

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



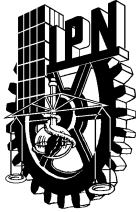
Cambios ontogénicos en la dieta del cazón
bironche *Rhizoprionodon longurio* en la
Bahía de La Paz, B.C.S., México.

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

PRESENTA

Ana Laura Acosta Alonso

LA PAZ, B.C.S., ABRIL DE 2021



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA 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 **11** del mes de **Junio** del **2021** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** para examinar la tesis titulada: **"CAMBIOS ONTOGÉNICOS EN LA DIETA DEL CAZÓN BIRONCHE *Rhizoprionodon longurio* EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO"** del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	ACOSTA	Apellido Materno:	ALONSO	Nombre (s):	ANA LAURA
-------------------	--------	-------------------	--------	-------------	-----------

Número de registro: **A 1 9 0 6 2 2**

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene **9** % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: *(Por ejemplo, el % de similitud se localiza en metodologías adecuadamente referidas a fuente original)*
El mayor porcentaje de similitud se encuentra en la metodología y los antecedentes del trabajo, todo lo cual se encuentra debidamente citado

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"


COMISIÓN REVISORA DE TESIS


DR. ARTURO TRIPP VALDEZ

Director de Tesis
Nombre completo y firma


DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

Nombre completo y firma


DR. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA
VERPLANCKEN
Nombre completo y firma


DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis
Nombre completo y firma


DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 15 del mes de Junio del año 2021

El (la) que suscribe BIOL. ANA LAURA ACOSTA ALONSO Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A190622 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. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"CAMBIOS ONTOGÉNICOS EN LA DIETA DEL CAZÓN BIRONCHE *Rhizoprionodon longurio*

EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., 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: analaura.acosta993@gmail.com - atrippv@ipn.mx - fgalvan@ipn.mx

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


BIÓL. ANA LAURA ACOSTA ALONSO

Nombre y firma del alumno

Ana Laura Acosta

Tesis_MC_ANA_Final



Resumen de fuentes

9%

SIMILITUD GENERAL

1	s6250e2cbcd1c88c4.jimcontent.com INTERNET	2%
2	www.biblioteca.cicimar.ipn.mx INTERNET	1%
3	tesis.ipn.mx INTERNET	1%
4	repositoriodigital.ipn.mx INTERNET	<1%
5	cibnor.repositorioinstitucional.mx INTERNET	<1%
6	1library.co INTERNET	<1%
7	hdl.handle.net INTERNET	<1%
8	archive.org INTERNET	<1%
9	www.squalus.org INTERNET	<1%
10	u.jimdo.com INTERNET	<1%
11	oceanrep.geomar.de INTERNET	<1%
12	expeditiorepositorio.utadeo.edu.co INTERNET	<1%
13	issuu.com INTERNET	<1%
14	www.cibnor.gob.mx INTERNET	<1%
15	sibeservicios.ecosur.mx INTERNET	<1%
16	worldwidescience.org INTERNET	<1%

Agradecimientos

Gracias al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, al Instituto Politécnico Nacional y a CONACYT por la oportunidad, por estos dos años que han hecho de México mi segunda casa.

Al Dr. Arturo Tripp Valdez y al Dr. Felipe Galván Magaña: Ha sido un privilegio haberlos conocido. Gracias por todos sus consejos, por todo lo que he aprendido de ustedes, por la paciencia y la confianza en mí desde el inicio.

Al Dr. Alberto Sánchez González, DR. Leonardo Abitia Cárdenas y al Dr. Fernando Elorriaga Verplancken: Gracias por todos los conocimientos transmitidos y por toda su ayuda para mejorar mi investigación.

A Humberto Ceseña: Gracias por toda su ayuda, paciencia y disponibilidad desde el principio para todos mis trámites en CICIMAR.

Al Laboratorio de Ecología de Peces en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) y al Laboratorio de Biotecnología de Microalgas del Centro de Investigaciones. Gracias también a todo el personal que me ayudó en el uso de las instalaciones sin los que no hubiera podido darle fin a todos mis análisis.

Gracias a Adriá, Ángela y a todos los que me ayudaron en la obtención y el procesamiento de las muestras.

Al Señor Francisco, pescador de El Saladito: Sin su valioso aporte no hubiera sido posible este estudio.

A mis padres: Por su amor infinito, por su apoyo incondicional, por no tener miedo cuando se trata de mis sueños. A Frank y a mis abuelos por darme las fuerzas desde la distancia, por todo el amor y la protección.

A mi tío Jorge, Araceli y mi hermosa Eli: Gracias por recibirme con los brazos abiertos y estar para mí siempre que los necesito.

A Leo: Por estar junto a mí en cada paso de esta aventura, por hacer tuyos mis problemas, mis tristezas y mis alegrías. Gracias por todos los desvelos, por tomar clases conmigo, haces que la carga sea menos pesada. Gracias por ser mi compañero de viaje.

Anabel: Gracias de corazón mi tutora y amiga, por todas las largas horas de correcciones, por tenerme tanta paciencia y darme fuerzas cuando ni yo podía. Esta tesis es tuya también. Tu amistad ha sido una de las experiencias más lindas de La Paz. Gracias Tatiana, Ramón y Robe por compartir conmigo sus momentos felices y estar a mi lado en los días difíciles. Han sido una segunda familia para mí.

A mi familia y amigos: Gracias por su apoyo en mi camino hasta aquí. Especialmente los que me acompañaron en estos dos años de estancia en La Paz. Gracias a Enmaylin y Rosi por su amistad y hacer mejores mis primeros días aquí. Gracias a mis amigos Hallén e Ili que aún en la distancia no han dejado de estar para mí y me han apoyado en todas las etapas de mi vida.

A todos los investigadores que me han acompañado desde que escogí este camino y que sin saberlo han sido mis guías en cada decisión que he tomado y me ha llevado hasta aquí. A todos mis compañeros de trabajo en El Parque Nacional Caguanes que fueron mi gran escuela y además de su experiencia me dieron su amistad.

Gabela y Armando gracias por ser mi inspiración, no saben cuánto los admiro.

A Dayli, mi amiga, mi hermana, mi tutora, mi ángel de la guarda como siempre te he

dicho, nada de esto fuera posible sin ti, gracias por ser incondicional en toda la extensión de la palabra. Por no rendirte conmigo nunca y creer en mí una y otra vez sin importar cuántas veces falle. Cuando me cuestiono todo, recuerdo que la biología te puso en mi camino; siempre doy gracias por eso.

Índice

Agradecimientos	5
Índice de figuras	II
Índice de tablas	III
Glosario	V
Resumen	VI
Abstract	VII
1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
2.1. Biología general de <i>Rhizoprionodon longurio</i>	3
2.2. Estrategia alimentaria. Análisis de contenido estomacal e isótopos estables	4
2.3. Variabilidad intraespecífica	5
3. Materiales y Métodos	10
3.1. Área de estudio	10
3.2. Métodos de muestreo	11
3.3. Trabajo de laboratorio	11
3.4. Análisis cuantitativo del contenido estomacal	12
3.5. Análisis de isótopos estables en músculo y vértebras	14
4. Resultados	17
4.1. Espectro trófico y presas más importante en la dieta de <i>R. longurio</i>	19
4.2. Amplitud trófica de <i>R. longurio</i>	21
4.3. Posición trófica de <i>R. longurio</i>	22
4.4. Sobreposición trófica	23
4.4.1. Sobreposición trófica entre sexos	23
4.4.2. Sobreposición trófica entre estadios ontogénicos	24
4.4.3. Sobreposición trófica por sexos entre estadios ontogénicos	26
5. Discusión	27
5.1. Composición de la dieta de <i>R. longurio</i>	28
5.2. Hábitos alimenticios y posición trófica de <i>R. longurio</i>	31
5.3. Variabilidad ontogénica y sexual de <i>R. longurio</i>	33
6. Conclusiones	37
Bibliografía	38
A. Apéndice I	47

Índice de figuras

1.	Área de estudio: Bahía de La Paz, B.C.S.	10
2.	Relación entre el radio vertebral y la longitud total de <i>R. longurio</i> . Estadios ontogénicos seleccionados.	12
3.	Frecuencia de tallas (cm) de individuos de <i>R. longurio</i>	18
4.	Frecuencia de tallas (cm) de (a) hembras y (b) machos de <i>R. longurio</i>	18
5.	Longitud total (cm) de (H) hembras y (M) machos de <i>R. longurio</i> . Promedio de tallas presentado en color verde.	19
6.	Especies presa más importantes en la dieta de <i>R. longurio</i>	20
7.	Modelo de Mezcla de las principales presas de <i>R. longurio</i> en el año 2018.	21
8.	Modelo de elipses bayesianas para hembras y machos de <i>R. longurio</i>	23
9.	Comparación de los Modelos de Mezcla de las principales presas de <i>R. longurio</i> entre (a) hembras y (b) machos.	24
10.	Modelo de elipses bayesianas para estadios ontogénicos de <i>R. longurio</i>	25
11.	Modelo de elipses bayesianas sexos por estadios ontogénicos de <i>R. longurio</i>	26

Índice de tablas

1.	Inventario de muestras analizadas de <i>R. longurio</i> entre 2018 y 2020.	17
2.	Amplitud trófica (marcada por los valores de varianza del $\delta^{15}N$) por estadios y sexos para isótopos estables en músculo y vértebra de <i>R. longurio</i>	22
3.	Posición trófica por estadios y sexos para isótopos estables en músculo y vértebra de <i>R. longurio</i>	22
4.	Espectro trófico de <i>R. longurio</i> expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas	47

Glosario

$\delta^{13}\text{C}$: Parámetro que corresponde a la composición isotópica de carbono de una muestra (Sime-Ngando *et al.*, 2016).

$\delta^{15}\text{N}$: Parámetro que corresponde a la composición isotópica de nitrógeno de una muestra (Sime-Ngando *et al.*, 2016).

Demersales: Organismos que viven en el fondo o cerca de este (Froese & D., 2021).

Epipelágicos: Organismos que viven en la zona comprendida entre la superficie y los 200 metros de profundidad (Baum, 2004).

Especie generalista: Especie que tiene un amplio nicho trófico (Munroe *et al.*, 2013).

Especie oportunista: Especie que usa los recursos en la proporción de su disponibilidad (Bigelow, 1948).

Fitoplancton: Grupo de organismos que comprende todos aquellos que flotan libremente en los océanos (Riley & Chester, 1971).

Isótopos estables: Pares de átomos que pertenecen al mismo elemento químico, tienen el mismo número atómico pero diferente número de masa (Krumbiegel, 2012).

Nerítico: Organismos que viven en aguas costeras en lugar de vivir en alta mar, es decir, oceánico. Una división de la porción pelágica del océano que cubre la plataforma continental (Baum, 2004).

Nicho isotópico: Área definida dentro del espacio (δ) con valores isotópicos (δ -valores) como coordenadas (Newsome *et al.*, 2007).

Nicho trófico: Describe la posición de una especie en la red trófica y el espectro de los consumidores en ésta (Chen *et al.*, 2010).

Pelágicos: Organismos que viven en aguas abiertas (Bruun, 1957).

Zooplancton: Grupo de organismos que viven suspendidos en la columna de agua y que tienen la mayor abundancia y distribución geográfica (Rigby & Milsom, 2000).

Resumen

El tiburón bironche *Rhizoprionodon longurio* es una de las principales especies de tiburones en los desembarcos artesanales del Pacífico mexicano. Se ha descrito a la Bahía de La Paz como área de crianza para esta especie. El objetivo del presente estudio fue determinar las posibles diferencias ontogénicas y entre sexos en su ecología trófica, utilizando el análisis de contenido estomacal e isótopos estables en músculos y vértebras. Se analizaron 67 individuos de los cuales 31 fueron hembras y 36 machos. Las presas más importantes se determinaron utilizando el porcentaje del PSIRI para contenidos estomacales; así como modelos de mezcla bayesianos para isótopos estables. Se utilizó el modelo de elipses bayesianas (SIBER) para determinar las posibles diferencias entre sexos y estadios ontogénicos. La macarela *Scomber japonicus* fue la especie de pez de mayor importancia en la dieta; mientras que el camarón mantis *Squilla bigelowi* y peces de la familia Ophidiidae mostraron una mayor contribución isotópica, lo cual confirmó la conducta tanto pelágica como demersal que tiene esta especie. El índice de Levin (0.58) y los valores de varianza de $\delta^{15}N > 1$ en el tejido muscular, confirmaron la tendencia generalista de esta especie, rasgo más acentuado en las hembras, considerando que todas sus presas muestran una contribución isotópica similar y su elipse exhibe una mayor amplitud en el eje del $\delta^{15}N$. El modelo de elipses bayesianas mostró diferencias significativas entre los tres estadios ontogénicos (neonatos, juveniles y adultos) analizados. El tiburón *R. longurio* se clasificó como un consumidor terciario cuando es adulto, con una posición trófica menor durante su etapa juvenil.

Abstract

Rhizoprionodon longurio is one of the main shark species in the artisanal landings of the Mexican Pacific and La Paz Bay has been described as a breeding area for this species. Several studies address how the spatial distribution by stage of development affects intraspecific variability in the diet of *R. longurio*; and propose the species as a generalist predator or specialist with different prey and behaviors. The objective of this study was to determine the possible ontogenetic and sex differences in the trophic ecology of this species, by using stomach content analysis and stable isotopes in muscles and vertebrae, which provide a greater vision of the diet at an individual level. Samples were collected from 67 individuals, of which 31 were female and 36 were male. The most important preys were determined using % PSIRI for stomach contents, as well as Bayesian mixing models for stable isotopes. The model of Bayesian ellipses (SIBER) was used to determine the possible differences between sexes and ontogenetic statistics. The results of the analyses indicate that *Scomber japonicus* is the most important fish species in the diet; while *Squilla bigelowi* and fish of the family Ophidiidae are the ones with the highest isotopic contribution, confirming the pelagic and the demersal behavior of this species. The Levin index (0.58) and variance values of $\delta^{15}N > 1$ in muscle tissue confirm the generalist trend of this species, which is a more pronounced trait in females since all their preys show a similar contribution and their ellipse show a greater amplitude on the axis of $\delta^{15}N$. The Bayesian ellipses model showed significant differences between the three ontogenetic stages (neonates, juveniles and adults) analyzed. *R. longurio* was classified as a tertiary predator as an adult, with a minor trophic position during its juvenile stage.

1. Introducción

La sobrepesca, además de tener un impacto en la disponibilidad de las especies capturadas, modifica las cascadas tróficas, con efectos que pueden ser irreversibles en el ecosistema (Myers *et al.*, 2007). Entre las especies marinas más explotadas están los depredadores situados en la cima de las cadenas alimentarias, los cuales poseen un gran valor comercial. Una de las zonas que así lo demuestran es el litoral del Pacífico mexicano, en el que se genera el 83 % de las capturas de tiburón en México (CONAPESCA/SAGARPA, 2017), y en donde la costa occidental de Baja California es una de las más destacadas (CONAPESCA-INP, 2004). Esta región coincide con la distribución del tiburón bironche (*Rhizoprionodon longurio*), una especie costera que vive en fondos lodosos y arenosos de la plataforma continental, desde las costas de California hasta Perú y que ha tenido un importante valor económico para las comunidades rurales ubicadas en la costa del Pacífico mexicano, representando la tercera especie en abundancia relativa de los desembarcos artesanales en el Golfo de California (Saldaña-Ruiz *et al.*, 2017).

Existe una disparidad cada vez mayor entre el volumen y la demanda de los depredadores como recurso pesquero. Sin embargo, el tiburón bironche presenta ciertas características que le confieren un incremento poblacional y una productividad mayor en comparación con otros tiburones más vulnerables. Estas características lo han colocado entre las tres especies con mayores niveles de capturas en la flota Artesanal de Nayarit en las últimas tres décadas, junto a la cornuda común *Sphyrna lewini* y el tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Furlong-Estrada *et al.*, 2015). Saldaña-Ruiz *et al.* (2017) realizaron un análisis de los datos de pesquerías desde 1960 hasta el 2014, en el cual *R. longurio* se mantuvo con una estabilidad de alrededor de 1000 t en los desembarcos artesanales desde los años 2000, por lo que un manejo adecuado de esta especie podría dar continuidad a la pesca artesanal sostenible.

El análisis de la dinámica trófica es un aspecto fundamental en el manejo de los elasmobranchios, donde la variabilidad intraespecífica es imprescindible para comprender las interrelaciones ecológicas en una población, esto se debe a que es a nivel individual donde se produce la competencia por los recursos, la expansión del ancho del nicho y en última instancia, la selección natural (Cianciaruso *et al.*, 2009).

Es común encontrar especies que cambien de fuentes de alimento a lo largo de su vida, debido a cambios en sus requerimientos energéticos, al igual que encontrar diferencias en las dietas entre sexos de una misma especie. Estas diferencias pueden deberse a variaciones en el proceso de maduración de los organismos y en los eventos reproductivos, así como a la abundancia de presas en el ambiente. Estos cambios pueden ser determinados directamente

de los estudios de contenidos estomacales e isótopos estables, que en combinación, pueden predecir las variaciones del comportamiento trófico de una especie en el tiempo y en el espacio (Post, 2002; Kinney *et al.*, 2011).

Estudios anteriores han clasificado a *R. longurio* como un depredador oportunista (Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013), especialista (Alderete-Macal, 2007) o generalista (Trejo-Ramírez, 2017). Estas contradicciones pueden ser generadas por las diferencias entre el sitio y temporada de muestreo de cada investigación, la aplicación de metodologías diferentes y los cambios en la disponibilidad de las presas en el ambiente.

En la retención de los valores isotópicos, el tejido muscular tiene una tasa de recambio relativamente rápida en comparación con las vértebras y provee información isotópica de la dieta a corto plazo, con una ventana en el tiempo desde meses hasta dos años (Logan & Lutcavage, 2010; Kim *et al.*, 2012a). En cambio, los anillos de las vértebras implican un patrón de depositación en un período equivalente a la edad del individuo, representando la variación isotópica de la dieta a lo largo de la vida del individuo (Rivera, 2013). La combinación de estos dos análisis con el estudio de contenido estomacal permite obtener el historial trófico individual de la ontogenia de la especie.

Bahía de La Paz está clasificada como un área de crianza para el cazón bironche, en la cual esta especie mostró una segregación espacial por estadio de desarrollo (Trejo-Ramírez, 2017). La densidad de alimento y necesidades biológicas tienen un efecto en la temporada reproductiva y el uso diferencial de hábitat. El tiburón *R. longurio* se caracteriza por presentar movimientos estacionales denominados “corridas” que favorecen su explotación pesquera y provocan la captura de juveniles y hembras grávidas (Mejía-Salazar, 2007). De esta manera, el estudio del hábitat trófico en las diferentes etapas de vida de esta especie es importante para comprender el nivel de vulnerabilidad y el impacto que la actividad pesquera tiene sobre sus poblaciones.

En este contexto, el objetivo principal de este estudio es continuar proporcionando información del papel ecológico de esta especie en la red trófica del Golfo de California, con el fin de contribuir con información básica que conlleve al desarrollo de medidas de protección y a un manejo sostenible en la pesca artesanal del cazón bironche en el Pacífico mexicano.

2. Antecedentes

2.1. Biología general de *Rhizoprionodon longurio*.

El tiburón bironche *R. longurio* se encuentra únicamente en el Océano Pacífico oriental y suele asociarse a fondos lodosos y arenosos desde el sur de California hasta Perú, incluyendo la Isla Malpelo y la Isla del Coco (Robertson & Allen, 2002). Tiene hábitos migratorios marcados y llega a distribuirse en forma de “corridas” para la reproducción (Mejía-Salazar, 2007). Se distribuye desde la zona intermareal hasta los 54 m (Corro-Espinosa, 2011), se congrega en la cercanía de la desembocadura de ríos y, en ocasiones, penetra hacia lagunas costeras donde permanece algún tiempo, probablemente como parte de su ciclo de vida (Mejía-Salazar, 2007). Es una especie vivípara placentaria, de talla pequeña con una longitud total (LT) máxima reportada en México de 170 cm (Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013), mientras que su tamaño al nacer es de 30-37 cm LT (Márquez-Farías *et al.*, 2005; Corro-Espinosa, 2011).

Esta especie tiene una madurez sexual a los 2.4 años con una LT de 100.5 cm para machos y 1.5 años con una LT de 92.4 cm para hembras (Corro-Espinosa, 2011). Su longevidad es baja con una edad máxima de 6.5 años para machos y 7.5 años para hembras. Presentan reproducción anual con alrededor de siete crías por camada (Trejo-Ramírez, 2017); características similares a otras especies del mismo género como *Rhizoprionodon terraenovae* en el golfo de México y *R. taylori* en el norte de Australia que le confieren estabilidad biológica a pesar de la sobrepesca (Furlong-Estrada *et al.*, 2015). El tiburón *R. longurio* es una de las especies más importantes en la pesca artesanal del Pacífico mexicano y aparece en la captura incidental de pesquerías industriales de arrastre (Márquez-Farías *et al.*, 2005). Se encuentra ampliamente explotada comercialmente en México, desde el Golfo de California hasta Puerto Madero, Chiapas (Mejía-Salazar, 2007; Conde-Moreno, 2009). Furlong-Estrada *et al.* (2015) estudiaron la resiliencia de *R. longurio* en la entrada del Golfo de California y encontró que fue la especie que presentó las tasas más altas de incremento poblacional y mayor productividad en su estudio, ubicándose entre las tres más estables de los desembarcos artesanales durante las últimas décadas. Dicha estabilidad en los niveles de capturas la sitúa entre las especies de elasmobranquios más resilientes, que generalmente siguen el patrón opuesto ante la presión pesquera, registrando decrementos significativos en las capturas (Baum & Myers, 2004; Shepherd & Myers, 2005; Cortés *et al.*, 2007).

2.2. Estrategia alimentaria. Análisis de contenido estomacal e isótopos estables

Los estudios de alimentación son importantes para comprender la ecología de las especies, incluyendo las interrelaciones tróficas, las redes tróficas y, en última instancia, el flujo de energía a través de los ecosistemas (Brown *et al.*, 2012). El análisis del contenido estomacal, es la técnica universal para describir las dietas de los peces, al aportar datos alimentarios específicos, que unidos al análisis de isótopos estables proporciona una evaluación integral de las estrategias de alimentación, al ofrecer información a corto y a largo plazo en una pequeña escala espacial (Post, 2002; Wells *et al.*, 2008; Kinney *et al.*, 2011). Esta complementariedad se debe a que, mientras los estómagos proporcionan datos sobre la dieta ingerida (de horas a días) (Cortés, 1997), el análisis de isótopos estables proporciona además la dieta asimilada, a través del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) que amplían las escalas temporales a semanas, meses e incluso años, dependiendo de las tasas de renovación específicas de la especie y del tejido que se esté analizando (DeNiro & Epstein, 1978; Post, 2002; Hussey *et al.*, 2012). Los valores de ($\delta^{13}\text{C}$) se utilizan para identificar la fuente de producción primaria, proporcionando una medida espacial de la zona o el lugar donde la fuente de alimento pudo ser incorporada al organismo; mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ pueden determinar una medida de la posición trófica y amplitud de un consumidor y se interpretan según su relación con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ que representan la base de la red trófica a la que pertenece dicho consumidor (Rivera, 2013).

Según datos sobre las preferencias alimentarias de *R. longurio*, que se basan en el análisis de contenido estomacal, los isótopos estables o la combinación de ambos, las presas más importantes son los peces teleósteos, los cefalópodos, los crustáceos y los gasterópodos, cuya proporción e importancia varían en dependencia de la investigación que se esté revisando (Alderete-Macal, 2007; Osuna-Peralta *et al.*, 2014; Trejo-Ramírez, 2017). El tiburón *R. longurio* ha sido clasificado de diferentes maneras por todos los autores que han descrito su dieta y estrategia alimentaria. Por un lado, lo describen como un depredador con una amplitud de dieta generalista, con preferencias por peces teleósteos de hábitos epipelágicos o demersales (Trejo-Ramírez, 2017). Por otro lado, es considerado como un depredador especialista cuya dieta está compuesta principalmente por especies demersales con hábitos de alimentación nocturnos (Márquez-Farías *et al.*, 2005; Alderete-Macal, 2007). Otros autores lo clasifican como depredador oportunista (Conde-Moreno, 2009; Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013) con preferencias por peces demersales (e.g. *Echiophis brunneus*, *Rynchoconger nitens*) y especies migratorias (e.g. *Opisthopterus dovii*, *Scomber japonicus*). Incluso Osuna-Peralta *et al.* (2014) lo describió como depredador selectivo,

con *Argonautaspp* como presa preferida, probablemente debido a su abundancia durante el periodo de estudio.

En resumen, se describe al cazón bironche como un consumidor terciario que se alimenta en hábitats costeros y puede realizar migraciones verticales en la columna de agua dentro de los primeros 100 m de profundidad. Dicha estrategia le permite capturar tanto especies pelágicas como especies de hábitos demersales. Por otro lado, las diferencias en la importancia de diferentes presas en la alimentación de *R.longurio* pueden deberse a una segregación por grupos de edad o por sexos como indicativo de un uso dispar de los recursos y el hábitat durante su ontogenia (Conde-Moreno, 2009; Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013; Trejo-Ramírez, 2017).

2.3. Variabilidad intraespecífica

La variabilidad intraespecífica, al ser menor que la variabilidad interespecífica, fue considerada por mucho tiempo una medida despreciable en la determinación de la diversidad de un ecosistema y sus comunidades, por lo tanto, muy rara vez los rasgos morfológicos, considerados como descriptores de funciones complejas como la dieta, eran comparados a nivel de individuos en una población (Manna *et al.*, 2019). Sin embargo, esta concepción fue cambiando con el avance de las investigaciones de la ecología cuantitativa en la última década, la cual convirtió a la variabilidad intraespecífica en una de las más calculadas (Albert *et al.*, 2010a,b; Nakazawa, 2017) al comprobarse que a nivel de individuos pueden existir diferencias en aspectos ecológicos tales como la dieta y la morfología (Boily & Magnan, 2002; Zhao *et al.*, 2014) que responden a las diferencias en el consumo de recursos, el uso de hábitat, la capacidad competitiva o la evasión de depredadores (Bolnick *et al.*, 2011).

La dieta constituye una de las características claves del nicho de peces y es una de las principales fuentes de variabilidad intraespecífica al depender tanto de las variables climáticas como de la ecología (Manna *et al.*, 2019). Uno de los factores que afecta la variabilidad intraespecífica en la dieta son las condiciones ambientales (Mouillot *et al.*, 2013), las cuales pueden afectar directamente la abundancia de depredadores del nivel trófico superior como los tiburones o indirectamente, a través del movimiento y la densidad de sus presas (Torres *et al.*, 2006). Dichos cambios en las variables ambientales se manifiestan en dependencia de la escala espacial y temporal en la cual se está realizando la investigación.

Otra de las influencias sobre la variabilidad intraespecífica en la dieta son las diferencias geográficas. Se ha demostrado que los elasmobranquios tienen cambios alimenticios latitudinales y longitudinales (Betha *et al.*, 2007; Drymon *et al.*, 2012). Existe un gradiente espacial de enriquecimiento isotópico entre la zona costera y la oceánica, donde

los ecosistemas costeros son generalmente asociados a valores de $\delta^{13}\text{C}$ más altos que los oceánicos. También se da una fuerte relación entre los valores isotópicos de la materia orgánica particulada (MOP) y el fitoplancton con la latitud (Goericke & Fry, 1994). Ejemplo de ello son los valores registrados en trampas de sedimento y en depredadores tope, los cuales han mostrado que se presenta un incremento de 1 ‰ en $\delta^{15}\text{N}$ de MOP por cada 4° de decremento en la latitud en el Pacífico Noreste (Aurioles-Gamboa *et al.*, 2009). El gradiente espacial de isótopos de nitrógeno tiene una mayor complejidad, debido a la fuente de nutrientes (nitrato, amonio, N_2) y los procesos de incorporación biogeoquímicos (fijación de N_2 , asimilación o desnitrificación de nitrato o amonio) varían con los niveles de productividad (Kim *et al.*, 2012b). Estas tendencias isotópicas quedan registradas en la línea base donde la red trófica asociada a cada región va a iniciar con valores más elevados o más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ que se van acumulando en los tejidos de los consumidores. La cuenca oriental del Océano Pacífico constituye un ejemplo de este tipo de gradientes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), los cuales dependen de diversos factores relacionados con la productividad primaria de la base en la red trófica (Kim *et al.*, 2012b).

La variabilidad intraespecífica en la dieta podría ser alta dentro de una categoría de edad, con individuos con una variabilidad ontogénica marcada que usan estrategias de depredación diferentes y se alimentan de fuentes distintas (Bolnick *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2014). Un cambio ontogénico en el hábitat también puede ser para reducir la competencia con los conespecíficos más jóvenes o reflejar cambios en los requisitos energéticos. Estas necesidades biológicas pueden ser por diferencias en la relación costo-beneficio de una presa potencial entre los sexos o tamaño de los consumidores o puede estar relacionado con las demandas energéticas asociadas a la reproducción (Carlisle *et al.*, 2015). Lo cierto es que los depredadores pueden tener nichos alimentarios grandes que pueden indicar una gran variedad de estrategias individuales fuertemente ligadas al sexo, el tamaño, la ubicación, la ontogenia, variación del hábitat en la disponibilidad de presas y muchos otros factores causales de variación intraespecífica (Carlisle *et al.*, 2015).

Estudios anteriores sobre la dieta de *R. longurio* han mencionado que existen diferencias ontogénicas en varios aspectos de sus hábitos alimentarios y uso de hábitat por sexos y estadios de madurez (Conde-Moreno, 2009; Trejo-Ramírez, 2017). Por el contrario, algunos autores como Alatorre-Ramírez *et al.* (2013) no encontraron diferencias significativas entre estadios ni sexos, pero sus resultados evidencian variaciones en la importancia de una presa específica en la dieta por categorías sexuales y estadios de vida. Otras investigaciones no encontraron diferencias entre sexos, mientras que entre estadios de desarrollo sí, donde los neonatos tienen la posición trófica ligeramente más baja, alimentándose en zonas más costeras y de presas con un menor nivel trófico; mientras que en su etapa adulta se trasladan

a zonas más profundas (Trejo-Ramírez, 2017). La estrategia alimentaria en los primeros estadios es especialista y al llegar a la etapa de adultez se hace más generalista-oportunista (Osuna-Peralta *et al.*, 2014; Trejo-Ramírez, 2017).

Justificación

Los tiburones, a pesar de ser los depredadores históricos por excelencia y dominar la cima de las redes tróficas, son considerados de baja resiliencia. Esto se debe a que sus poblaciones son más susceptibles ante los efectos de una alta presión pesquera o a la degradación ambiental en comparación con las de otros peces. Sin embargo, *R. longurio* es una de las especies que se ha mantenido con la mayor estabilidad durante décadas en los niveles de capturas artesanales del Pacífico mexicano. Este depredador es un recurso pesquero potencial que debe ser explotado a través de una pesca sostenible para que siga permaneciendo en los desembarcos artesanales. A pesar de su importancia pesquera, *R. longurio* ha experimentado una reducción en su población de 30-49% durante las últimas tres generaciones (15 años) y está catalogada como una especie vulnerable en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Pollom *et al.*, 2020).

El estudio de los patrones de alimentación intraespecíficos proporciona un enfoque más profundo en la complejidad de las interacciones tróficas; y puede ayudar a comprender desde otra perspectiva la partición de recursos, la cual en un principio sólo era analizada entre especies. Estudios anteriores han concluido que existe una segregación espacial entre los estadios ontogénicos de *R. longurio*, la cual pudo deberse a un uso diferente de los recursos en diferentes hábitats (Conde-Moreno, 2009; Trejo-Ramírez, 2017). El tejido de las vértebras, al retener la información isotópica de la dieta durante toda la vida de un individuo, es un recurso clave para determinar si existen diferencias intraespecíficas en esta especie a lo largo de su ontogenia alimentaria individual y sus posibles causas. Teniendo en cuenta la información anterior se propone la siguiente hipótesis:

“Existen diferencias ontogénicas y entre sexos en la ecología trófica del tiburón bironche *R. longurio* en Bahía de La Paz.”

Objetivo General

Determinar si existen diferencias ontogénicas y entre sexos en la ecología trófica del tiburón bironche *R. longurio* en Bahía de La Paz.

Objetivos Específicos

1. Identificar la composición específica de la dieta de *R. longurio* mediante el análisis del contenido estomacal.
2. Determinar la variación isotópica ontogénica y sexual del $\delta^{15}\text{N}$ y del $\delta^{13}\text{C}$ en vértebra y músculo de *R. longurio*.
3. Determinar la posición trófica de *R. longurio* y su variación por estadio de madurez y sexo, con base en el $\delta^{15}\text{N}$.
4. Analizar cambios en el hábitat de alimentación de *R. longurio* durante la ontogenia y por sexos, con base en el $\delta^{13}\text{C}$.

3. Materiales y Métodos

3.1. Área de estudio

La Bahía de La Paz, situada dentro del Golfo de California, se ubica en parte suroriental de la Península de Baja California, México, entre los 24° 10', y 24° 47' de Latitud N y los 110° 20', y 110° 44' Longitud W. Esta bahía presenta un área de 2,635 km² lo que la convierte en el cuerpo de agua más grande del litoral oriental de la península, con 80 km de largo y 35 km de ancho (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008) (Fig. 1). Se extiende desde Punta Cabeza Mechudo a Playa Costa Baja, limitada al oeste y al sur por tierra firme, y al norte y este por las aguas del Golfo de California, la Isla Espíritu Santo e Isla La Partida. La bahía presenta profundidades de 10 m en la parte sur y hasta 450 m en la parte norte (Obeso-Nieblas *et al.*, 2004).

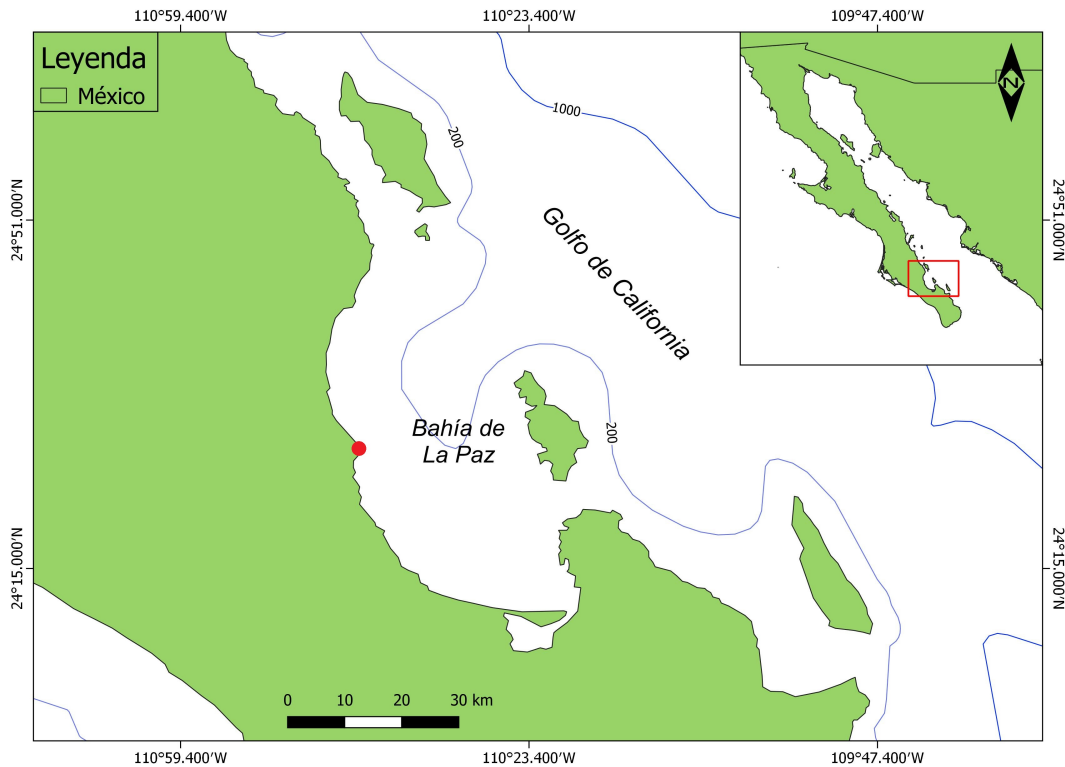


Figura 1. Área de estudio: Bahía de La Paz, B.C.S.

Bahía de La Paz presenta un clima desértico y árido, con temperaturas aproximadas de 20°C en invierno y de 40°C entre los meses finales del verano e inicios de otoño (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). En cuanto a las condiciones hidrográficas, se encuentra influenciada por la variabilidad del sur del Golfo de California sobre todo la zona profunda de la bahía (Obeso-Nieblas, 2003).

3.2. Métodos de muestreo

Los tiburones se capturaron por medio de redes de enmalle de fondo entre 30 y 60 m de profundidad. Las vértebras se extrajeron a la altura de la primera aleta dorsal y fueron colocadas en bolsas de plástico. Se registró la fecha, número de organismo correspondiente, largo total, sexo, estado de madurez de cada individuo y lugar del muestreo. Los estadios de madurez se definieron según la talla de primera madurez propuesta por el criterio de [Mejía-Salazar \(2007\)](#). Posteriormente los tiburones se diseccionaron por la cavidad abdominal y se extrajo el estómago, se tomó una muestra de músculo de la región dorsal, cerca de la cabeza del organismo. Todas las muestras fueron almacenadas y congeladas para su posterior análisis.

3.3. Trabajo de laboratorio

Las presas obtenidas del contenido estomacal fueron separadas por grupos taxonómicos e identificadas hasta el taxón más bajo posible utilizando las claves de identificación especializadas, siendo para peces las claves de [Clothier & Baxter \(1969\)](#) y [Fischer *et al.* \(1995\)](#) para identificar tanto esqueletos como organismos completos. Se recurrió a la colección de esqueletos de peces del Laboratorio de Ecología de Peces de CICIMAR para certificar la identificación de este tipo de presas. Los crustáceos y sus restos se identificaron por medio de los exoesqueletos utilizando las claves de [Garth & Stephenson \(1966\)](#) y [Fischer *et al.* \(1995\)](#). A continuación, las especies presa o ítems alimentarios se pesaron en una balanza y se cuantificaron cada uno de los individuos correspondientes a cada ítem alimentario.

Para el caso del tejido muscular del depredador y de las presas, se lavó con agua destilada quitando impurezas y obteniendo en promedio 2 g de músculo los cuales fueron depositados en viales. Las muestras de vértebras de ambos sexos se descongelaron y limpiaron manualmente removiendo el arco neural y el tejido conjuntivo. Los estadios ontogénicos se seleccionaron con base en los anillos de crecimiento de la vértebra siguiendo el criterio de [Loor-Andrade \(2013\)](#) (Fig. 2). Para esto se consideró la talla de madurez de la especie y relación entre el radio de la vértebra y la longitud total. Posteriormente se extrajo el tejido que constituye a la vértebra, realizando perforaciones con la ayuda de un microtaladro modelo Proxxon Micromet 50/E con una broca de un diámetro de 1 mm, en dirección desde el foco hacia el borde de la vértebra en las marcas preestablecidas. El polvo resultante de cada perforación se depositó en viales individuales.

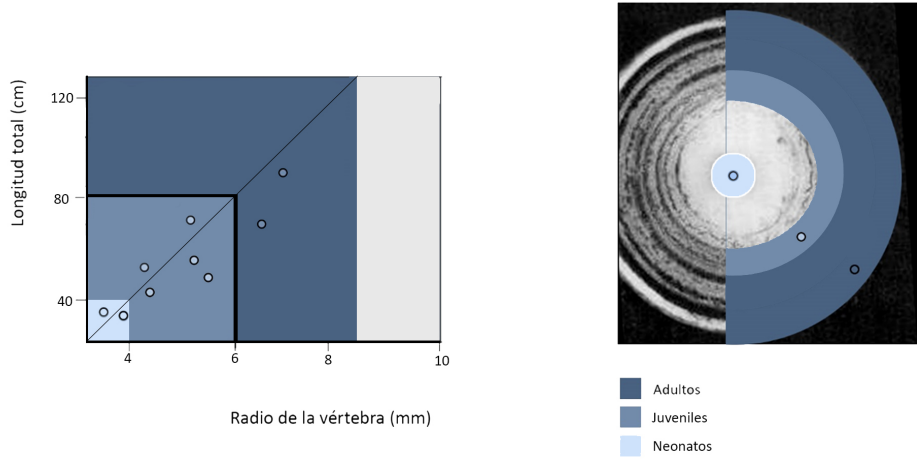


Figura 2. Relación entre el radio vertebral y la longitud total de *R. longurio*. Estadios ontogénicos seleccionados.

3.4. Análisis cuantitativo del contenido estomacal

Las presas más importantes en el análisis de contenidos estomacales se obtuvieron a partir del Índice de Importancia Relativa Presa-Específico (PSIRI, por sus siglas en inglés), propuesto por [Brown et al. \(2012\)](#), que proporciona la cantidad, frecuencia y biomasa de las presas ingeridas por el consumidor en diferentes épocas del año a través del índices numérico, la frecuencia de ocurrencia y el índice gravimétrico. El PSIRI es una modificación del índice de importancia relativa (IRI), que contabiliza las abundancias de las presas específicas con respecto a los estómagos donde estuvieron presentes ([Pinkas, 1971](#)). A diferencia del IRI; el PSIRI es aditivo, proporcionando resultados más homogéneos de las medidas relativas de abundancia del alimento. La fórmula del PSIRI es la siguiente:

$$\% \text{PSIRI}_i = \frac{\%FO_i \cdot (\%PN_i + \%PW_i)}{2} \quad (1)$$

Como muestra la ecuación 1, para calcular el PSIRI primero se necesita determinar los valores: Índice Numérico (% N), Índice Gravimétrico (% W), Frecuencia de Ocurrencia (FO) y abundancia presa específica (% PN_i y % PW_i) para el Índice Numérico y Gravimétrico respectivamente.

La FO registra la frecuencia de una presa determinada en los estómagos con alimento, y se calculó con la fórmula:

$$FO_i = \frac{n_i}{n} \quad (2)$$

Donde n_i es la cantidad de individuos de una categoría alimentaria presente en un estómago y n es la cantidad de individuos de todas las categorías alimentarias.

El Índice Numérico se utilizó para determinar cualitativamente la cantidad de categorías alimenticias presentes en cada estómago y finalmente es expresado como el porcentaje de la cantidad de individuos en una categoría alimenticia con respecto al total de individuos en todas las categorías alimenticias (Pelález-Mendoza, 1997), y se calculó con la fórmula:

$$\%N = \frac{N_i}{N_T} \cdot 100 \quad (3)$$

Donde N_i es la cantidad de individuos de una categoría alimenticia y N_T es el total de individuos de todas las categorías alimenticias presentes en un estómago.

Con el Método Gravimétrico se determinó el peso de los contenidos estomacales, y finalmente se expresó como el porcentaje del peso de los individuos en una categoría alimenticia con respecto a la suma total del peso de individuos en todas las categorías alimenticias (Pelález-Mendoza, 1997), y se calculó con la fórmula:

$$\%W = \frac{W_i}{W_T} \cdot 100 \quad (4)$$

Donde W_i es el peso de los individuos encontrados en una categoría alimenticia y W_T es el peso de todas las categorías alimenticias presentes en un estómago.

La abundancia presa específica se calculó con la fórmula:

$$\%PA_i = \frac{\sum_{j=1}^n \%A_{ij}}{n_i} \quad (5)$$

Donde $\%A_{ij}$ es la abundancia (por número o peso) de las categorías de presas i en las muestras de estómagos j , n_i es el número de estómagos que contienen esa presa i , n es el número total de estómagos y $\%PN_i$ y $\%PW_i$ son la abundancia presa específica para el Índice Numérico y Gravimétrico respectivamente.

Es importante aclarar que el análisis de contenido estomacal en la investigación actual se utilizó para conocer el espectro de presas que, junto con los resultados de las presas más importantes en la literatura, sirvió de base para determinar las presas de mayor contribución en la dieta de *R. longurio* a través del análisis de isótopos estables que se utilizaron en los modelos de mezcla bayesianos del paquete SIMMR. Los niveles tróficos de las presas se obtuvieron de la propuesta de Cortés (1999).

Para calcular la amplitud del nicho trófico (B_i) se utilizó el índice estandarizado de Levin (Krebs, 1989). Este índice va del cero a uno, donde los valores de B_i son cercanos a

cero, el depredador se considera como especialista. Cuando los valores son cercanos a uno (> 0.6), se consideran generalistas y se refiere a que los depredadores consumen cualquier presa sin ninguna selección. Este índice se calcula mediante la fórmula:

$$B_i = \frac{1}{n-1} \left(\frac{1}{\sum_j p_{ij}^2} - 1 \right) \quad (6)$$

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

El nivel trófico calculado mediante contenido estomacal fue determinado utilizando la fórmula de [Christensen & Pauly \(1992\)](#) donde se pondera el peso de cada tipo de presa, y se calculó con la fórmula:

$$NT_{depredador} = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} \cdot NT_j \quad (7)$$

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

3.5. Análisis de isótopos estables en músculo y vértebras

El análisis de isótopos estables es una de las técnicas más utilizadas para conocer las tendencias de variación intraespecífica en la dieta a través de nichos isotópicos que pueden indicar hábitats de alimentación y estrategias alimentarias ([Hussey et al., 2012](#)).

Las muestras del tejido muscular del depredador y sus presas fueron descongeladas y puestas en tubos de Eppendorf de 2 ml. A continuación, se colocaron en una liofilizadora LABCONCO a una temperatura de -45°C y una presión de 0.120 mbar por 24 hrs para extraer la humedad de los tejidos. Una vez finalizado el liofilizado, se procedió a realizar la extracción de urea, para lo cual las muestras fueron puestas en viales de vidrio, donde se le agregaron 10 ml de agua desionizada para luego ser sometidas a un sonificador BRANSON 3800 durante 15 min, luego fue decantado el sobrante y este proceso se repitió 3 veces ([Kim & Koch, 2011](#)). Una vez sonificada la muestra fue nuevamente secada y pulverizada utilizando para ello un mortero de ágata y el polvo resultante se depositó en cantidades de 1 mg, utilizando una microbalanza analítica modelo ABT 220-5D con una precisión de 0.01mg, en cápsulas de estaño de 4 x 6 mm. Las muestras fueron posteriormente analizadas mediante un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas Thermoelectron delta V plus, aunado a un analizador elemental modelo costech 4010 con una precisión $< 0.02\%$.

El polvo de las vértebras contenido en cada vial se compartió en raciones de 2 mg en cápsulas de plata de 3.2 x 4 mm, las cuales se pesaron en una balanza analítica con una precisión de ± 0.01 mg. Posteriormente las cápsulas fueron expuestas a un baño de vapor ácido. Este procedimiento consiste en exponer el polvo de las cápsulas a vapor de HCl ultrex en un desecador cerrado por 24 horas, con el objetivo de degradar los carbonatos inorgánicos presentes en la muestra. Una vez finalizado el procedimiento las muestras fueron analizadas también en el espectrómetro de masas.

Los valores de isótopos estables (δ) del músculo y de las vértebras se calcularon siguiendo el procedimiento propuesto por [Boutton \(1991\)](#):

$$\delta^{15}N \text{ o } \delta^{13}C = \left(\frac{R_{muestra}}{R_{estandar}} - 1 \right) \cdot 1000 \quad (8)$$

Donde $R_{muestra}$ es la proporción entre los isótopos $^{13}C/^{12}C$ o $^{15}N/^{14}N$, $R_{estandar}$ es el valor isotópico de la Pee Dee Belemnite (PDB) en el caso del carbono o el valor isotópico del nitrógeno atmosférico en el caso del nitrógeno.

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

$$PT = \lambda + (\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{base})/\Delta_n \quad (9)$$

Donde λ es la posición trófica de un consumidor intermedio entre el depredador y la base de la red trófica, $\delta^{15}N_{depredador}$ es el valor de la señal isotópica del depredador y $\delta^{15}N_{base}$ es el valor de $\delta^{15}N$ del consumidor intermedio (zooplancton mixto ([Lladó-Cabrera, 2020](#))), Δ_n es el factor de enriquecimiento isotópico. El enriquecimiento isotópico aplicado se basó en el criterio de [McCutchan et al. \(2003\)](#), $1.1 \text{ ‰} \pm 0.3 \text{ ‰}$ y $2.8 \text{ ‰} \pm 0.4 \text{ ‰}$ para Carbono y Nitrógeno respectivamente.

Para conocer el traslapo de nicho isotópico, se utilizó el método de ELIPSES bayesianas del paquete SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R) este método determina el nicho en un espacio bidimensional definido por los valores $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$, la elipse que contiene el 95 % de los valores esperados de ambos isótopos. El grado de traslapo de las elipses determina el grado de traslapo trófico, los valores cercanos a 1 son considerados como un alto traslapo ([Jackson et al., 2011](#)).

Para determinar que presas tienen mayor aporte a la dieta del depredador se utilizó un modelo de mezcla que utiliza probabilidad bayesiana con el paquete SIMMR ([Parnell, 2016](#)) en el software R versión 3.4.3 ([R Core Team, 2017](#)). Este modelo a través de probabilidades bayesianas relaciona los valores medios y la desviación estándar de las señales isotópicas del depredador y de las presas más importantes que se encontraron con el aná-

lisis de contenido estomacal, así como el fraccionamiento que se representa entre ambos, la información proporcionada es la presa asimilada que se encuentra en mayor proporción en el depredador ([Parnell *et al.*, 2010](#)).

4. Resultados

Se recolectaron 67 muestras de tiburones entre 2018 y 2020, de los cuales un total de 31 individuos fueron hembras y 36 machos (Tabla 1). Se recolectaron un total de 30 vértebras, 33 músculos y 62 estómagos, de estos últimos, 32 se encontraron vacíos (52 %).

Tabla 1. Inventario de muestras analizadas de *R. longurio* entre 2018 y 2020.

	2018		2019		2020		Total
	H	M	H	M	H	M	
Músculos	13	20					33
Estómagos	14	22	6	5	8	7	62
Vértebras		10	1		10	9	30

En el presente estudio, todos los organismos capturados se clasificaron como adultos, excepto un individuo juvenil. la clasificación se basó en el criterio de [Mejía-Salazar \(2007\)](#), en el cual, a partir de los 80 cm se alcanza la primera madurez sexual en el caso de las hembras y a partir de los 82 cm en el caso de los machos. Las tallas dominantes para ambos sexos estuvieron entre los 90 y 110 cm (Fig. 3).

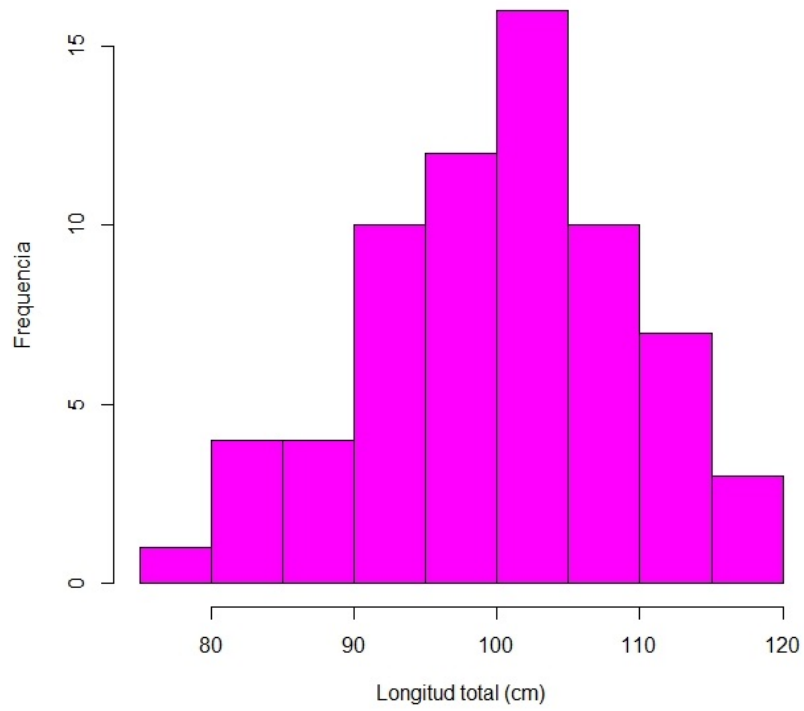
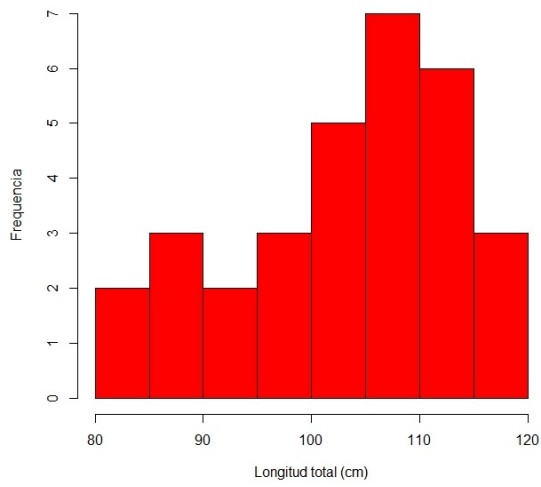
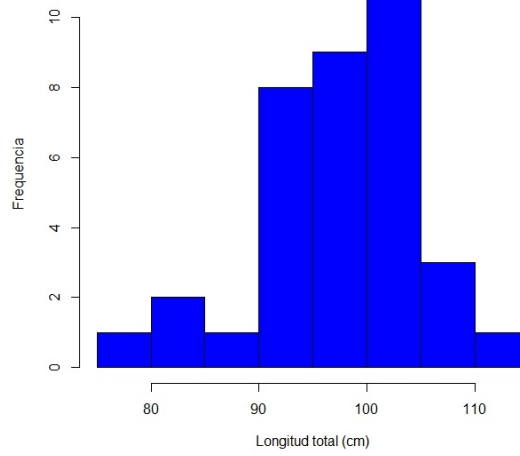


Figura 3. Frecuencia de tallas (cm) de individuos de *R. longurio*.



(a)



(b)

Figura 4. Frecuencia de tallas (cm) de (a) hembras y (b) machos de *R. longurio*.

Las hembras presentaron el mayor rango (Fig. 4a) y promedio de tallas (Fig. 5), en comparación con los machos que mostraron un rango más estrecho (Fig. 4b) y un menor promedio de tallas (Fig. 5).

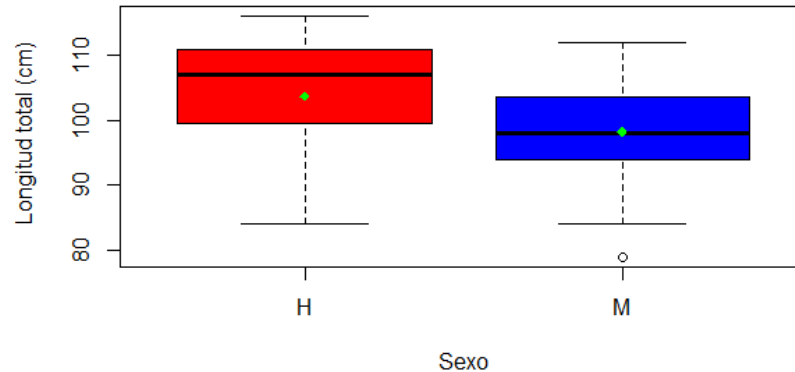


Figura 5. Longitud total (cm) de (H) hembras y (M) machos de *R. longurio*. Promedio de tallas presentado en color verde.

4.1. Espectro trófico y presas más importante en la dieta de *R. longurio*

Las presas más importantes se determinaron utilizando el Índice de Importancia Relativa Presa-Específico (% PSIRI) para los contenidos estomacales. La figura 6a muestra el total de organismos encontrados en el contenido estomacal, así como su importancia en la dieta (Tabla 4 y Anexo A) y la figura 6b muestra los organismos que alcanzaron el 90% de PSIRI. Este último gráfico muestra la contribución de cada ítem a cada índice y se puede ver con mayor claridad la importancia en la dieta de cada grupo. El tiburón *R. longurio* tiende a ser un depredador piscívoro, ya que su alimentación se basó principalmente en peces tanto demersales como pelágicos, y en segundo lugar se observaron ítems de invertebrados, crustáceos y cefalópodos. Sus presas más importantes fueron *Scomber japonicus*, miembros de la familia Batrachoididae, *Pleuroncodes planipes*, *Penaeus vannamei* y peces de la familia Gerreidae. Se encontró arena en algunos de los estómagos analizados, lo cual indicó que *R. longurio* se alimenta de organismos demersales.

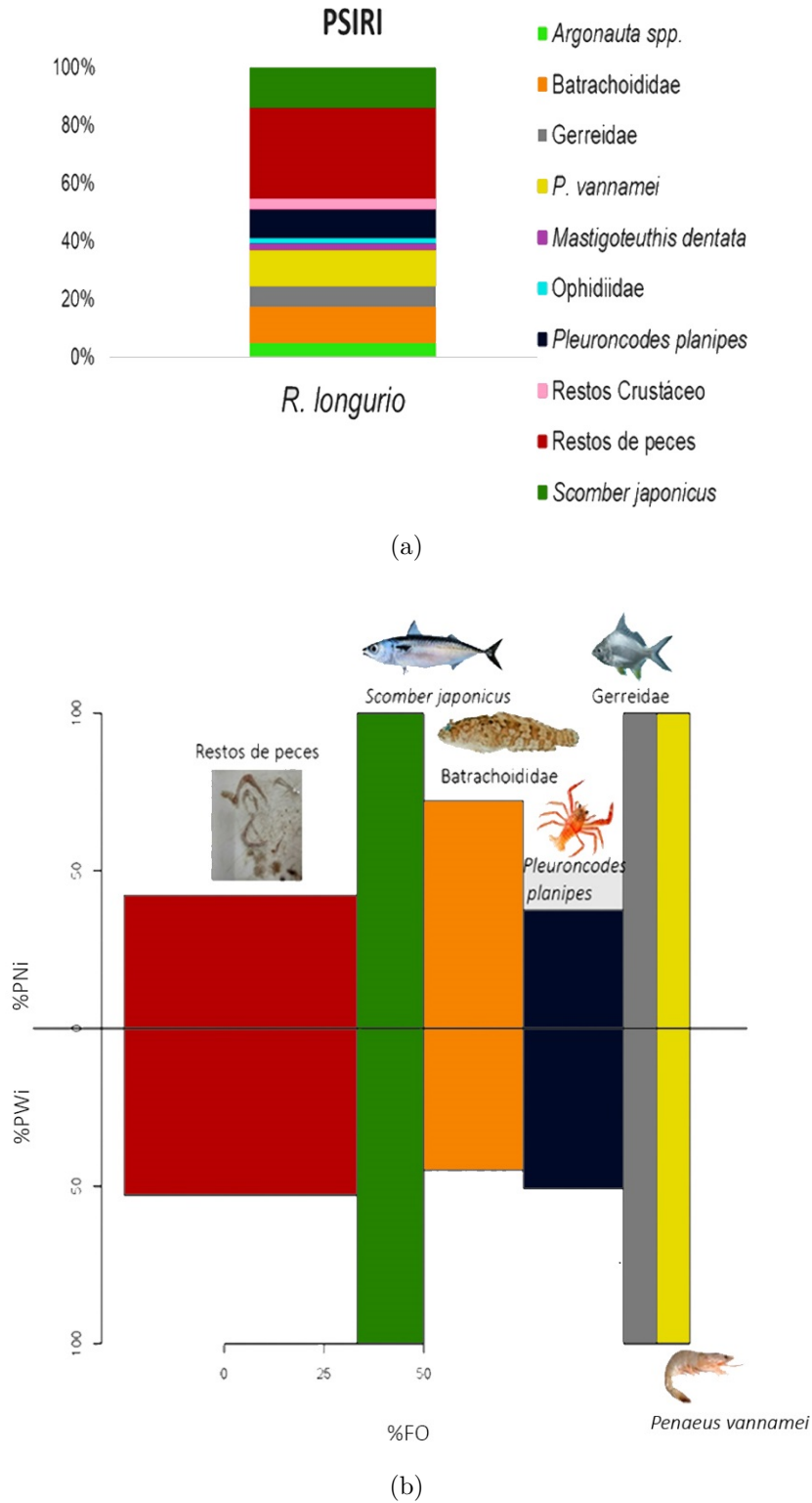


Figura 6. Especies presa más importantes en la dieta de *R. longurio*. (a) Índice de Importancia Relativa Presa-Específica (% PSIRI) para los contenidos estomacales de *R. longurio* y (b) presas que acumularon el 90 % de importancia con los índices Numérico (% N), Gravimétrico (% W) y la Frecuencia de Ocurrencia (FO).

Del análisis de contenido estomacal se tomaron tres biopsias de tejido muscular de las presas identificadas para el análisis de isótopos estables, con el objetivo de introducirlas en el modelo de mezcla bayesiano y determinar las contribuciones relativas de las presas principales a la dieta de *R. longurio* (Fig. 7); la familia Ophidiidae fue la que presentó una asimilación mayor con respecto a las demás.

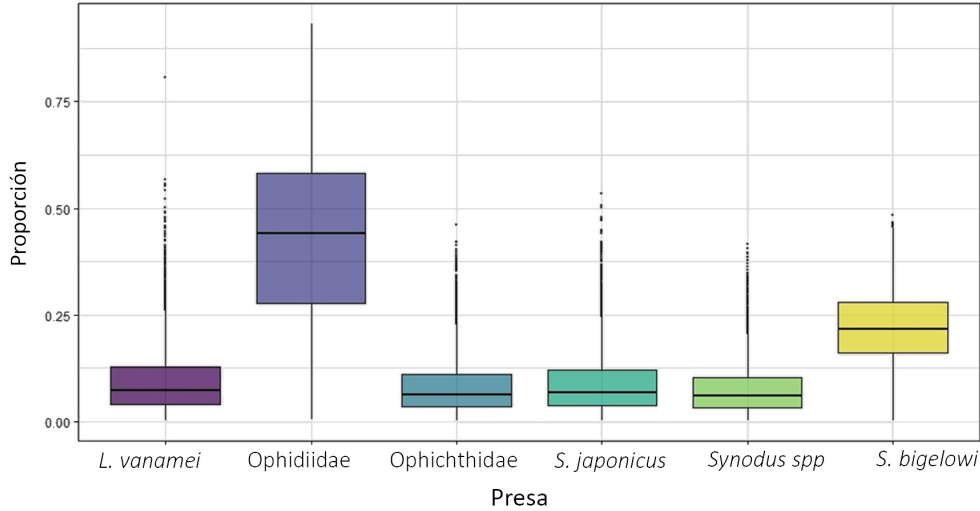


Figura 7. Modelo de Mezcla de las principales presas de *R. longurio* en el año 2018.

4.2. Amplitud trófica de *R. longurio*

La amplitud trófica se determinó a través de la varianza del $\delta^{15}N$ en el tejido muscular y las vértebras (Tabla 2) y mediante el Índice de Levin para los contenidos estomacales. El presente estudio se basó principalmente en los resultados de la varianza del $\delta^{15}N$ debido a que los isótopos estables proporcionan resultados más fiables cuando se tiene un tamaño de muestra bajo en los estómagos con alimento ($n = 30$).

El valor del Índice de Levin (0.58) se encontró entre los límites de las clasificaciones, generalista y especialista, propuestas para este índice (Krebs, 1989). Los valores de varianza del $\delta^{15}N$ del tejido muscular (>1) determinaron una marcada amplitud trófica generalista, donde las hembras tuvieron los mayores valores de varianza y se diferenciaron significativamente de los machos.

Por otro lado, los valores de varianza en vértebras mostraron una dieta especializada para todos los estadios de vida en ambos sexos (neonatos, juveniles y adultos), de los cuales los juveniles tuvieron una variación de $\delta^{15}N$ más alta, mostrando diferencias significativas con respecto a los neonatos y adultos. Las hembras y los machos se diferenciaron

significativamente para todas las etapas de vida.

Tabla 2. Amplitud trófica (marcada por los valores de varianza del $\delta^{15}N$) por estadios y sexos para isótopos estables en músculo y vértebra de *R. longurio*.

Tejido		Amplitud Trófica		
		Estadio	Macho	Hembra
Vértebra	Neonatos	0.51 ± 0.13	$0.56 \pm 0.2^*$	$0.28 \pm 0.14^*$
	Juveniles	$0.79 \pm 0.17^*$	$0.86 \pm 0.25^*$	$0.15 \pm 0.1^*$
	Adultos	0.38 ± 0.13	$0.7 \pm 0.25^*$	$0.16 \pm 0.12^*$
Músculo	Adultos	2.16	$1.91 \pm 0.21^*$	$3.21^* \pm 0.42$

* Diferencias significativas

4.3. Posición trófica de *R. longurio*

Se obtuvo la posición trófica entre sexos y estadios ontogénicos a partir de los isótopos estables de músculo y vértebras (Tabla 3), la cual se calculó a través de las presas identificadas en el análisis de contenido estomacal y el valor obtenido fue de 4.08.

La posición trófica de los individuos adultos de *R. longurio*, calculada mediante la señal del isótopo de nitrógeno en el tejido muscular, presentó el valor más alto del resto de las categorías de edad. Por otro lado, los neonatos mostraron la posición trófica más alta de los estadios en ambos sexos y se diferenciaron significativamente de los juveniles y adultos. En cuanto a la variación sexual, las hembras en las categorías de neonatos y juveniles tuvieron una menor posición trófica con respecto a los machos mostrando diferencias significativas.

Tabla 3. Posición trófica por estadios y sexos para isótopos estables en músculo y vértebra de *R. longurio*

Tejido		Posición Trófica		
		Estadio	Macho	Hembra
Vértebra	Neonatos	$4.3 \pm 0.03^*$	$4.3 \pm 0.05^*$	$4.2 \pm 0.04^*$
	Juveniles	3.7 ± 0.04	$3.7 \pm 0.07^*$	$3.6 \pm 0.03^*$
	Adultos	3.7 ± 0.03	3.79 ± 0.07	3.7 ± 0.03
Músculo	Adultos	4.5	4.51 ± 0.06	4.6 ± 0.12

* Diferencias significativas

4.4. Sobreposición trófica

4.4.1. Sobreposición trófica entre sexos

Se utilizó el modelo de elipses bayesianas (SIBER) para determinar las posibles diferencias entre sexos (Fig. 8). El modelo muestra el nicho isotópico de ambos sexos con respecto a sus dietas. Se determinaron diferencias en la dieta entre sexos con un traslapo intermedio de 0.46 (< 0.6). Las elipses no se superponen significativamente, dado que no exceden el 60 % del traslapo en ningún caso.

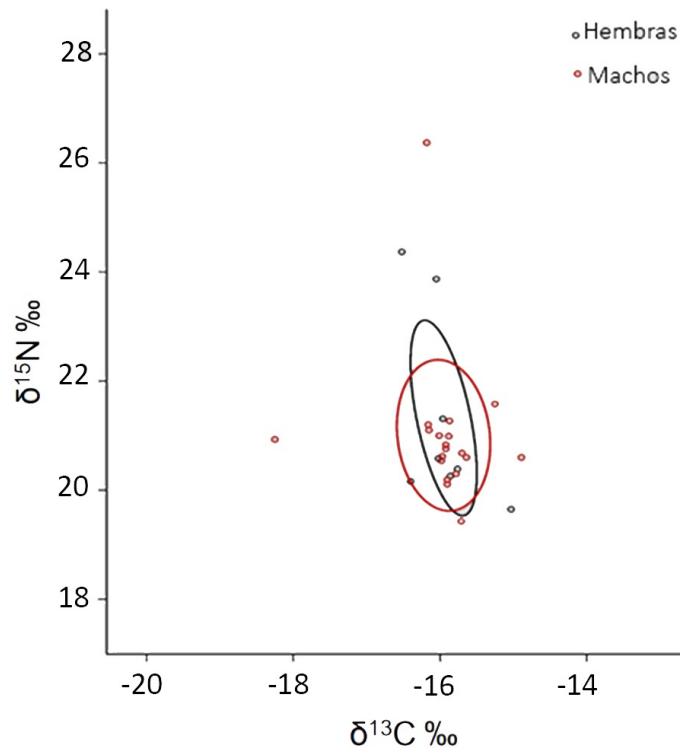
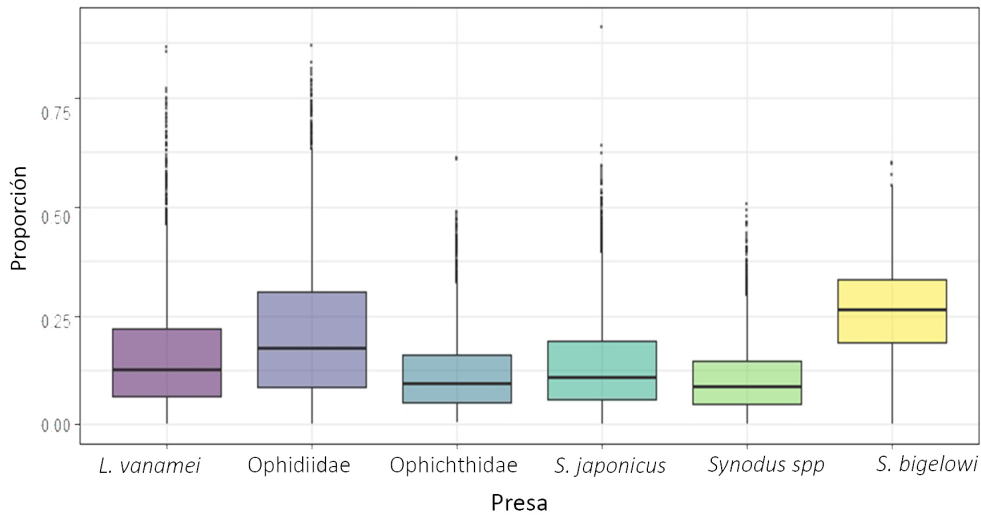
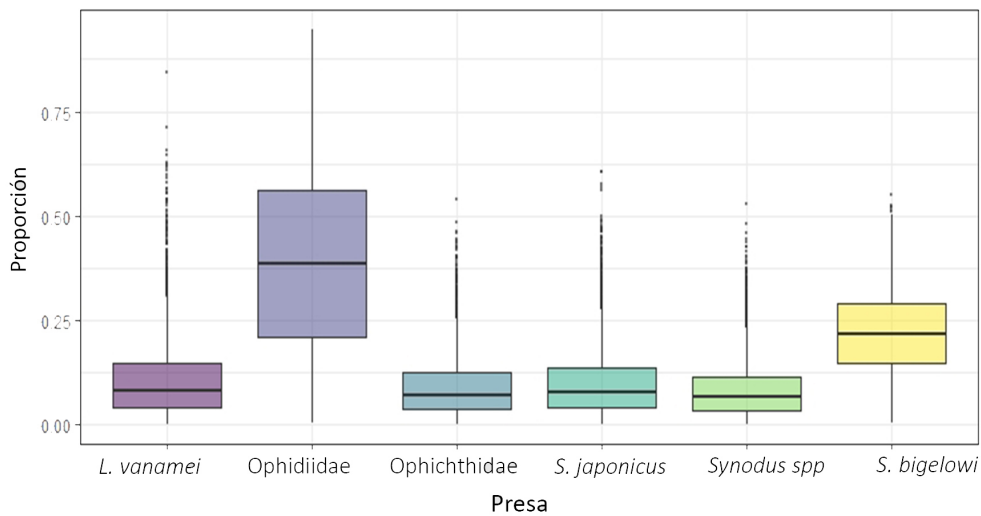


Figura 8. Modelo de elipses bayesianas para hembras y machos de *R. longurio*.

Los modelos de mezcla separados por sexos (Fig. 9), a pesar de converger en las presas de la dieta, mostraron ciertas diferencias en la importancia de estos ítems alimentarios. Donde las hembras tendieron a tener una homogenización en la contribución de todas sus presas (Fig. 9a) y una mayor contribución de *S. bigelowi* en la dieta con respecto a la de los machos (Fig. 9b).



(a)



(b)

Figura 9. Comparación de los Modelos de Mezcla de las principales presas de *R. longurio* entre (a) hembras y (b) machos.

4.4.2. Sobreposición trófica entre estadios ontogénicos

El modelo de elipses bayesianas (SIBER) determinó que existen diferencias entre los estadios ontogénicos (neonatos, juveniles y adultos). Los valores de sobreposición bayesiana mostraron un traslape no significativo de 0.4 (< 0.6) entre juveniles y adultos. Los neonatos

mostraron un traslape intermedio (0.14), tanto con los adultos como con los juveniles (Fig. 10).

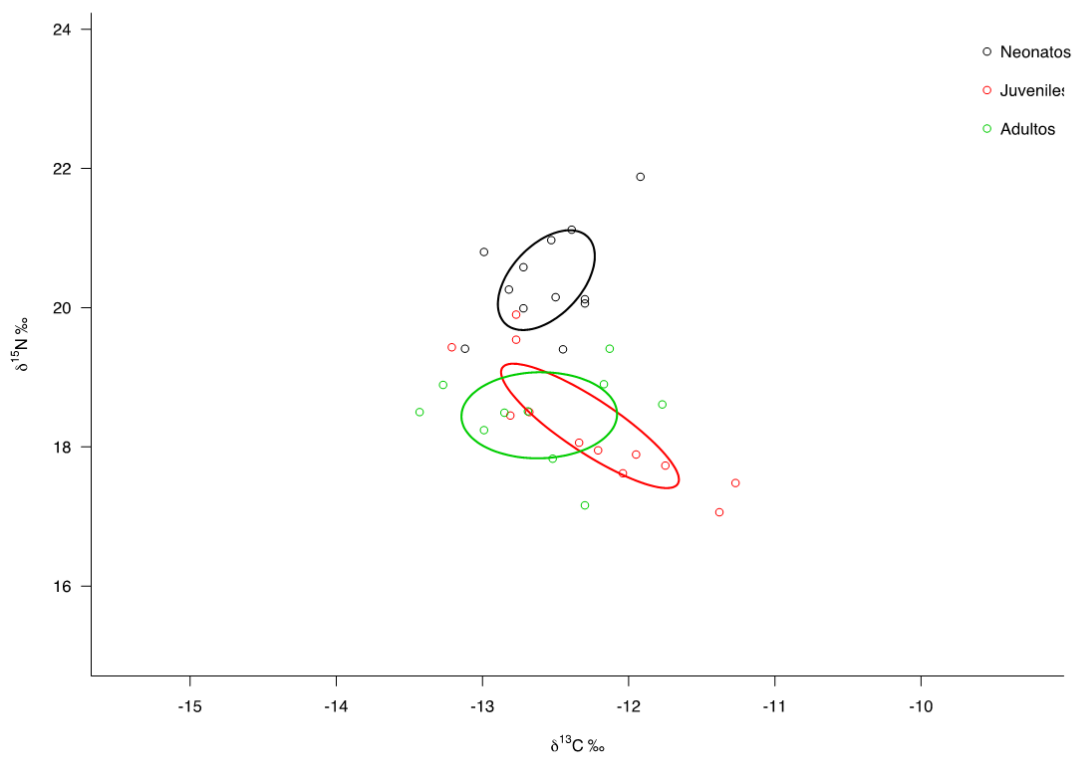


Figura 10. Modelo de elipses bayesianas para estadios ontogénicos de *R. longurio*.

4.4.3. Sobreposición trófica por sexos entre estadios ontogénicos

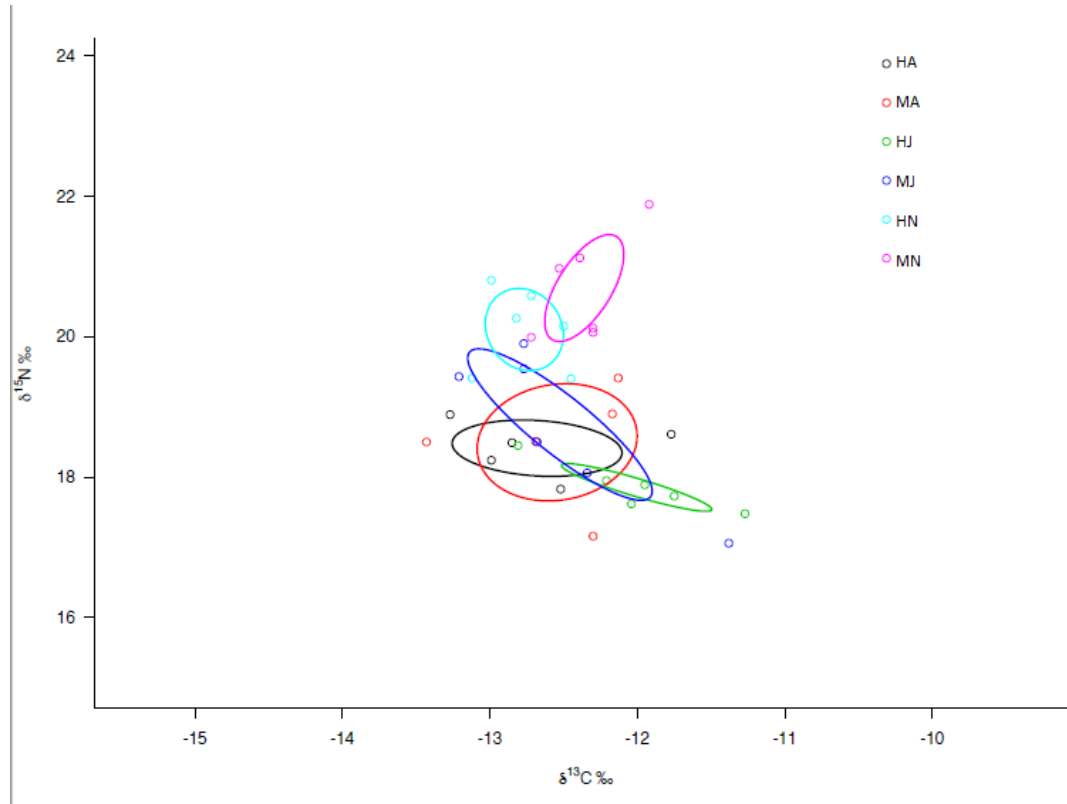


Figura 11. Modelo de elipses bayesianas sexos por estadios ontogénicos de *R. longurio*.

El modelo de elipses bayesianas (SIBER) determinó que existen diferencias significativas entre hembras y machos en los tres estadios ontogénicos analizados (neonatos, juveniles y adultos). Los bajos valores de sobreposición bayesiana mostraron un traslapo no significativo entre ambos sexos para todos los estadios, de los cuales los adultos machos y los juveniles machos presentaron la mayor sobreposición con un valor de 0.32 (< 0.6) y el menor valor de traslapo (0.01) fue mostrado por los neonatos machos y las hembras juveniles (Fig. 11).

5. Discusión

La mayor cantidad de individuos de *R. longurio* fueron capturados en el intervalo de tallas entre los 90 cm y 110 cm de longitud total (Fig. 3), donde las hembras (Fig. 4a) mostraron una tendencia a los mayores tamaños que los machos (Fig. 4b). Estos resultados coinciden con los de Alatorre-Ramírez *et al.* (2013), donde los adultos de hasta 170 cm dominaron las capturas y las hembras presentaron el mayor promedio en las tallas.

Los meses de capturas de *R. longurio* en el presente estudio coincidieron con algunos de los meses reportados por Márquez-Farías *et al.* (2005) y Alatorre-Ramírez *et al.* (2013) en Sinaloa. Ambos estudios mencionan que las capturas de *R. longurio* tienen un marcado patrón estacional, el cual va desde noviembre a abril, con un pico máximo en febrero y capturas moderadas en los otros meses mencionados, por lo que el cazón birronche es un componente importante en la pesca artesanal durante el invierno y la primavera.

Márquez-Farías *et al.* (2005) también mencionaron que las capturas de *R. longurio* son posibles por los movimientos masivos que realiza esta especie, que pueden estar relacionados con la temperatura del mar o con la reproducción (Mejía-Salazar, 2007). Varias de las hembras muestreadas en este estudio se encontraban grávidas, lo cual podría estar indicando la entrada de adultos a la bahía en forma de “corridas” con el fin de tener a sus crías (Mejía-Salazar, 2007), ocasionando un aumento en las capturas en estos meses.

Sin embargo, Trejo-Ramírez (2017) hizo una caracterización de la Bahía de La Paz como una posible área de crianza para *R. longurio* y no encontró hembras preñadas en su muestreo ni machos maduros, pero sí indicó que la temporada de nacimientos en esta bahía se lleva a cabo de mayo a agosto, al encontrar un alto porcentaje de individuos neonatos y juveniles. Este contraste puede deberse a la profundidad del área donde se efectuó la captura en ambos estudios. En el caso de Trejo-Ramírez (2017), el muestreo se hizo desde la zona intermareal hasta los 30 m de profundidad. Sin embargo, en este estudio las capturas se hicieron entre los 30 m y 60 m de profundidad, donde solo se encontraron estadios adultos.

Los resultados de Trejo-Ramírez (2017), en conjunto con los resultados del actual estudio sugieren una segregación espacial en la ontogenia de esta especie con el aumento de la profundidad. Además, confirman que Bahía de La Paz es una importante área de crianza para este tiburón, como lo son también en la costa de Mazatlán (Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013), el norte del Golfo de California y la costa de Sonora (Bizzarro *et al.*, 2000).

5.1. Composición de la dieta de *R. longurio*

A través del análisis de contenido estomacal se encontró que esta especie de tiburón es depredador piscívoro con preferencia por los peces teleósteos, como fue la macarela (*Scomber japonicus*), especie pelágica migratoria perteneciente a la familia Scombridae que se distribuye en el Océano Pacífico nororiental, donde el Golfo de California es una de las áreas más importantes de su pesca (Gluyas-Millán & Quiñónez-Velázquez, 1996). En el presente estudio, *S. japonicus* resultó ser la de mayor porcentaje de importancia en el PSIRI junto con individuos pertenecientes a las familias Batrachoididae y Gerreidae. Estos resultados coinciden con otras investigaciones (Castillo-Géniz, 1990; Márquez-Farías, 2007; Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013), las cuales encontraron que la dieta de este tiburón está dominada por los teleósteos, seguidos por los crustáceos y los cefalópodos. En este estudio, estos dos últimos grupos de invertebrados también se encontraron en el PSIRI en un segundo lugar de importancia en la dieta.

Ejemplos de crustáceos registrados en la dieta fueron el camarón blanco del Pacífico *P. vannamei* y el cangrejo rojo o langostilla *P. planipes*, los cuales se distribuyen en fondos lodosos y arenosos costeros y son muy abundantes en el Océano Pacífico oriental. También se encontraron los cefalópodos *Mastigoteutis dentata* y *Argonauta* spp. Este último también fue encontrado en el contenido estomacal de *R. longurio* en los estudios de Conde-Moreno (2009) y Osuna-Peralta *et al.* (2014). El cefalópodo *Argonauta* spp. es de hábitos epipelágicos y puede encontrarse grandes cantidades en áreas costeras, por lo que pudo ser la causa de que fuera el género de mayor importancia encontrado por Osuna-Peralta *et al.* (2014) en las costas de Mazatlán. Los autores anteriores encontraron un bajo valor del índice de Levin, clasificando así a *R. longurio* como depredador especialista, coincidiendo con lo encontrado por Alderete-Macal (2007) en Oaxaca. Según Osuna-Peralta *et al.* (2014), la clasificación de especialista pudo ser la consecuencia de una alta disponibilidad de *Argonauta* spp. en el hábitat trófico de este depredador, en combinación con un mínimo esfuerzo de captura. Estos autores concluyeron que la conducta de *R. longurio* fue más oportunista que selectiva, el cual fue un criterio que también fue asignado por Conde-Moreno (2009), quien de la misma manera atribuyó el bajo valor registrado del índice de Levin en su estudio, al consumo de las presas con mayor abundancia en la zona.

En el presente estudio, el análisis de contenido estomacal mostró dos hábitats de alimentación en *R. longurio*, al consumir presas de naturaleza pelágica como *Scomber japonicus* y bentónicas como crustáceos. Lo anterior indicó que esta especie realiza migraciones verticales en la columna de agua que le permiten consumir presas de diferentes gremios tróficos, carácter adaptativo que puede ser una de las causas de que sea una especie depredadora altamente resiliente ante las condiciones externas (Furlong-Estrada

et al., 2015). Estos resultados coinciden con los de la literatura (Márquez-Farías *et al.*, 2005; Conde-Moreno, 2009; Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013; Trejo-Ramírez, 2017), donde la mayoría de estos estudios describen a *R. longurio* con una alimentación demersal de peces (e.g. *Echiophis brunneus*, *Rhynchoconger nitens*) y en segundo lugar de crustáceos y/o cefalópodos (Conde-Moreno, 2009; Osuna-Peralta *et al.*, 2014). Los peces demersales estuvieron representados en el PSIRI a través de la familia Gerreidae y Batrachoididae, que junto a los crustáceos y la arena encontrada en los estómagos, lo cual también fue reportado por Alatorre-Ramírez *et al.* (2013), denotan el comportamiento bentónico de esta especie de tiburón.

En el análisis de contenido estomacal se encontró una cantidad considerable de estómagos vacíos (52 %) o con un grado de digestión avanzado, lo cual no permitió la identificación de las presas. Estos resultados sumados a un bajo tamaño de muestra constituyeron limitaciones en nuestro estudio. Sin embargo, Ehemann *et al.* (2019) mencionaron que un alto índice de vacuidad es un carácter común en varias especies de elasmobranquios, el cual puede llegar a tener valores de vacío de hasta un 76 % en sus estómagos.

Si bien las técnicas moleculares para describir la dieta son herramientas necesarias, Ehemann *et al.* (2019) hacen énfasis en que el “cero” de los estómagos vacíos es un resultado igualmente interpretable y no menos importante para indicar posibles causas biológicas y ecológicas. Alatorre-Ramírez *et al.* (2013) encontraron un índice de vacuidad considerable en la dieta de *R. longurio* en las costas de Mazatlán y se lo atribuyeron a factores como el tipo de pesca utilizado, la naturaleza del tejido de las presas, el tiempo efectivo de la pesca, o incluso, a características metabólicas comunes en algunos elasmobranquios como son las elevadas tasas de digestión. Estas causas estuvieron basadas en el criterio de que muchos depredadores no se alimentan de presas nuevas hasta haber digerido las que ya consumieron. Lo anterior coincide con lo descrito en la dieta de *Rhinoptera steindachneri* por Ehemann *et al.* (2019) en la Bahía de La Paz, quienes hicieron un análisis detallado de todos los factores que pueden influir en un alto índice de vacuidad. A continuación se muestra una síntesis de dichos factores, propuestos por Alatorre-Ramírez *et al.* (2013) y Ehemann *et al.* (2019), con sus respectivas explicaciones:

1. Tipo de pesca utilizado

En Bahía de La Paz al igual que en Mazatlán, *R. longurio* se captura con redes de enmalle y palangres, que si bien son efectivos en la captura de adultos (Márquez-Farías *et al.*, 2005), les causan un elevado estrés. Esto les provoca una regurgitación frecuente del contenido estomacal, lo que resulta en una gran cantidad de estómagos vacíos (Flores-Martínez *et al.*, 2017).

2. Composición biofísica de la especie presa

Al igual que lo encontrado en el presente estudio, [Alatorre-Ramírez et al. \(2013\)](#) encontraron que los cefalópodos tenían el estado de digestión más avanzado. Según [Ehemann et al. \(2019\)](#), el tejido de estos invertebrados, al tener un bajo contenido lipídico, se digieren con rapidez (5 a 10 h). En cambio, el tejido muscular de los peces puede tardar hasta 24 horas en ser digerido completamente ([Olson & Boggs, 1986](#); [Tricas, 1979](#)).

3. Tiempo efectivo de la pesca

Generalmente, las redes de enmalle se recogen al amanecer después de haber estado aproximadamente 10 h en el mar. Durante ese tiempo, los jugos gástricos de los tiburones continúan digiriendo las presas de las cuales se alimentaron ([Alatorre-Ramírez et al., 2013](#)). Esta afirmación indica que los individuos de *R. longurio* que presentaron presas en un estado de digestión avanzado, fueron consumidas al menos un día antes de ser capturados. Probablemente, esta especie de tiburón tiene una alta actividad de alimentación en la noche ([Alderete-Macal, 2007](#)).

4. Elevadas tasas de digestión

Basado en la literatura, [Ehemann et al. \(2019\)](#) mencionaron que las tasas de digestión en algunas especies de elasmobranquios pueden llegar hasta las 92 h, al tener mecanismos de digestión más lentos que otras especies ([Meyer et al., 2019](#)).

5. Temperatura del agua y metabolismo

Si consideramos que *R. longurio* es una especie pelágica con hábitos bentónicos, que realiza migraciones en la columna de agua y que al igual que *R. steindachneri* presenta un metabolismo elevado por la influencia de la temperatura del agua en Bahía de La Paz (24 grados), ésta podría tener una alimentación continua y una secreción elevada de jugos gástricos con altos niveles de pH ([Leigh et al., 2017](#); [Ehemann et al., 2019](#)), resultando en un índice de vacuidad alto.

Para compensar el alto porcentaje de estómagos vacíos se utilizó el análisis de isótopos estables, el cual permitió una evaluación intraespecífica a escala espacial y temporal a través del tejido muscular y vertebral de *R. longurio*

Las presas de mayor contribución isotópica a la dieta fueron los peces de la familia Ophidiidae seguidos por *S. bigelowi*, resultados que son consistentes con la literatura ([Márquez-Farías et al., 2005](#); [Alatorre-Ramírez et al., 2013](#)). Además, confirman que el tiburón bironche es una especie depredadora piscívora que también se alimenta de crustáceos en menor medida, tal como lo indicó el PSIRI en esta investigación, en el cual la familia Ophidiidae pudo ser un componente importante que constituyó al grupo denominado restos de peces.

Por otro lado, la considerable proporción de *S. bigelowi* pudo ser atribuida por la alta disponibilidad de esta presa. Esto se debe a que la pesca de arrastre, que se lleva a cabo en

la plataforma continental del Pacífico mexicano, va dirigida a otras especies de camarones de importancia comercial como *P. vannamei*. A pesar de que *S. bigelowi* puede ser un recurso explotable y es consumida en países desarrollados de Europa, es devuelta al mar como parte de la fauna de acompañamiento (Arzola-Sotelo *et al.*, 2012).

S. bigelowi no estuvo representada en el PSIRI, lo cual indicó que esta presa no se estaba consumiendo en ese momento o en la temporada y por tanto no apareció en los contenidos estomacales. Sin embargo, su señal isotópica, tomada de la literatura, mostró una proporción alta en el modelo de mezcla. Es importante aclarar que el modelo de mezcla, al depender de los isótopos estables, no tiene la visibilidad del análisis estomacal. Esta señal no necesariamente es la específica de *S. bigelowi*, sino que puede ser representativa de otras especies de presas demersales que se están alimentando en el mismo lugar, lo cual confirma la conducta bentónica de *R. longurio*. Lo anterior demuestra, como ambos análisis (isótopos estables y de contenido estomacal) son complementarios. De esta manera, el PSIRI mostró el espectro visible de presas en la dieta de *R. longurio* a escala de un día; mientras que los isótopos estables mostraron las presas que fueron asimiladas durante meses.

5.2. Hábitos alimenticios y posición trófica de *R. longurio*

Los resultados del índice de Levin y los valores de varianza de $\delta^{15}N > 1$ en el tejido muscular mostraron a *R. longurio* como depredador generalista para ambos sexos. Estos valores reflejaron una elevada amplitud trófica en la dieta de esta especie y evidenciaron que la utilización de distintas fuentes de nitrógeno es más marcada en hembras que en machos. Estos resultados coinciden con los de Trejo-Ramírez (2017), quien clasificó a *R. longurio* como un depredador generalista.

Otros autores como Castillo-Géniz (1990), Alderete-Macal (2007) y Osuna-Peralta *et al.* (2014) han clasificado a esta especie de tiburón con una conducta oportunista, a la cual atribuyen los bajos valores del índice de Levin encontrados en sus investigaciones. Dicha especialidad en la dieta concuerda con los resultados de los valores de varianza de las vértebras en el presente estudio, los cuales mostraron una dieta especializada para ambos sexos en todos los estadios de vida analizados.

Los juveniles machos se diferenciaron significativamente del resto de los estadios al tener los mayores valores de varianza del $\delta^{15}N$, de los cuales algunos individuos mostraron incluso una tendencia generalista. Contrario a lo anterior, las hembras juveniles tuvieron los menores valores de amplitud trófica de todos los estadios. Esta inclinación hacia una dieta más generalista por parte de los juveniles machos pudo estar relacionada con la supervivencia individual, ya que una mayor amplitud de dieta les permite evadir la com-

petencia con los demás depredadores con los que coexisten, incluyendo los de su misma especie. También podría darse una reducción del nicho trófico con el mismo fin de evitar la competencia con individuos de la misma especie (Carlisle *et al.*, 2015). Como fue el caso de las hembras, al presentar una mayor especialidad en la dieta comparadas con los machos. Los adultos y los neonatos también tuvieron una amplitud dietética más reducida que los organismos más jóvenes.

Es importante aclarar que estos bajos valores de amplitud trófica en el tejido de las vértebras pueden estar influenciados por el bajo tamaño de muestra y no por una tendencia especializada en la dieta. Una muestra más representativa hubiera resultado en la probabilidad de mayores valores de amplitud trófica y, por ende, en una dieta más generalista. Es por ello que en el presente estudio se consideró que los resultados basados en el tejido muscular fueron los más confiables para el análisis de amplitud trófica, al tener un tamaño de muestra mucho mayor que el de las vértebras.

Las contradicciones generadas en la literatura sobre cuál clasificación es la correcta (generalista o especialista) puede deberse a la conducta oportunista que tiene *R. longurio* (Osuna-Peralta *et al.*, 2014); al mostrar un cambio en su estrategia alimentaria ante las fluctuaciones de la disponibilidad de las presas y de las condiciones ambientales. Probablemente, esto sea una de las claves que le ha permitido a esta especie depredadora estabilizarse durante décadas como una de las especies de mayor abundancia en los desembarcos artesanales en el Golfo de California (Furlong-Estrada *et al.*, 2015; Saldaña-Ruiz *et al.*, 2017).

La posición trófica obtenida tanto por contenido estomacal como por isótopos estables muestra a *R. longurio* como un consumidor terciario, resultados que coinciden con la literatura (Conde-Moreno, 2009; Alatorre-Ramírez *et al.*, 2013). Estos valores fueron similares a los representados por los neonatos, en el análisis isotópico de las vértebras, los cuales mostraron una posición trófica más alta en comparación con los demás estadios para ambos sexos. La señal isotópica de los neonatos refleja la señal de una hembra adulta en estado de gravidez (Belicka *et al.*, 2012). Esto se debe a que las vértebras almacenan la información isotópica de la dieta del individuo desde que se encuentra dentro de la madre. Por lo tanto, es probable que esta hembra consumiera presas de mayores niveles tróficos, en comparación con los juveniles y los adultos muestreados, debido a las elevadas demandas energéticas de la gestación (Belicka *et al.*, 2012). En cambio, las hembras juveniles presentaron una posición trófica más baja y se diferenciaron significativamente de los machos, lo cual puede atribuirse al consumo de presas de menores niveles tróficos con el fin de evitar la competencia.

A pesar de su pequeño tamaño, este tiburón forma parte del grupo de los depredadores

topes que tienen un nivel trófico alto en la cadena alimenticia, estos resultados coincidieron con los de [Lladó-Cabrera \(2020\)](#), quien analizó la partición de los recursos tróficos de tres especies de tiburones que coexisten en Bahía de la Paz, entre los que se encontraba *R. longurio*. [Lladó-Cabrera \(2020\)](#) mencionó que una elevada posición trófica de las especies de tiburones en su estudio, basada en los contenidos estomacales, puede ser por las preferencias piscívoras que presentaron, al ser el ítem “peces” propuesto por [Cortés \(1999\)](#) el de mayor importancia, el cual no considera las diferencias entre los niveles tróficos de un pez herbívoro, uno detritívoro o uno carnívoro, ni entre estadios de vida como es el caso de las larvas ([Lladó-Cabrera, 2020](#)). Esto se debe a que [Cortés \(1999\)](#) utiliza valores de nivel trófico estandarizados para cada categoría de presa con el objetivo de incluir un número considerable de estudios cuantitativos en los que las presas solo se describían como “peces”.

Las diferencias entre los isótopos estables del músculo y la vértebra con respecto a la posición trófica de los adultos pueden deberse a variaciones en la naturaleza metabólica de ambos tejidos. A pesar de que en la ecuación de [Post \(2002\)](#) se simplifica el valor de enriquecimiento isotópico a una constante, sin considerar su variación entre tejidos o estadios de vida de los organismos ([Hussey et al., 2014](#); [Lladó-Cabrera, 2020](#)). Es probable que los bajos niveles en la posición trófica de los adultos en las vértebras se deban a un bajo tamaño de muestra si se compara con los resultados del tejido muscular. Esto se debe a que las vértebras tuvieron una menor representación de adultos que los músculos, los cuales fueron adultos en su totalidad. Las diferencias entre los valores de la posición trófica de los contenidos estomacales en comparación con la de los isótopos estables pueden estar relacionadas a las limitaciones de ambos métodos ([Lladó-Cabrera, 2020](#)).

5.3. Variabilidad ontogénica y sexual de *R. longurio*

El modelo de elipses bayesianas mostró un traslape intermedio de 0.46 (< 0.6), indicando que machos y hembras presentan ligeras diferencias en sus hábitos tróficos para isótopos en músculo. Lo anterior sugirió la utilización de presas comunes para ambos sexos y reflejó una mayor variabilidad en el eje del carbono, evidenciando una mayor amplitud del hábitat trófico de los machos con respecto a las hembras. En cambio, las hembras mostraron una elipse más alargada en el eje del nitrógeno, la cual pudo estar dada por la captura de presas de diferentes niveles tróficos y con ello una mayor variabilidad en la dieta en comparación con los machos.

Una mayor amplitud del nicho trófico en hembras puede estar relacionada con una variación en la estrategia de alimentación para satisfacer mayores requerimientos energéticos propios de la gran inversión para el desarrollo y maduración gonadal, debido a que las

hembras preñadas canalizan el uso de la energía y los nutrientes a la maduración sexual y no al crecimiento somático (Falico *et al.*, 2012; Álvarez Fuentes, 2016). Esto pudiera explicar los resultados obtenidos en el presente estudio ya que una gran parte de las hembras de *R. longurio* capturadas estaban grávidas o en edad de madurez sexual.

Según la clasificación de Márquez-Farías *et al.* (2005), los estadios representados en este estudio fueron los adultos y subadultos, basado en que a partir de los 96 cm ocurre la calcificación de los gonopterigios en los machos pasando al estadio ontogénico de adulto. En el caso de las hembras a partir de los 100.5 cm alcanzan la madurez y se consideran adultas, mientras que los machos que estén entre los 85 cm-95 cm y las hembras entre los 80 cm-100 cm son considerados en un estadio intermedio de transición a la madurez y se clasifican como subadultos (Márquez-Farías *et al.*, 2005). Este estadio intermedio de maduración pudo influir en los bajos valores de posición y amplitud trófica de los adultos con respecto a los neonatos (hembras preñadas), al ser, estos últimos, organismos completamente maduros.

Echeverría *et al.* (2020) mencionaron que la amplitud del nicho isotópico puede estar influenciada directamente por el efecto de la disponibilidad de recursos y explican esta relación por la teoría clásica de la competencia; la cual establece que la coexistencia entre especies, y en el caso del presente estudio la coexistencia intraespecífica, es sobrellevada a través de la diferenciación de nichos (o segregación) para reducir la competencia. Por lo tanto, la baja variación en el eje de la razón de carbono con respecto al de nitrógeno, en la presente investigación, sugiere que ambos sexos de *R. longurio* interactúan en un mismo lugar, en el cual segregan sus gremios tróficos para no competir.

La contribución de las presas más importantes a la dieta de *R. longurio* entre sexos fue muy similar al modelo de mezcla general, con una tendencia más uniforme en el caso de las hembras, quienes reflejaron una amplitud trófica más generalista. Tener una dieta más variable permite a las hembras en edad reproductiva eludir los cambios producidos en la disponibilidad ambiental de presas, bajo el criterio de que las especies generalistas son menos susceptibles a fluctuaciones de cualquier recurso en particular (Williams *et al.*, 2006; Falico *et al.*, 2012).

La presa más importante en la dieta de los machos fue la familia Ophidiidae mientras que las hembras mostraron una mayor proporción del crustáceo *S. bigelowi*. La preferencia hacia esta presa por parte de las hembras puede estar reflejando una estrategia trófica basada en la teoría del forrajeo óptimo, la cual sugiere que los animales en condiciones favorables van a optar por los recursos que le permitan maximizar la ganancia neta de energía en el menor tiempo posible (Echeverría *et al.*, 2020). El camarón mantis *S. bigelowi* es un depredador carnívoro, que puede estarle otorgando una buena fuente de nutrientes a

R. longurio y, además, es un recurso que se encuentra en grandes proporciones y de manera constante en el Golfo de California al ser desaprovechado por la pesquería. Por otro lado, las hembras de *R. longurio* pueden estar evitando la competencia con los machos a través de microhábitats de forrajeo en la misma zona, en la cual los machos se pueden estar alimentando de presas pelágicas y las hembras de presas bentónicas, comportamiento que también fue encontrado por [Alatorre-Ramírez et al. \(2013\)](#).

En cuanto a las diferencias entre los estadios ontogénicos (neonatos, juveniles y adultos), el modelo de elipses bayesianas (SIBER) mostró diferencias en la dieta entre juveniles y adultos, donde los juveniles ocuparon un nicho isotópico más amplio con respecto al $\delta^{15}N$ en comparación con los adultos. Esta mayor amplitud del nicho trófico es característica en los juveniles, los cuales emplean una gran parte de su energía en el crecimiento y la maduración propios de esa etapa de vida ([Falico et al., 2012](#); [Álvarez Fuentes, 2016](#)). Por otro lado, los juveniles tuvieron los valores más positivos de $\delta^{13}C$, comparado con los valores de los estadios adultos y los neonatos, reflejando una segregación espacial que indica que los juveniles se desplazan a zonas más costeras y ricas en nutrientes que los demás estadios.

En cambio, los neonatos tuvieron los valores más altos de $\delta^{15}N$, causa por la cual mostraron un bajo traslapo, casi nulo, con el nicho isotópico de los adultos y de los juveniles. Estos resultados guardan mucha lógica con los encontrados en la literatura sobre la señal isotópica de los neonatos, los cuales resultan en altos valores de $\delta^{15}N$ que concuerdan con la señal de una hembra adulta preñada con altos requerimientos energéticos y nutricionales propios de la reproducción ([Belicka et al., 2012](#)).

Las elipses bayesianas para los sexos entre estadios ontogénicos mostraron un marcado patrón de individualidad ontogénica y sexual entre todas las categorías analizadas, la cual puede deberse a diferencias en las preferencias hacia una presa determinada o un hábitat en específico y a cambios en los comportamientos durante la alimentación.

Si se analiza el conjunto (en su totalidad) de los datos isotópicos representados por las vértebras sugieren que los individuos muestreados de *R. longurio* se comportan como una población generalista, con un gradiente más marcado en los valores isotópicos del nitrógeno que los del carbono; lo cual sugiere una mayor diferenciación ontogénica en la dieta que en la hábitat del forrajeo. Como ya se había mencionado, los valores de ($\delta^{13}C$) proporcionan una medida espacial de la zona donde la fuente de alimento pudo ser incorporada al organismo ([Rivera, 2013](#)). Por lo tanto, estos valores son utilizados con frecuencia para diferenciar si un organismo tiene hábitos más costeros o más oceánicos ([Newsome et al., 2007](#)). Sin embargo, [Lladó-Cabrera \(2020\)](#) no tiene en cuenta este criterio para la escala local en la cual desarrolló su estudio, explicando que sólo a una escala regional se tendría una señal isotópica mucho más contrastante para poder diferenciar el hábitat costero del

oceánico, por lo que solo utilizó el eje $\delta^{13}\text{C}$ para predecir la fuente de producción primaria que sustentaba a las poblaciones analizadas. La zona en la cual se desarrolló el presente estudio, coincidió con la de [Lladó-Cabrera \(2020\)](#); por lo que, al igual que en su estudio, la fuente de producción primaria que puede estar sustentando a la población de *R. longurio* es el fitoplancton.

En cambio, un análisis de la población más detallado a través de la variación isotópica del carbono y del nitrógeno que mostraron las elipses, reveló un alto grado de especialización individual dentro de la población de *R. longurio*. Estos resultados concuerdan con los de [Kim *et al.* \(2012b\)](#), quienes le atribuyen este patrón a un mecanismo para aumentar el éxito de la alimentación a través de la variación del nicho en especies que experimentan una alta competencia intraespecífica. Por ejemplo, en lugar de que todos los individuos se alimenten de las mismas presas potenciales o tengan ubicaciones de forrajeo iguales, los patrones de alimentación individuales divergen para crear un espectro de especialistas que no difieren en la supervivencia o el éxito reproductivo ([Kim *et al.*, 2012b](#)).

Lo anterior demuestra, que a pesar de que la dieta es analizada como un rasgo a nivel de especie, cada vez hay más pruebas de la individualidad en las preferencias dietéticas y en los comportamientos durante la alimentación dentro de una población. Esto es importante para los depredadores tope, ya que potencialmente pueden tener amplios nichos dietéticos y un gran impacto en la dinámica trófica dentro de los ecosistemas. En cambio, a nivel de individuo pueden tener comportamientos especialistas. En la presente investigación, se observó una marcada especialización en la dieta a nivel individual, a través de los estadios representados por las vértebras, lo cual corrobora esta tendencia.

6. Conclusiones

1. *R. longurio* tiende a ser una especie depredadora generalista piscívora, con *S. japonicus* como presa más importante en la dieta y la familia Ophidiidae como la de mayor contribución isotópica. Además, se alimenta en menor medida de crustáceos como *P. vannamei* y *P. planipes* y de cefalópodos como *M. dentata*.

2. La especie *S. bigelowi* no estuvo representada en el PSIRI, lo cual indicó que esta presa no se estaba consumiendo en ese momento de la temporada. En su lugar se identificaron a *P. vannamei* y *P. planipes*, los cuales indicaron el marcado consumo de crustáceos que tiene *R. longurio*. Las hembras de *R. longurio* presentaron una mayor proporción de crustáceos en la dieta (*S. bigelowi*), comparadas con los machos.

3. El tiburón bironche *R. longurio* se alimenta de especies tanto pelágicas como bentónicas, llevando a cabo migraciones en la columna de agua.

4. El número elevado de estómagos vacíos se debe a la combinación del método de pesca, la naturaleza bioquímica de las presas y el alto metabolismo de esta especie.

5. El análisis de isótopos estables en músculo mostró diferencias significativas en la dieta entre sexos. Las hembras presentaron la mayor variabilidad, posiblemente como resultado de mayores requerimientos energéticos para la gestación.

6. El análisis de isótopos en vértebra mostró diferencias significativas en la dieta entre los estadios de neonatos, juveniles y adultos, donde los neonatos, al mostrar la señal isotópica de la madre, presentaron las mayores diferencias respecto a los valores de ^{15}N y la posición trófica, posiblemente como resultado de mayores requerimientos energéticos para la gestación. Los juveniles se diferenciaron significativamente del resto de los estadios, al tener la mayor varianza de $\delta^{15}N$, donde algunos juveniles machos mostraron una tendencia generalista.

7. Los resultados isotópicos de las vértebras de *R. longurio* indican una dieta diversa y respaldan su clasificación como población generalista con una marcada especialización a nivel individual.

8. A pesar de su tamaño pequeño, esta especie de tiburón se clasifica como un depredador terciario en su etapa de vida adulta, con una posición trófica más baja en su estadio juvenil.

9. La baja variación en el eje del carbono con respecto a la del eje del nitrógeno sugiere que ambos sexos de *R. longurio* interactúan en un mismo lugar, en el cual segregan sus gremios tróficos para no competir.

Bibliografía

- Alatorre-Ramírez, V. G., F. Galván-Magaña & Y. E. Torres-Rojas. 2013. Trophic habitat of the Pacific sharpnose shark, *Rhizoprionodon longurio*, in the Mexican Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 93(8):2217. doi:10.1017/S0025315413000957.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, R. Douzet, S. Aubert & S. Lavorel. 2010a. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Funct. Ecol.*, 24(6):1192–1201. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone & S. Lavorel. 2010b. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *J. Ecol.*, 98(3):604–613. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x.
- Alderete-Macal, M. J. 2007. Hábitos alimenticios del tiburón horma, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882) en Salina Cruz, Oaxaca. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 68 pp.
- Arzola-Sotelo, E. A., J. López-Martínez, E. Herrera-Valdivia & J. E. Valdéz-Holguín. 2012. Aspectos poblacionales del camarón mantis (*Stomatopoda: Squilla spp*) componente de la fauna de acompañamiento del camarón en el Golfo de California, cap. 10, p. 187–204. . Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y Fundación Produce Sonora, México.
- Aurioles-Gamboa, D., S. D. Newsome, S. Salazar-Pico & P. L. Koch. 2009. Stable isotope differences between sea lions (*Zalophus*) from the Gulf of California and Galapagos Islands. *J. Mammal.*, 90(6):1410–1420. doi:10.1644/08-MAMM-A-209R2.1.
- Baum, J. K. & R. A. Myers. 2004. Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecol. Lett.*, 7(2):135–145. doi:10.1111/j.1461-0248.2003.00564.x.
- Baum, S. K. 2004. *Glossary of physical oceanography and related disciplines*. Citeseer. 539 pp.
- Belicka, L. L., P. Matich, R. Jaffé & M. R. Heithaus. 2012. Fatty acids and stable isotopes as indicators of early-life feeding and potential maternal resource dependency in the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 455:245–256. doi:10.3354/meps09674.
- Bethea, D. M., L. Hale, J. K. Carlson, E. Cortés, C. A. Manire & J. Gelsleichter. 2007. Geographic and ontogenetic variation in the diet and daily ration of the bonnethead

- shark, *Sphyrna tiburo*, from the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Biol.*, 152(5):1009–1020. doi:10.1007/s00227-007-0728-7.
- Bigelow, H. B. 1948. Sharks in fishes of the western North Atlantic. *Mem. Sears. Fdn. mar. Res.*, 1:59–576.
- Bizzarro, J. J., W. D. Smith, E. J. Jones & G. M. Cailliet. 2000. The artisanal elasmobranch fishery of Baja California Norte (Gulf of California, México). En: *American Elasmobranch Society (eds) 80th Annual Meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists & 16th Annual Meeting of the American Elasmobranch Society*, p. 14–20. University of Florida Museum of Natural History: American Elasmobranch Society.
- Boily, P. & P. Magnan. 2002. Relationship between individual variation in morphological characters and swimming costs in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *J. Exp. Biol.*, 205(7):1031–1036. doi:10.1242/jeb.205.7.1031.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban & D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 26(4):183–192. doi:10.1016/j.tree.2011.01.009.
- Boutton, T. W. 1991. *Stable carbon isotope ratios of natural materials: 2. Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments*, tomo 24, p. 173–185. . Academic Press, Inc.
- Brown, S. C., J. J. Bizzarro, G. M. Cailliet & D. A. Ebert. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ. Biol. Fishes*, 95(1):3–20. doi:10.1007/s10641-011-9959-z.
- Bruun, A. F. 1957. *Deep sea and abyssal depths*, tomo 67, cap. 22, p. 641–672. . Geological Society of America.
- Carlisle, A. B., K. J. Goldman, S. Y. Litvin, D. J. Madigan, J. S. Bigman, A. M. Swithenbank, T. C. Kline & B. A. Block. 2015. Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 282(1799):20141446. doi:10.1098/rspb.2014.1446.

- Castillo-Géniz, J. L. 1990. Contribución al conocimiento de la biología y pesquería del cazón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882) del sur de Sinaloa, México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 128 pp.
- Chen, G., Z. Wu, B. Gu, D. Liu, X. Li & Y. Wang. 2010. Isotopic niche overlap of two planktivorous fish in southern China. *Limnology*, 12(2):151–155.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Modell.*, 61(3-4):169–185. doi:10.1016/0304-3800(92)90016-8.
- Cianciaruso, M. V., M. A. Batalha, K. J. Gaston & O. L. Petchey. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90(1):81–89. doi:10.1890/07-1864.1.
- Clothier, C. & J. Baxter. 1969. Vertebral characters of some Californian fishes with notes on other Eastern Pacific species. Inf. téc., Department of Fish and Game. Marine Resources Operations. State of California.
- CONAPESCA-INP. 2004. *Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México, (PANMCT)*. SAGARPA. 85 pp.
- CONAPESCA/SAGARPA. 2017. *Anuario Estadístico de Pesca y Acuicultura 2017*.
URL https://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dgppe/2017/ANUARIO_ESTADISTICO_2017
- Conde-Moreno, M. 2009. Ecología trófica del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882), en dos áreas del Pacífico Mexicano. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 80 pp.
- Corro-Espinosa, D. 2011. Dinámica poblacional del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert 1882), en el Golfo de California. Tesis de doctorado, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., 131 pp.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56(5):707–717. doi:10.1006/jmsc.1999.0489.
- 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(3):726–738. doi:10.1139/f96-316.

- Cortés, E., C. A. Brown & L. R. Beerhircer. 2007. Relative abundance of pelagic sharks in the western North Atlantic Ocean, including the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Gulf Caribb. Res.*, 19(2):37–52.
- DeNiro, M. J. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42(5):495–506. doi:10.1016/0016-7037(78)90199-0.
- Drymon, J. M., S. P. Powers & R. H. Carmichael. 2012. Trophic plasticity in the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from the north central Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fishes*, 95(1):21–35. doi:10.1007/s10641-011-9922-z.
- Echeverría, A., M. Pouilly & D. Rejas. 2020. Variación de la amplitud del nicho isotópico de tres especies de peces en un gradiente de disponibilidad de recursos. *Ecol. Boliv.*, 55(1):6–15.
- Ehemann, N. R., L. A. Abitia-Cardenas, A. F. Navia, P. A. Mejía-Falla & V. H. Cruz-Escalona. 2019. Zeros as a result in diet studies, is this really bad? *Rhinoptera steindachneri* as a case study. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 99(7):1661–1666. doi:10.1017/S0025315419000511.
- Falico, D. A., J. A. López, C. E. Antoniazzi & A. H. Beltzer. 2012. Variación interpoblacional y ontogenética en la dieta de la rana llorona *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leiuperidae). *Rev. Mex. Biodivers.*, 83(4):1187–1193. doi:10.7550/rmb.28122.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer & K. E. Carpenter. 1995. *Guia FAO para la identificacion de especies para los fines de la pesca: Pacifico centro-oriental. Volumen 1-3.*
- Flores-Martínez, I. A., Y. E. Torres-Rojas, F. Galván-Magaña & J. Ramos-Miranda. 2017. Diet comparison between silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) off the south-west coast of Mexico. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K. J.*, 97(2):337. doi:10.1017/S0025315416000424.
- Froese, R. & P. D. 2021. *FishBase. World Wide Web electronic publication.*
URL www.fishbase.org
- Furlong-Estrada, E., J. Tovar-Ávila, J. C. Pérez-Jiménez & E. Ríos-Jara. 2015. Resiliencia de *Sphyrna lewini*, *Rhizoprionodon longurio* y *Carcharhinus falciformis* en la entrada del golfo de California después de tres décadas de explotación. *Cienc. Mar.*, 41(1):49–63. doi:10.7773/cm.v41i1.2442.

- Garth, J. S. & W. Stephenson. 1966. *Brachyura of the Pacific coast of America, Brachyrhyncha: Portunidae*. 1. Allan Hancock Monogr. Mar. Biol.
- Gluyas-Millán, M. G. & C. Quiñónez-Velázquez. 1996. Evidence of different stocks of mackerel *Scomber japonicus*. *Cienc. Mar.*, 22(3):377–395. doi:10.7773/cm.v22i3.858.
- Goerick, R. & B. Fry. 1994. Variations of marine plankton $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochem. Cycles*, 8(1):85–90. doi:10.1029/93GB03272.
- Hussey, N. E., M. A. MacNeil, B. C. McMeans, J. A. Olin, S. F. J. Dudley, G. Cliff, S. P. Wintner, S. T. Fennessy & A. T. Fisk. 2014. Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol. Lett.*, 17(2):239–250. doi:10.1111/ele.12226.
- Hussey, N. E., M. A. MacNeil, J. A. Olin, B. C. McMeans, M. J. Kinney, D. D. Chapman & A. T. Fisk. 2012. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *J. Fish Biol.*, 80(5):1449–1484. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03251.x.
- Jackson, A. L., R. Inger, A. C. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.*, 80(3):595–602. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- Kim, S. L. & P. L. Koch. 2011. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fishes*, 95(1):53–63. doi:10.1007/s10641-011-9860-9.
- Kim, S. L., C. Martínez del Río, D. Casper & P. L. Koch. 2012a. Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *J. Exp. Biol.*, 215(14):2495–2500. doi:10.1242/jeb.070656.
- Kim, S. L., M. T. Tinker, J. A. Estes & P. L. Koch. 2012b. Ontogenetic and among-individual variation in foraging strategies of northeast Pacific white sharks based on stable isotope analysis. *PLoS One*, 7(9):e45068. doi:10.1371/journal.pone.0045068.
- Kinney, M. J., N. E. Hussey, A. T. Fisk, A. J. Tobin & C. A. Simpfendorfer. 2011. Communal or competitive? Stable isotope analysis provides evidence of resource partitioning within a communal shark nursery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 439:263–276. doi:10.3354/meps09327.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, Publishers, New York, 654 pp.

- Krumbiegel, P. 2012. Stable isotope terminology. *Isotopes in environmental and health studies*, 48(3):384–390.
- Leigh, S. C., Y. Papastamatiou & D. P. German. 2017. The nutritional physiology of sharks. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 27(3):561–585. doi:10.1007/s11160-017-9481-2.
- Lladó-Cabrera, D. 2020. Partición de recursos tróficos por tres especies de tiburones en Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 65 pp.
- Logan, J. M. & M. E. Lutcavage. 2010. Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644(1):231–244. doi:10.1007/s10750-010-0120-3.
- Lloor-Andrade, P. J. 2013. Ecología trófica de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena* en el pacífico ecuatoriano basada en isótopos estables.
- Álvarez Fuentes, C. J. 2016. Hábitos alimentarios de *Fundulus persimilis* (Miller 1955) y *F. grandissimus* (Hubbs 1936) en la costa norte de Yucatán.
- Manna, L. R., S. Villéger, C. F. Rezende & R. Mazzoni. 2019. High intraspecific variability in morphology and diet in tropical stream fish communities. *Ecol. Freshw. Fish*, 28(1):41–52. doi:10.1111/eff.12425.
- McCutchan, J. H., W. M. Lewis, C. Kendall & C. C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulphur. *Oikos*, 102(378):e390. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x.
- Mejía-Salazar, L. A. 2007. Biología reproductiva del cazón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882) en el Pacífico mexicano. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 67 pp.
- Meyer, L., H. Pethybridge, P. D. Nichols, C. Beckmann & C. Huvneers. 2019. Abiotic and biotic drivers of fatty acid tracers in ecology: A global analysis of chondrichthyan profiles. *Funct. Ecol.*, 33(7):1243–1255. doi:10.1111/1365-2435.13328.
- Mouillot, D., N. A. J. Graham, S. Villéger, N. W. H. Mason & D. R. Bellwood. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.*, 28(3):167–177. doi:10.1016/j.tree.2012.10.004.
- Márquez-Farías, J. F. 2007. Demografía del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1854) del Golfo de California.

- Márquez-Farías, J. F., D. Corro-Espinosa & J. L. Castillo-Géniz. 2005. Observations of the biology of the Pacific sharpnose shark (*Rhizoprionodon longurio*, Jordan and Gilbert, 1882), captured in southern Sinaloa, México. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, 35.
- Munroe, S. E. M., C. A. Simpfendorfer & M. R. Heupel. 2013. Defining shark ecological-specialisation: concepts, context, and examples. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 24(1):317–331. doi:10.1007/s11160-013-9333-7.
- Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers & C. H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315(5820):1846–1850. doi:10.1126/science.1138657.
- Nakazawa, T. 2017. Individual interaction data are required in community ecology: a conceptual review of the predator–prey mass ratio and more. *Ecol. Res.*, 32(1):5–12. doi:10.1007/s11284-016-1408-1.
- Newsome, S. D., C. Martinez-del Rio, S. Bearhop & D. L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 5(8):429–436. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[429:anfie]2.0.co;2.
- Obeso-Nieblas, M. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las condiciones oceanográficas de la bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 337 pp.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago, L. Sánchez-Velasco & J. H. Gaviño-Rodríguez. 2004. Hydrographic variability in Bahia De La Paz, B.C.S., Mexico, during the 1997–1998 El Niño. *Deep. Sea Res. Part II*, 51(6-9):689–710. doi:10.1016/j.dsr2.2004.05.005.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J. Gaviño-Rodríguez, E. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & Á. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995–2005). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 43(3):559–567. doi:10.4067/s0718-19572008000300015.
- Olson, R. J. & 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. doi:10.1139/f86-220.
- Osuna-Peralta, Y. R., D. Voltolina, R. E. Morán-Angulo & J. F. Márquez-Farías. 2014. Stomach contents of the Pacific sharpnose shark, *Rhizoprionodon longurio* (Carcharhiniformes, Carcharhinidae) in the southeastern Gulf of California. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 42(3):438–444. doi:10.3856/vol42-issue3-fulltext-5.

- Parnell, A. 2016. *simmr: A Stable Isotope Mixing Model. R package version 0.3*.
URL <https://CRAN.R-project.org/package=simmr/>
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop & A. L. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*, 5(3):e9672. doi:10.1371/journal.pone.0009672.
- Peláez-Mendoza, A. K. 1997. Hábitos alimenticios de la cabrilla sardinera *Mycteroperca rosacea* Streets, 1877 (Pisces: Serranidae) en la Bahía de La Paz BCS y zonas adyacentes. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 62 pp., 66 p.
- Pinkas, L. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Calif. Dept. Fish and Game Fish Bull.*, 152:1–105.
- Pollom, R., C. Avalos, J. Bizzarro, M. I. Burgos-Vázquez, A. Cevallos, M. Espinoza, A. González, P. A. Mejía-Falla, J. M. Morales-Saldaña, A. F. Navia, J. C. Pérez Jiménez, O. Sosa-Nishizaki & X. Velez-Zuazo. 2020. *Rhizoprionodon longurio*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020.
URL <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161662A124524022.en>.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3):703–718. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2.
- R Core Team. 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL <https://www.R-project.org/>
- Rigby, S. & C. V. Milsom. 2000. Origins, evolution, and diversification of zooplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 31(1):293–313. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.293.
- Riley, J. P. & R. Chester. 1971. *Introduction to marine chemistry*. Academic Press, 465 pp.
- Rivera, M. J. 2013. Relaciones tróficas del tiburón blanco *Carcharodon carcharias* en las inmediaciones de Isla Guadalupe, México, inferidas mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de doctorado, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., 90 pp.

- Robertson, D. R. & G. R. Allen. 2002. Shore fishes of the Tropical Eastern Pacific: an information system. CD-ROM.
- Saldaña-Ruiz, L. E., O. Sosa-Nishizaki & D. Cartamil. 2017. Historical reconstruction of Gulf of California shark fishery landings and species composition, 1939–2014, in a data-poor fishery context. *Fish. Res.*, 195:116–129. doi:10.1016/j.fishres.2017.07.011.
- Shepherd, T. D. & R. A. Myers. 2005. Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. *Ecol. Lett.*, 8(10):1095–1104. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00807.x.
- Sime-Ngando, T., P. Boivin, E. Chapron, D. Jezequel & M. Meybeck. 2016. *Lake Pavin: History, geology, biogeochemistry, and sedimentology of a deep meromictic maar lake*. Springer, 421 pp. doi:10.1007/978-3-319-39961-4.
- Torres, L. G., M. R. Heithaus & B. Delius. 2006. Influence of teleost abundance on the distribution and abundance of sharks in Florida Bay, USA. *Hydrobiologia*, 569(1):449–455. doi:10.1007/s10750-006-0148-6.
- Trejo-Ramírez, A. 2017. Caracterización de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México, como una posible área de crianza del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882). Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 132 pp.
- Tricas, T. C. 1979. Relationships of the blue shark, *Prionace glauca*, and its prey species near Santa Catalina Island, California. *Fish. Bull.*, 77(1):175–182.
- Wells, R. J. D., J. H. Cowan Jr & B. Fry. 2008. Feeding ecology of red snapper *Lutjanus campechanus* in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 361:213–225. doi:10.3354/meps07425.
- Williams, Y. M., S. E. Williams, R. A. Alford, M. Waycott & C. N. Johnson. 2006. Niche breadth and geographical range: ecological compensation for geographical rarity in rainforest frogs. *Biol. Lett.*, 2(4):532–535. doi:10.1098/rsbl.2006.0541.
- Zhao, T., S. Villéger, S. Lek & J. Cucherousset. 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecol. Evol.*, 4(24):4649–4657. doi:10.1002/ece3.1260.

A. Apéndice I

Tabla 4. Espectro trófico de *R. longurio* expresado como Frecuencia de Ocurrencia (FO), Índice Numérico (N), Índice Gravimétrico, Índice Numérico e Índice Gravimétrico con abundancias presa-específica (PN_i y PW_i , respectivamente), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa Presa-Específico y Posición Trófica (PT) de las presas

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