clasifican a *S. tiburo* como un depredador carcinofago. Estos cambios en los componentes tróficos podrían estar atribuidos a aspectos morfológicos de ambas especies, como el tamaño de la boca, cambio en el uso del hábitat, así como por migraciones en la columna de agua. Estas diferencias en las dietas dieron como resultado un bajo traslapo entre ambas especies. Krebs (1985), menciona que en

poblaciones naturales es muy común observar competencia entre dos especies semejantes, una de ellas se habitúa a alimentos diferentes y modo de vida específicos, con lo que tiene ventaja sobre su competidor. Estos cambios en la dieta a nivel interespecífico han sido observados en otros estudios (Maya-Meneses, 2011; Flores-Martínez *et al.*, 2016; López *et al.* 2012; García-Alvares, 2014, Kizka *et al.* 2014 & Harrington *et al.*, 2016) los cuales mencionan que las especies de tiburones tienden a consumir diferentes especies presas en diferentes áreas para evitar una competencia. Mismo comportamiento que se observó en el presente estudio donde *R. terraenovae* se encuentra consumiendo presas más demersales; mientras que *S. tiburo* especies más costeras dando como resultado una baja competencia por el recurso, lo cual resulta relevante en cuanto al conocimiento del papel trófico que está cumpliendo cada especie en las costas de Campeche, ya que a partir del conocimiento de estas interacciones se ha llegado a conceptos de manejo en los cuales se admite la necesidad de conocer no sólo una especie sino la mayoría o la totalidad de las mismas (Jordán *et al.*, 2006) para modelar respuestas más ajustadas a las dinámicas de cada sistema estudiado.

Nivel y amplitud trófica de *R. terraenovae* y *S. tiburo*.

En el presente trabajo, ambas especies obtuvieron valores de nivel trófico similares ($NT_{R.terraenovae} = 4.0$; $NT_{S.tiburo} = 3.9$), esto coincide con lo reportado por Cortés (1999) el cual cataloga a *R. terraenovae* con un $NT = 4.0$ y a *S. tiburo* con un $NT = 3.2$. Sin embargo, esta diferencia de nivel trófico de *R. terraenovae* respecto a *S. tiburo* podría estar atribuido al consumo de distintos tipos de presa como lo son los cefalópodos y crustáceos (Aguilar-Castro, 2005; Torres-Rojas, 2006; Flores-Martínez *et al.*, 2016).

Torres-Rojas (2011) menciona que el nivel trófico de una especie nos proporciona información acerca del papel que desempeña en la comunidad. En el presente estudio, *R. terraenovae* se ha catalogado como un consumidor terciario; mientras que *S. tiburo* un consumidor secundario, por lo que el papel que desempeñan dentro el ecosistema es diferente, en el caso de *R. terraenovae* tiene una afinidad

a peces de hábitos demersales; mientras que *S. tiburo* a presas de hábitos bentónicos.

Bornatowski *et al.* 2014 mencionan que la exclusión de depredadores locales en este caso *R. terraenovae* y *S. tiburo* podría influir considerablemente en poblaciones de especies coexistentes a través de efectos directos e indirectos en la red trófica. Un claro ejemplo de lo antes mencionado, fue el estudio realizado en Australia por Griffin *et al.* 2008 donde hubo una sobre pesca del tiburón tigre *Galeocerdo cuvier*, el cual regulaba las comunidades de tortugas y manatíes, los cuales se alimentaban principalmente de algas, cuando el tiburón fue excluido los manatíes aumentaron y modificaron la estructura de los pastos.

Sin embargo, a pesar de la importancia de los depredadores tope dentro de las cadenas alimenticias, es muy arriesgado catalogar a *S. tiburo* como depredador tope en las costas de Campeche, ya que este tiburón podría ser consumido por otras especies presentes en la zona, como lo es *Carcharhinus falciformis* quien presenta un nivel trófico mayor al de *S. tiburo*.

La amplitud del nicho trófico podría ser un indicador de la abundancia de las presas en el ecosistema (Colwell & Futuyma, 1971). Al respecto, *R. terraenovae* y *S. tiburo* fueron considerados como depredadores especialistas a nivel intraespecífico como entre temporadas. Coincidiendo por lo reportado por Drymon *et al.* 2012 & Higgs *et al.* 2013, para *R. terraenovae* en la parte norte del Golfo de México y en el sur por Viana-Morayta, 2016; mientras que para *S. tiburo* por Cortes *et al.*, 1996; García-Álvarez, 2014; Harrington *et al.* 2016 & Rodríguez-Contreras, 2017.

Los valores bajos de amplitud podría atribuirse a la selectividad de las presas, por ejemplo, en el presente estudio se observó que *R. terraenovae* se alimenta de una alta cantidad de *Haemulon plumierii*, mientras que *S. tiburo* de *Portunus gibbesii*. Es común observar que especies del género *Sphyrna* tengan preferencias por crustáceos (Parsons, 1987; Lessa & Almeida, 1998, Bush, 2003; Torres-Rojas,

2006; Avendaño-Alvares *et al.* 2013; Viana-Morayta, 2016; Dorantes-Hernández, 2016 & Rodríguez-Contreras, 2017). Así mismo es común observar que especies del género *Rhizoprionodon* se alimente de peces (Barry, 1996; Gelsleichter *et al.* 1999; Alatorre, 2003, Alderete-Macal, 2007; Muratalla-Torres, 2008; Drymon *et al.* 2012, Higgs *et al.* 2013, García-Álvarez, 2014; Harrington *et al.*, 2016 & Rodríguez-Contreras, 2017).

Dicho lo anterior, Sutherland *et al.* 2013, cuestionan si los rasgos (morfología) de las especies podrían influenciar en la contribución de los componentes tróficos hacia el depredador. A lo que García-Álvarez (2014) menciona que *S. tiburo* cuenta con características morfológicas las cuales le permiten que se especialice en el consumo de crustáceos. De acuerdo a Wilga & Mota (2006), *S. tiburo* cuenta con una mandíbula modificada que aun después de estar cerrada sigue triturando; esta característica distingue a esta especie del resto de los elasmobranchios.

En el caso de *R. terraenovae* su preferencia hacia peces especialmente a *Haemulon plumierii* podría atribuirse más a la alta abundancia de esta especie en la zona, que a una característica morfológica, esta conducta ya ha sido reportada por Bethea *et al.*, 2006, donde clasifico a *R. terraenovae* como un depredador oportunista debido a que su dieta variaba dependiendo su estado ontogénico.

Análisis topológico

En cuanto al análisis topológico, se pudo observar las interacciones que mantienen ambos depredadores con las especies presas, para el caso de *R. terraenovae* fueron los machos adultos los que mantuvieron una fuerte interacción con las especies *Haemulon plumierii* y *Portunus gibbesii* en sus diferentes estados ontogénicos, así como en las temporadas. Estos resultados sugieren que los machos ejercen una presión directa sobre estas especies, por lo que la pérdida de estas especies podría ser muy sensible para la red trófica, afectando el comportamiento de los machos adultos como la migración hacia zonas más oceánicas en busca de alimento, así como la depredación hacia otros niveles

tróficos. Por otra parte, la alta depredación de *R. terraenovae* sobre *Haemulon plumierii* y *Portunus gibbesii*, podría indicar que *R. terraenovae* está haciendo uso de diferentes tipos de hábitats (bentónico-demersal).

Navia *et al.*, 2011, mencionan que los depredadores bentónicos basan su dieta especialmente en especies de peces pequeños e invertebrados que forman parte de la epifauna e infauna del bentos, esto coincide con lo observado en el presente estudio donde *S. tiburo*, específicamente los machos juveniles, tuvieron una mayor interacción con las especies *P. spinimanus* y *Squilla empusa* las cuales son especies de hábitos bentónicos. Por otra parte, Ramírez-Aburto *et al.* 2010, mencionan que la red trófica es la representación gráfica de como un organismo se comporta dentro de un ecosistema en espacio y tiempo determinado, dicho lo anterior podemos sugerir que *S. tiburo* permanece alimentándose en la zonas del bentos, principalmente en la época de nortes donde tuvo una mayor interacción con sus especies presas. Finalmente, en términos de relaciones tróficas se puede mencionar que ambos crustáceos (*P. spinimanus* y *Esquilla empusa*) juegan un papel importante en el flujo de energía, así como una importante presencia de biomasa dentro el ecosistema estudiado.

Modelo de mezcla

De acuerdo al modelo de mezcla, los cefalópodos y crustáceos contribuyeron en gran parte a la dieta de *S. tiburo* en sus diferentes etapas ontogénicas así como por sexos y temporadas. Sin embargo, a diferencia de lo encontrado en los contenidos estomacales, el modelo de mezcla sugiere que *S. tiburo* se está alimentando principalmente de *Callinectes sapidus* el cual contribuyo a la dieta un 52%, seguido de *Octopus maya*, esta diferencia podría deberse a diferentes factores, uno de ellos es la ventana de tiempo que ofrece los contenidos estomacales la cual es muy corta (días-horas) por lo que no podemos identificar las presas que están siendo asimiladas por el depredador, Por ello, es importante la aplicación de técnicas complementarias como lo son el análisis de isotopos

estables Loo-Andrade (2013) & Kim *et al.* (2011). Otra explicación es que las presas no pueden ser identificadas hasta el mínimo taxón debido al estado de digestión en que se encuentran por lo que no podemos estar seguros que especies asimilando el depredador y finalmente, el tamaño de la presa ya que una presa de mayor tamaño contribuye en mayor biomasa al depredador, tal como se presentó en este trabajo, donde *C. sapidus* mostraba un mayor tamaño en comparación a las presas encontradas en los contenidos estomacales. Por otra parte, nuestros resultados soportan el hecho que *S. tiburo* se encuentra durante todo el año cerca de la zona costera durante toda su ontogenia, lo cual nos permite tener una mejor comprensión del uso del hábitat de este depredador, así como la importancia de estas zonas como una posible zona de crianza o residencia (García-Álvarez, 2014; Viana-Morayta, 2016).

CONCLUSIONES

- De acuerdo al espectro trófico, *R. terraenovae* se alimenta principalmente de *Haemulon plumierii*; mientras que *S. tiburo* consume a *Portunus gibbesii*.
- De acuerdo a los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ *R. terraenovae* y *S. tiburo* se encuentran cercanos a la costa y alimentándose de presas de niveles tróficos similares.
- Existió un bajo traslapo entre *R. terraenovae* y *S. tiburo* por lo que ambas especies juegan un papel particular en las costas de Campeche.
- En cuanto al nivel trófico terciarios *R. terraenovae* y *S. tiburo* fueron considerados como depredadores terciarios.
- *R. terraenovae* y *S. tiburo* fueron considerados depredadores oportunistas.

BIBLIOGRAFÍA

Abrantes, K. & A. Barnett. 2011. Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 442, 133–148. doi:10.3354/meps09395.

Adams T.S. & Sterner R. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level N¹⁵ enrichment. Lim. Ocea. 45(3), 601-607.

Aguilar-Castro, N. A. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el golfo de California. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN.113 pp.

Alatorre-Ramírez V.G., Galván-Magaña F. & Torres-Rojas Y.E. 2013. Trophic habitat of the Pacific Sharpnose shark, *Rhizoprionodon longurio*, in the Mexican Pacific. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, page 1 of 8. # Marine Biological Association of the United Kingdom. doi:10.1017/S0025315413000957.

Alderete-Macal M.J. 2007. Hábitos alimenticios del tiburón horma *Rhizoprionodon longurio* (Jordán y Gilbert, 1882) en salina cruz, Oaxaca. Tesis de licenciatura. UABCS. 68 pp.

Avendaño-Alvarez J.O., Pérez-España H., Salas-Monreal D. & García-Rodríguez E. 2013. Captures and Diet of Three Sharks Species in the Veracruz Reef System. Open Journal of Marine Science, 3, 66-73.

Barry K.P 2002. Feeding habits of blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, and Atlantic Sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae*, in Louisiana coastal waters. Tesis de maestría. B.S., University of South Alabama.

Baum, J.K. & B. Worm. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic.

predator abundances. *J. Anim. Ecol.*, 78: 699-714

Bearhop S.; Adams C.E.; Waldron S.; Fuller R. A. & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73:1007-1012

Benedek Z., F. Jordán & A. Báldi. 2007. Topological keystone species complexes in ecological interaction networks. *Community Ecology* 8(1), 1-7 pp.

Bethea, D. M., Hale, L., Carlson, J. K., Cortés, E., Manire, C. A. & Gelsleichter. 2007. Geographic and ontogenetic variation in the diet and daily ration of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from eastern Gulf of Mexico. *Mar Biol.*, 152: 1009-1020

Bethea, D., Carlson, J.K., Buckel, J.A., & Satterwhite, M. 2006. Ontogenetic and site related trends in the diet of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* from the northeast Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 78(2): 287-307.

Borgatti S.P. & P.C. Foster. 2003. The network paradigm in organizational research: A review and typology. *Journal of management* vol. 29 (6) 991 pp.

Bornatowski H., Navia A.F., Renno-Braga R. Vinicius A. & Maia-Correa M.F. 2014. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science*. 71 (7), 1586–1592. doi:10.1093/icesjms/fsu025.

Brown S.C., Bizarro J.J., Cailliet G.M., Ebert D.A. 2012. Breaking with tradition: redefining with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert, 1896). *Environ. Biol. Fish.* 95. 3-20.

Bush, A. 2002. Diet and diet feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kane 'Ohe bay, O' ahu Hawaii. Chapter 2 doctoral dissertation.

Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, & J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bio. Science* 35: 634-639.

Carta Nacional Pesquera. 2000. Diario Oficial de la Federación. 28 de agosto del 2000. Tomo DLXIII. No. 20.

Castillo-Géniz, J. L. 1998. "Diagnóstico de la pescadería en México", documento del programa tiburón.

Castillo-Géniz, J.L. 2001. Aspectos biológicos-pesqueros de los tiburones que habitan las aguas del Golfo de México. Tesis de Maestría.

Cabrera Ch-C, A. A. 2003. Hábitos alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron. 1939) en la costa de Baja California Sur. Tesis de Maestría CICIMAR-IPN. 110 pp.

Carlisle AB, Goldman KJ, Litvin SY, Madigan DJ and others (2015) Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark. *Proc R Soc B* 282: 20141446.

Carrier, J.C., Pratt, H.L. Jr, & Castro, J.I. 2004. Reproductive biology of elasmobranchs. In: Carrier J.C., Musick J.A., Heithaus M.R. (eds) *Biology of sharks and their relatives*, Vol. 10. *CRC Press, Boca Raton*, FL, p 269–286.

Castillo G. 1992. Diagnóstico de la pesquería de tiburón en México. INP, Secretaría de pesca, México, 298 pp.

Castillo-Géniz, J.L., Márquez, J.F., Rodríguez de la Cruz, C., Cortes, E., & Cid del Prado, A. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Marine and Freshwater Research*. 49: 611-620.

Christensen V. & Pauly D. 1992. ECOPATH II. A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61:169–185.

Churchill D., Heithaus R., Grubbs D. 2015. Effects of lipid and urea extraction on $\delta^{15}N$ values of deep-sea sharks and hagfish: Can mathematical correction factors be generated Deep Sea Research Part II: *Topical Studies in Oceanography* 115: 103-108.

Clarke, K.R.; Warwick, R.M. 2001. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd Edition. PRIMER-E: Plymouth.

Colwell, R. K.; Futuyma, D. J., 1971: On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567–576.

Colwell, R.K. 2006. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL<Purl.Oclc.Org/Estimates>

Compagno, J.L.V., 1984. FAO species catalogue. Vol. 4, shark of the world an annotated and illustrated catalogue of shark species know to date. Parts 1 and 2. *FAO fish*. Synop (125) 4 (1 and 2), 655 pp.

Conde-Moreno M. 2009. Ecología trófica del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882), en dos áreas del pacífico mexicano. Tesis de Maestría. 94 pp.

Cortes & Gruber, S.H. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of Young lemon sharks *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia*. 204-218.

Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes Can. *J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 726-738.

Cortés E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ices jou. mar. sci.* 56: 707-717.

Cortés, E., C.A. Manire, & R.E. Hueter. 1996. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the Bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. *Bulletin of Marine Science* 58:353—367.

Dorantes-Hernández, J.M. 2016. Uso de hábitat de los cazones *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo* en el litoral de Campeche: aplicación de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. UAM. 49 pp.

Drymon M. J., Powers S. P., Carmichael R. H. 2011. Trophic plasticity in the Atlantic Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from the north central Gulf Mexico. *Inviron Biol. Fish.* DOI 10.1007/s 1064.

Ellis, J.K. 2003. Diet of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Chesapeake Bay and adjacent waters. Tesis. The College of William and Mary, Williamsburg. 90 pp.

Estrada JA, Rice AN, Natanson LJ, Skomal GB (2006) Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology* 87: 829-834

FAO 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca, volumen 1. Organización de las Naciones unidas para la Agricultura y la Alimentación.

Fisk, A. T., S. A. Tittlemier, J. L. Pranschke & R. J. Norstrom, 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology* 83: 2162–2172.

Flores-Martínez, I.A., Torres-Rojas, Y.E., Galván-Magaña F. y Ramos-Miranda J. 2016. Diet comparison between silky shaks (*Carcharhinus falciformis*) and scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) off the south-west coast of México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, page 1 of 9.

Freeman L.C. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40(1), 35-41 pp.

Froese, R. & D. Pauly. Editors. 2010. Fishbase.org

Fry B. 2006. Stable Isotopes ecology. 1ra ed. Estados Unidos. *Ed. Springer*.

Csardi G. & Nepusz T. 2006. The igraph software package for complex network research. *Interjournal*.

Galindo-Rosado, M. A., 2011. Posición trófica de juveniles del tiburón mako (*Isurus oxyrinchus*) capturado en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de licenciatura UABCS. 91 pp.

Gallagher A.J., Shiffman D.S., Bymes E.E., Hammerschlag-Peyer C. M. & Hammerschlag N. 2017. Patterns of resource use and isotopic niche overlap among three species of sharks occurring within a protected subtropical estuary. Aquat Ecol DOI 10.1007/s10452-017-9627-2.

Galván-Magaña, F. 1999. Relaciones tróficas interespecificas de la comunidad de depredadores epipelagicos del océano Pacifico Oriental. Tesis doctoral. CICESE. 212 pp.

Galvan-Magaña, F.H. Nienhuis & P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Golf of California, México. Calif. Fish and game.75: 74-84.

García A., 2014. Uso de recursos tróficos por *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo*, en el Sureste del Golfo de México. Tesis que para obtener el título de maestra en manejo de ecosistemas marinos y costeros. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México. 62 pp.

García-Alvares A.M. 2014. Uso de recursos tróficos por *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo*, en el Sureste del Golfo de México. Tesis de maestría. Facultad de ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Veracruzana. 53 pp.

García-Cuellar J.M. 2006. Análisis del impacto de la industria petrolera en el ecosistema y su relación con las pesquerías de la sonda de Campeche. Tesis de doctorado. 12 pp.

García-Gómez, G. 2000. Análisis del papel de los tiburones en el ecosistema y su respuesta ante la explotación. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México, 125 pp.

Gelsleichter, J., J. A. Musick, and S. Nichols. 1999. Food habits of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, and the sand tiger, *Carcharhinus taurus*, from the northwest Atlantic Ocean. Env. Biol. Fish. 54: 205-21.

Griffin, E., Miller, K.L., Freitas, B. and Hirshfield, M. 2008. Predators as Prey: *Why Healthy Oceans Need Sharks*.

Harrington, T., J. Plumlee, J. Drymon & Wells D. 2016. Diets of Atlantic Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) and Bonnethead (*Sphyrna tiburo*) in the northern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 27 (1): 42-51.

Hernández-Aguilar S.B. 2008. Espectro trófico del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de baja california sur, México. Tesis de Maestría. La Paz, Baja California Sur.

Herzka, S.Z., 2003. Departamento de Ecología CICESE. Ecología de isótopos estables. Recuperado en: <http://ecologia.cicese.mx/~sherzka/>.

Higgs J.M., Eric R. Hoffmayer, Jill M. Hendon , and Christopher M. Butler.2013. Diet of Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the North-central Gulf of Mexico: Initial Findings. The University of Southern Mississippi, Gulf Coast Research Laboratory, Center for Fisheries Research and Development. National Marine Fisheries Service. 157 Pp.

Hobson K. A. y Wassenaar L. I., 1997. Linking breeding and wintering grounds of fisheries research and development, national marine fisheries service, Southeast Fisheries Science Center, Mississippi laboratories, Pascagoula, Mississippi 39567 USA.

Hoffman J.C. Tracy, Sutton T. 2010. Lipid correction for stable isotope analysis of deep-sea fishes. *Deep sea research part 1 Oceanographic research papers*.

Hoffmayer, E.R. & Parsons G.R. 2003. Food Habits of Three Shark Species From The Mississippi Sound In The Northern Gulf of Mexico. *Southeastern Naturalist*. 2(2):271-280 pp.

Hussey N.E., Chapman D.D., Donnelly E., Abercromble D.L. and Fisk A.T. 2011. Fin-icky samples: an assesment of shark fin as a source material for stable isotope analysis. *Lim. Ocea. Methods*. 9, 524-532.

Izquierdo, L.R. & R.A. Hanneman. 2006. *Introduction to the formal analysis of social networks using mathematical Version 2.*

Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell, S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.*, 80 (3), 595-602.

Jeager, A.P. Blanchard, P. Richard, Y. Cherel. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter-and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Mar. Biol.*, 156, 1233-1240.

Jorda'n, F., Liu, W.-C. Davis, A. J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535 546.

Kay, J.J, L.A.,Graham & R.E., Ulanowicks. 1989. A detailed guide to network analysis. In: F. Wulft, J.G., Ficio & Kilt M. (Ed). *Network analysis in marine ecology: methods and applientions: Springer*. 15-61.

Kadoya T, Osada Y, Takimoto G. 2012. IsoWeb: A Bayesian Isotope Mixing Model for Diet Analysis of the Whole Food Web. *PLoS ONE* 7(7): e41057. doi:10.1371/journal.pone.0041057.

Karachle & Stergiou, 2008. The effect of season and sex on trophic levels of marine fishes. *Journal of fish Biology* 72: 1463-1487.

Kim, S., Casper, D., Galván F., Ochoa R., Hernández B., and Koc P. 2011. Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long term controlled feeding study. *Environ Biol Fishes* 95(1): 37-52.

Kiszka J.J, Kevin Charlot, Nigel E. Hussey, Michael R. Heithaus. 2014. Trophic ecology of common elasmobranchs exploited by artisanal shark fisheries off southwestern Madagascar. *Aquat Biol.* Vol. 23: 29–38, 2014 doi: 10.3354/ab00602.

Klimley A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes* 18: 27- 40.

Krebs, C.J. (1985). Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla. México. 753 pp.

Krebs, C.J. (1999). Ecological methodology. Addison Wesley, California, 620 pp.

Lessa R.G. & Almeida Z. 1998. Feeding habits of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the northern Brazil. *Cybium*, 22(4): 383-394

Layman C.A., Albrey-Arrington D., Montaña C.G. & Post D.M. 2007. Can stable isotope provide for community-wide measures of the trophic structure ecology, 88 (1), pp. 42-48.

Lessa, R.P. and Z. Almeida. 1998. Feeding habits of the Bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northern Brazil. *Cybium* 22:383—394.

Levin, R. 1968. Evolution In a changing environment. Princeton university press, Princeton. New Jersey. 120 pp.

Li Y., Zhang Y., Hussey N.E. and Dal X.J. 2016. Urea and lipid extraction treatment effects on N¹⁵ and C¹³ values in pelagic sharks. Rapid commun mass spectrum. 30, 1-8. Doi:101002/rem 7396

Loor-Andrade P.J. 2013. Ecología trófica de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena* en el pacífico ecuatoriano basada en isótopos estables. Tesis de maestría. CICIMAR. 82 pp.

López S. K., P. M. Barría & R. C. Meléndez. 2012. Feeding and trophic relationship of two highly migratory sharks in the Eastern South Pacific Ocean. *Journal of aquatic Science*. 7 (1) 50-56.

Lowe, G. C.; 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. *Env. Biol. Fish.* 47, 203– 211.

Márquez-Farias J.F., Castillo-Géniz J.L. & Rodríguez-de la Cruz, Ma. C. 1998. Demography of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo* (linnaeus, 1758), in the southeastern Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas*. 24(1): 13-34

Martínez-Cruz L.E., Zea-de la Cruz H., Oviedo-Pérez J.L., Morales-Parra L.G. & Balan-Che L.I. 2016. Aspectos biológico pesqueros del cazón tutzún *Rhizoprionodon terraenovae*, en las costas de Campeche, México. *Ciencia Pesquera (2016) número especial 24: 23-35*.

Martínez-Cruz L.E, L.I. Balan-Ché. J.M. Seca-Escalante. J.L. Oviedo-Pérez, L. González- Ocaranza, 2011. “Caracterización de la pesquería de elasmobranquios en el estado de Campeche”. Centro Regional de Investigación Pesquera de Lerma, Campeche. 27 Pp.

Maya-Meneses C. I. 2010. Traslado trófico del tiburón azul *Prionace glauca* y el tiburón mako *Isurus oxyrinchus* en la costa Occidental de Baja California Sur. Tesis de licenciatura.UABCS.

Mendez-Loeza., I., Cu-Salazar, N. & Angulo-Oliva, O.A. 2009. Hábitos alimentarios del cazón Pech *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758) en el Sur- Este del Golfo de México. En: Memorias del primer Simposium para el conocimiento de los recursos del Sureste de México y primera reunión mesoamericana para el conocimiento de los recursos costeros, Ciudad del Carmen, Campeche, México. 43-44.

Middelburg J.J., 2014. Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*. 11, 2357-2371

Molina, L.J., A. Quiroga & A. de Federico. 2006. Taller de autoformación con programas informáticos de análisis de redes sociales. España, 107 pp.

Morin, P.J. 1999. Community Ecology. Blackwell *Science*. USA.

Muratalla-Torres. 2008. Hábitos alimenticios del tiburón bironche *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1842) en la costa de Mazatlán, Sinaloa. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Metropolitana. México. 70 pp.

Navia, A.F., Mejía-Falla, P.A. & Giraldo, A. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology*. 7:8.

Navia-López, A.F., 2013. Función de la ecología de tiburones y rayas en un ecosistema Costero. Tesis de doctorado. Centro interdisciplinario de Ciencias Marinas CICIMAR. 7 Pp.

Newsome S.D., Koch PL, Etnier M. A., Auriolles-Gamboa D. 2007. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids. *Mar Mamm Sci* 22:556-572

NOOAA. 1983. Synopsis of biological data on the grunts *Haemulon aurolineatum* and *H. plumierii* (Pisces Haemulidae). FAO *Fisheries Synopsis* No. 133.

Ochoa-Díaz, M. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: aplicación de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. 90 pp.

Olson K.1999. Rectal gland and volume homeostasis, in: Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes, (Ed: W. C. Hamlett). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, pp. 329–352.

Olson, R.J. y C.H. Boggs, 1986. Apex predation by yellowfin tuna *Thunnus albacares*: independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 (9): 1760-1775.

Ollin J.A., Hussey N.E, Gigicak-Mannion A., Fritts M.W., Wintner S.P. and Fisk A.T. 2013. Variable N^{15} Diet-tissue discrimination factors among sharks: implications for trophic position, diet and food web models. *Plos one* 8 (10): e77567. Doi 10.1317/ Journal.Pone.0077367.

Oviedo, J.L., Gonzales L., Ramírez K., Martínez-Cruz L.E. 2008. Presencia de *Isurus oxyrinchus* (Marrajo dientado) y *Prionace glauca* (Tintorera) en la pesquería ribereña de elasmobranquios en el Golfo de México. SCRS. 146.

Ovchinnikov, V.V. 1970. Swordfishes and billfishes in the Atlantic Ocean: ecology and functional morphology. English translation by H. Mills, 1971. Israel Program for scientific Translations.Jerusalem:77 pp.

Parsons G.R. & Hoffmayer E.R. 2005. Seasonal Changes in the Distribution and Relative Abundance of the Atlantic Sharpnose Shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the North Central Gulf of Mexico. *Copeia*,(4), pp. 913–919.

Parnell, A.C., R. Inger, S. Bearhop y A.L. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, 5:e9672

Perez-Jimenez J.C., Méndez-Loeza, M. Mendoza-Carranza & Cuevas-Zimbron E. 2012. Análisis histórico de las pesquerías de elasmobranquios del sureste de Golfo de México. Recursos acuáticos costeros del Sureste. Vol. II. 30 pp.

Peterson, B.J., & B. Fry. 1987. Stable Isotopes in ecosystems studies. *Annu Rev Ecol. Syst.* 18:293–320.

Pinkas, L., M.S. Oliphant y I.L.K. Iverson, 1971. Food habits albacore, Bluefin tuna and bonito in California waters. *Calif. Fish. Game*, 152:105.

Post, D.M. 2002 Using stable isotopes to estimate trophic position models methods and assumptions ecology. vol. 83 (3): 703-718 pp.

Plumbee J.D. & Wells R.J. 2016. Feeding ecology of three coastal shark species

Polo-Silva J. 2008. Ecología trófica de los tiburones zorro *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) en el Pacífico Ecuatoriano.

Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 124 pp.

Ramírez-Aburto, D. de J., Abarca-Arenas, L.G., Valero-Pacheco, E. MacSwiney-Gonzales, Ma. C. 2010. Redes Ecológicas, una herramienta de estudios ecosistémicos. *Aleph Zero Número* 57.

Rendón L & Pacheco F. 2006. Hábitos tróficos de los tiburones zorros: *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935, y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en la playa de Tarqui, Manta ecuador. Tesis de licenciatura. Univ. Laica. “Eloy Alfaro” de Manabí Ecuador. 107 pp.

Rodríguez-Contreras, Ma. M. 2017. “caracterización trófica de *Sphyrna tiburo* (linnaeus, 1758) y *Sphyrna lewini* (griffith & smith, 1834) en el litoral de Campeche.” Tesis de licenciatura. UAC. 103 pp.

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 tornillo (*Stenella longirostris*) del océano pacífico oriental. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. México. 143 pp.

Ruiz T., Vazquez-Bader A.R. & Gracia A. 2013. Asociaciones de mega crustáceos epibentónicos en la sonda de Campeche, Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 280-290.

SAGARPA.2013. Anuario estadístico de pesca. Secretaria de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 25 pp.

Springer S. 1967. Social organization of shark populations. En: Sharks, Skates, and Rays (P.W. Gilbert, R.F. Mathewson & D.P. Rall, eds.): 149-174. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.

Stillwell, C. C. & N. E. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northern Atlantic. *Canadian journal of fisheries and aquatic science.* 39: 407-414 p.

Sutherland W.J., Frecklenton R.P, Charles H, Godfray J. Beissinger S.R., Benton T., Duncan D., Cameron, Carmel Y. Coomes D.A., Coulson T., Emmerson M.C., Hails R.S., Hays G.C., Hodgson D.J., Hutchings M.J., Johnson D., Julia P., Jones G., Keeling M.J., Kokko H., Kunin W.E., Lambin X., Lewis O.T., Malhi Y., Mieszkowska N., Milner-Gulland E.J., Norris K., Philimore A.B., Purves D.W., Reid J.M., Reuman D.C., Thompson K., Justin M.J., Travis, Turnbull L.A., Wardle D.A. &

Wiegand T. 2013. Identifcation of 100 fundamental ecological questions. Oecologia 109, 142-148.

FAO 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca, volumen 1. Organización de las Naciones unidas para la Agricultura y la Alimentación.

García-Godos, N.I., 2001. Patrones morfológicos del otolito sagita de algunos peces óseos del mar peruano. Instituto del mar de Perú, Callao, Perú.

Shiffman D.S., Gallather A.J., Boyle M.D., Hammerschiag-peyer C.M. and Hammerchiag N. 2012. Stable isotope analisis as a tool for aleasmobranch conservation reasearch: a primer for non-specialist. Marine Fresh Water. Vol. 63(7).

Stillwell, C. C. & N. E. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northern Atlantic. Canadian journal of fisheries and aquatic science. 39: 407-414 Pp.

Svensson E., Schouten S., Hopmans E.C., Middelburg J.J., Sirriaghe-Damste J.J. 2016. Factors controlling the stable nitrogen isotopic composition (N¹⁵) of lipids in marine animals. Animals Ploss one 11(1) e0146321. Doi: 10.1371/Journal. Pone 0146321.

Syvovanta J., Lensu A., Marjomaki T.J., Oksanen S. and Jones R. I. 2013. An empirical evaluation of the utility of convex hull and standard ellipse áreas for Assesing population niche widths from stable isotope data. Plos one 8 (2): e56094. Doi: 10.1371/Journal.Pone.0056094

Tavares, M., 2002. Crustaceos : The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volumen 1. Introducción, molluscs, crustaceans, hagfishes,

sharks, batoid fishes, and chimaeras. FAO Species Identification guide for fishery purposes and American society of ichthyologist and hepertologist Special publication. Rome. pp. 245-343.

Torres- Huerta, A. M. 2004. Distribución, abundancia y hábitos alimentarios de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* Griffth y Smith (SPHYRNIDAE) en la costa de Sinaloa, México durante el evento El Niño 1997-98. Tesis de maestría. UMAR. 46 pp.

Torres-Rojas Y.E. 2011. Nicho trófico de pelágicos mayores capturados en la boca del Golfo de California. Tesis de doctorado. CICIMAR. 185 pp.

Torres-Rojas, Y. E., Hernández-Herrera A. & Galván-Magaña F. 2006. Feeding habits of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini*, in Mazatlán waters, southern Gulf of California, México. EEA-Mónaco. 5 pp.

Torres-Rojas, Y.E. 2008. . Análisis de Métodos para el Estudio del Nicho Trófico. Ensayo Pre-doctoral. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 64 pp.

Tyler-Harrington, J., Plumlee D., Drymon J.M., Wells D. 2016. Diets of Atlantic Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) and Bonnethead (*Sphyrna tiburo*) in the North Golf of México. Research Vol. 27. 42:51UK. 172 pp

Uribe, J. A. 1993. Distribución, abundancia, estructura y biometría de especies de tiburones capturados en la zona de Campeche, México. BCS. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México City. 130 pp.

Vander-Zaden, M.J. B.J., Shuter, N.P., Lester & J.B., Rasmussen. 2000. Within and among-population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake

trout (*Salvelines namaycush*) Canadian. *Journal of fisheries and aquatic sciences*. 57:725-731.

Viana-Morayta, J.E. 2016. “Dieta del cazón (*Rhizoprionodon terraenovae*: Richardson, 1836) y su relación con las variaciones de temperatura superficial del mar frente a l costas de San Francisco de Campeche”. Tesis de licenciatura. UAC. 125 pp.

Vögler, R., Milessi, A.C. y L.O. Duarte. 2008. Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environ. Biol. Fish.*, 84(1), 41–52. doi:10.1007/s10641- 008-9387-x

Wetherbee, B.M. & Cortés, E. (2004). Food Consumption and Feeding Habits. pp: 225-246 En: Carrier, J.C., Musick, J.A. y Heithause, M.R. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press.

Wetherbee, B.M., Gruber, S.H., & Cortés, E. (1990). Diet Feeding Habits, Digestion, and Consumption in sharks, with Special Reference to the Lemon Shark, *Negaprion brevirostris*. In: Pratt Jr., H.L., Gruber, S.H. Y Taniuchi, T. (eds). *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology. Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries*. *NOAA Technical Report* 90. 29-47 pp.

Wilga, C.D. and P.J. Motta. 2000. Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. *Journal of Experimental Biology* 203:2781—2796.

Wolff, C. A. 1984. Identification and stimation of size from the beaks of eighteen species of cephalopods from the pacific. *Ocean. Noaa. Tech. rep. NMFS*.17-50 Pp.

Wourms, J.P.1977. Reproduction and development of chondrichthyan fishes.

Yáñez-Arancibia, A. & Lara-Domínguez, A. 1988. Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem-southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series.* 49:215-230.

Zanella-Cesarotto I., A. López-Garro & R. Arrouz-Vargas. 2010. The Feending habits of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) caught in the gulf of Nicoya, Costa Rica. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 39 (2). 447-453 Pp.

Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B, Morey, S.L. y Obalen, J., 2006. Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of México. *Ocean Dynamics.* 53: 333-338.