



Universidad Nacional Autónoma De México
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

ONTOGENIA ALIMENTARIA DEL TIBURÓN AZUL *Prionace glauca* (LINNAEUS, 1758) A PARTIR DE ANÁLISIS ISOTÓPICOS EN TEJIDOS DIFERENTES

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE

Doctor en Ciencias
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA

CARLOS JULIO POLO SILVA

TUTOR PRINCIPAL:

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

DR. MARTÍN FEDERICO SOTO JIMÉNEZ

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA

DRA. ELVA ESCOBAR BRIONES

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA

DR. AGUSTIN HERNÁNDEZ HERRERA

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA

FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D. F., JUNIO 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DEDICADA

A mi esposa que con su apoyo, fe y amor incondicional me
Dio alas para salir al mundo, explorar y terminar este
Proyecto de gran importancia para mi vida,
gracias mi pequeñita, te amo mucho

A mi hija, la pequeña princesa que viene a nuestras vidas
A llenarme de amor, fuerza, humildad y felicidad, gracias
Dios por darme la bendición de tener uno de los motores
Más fuertes y grandes de mi vida

A mis padres por crecer en mí y darme la oportunidad de
Escoger esta carrera que me apasiona, me encanta y me ha dado
Mucha felicidad y tranquilidad

AGRADECIMIENTOS

A Dios y a la vida por darme la oportunidad de iniciar, aprender y culminar con este proyecto de vida que me ha llenado de mucha experiencia y crecimiento profesional y personal

A mi Princesa por apoyarme, guiarme, acompañarme y darme todo su amor que me alimento y me da energía cada día para hacer mejor las cosas, porque cada día es un chance de aprender a vivir y ser más feliz. Por darme el motor más grande de nuestras vida, nuestra hija Valeria.

A mis padres, que me dieron lo necesario para convertirme en un hombre de bien con las herramientas necesarias para afrontar los retos que me he propuesto; su amor fe y comprensión siempre me han acompañado a lo largo de este camino.

Al Doctor Felipe Galván por guiarme durante todo mi crecimiento académico, usted fue, es y seguirá siendo ese guía que me tomo, confió en mí y me apoyo durante todo este tiempo, gracias doc por darme su mano y compartir su experiencia, no olvide que siempre puede contar conmigo. Asimismo, agradezco a Cristi, Omar y Laura por abrirme las puertas de su casa, y hacerme sentir bienvenido en su hogar.

A los Doctores Martin Soto, Elva Escobar, Agustín Hernández y Xavier Chiappa por sus comentarios y sugerencias que permitieron mejorar esta tesis en cada una de sus partes.

A los Doctores Seth Newsome, Sora Kim, Tod O'Hara por abrirme las puertas de su casa y de las instituciones donde cada uno trabaja para brindarme sus conocimientos en pro de aprender e implementar lo aprendido en esta tesis doctoral.

A mis amigos, Ana María, Jose, Violeta, Fabi Manga, Tatiana, Rulox y Jime que me acompañaron e hicieron más amena la estadía en la bella ciudad de la Paz, gracias por estar en mi vida y regalarme un poquito de cada uno que me llevo en el corazón

A todas las personas en el laboratorio de Ecología de Peces del CICIMAR que me colaboraron en la toma de muestras en cada uno de los puertos pesqueros.

Al Proyecto tiburones y rayas del CICIMAR que permitió que fuera posible plantear diferentes investigaciones entre las cuales se encuentra enmarcado esta tesis.

Al Departamento de Becas y Apoyos del Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, de la Universidad Nacional Autónoma de México por los apoyos brindados para los congresos y estancias investigativas.

A Chantal, Lupita, Diana, Gabi y Dra Vilaclafra por toda la ayuda que me brindaron durante todo el doctorado y sobre todo apoyarme en todo momento, su trabajo es increíble.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por brindarme la ayuda necesaria por medio de sus instalaciones para la realización de mi proyecto doctoral.

A todas las personas que se me puedan escapar de esta lista, les agradezco que algún momento me hayan dado un consejo, una sugerencia y/o amistad durante todo este tiempo. Seguramente pasamos ratos esporádicos muy ricos en este país que lo quiero tanto o más como el mío.

RESUMEN

El tiburón azul *Prionace glauca* es una de las especies de elasmobranquios más abundantes en mares subtropicales y templados alrededor del mundo. En el Pacífico mexicano es una de las especies más capturadas por la pesquería artesanal y pesca incidental convirtiéndose en un recurso pesquero altamente explotado. Sin embargo, a pesar de ser tan frecuente poco se conoce acerca de la dinámica eco-trófica esta especie. Los estudios que aplican análisis de isotopos estables para examinar la ecología de los condrictios se han incrementado en los últimos años, específicamente aquellos que han sido útiles para caracterizar el papel trófico de los tiburones en diferentes ecosistemas. Esta aproximación, es particularmente útil para aquellas especies que tienen un intervalo de distribución bastante amplio como el tiburón azul. Estudios pesqueros y de marcaje satelital han demostrado que el tiburón azul en el Pacífico Norte presenta un patrón de segregación, donde los machos maduros se encuentran más asociados a aguas oceánicas, mientras que las hembras maduras e inmaduros de ambos sexos son frecuentemente capturados en aguas costeras. Por lo tanto el objetivo de esta investigación fue conocer la ecología alimenticia del tiburón azul, considerando el sexo y el estadio de madurez a partir de un análisis isotópico del $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ en dientes (se analizó corona y raíz), musculo blanco y vértebras; para de esta forma analizar diferentes ventanas temporales en la alimentación de este depredador. Las muestras fueron tomadas durante los años 2001-2003, 2007 y 2009 para el musculo y solo muestras del último año para análisis en los dientes y las vértebras, en dos áreas pesqueras de la costa oeste de Baja California Sur. Los análisis del colágeno dental mostraron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ de la raíz del diente entre machos, siendo los inmaduros los que mostraron los valores más reducidos. En el caso de las hembras no se presentaron diferencias para ninguno de los dos isotopos, permitiendo sugerir que posiblemente están consumiendo las mismas presas en la misma zona. En cuanto al tejido muscular, los análisis isotópicos reflejaron diferencias significativas entre los dos sexos por estadio de madurez en el $\delta^{15}\text{N}$, donde los individuos maduros (machos y hembras) presentaron valores más enriquecidos (16.2, 16.6 ‰) en comparación a los inmaduros (15.5, 15.7‰), sugiriendo un consumo de presas de altos niveles tróficos. Se encontró una ligera relación positiva entre la longitud total de los tiburones y el $\delta^{15}\text{N}$ del musculo, lo cual podría indicar cambios ontogénicos en el uso del hábitat y consumo de diferentes presas. El modelo de mezcla corroboró que los calamares y la langostilla aportan a la dieta de este depredador, sin embargo el porcentaje de peces oceánicos y costeros también fue

significativo, sugiriendo que probablemente lo reportado en previos estudios de contenido estomacal no es tan representativo de la dieta como se cree. Los resultados de la comparación interanual permitió sugerir que los individuos inmaduros capturados en la Península de Baja California Sur, pueden provenir de diferentes regiones del Pacífico (norte y sur). Los análisis de las vértebras permitieron observar una tendencia de incremento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ desde la edad 6 en la mayoría de los individuos, indicando posiblemente que durante esa edad puede existir un cambio de dieta de presas de bajos niveles tróficos a presas con altos valores. El $\delta^{13}\text{C}$ mostró una tendencia lineal con la edad, indicando que a medida que los tiburones van madurando buscan áreas más productivas, siendo posible que estas sean las zonas costeras. Por otra parte el análisis de amplitud de nicho isotópico refleja una población generalista, sin embargo un análisis más detallado permite observar patrones individuales en cada uno de los tiburones, siendo esta posiblemente una estrategia para reducir la competencia intraespecífica. Estos resultados corroboran en términos generales la segregación espacial que presenta el tiburón azul en esta zona del Pacífico Norte y demuestra como los análisis de isotopos estables en múltiples tejidos pueden brindar información detallada sobre la estructura poblacional y ecología trófica del tiburón azul aplicable a otras especies de elasmobranquios de amplia distribución.

ABSTRACT

The blue shark *Prionace glauca* is one of the species of elasmobranchs more common in temperate and tropical oceans worldwide. In the Mexican Pacific is one the species most commonly by caught in the artisanal fishery and bycatch, become in a fishery resource exploited. Although is a species dominant in this region, aspect about the trophic dynamic are poorly known. Studies that used stable isotope analysis to examine the ecology of chondrichthyans have increased in the past several years, and SIA has especially been useful in characterizing the trophic role of sharks in different ecosystems. This approach is particularly useful for wide-ranging species like the blue shark. Satellite tagging and fisheries studies have demonstrated that blue shark in the North Pacific Ocean exhibit a segregation pattern population, where mature males are common in oceanic waters, while mature females and immature of both sexes more often found in coastal areas. The aims of this work was to know the feeding ecology of blue shark, taking account the sex and maturity stage using carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotope analyses in teeth (crown and root), white muscle and vertebrae. This way we can see different temporal windows in the feeding of this predator. The samples were collected during 2001-2003, 2007 and 2009 for the muscle and during the last year the samples of teeth and vertebrae in two fisheries off the west coast of Baja California Sur, Mexico. The analyses in teeth showed significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ values for tooth root between immature and mature males, with depleted values of ^{13}C in immature individuals. No statistical differences were found between maturity stages in females for both the C and N isotopes in any part of the tooth, which suggests that females were consuming the same prey in the same area. In the muscle immature and mature individuals in both sexes had significantly different $\delta^{15}\text{N}$ values; where mature individuals (males and females) were more enriched in ^{15}N (16.2, 16.6‰) than immature sharks (15.5, 15.7‰), suggesting a foraging on higher trophic level prey. There was a positive relationship between shark total length and muscle $\delta^{15}\text{N}$ values, which may indicate ontogenetic changes in habitat use and consumption of different prey. The mixed model corroborated that the squid and the red crab contributed to the diet of this shark. However, the percentages of oceanic and coastal fishes have a significative contribution to the diet, which suggest that found in previous studies of stomach contents do not reflect the real diet of this species. Significant inter-annual isotopic variation was observed among immature sharks, which suggests that immature individuals caught in Baja California may be sourced from different regions of the North Pacific (North of

South). The analysis of the vertebrae showed an increasing trend in $\delta^{15}\text{N}$ values from the age of 6 in most individuals, indicating that in this age may be occur a change in the diet from prey of lower trophic level to prey with higher values. The $\delta^{13}\text{C}$ showed a linear trend with age, indicating that as they mature sharks move to productive areas and it is possible that these are the coastal areas. Moreover, the analysis of isotopic niche breadth reflects a general population; however, a detailed analysis reflected individual patterns in each of the sharks, being this possibly one strategy to reduce intraspecific competition. These results support the hypothesis of spatial segregation in blue sharks in the North Pacific and demonstrate how stable isotope analyses can provide valuable insight into population structure and foraging ecology of blue sharks and other wide-ranging elasmobranchs.

TABLA DE CONTENIDO

1	INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1	Aplicación de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en estudios tróficos: énfasis en elasmobranquios.....	4
1.2	Tejidos potenciales para análisis isotópicos en elasmobranquios: particular énfasis en dientes, músculo y vertebras.....	6
2	ANTECEDENTES.....	9
3	HIPOTESIS.....	10
4	OBJETIVO GENERAL.....	11
4.1	Objetivos Específicos.....	11
5	ÁREA DE ESTUDIO	12
5.1	Firmas isotópicas en el Océano Pacífico	13
6	METODOLOGIA GENERAL	15
6.1	Obtención de las muestras	15
7	RESULTADOS GENERALES DEL TRABAJO.....	16
8	CAPITULO 1.	18
	INFERENCIAS TROFICAS DEL TIBURON AZUL (<i>Prionace glauca</i>) EN EL PACÍFICO MEXICANO A PARTIR DE ANALISIS ISOTÓPICOS EN DIENTES	18
8.1	Introducción.....	18
8.2	Materiales y Métodos	20
8.2.1	Preparación de las muestras para los análisis isotópicos	20
8.2.2	Análisis estadístico de los datos.....	21
8.3	Resultados.....	22
8.3.1	Valores isotópicos por sexo y condición de madurez.....	22
8.3.2	Comparación entre las dos partes del diente (raíz y corona).....	22
9	CAPITULO 2.	28
	VARIACIONES EN LA DIETA Y USO DEL HÁBITAT DEL TIBURÓN AZUL <i>Prionace glauca</i> EN EL PÁCIFICO MEXICANO DETERMINADO A PARTIR DE UN ANALISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES: CONSIDERACIONES ENTRE SEXO Y ESTADIO DE MADUREZ.....	28
9.1	Introducción.....	28
9.1.1	Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos.....	29

9.2	Materiales y Métodos	31
9.2.1	Procesamiento de las muestras para los análisis isotópicos	31
9.2.2	Análisis estadístico de los datos.....	32
9.2.3	Estimación del nivel trófico.....	32
9.2.4	Contribución porcentual de las presas a la dieta del depredador (Modelo de mezcla).....	33
9.3	Resultados.....	34
9.3.1	Variación isotópica por sexo y estadio de madurez	34
9.3.2	Comparaciones isotópicas interanuales	37
9.3.3	Contribución porcentual de las presas (Modelo de mezcla)	39
10	CAPITULO 3.	42
	CAMBIOS ONTOGÉNICOS Y VARIACIÓN INTRA-INDIVIDUAL EN LA DIETA DEL TIBURÓN AZUL A PARTIR DE UN ANÁLISIS ISOTÓPICOS EN VERTEBRAS	42
10.1	Introducción	42
10.1.1	Vértebra de tiburones: composición bioquímica.....	43
10.2	Materiales Y Métodos	44
10.2.1	Procesamiento de las muestras para los análisis isotópicos	44
10.2.2	Análisis estadístico de los datos.....	45
10.3	Resultados.....	45
10.4	Discusión	58
10.4.1	Variaciones isotópicas en el diente: comparación entre sexos y estadios de madurez.....	58
10.4.2	Variabilidad isotópica entre dos partes del diente (Raíz y Corona).....	60
10.4.3	Variación isotópica en el tejido muscular	62
10.4.4	Segregación trófica por sexo y estadio de madurez	62
10.4.5	Relación de la composición isotópica con la talla.....	64
10.4.6	Variación isotópica interanual	66
10.4.7	Variabilidad isotópica en el tejido vertebral: presencia o ausencia de cambios ontogénicos	69
10.4.8	Amplitud del nicho isotópico: individualidad	71
12	CONCLUSIONES	73
13	REFERENCIAS.....	77

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribucion del tiburón azul por sexo y estadio de madurez en el Pacífico norte, teniendo en cuenta la informacion registrada en estudios pesqueros y de marcaje satelital (Nakano 1994, Oñate 2008, Vögler et al. 2012). El area de apareamiento se presenta alrededor de los 20°N y 30°N. La zona de parto y crianza esta distribuida alrededor de la Zona de Convergencia Subartica (ZCS), entre los 30°N and 45°N. Las agregaciones de machos maduros son comunes en aguas oceánicas, mientras que las hembras maduras (específicamente las preñadas) y los individuos inmaduros de ambos sexos son encontrados frecuentemente en la zona costera ○Machos inmaduros;●Machos maduros;□Hembras inmaduras;■Hembras Maduras.....	2
Figura 2. Área de estudio indicando los puntos de desembarco pesquero donde se colectaron las muestras de los individuos.....	14
Figura 3. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (a) de la raíz y la corona (b) del diente de machos y hembras del tiburón azul y sus potenciales presas capturadas en Baja California Sur. Las presas fueron seleccionadas de los estudios de contenido estomacal de tiburón azul realizados en esta región. Las especies presa son: (1) <i>D. gigas</i> (2) <i>O. sícula</i> (3) <i>A. lesueurii</i> (4) <i>O. banksii</i> (5) <i>P. planipes</i> (6) <i>S. caeruleous</i> (7) <i>S. japonicus</i> . El factor de discriminación trófica propuesto por Kim et al (2011) ($^{13}\text{C} = 1.7$ y $^{15}\text{N} = 3.7$) fue adicionada a los valores de las presas.	24
Figura 4. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los dientes de machos y hembras por cada estadio de madurez del tiburón azul y sus potenciales presas capturadas en Baja California Sur. Las presas fueron seleccionadas de los estudios de contenido estomacal de este tiburón realizados en esta región. Las especies presa son: (1) <i>D. gigas</i> (2) <i>O. sícula</i> (3) <i>A. lesueurii</i> (4) <i>O. banksii</i> (5) <i>P. planipes</i> (6) <i>S. caeruleous</i> (7) <i>S. japonicus</i> . El factor de discriminación trófica propuesto por Kim et al (2011) ($^{13}\text{C} = 1.7$ y $^{15}\text{N} = 3.7$) fue adicionada a los valores de las presas.	25
Figura 5. Relación entre la longitud total (LT) el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la raíz y corona del diente de machos y hembras del tiburón azul <i>Prionace glauca</i>	26
Figura 6. Valores promedio (\pm DE) de $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ de las dos partes del diente de machos y hembras inmaduros. Los valores reportados dentro de la figura representan la diferencia en el $\delta^{15}\text{N}$ entre los dos tejidos	27
Figura 7. Intervalo de distribución de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo del tiburón azul para machos maduros e inmaduros.	37
Figura 8. Valores isotópicos promedio (DE \pm) e intervalo de distribución del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo del tiburón azul para hembras maduras e inmaduras.	38
Figura 9. Relación de la talla (Lt) de los machos y hembras del tiburón azul con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. Se evidencia la relación lineal ligeramente positiva con el $\delta^{15}\text{N}$ para los dos sexos (nótese los estadísticos (r^2 , y p valor) en cada una de las figuras).	39
Figura 10. Comparación interanual de los valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (DE \pm) entre machos maduros e inmaduros del tiburón azul. Los círculos permiten diferenciar los dos grupos de machos inmaduros (MI).	40
Figura 11. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de machos y hembras por cada estadio de madurez del tiburón azul y sus potenciales presas capturadas en Baja California Sur. Las presas seleccionadas fueron	

colectadas en el área de estudio y de previos estudios de contenido estomacal realizados en esta región. Los símbolos pequeños (\pm DE) representan los valores isotópicos de las especies presas, mientras que los símbolos grandes son el promedio del grupo. Cada especie presa se encuentra identificada con un número, las cuales se encuentra en la Tabla 6..... 41

Figura 12. Relación de los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ con la edad de los machos y hembras del tiburón azul. 47

Figura 13. Relación de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ con la edad de los machos y hembras de tiburón azul. 51

Figura 14. Relación de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ con la edad de los machos y hembras de tiburón azul. 53

Figura 15. Descripción cualitativa del traslapo de nicho entre los machos de tiburón azul. Cada elipse determina los límites de distribución de cada individuo, siendo este espacio donde se presenta más del 50% de los datos. Los números a cada lado de la letra M representa el código de identificación de cada individuo. 55

Figura 16. Descripción cualitativa del traslapo de nicho entre las hembras de tiburón azul. Cada elipse determina los límites de distribución de cada individuo, siendo este espacio donde se presenta más del 50% de los datos. Los números a cada lado de la letra F representa el código de identificación de cada individuo. 56

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de muestras colectadas para cada tejido del tiburón azul <i>Prionace glauca</i> agrupadas por estadio de madurez.	16
Tabla 2. Número de muestras de tejido muscular del tiburón azul <i>P. glauca</i> para cada año, agrupadas por estadio de madurez.	16
Tabla 3. Valores (promedio \pm desviación estándar) de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo, dientes y vértebras del tiburón azul <i>Prionace glauca</i> capturado en la costa occidental de Baja California Sur.	17
Tabla 4. Composición isotópica de las potenciales presas del tiburón azul capturadas en Baja California sur. Datos tomados de la literatura y de tesis sin publicar. DE : Desviación estándar	21
Tabla 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm DE in ‰) de la raíz y la corona del diente del tiburón azul capturado en la costa oeste de Baja California Sur. Se muestran los resultados de las pruebas estadísticas entre sexo y estadios de madurez para cada parte del diente.	23
Tabla 6. Composición isotópica de las potenciales presas del tiburón azul capturadas en Baja California sur. Muestras procesadas en este estudio y Datos tomados de la literatura.	35
Tabla 7. Comparación de los valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y la razón C:N del músculo del tiburón azul acuerdo al tratamiento utilizado para la extracción de lípidos. Se especifica prueba estadística aplicada isotopo. EP: Eter-Petroleo. ADI: Agua des-ionizada. CLO:MET: Clorformo:Metanol.	36
Tabla 8. Comparación de los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo del tiburón azul para cada sexo, capturados en la costa occidental de Baja California Sur.	36
Tabla 9. Valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo del tiburón azul por estadio de madurez. Adicionalmente se indica la prueba estadística (Mann-Whitney) aplicada para comparar entre cada grupo.	36
Tabla 10. Porcentaje de contribución promedio (rango de variación de las presas a la dieta del tiburón azul por sexo considerando el estadio de madurez, mediante el uso del software SIAR.	41
Tabla 11. Valores cuantitativos de amplitud de nicho isotópico para cada individuo por sexo, basado en una rutina de selección aleatoria de una matriz de covarianza, considerando el tamaño de la muestra y la estructura de los datos en el paquete estadístico R.	57



1 INTRODUCCIÓN GENERAL

El tiburón azul *Prionace glauca* es una de las especies oceánicas más abundantes en todo el mundo habitando aguas tropicales y templadas (Stevens & Brown, 1974; Nakano, 2003). Es uno de los tiburones más capturados por pesca incidental alrededor del mundo, específicamente por la alta demanda de las aletas y carne para consumo humano (Nakano & Stevens 2008). En el Pacífico oriental mexicano, principalmente en el área de Baja California Sur *P. glauca* domina numéricamente las capturas de la flota palangrera comercial oceánica y ocupa el segundo lugar en la pesca comercial costera (Sosa Nishizaki et al. 2002). En regiones templadas, la distribución y movimientos de este tiburón está influenciada por variaciones estacionales en la temperatura del agua, estando asociados a aguas preferentemente frías (de 7-16 °C), aunque puede tolerar intervalos máximos de temperatura de 29.5 °C. Aunado a esto, la condición reproductiva y la disponibilidad de sus presas potenciales también influyen en sus movimientos migratorios. En cuanto a la migración vertical, se tienen registros de una profundidad máxima de 300 a 600 metros durante el día en inmersiones rápidas y durante la noche se encuentra entre la superficie y la termoclina (80-150 m) (Carey et al. 1990)

Para esta especie existen reportes de una segregación espacial en el Pacífico Norte y el noreste del Atlántico de acuerdo al sexo y al estadio de madurez. Nakano (1994), propuso un modelo de segregación para esta especie en el Pacífico norte, basado en capturas pesqueras. Entre los 20 y 30° N se encuentra la zona de apareamiento la cual se realiza a inicios del verano. Un área de parto se presenta alrededor de la zona de Convergencia Subártica (ZCS) entre los 35 y 45° N y el área de crianza para individuos de ambos sexos se encuentra hacia el norte y sur de la ZCS; mientras que los individuos maduros de ambos sexos se distribuyen hacia el sur cerca del ecuador (Figura 1). Estudios recientes de marcaje satelital (Teo et al. 2004, Oñate-González 2008) y dinámica poblacional (Vögler et al. 2012) han corroborado en cierta forma este modelo de segregación en el Océano Pacífico, reportando de forma más detallada agregaciones de machos adultos en aguas oceánicas y de hembras adultas (preñadas) y juveniles de ambos sexos en áreas costeras (Figura 1).



En el oeste del Océano Atlántico la población de *P. glauca* está dominada por individuos inmaduros de ambos sexos, y se cree que la zona de Convergencia Subtropical (ZCS) es considerada un área de

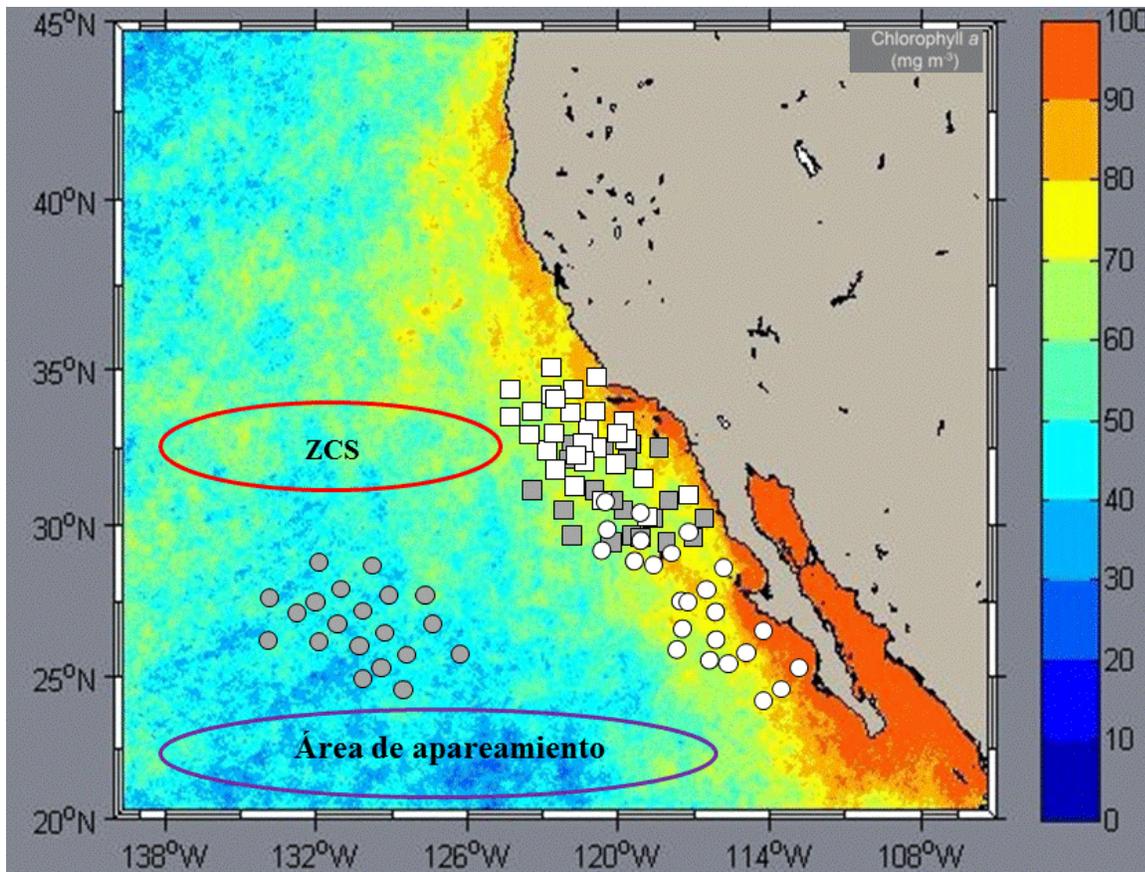


Figura 1. Distribución del tiburón azul por sexo y estadio de madurez en el Pacífico norte, teniendo en cuenta la información registrada en estudios pesqueros y de marcaje satelital (Nakano 1994, Oñate 2008, Vögler et al. 2012). El área de apareamiento se presenta alrededor de los 20°N y 30°N. La zona de parto y crianza esta distribuida alrededor de la Zona de Convergencia Subártica (ZCS), entre los 30°N and 45°N. Las agregaciones de machos maduros son comunes en aguas oceánicas, mientras que las hembras maduras (específicamente las preñadas) y los individuos inmaduros de ambos sexos son encontrados frecuentemente en la zona costera ○Machos inmaduros; ●Machos maduros; □Hembras inmaduras; ■Hembras Maduras.

crianza para juveniles de ambos sexos y adicionalmente las hembras adultas tienden a presentar mayores abundancias cerca de los 25°S. Los machos adultos son más frecuentes en aguas oceánicas durante el final del verano e inicios del otoño y en invierno algunos se mueven más hacia el sur cerca a Suramérica (Montealegre-Quijano & Vooren 2010, Carvalho et al. 2011).



El tiburón azul es una especie vivípara placentaria con un periodo de gestación de 9 a 12 meses (Pratt, 1979). La fecundidad es variable entre, 28 a 54 embriones (Carrera-Fernández et al. 2011), aunque existe un registro máximo de 135 embriones, lo que coloca al tiburón azul como una de las especies más fecundas (Gubanov & Grigor'yev 1975). La talla de nacimiento de los neonatos se encuentra en un intervalo de 35-50 cm de longitud total (LT). Se ha reportado que esta especie tiene una reproducción estacional en muchas áreas, siendo las épocas de primavera y verano donde generalmente suceden los nacimientos (Pratt, 1979, Nakano, 1994); sin embargo esto puede variar dependiendo de la zona. Por ejemplo en el Pacífico Norte específicamente en el área de Baja California Sur reportan un periodo de gestación de 9 a 11 meses, siendo otoño y verano donde se encontraron la mayor cantidad de hembras con embriones. Concluyendo que esta región puede representar un hábitat crítico y de gran importancia para su ciclo reproductor Carrera-Fernández et al. (2010).

La edad y crecimiento de esta especie ha sido ampliamente estudiada en las poblaciones del Océano Pacífico y el Océano Atlántico sur. Cerca del 50 % de los machos del Atlántico occidental alcanzan su madurez sexual a los 218 cm de LT, mientras que las hembras son completamente maduras a los 221 cm de LT (Pratt, 1979). En el Pacífico Norte la talla media de madurez ha variado poco a lo largo del tiempo. Nakano (1994) reportó una talla promedio de 200 cm de LT para ambos sexos. Recientemente Carrera-Fernández et al. (2010) reportó una talla media de madurez de 184 cm para los machos y para las hembras de 196 cm en la costa oeste de Baja California Sur. Estudios previos realizados en el Atlántico norte y Pacífico occidental han reportado una tasa de crecimiento anual en el tiburón azul, la cual es estimada por medio de bandas de crecimiento almacenadas en las vértebras (Skomal & Natanson 2003, Blanco-Parra et al. 2008). La edad estimada para este tiburón en esta región se encuentra en un intervalo entre 0 y 16 años, alcanzando la madurez sexual entre los 7 y 9 años para las hembras y 8 y 9 años para los machos (Blanco-Parra et al. 2008).

En términos alimenticios, el tiburón azul ha sido catalogado como un depredador especialista debido a la preferencia que tiene por algunas especies presa (Hernández-Aguilar, 2008). Sin embargo, desde finales de los 50's (Strasburg 1958) hasta la actualidad, se ha reportado la presencia de una amplia variedad de presas dentro de la dieta del tiburón azul, encontrando principalmente cefalópodos, crustáceos y teleósteos en menor proporción (Tricas 1979, Vaske-



Junior & Rincón-Filho 1998, Henderson et al. 2001, McCord & Campana 2003, Kubodera et al. 2007, Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012).

Los últimos estudios han revelado una diferencia en el tipo y proporción de presas entre individuos que frecuentan aguas oceánicas y aguas costeras. Los tiburones azul capturados en aguas profundas (>500 m) presentan una dieta dominada por cefalópodos mesopelágicos como *Chroteuthis* sp. *Histioteuthis* sp. *Haliphron* sp. *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Gonatus* sp., *Onychoteuthis banksii*. y peces bentónicos como *Merluccius productus*. Mientras que aquellos tiburones capturados en áreas cercanas a la costa, se alimentan de peces costeros como la sardina *Sardinops* sp y *Scomber japonicus* y calamares neríticos como *Loligo* sp. *Ancistrocheirus lesueurii* y *Octopodoteuthis sicula*. En la costa oeste de la Península de Baja California este depredador se alimenta principalmente de *Gonatus californiensis*, *A. lesueurii*, *Histioteuthis* sp. *D. gigas*, *Argonauta* sp. *Haliphron atlanticus* y la langostilla *Pleuroncodes planipes* (Hernández-Aguilar, 2008; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2011).

1.1 Aplicación de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en estudios tróficos: énfasis en elasmobranquios.

La mayoría de los estudios alimenticios se han basado en la técnica tradicional de análisis de contenidos estomacales. Sin embargo, actualmente se sabe que este tipo de resultados son cuestionables, debido a las limitaciones inherentes del análisis del contenido estomacal. Por ejemplo, la retención selectiva de algunas estructuras de las presas difíciles de digerir, tales como otolitos de peces y los aparatos mandibulares de los cefalópodos, es considerado como un proceso que genera la sobre-estimación de su contribución en la dieta (Santos et al. 2006). Otra limitante de esta técnica es que las estructuras presentes en los contenidos gástricos solo reflejan lo que el individuo consumió en su último evento alimenticio, por ello para entender las variaciones de alimentación a mediano y largo plazo, es necesario extender el tiempo de muestreo lo cual traería consigo un mayor esfuerzo.

En los últimos años han surgido aproximaciones bioquímicas que se han convertido en herramientas que contribuyen y complementan ampliamente a los estudios de contenido estomacal realizados en diversos grupos de especies marinas, mostrando un punto de vista diferente a la estimación de los niveles tróficos y fuentes de alimentación (Rau et al. 1983,



Hobson & Welch 1992, Ostrom et al. 1993, Thomas & Cahoon 1993, Martínez del Rio et al. 2009). Esta técnica se basa en la evaluación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, catalogados como isótopos estables, los cuales tienen fuertes puentes de unión que difícilmente son separados durante procesos metabólicos, permitiendo su enriquecimiento a lo largo de la trama trófica (DeNiro & Epstein 1978, Fry 2006).

Los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) permiten asociar las variaciones isotópicas con la dieta y el ecosistema en donde habitan los consumidores (Hobson & Welch 1992, Fry 2006). Esto se debe a que los dos isótopos presentan un fraccionamiento (enriquecimiento) a lo largo de la red trófica, donde los depredadores van a presentar mayores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que los de sus presas (DeNiro & Epstein 1978; Bearhop et al. 2004). El $\delta^{13}\text{C}$ es utilizado para medir el origen de las fuentes de energía relacionado a los distintos ambientes (marino vs dulceacuícola, costero vs oceánico, pelágico vs bentónico, altas latitudes vs bajas latitudes) donde los consumidores se alimentan (Hobson et al. 1997, Newsome et al. 2010). Las diferencias en el $\delta^{13}\text{C}$ entre los diferentes ambientes están determinadas por factores como: a) la composición isotópica y la concentración de CO_2 disuelto que varía latitudinalmente en función de la temperatura superficial del mar (Rau et al. 1992, Hinga et al. 1994), b) la composición de las presas y la tasa de crecimiento del fitoplancton (Fry & Wainright 1991, Pancost et al. 1997) y c) la entrada de carbono al sistema por medio de macrófitas bentónicas en las zonas costeras, las cuales se encuentran enriquecidas en ^{13}C en comparación al carbono encontrado en regiones oceánicas dado por el fitoplancton, el cual se encuentra empobrecido en este isótopo (France 1995, Newsome et al. 2010).

Por otra parte el $\delta^{15}\text{N}$ es un indicador del nivel y la amplitud trófica ya que este aumenta progresivamente a lo largo de la red trófica (Post 2002, Bearhop et al. 2004). Diversos estudios en organismos de vida libre y experimentos en laboratorio han reportado un enriquecimiento promedio respecto a la dieta de 0.5-1.0 ‰ y 3-5 ‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente (DeNiro & Epstein 1981, Post 2002). Sin embargo, se ha encontrado que este enriquecimiento o factor de discriminación puede verse afectado por diferencias fisiológicas y de la dieta, las cuales a su vez dependen de los procesos bioquímicos en el metabolismo e incorporación de nutrientes (Gannes et al. 1997, Martínez del Rio et al. 2009). El fraccionamiento ocurre durante la deaminación y transaminación de aminoácidos y su magnitud es regulada por la concentración de nitrógeno



excretado como producto de desecho (Fogel et al. 1997, Gannes et al. 1998). Adicionalmente, en tejidos ricos en proteínas, estos procesos de fraccionamiento están relacionados con la ruta isotópica de los aminoácidos durante el metabolismo (Gannes et al. 1997, Martínez del Rio et al. 2009). Toda esta información ha permitido la realización de diversos estudios en un amplio grupo de organismos incluyendo aves, mamíferos marinos, peces, y elasmobranquios convirtiéndose en una herramienta importante al evaluar la ecología alimentaria uso de hábitat y patrones migratorios. (Hobson *et al.*, 1997; Aurióles et al. 2006; Newsome et al. 2010; Kim et al. 2012b; Hussey et al. 2012).

Los elasmobranquios a diferencia de otras especies marinas presentan unas características fisiológicas únicas las cuales se cree pueden influir en la señal isotópica reflejada en sus tejidos. Este grupo de individuos retienen urea para mantener su balance osmótico y los valores isotópicos de este componente difieren del resto de los tejidos del cuerpo (Kim & Koch 2012). El ciclo de la urea en los elasmobranquios es diferente al reportado en otras taxa (Ballantyne 1997, Hazon et al. 2007) y se sabe tiende a influir en los valores isotópicos de los elasmobranquios relativo a otros taxones. Kim & Koch (2011) en su estudio reportaron un promedio de 1.3 ‰ más bajo en el $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de tiburones que contenían urea respecto a los que se les había extraído, concluyendo que la urea al ser un producto de desecho se espera este reducido en ^{15}N y enriquecido en ^{14}N (Kim & Koch 2012).

1.2 Tejidos potenciales para análisis isotópicos en elasmobranquios: particular énfasis en dientes, músculo y vertebras

El tipo de tejido utilizado es un aspecto fundamental al momento de planear un diseño experimental cuando se aplican análisis isotópicos con fines ecológicos. La selección del tipo de tejido a utilizar va a depender de la pregunta o cuestionamientos que se desee responder. Tieszen et al. (1983) fue el primero autor en afirmar que la tasa de incorporación isotópica varía entre tejidos y sugiere que los tejidos metabólicamente más activos podrían tener tasas de recambio más altas que los tejidos menos activos. Los tejidos ampliamente utilizados en estudios isotópicos en elasmobranquios son el hígado, la sangre, el músculo y las vértebras, los cuales aportan información trófica en distintas escalas temporales, dependiendo de la tasa metabólica del tejido (MacNeil et al. 2006, Hussey et al. 2010a, Kim & Koch 2012).



El hígado y el músculo blanco brindan información a corto (meses) y a largo plazo (1 o 2 años previos a su muerte) respectivamente (MacNeil et al. 2005, Hussey et al. 2010a, Kim & Koch 2012), por ello los valores encontrados en estos tejidos pueden proveer un resumen de: la posición trófica (Estrada et al. 2003a, Sampson et al. 2010, Borrell et al. 2011b, Dale et al. 2011, Escobar-Sanchez et al. 2011, Hussey et al. 2012), variaciones estacionales inter-específica en la dieta (Domi et al. 2005, Vaudo et al. 2010, Dale et al. 2011, Kim et al. 2012a) y el papel que desempeñan dentro de la red trófica (McMeans et al. 2010, Vaudo et al. 2010, Abrantes & Barnett 2011, Botto et al. 2011).

MacNeil et al. (2005) comparó los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en músculo (baja tasa de recambio metabólico) e hígado (alta tasa de recambio) del tiburón mako (*Isurus oxyrinchus*) y el tiburón zorro (*Alopias vulpinus*), encontrando un cambio en el tiburón mako, asociado con los cambios temporales en la disponibilidad de presas. Kinney et al. (2011), realizaron un análisis isotópico en músculo, glóbulos rojos (baja tasa de recambio) y plasma (alta tasa de recambio) de tiburón gata (*Ginglymostoma cirratum*), demostrando la repartición del recurso dentro de los individuos de esta población. Tejidos con altas tasas metabólicas como el hígado y plasma son adecuados y exitosos para examinar perfiles alimenticios en elasmobranquios a corto plazo (MacNeil et al. 2005, McMeans et al. 2009b, Kinney et al. 2011, Matich et al. 2011).

El cuanto al uso del colágeno vertebral, ha venido en auge en los últimos 6 años, debido principalmente a que permite detectar variaciones ontogénicas bien marcadas en los individuos, ya que éstas solo son notorias a muy largo plazo (de acuerdo a la edad) (Estrada et al. 2006). En varias especies de elasmobranquios como el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*), el tiburón piloto (*Carcharhinus falciformis*) y el tiburón azul (*Prionace glauca*) una banda de crecimiento representa un año de edad, siendo adecuadas para estimar la edad de los individuos (Estrada et al. 2006, Blanco-Parra et al. 2008, Sánchez-de Ita et al. 2011). Por tal motivo las vértebras, siendo un tejido metabólicamente inerte y con una composición orgánica alta, que logra retener la historia alimentaria de todos los periodos de vida de un organismo (Estrada et al. 2006; Kerr et al. 2006) se convierte en el tejido ideal para detectar dichas variaciones.

Uno de los tejidos que ha recibido poca atención para análisis isotópicos con fines eco-tróficos en este taxón son los dientes. Las pocas aproximaciones que existen están enfocadas en la reconstrucción de las condiciones paleo-ambientales del ambiente donde el individuo vivió



(Vennemann et al. 2001). Los dientes de los tiburones son estructuras constituidas por fluorapatita y carbonato de apatita, lo cual les permite ser bastante resistentes a subsecuentes alteraciones después de ser exfoliado de la mandíbula del tiburón (Vennemann et al. 2001). Vennemann et al. (2001) y Hussey et al. (2012) resaltan que los análisis del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del diente o de la dentina de este puede reflejar la fuente de carbono y nitrógeno de su dieta. Sugiriendo que este tejido puede ser bastante útil para reconstrucción de dietas, determinación de posición trófica, uso del hábitat y movimientos migratorios. Teniendo en cuenta toda esta información, los análisis isotópicos de diferentes tejidos (como dientes, músculo y vertebras) con distintas tasas de recambio de un mismo individuo proveen información trófica en diferentes escalas temporales, y de esta forma conocer el papel trófico que desempeña una especie en un área determinada (Bearhop et al. 2004, MacNeil et al. 2005).

Bajo este contexto, el presente estudio plantea determinar los probables cambios ontogénicos en la alimentación del tiburón azul *Prionace glauca* a partir de un análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en tres tejidos con diferente tasa de recambio considerando el sexo y el estadio de madurez. Con los resultados del presente estudio se pretende caracterizar el hábitat utilizado por el tiburón azul en la costa occidental de Baja California Sur durante sus diferentes etapas de vida, caracterizando su nivel trófico y por ende el papel ecológico que juegan en cada área de estudio. Asimismo se podría confirmar que los análisis isotópicos en múltiples tejidos brindan una mayor resolución trófica que el uso de tejidos específicos.



2 ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios tróficos realizados en el tiburón azul se han realizado mediante técnicas tradicionales como los análisis de contenido estomacal como previamente se mencionó en la introducción, en los cuales es notorio que los grupos de presas (cefalópodos, teleósteos y crustáceos) que dominan la dieta de este depredador tanto en el Pacífico como en el Atlántico han sido las mismas a través del tiempo, con alternancias en sus proporciones (Henderson et al., 2001; McCord & Campana, 2003; Kubodera et al., 2007, Hernández-Aguilar, 2008; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2011; Preti et al. 2012). Los pocos estudios que se han generado con base en análisis isotópicos en el tiburón azul, han tratado de abordar de forma general el hábitat donde se alimenta este tiburón y la posible conexión de un consumo de presas con altos niveles tróficos.

El trabajo de Estrada et al. (2003), fue uno de los primeros en utilizar esta aproximación bioquímica con fines alimenticios en esta especie, tratando de estimar su nivel trófico (NT) promedio en el noreste del Océano Atlántico. Sus resultados mostraron valores de $\delta^{15}\text{N}$ de 14.7 ‰, indicando un NT de 4.1, lo que permitió catalogarlo para esta zona como un carnívoro secundario- terciario. Por otra parte MacNeil et al. (2005), comparan las razones isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en diferentes tejidos (hígado, músculo y cartílago) de *Alopias vulpinus*, *Isurus oxyrinchus* y *P. glauca* provenientes del Atlántico noroccidental, con el fin de evidenciar que múltiples tejidos pueden brindar información más detallada que analizar solamente el músculo. Entre los resultados más relevantes, los mayores valores del $\delta^{15}\text{N}$ fue en hígado; mientras que en músculo y cartílago fue menor, lo cual fue atribuido al metabolismo acelerado del hígado, reflejando un cambio en la dieta del tiburón mako entre una temporada y otra; mientras que los tiburones zorro y azul presentaron una dieta constante a través del tiempo. El estudio de Kim et al. (2012a) es el más reciente, donde pretendieron conocer la contribución porcentual de las posibles presas mediante un modelo de mezcla con análisis isotópicos, siendo los calamares oceánicos y costeros los que más la aportan a la dieta con un 53 y 41 % respectivamente, en comparación a la langostilla que solo aporta un 3% .



3 HIPOTESIS

- A pesar de la poca información existente acerca del uso de dientes de condriktios en estudios isotópicos con fines tróficos, existe evidencia de que el colágeno almacenado en este tipo de tejidos puede reflejar las fuentes de carbono y nitrógeno asociados con la dieta (Vennemann et al. 2001), por ello se espera que los resultados de los análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en este tejido del tiburón azul, permita hacer inferencias alimenticias, lo cual corroboraría y apoyaría el uso de este tejido para futuros estudios tróficos en otras especies.
- Considerando los resultados obtenidos en previos estudios alimenticios del tiburón azul, mediante análisis de contenidos estomacales en esta región del Pacífico (Hernández-Aguilar, 2008; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2010), en los cuales se han encontrado diferencias alimenticias por sexo, se esperaría observar estas mismas diferencias en los análisis isotópicos en el músculo, donde los valores del $\delta^{15}\text{N}$ pueden ser mayores en los machos que en las hembras debido a que se alimentan de un mayor número de presas típicas de hábitats mesopelágico y batipelágicos, las cuales generalmente tienen valores del $\delta^{15}\text{N}$ más elevados comparado a los de la fauna epipelágica (Olson et al. 2010; Graham et al. 2008).
- Debido a que se conocen los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la base de la red trófica y de algunas presas del área de California ($\delta^{15}\text{N}$ 8-10 ‰ de la línea base del red trófica) y Baja California Sur, ($\delta^{15}\text{N}$ 9.9-11.4 ‰ en la base y $\delta^{15}\text{N}$ 16-20 ‰, $\delta^{13}\text{C}$ -21- -19 ‰ de algunas presas y depredadores de esta zona) (Altabet et al. 1999; Aurióles et al. 2006) se esperaría que los valores isotópicos encontrados en los tejidos (músculo y dientes) del tiburón azul sean concordantes con los de las presas potenciales.
- Se esperan cambios isotópicos por estadios de madurez debido a diferencias en los hábitat que frecuentan en sus estadios de desarrollo, reflejándose en los tejidos con diferentes tasas de recambio, reflejando información en diferentes escalas temporales (a corto y largo plazo) (Estrada et al. 2006; Newsome et al. 2010; Hussey et al. 2012).



4 OBJETIVO GENERAL

Describir los patrones poblacionales y ontogénicos en la alimentación del tiburón azul *Prionace glauca* en la costa occidental de Baja California Sur, a partir de los análisis isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en tejidos múltiples con tasas de recambio diferente.

4.1 Objetivos Específicos

Capítulo 1

- Determinar posibles inferencias alimenticias en el tiburón azul, con base en los resultados isotópicos encontrados en el colágeno dental.

Capítulo 2

- Conocer los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del músculo del tiburón azul por sexo y estadio de madurez para determinar si existe variación en la amplitud y nivel trófico y en el origen de las fuentes alimentarias del depredador
- Comparar los valores isotópicos de las presas registradas en estudios previos y las del presente estudio con los valores encontrados en los tejidos del tiburón azul, mediante un modelo combinado y de esta forma estimar la contribución isotópica porcentual de cada presa consumida por el depredador.

Capítulo 3

- Determinar la existencia de cambios ontogénicos en la dieta de este depredador, mediante análisis isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en las vértebras, teniendo en cuenta la edad de los individuos (de acuerdo a las bandas de crecimiento que tenga cada vértebra).



5 ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras se obtuvieron de individuos desembarcados en algunos campos pesqueros ubicados en la costa occidental de Baja California Sur. Toda esta área se encuentra influenciada por dos grandes sistemas de corrientes, la corriente de California (CC) y la corriente Norecuatorial (NE) (Figura 2). La corriente de California transporta aguas de origen subártico hacia el sur, a lo largo de la costa oeste de Estados Unidos y de la Península de Baja California, entre 46° y 23° de latitud norte con temperaturas entre los 8-20°C.

Esta corriente predomina en el área durante los meses de invierno y primavera generando surgencias estacionales influenciadas por el patrón de vientos que fluye de Norte a Sur como resultado del régimen de alta presión del Pacífico Norte. Asimismo estas surgencias influyen en la remoción de nutrientes, elevando las concentraciones de NO_3^- , lo que a su vez da lugar a florecimientos de fitoplancton, favoreciendo la disponibilidad de recursos para los demás niveles tróficos (Fiedler & Talley 2006, Kessler 2006). La corriente Nor-ecuatorial (CNE) aumenta su influencia durante los meses de verano y otoño transportando aguas de origen trópico-occidental, caracterizadas por valores altos de temperatura (25-30°C) y salinidad, y baja concentración de oxígeno disuelto (1.3 ml/l variando entre los 50 y 1200 m de profundidad) (Godínez et al. 2010, Vögler et al. 2012).

La combinación de estas masas de aguas genera cambios importantes en algunas variables oceanográficas (e. g. salinidad y temperatura superficial del mar) generando la frontera conocida como la Zona de Transición Templado Tropical (ZTTT) del Pacífico (Durazo & Baumgartner 2002). En esta área la termoclina se encuentra alrededor de los 80 m de profundidad, la cual puede variar de acuerdo a la presencia de anomalías oceanográficas como “El Niño”. (Anderson & Rodhouse 2001). Se han identificado frentes de temperatura (26 a 28° C) durante el verano en la zona cercana a la península de Baja California con un promedio de clorofila de 0.1 a 0.2 mg/m^3 , los cuales coinciden con zonas de gran abundancia y diversidad de copépodos pelágicos (López-Ibarra 2008, Olson et al. 2010).



En esta región del Pacífico se registra un área de mínimo de oxígeno, la cual puede tener una extensión de más de 1000 m de profundidad, llegando a ser perceptible desde los primeros 100 m de profundidad, convirtiéndola en la más ancha y somera del Pacífico. La zona de mínimo de oxígeno tiene importantes implicaciones en la distribución espacial y diversidad de las especies actuando como barreras biogeográficas, ya que limita los movimientos de las poblaciones a través de la plataforma continental. Actualmente se sabe que esta zona se ha expandido, lo cual puede influir en los patrones de circulación del océano, la temperatura y productividad. (Helly & Levin 2004)

5.1 Firmas isotópicas en el Océano Pacífico

Las diferencias en los ciclos de nutrientes entre y dentro de las distintas regiones oceánicas producen gradientes geográficos en la composición isotópica del carbono y del nitrógeno. En la materia orgánica particulada (MOP) superficial y la que se encuentra en los sedimentos esta la base alimenticia de una red trófica y los valores de isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) muestran una amplia variación coherente con los patrones geográficos. En el este del Pacífico ecuatorial se han reportado variaciones de 9 ‰ en el $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos (Farrell et al. 1995), mientras que para el Pacífico central ecuatorial se ha observado un 16‰ de variación en la MOP de norte a sur (Altabet 2001). En el Noreste del Pacífico se ha reportado un decremento de 2-3‰ en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la línea base de zonas templadas (~30-35°N) a altas latitudes (~50°N) en ecosistemas pelágicos, (Saino & Hattori 1987, Aurioules et al. 2006).

Se ha reportado que los valores isotópicos del Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) son mayores a latitudes medias en el este del Pacífico Norte, debido posiblemente a que las aguas intermedias en la CC traen nutrientes (específicamente NO_3^-) del Pacífico este tropical, donde se presenta un fuerte proceso de denitrificación a grandes profundidades (Altabet 2001, Voss et al. 2001). Este nitrato enriquecido es transportado hacia el norte a gran profundidad por la Contracorriente de California, siendo una importante fuente de nitrógeno para las aguas superficiales de la CC. Las altas temperaturas y extensivas surgencias conducen a que se presenten altas tasas de crecimiento fitoplanctónico en la CC relativo al golfo de Alaska. La alta productividad en ecosistemas



costeros a lo largo de todo el Pacífico este y sur del Mar de Bering, permite que se presenten altos valores de $\delta^{13}\text{C}$ en comparación a zonas oceánicas.

En la zona de estudio existe una región que es hipóxica la cual presenta cambios temporales en la composición y flujo de la MOP. En el caso del $\delta^{15}\text{N}$, existe evidencia de un patrón latitudinal con valores elevados en la región de California (8.0 ‰) y Baja California Sur (11.4 ‰) los cuales van disminuyendo hacia el Ecuador (Altabet et al. 1999; Voss et al. 2001; López-Ibarra, 2008). Sin embargo los valores más elevados en el $\delta^{15}\text{N}$ (10-11.4‰) se presentan durante los meses de verano, los cuales están asociados a una estratificación térmica debido a una disminución de los vientos que trae consigo la ausencia de surgencias provocando un aumento en la producción regenerada (basada en NH_4) y por ende un incremento en las razones del $\delta^{15}\text{N}$ de la materia orgánica particulada (López-Ibarra, 2008).

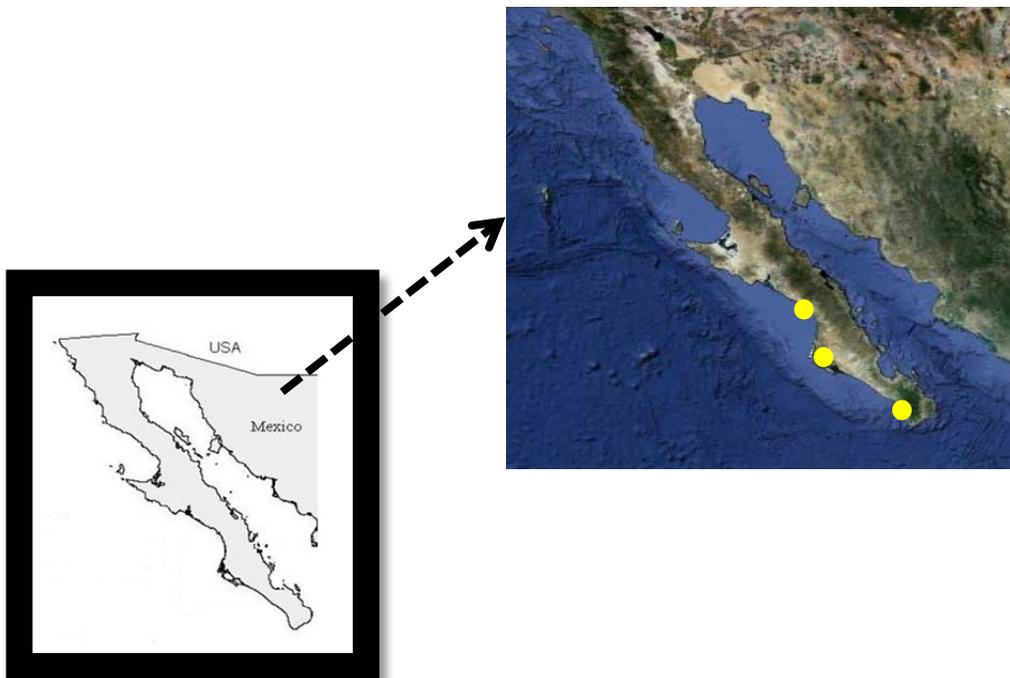


Figura 2. Área de estudio indicando los puntos de desembarco pesquero donde se colectaron las muestras de los individuos.



6 METODOLOGIA GENERAL

6.1 Obtención de las muestras

Las muestras de los músculos, dientes y vértebras del tiburón azul provienen de la costa occidental de Baja California Sur, de los proyectos enfocados en la “Biología de tiburones en Baja California Sur” desarrollados en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) entre los años 2001-2003, 2007 y 2009. Asimismo se colectaron muestras de las presas (músculo, picos de calamar y peces) encontradas en los estómagos de los tiburones capturados. Algunas presas (capturadas en la misma región donde se capturaron los tiburones) fueron tomadas de la colección ictiológica del laboratorio de ecología de peces del CICIMAR para su posterior análisis.

En cuanto a la reproducción, a cada individuo se le determino la longitud total, el sexo y el estadio de madurez (maduro o inmaduro), siguiendo los criterios propuestos por Pratt (1979) y Carrera-Fernández et al. (2010). Los machos maduros presentaron gonopterigios calcificados con 360° de rotación, rifidón completamente abierto y presencia de semen. Las hembras maduras mostraron marcas de copulación, una abertura cloacal mayor a 3 cm de diámetro y presencia de folículos vitelogénicos y embriones en el útero. Los individuos que no presentaron ninguna de estas características previamente mencionadas fueron considerados tiburones inmaduros.

La preparación de las muestras de cada tejido para los análisis isotópicos es abordada en la sección de materiales y métodos de cada capítulo. Para el análisis de los datos las pruebas estadísticas se realizaron con el programa Statistica (v7.0), dependiendo de los datos, si estos presentaban normalidad y homogeneidad de varianza se utilizaran pruebas paramétricas o no paramétricas para determinar diferencias entre grupos a comparar (sexo y estadio de madurez), utilizando un valor α de significancia de 0.05. Los detalles de que tipo de pruebas se utilizaron con los resultados obtenidos en cada tejido, serán especificadas en cada capítulo.



7 RESULTADOS GENERALES DEL TRABAJO

Se procesaron 256 músculos (pertenecientes al año 2001-2003, 2007 y 2009), 42 dientes y 23 vertebras del año 2009 teniendo en cuenta el sexo y el estadio de madurez (Tabla 1). En el caso de las vértebras, las muestras solo fueron separadas por sexos sin considerar el estadio de madurez tomando los individuos de mayor tamaño debido a que esto tenían las vértebras más grandes y por ende presentan más bandas de crecimiento y esta forma tratar de tener un mayor número de muestras por vértebra. Las muestra de músculo fuero separadas por año (Tabla 2), siendo el año 2001 donde se obtuvo el mayor número de muestras, debido posiblemente a a la alta abundancia de este depredador durante este año y por la facilidad de traslado a esos puntos de muestreos para la toma de muestras.

Tabla 1. Número de muestras colectadas para cada tejido del tiburón azul *Prionace glauca* agrupadas por estadio de madurez.

Tejidos	Hembras		Machos	
	Hembra inmadura	Hembra madura	Macho inmaduro	Macho maduro
Músculos	59	34	115	64
Dientes	11	11	10	10
Vertebras	13		10	

Tabla 2. Número de muestras de tejido muscular del tiburón azul *Prionace glauca* para cada año, agrupadas por estadio de madurez.

Años	Hembras Inmaduras	Hembras Maduras	Machos Inmaduros	Machos Maduros
2001	29	5	53	35
2002			7	
2003		8	20	4
2007			4	5
2009	22	19	26	19
Total	83		173	



En la Tabla 3 se muestran los valores globales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de cada tejido, siendo el diente el que mostró los valores más enriquecidos en cada isótopo.

Tabla 3. Valores (promedio \pm desviación estándar) de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo, dientes y vértebras del tiburón azul *Prionace glauca* capturado en la costa occidental de Baja California Sur.

Tejido	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$
Músculo	15.8 \pm 1.4	-17.0 \pm 1.1
Diente	16.6 \pm 1.3	-15.3 \pm 1.1
Vértebra	15.0 \pm 0.7	-15.6 \pm 0.6

A continuación se abordará cada objetivo propuesto en esta investigación, tratando de discernir al detalle los resultados isotópicos en cada tejido por capítulos, presentando un escenario general para esta especie en esta región del Pacífico mediante esta aproximación bioquímica como son los isótopos estables. Para cada capítulo se presenta una parte introductoria, la metodología específica en el tratamiento y procesamiento del tejido utilizado, así como el desarrollo de los resultados; la discusión será una sola, siendo abordada de forma ordenada para cada capítulo y de esta forma mantener una congruencia y relación de la información que se obtuvo del análisis en cada tejido.



8 CAPITULO 1.

INFERENCIAS TROFICAS DEL TIBURON AZUL (*PRIONACE GLAUCA*) EN EL PACÍFICO MEXICANO A PARTIR DE ANALISIS ISOTÓPICOS EN DIENTES

8.1 Introducción

El uso de los isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) para abordar cuestiones ecológicas se ha incrementado en los últimos años, convirtiéndose en una de las técnicas ampliamente utilizadas en estudios de la ecología animal (MacNeil et al. 2005, Martínez del Rio et al. 2009, Newsome et al. 2010). Esta herramienta bioquímica permite realizar análisis cuantitativos de la dieta y estimar patrones alimenticios en diferentes escalas temporales y espaciales, proporcionando una visión sobre la dinámica de las redes tróficas y el flujo de energía en ecosistemas acuáticos (Vander Zanden & Rasmussen 2001, Michener et al. 2007).

La aplicación de análisis de isótopos estables (AIE) en estudios ecológicos se basa en un constante incremento de los isótopos pesados (^{15}N and ^{13}C) a medida que se incrementan los niveles tróficos en las cadenas alimenticias. Los isótopos de nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) son utilizados para inferir la posición trófica de una especie, debido a que los tejidos tienden a enriquecerse en ^{15}N en cada nivel trófico (DeNiro & Epstein 1981, Peterson & Fry 1987), mientras que el carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) es comúnmente utilizado para inferir el origen de las fuentes de carbono, es decir logrando diferencias entre nutrientes tomados en áreas costeras de aquellos consumidos en zonas oceánicas (France & Peters 1997, Perry et al. 1999, Newsome et al. 2010). Los estudios alimenticios en tiburones se han apoyado fuertemente en el uso de AIE, los cuales rutinariamente han sido aplicados en estudios ecológicos de mamíferos, aves y teleósteos (Inger & Bearhop 2008, Newsome et al. 2010, Olson et al. 2010).

Generalmente los tejidos utilizados en estudios tróficos de tiburones mediante análisis isotópicos son el hígado, músculo y vertebras, los cuales proveen información del alimento asimilado de previos meses, 1-2 años (previos a su muerte) y cada año de vida respectivamente (MacNeil et al. 2005, Estrada et al. 2006, Kerr et al. 2006, Hussey et al. 2010b, Logan & Lutcavage 2010, Kim et al. 2012a). En los tiburones, tejidos que crecen por acreción como las vértebras van formando capas de crecimiento, las cuales permiten registrar información cronológica alimenticia sobre toda la vida del individuo (Estrada et al. 2006, Kerr et al. 2006). En algunas especies de



tiburones, como el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) y el tiburón piloto (*Carcharhinus falciformis*) cada banda de crecimiento registrada en las vértebras equivale a un año de vida, convirtiéndose el conteo de éstas en una medida exacta para estimar la de edad de los individuos (Kerr et al. 2006, Sánchez-de Ita et al. 2011).

Los dientes han sido ampliamente utilizados para estudiar las condiciones paleo-ambientales, debido a su amplia abundancia en los sedimentos marinos a través del tiempo. Los dientes de los tiburones poseen una buena cristalización y dureza, lo cual les permite permanecer casi intactos o con poco desgaste después que son desprendidos de las mandíbulas. La composición isotópica de la fluorapatita de la enamela es utilizada para interpretar condiciones ambientales recientes y pasadas (Vennemann et al. 2001, Kocsis et al. 2007).

Sin embargo, pocos estudios isotópicos en utilizado este tipo de tejidos para descripciones tróficas. Análisis isotópicos en dientes de otros grupos como los mamíferos marinos han demostrado ser útiles para ayudar a establecer relaciones tróficas (Walker et al. 1999, Vennemann et al. 2001, Newsome et al. 2006, Newsome et al. 2009a). Los dientes de los tiburones están constituidos por dos tipos de tejidos calificados: la corona, ésta se encuentra cubierta por una matriz de enamela en la parte externa y la osteodentina presente en la parte interna y en la raíz del diente (Kocsis et al. 2007, Becker et al. 2008). Los dientes se encuentran formando múltiples filas en la mandíbula, siendo remplazados continuamente durante toda la vida del tiburón. La tasa de remplazamiento dental solo se conoce para unas cuantas especies de tiburones, variando de 8 a 12 días en el tiburón limón (*Negaprion brevirostris*) y el tiburón leopardo (*Triakis semifasciata*) y entre 32 a 35 días para el tiburón piloto (*C. falciformis*). En tiburones maduros se cree que este remplazamiento es un poco más lento, llegando a ser de meses en lugar de días (Boyne 1970, Moss 1977, Reif et al. 1978).

El tiburón azul es de los elasmobranquios más abundantes y ampliamente distribuidos en diversos mares alrededor del mundo (Nakano & Seki 2003), siendo una especie frecuentemente capturada en diversas regiones subtropicales. En la costa oeste de Baja California, México este tiburón domina numéricamente las capturas por medio de pesca artesanal (Smith et al. 2009, Cartamil et al. 2011). En el Pacífico esta especie muestra una segregación poblacional por sexo y estadio de madurez (mencionada en la introducción general de este informe), la cual está asociada a la temperatura del agua y la distribución de sus presas (Nakano & Seki 2003, Kohler



& Turner 2008). Previos estudios de contenido estomacal han mostrado que este tiburón se alimenta principalmente de cefalópodos, langostillas y algunos teleósteos a lo largo de la Península de Baja California, con una alta dominancia de calamares a través del tiempo (Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010).

8.2 Materiales y Métodos

Para conocer cómo se obtuvieron las muestras revisar el apartado de metodología general.

8.2.1 Preparación de las muestras para los análisis isotópicos

Los dientes fueron tomados de la primera fila de la maxila superior. Cada diente fue limpiado con agua destilada retirando todo material externo que pudiera tener. Una muestra de colágeno, el cual se deposita continuamente en el diente fue tomada de la raíz y la corona del diente. Cada parte del diente fue molida con ayuda de un microtaladro, utilizando brocas de 800 a 1000 μm hasta obtener un fino polvo. Para aislar el colágeno cada muestra fue desmineralizada en 1 ml de ácido clorhídrico (4 molar), el cual posteriormente fue evaporado a 50°C por 12 h en un horno (Becker et al. 2008). Luego cada muestra fue lavada con agua destilada 7 veces y secadas por medio de una liofilizadora. Aproximadamente 1.0 mg de colágeno de cada parte del diente fue pesado en capsulas de estaño para su posterior análisis en un espectrómetro de masas.

Las razones isotópicas de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de todas las muestras fueron quemadas a 1020 °C mediante un sistema de flujo continuo en un analizador elemental (Carlo Elba 1500 NC) combinado con espectrómetro de masas Delta Plus XL (ThermoQuest, Bremen, Germany) en el laboratorio de Isótopos estables de la Estación Experimental del Zaidin (CSIC, Granada, España). Los resultados son expresados en notación delta definidas en partes por mil mediante la siguiente fórmula

$$\delta^h X = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}}) - 1] * 1000$$

Donde X es el elemento, h es la masa del isotopo pesado y R_{muestra} y R_{estandar} son las razones isotópicas del isotopo pesado sobre el ligero (e.g. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra y el estándar respectivamente (Peterson & Fry 1987). El estándar utilizado para el carbono fue V-PDB (*Belemnite americana* de Viena) y para el nitrógeno N_2 atmosférico. La precisión del método



fue de ± 0.1 para los dos isótopos. La razón carbono nitrógeno (C:N) fue determinada para cada muestra, presentando valores entre 2.7 y 3.3, encontrándose dentro del rango para muestras con proteína pura (Ambrose 1990).

8.2.2 Análisis estadístico de los datos

Todas las muestras fueron separadas considerando el sexo y el estadio de madurez. La normalidad y homogeneidad de los datos fueron determinadas mediante la prueba de Shapiro-Wilk y Barlett respectivamente. Si los datos cumplieron con estos supuestos, se utilizó una t-Student para evaluar diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Asimismo si los datos no presentaron una distribución normal se utilizó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Por otra parte para determinar si existía una relación entre la longitud total (LT) de los tiburones y los valores isotópicos de las dos partes del diente se realizaron regresiones lineales.

Los valores isotópicos de las presas potenciales registradas en previos estudios de contenido estomacal del tiburón azul (Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010), fueron tomadas de la literatura y de datos si publicar de muestras capturadas en la misma zona donde se capturó a los tiburones (Tabla 4), con el objetivo de comparar de manera cualitativa con los valores isotópicos registrados en las dos partes del diente del tiburón azul.

Considerando que la tasa de remplazo dental para el tiburón azul es desconocida, se asume una tasa de remplazo de dos semanas o 1-2 meses con base en estudios realizados en otras especies de carcharinidos como el tiburón piloto y el tiburón limón (Moss 1977, Reif et al. 1978).

Tabla 4. Composición isotópica de las potenciales presas del tiburón azul capturadas en Baja California sur. Datos tomados de la literatura y de tesis sin publicar. DE : Desviación estándar

ID	Especies presa	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{DE}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{DE}$ (‰)	Tejido	Extracción de lípidos	N	Referencia
1	<i>Dosidicus gigas</i>	-16.7 ± 1.0	13.5 ± 0.8	Músculo	X	2	Ochoa-Díaz, 2009
2	<i>Octopoteuthis sicula</i>	-18.9	14.8	Pico	X	1	Ochoa-Díaz, 2009
3	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	-17.5 ± 0.3	13.6 ± 1.0	Músculo	X	6	Polo-Silva datos sin publicar
4	<i>Onychoteuthis banksii</i>	-17.8	12.9	Músculo	X	1	Polo-Silva datos sin publicar
5	<i>Pleuroncodes planipes</i>	-17.4 ± 0.8	14.8 ± 1.3	Músculo	X	8	Peckham and Newsome datos sin publicar
6	<i>Sardinops caeruleus</i>	-17.3	17.8	Músculo	X	1	Ochoa-Díaz, 2009
7	<i>Scomber japonicas</i>	-16.9	17.3	Músculo	X	1	Ochoa-Díaz, 2009



8.3 Resultados

8.3.1 Valores isotópicos por sexo y condición de madurez

Un total de 42 dientes fueron analizados (22 hembras y 20 machos). Las comparaciones isotópicas no mostraron diferencias significativas entre sexos para ninguna de las dos partes del diente (Tabla 5). Sin embargo los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la raíz y la corona fueron ligeramente más altos en las hembras (16.9‰; 16.0‰) que en los machos (16.3‰; 15.0‰) (Tabla 5). Al comparar los valores isotópicos entre estadios de madurez para cada sexo, no encontramos diferencias significativas entre hembras inmaduras y hembras maduras en ninguna de las dos partes del diente para ninguno de los dos isótopos (Tabla 5), mientras que la comparación entre machos maduros e inmaduros mostró diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ de la raíz (Mann-Whitney U test, $U = 6$, $p < 0.01$) y el $\delta^{15}\text{N}$ de la corona (Student t-test, $t = 2.63$, $p = 0.01$) (Tabla 5). Los valores isotópicos de las presas fueron corregidos utilizando un factor de discriminación trófica propuesto por Kim et al. (2012a) de 1.7 y 3.7 para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente; de esta forma podríamos hacer una comparación entre los valores isotópicos del depredador y sus presas.

Los valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de ambos sexos para cada estadio de madurez están posicionados entre tres especies de cefalópodos *Dosidicus gigas*, *Ancistrocheirus lesueuri*, *Onychoteuthis banksii* y la langostilla *Pleuroncodes planipes*. Los peces *Sardinops caeruleus* y *Scomber japonicas* presentaron valores más enriquecidos en ^{15}N que el tiburón azul (Figura 3 y 4)

No se encontró una relación lineal entre la LT y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en la corona del diente y entre la LT y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la raíz del diente. Sin embargo, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ de la raíz del diente mostraron una relación positiva con la LT ($R^2 = 0.18$, $p < 0.05$), incrementándose a partir de los 200 cm de LT (Figura 5).

8.3.2 Comparación entre las dos partes del diente (raíz y corona)

La comparación entre las dos partes del diente, mostraron diferencias significativas en $\delta^{15}\text{N}$ de hembras inmaduras (Student t test $t = 2.26$; $p = 0.03$) y machos inmaduros (Student t test $t = 4.84$; $p < 0.001$), presentando la raíz valores más altos (1.6‰) que la corona (Figura 6). Sin embargo, en hembras maduras (Student t test $t = 0.45$; $p = 0.65$) y machos maduros (Mann-Whitney test $U = 33$; $p = 0.19$) no se encontraron diferencias significativas.



Tabla 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm DE in ‰) de la raíz y la corona del diente del tiburón azul capturado en la costa oeste de Baja California Sur. Se muestran los resultados de las pruebas estadísticas entre sexo y estadios de madurez para cada parte del diente.

Grupos	N	Raíz				Corona							
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$								
			Mann-Whitney		Mann-Whitney		T- student		T- student				
		Promedio	U	P	promedio	U	p	promedio	T ₂₀	p	Promedio	T ₂₀	p
Hembras	22	-15.4 \pm 0.8	178	0.29	16.9 \pm 1.5	174	0.25	-15.5 \pm 0.8	0.85	0.39	16.0 \pm 1.6	2.15	0.24
Machos	20	-15.2 \pm 1.3			16.3 \pm 0.8			-15.3 \pm 0.7			15.0 \pm 1.2		
			T- student			T- student			T- student			T- student	
			T ₁₁	P		T ₁₁	p		T ₁₁	p		T ₁₁	P
Hembras inmaduras	11	-15.5 \pm 1.0	0.79	0.43	17.5 \pm 1.6	2.03	0.06	-15.4 \pm 0.8	0.28	0.78	15.9 \pm 1.7	-	0.9
Hembras maduras	11	-15.2 \pm 0.5			16.3 \pm 1.2			-15.5 \pm 0.7			16.0 \pm 1.0	0.12	
			Mann-Whitney			T- student			T- student			T- student	
			U	P		T ₁₀	p		T ₁₁	p		T ₁₁	P
Machos inmaduros	10	-16.0 \pm 0.7	6	< 0.01*	16.0 \pm 0.7	-1.7	0.1	-15.4 \pm 0.7	-	0.16	14.3 \pm 0.7	2.63	0.01
Machos maduros	10	-14.3 \pm 0.6			16.6 \pm 0.8			-15.0 \pm 0.5	1.45		15.6 \pm 1.3		

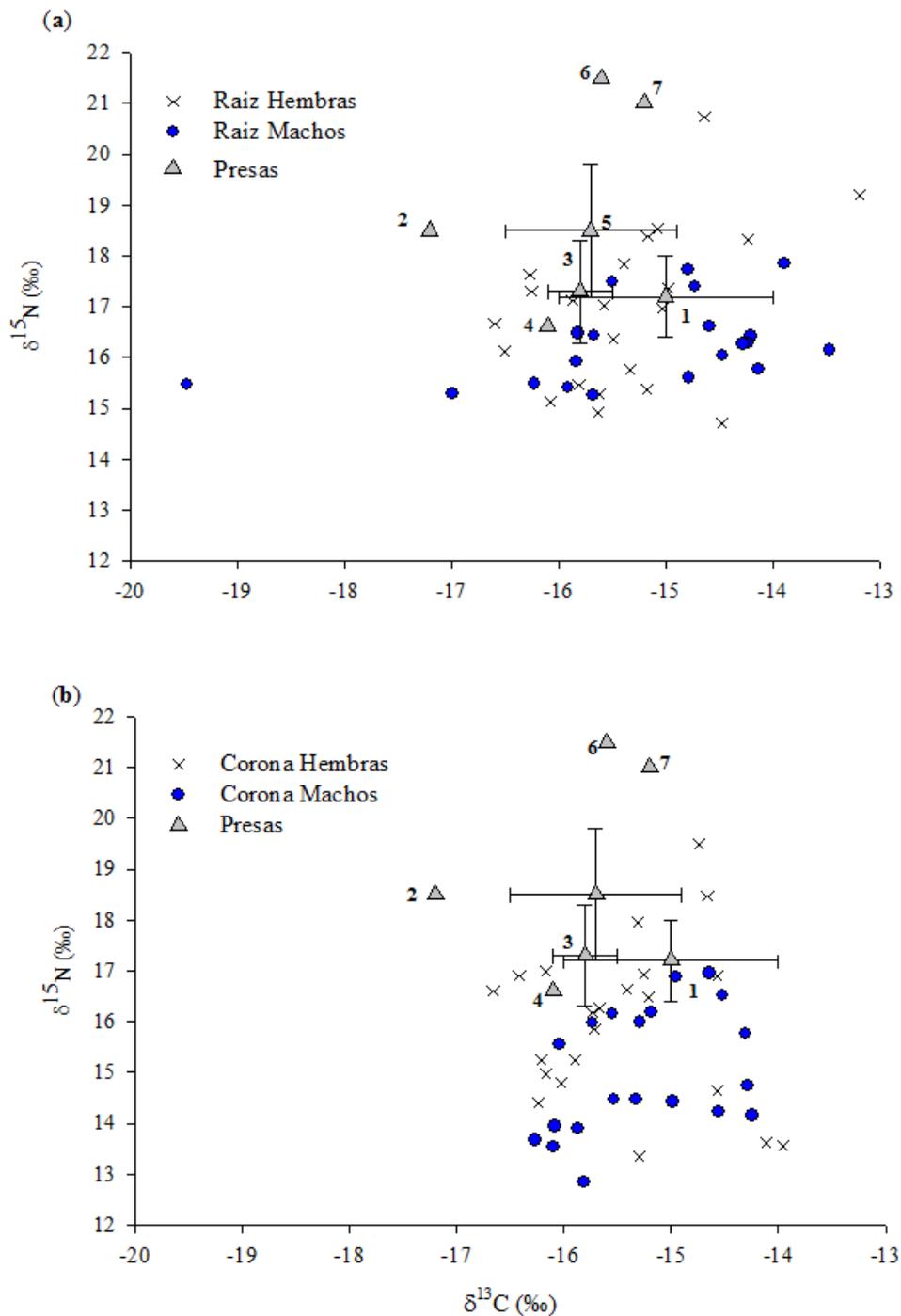


Figura 3. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ y sus promedios ($\pm\text{DE}$) (a) de la raíz y la corona (b) del diente de machos y hembras del tiburón azul y sus potenciales presas capturadas en Baja California Sur. Las presas fueron seleccionadas de los estudios de contenido estomacal de tiburón azul realizados en esta región. Las especies presa son: (1) *D. gigas* (2) *O. sícula* (3) *A. lesueurii* (4) *O. banksii* (5) *P. planipes* (6) *S. caeruleous* (7) *S. japonicus*. El factor de discriminación trófica propuesto por Kim et al (2011) ($^{13}\text{C} = 1.7$ y $^{15}\text{N} = 3.7$) fue adicionada a los valores de las presas.

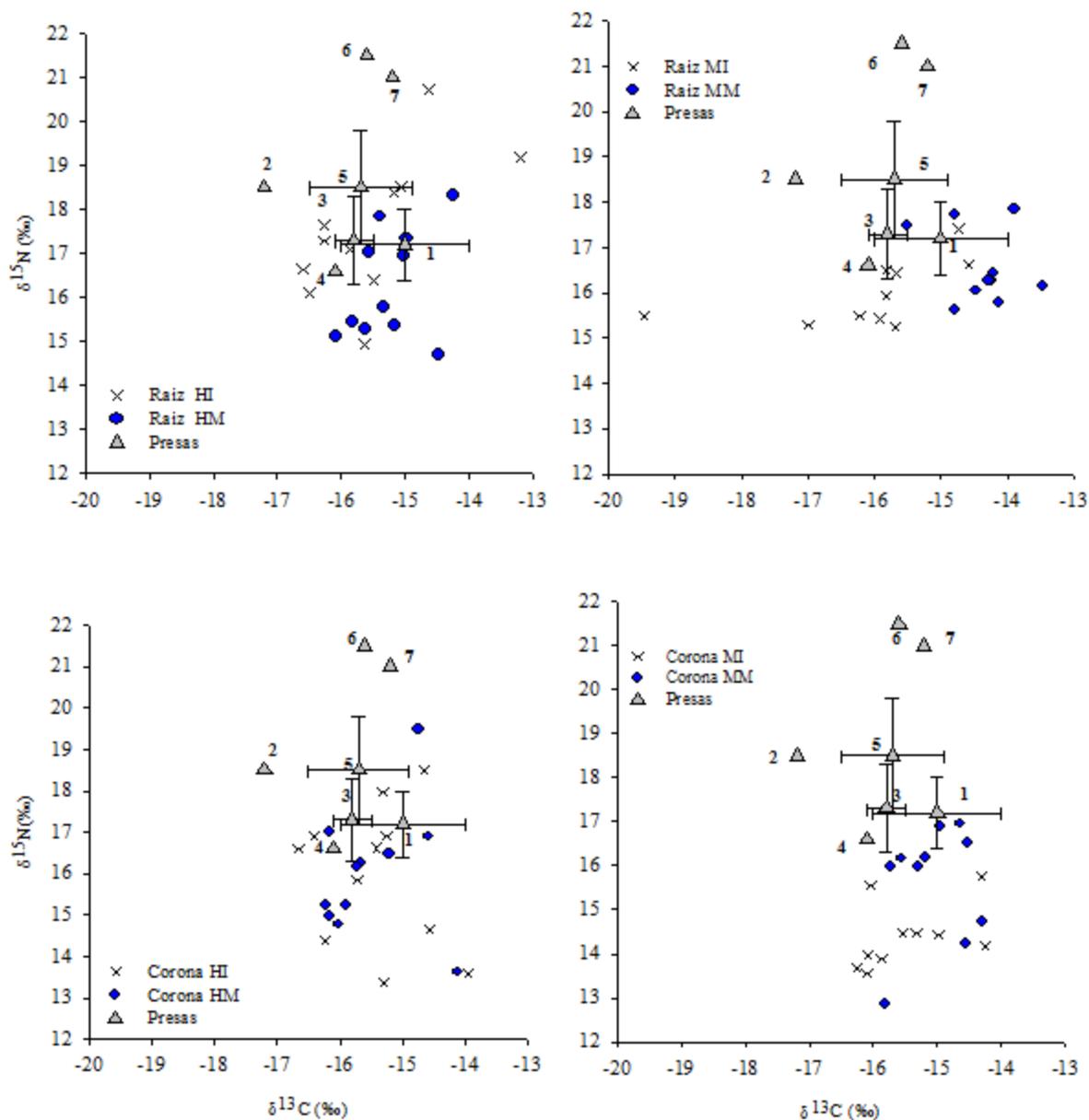


Figura 4. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ y sus promedios ($\pm\text{DE}$) de los dientes de machos y hembras por cada estadio de madurez del tiburón azul y sus potenciales presas capturadas en Baja California Sur. Las presas fueron seleccionadas de los estudios de contenido estomacal de este tiburón realizados en esta región. Las especies presa son: (1) *D. gigas* (2) *O. sícula* (3) *A. lesueurii* (4) *O. banksii* (5) *P. planipes* (6) *S. caeruleous* (7) *S. japonicus*. El factor de discriminación trófica propuesto por Kim et al (2011) ($^{13}\text{C} = 1.7$ y $^{15}\text{N} = 3.7$) fue adicionada a los valores de las presas.

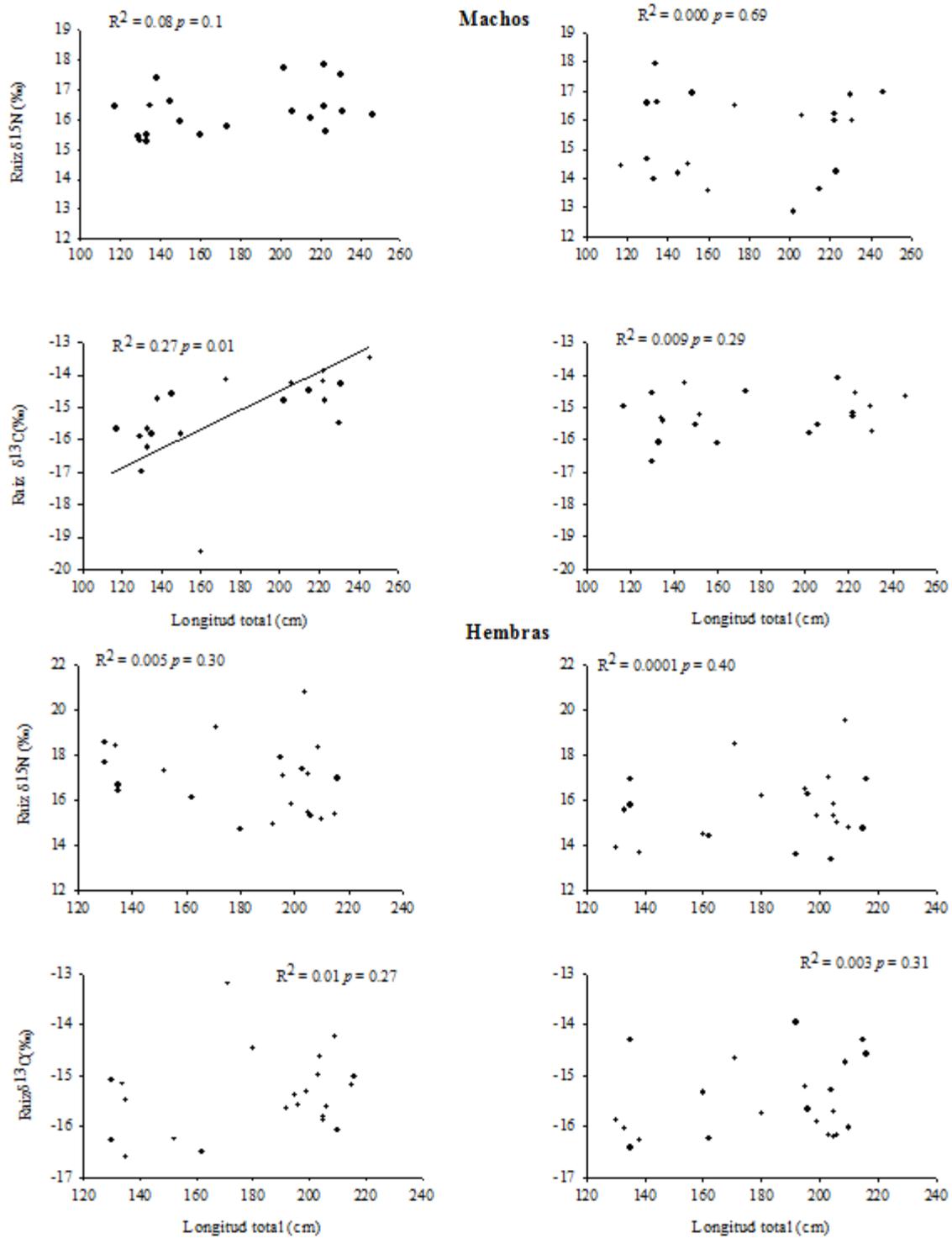


Figura 5. Relación entre la longitud total (LT) el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la raíz y corona del diente de machos y hembras del tiburón azul *Prionace glauca*.

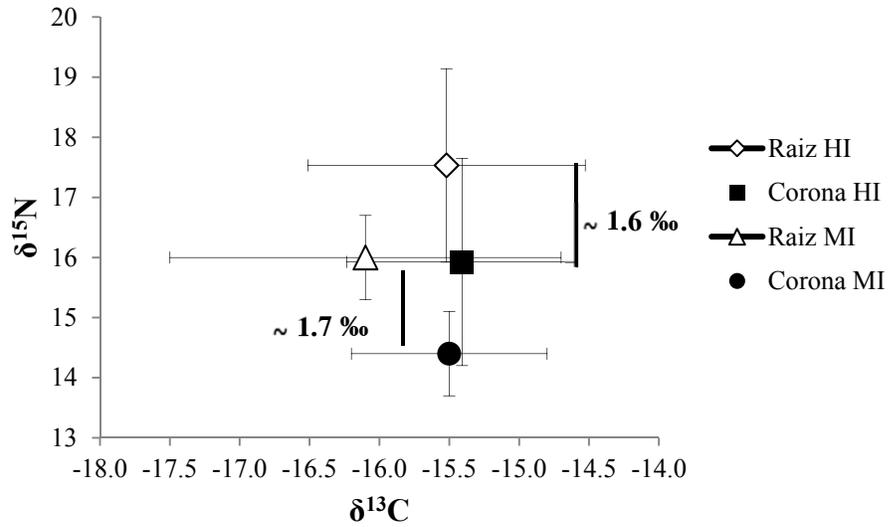


Figura 6. Valores promedio (\pm DE) de $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ de las dos partes del diente de machos y hembras inmaduros. Los valores reportados dentro de la figura representan la diferencia en el $\delta^{15}\text{N}$ entre los dos tejidos



9 CAPITULO 2.

VARIACIONES EN LA DIETA Y USO DEL HÁBITAT DEL TIBURÓN AZUL *Prionace glauca* EN EL PÁCIFICO MEXICANO DETERMINADO A PARTIR DE UN ANALISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES: CONSIDERACIONES ENTRE SEXO Y ESTADIO DE MADUREZ

9.1 Introducción

El tiburón azul (*P. glauca*) como ya se ha mencionado es una especie epipelágica con amplia distribución geográfica, llegando a frecuentar aguas costeras cercanas a la plataforma continental (Nakano & Stevens 2008, Compagno 2009). Este tiburón es de las especies más abundante en los desembarcos pesqueros alrededor del mundo, presentándose un incremento en su pesquería en los últimos años, debido posiblemente a la alta demandan de sus aletas y carne en el mercado internacional (Nakano & Stevens 2008). En el Pacífico mexicano es una de las especies más capturadas en la pesquería de tiburones oceánicos (Sosa Nishizaki et al. 2002).

En regiones templadas, la distribución y movimientos del tiburón azul están influenciadas por variaciones estacionales y espaciales en la temperatura del agua, la cual a su vez tiene relación con la disponibilidad de sus presas y eventos de reproducción (Kohler & Turner 2008). Esta distribución espacial, ha permitido proponer un modelo de segregación poblacional (Nakano 1994) (previamente mencionado en la introducción general), el cual ha sido apoyado y en cierta forma validado por otros autores mediante estudios pesqueros, los cuales han encontrado resultados similares. Sin embargo, el propósito de algunos movimientos en una parte (machos maduros) de la población no son muy claros. Un reciente estudio de marcaje satelital, reporta movimientos del tiburón azul de norte a sur en invierno y de sur a norte durante el verano (Oñate 2008), donde tres hembras maduras (preñadas) presentaron movimientos cercanos a zonas costeras atribuidos posiblemente a una búsqueda de un área segura para el nacimiento de las crías. Por otra parte los machos adultos al parecer mostraron movimientos asociados tanto a la zona costera como a zonas oceánicas; sin embargo, en este estudio Oñate (2008) debido al bajo número de tiburones marcados no encontró un patrón de movimiento muy claro.

Los elasmobranquios son depredadores tope en muchas comunidades marinas, su abundancia y distribución juegan un papel primordial en la dinámica de los ecosistemas marinos. Sin embargo,



poco se conoce sobre la ecología trófica, movimientos y abundancia de muchas especies de tiburones (Wetherbee & Cortés 2004, Dulvy et al. 2008). La ecología trófica de los elasmobranquios ha sido estudiada tradicionalmente mediante análisis de contenido estomacal. Estudios alimenticios en este tiburón en el Pacífico han mostrado una dieta constituida principalmente por tres grupos de presas (cefalópodos, teleósteos y la langostilla) (Tricas, 1979; Vaske-Junio & Rincón-Filho 1998; Henderson et al., 2001; McCord & Campana, 2003; Kubodera et al., 2007, Hernández-Aguilar, 2008; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2011; Preti et al. 2012). Siendo los calamares, el grupo más representativo con el mayor número de especies consumidas por este depredador en Pacífico Norte (Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012).

Sin embargo, aunque algunos estudios de marcaje satelital y de contenido estomacal han generado información acerca del uso del hábitat y la ecología trófica del tiburón azul, técnicas adicionales son necesarias para complementar el papel trófico que cumple esta especie en sus diferentes etapas de madurez en el Pacífico Norte, donde es una de las especies de tiburón más abundante, específicamente en áreas oceánicas donde es difícil observarlos. Los análisis isotópicos son una herramienta biogeoquímica que utiliza las razones del isotopo pesado sobre el ligero de los elementos presentes en un tejido como una marca intrínseca para entender la alimentación de un organismo (Hobson 1999).

9.1.1 Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos

Las diferencias espaciales en los procesos biogeoquímicos relacionado con la producción primaria han creado gradientes isotópicos (Michener & Kaufman 2007, Graham et al. 2010, West et al. 2010), los cuales, pueden ser utilizados para entender el patrón de segregación por sexo y estadio de madurez que presenta el tiburón azul en esta región del Pacífico. Se sabe que existe un gradiente en las razones isotópicas del $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ entre las redes tróficas costeras vs oceánica o pelágica vs bentónica, incrementándose desde ecosistemas oceánicos (oligotróficos) a costeros (zonas productivas) (Thomas & Cahoon 1993, France 1995, Newsome et al. 2010). Por otra parte la composición isotópica del nitrógeno en la base de la red trófica depende de las razones isotópicas ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la fuente de nutrientes (por ejemplo N_2 , nitrato, amonio) y de procesos biológicos como la desnitrificación, fijación de N_2 y al fraccionamiento asociado con la dinámica de asimilación del nitrógeno (Mahaffey et al. 2005, Montoya 2007). Estos patrones,



generalmente reflejarían bajos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en regiones oceánicas (donde se encuentra el giro del Pacífico subtropical) en el Noreste del Pacífico, debido a la fijación de N_2 . Asimismo, se ha encontrado que en la zona de Convergencia Subártica existe aproximadamente una disminución de 2-3‰ en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en la línea base desde áreas templadas ($\sim 30\text{-}35^\circ \text{N}$) a altas latitudes ($\sim 50^\circ \text{N}$) (Saino & Hattori 1987, Goericke & Fry 1994, Aurióles et al. 2006). Las regiones costeras, cerca de la corriente de California en el este del Pacífico Norte se encuentran enriquecidas en ^{15}N , mostrando un patrón latitudinal con altos valores en la región de California y Baja California Sur y valores bajos hacia el Ecuador (Altabet 2001, Voss et al. 2001, López-Ibarra 2008).

La aplicación de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) para responder aspectos ecológicos ha crecido exponencialmente en los últimos 7 años (MacNeil et al. 2005, Estrada et al. 2006, Hussey et al. 2010a, Carlisle et al. 2012, Hussey et al. 2012, Kim et al. 2012a). El uso de diferentes tejidos en estudios isotópicos de elasmobranquios aporta información trófica en diferentes escalas temporales. En el caso del músculo, este puede ser tomado de diversos individuos con diferente talla, sexo o estadio de madurez y de esta forma obtener información integrada del papel trófico de una especie en un ecosistema. (Papastamatiou et al. 2010, Abrantes & Barnett 2011, Borrell et al. 2011a). Recientemente Kim et al. (2012) describieron algunas preferencias tróficas del tiburón azul en el Pacífico Norte a partir de análisis isotópicos en individuos capturados en la costa de Baja California Sur en los años 2004, 2005. Mediante un modelo de mezcla los autores sugirieron que las presas más consumidas por este depredador fueron calamares costeros y oceánicos, siendo apoyado por lo descrito en estudios de contenido estomacal.

A pesar de toda la información recopilada, poco se sabe sobre la estructura poblacional de esta especie en esta región del Pacífico, por ello actualmente la Union Internacional de Conservación de la Naturaleza (IUCN), la tiene catalogada como una especies cerca de riesgo debido a que no existen datos suficientes de su biología que permitan estimar el estado de la población (Dulvy et al. 2008), por ello es importante saber el como y porqué los tiburones azules utilizan esta región del Pacífico, con el objetivo de entender un poco más acerca de algunos aspectos de su historia de vida y poder aplicar todos estos conocimientos en planes de manejo y conservación de esta especie en esta región del Pacífico mexicano.



9.2 Materiales y Métodos

Para revisar aspectos referentes a la obtención de las muestras y como se realizó la determinación del sexo y estadio de madurez, por favor dirigirse al apartado de metodología general al inicio de esta tesis.

9.2.1 Procesamiento de las muestras para los análisis isotópicos

Para el análisis isotópico, las muestras de músculo (5 g. aproximadamente) se colocaron en viales. Posteriormente, los viales se colocaron en un liofilizador a una presión de 24 a 27 x 10⁻³ mbar para secar completamente las muestras, durante 24 horas. Para la extracción de lípidos en músculo se utilizó la técnica descrita por Kim & Koch (2012), la cual consiste en colocar en cada muestra 25 mililitros de éter-petróleo, posteriormente se colocan en un sonicador por 15 minutos y finalmente se centrifugan a 2200 RPM en una centrifuga a baja temperatura.

Este procedimiento se realizó dos veces para una extracción de lípidos más completa. Se decidió utilizar éter-petróleo debido a que es un solvente no polar que permite minimizar la pérdida de aminoácidos esenciales en el tejido y a su alta eficiencia en la extracción de lípidos (Newsome et al. 2010), en comparación al cloroformo-metanol que puede llegar a ser más agresivo con los componentes proteicos del tejido (Kim & Koch, 2012). Asimismo, se realizó una prueba con algunas sub-muestras de músculo de 10 individuos, las primeras fueron lavadas con éter-petróleo, luego otras fueron lavadas con cloroformo-metanol y un grupo final no fueron colocadas en ningún solvente, todo esto con el fin de estimar el efecto de los solventes y la exclusión de estos en los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$.

Posteriormente las muestras fueron lavadas 3 veces con agua des-ionizada y colocadas nuevamente en el sonicador por 10 minutos para remover la urea, porque se sabe que los tejidos a los cuales no se les extrae este compuesto tienden a presentar valores reducidos de ^{15}N (Kim & Koch, 2012). Finalmente se procedió a macerar cada muestra en un mortero de ágata, con el fin de que el tejido deshidratado quede lo más fino y homogéneo posible. Del tejido pulverizado se obtuvo una submuestra de $\pm 0.5\text{-}0.6$ mg pesada en una balanza analítica y se colocaron en cápsulas de estaño de (8 x 5 mm). Las muestras fueron enviadas al laboratorio de isótopos estables del Instituto Carnegie en Washington. D.C. (E.U.A.) para su análisis en el espectrómetro de masas con el fin de cuantificar las razones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).



9.2.2 Análisis estadístico de los datos

Las muestras fueron agrupadas por sexo y estadio de madurez y de esta forma realizar comparaciones, con el fin de conocer si existen diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Primero se realizaron pruebas de normalidad (test de Shapiro Wilks) y de homogeneidad de varianzas (test de Bartlett) para definir si se utilizarían pruebas paramétricas (ANOVA) o no paramétricas (Mann-Whitney) (Zar 1999). Asimismo, se realizaron comparaciones intra anuales con los machos (ya que fueron los únicos que presentaron muestras en diferentes años) mediante un análisis de múltiples comparaciones, posteriormente si se encontraban diferencias significativas, se procedió a hacer una análisis post hoc que permitiera determinar entre cuales años se presentaban diferencias (Zar 1999). Un análisis de regresión para ambos sexos fue realizado con el fin de evaluar la relación entre la talla con los dos isótopos. Las diferencias isotópicas fueron consideradas significativas cuando el valor de significancia (p) fue menor a 0.05

Por otra parte, para evaluar el efecto de los solventes en los valores isotópicos se realizó una prueba de múltiples comparaciones (Prueba de Kruskal-Wallis) entre los 3 grupos de muestras (clorofomo-metanol, éter-petróleo y sin solventes).

9.2.3 Estimación del nivel trófico

La posición trófica promedio se estimó utilizando el modelo propuesto por Post (2002),

$$PT = \lambda + (\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}) / \Delta_n$$

Donde:

λ : posición trófica de la presa base de la alimentación del depredador (tomado de Fishbase (Froese y Pauly, 2003).

Δ_n : Valor teórico de enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ por nivel trófico (3.7‰, Kim et al. 2012).

$\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}}$: Promedio de la determinación de $\delta^{15}\text{N}$ de *P. glauca*.

$\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$: Determinación del $\delta^{15}\text{N}$ de la presa base.

De esta forma se podría comparar los resultados obtenidos con lo previamente reportado en estudios previos (Cortés 1999, MacNeil et al. 2005).



9.2.4 Contribución porcentual de las presas a la dieta del depredador (Modelo de mezcla)

Para estimar la contribución isotópica porcentual de cada presa consumida por un depredador y establecer cuál de ellas son las de mayor asimilación (Ben-David et al. 1997) se realizaron modelos de mezcla considerando en sexo y la condición de madurez. Estos modelos asumen que todas las presas pueden ser potencialmente ingeridas y subsecuentemente asimiladas en la biomasa del depredador. El procedimiento consiste en evaluar la proporción de las presas con diferentes valores isotópicos en la dieta total combinada. Para estimar la contribución de cada presa en la dieta del consumidor se utilizó el software SIAR (en el programa estadístico R, www.r-project.org), el cual se basa en la estadística bayesiana proponiendo algoritmos que permiten mostrar diversas combinaciones de contribuciones posteriores de las presas mediante distintas mezclas (Parnell et al. 2010).

Las ventajas de estos modelos son: 1) incorporan la incertidumbre en el factor de discriminación del tejido que se utilice y en los valores isotópicos de las presas y 2) los resultados del modelo son las distribuciones posteriores de la contribución de cada presa a la dieta del depredador. Cada contribución generada dentro del modelo debe sumar un 100% (Moore & Semmens 2008). Estos modelos de mezcla fueron realizados teniendo en cuenta los valores de discriminación trófica propuestos (para el $\Delta^{13}\text{C} = 1.7$ y para el $\Delta^{15}\text{N} = 3.7$) por Kim et al. (2012). Los valores isotópicos de las presas utilizadas en el modelo de mezcla, fueron obtenidos de algunos contenidos estomacales de tiburones azules capturados para este estudio y de previos estudios realizados en todo el Pacífico oriental (Tabla 6).

Adicionalmente, para el calamar gigante *D. gigas* se tuvo la oportunidad de tomar muestras del músculo y del pico (mandíbula) de varios individuos, por lo cual se propuso separar los resultados de los análisis isotópicos realizados en estas dos partes de esta especie y de esta forma estimar un factor de corrección que permite extrapolar la señal isotópica del pico del calamar al animal completo. Este factor de corrección fue utilizado a las otras especies de calamar consumidas por este depredador.



9.3 Resultados

Los resultados isotópicos de las muestras de músculo con los solventes (cloroformo-metanol y éter-petróleo) solo mostraron diferencias significativas en la razón C:N (Kruskal Wallis $p < 0.0001$), siendo las muestras procesadas con Clo:Met las que mostraron valores más altos (3.5) en comparación a las muestras sometidas a éter-petróleo (3.3) y sin solventes (3.3) (Tabla 7).

9.3.1 Variación isotópica por sexo y estadio de madurez

Un total de 274 tiburones azules con tallas desde los 90 cm hasta los 270 cm de LT fueron examinados, de los cuales 87 eran hembras y 187 machos. La comparación de los valores isotópicos promedio entre hembras y machos mostró diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ (Tabla 8). Las hembras presentaron los valores promedio más bajos (-17.5‰) en comparación a los machos (-16.9‰); mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ no se encontraron diferencias significativas (Tabla 8).

Los análisis estadísticos entre los machos (maduros e inmaduros) no mostró diferencias significativas para los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ (Tabla 9), mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ si se encontraron diferencias altamente significativas, siendo los machos maduros los que exhibieron mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ (16.6 ± 0.7) (Tabla 9) (Figura 7). En cuanto a las hembras la separación de los dos estadios de madurez es mucho más clara que la encontrada en los machos, dejando ver de forma clara que las hembras maduras presentaron valores más elevados (16.6 ± 0.7 ‰) de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación a las inmaduras (15.5 ± 1.6 ‰). (Tabla 9) (Figura 8).



Tabla 6. Composición isotópica de las potenciales presas del tiburón azul capturadas en Baja California sur. Muestras procesadas en este estudio y Datos tomados de la literatura.

Especie	Tejido	n	Promedio $\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$	Promedio $\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$	Área	Referencia
Peces Oceánicos						
1 <i>S. japonicus</i>	Músculo	1	-16.9	17.3	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
2 <i>C. hippurus</i>	Músculo	1	-16.11	17.8	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
Promedio			-16.5±0.6	17.6±0.4		
Peces Costeros						
3 <i>S. sagax</i>	Músculo	1	-17.3	17.8	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
<i>S. sagax</i>	Músculo	1	-17.7±0.5	13.2±0.4	California	Toperoff 2002
<i>S. sagax</i>	Músculo	1		12.2	Pacífico BCS	Camalich 2011
4 <i>E. mordax</i>	Músculo		-16.8±0.4	13.9±0.8	California	Sydemán et al. 1997
<i>E. mordax</i>	Músculo		-17.7±0.5	13.2±0.4	California	Toperoff 2002
5 <i>Trachurus symmetricus</i>	Músculo		-17.2±0.5	15±0.1	California	Toperoff 2002
6 <i>Porichthys notatus</i>	Músculo		-17.1±0.6	13.9±0.4	California	Toperoff 2002
7 <i>Sebastes spp.</i>	Músculo		-16.9±0.1	13.3±0.3	California	Toperoff 2002
<i>Trachurus symmetricus</i>	Músculo		-17.2±0.5	15.0±0.1	California	Toperoff 2002
Promedio			-17.2±1.1	14.2±1.1		
Cefalópodos Costeros						
8 <i>A. lesueurii</i>	Pico	6	-17.6±0.5	13.8±0.9	Pacífico BCS	Este estudio
<i>A. lesueurii</i>	Pico	1	-16.1	15.1	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
9 <i>O. banksii</i>	Pico	3	-18.4±0.9	12.8±0.8	Pacífico BCS	Este estudio
<i>O. banksii</i>	Pico	2	-17.8	12.9±0.5	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
10 <i>T. rhombus</i>	Pico		-18.1	11.3	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
11 <i>Argonauta sp.</i>	Pico	9	-18.5±0.2	9.0±0.8	Pacífico BCS	Este estudio
12 <i>G. californiensis</i>	Pico	10	-17.2±0.4	13.6±0.5	Pacífico BCS	Este estudio
Promedio			-17.7±1.1	12.6±1.6		
Cefalópodos Oceánicos						
13 <i>S. oualaniensis</i>	Pico	3	-18.2±0.9	12.4±2.3	Pacífico BCS	Este estudio
14 <i>D. gigas</i>	Músculo	11	-18.2±0.5	15.1±0.9	Pacífico BCS	Este estudio
<i>D. gigas</i>	Músculo	9	-17.9±0.3	16.6±0.5	California	Este estudio
<i>D. gigas</i>	Pico	3	-16.9±0.8	14.8±1.1	Pacífico BCS	Ochoa-Díaz 2009
<i>D. gigas</i>	Pico	1		16.2	Pacífico BCS	Camalich 2011
15 <i>V. infernalis</i>	Pico	6	-18.7±0.6	12.3±0.3	Pacífico BCS	Este estudio
Promedio			-18.3±0.6	14.2±2.9		
Crustáceos						
16 <i>P. planipes</i>	Músculo	9	-17.5±1.0	13.5±1.0	Pacífico BCS	Este estudio Peckham & Newsome datos sin publicar
<i>P. planipes</i>	Músculo	8	-17.4±0.8	14.8±1.3	Pacífico BCS	
<i>P. planipes</i>	Músculo	2	-19.3±0.5	14.1±0.6	Pacífico BCS	Camalich 2011
Promedio			-18.1±1.4	14.1±1.7		



Tabla 7. Comparación de los valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y la razón C:N del músculo del tiburón azul acuerdo al tratamiento utilizado para la extracción de lípidos. Se especifica prueba estadística aplicada isotopo. EP: Eter-Petroleo. ADI: Agua des-ionizada. CLO:MET: Clorformo:Metanol.

		Tratamiento			Prueba estadística		
		Sin tratamiento (87)	EP +ADI (88)	CLO:MET (10)	ANOVA		
Músculo (2009)	$\delta^{13}\text{C}$	17.7 ± 0.5	17.6 ± 0.5	17.4 ± 0.4	Df	F	P
					2.18	0.95	0.39
					Kruskal-Wallis Test		
	$\delta^{15}\text{N}$	16.9 ± 0.7	16.9 ± 0.7	16.6 ± 0.6	H	Df	P
	C:N	3.3 ± 0.05	3.3 ± 0.06	3.5 ± 0.05	1.74	2	0.41
					21.9	2	0.0001*

Tabla 8. Comparación de los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo del tiburón azul para cada sexo, capturados en la costa occidental de Baja California Sur.

Grupo	n	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		Promedio	Mann Whitney Test		Promedio	Mann Whitney Test	
Hembras	85	-17.5 ± 0.7	U	P	15.9 ± 1.4	U	p
Machos	187	-16.9 ± 1.0	4901	< 0.01*	16.0 ± 1.0	7767	0.81

Tabla 9. Valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo del tiburón azul por estadio de madurez. Adicionalmente se indica la prueba estadística (Mann-Whitney) aplicada para comparar entre cada grupo.

Grupos	n	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		Promedio	Mann Whitney Test		Promedio	Mann Whitney Test	
Hembras Inmaduras	51	-17.6 ± 0.5	U	P	15.5 ± 1.6	U	p
Hembras maduras	32	-17.2 ± 0.9	640	0.04*	16.6 ± 0.7	487	< 0.01*
Machos Inmaduros	122	-16.8 ± 1.1	3232	0.06	15.7 ± 1.1	1879	< 0.01*
Machos Maduros	64	-17.0 ± 0.7			16.6 ± 0.7		

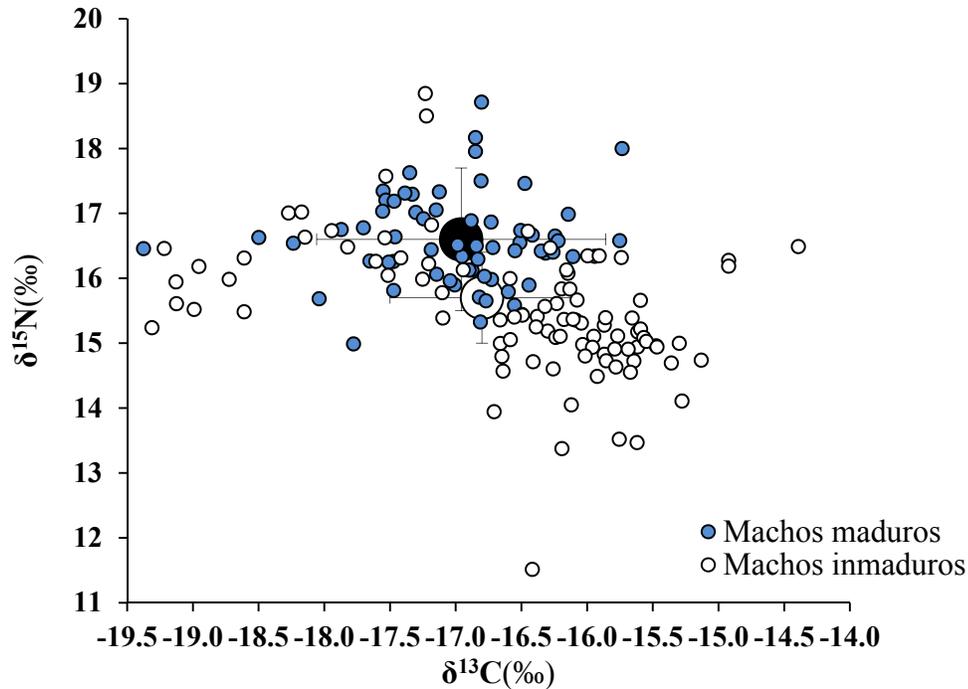


Figura 7. Valores isotópicos promedio ($DE \pm$) e intervalo de distribución de los valores en el músculo del tiburón azul para machos maduros e inmaduros.

Se encontró una ligera relación significativa entre la longitud total y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de machos y hembras, presentando una concordancia con el estadio de madurez. (Figura 9A y B). Sin embargo, fue evidente que algunos machos inmaduros (110-170 cm LT) presentaron altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (15.8‰ a 18.7‰). Por otra parte la relación de la talla con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ solo mostro una relación bastante débil en las hembras, mostrando un r^2 bajo ($r^2= 0.06$ $p=0.03$) (Figura 9C y D). Las estimaciones del nivel trófico fueron similares por sexo y estadio de madurez. El promedio para los individuos inmaduros de ambos sexos fue de 4.3, mientras que para las hembras y machos maduros fue de 4.5 y 5.6 respectivamente.

9.3.2 Comparaciones isotópicas interanuales

Esta comparación solo se realizó con los machos ya que fueron los más abundantes en la zona y se tienen muestras en varios años. Se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

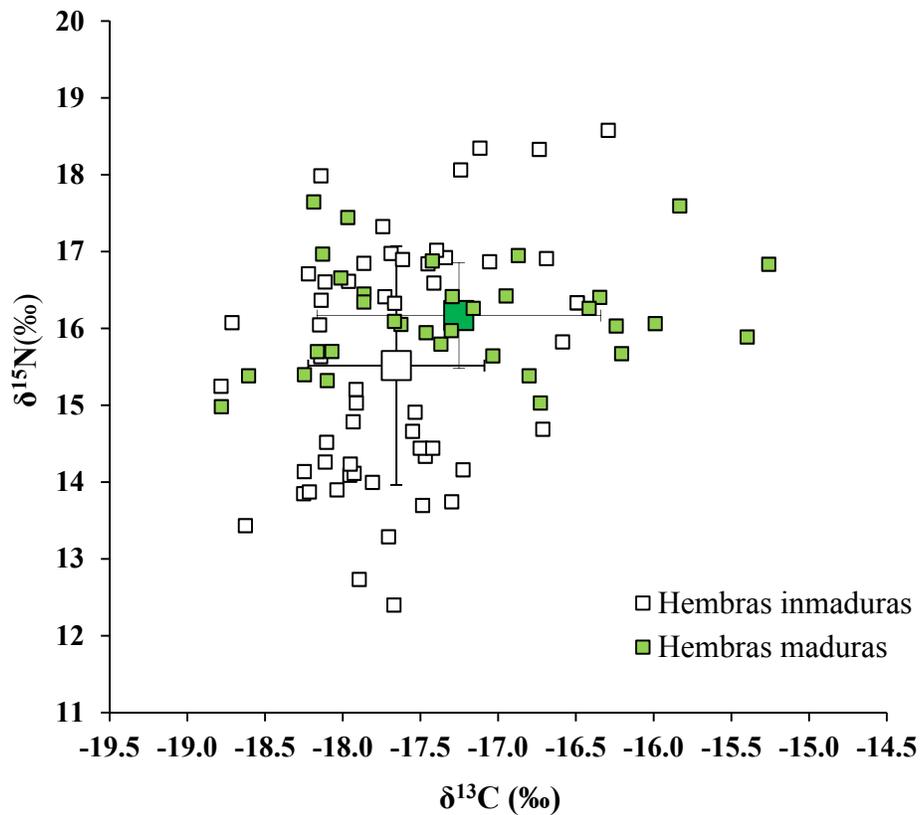


Figura 8. Valores isotópicos promedio (DE \pm) e intervalo de distribución del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo del tiburón azul para hembras maduras e inmaduras.

entre los años 2001, 2002 y 2003 con los años 2007 y 2009 (Kruskal Wallis test $\delta^{13}\text{C}$ $H = 36.1$ $p = 0.001$; $\delta^{15}\text{N}$ $H = 51.2$ $p = 0.01$), siendo los primeros tres años los que presentaron los valores más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ y reducidos en $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 10). En los machos maduros no se encontraron diferencias significativas para ninguno de los dos isótopos, mostrando valores muy similares para los dos isótopos (Figura 10).

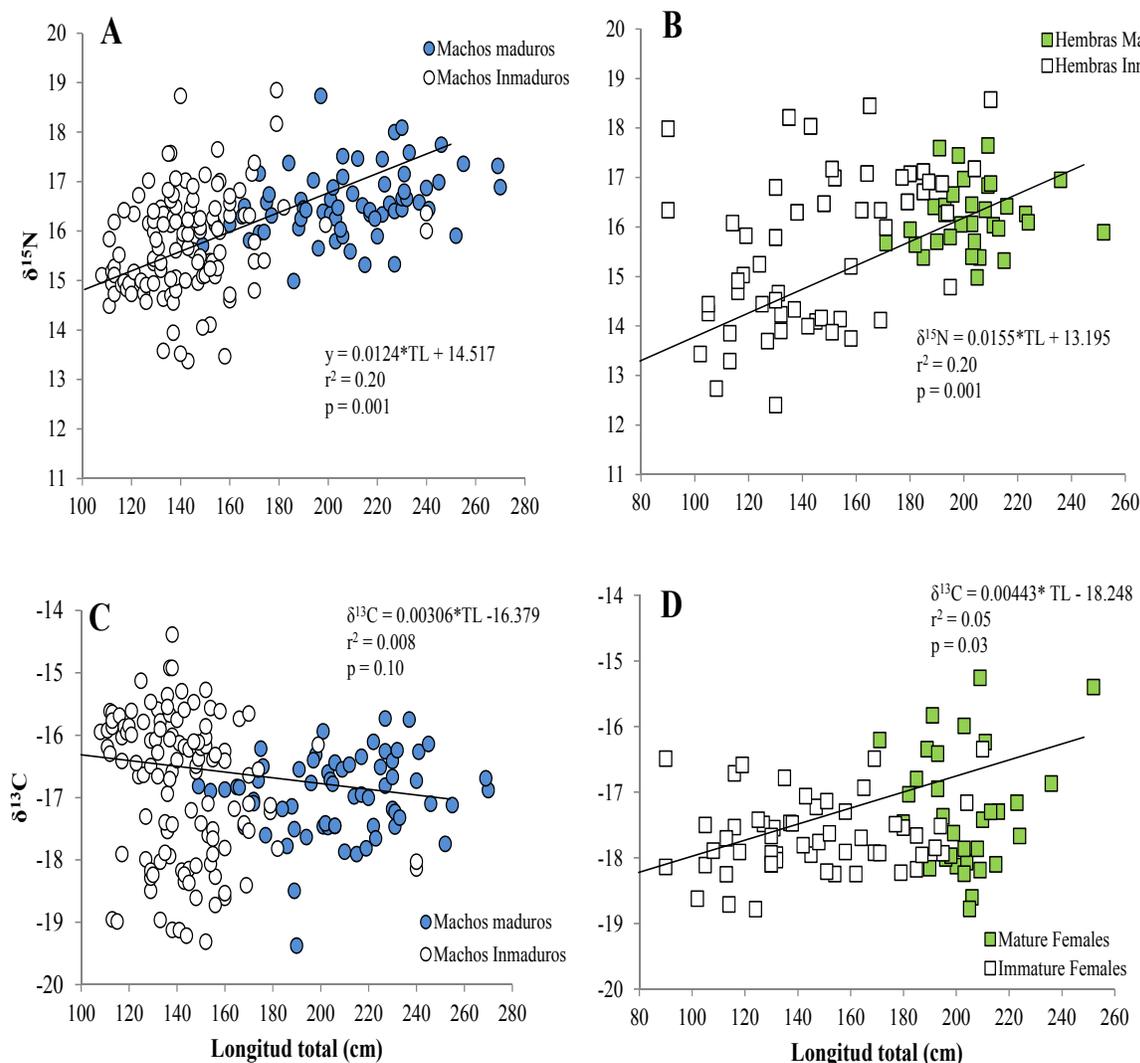


Figura 9. Relación de la talla (Lt) de los machos y hembras del tiburón azul con los valores de $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$. Se evidencia la relación lineal ligeramente positiva con el $\delta^{15}N$ para los dos sexos (nótese los estadísticos (r^2 , y p valor) en cada una de las figuras).

9.3.3 Contribución porcentual de las presas (Modelo de mezcla)

Los valores isotópicos del músculo ($n=11$) y pico ($n=8$) del calamar fueron significativamente diferentes para el de $\delta^{13}C$ (t Student $t = -2.47$, $p = 0.02$) y $\delta^{15}N$ (Wilcoxon $Z = 2.52$, $p = 0.01$). La ecuación de corrección para convertir los valores reportados en los picos a todo el cuerpo del calamar son las siguientes: para el $\delta^{13}C_{pico} - 0.6 = \delta^{13}C_{calamar\ completo}$ y para el $\delta^{15}N_{pico} + 2.8 = \delta^{15}N_{calamar\ completo}$.



Las preferencias alimenticias son reflejadas cualitativamente en la figura 11 teniendo en cuenta el factor de discriminación estimado por Kim et al. (2012), el cual fue adicionado a los valores isotópicos de todas las presas y la estimación cuantitativa fue determinada mediante la ayuda del software (SIAR). De acuerdo al modelo de mezcla las presas que más aportan a la dieta de los machos inmaduros son los peces oceánicos (32.8%), costeros (31.9%) y los cefalópodos costeros (26.5%), mientras que en la hembras las presas que más aportan son: la langostilla (26.7%), peces (22.2%) y cefalópodos costeros (20.1%) (Figura 11 A y C; Tabla 10). En el caso de los individuos maduros, las presas que mayor aportan a la dieta son los peces oceánicos (machos: 53.4% y hembras: 45.1%), cefalópodos costeros (machos: 17.6% y hembras: 15.8%) y cefalópodos oceánicos en la dieta de las hembras (16.7%) (Figura 11 B y D; Tabla 10).

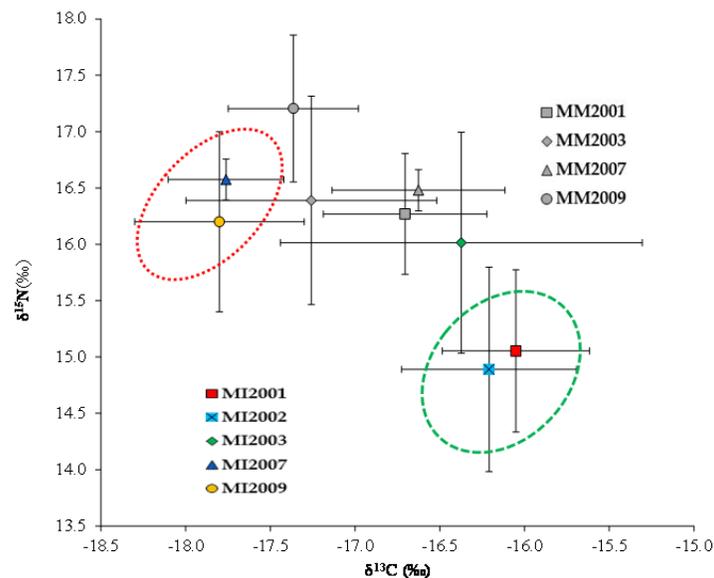


Figura 10. Comparación interanual de los valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{DE}\pm$) entre machos maduros e inmaduros del tiburón azul. Los círculos permiten diferenciar los dos grupos de machos inmaduros (MI).

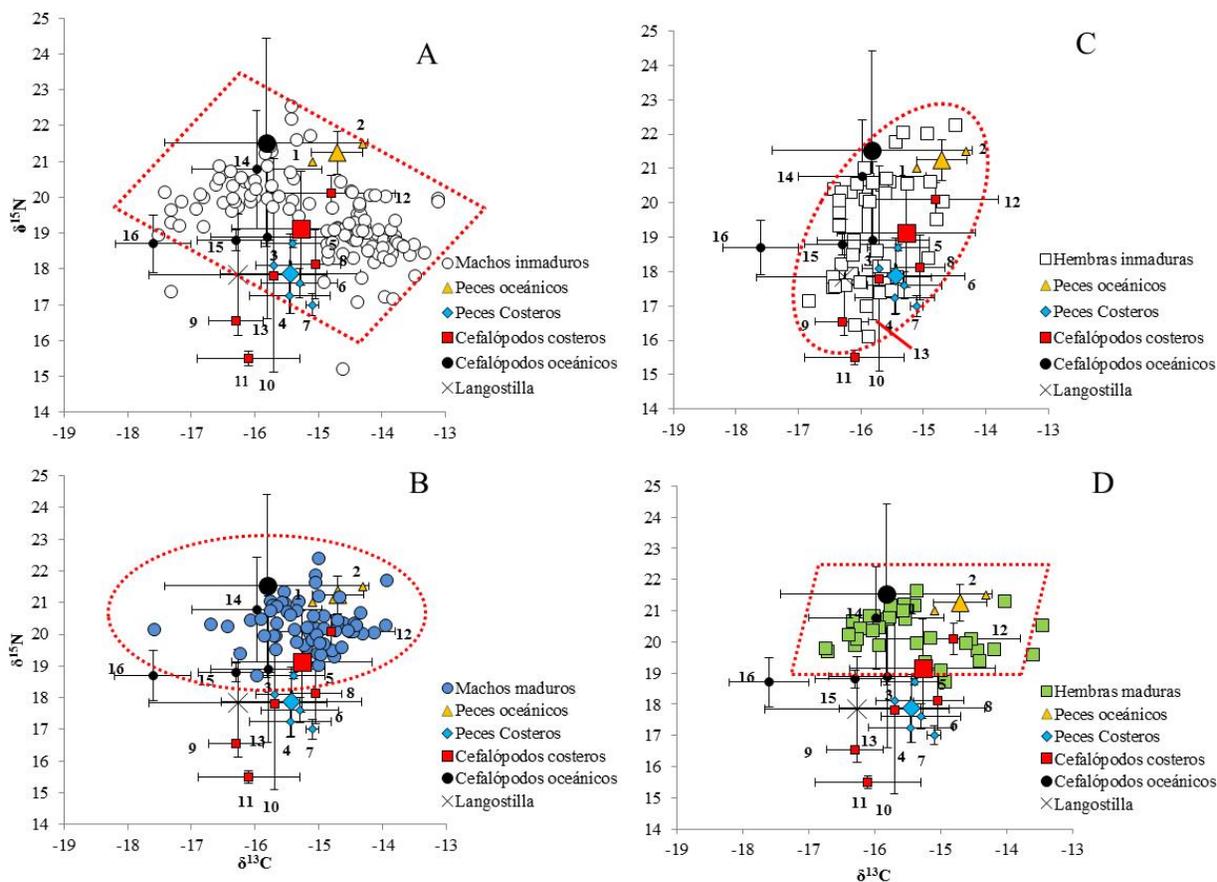


Figura 11. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de machos y hembras por cada estadio de madurez del tiburón azul y sus potenciales presas capturadas en Baja California Sur. Las presas seleccionadas fueron colectadas en el área de estudio y de previos estudios de contenido estomacal realizados en esta región. Los símbolos pequeños ($\pm\text{DE}$) representan los valores isotópicos de las especies presas, mientras que los símbolos grandes son el promedio del grupo. Cada especie presa se encuentra identificada con un número, los cuales se encuentra en la Tabla 6.

Tabla 10. Porcentaje de contribución promedio (rango de variación) de las presas a la dieta del tiburón azul por sexo considerando el estadio de madurez, mediante el uso del software SIAR.

Presas	Grupos			
	Machos inmaduros	Machos maduros	Hembras inmaduras	Hembras Maduras
	%	%	%	%
Peces Costeros	31.9 (9.8-52.8)	11.4 (0-0.25)	22.2 (7.2-36.1)	10.5 (0-24.0)
Peces Oceánicos	32.8 (18.9-45.7)	53.4 (41.0-66.7)	14.3 (1.3 -26.6)	45.1 (29.3-61.2)
Cefalópodos costeros	26.5 (0-58.3)	17.6 (0-35.2)	20.1 (3.1-35.6)	15.8 (0-32.9)
Cefalópodos oceánicos	3.7 (0-10)	10.1 (0.2-19.5)	16.5 (4.2-28.3)	16.7 (3.8-28.3)
Langostilla	4.9 (0-13.7)	7.3 (0-18.4)	26.7 (14.9-38.4)	11.7 (0-24.3)



10 CAPITULO 3.

CAMBIOS ONTOGÉNICOS Y VARIACIÓN INTRA-INDIVIDUAL EN LA DIETA DEL TIBURÓN AZUL A PARTIR DE UN ANÁLISIS ISOTÓPICOS EN VERTEBRAS

10.1 Introducción

Variación en la composición de la dieta y el comportamiento alimentario se presenta dentro de muchas especies. Dicha variación puede ser atribuida a: un cambio en la disponibilidad y consumo de presas y diferencias en la razón costo beneficio de potenciales presas entre sexos, estadios de madurez e intervalos de talla (Ford et al. 1998, Bolnick et al. 2003, Tinker et al. 2007, Tinker et al. 2008b, Quevedo et al. 2009). En muchas ocasiones estos factores tienden a influir en el rendimiento de los consumidores, generando cambios ecológicos dentro de los ecosistemas donde estos organismos están presentes (Tinker et al. 2007, Tinker et al. 2008b, Quevedo et al. 2009).

En el Pacífico Norte el tiburón azul es una especie pelágica que tiende a alimentarse principalmente de cefalópodos, algunas especies de peces y la langostilla (Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012). Estudios pesqueros recientes y de marcaje satelital han reportado que algunos grupos de organismos inmaduros tienden a migrar a áreas oceánicas posiblemente en busca de presas de estos hábitos (Oñate-González 2008, Vögler et al. 2012). Asimismo, estudios isotópicos han permitido corroborar que algunos individuos tienden a consumir presas de áreas oceánicas, específicamente cefalópodos. (Kim et al. 2012a).

La composición isotópica de un tejido refleja la integración temporal de la dieta y el ambiente donde se encuentra el individuo; ésta puede ser usada como un marcador natural para estimar variaciones en la alimentación (DeNiro & Epstein 1981, Newsome et al. 2010). Los isótopos comúnmente utilizados en estudios tróficos son el ^{13}C y el ^{15}N los cuales han sido previamente explicados en los capítulos 1 y 2. (remitirse a esos capítulos para mayor detalle).

El concepto de nicho ecológico (Hutchinson 1991) ha sido adoptado en la ecología isotópica debido a que los isótopos estables varían con aspectos de la dieta y hábitat de los consumidores a través del tiempo (Newsome et al. 2007). La variación isotópica dentro y entre individuos de una misma especie o población refleja la amplitud del nicho (Bearhop et al. 2004, Newsome et al. 2007, Newsome et al. 2009b). Datos de múltiples individuos pueden dar un estimativo de la amplitud del nicho isotópico a nivel poblacional, pero para capturar la variación alimenticia en un individuo múltiples medidas de la dieta de



un individuo sobre el tiempo son requeridas. Un muestreo continuo de estructuras de acreción (plumas, vibrisas, vertebras de tiburones) produce series de tiempo ontogénicas que pueden ser utilizadas para conocer la amplitud de nicho isotópica en un individuo (Estrada et al. 2006, Newsome et al. 2009a, Vander Zanden et al. 2010, Kim et al. 2012b). Estos patrones pueden ser comparados entre individuos para identificar generalistas con un traslapo en los valores isotópicos o especialistas que ocupan una parte del rango isotópico de la población (Newsome et al. 2009b).

El objetivo de este capítulo fue investigar cambios ontogénicos en la vertebras del tiburón azul a partir de un análisis isotópico, ya que como se mencionó previamente las vértebras de los tiburones crecen por acreción, formando una banda por cada año de vida (Estrada et al. 2006, Blanco-Parra et al. 2008, Sánchez-de Ita et al. 2011), por lo tanto los valores isotópicos encontrados en cada banda reflejarían la alimentación de dichos años (Estrada et al. 2006; Kerr et al. 2006; Kim et al. 2012).

10.1.1 Vértebra de tiburones: composición bioquímica

Las vértebras de los elasmobranquios son estructuras cartilaginosa compuestas de hidroxipatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) y colágeno (Hussey et al. 2012). El grado de calcificación de este tejido depende en cierta medida de la concentración de minerales presentes, los cuales pueden variar dependiendo de la especie. En un principio se pensó que la talla de los tiburones tenía una relación con el grado de calcificación, pero algunas pruebas reportaron que no hubo una relación, sugiriendo que posiblemente la calcificación puede tener relación con la edad del individuo (Edmonds et al. 1996) y con la presencia de algunos minerales como el fósforo y el sulfuro, los cuales influyen en la calcificación del tejido. El cartílago de la vértebra tiene dos fases: una mineralizada y otra no; la fase sin mineralización es un gel constituido por agua y proteoglicanos en una matriz de fibras de colágeno (Porter et al. 2006).

Las diferencias en la cantidad de mineral en las bandas también puede estar influenciada por cambios ambientales y condiciones biológicas como el consumo de diferentes tipos de presa (Natanson 1993). Estudios en algunas especies de rayas (*Raja clavata* y *R. erinacea*) y tiburones (*I. oxyrinchus*) han reportado que la temperatura no afecta la mineralización de las bandas de crecimiento, es decir es cierto que dependiendo de la estacionalidad se genera la formación de una banda opaca y otra translúcida, pero al parecer el someter especímenes a distintas temperaturas no afecta la formación de las bandas en las vértebras, indicando que no tiene una influencia significativa o no detectada en la depositación de los minerales en el tejido vértebral (Natanson, 1993). En algunos peces como la *Tilapia* han mostrado que la frecuencia alimenticia y el metabolismo afecta las bandas de crecimiento registradas en los otolitos (Campana, 1983).



Recientemente se ha encontrado que el porcentaje de mineralización si puede variar entre especies y dentro de una especie, lo cual se cree puede estar asociado con cambios hormonales, diferencias fisiológicas asociadas con el ciclo de reproducción y alimentación (Porter et al. 2006).

10.2 Materiales Y Métodos

Para revisar aspectos referentes a la obtención de las muestras y como se realizó la determinación del sexo por favor dirigirse al apartado de metodología general al inicio del documento.

10.2.1 Procesamiento de las muestras para los análisis isotópicos

Las vértebras se descongelaron y se limpiaron, removiendo el arco neural y el tejido conjuntivo. Una vez limpias se procedió a hacer un corte longitudinal para tomar una muestra. Como las vértebras de los tiburones crecen por acreción, creando bandas de crecimiento anualmente, de esta forma se puede conocer cual es la edad de cada individuo. Siguiendo el protocolo de preparación propuesto por Kim & Koch (2012) se utilizó un micro-taladro (MLML en el laboratorio de Geología de la Universidad de Wyoming) con una broca de 500 μm tomando entre 3 y 4 mg de tejido vertebral tratando de abarcar una o varias bandas de crecimiento para los análisis isotópicos. Las primeras muestras del centro de la vértebra hacia el borde se podían abarcar una banda de edad, sin embargo en las ultimas muestras (las más cercanas al borde) podrían incluir entre 3 y 4 bandas de crecimiento; esto es debido principalmente a que a medida que el tiburón va creciendo las bandas más recientes se hacen más delgadas y por ende el espacio entre ellas es menor.

Posteriormente el tejido vertebral extraído se colocó en tubos de ensayo de 2 ml con 1.5 ml de EDTA durante una semana con el fin de remover el carbono inorgánico a través de procesos de desmineralización (Kerr et al. 2006; Kim & Koch 2012; Kim et al. 2012,), luego las muestras se centrifugaron durante 6 a 7 minutos, se extrajo el EDTA cuidadosamente con una pipeta y se realizaron 10 lavadas con agua destilada donde la primera, quinta y 10 se colocaron en un sonicador por 10 minutos aproximadamente, posteriormente se secaron y se pesó entre 0.45 – 0.65 mg en capsulas de estaño para ser enviadas al laboratorio de isótopos estables de la Universidad de Wyoming en Laramie. (E.U.A.), para su análisis en el espectrómetro de masas.



10.2.2 Análisis estadístico de los datos

Para evaluar la existencia de cambios ontogénicos un análisis de varianza fue aplicado a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$, considerando la edad de los individuos para cada sexo. La estimación de la edad fue basada considerando la talla de los individuos y la lectura de las bandas de crecimiento de vertebras sin procesar. Luego se procedió a conocer si cada individuo mostraba una tendencia específica en cada isótopo. Para ello se graficaron los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ con la edad para cada individuo y tratar de encontrar alguna tendencia.

Por otra parte se realizó un análisis cualitativo mediante un modelo desarrollado en SIAR (programa con el que se realizan los modelos de mezcla) para estimar el grado de amplitud traslape trófico entre los organismos para cada sexo por separado. Este paquete estadístico presenta una rutina o función denominada SIBER el cual se ha venido utilizado en los últimos dos años para estimar el grado de amplitud trófica y traslape entre organismos de una misma especie y entre especies, mediante datos isotópicos. Adicionalmente, el programa corre una rutina donde calcula probabilidades posteriores estimando cuantitativamente la amplitud del nicho (área de la elipse corregida) de cada individuo, teniendo en cuenta el tamaño de la muestra y la estructura de los datos a partir de una matriz de covarianza seleccionada de forma aleatoria (Jackson et al. 2011).

10.3 Resultados

De acuerdo a los análisis estadísticos no se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$ de acuerdo a la edad para ninguno de los dos sexos (Machos ANOVA. $F = 0.85$; $p = 0.53$; Hembras Kruskal Wallis $H = 10.4$; $p = 0.10$), Sin embargo para el $\delta^{13}\text{C}$ si se encontraron diferencias significativas para machos (Kruskal Wallis $H = 21.7$; $p = 0.01$) y hembras (Kruskal Wallis $H = 21.7$; $p = 0.01$). En la mayoría de los machos y hembras se encontró una tendencia a presentar altos valores en el $\delta^{15}\text{N}$ desde la edad 0, disminuyendo progresivamente y posteriormente a partir del año 6 vuelven a incrementarse (individuos M-16, M-8, M-9, M-3, M-19, M-4, M-11, y M-2, F1327, F-29, F-15; F-13, F-12, F-1427, F-21, F-126, F-11, F-7) (Figura 12); sin embargo, uno de los machos mostró una tendencia asintota (M-15) y una hembra presentó un incremento gradual hasta los 7 años para luego disminuir nuevamente (F-1) (Figura 12). En relación al carbono se encontró un incremento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ con edad para los dos sexos en algunos individuos



(Machos: M-2, M-9, M-19, M-3, M-15, M-8 y M-4; Hembras F-1327, F29, F-1426, F-21, F-7) (Figura 13), mientras que dos machos (M-16 y M-11) (Figura 13) y siete hembras (F-1427, F-11, F-126, F-12, F-15, F-1, F-13) no mostraron ninguna tendencia clara (Figura 14).

Los datos indican que el tiburón azul en esta región del Pacífico oriental ocupa un amplio nicho isotópico, lo cual sugiere que la población es generalista o tiende a consumir presas con un intervalo de $\delta^{15}\text{N}$ (2 - 4‰) y $\delta^{13}\text{C}$ (2‰) bastante amplio. Sin embargo, una detallada inspección permite notar algunas estrategias entre los individuos, permitiendo inferir que probablemente los organismos de una misma población puedan tener dietas específicas y patrones únicos de alimentación que les permita acceder a diverso recursos tróficos, estableciendo un nicho para cada organismo (Figura 15 y Figura 16). Los análisis cuantitativos del área de la elipse de cada individuo permiten observar que algunos tiburones tienen amplios valores (Tabla 11).

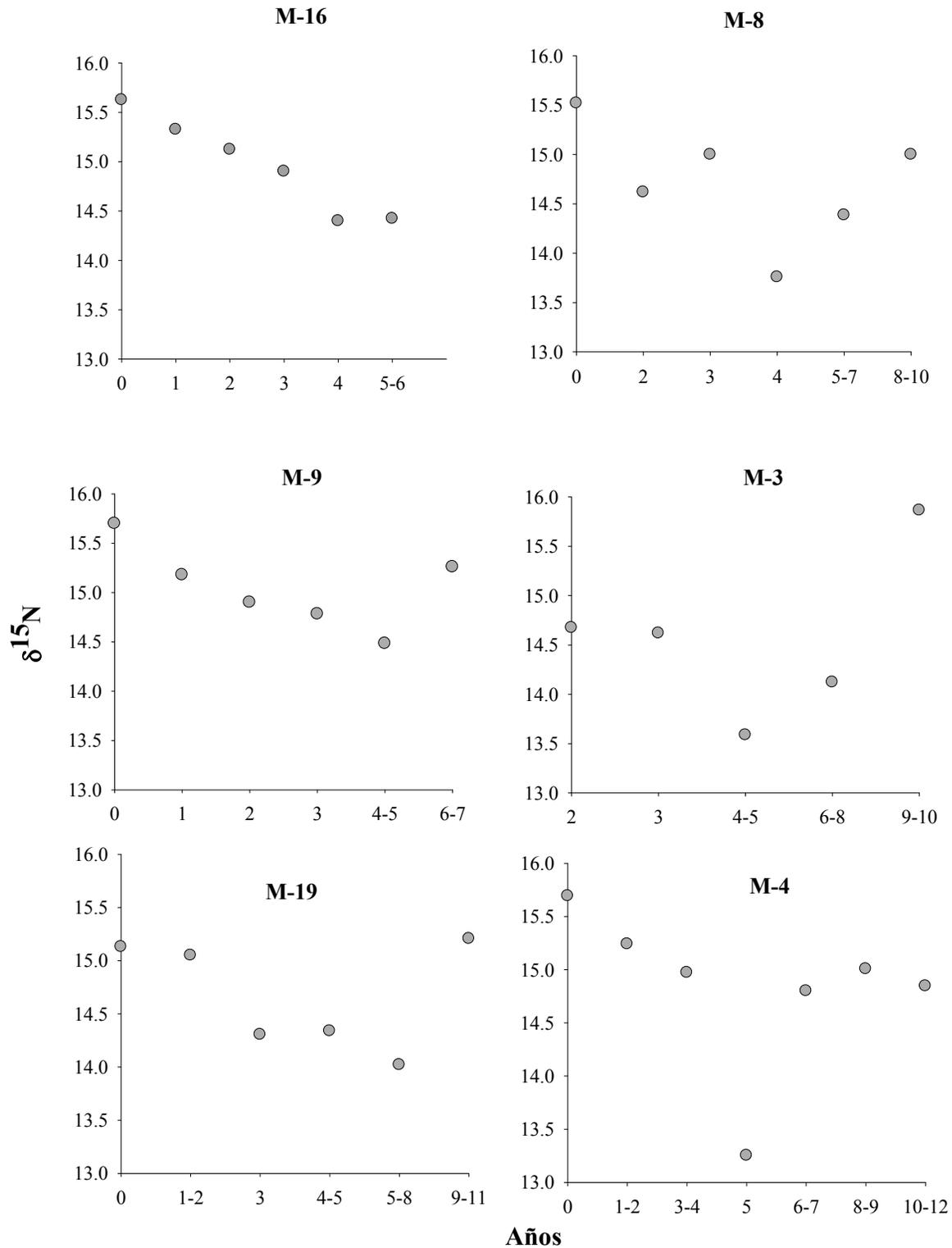
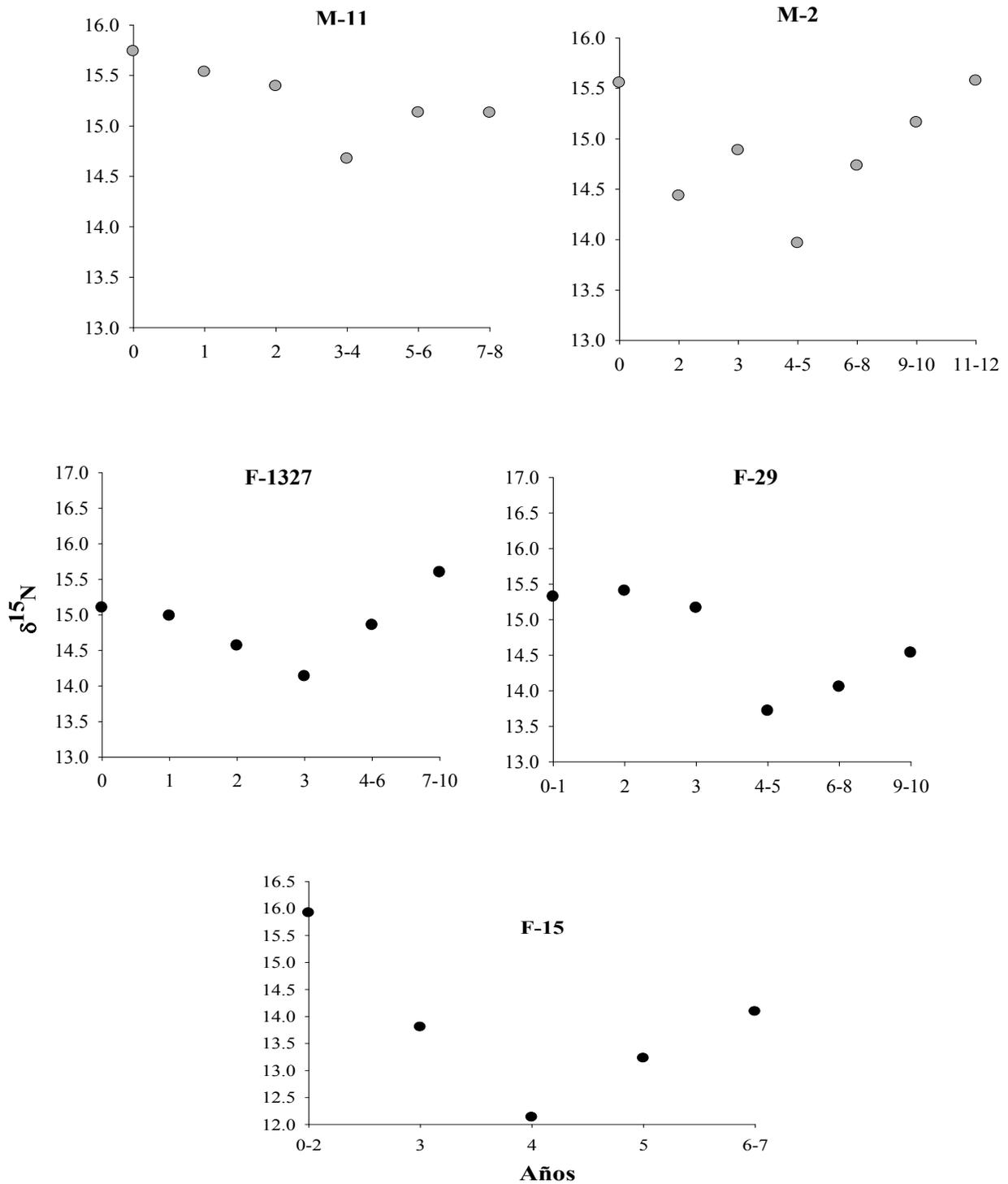
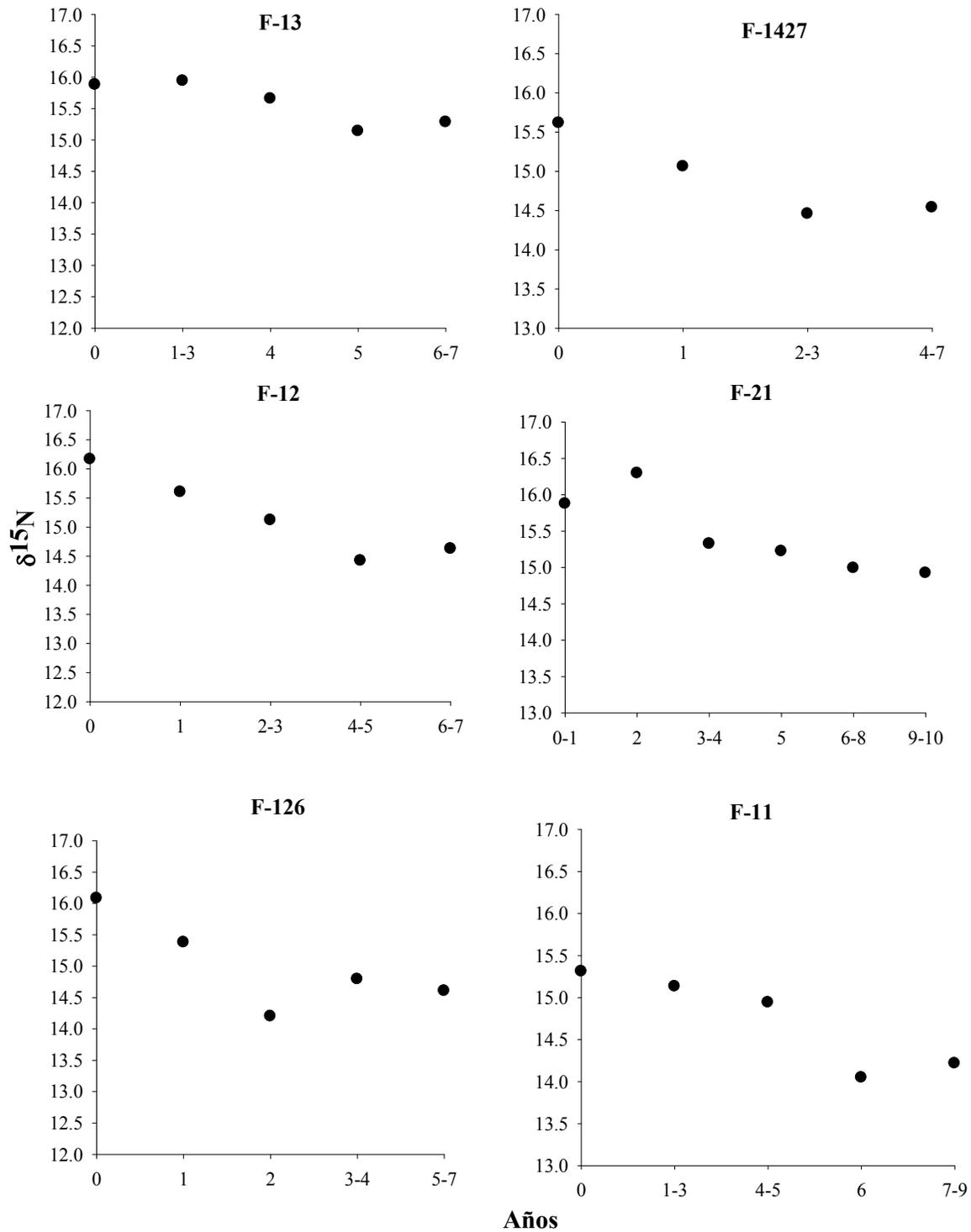


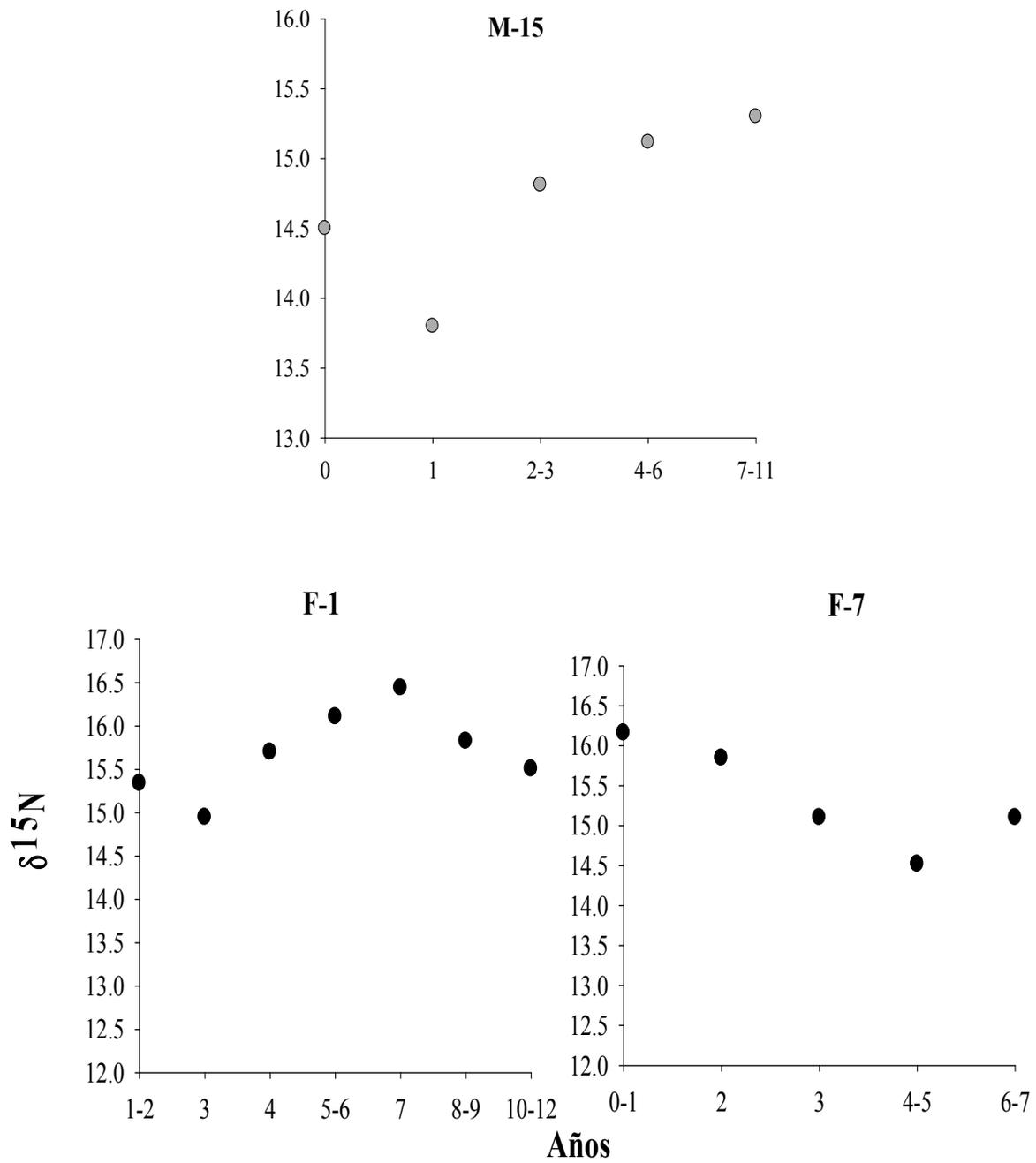
Figura 12. Relación de los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ con la edad de los machos y hembras del tiburón azul.



Continuación de la **Figura 12**.



Continuación de la **Figura 12.**



Continuación de la **Figura 12**.

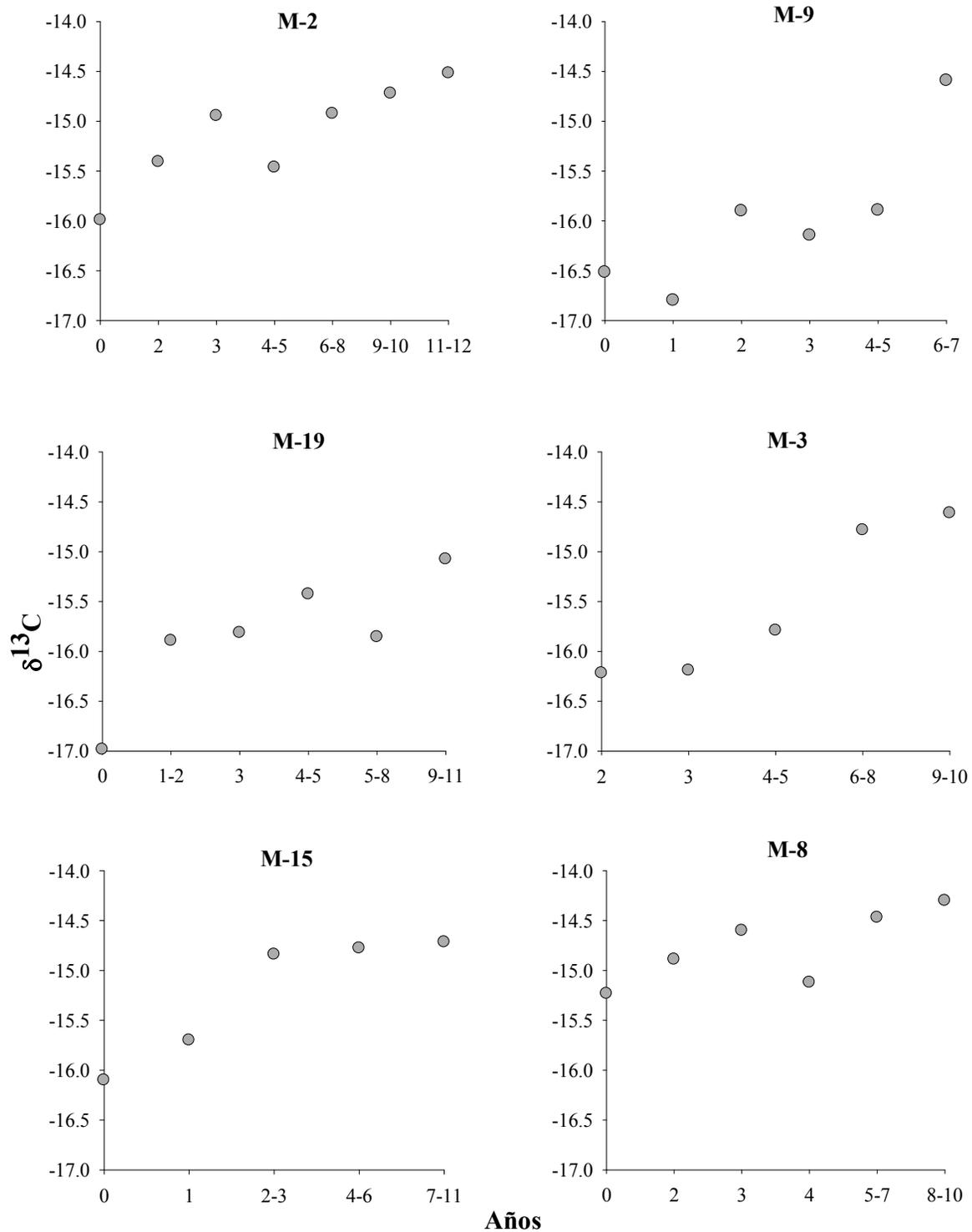
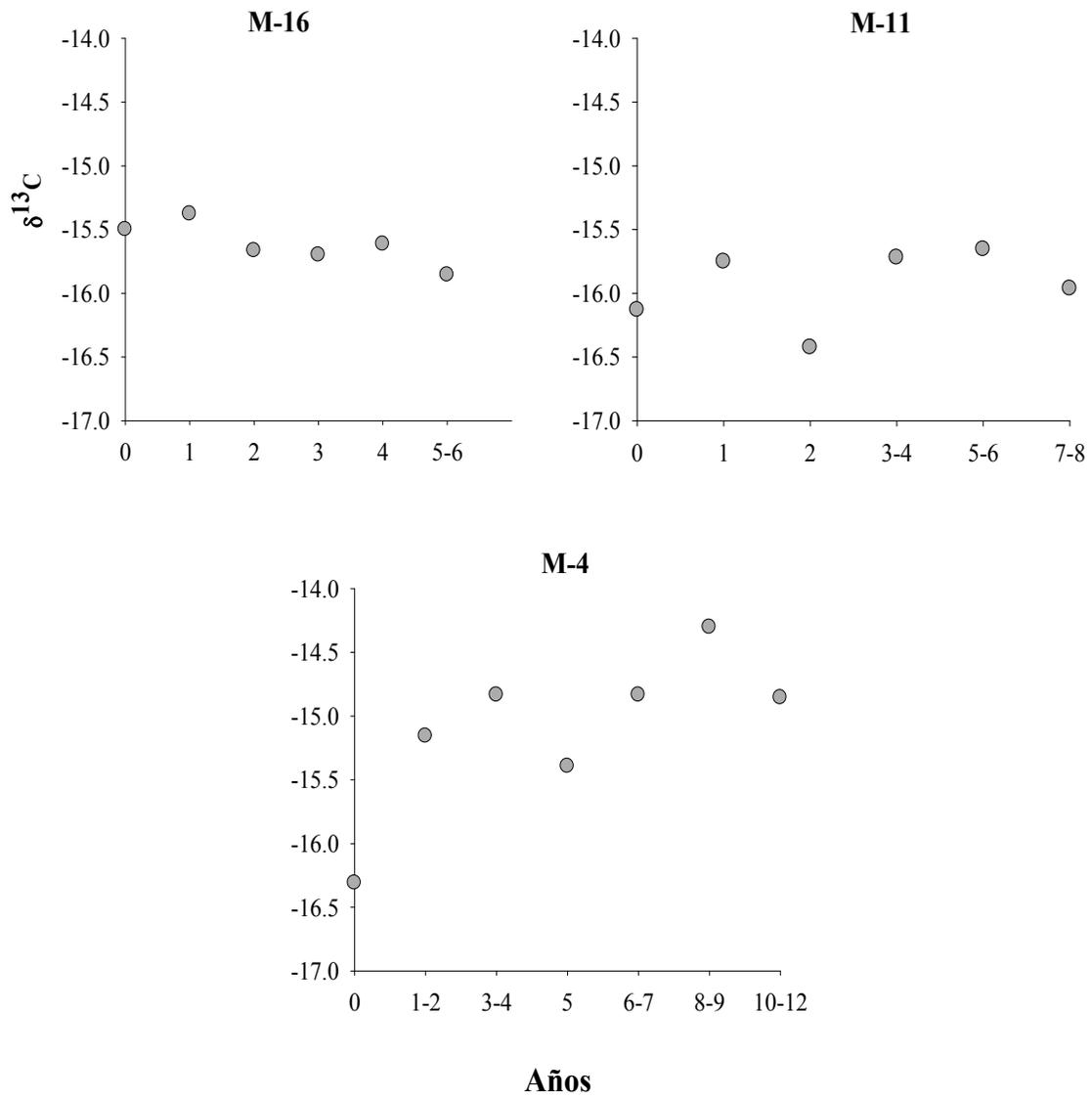


Figura 13. Relación de los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ con la edad de los machos y hembras de tiburón azul.



Continuación de la **Figura 13**.

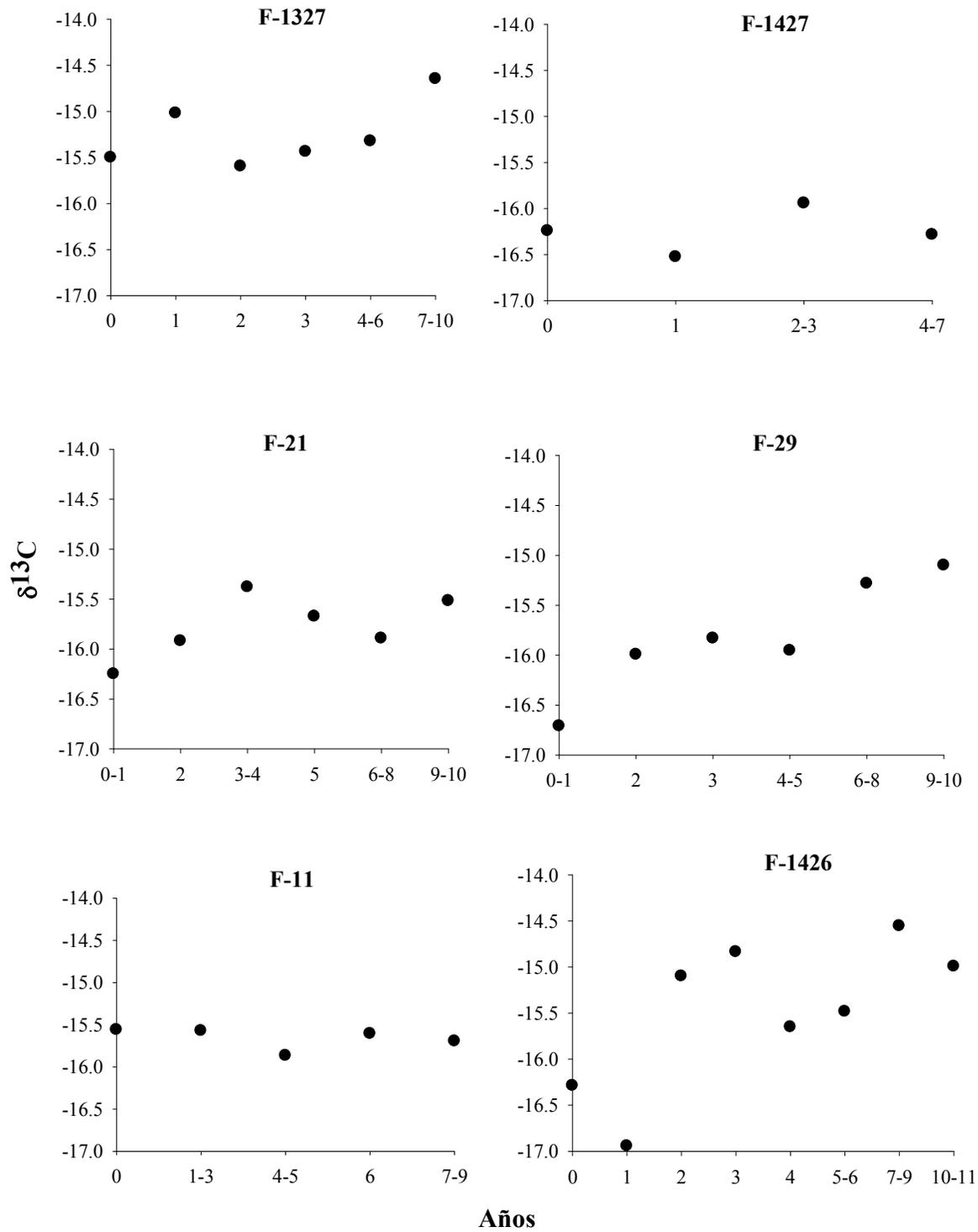
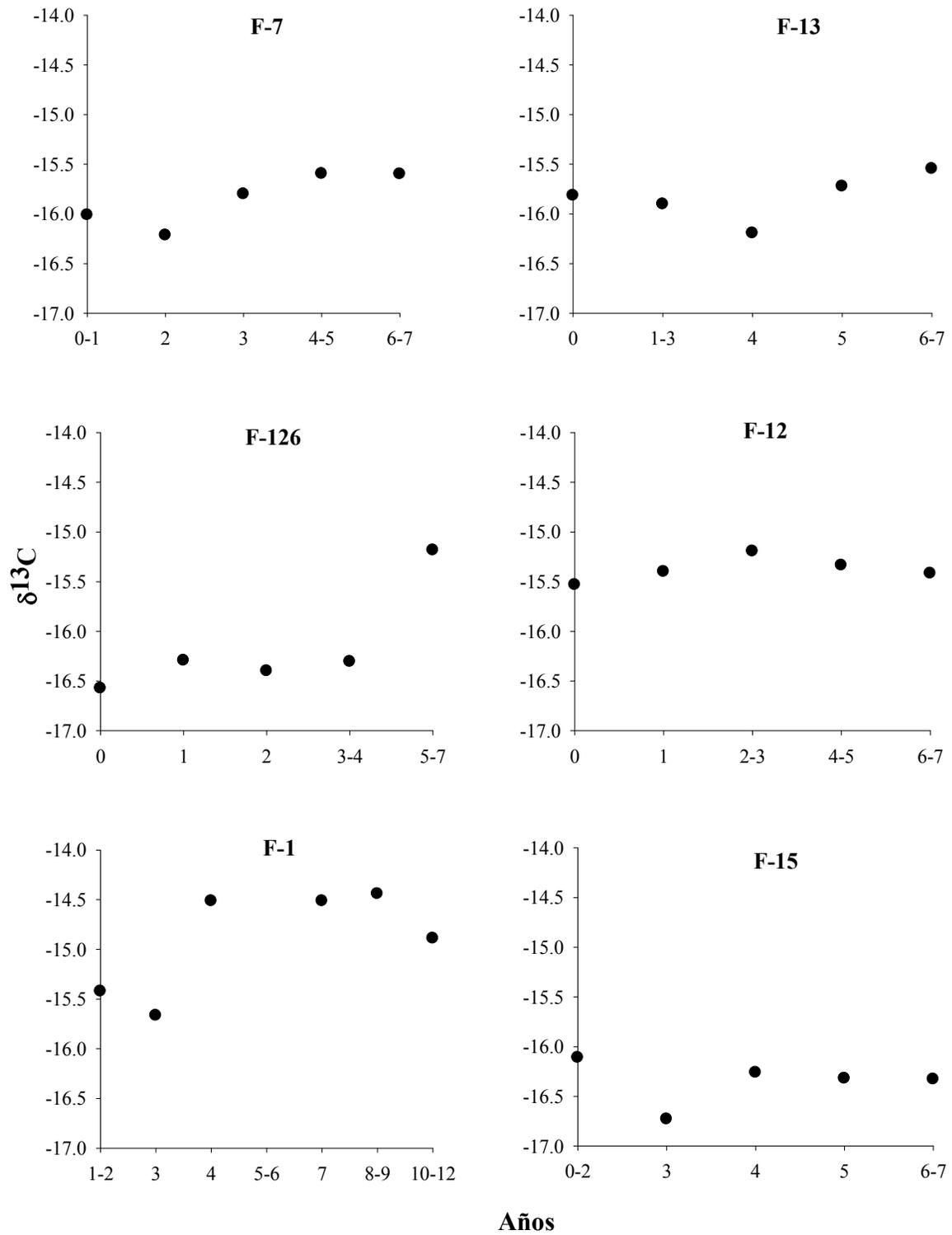


Figura 14. Relación de los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ con la edad de los machos y hembras de tiburón azul.



Continuación de la **Figura 14**.

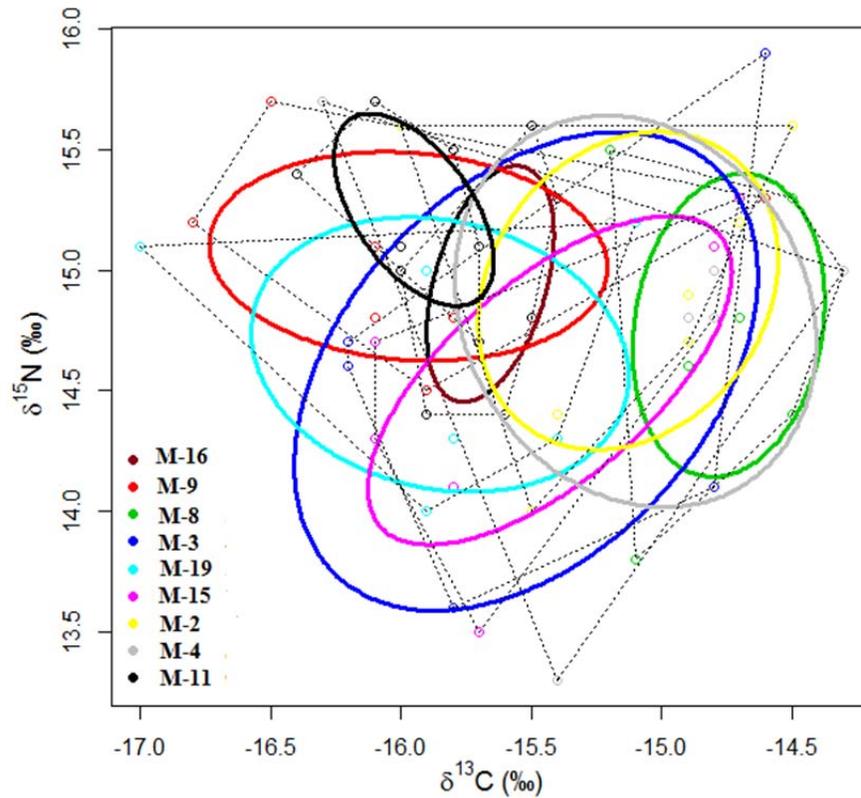


Figura 15. Descripción cualitativa del traslapo de nicho entre los machos de tiburón azul. Cada elipse determina los límites de distribución de cada individuo, siendo este espacio donde se presenta más del 50% de los datos. Los números a cada lado de la letra M representa el código de identificación de cada individuo.

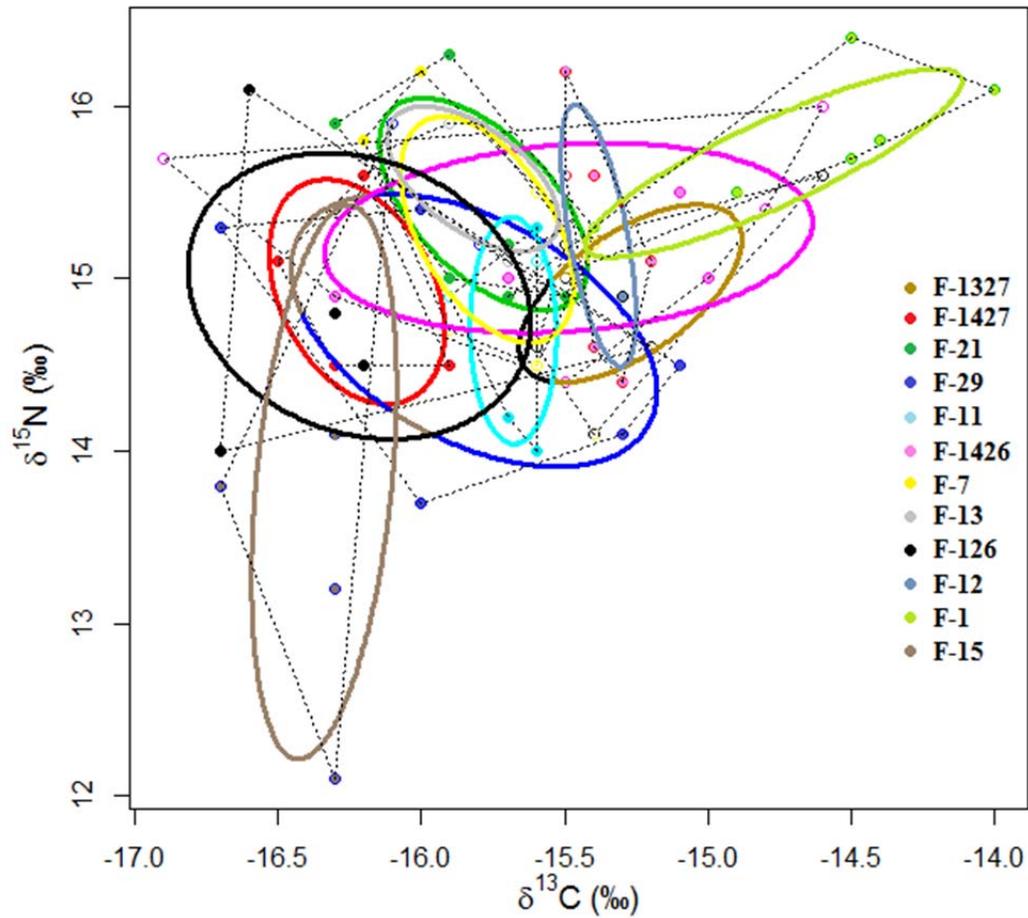


Figura 16. Descripción cualitativa del traslapo de nicho entre las hembras de tiburón azul. Cada elipse determina los límites de distribución de cada individuo, siendo este espacio donde se presenta más del 50% de los datos. Los números a cada lado de la letra F representa el código de identificación de cada individuo.



Tabla 11. Valores cuantitativos de amplitud de nicho isotópico para cada individuo por sexo, basado en una rutina de selección aleatoria de una matriz de covarianza, considerando el tamaño de la muestra y la estructura de los datos en el paquete estadístico R.

Grupo de tiburones	Área del elipse corregida
Machos	
M-16	0.34
M-9	1.03
M-8	0.71
M-3	2.53
M-19	1.27
M-15	1.12
M-2	1.16
M-4	1.74
M-11	0.32
Hembras	
F-1327	0.5
F-1427	0.58
F-21	0.57
F-29	1.41
F-11	0.31
F-1426	1.45
F-7	0.53
F-13	0.32
F-126	1.53
F-12	0.24
F-1	0.56
F-15	1.19



10.4 Discusión

10.4.1 Variaciones isotópicas en el diente: comparación entre sexos y estadios de madurez.

El tiburón azul es una especie que se alimenta de cefalópodos, peces y crustáceos, cambiando sus preferencias alimenticias en diferentes regiones del mundo (Kubodera et al. 2007, Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010). Sin embargo en la costa oeste de Baja California este tiburón se alimenta principalmente de cefalópodos y langostilla (Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010). Contrario a la información registrada en otros estudios basados en análisis de contenido estomacal, los cuales indican que *P. glauca* presenta una segregación alimenticia por sexo donde los machos se alimentan principalmente de cefalópodos y las hembras de langostilla (Hernández-Aguilar 2008), nuestra comparación isotópica de las dos partes del diente entre sexo sugieren que hembras y machos se están alimentando de presas con similares valores isotópicos (Figura 2).

Estas diferencias pueden deberse a que cada técnica tiene diferente resolución temporal (dependiendo del número de muestras y del periodo que abarquen esas muestras). Por ejemplo, el número de estómagos analizados en previos estudios fueron 300, con muestras colectadas entre febrero y junio del 2001 y 2006, permitiendo que se pudieran registrar cambios alimenticios (específicamente en el tipo de presas). Por otra parte el colágeno dental de los dientes de los elasmobranquios tiene una rápida tasa de recambio la cual provee información sobre el alimento asimilado por un individuo sobre las últimas semanas o últimos meses (1 o 2) previos a su muerte (Moss 1977, Reif et al. 1978, Boyne 1970).

Aunque conceptualmente los análisis de contenido estomacal han sido criticados por ser una vista rápida del último evento alimenticio el cual no puede detectar con certeza la presencia de variaciones estacionales, en éste caso la información dada por los análisis isotópicos en el diente fue incapaz de detectar diferencias alimenticias entre sexos previamente reportadas en estudios de contenido estomacal. La comparación isotópica con sus potenciales presas, mostró que ambos sexos comparten algunas presas, siendo notorio que la langostilla (*P. planipes*) es una de las presas consumidas por las hembras de tiburón azul, corroborando lo que ha sido previamente encontrado en estudios de contenido estomacal (Hernández-Aguilar 2008; Markaida & Sosa-Nishizaki 2010).



Por otra parte se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ de la raíz del diente entre machos maduros e inmaduros, donde los machos maduros mostraron valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ que los inmaduros. Aunque no se encontraron diferencias en la corona del diente, los tiburones maduros siguieron manteniendo altos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 3). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ permiten rastrear productividad, encontrándose altos valores en áreas productivas como las zonas costeras (gracias a las surgencias) en comparación a las zonas oceánicas las cuales son menos productivas.

El fitoplancton preferencialmente toma ^{12}C en regiones altamente productivas durante la fotosíntesis, permitiendo que las zonas costeras se enriquezcan en $\delta^{13}\text{C}$ (France & Peters 1997, Perry et al. 1999). Las diferencias encontradas en el $\delta^{13}\text{C}$ de la raíz de los dientes entre machos maduros e inmaduros podrían indicar diferencias temporales en las zonas de alimentación. Los machos maduros pueden temporalmente permanecer en aguas costeras, mientras que individuos inmaduros podrían estar moviéndose frecuentemente a zonas oceánicas en busca de otras presas para complementar su dieta. Los tiburones inmaduros podrían estar consumiendo cefalópodos oceánicos, los cuales han sido previamente reportados como parte de su dieta (Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010), presentando valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares ($-16.2 \pm 0.3\text{‰}$) (Kim et al. 2012a) a los encontrados en los tiburones capturados en esta región ($-16.0\text{‰} \pm 0.7\text{‰}$). Algunos estudios han reportado que el tiburón azul pasa la mitad del año en aguas oceánicas (Kim et al. 2012a), donde algunas agregaciones de machos inmaduros han sido detectadas (Vögler et al. 2012). Estos registros apoyan la hipótesis de que los machos inmaduros incrementan sus viajes hacia estas zonas en busca de estas presas.

Las diferencias observadas en el $\delta^{15}\text{N}$ de la raíz del diente entre los machos puede indicar una alimentación de presas con altos niveles tróficos en los machos maduros en comparación a los inmaduros. La comparación con las potenciales presas mostraron que los machos maduros podrían estar alimentándose de *D. gigas*, siendo esto evidente en la figura 2 donde se muestra los valores de la raíz del diente con los de las presas, mientras que los bajos valores encontrados en los individuos inmaduros no mostraron relación con ninguna presa. Asimismo, los valores registrados en la raíz del diente sugiere que los machos inmaduros pueden estar consumiendo calamares mesopelágico como *A. lesueurii*.



Por otra parte no se encontraron diferencias significativas entre hembras maduras e inmaduras para ninguno de las dos partes del diente en ninguno de los dos isótopos, lo cual sugiere que se están alimentando de las mismas presas en las mismas zonas. La comparación cualitativa con sus potenciales presas confirma esta hipótesis (Figura 3). Estudios poblacionales recientes (mediante marcaje satelital y estadísticas pesqueras) del tiburón azul en esta área, reporta la presencia de hembras juveniles y adultas cercas de la costa, donde las masas de aguas son cálidas, estando relacionado con algunas fases de su ciclo de reproducción. Esta información podría soportar la idea de que las hembras estén utilizando la misma zona de alimentación.

El análisis entre la LT y los valores isotópicos en las dos partes del diente solamente mostraron una relación significativa en el $\delta^{13}\text{C}$ de la raíz del diente. Los valores reducidos de $\delta^{13}\text{C}$ para tiburones juveniles indican una alimentación más reciente de presas oceánicas, debido a las diferencias del $\delta^{13}\text{C}$ entre algas presentes en regiones costeras en comparación al fitoplancton presente en la zona oceánica (France & Peters 1997). La carencia de una relación con el $\delta^{15}\text{N}$ y la notoria alta variabilidad de este isótopo, sugiere que otros factores como diferentes usos de hábitats (Darimont et al. 2009, Matich et al. 2010), un amplio consumo de presas, el estado de condición del individuo (Tinker et al. 2008a, Tucker et al. 2009), la tasa de recambio del tejido (Michener et al. 2007) y las variaciones estacionales (Inger et al. 2006, Cherel et al. 2007) pueden afectar los patrones alimenticios del tiburón azul.

10.4.2 Variabilidad isotópica entre dos partes del diente (Raíz y Corona)

La comparación isotópica entre las dos partes del diente, mostraron diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$ entre estadios de madurez para cada sexo, siendo los valores de la raíz más altos (16-17.5‰) que los encontrados en la corona (14.4-15.9‰). Este patrón diferencial puede tener dos posibles explicaciones. Primero, la variación en la composición y proporción de aminoácidos entre las dos partes del diente puede influir en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, ya que la composición isotópica de algunos aminoácidos puede variar hasta 30‰ en un mismo tejido (Popp et al. 2007). Desafortunadamente en este estudio esta hipótesis no se puede comprobar, por ello futuras investigaciones deben incluir este tipo de aspectos.

La mineralización en el diente de los elasmobranchios sucede en un microambiente, donde se presenta una matriz de colágeno, proteínas y fluidos ricos en iones (Vennemann et al. 2001).



Algunos estudios han encontrado que la composición de aminoácidos del diente de algunas especies de tiburones como el tiburón martillo (*Sphyrna* sp.) y el tiburón azul (*P. glauca*) fluctúan en tipo y proporción. Una alta proporción de prolina, glutamina, leucina e histidina están presentes en la capa externa de la enamela, mientras que otros componentes como los lípidos, péptidos y proteínas como la glicina y serina están en altas proporciones en la dentina del diente.

Adicionalmente, la composición y mineralización de cada parte del diente puede influir en la formación de las proteínas que forman parte del colágeno en cada región del diente (Levine et al. 1966, Goto 1976). La proporción de aminoácidos en la raíz del diente de los elasmobranquios no ha sido determinada. Sin embargo, si la proporción de los aminoácidos varía en las dos partes del diente podría explicar las diferencias encontradas en el $\delta^{15}\text{N}$ en este estudio.

La segunda hipótesis que puede explicar esta diferencia encontrada, podría ser una combinación de dos factores. Los dientes del tiburón azul probablemente integran información alimenticia de semanas o de 1 o 2 meses previos, considerando que la tasa de remplazo dental previamente reportada en algunos carcharinidos ha sido de 8 a 14 días por filas en individuos juveniles (*Negaprion brevirostris*, *Carcharhinus plumbeus*) y de 32 a 35 días por fila en individuos adultos (*C. menisorrh*) (Moss 1977, Reif et al. 1978). La formación del diente inicia desde la corona hasta la raíz, siendo probable que esta última parte del diente pueda estar reflejando las últimas fuentes alimenticias consumidas. La raíz del diente es la última parte del diente en calcificarse, brindando información de los últimos nutrientes y minerales provisto por el consumo de presas sobre una escala de tiempo más corta (Boyne 1970).

Adicionalmente, es posible que durante las últimas semanas o días los tiburones inmaduros puedan haber consumido presas de altos niveles tróficos (como calamares mesopelágicos), las cuales pueden haber contribuido a los altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrados en la raíz del diente. Estos resultados podrían sugerir que la raíz del diente pueda reflejar una dieta más reciente que los valores reportados en la corona, la cual podría estar representando información alimenticia en una menor escala de tiempo.



10.4.3 Variación isotópica en el tejido muscular

Las diferencias encontradas entre los solventes utilizados para la extracción de lípidos y urea en las muestras de músculo, posiblemente indican una acción más agresiva por parte del cloroformo metanol a los aminoácidos de la muestra, ya que es los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron ligeramente más bajos ($16.6 \pm 0.6\text{‰}$) que los encontrados en las otras muestras ($16.9 \pm 0.7\text{‰}$). Similares resultados fueron encontrados en el estudio de Kim et al. (2012), donde pequeñas variaciones en la razón C:N entre muestras de músculo de tiburón leopardo procesadas con dos solventes (éter petróleo y Etanol/metanol), fueron atribuidas a una acción agresiva por parte de estos últimos solventes a las proteínas presentes en el tejido. Teniendo en cuenta estos resultados los siguientes análisis, fueron realizados en aquellas muestras donde la extracción de lípidos se realizó con éter-petróleo.

10.4.4 Segregación trófica por sexo y estadio de madurez

Previos estudios alimenticios del tiburón azul en el Pacífico norte han reportado la presencia de cefalópodos, crustáceos y peces como el grupo de presas consumidas por este depredador (Tricas 1979, Harvey 1989, Kubodera et al. 2007, Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012). La identificación de las presas en dichos estudios ha revelado una diferencia entre tiburones que se alimentan en aguas oceánicas y aquellos que tienden a capturas presas en áreas costeras.

Las comparaciones isotópicas entre sexo mostraron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$, sugiriendo diferentes áreas de alimentación entre machos y hembras del tiburón azul, siendo esto concordante con lo previamente descrito en estudios de contenido estomacal. Teniendo en cuenta la información que se conoce acerca de los mapas isotópicos o “Isoescapes” como se les denomina en inglés (Graham et al. 2010), las hembras exhibieron valores más bajos (-17.5‰) que los machos (-16.9‰), lo cual está más asociado a una alimentación en áreas oceánicas (cerca de donde finaliza la plataforma e inicia el talud continental).

Sin embargo, los estudios de contenido estomacal indican que las hembras tienden a alimentarse en la zona costera (Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010), siendo una



tendencia completamente opuesta a lo encontrado en este estudio. Sin embargo, recientes estudios marcaje satelital y dinámica poblacional han reportado pequeñas agregaciones de hembras en áreas oceánicas (Oñate-González 2008, Vögler et al. 2012), donde una de sus principales presa, la langostilla (*P. planipes*) es abundante, específicamente entre el límite de la plataforma y el talud continental en esta parte occidental de Baja California Sur (Robinson et al. 2004, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010), donde posiblemente es capturada por las hembras del tiburón azul.

La amplia distribución que tiene el tiburón azul en diferentes regiones del mundo, ha permitido proponer un modelo de segregación poblacional el cual influye en los valores isotópicos encontrados en el músculo. De acuerdo al modelo los machos maduros están presentes en las zonas oceánicas y las hembras maduras en las áreas costeras (Nakano 1994, Teo et al. 2004, Oñate-González 2008, Vögler et al. 2012). En este estudio los valores isotópicos de los machos maduros se ajustan al modelo (valores reducidos en el ^{13}C). Sin embargo, los valores isotópicos de las hembras maduras fueron similares a los encontrados en los machos maduros (Tabla 8), no concordando con el modelo de distribución propuesto. Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que las hembras maduras pasan más tiempo de lo que se sabe en áreas oceánicas.

De Acuerdo a Nakano (1994) y Vögler et al. (2012), la variabilidad en la distribución horizontal del tiburón azul se presenta tanto en invierno como en verano. Donde los machos maduros están presentes en áreas oceánicas (aguas frías) y costeras (aguas cálidas) en las dos temporadas, presentando mayor afinidad a la zona oceánica. Mientras que las hembras maduras, solo se acercan a la zona costera durante la última fase de su ciclo reproductor (final de verano inicio del otoño) y durante el invierno tienden a permanecer mar afuera ($>100^\circ\text{N}$). Este comportamiento podría explicar la similaridad de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los individuos maduros de ambos sexos.

Los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$ entre maduros e inmaduros en los dos sexos, siendo los individuos maduros los que presentaron los mayores valores, sugiriendo un consumo de presas de altos niveles tróficos. Los pocos estudios tróficos (mediante análisis de contenido estomacal) realizados para el tiburón azul en el Pacífico norte no



brindan información detallada para cada sexo de acuerdo al estadio de madurez: sin embargo, Markaida & Sosa-Nishizaki (2010) en su estudio describieron el consumo de presas por intervalos de talla, donde individuos pequeños (<100 cm LT) consumen octópodos y calamares de género *Argonauta* sp. y *Gonatus* spp, mientras que individuos de tallas intermedias (110-150 cm LT) y subadultos (>160 cm LT) consumen principalmente crustáceos como la langostilla (*P. planipes*) y calamares como *D. gigas*, *A. lesueurii* y *Gonatus* spp (Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012). Adicionalmente, Kim et al. (2012) en su estudios encontraron altos valores de ^{15}N en machos maduros, infiriendo que posiblemente se debía al consumo de grandes cefalópodos como el calamar gigante *D. gigas* y el calamar *A. lesueurii*. Algunos autores han atribuido estas diferencias a la habilidad que pueden tener los individuos maduros para capturar presas de mayor tamaño, ya que poseen todos sus sentidos desarrollados, permitiéndoles explorar diversos hábitats donde el número de especies presas es mayor (Estupiñán-Montaño et al. 2009, Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010, Newman et al. 2011).

10.4.5 Relación de la composición isotópica con la talla

El $\delta^{13}\text{C}$ no mostró ninguna relación con la longitud total, sin embargo se esperaba encontrar una relación (con valores enriquecidos ^{13}C) en las hembras, porque de acuerdo al modelo de segregación las hembras maduras tienden a permanecer en la zona costera (Nakano 1994, Vögler et al. 2012). La comparación isotópica entre las hembras reflejo una tendencia hacia aguas oceánicas (^{13}C reducido). La carencia de esta relación en las hembras puede estar relacionado con el proceso de madurez de estos individuos.

Las hembras más grandes fueron consideradas maduras de acuerdo a los criterios propuestos por Pratt (1979) y Carrera-Fernández et al. (2010). Sin embargo, solo unas cuantas hembras (específicamente ocho) presentaron embriones en los úteros, siendo éstas las que mostraron los valores más enriquecidos en el ^{13}C (-17.1‰ to -15.3‰) en comparación a las otras hembras que estaban maduras pero no presentaron embriones en los úteros (-19.0‰ to -17.8‰) (Figura 9D). Esto podría explicar por qué el $\delta^{13}\text{C}$ de las hembras no incrementa con la talla. Vögler et al. (2012) en su estudio reportan la captura de hembras grávidas en el área de Baja California Sur entre los 22.0-28.0°N. Asimismo, Carrera-Fernández et al. (2010) en su estudio encontraron hembras grávidas en diferentes estados en la misma región, capturadas por la pesquería artesanal,



durante los meses de otoño (noviembre y diciembre) e invierno (enero y febrero). Desafortunadamente, el número de hembras grávidas en este estudio es muy bajo por lo tanto en futuros estudios se debe considerar tomar un mayor número de muestras de hembras en esta condición y de esta forma tratar de probar estas inferencias.

Para el $\delta^{15}\text{N}$, se encontró una ligera relación positiva con la longitud en ambos sexos. Este pequeño incremento en los valores de ^{15}N puede representar un incremento gradual en el nivel trófico o un consumo de presas en hábitats con altos valores de ^{15}N en la línea base. En el caso de los machos, como se mencionó antes los individuos maduros están presentes en aguas costeras como oceánicas, lo cual les permite capturar una gran diversidad de presas, específicamente grandes cefalópodos (Ruiz-Cooley et al. 2006, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010). Asimismo, se encontró un traslapo entre individuos en ambos sexos (Figura 9 A y B). Estos individuos inmaduros presentaron valores muy similares de $\delta^{15}\text{N}$ a los tiburones maduros, sugiriendo que están consumiendo presas similares en las mismas zonas. Una explicación de este traslapo puede estar relacionada con la talla de los individuos. El tamaño de estos tiburones inmaduros está dentro del intervalo (150-210 cm LT) de los individuos adultos, lo cual les permite moverse entre diferentes hábitats (aguas más profundas) en busca de presas similares como algunos calamares de hábitats mesopelágicos, los cuales tienden a presentar mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación a aquellas especies epipelágicas (Graham et al. 2007, Markaida & Sosa 2010).

El nivel trófico para individuos inmaduros y maduros estuvo entre 4.3 y 4.6. Cortés (1999) reporto valores similares (4.1) en individuos capturado en California, indicando que esta especie presenta una dieta mixta basada en peces y calamares, estando los calamares en mayor proporción (49.4%). Lo estudios alimenticios realizados en esta parte del Pacífico han encontrado una tendencia similar, presentándose altas proporciones de cefalópodos (55.5 a 70%) en la dieta de este depredador (Hernández-Aguilar 2008; Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012). Aunque estimaciones de los niveles trófico mediante análisis isotópicos son importantes porque proveen una medida de la posición relativa o del papel que una especie cumple en un área determinada (Pauly et al. 1998, Navia et al. 2010, Hussey et al. 2012), no son exactas porque estos valores dependen del tipo de presa y de la zona donde estas presas son



consumidas. Aparentemente, los estudios de contenido estomacal en el tiburón azul reflejan un consumo de presas similares a través del tiempo; sin embargo, los resultados de este estudio muestran que el tiburón azul puede moverse entre distintas áreas oceanográficas en todo el Pacífico consumiendo sus presas. Por ello los valores de $\delta^{15}\text{N}$ podrían ser más un reflejo del hábitat que diferencias en el nivel trófico, porque las mismas presas pueden tener diferentes valores isotópicos entre áreas (Vander Zanden et al. 2010).

10.4.6 Variación isotópica interanual

Al comparar los valores los valores isotópicos entre años se encontraron valores más enriquecidos en el ^{13}C y reducidos en el ^{15}N durante los años 2001 y 2002 en comparación a los años 2007, los cuales reflejaron todo lo opuesto; valores reducidos de ^{13}C y enriquecidos en ^{15}N (Figura 11). Para explicar dicha variación propusimos tres hipótesis. La primera podría ser una variación en la proporción de presas consumidas a través de los años; con un incremento en el consumo de presas de bajos niveles trófico en los años 20001 y 2002. Algunos registros digitales (páginas web) han mostrado el consumo de enfusidos y anchovetas por algunos especímenes de tiburón azul en áreas cercanas a California (<http://seapics.com/feature-subject/sharks/blue-shark-pictures-002.html>).

Sin embargo, los estudios alimenticios realizados en esta región del Pacífico para esta especie solo han encontrado la presencia de estas presas en muy bajas proporciones, sugiriendo que estas especies fueron consumidas ocasionalmente y no son parte consistente en la dieta de este tiburón. Para probar esta hipótesis, se comparó cualitativamente los valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de una especie de eufausido (*Nyctiphanes simplex*: 12.7 ‰, -17.7 ‰) y la anchoveta del norte (*Engraulis mordax*: 13.9 ‰) registrada en la literatura para esta zona del Pacífico (Sydeman et al. 1997, Toperoff 2002, Ruiz-Cooley et al. 2006) con los valores isotópicos del tiburón azul durante los años 2001 y 2002. Los valores isotópicos de estas dos presas fueron $\sim 2\%$ y $\sim 1.6\%$ más bajos para el $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ respectivamente, que los valores encontrados en los tiburones durante esos años, lo cual indica que éste escenario no explica estas diferencias.

Una segunda hipótesis que pueda explicar estas diferencias, es una variabilidad temporal en las condiciones biogeoquímicas del área relacionado con condiciones oceanográficas. Algunos autores han encontrado una relación entre variaciones en la concentración de clorofila *a* y la



temperatura superficial del mar (TSS) con los valores isotópicos de la base de la red trófica a diferentes escalas temporales. Para probar éste escenario, se examinó las concentraciones de clorofila *a* y la TSS entre los años 2000-2002 y los años 2006-2009 a partir de registros satelitales previamente publicados (Aqua MODIS, <http://oceanwatch.pfeg.noaa.gov>) para esta parte del Pacífico, y se comparó con los valores isotópicos del zooplancton en diferentes años.

Los valores promedio de clorofila *a* fueron similares durante los primeros años variando de 1.0 a 2.2 mg m⁻³, mientras que los valores del 2006 al 2009 fueron un poco más altos, con valores desde 1.5 a 6.0 mg m⁻³, encontrándose el mayor registro durante el 2006. Sin embargo, la TSS fue similar en todos los años con valores de 27 a 28.7 °C. Desafortunadamente, no se tienen valores isotópicos del zooplancton en todos los años. Sin embargo para probar esta idea, se compararon los valores isotópicos de organismos (zooplancton) registrados durante el 2003 en esta región (Olson et al. 2010) con los valores del 2006 y 2007 tomados por Camalich (2011). Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton durante el 2003 fluctuaron entre -21.7 a -21.1‰ y 10.7 a 11‰ respectivamente. Mientras que los valores del 2006-2007 fueron de -20 a -19‰ para $\delta^{13}\text{C}$, y 11.7 a 12.2 para el $\delta^{15}\text{N}$. Las diferencias entre estos años para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton fueron de ~1.7‰ y ~1.2‰ respectivamente, coincidiendo con la diferencia encontrada en el $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo del tiburón azul al comparar entre años, pero ligeramente más bajas para el $\delta^{15}\text{N}$ (~1.7‰).

Finalmente, las diferencias observadas entre años pueden deberse a que los individuos puedan llegar a la zona de diferentes regiones con distinta señal isotópica. Por ejemplo, los individuos del 2007 y 2009 pueden venir del norte, cerca de las aguas de California por toda la franja oceánica, ya que presentan altos valores de ^{15}N y bajos de ^{13}C (Graham et al. 2010; Carlisle et al. 2012), mientras que los individuos del 2001 y 2002 pueden venir del Ecuador bordeando la zona costera, ya que se caracteriza por tener bajos valores de ^{15}N y altos valores de ^{13}C . Aurióles et al. (2006) y Camalich (2011) en el Pacífico norte (cerca de las aguas de California) han encontrado valores similares en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en otros depredadores como los elefantes marinos (-17.6 ‰; 16.0‰) y el delfín nariz de botella (-17.0 ‰, 16.7 ‰).

Adicionalmente, Carlisle et al. (2012) reportaron valores isotópicos similares (-17.6 ‰, 16.8 ‰) en el músculo de algunos especímenes de tiburón azul, siendo esta una de las presas del tiburón blanco en el Noreste del Pacífico, clasificándola como una especie presa de hábitos oceánicos.



En el Pacífico ecuatoriano, valores similares (para los dos isótopos) a los encontrados en el tiburón azul durante los años 2001 y 2002 se han reportado en otros depredadores. Por ejemplo Román-Reyes (2005) encontró altos valores de ^{13}C (-15.8‰) y valores reducidos de ^{15}N (14.8‰) en el delfín moteado (*Stenella attenuata*). Bolaño (2009) y Polo-Silva et al (en Revisión) encontraron valores similares para el $\delta^{13}\text{C}$ (-16.1‰; -15.9‰) y $\delta^{15}\text{N}$ en el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) y el tiburón zorro (*Alopias pelagicus*) respectivamente.

Aparentemente, esta hipótesis está acorde con los resultados encontrados, corroborando que el tiburón azul puede migrar grandes distancias, posiblemente en busca de sus presas, llegando al área de Baja California Sur a partir de diferentes regiones del Pacífico. Lo cual en cierta forma se ha venido reportando en estudios de marcaje satelital (<http://las.pfeg.noaa.gov/TOPP/>). Sin embargo es necesario considerar que una combinación de estas hipótesis también puede llegar a explicar estas diferencias y que los tiburones capturados en la costa occidental de Baja California Sur pueden ser una mezcla de organismos residentes y migratorios que fluctúa a través de los años.

El modelo de mezcla aplicado, utilizando el factor de discriminación propuesto por Kim et al. (2012) mostró un porcentaje de contribución bastante alto para peces oceánicos y costeros específicamente en los individuos adultos y en el caso de la langostilla solo fue significativa en la dieta de las hembras inmaduras. De acuerdo a previos estudios de contenido estomacal la langostilla es una de las presas principales dentro de la dieta de este tiburón esta región del Pacífico (Hernández, 2008; Preti et al. 2012).

Estas discrepancias entre los resultados encontrados en estudios de contenido estomacal e isótopos estables puede ser debido a que los estudios de contenido estomacal solo son una vista rápida del alimento recientemente ingerido y no tienen en cuenta variaciones estacionales. Aunque la langostilla aparente dominar la dieta del tiburón azul en la costa de Baja California Sur, su contribución puede no ser tan grande como se cree (Tabla 10). Los valores isotópicos de sus presas potenciales permiten corroborar que el tiburón azul tiende a tener preferencia por cierto tipo de presas de acuerdo a su estadio de madurez, siendo este análisis un complemento a lo que previamente se ha encontrado en análisis estomacales. Estrada et al. (2003b) y MacNeil et



al. (2005) encontraron poca variación estacional en la dieta del tiburón azul en el Atlántico mediante un análisis isotópico, sin embargo como se ha venido mencionando a lo largo de esta investigación, diversos estudios pesqueros y de marcaje (Oñate-González 2008, Vögler et al. 2012) sugieren un patrón migratorio de esta especie en el Pacífico norte entre aguas costeras y oceánicas. Los resultados del modelo de mezcla, aplicando este factor de discriminación permiten apoyar que los tiburones azules pueden extender sus tiempos de residencia en áreas oceánicas incluso desde edades muy tempranas en esta parte del Pacífico.

10.4.7 Variabilidad isotópica en el tejido vertebral: presencia o ausencia de cambios ontogénicos

A pesar de no encontrar diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$, la tendencia de la mayoría de los individuos permite sugerir que posiblemente cuando están en la edad cerca de la madurez tienden a cambiar la dieta, lo cual podría en cierta forma sugerir un cambio ontogénico en la dieta de estos tiburones. Generalmente los estudios alimenticios en tiburones muestran cambios tróficos asociados con la edad o la madurez (Bolaño 2009, Estupiñán-Montaño et al. 2009, Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010), los valores de $\delta^{15}\text{N}$ aunque nos mostraron un incremento de acuerdo a la edad lo cual es lo que se podría esperar, reflejaron una tendencia dominante en machos y hembras (Figura 12).

Este comportamiento podría explicarse de la siguiente forma: la edad 0 la cual es la banda de nacimiento los individuos tienden a tener altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ gracias al vitelo intrauterino producido por el alimento consumido por sus madres (Estrada et al. 2006), incluso se ha reportado en otras especies como el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) y el tiburón puntas negras (*C. limbatus*) que los neonatos presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos de lo que pueden tener sus madres (McMeans et al. 2009a, Vaudo et al. 2010). Posteriormente se presenta una reducción de los valores isotópicos del nitrógeno, lo cual está asociado al inicio de la alimentación de presas posiblemente pequeñas de bajo nivel trófico o con poco contenido de proteína como algunos peces o crustáceos (Hernández-Aguilar 2008, Preti et al. 2012), acompañado de una reducción de la señal del vitelo producido por la madre. Por último cuando se acercan a la edad de 6 a 7 años la señal del $\delta^{15}\text{N}$ tiende a incrementarse, indicando posiblemente un cambio de dieta. Considerando lo que se ha venido discutiendo en los anteriores



capítulos es probable que este cambio pueda estar asociado a un mayor consumo de algún tipo de presas como por ejemplo los calamares, o podría también estar asociado al cambio de zona o área donde los valores del $\delta^{15}\text{N}$ son mayores. Se ha reportado que al parecer una gran parte de la población del tiburón azul se distribuye entre las aguas costeras y oceánicas de la corriente de California la cual tiene altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la trama trófica llegando a transmitirse hasta diferentes depredadores tope (Newsome et al. 2009b, Graham et al. 2010, Kim et al. 2012a, Kim et al. 2012b, Vögler et al. 2012).

En cuanto al carbono la tendencia del incremento de los valores con la edad en algunos individuos refleja en cierta forma que la población de tiburón azul en esta región del Pacífico busca áreas con altos valores de ^{13}C , posiblemente pueden ser áreas costeras, es evidente que los mayores valores se presentan en las edades de madurez (>7 años); esto podría estar asociado a eventos de reproducción donde probablemente las hembras y machos puedan acercarse a zonas costeras para aparearse y dar a luz a las crías. Carrera-Fernández et al. (2010) han reportado que durante los meses de noviembre a febrero el porcentaje de hembras grávidas en la zona costera de Baja California Sur es alrededor del 51%. Asimismo, Vögler et al. (2012) mediante su estudio de dinámica poblacional con datos pesqueros corroboran que las hembras adultas tienden a presentar mayores agregaciones en áreas costeras. Lo que se sorprendió fue la tendencia encontrada en los machos ya que diferentes estudios pesqueros y tróficos han mostrado que tanto inmaduros como maduros tienden a permanecer más tiempo en zonas oceánicas específicamente los maduros (como se ha venido discutiendo en el capítulo del análisis del músculo), sin embargo la presencia de agregaciones de inmaduros en aguas oceánicas sugiere que este grupo de organismos puede llegar a hacer migraciones horizontales más frecuentes a estas áreas de lo que se cree (Kim et al. 2012a, Vögler et al. 2012).

La carencia de un patron o tendencia en algunos individuos puede ser explicado por las siguientes razones:

- 1) El consumo de presas con similares valores isotopicos durante toda su vida, por tal motivo los valores no tienden presentar fluctuaciones muy notorias
- 2) Es probable que algunos individuos puede tener una fidelidad a ciertas zonas y por ello los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son pocos variables (F-15, F-12, F-11, F-1427), por ejemplo los



individuos que presentan valores alrededor de -15.5‰ es probable que pasen varios años de su vida en la zona costera ya que esta region se caracteriza por ser áreas productivas (debido a las surgencias), donde los valores de la base de red trófica tiende a estar enriquecida en este isótopo (Graham et al. 2010).

- 3) Posibles factores fisiológicos o ambientales podrían afectar la señal isotópica de los individuos, sin embargo, aunque poco se sabe acerca de la influencia externa como de la temperatura en los valores isotópicos de tejidos mineralizados como las vértebras de los tiburones existe la posibilidad de que pueda pasar así sea de forma mínima, específicamente si se tiene en cuenta que el porcentaje de mineralización y la estructura interna de las vértebras varía a nivel intra e interespecífico (Porter et al. 2007); sin embargo es más probable que la influencia pueda estar ligada a la cantidad de nutrientes que son los que permiten que las vértebras se mineralicen, los cuales, van a mostrar diferentes valores isotópicos dependiendo de la ruta isotópica de estos cuando son consumidos por el depredador e incorporados dentro de este tejido (Martínez del Río et al. 2009) y en donde dichos recursos alimenticios sean consumidos.

10.4.8 Amplitud del nicho isotópico: individualidad

El análisis del nicho sugiere que el tiburón azul en esta zona del Pacífico norte presenta un espectro isotópico considerablemente amplio, lo cual haría pensar que es una población bastante generalista, pero los análisis al detalle para cada individuo por sexo indica un alto grado de especialización dentro de la población. Estas diferencias individuales pueden ser atribuidas a cambios en la preferencia de presas con la edad o consumo de las mismas presas en áreas con diferentes valores isotópicos (Graham et al. 2010).

De acuerdo a los estudios de contenido estomacal este depredador tiende a consumir el mismo grupo de presas (cefalópodos, teleosteos y la langostilla) alternando la importancia de ellas desde California hasta la parte de Sur de la Península de Baja California Sur (Kubodera et al. 2007, Hernández-Aguilar 2008, Markaida & Sosa-Nishizaki 2010, Preti et al. 2012); sin embargo, hay que tener en cuenta que lo reportado en estos estudios proviene de especímenes capturados en áreas costeras y que por lo tanto lo encontrado en sus estómagos es un reflejo de lo que consumen en estas zonas en un tiempo relativamente corto, desconociendo lo que puedan estar



consumiendo en regiones oceanicas, donde gran parte de la poblacion de esta especie pasa más de la mitad del año (Block et al. 2011, Kim et al. 2012a, Vögler et al. 2012).

La similaridad isotópica entre algunos individuos (específicamente en los que las elipses se traslapan y son de similar tamaño), es el resultado del consumo de presas similares en las mismas áreas o regiones o de la combinacion de diferente tipos de presas en diferentes zonas con valores similares. Este cálculo de la individualidad puede ser tomada como una medida conservativa que permite observar las diferentes estrategias que puede tener los individuos de una población para poder disminuir la competencia intraespecífica.



12 CONCLUSIONES

- Las comparaciones isotópicas entre sexo no mostraron diferencias significativas en ninguna de las dos partes del diente sugiriendo que se están alimentando en la misma área. Sin embargo, cabe resaltar que el no encontrar diferencias puede estar relacionado con que la información obtenida a partir de este tipo de tejido es relativamente corta (semanas o 1-2 meses previos), considerando la tasa de recambio de este tejido.
- Las diferencias isotópicas en el diente encontradas entre estadios de madurez en el $\delta^{13}\text{C}$ indica que estos individuos se alimentan en diferentes áreas, lo cual apoya la hipótesis de segregación poblacional que tiene esta especie en el Océano Pacífico.
- Las diferencias isotópicas en el $\delta^{15}\text{N}$ entre la raíz y la corona del diente son explicadas por un conjunto de factores: como el tipo y la composición de aminoácidos en cada parte del diente, así como el proceso y el tiempo de mineralización de cada zona la cual influye directamente en la formación de las proteínas del tejido.
- Estas aproximaciones permiten demostrar que los análisis isotópicos en el colágeno dental de los elasmobranchios es un tejido que permite explorar un poco acerca de la ecología trófica de las especies, comprobando que puede ser utilizado con fines ecológicos. Por lo tanto futuros estudios isotópicos en dientes de Condriictios pueden ser tan útiles como otros tejidos (como el hígado y la sangre) ya que tienen tasas de recambio muy similares (días y meses respectivamente) logrando reflejar cambios alimenticios en una escala tiempo menor.
- Las muestras de músculo procesadas con éter-petróleo no mostraron ninguna modificación en los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$, corroborando que este tipo de solventes no afecta o influye la composición de aminoácidos del tejido, lo que soporta su uso en este tipo de análisis.
- Los machos maduros presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ del músculo asociado a zonas oceánicas, lo cual concuerda con el modelo de segregación poblacional propuesto para



esta especie en el Pacífico norte; sin embargo, las hembras maduras mostraron valores similares, siendo completamente opuesto al modelo ya que las hembras tienden estar con mayor frecuencia en la zona costera, por lo tanto, los resultados permiten concluir que las hembras maduras pasan más tiempo en la zona oceánica.

- Los individuos inmaduros mostraron valores reducidos de $\delta^{13}\text{C}$, indicando que tienden a permanecer gran parte del tiempo en áreas oceánicas, lo cual poco concuerda con lo reportado en el modelo de distribución ya que esta parte de la población está más asociada a zonas costeras, sin embargo recientes estudios poblacionales han comprobado que los inmaduros de ambos sexos tiende a formar agregaciones en áreas oceánicas cerca del grupo de los machos maduros, soportando nuestra conclusión.
- No se encontró una relación entre la longitud total de los individuos y el $\delta^{13}\text{C}$, sin embargo el $\delta^{15}\text{N}$ si se presentó, dicha relación estuvo asociada al consumo de presas con mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ a medida que se incrementaba la talla. Por ello los machos y hembras maduras presentaron un enriquecimiento en comparación a los inmaduros.
- La comparación interanual de los valores isotópicos del músculo del tiburón azul, permitió concluir que estos individuos pueden 1) consumir en algunos años presas de bajo nivel trófico y en otros presas de altos niveles tróficos 2) llegar al área de Baja California sur a partir de diferentes regiones, con distintos valores isotópicos en la base de la red trófica, siendo probable que los que provengan de la zona costera California presenten altos valores, mientras que los que presentaron bajos valores puedan provenir de aguas ecuatorianas y 3) la variabilidad temporal en las condiciones biogeoquímicas del área también podrían influir en los valores isotópicos de la región reflejándose en los diferentes niveles tróficos.
- El modelo de mezcla mostró que las presas que más aportan a la dieta del tiburón azul no es solo la langostilla y algunas especies de cefalópodos, al parecer algunos peces costeros y oceánicos contribuyen considerablemente a la dieta de este depredador, y



aunque previos estudios de contenido estomacal demuestran una alta dominancia de la langostilla *P. planipes* y calamares como *G. californiensis*, *A. lesueurii*, es probable que estas presas sean solo las consumidas por estos individuos cuando se encuentran cerca a zonas costeras donde generalmente son capturados por pescadores artesanales, pero en aguas oceánicas las presas consumidas por este tiburón son desconocidas, siendo probable que allí pueda consumir algunas especies de peces.

- La relación de la talla de los individuos con el $\delta^{15}\text{N}$ de las vértebras, no mostró la tendencia esperada con la edad sin embargo, un incremento de los valores de este isotopo a partir de los 6 años en adelante permite concluir que posiblemente a esa edad esta especie tiende a cambiar el tipo de presas o busca alimentarse en áreas más productivas de recursos alimenticios con alto nivel trófico, siendo ésta la edad donde machos y hembras inician la madurez.
- Los valores isotópicos encontrados en la edad 0 o banda de nacimiento, fueron los más altos en casi todos los individuos hembras o machos, corroborando que lo encontrado en esta banda es un reflejo de la alimentación de las madres, ya que el primer alimento que reciben los neonatos es el vitelo, producido por las reservas alimenticias metabolizadas en el cuerpo de la madre.
- El ^{13}C mostro una tendencia al enriquecimiento a medida que incrementa la edad de los tiburones, lo cual permite concluir que a medida que los tiburones maduran tienden a buscar zonas altamente productivas en la Península de Baja California Sur como las áreas costeras para alimentarse. Adicionalmente, también puede estar asociado con eventos de reproducción ya que las hembras maduras tienden a presentar mayores agregaciones en áreas costeras donde se cree que dan a luz a sus crías.
- Los valores isotópicos sugieren que el tiburón azul en esta parte del Océano Pacífico presenta un amplio espectro isotópico que permitiría catalogarlo como un depredador generalista que consume presas de altos y bajos niveles tróficos en áreas costeras y



oceánicas, sin embargo, un análisis más detallado a nivel individual revela un alto grado de especialización, siendo éste un mecanismo que permita reducir la competencia intraespecífica.



13 REFERENCIAS

- Abrantes KG, Barnett A (2011) Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *Mar Ecol Prog Ser* 442:133-148
- Altabet MA (2001) Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional NO₃ utilization in the equatorial Pacific. *Limnol Oceanogr*:368-380
- Ambrose SH (1990) Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science* 17:431-451
- Anderson C, Rodhouse P (2001) Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable oceanographic environments. *Fisheries Research* 54:133-143
- Aurioles D, Koch PL, Le Boeuf BJ (2006) Differences in foraging location of Mexican and California elephant seals: evidence from stable isotopes in pups. *Mar Mamm Sci* 22:326-338
- Ballantyne JS (1997) Jaws: the inside story. The metabolism of elasmobranch fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 118:703-742
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73:1007-1012
- Becker MA, Seidemann DE, Chamberlain JA, Buhl D, Slattery W (2008) Strontium isotopic signatures in the enameloid and dentine of upper Cretaceous shark teeth from western Alabama: Paleoecologic and geochronologic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 264:188-194
- Ben-David M, Flynn R, Schell D (1997) Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia* 111:280-291
- Blanco-Parra MP, Galván-Magaña F, Márquez-Farías F (2008) Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus, 1758, in the Northwest coast off Mexico. *Rev Biol Mar Oceanogr* 43:513-520
- Block B, Jonsen I, Jorgensen S, Winship A, Shaffer S, Bograd S, Hazen E, Foley D, Breed G, Harrison AL (2011) Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature* 475:86-90
- Bolaño N (2009) Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en aguas ecuatorianas. M.Sc, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas La Paz B.C.S., Mexico
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161:1-28
- Borrell A, Aguilar A, Gazo M, Kumarran R, Cardona L (2011a) Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. *Environ Biol Fishes*:1-9
- Borrell A, Cardona L, Kumarran RP, Aguilar A (2011b) Trophic ecology of elasmobranchs caught off Gujarat, India, as inferred from stable isotopes. *ICES J Mar Sci* 68:547-554
- Botto F, Gaitán E, Mianzan H, Acha M, Giberto D, Schiariti A, Iribarne O (2011) Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: An evaluation using stable isotopes. *Estuar Coast Shelf Sci* 92:70-77



- Boyne PJ (1970) Study of the chronologic development and eruption of teeth in elasmobranchs. *Journal of Dental Research* 49:556-560
- Cabrera-Chávez-Costa A, Galván-Magaña F, Escobar-Sánchez O (2010) Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *J Appl Ichthyol* 26:499-503
- Carey F, Scharold J, Kalmijn AJ (1990) Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar Biol* 106:329-342
- Carlisle AB, Kim SL, Semmens BX, Madigan DJ, Jorgensen SJ, Perle CR, Anderson SD, Chapple TK, Kanive PE, Block BA (2012) Using Stable Isotope Analysis to Understand the Migration and Trophic Ecology of Northeastern Pacific White Sharks (*Carcharodon carcharias*). *PloS one* 7:e30492
- Carrera-Fernández M, Galván-Magaña F, Ceballos-Vázquez P (2010) Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off Baja California Sur, México. *Int J Ichthyol* 16:101-110
- Cartamil D, Santana-Morales O, Escobedo-Olvera M, Kacev D, Castillo-Geniz L, Graham JB, Rubin RD, Sosa-Nishizaki O (2011) The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California, Mexico. *Fisheries Research*
- Carvalho FC, Murie DJ, Hazin FHV, Hazin HG, Leite-Mourato B, Burgess GH (2011) Spatial predictions of blue shark (*Prionace glauca*) catch rate and catch probability of juveniles in the Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 68:890-900
- Cherel Y, Hobson KA, Guinet C, Vanpe C (2007) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology* 76:826-836
- Compagno LJV (2009) Pelagic Elasmobranch Diversity. In: *Sharks of the Open Ocean*. Blackwell Publishing Ltd.
- Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 56:707-717
- Dale JJ, Wallsgrove NJ, Popp BN, Holland KN (2011) Nursery habitat use and foraging ecology of the brown stingray *Dasyatis lata* determined from stomach contents, bulk and amino acid stable isotopes. *Mar Ecol Prog Ser* 433:221-236
- Darimont CT, Paquet PC, Reimchen TE (2009) Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology* 78:126-133
- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 42:495-506
- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45:341-351
- Domi N, Bouqueneau JM, Das K (2005) Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Mar Environ Res* 60:551-569
- Dulvy NK, Baum JK, Clarke S, Compagno LJV, Cortés E, Domingo A, Fordham S, Fowler S, Francis MP, Gibson C (2008) You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquat Conserv: Mar Freshwat Ecosyst* 18:459-482



- Durazo R, Baumgartner T (2002) Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Progress in Oceanography* 54:7-31
- Edmonds J, Shibata Y, Lenanton R, Caputi N, Morita M (1996) Elemental composition of jaw cartilage of gummy shark *Mustelus antarcticus* Günther. *Sci Total Environ* 192:151-161
- Escobar-Sanchez O, Galvan-Magana F, Abitia-Cardenas L (2011) Trophic level and isotopic composition of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of pacific angel shark, *Squatina californica* (Ayres, 1859), in the Southern Gulf of California, Mexico. *J Fish Aquat Sci* 6:141-150
- Estrada JA, Rice AN, Lutcavage ME, Skomal GB (2003a) Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 83:1347-1350
- Estrada JA, Rice AN, Lutcavage ME, Skomal GB (2003b) Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 83:1347-1350
- Estrada JA, Rice AN, Natanson LJ, Skomal GB (2006) Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology* 87:829-834
- Estupiñán-Montaña C, Cedeño-Figueroa LG, Galván-Magaña F (2009) Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Chondrichthyes) en el Pacífico ecuatoriano. *Rev Biol Mar Oceanogr* 44:379-386
- Farrell J, Pedersen T, Calvert S, Nielsen B (1995) Glacial-interglacial changes in surface nitrate utilization in the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 377:514-517
- Fiedler PC, Talley LD (2006) Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:143-180
- Fogel ML, Tuross N, Johnson BJ, Miller GH (1997) Biogeochemical record of ancient humans. *Organic Geochemistry* 27:275-287
- Ford JK, Ellis GM, Barrett-Lennard LG, Morton AB, Palm RS, Balcomb III KC (1998) Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology* 76:1456-1471
- France R (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine ecology progress series* 124:307-312
- France R, Peters R (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Can J Fish Aquat Sci* 54:1255-1258
- Fry B (2006) *Stable isotope ecology*, Vol. Springer-Verlag New York
- Fry B, Wainright S (1991) Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Mar Ecol Prog Ser* 76:149-157
- Gannes LZ, Del Rio CM, Koch P (1998) Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology* 119:725-737
- Gannes LZ, O'Brien DM, Del Rio CM (1997) Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78:1271-1276
- Godínez VM, Beier E, Lavín M, Kurczyn J (2010) Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *J Geophys Res* 115:C04007
- Goericke R, Fry B (1994) Variations of marine plankton d^{13}C with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochem Cy* 8:85-90
- Goto M (1976) Development of shark teeth and phylogeny of teeth in vertebrates. *Earth Sci* 30:206-221



- Graham BS, Koch PL, Newsome SD, McMahon KW, Aurioles D (2010) Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: West JB, BG DT, Tu KP (ed) *Isoscapes: understanding movement, pattern and process on earth through isotope mapping*. Springer, New York
- Gubanov YP, Grigor'yev V (1975) Observations on the distribution and biology of the blue shark *Prionace glauca* (Carcharhinidae) of the Indian Ocean. *J Ichthyol* 15:37-43
- Harvey J (1989) Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, *Prionace glauca*, in Monterey Bay, California. *Calif Fish Game* 75:33-44
- Hazon N, Anderson G, Wells A, Good J, Pillans R, Franklin C (2007) Osmoregulation in elasmobranch fish—A review. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology* 146:S87
- Helly JJ, Levin LA (2004) Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 51:1159-1168
- Henderson A, Flannery K, Dunne J (2001) Observations on the biology and ecology of the blue shark in the Northeast Atlantic. *Journal of Fish Biology* 58:1347-1358
- Hernández-Aguilar S (2008) Espectro trófico del tiburón azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR,
- Hinga KR, Arthur MA, Pilson MEQ, Whitaker D (1994) Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: The effects of CO₂ concentration, pH, temperature, and species. *Global Biogeochem Cy* 8:91-102
- Hobson K, Welch H (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using delta-¹³C and delta ¹⁵N analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 84
- Hobson KA (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120:314-326
- Hobson KA, Sease JL, Merrick RL, Piatt JF (1997) Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Mar Mamm Sci* 13:114-132
- Hussey N, MacNeil M, Olin J, McMeans B, Kinney M, Chapman D, Fisk A (2012) Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology*
- Hussey NE, Brush J, McCarthy ID, Fisk AT (2010a) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology* 155:445-453
- Hussey NE, Wintner SP, Dudley SFJ, Cliff G, Cocks DT, Aaron MacNeil M (2010b) Maternal investment and size specific reproductive output in carcharhinid sharks. *Journal of Animal Ecology* 79:184-193
- Hutchinson GE (1991) Population studies: Animal ecology and demography. *Bull Math Biol* 53:193-213
- Inger R, Bearhop S (2008) Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150:447-461
- Inger R, Ruxton GD, Newton J, Colhoun K, Robinson JA, Jackson AL, Bearhop S (2006) Temporal and intrapopulation variation in prey choice of wintering geese determined by stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 75:1190-1200



- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80:595-602
- Kerr LA, Andrews AH, Cailliet GM, Brown TA, Coale KH (2006) Investigations of $\Delta 14\text{C}$, $\delta 13\text{C}$, and $\delta 15\text{N}$ in vertebrae of white shark (*Carcharodon carcharias*) from the eastern North Pacific Ocean. *Environ Biol Fishes* 77:337-353
- Kessler WS (2006) The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:181-217
- Kim SL, Casper DR, Galván-Magaña F, Ochoa-Díaz R, Hernández-Aguilar SB, Koch PL (2012a) Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environ Biol Fishes* 1:37-52
- Kim SL, Koch PL (2012) Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ Biol Fishes* 1:53-63
- Kim SL, Tinker MT, Estes JA, Koch PL (2012b) Ontogenetic and Among-Individual Variation in Foraging Strategies of Northeast Pacific White Sharks Based on Stable Isotope Analysis. *PloS one* 7:e45068
- Kinney MJ, Hussey NE, Fisk AT, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2011) Communal or competitive? Stable isotope analysis provides evidence of resource partitioning within a communal shark nursery. *MEPS* 439:263-276
- Kocsis L, Vennemann TW, Fontignie D (2007) Migration of sharks into freshwater systems during the Miocene and implications for Alpine paleoelevation. *Geology* 35:451-454
- Kohler NE, Turner PA (2008) Stock structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean based on tagging data. *Sharks of the Open Ocean*:339-350
- Kubodera T, Watanabe H, Ichii T (2007) Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 17:111-124
- Levine PT, Glimcher MJ, Seyer JM, Huddleston JI, Hein JW (1966) Noncollagenous nature of the proteins of shark enamel. *Science* 154:1192-1194
- Logan JM, Lutcavage ME (2010) Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia* 644:231-244
- López-Ibarra G (2008) Estructura trófica de los copepods pelágicos en el Océano Pacífico oriental tropical. Ph.D, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur
- MacNeil MA, Drouillard KG, Fisk AT (2006) Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. *Can J Fish Aquat Sci* 63:345-353
- MacNeil MA, Skomal GB, Fisk AT (2005) Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Mar Ecol Prog Ser* 302:199-206
- Mahaffey C, Michaels AF, Capone DG (2005) The conundrum of marine N_2 fixation. *Am J Sci* 305:546-595
- Markaida U, Sosa-Nishizaki O (2010) Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review on its feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90:977-994
- Martínez del Río C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84:91-111



- Matich P, Heithaus MR, Layman CA (2010) Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Can J Fish Aquat Sci* 67:877-885
- Matich P, Heithaus MR, Layman CA (2011) Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology* 80:294-305
- McCord ME, Campana SE (2003) A quantitative assessment of the diet of the blue shark (*Prionace glauca*) off Nova Scotia, Canada. *J Northwest Atl Fish Sci* 32:57
- McMeans B, Olin J, Benz G (2009b) Stable isotope comparisons between embryos and mothers of a placental shark species. *Journal of Fish Biology* 75:2464-2474
- McMeans BCM, Svavarsson JSJ, Dennard SDS, Fisk ATFAT (2010) Diet and resource use among Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*) and teleosts sampled in Icelandic waters, using $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and mercury. *Can J Fish Aquat Sci* 67:1428-1438
- Michener RH, Kaufman L (2007) Stable isotopes ratios as tracer in marine food webs: an update. In: Michener R LKe (ed) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell, Boston
- Montealegre-Quijano S, Vooren CM (2010) Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. *Fisheries Research* 101:168-179
- Montoya JP (2007) Natural abundance of ^{15}N in marine planktonic ecosystems. In: Michener R LKe (ed) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell, Boston
- Moore JW, Semmens BX (2008) Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* 11:470-480
- Moss SA (1977) Feeding mechanisms in sharks. *Am Zool* 17:355-364
- Nakano H (1994) Age, reproduction and migration of blue shark [*Prionace*] in the north Pacific ocean. *Bulletin-National Research Institute of Far Seas Fisheries*
- Nakano H, Seki M (2003) Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus. *Bulletin-Fisheries Research Agency Japan*:18-55
- Nakano H, Stevens JD (2008) *The Biology and Ecology of the Blue Shark, Prionace glauca*. In: *Sharks of the Open Ocean*. Blackwell Publishing Ltd.
- Natanson LJ (1993) Effect of temperature on band deposition in the little skate, *Raja erinacea*. *Copeia*:199-206
- Navia AF, Cortés E, Mejía-Falla PA (2010) Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecol Model* 221:2918-2926
- Newman SP, Handy RD, Gruber SH (2011) Ontogenetic diet shifts and prey selection in nursery bound lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, indicate a flexible foraging tactic. *Environ Biol Fishes*:1-12
- Newsome SD, Clementz MT, Koch PL (2010) Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Mar Mamm Sci* 26:509-572
- Newsome SD, Etnier MA, Monson DH, Fogel ML (2009a) Retrospective characterization of ontogenetic shifts in killer whale diets via $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis of teeth. *Mar Ecol Prog Ser* 374:229-242
- Newsome SD, Koch PL, Etnier MA, Auriolles-Gamboa D (2006) Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids. *Mar Mamm Sci* 22:556-572
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429-436



- Newsome SD, Tinker MT, Monson DH, Oftedal OT, Ralls K, Staedler MM, Fogel ML, Estes JA (2009b) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology* 90:961-974
- Olson RJ, Popp BN, Graham BS, López-Ibarra GA, Galván-Magaña F, Lennert-Cody CE, Bocanegra-Castillo N, Wallsgrove NJ, Gier E, Alatorre-Ramírez V (2010) Food-web inferences of stable isotope spatial patterns in copepods and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean. *Progress in Oceanography* 86:124-138
- Oñate-González (2008) Descripción de los movimientos del tiburón azul (Usando telemetría satelital). Master, Centro de investigación científica y de educación superior de Ensenada, Ensenada
- Ostrom PH, Lien J, Macko SA (1993) Evaluation of the diet of Sowerby's beaked whale, *Mesoplodon bidens*, based on isotopic comparisons among northwestern Atlantic cetaceans. *Canadian journal of zoology* 71:858-861
- Pancost RD, Freeman KH, Wakeham SG, Robertson CY (1997) Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. *Geochim Cosmochim Acta* 61:4983-4991
- Papastamatiou YP, Friedlander AM, Caselle JE, Lowe CG (2010) Long-term movement patterns and trophic ecology of blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) at Palmyra Atoll. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 386:94-102
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one* 5:e9672
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr F (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279:860-863
- Perry RI, Thompson PA, Mackas DL, Harrison PJ, Yelland DR (1999) Stable carbon isotopes as pelagic food web tracers in adjacent shelf and slope regions off British Columbia, Canada. *Can J Fish Aquat Sci* 56:2477-2486
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu Rev Ecol Syst* 18:293-320
- Popp BN, Graham BS, Olson RJ, Hannides CCS, Lott MJ, López-Ibarra GA, Galván-Magaña F, Fry B (2007) Insight into the Trophic Ecology of Yellowfin Tuna, *Thunnus albacares*, from Compound-Specific Nitrogen Isotope Analysis of Proteinaceous Amino Acids. In: Todd ED, Rolf TWS (eds) *Terrestrial Ecology, Book Volume 1*. Elsevier
- Porter ME, Beltrán JL, Koob TJ, Summers AP (2006) Material properties and biochemical composition of mineralized vertebral cartilage in seven elasmobranch species (Chondrichthyes). *J Exp Biol* 209:2920-2928
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718
- Pratt J (1979) Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *FishBull* 2:445-470
- Preti A, Soykan CU, Dewar H, Wells RJD, Spear N, Kohin S (2012) Comparative feeding ecology of shortfin mako, blue and thresher sharks in the California Current. *Environ Biol Fishes*:1-20
- Quevedo M, Svanbäck R, Eklöv P (2009) Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90:2263-2274
- Rau G, Mearns A, Young D, Olson R, Schafer H, Kaplan I (1983) Animal $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology* 64:1314-1318



- Rau G, Takahashi T, Des Marais D, Repeta D, Martin J (1992) The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and CO_2 in ocean surface water: Data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. *Geochim Cosmochim Acta* 56:1413-1419
- Reif WE, McGill D, Motta P (1978) Tooth replacement rates of the sharks *Triakis semifasciata* and *Ginglymostoma cirratum*. *Zoologische Jahrbuch Anatomie* 99:151-156
- Robinson CJ, Anislado V, Lopez A (2004) The pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*) related to active upwelling sites in the California Current off the west coast of Baja California. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:753-766
- Ruiz-Cooley R, Markaida U, Gendron D, Aguíñiga S (2006) Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86:437-445
- Saino T, Hattori A (1987) Geographical variation of the water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its ^{15}N natural abundance in the Pacific and its marginal seas. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 34:807-827
- Sampson L, Galván-Magaña F, De Silva-Dávila R, Aguíñiga-García S, O'Sullivan JB (2010) Diet and trophic position of the devil rays *Mobula thurstoni* and *Mobula japanica* as inferred from stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90:969-976
- Sánchez-de Ita J, Quiñónez-Velázquez C, Galván-Magaña F, Bocanegra-Castillo N, Félix-Uraga R (2011) Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, Mexico. *J Appl Ichthyol* 27:20-24
- Santos M, Pierce G, López A, Reid R, Ridoux V, Mente E (2006) Pygmy sperm whales *Kogia breviceps* in the Northeast Atlantic: New information on stomach contents and strandings. *Mar Mamm Sci* 22:600-616
- Skomal GB, Natanson LJ (2003) Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* 101:627-639
- Smith W, Bizzarro J, Cailliet G (2009) The artisanal elasmobranch fishery on the east coast of Baja California, Mexico: Characteristics and management considerations La pesca artesanal de elasmobranquios en la costa oriental de Baja California, México: Características y consideraciones de manejo. *Ciencias Marinas* 35:209-236
- Sosa Nishizaki O, Márquez Farías JF, Villavicencio Garayzar CJ (2002) Case study: Pelagic shark fisheries along the west coast of Mexico. *Sharks of the Open Ocean*:275-282
- Strasburg DW (1958) Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fisheries* 1:2S
- Sydeman W, Hobson KA, Pyle P, McLaren E (1997) Trophic relationships among seabirds in central California: Combined stable isotope and conventional dietary approach. *Condor* 99:327-336
- Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng KC, Block BA (2004) Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Mar Ecol Prog Ser* 283:81-98
- Thomas CJ, Cahoon LB (1993) Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Marine Ecology-Progress Series* 95:19-19
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl K, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57:32-37



- Tinker M, Costa D, Estes J, Wieringa N (2007) Individual dietary specialization and dive behaviour in the California sea otter: using archival time–depth data to detect alternative foraging strategies. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54:330-342
- Tinker MT, Bentall G, Estes JA (2008b) Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:560-565
- Toperoff A (2002) Examination of diet of harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) from central California using stomach contents and stable isotope analysis from multiple tissues. Bachelor, San Jose State University,
- Tricas TC (1979) Relationships of the blue shark, *Prionace glauca*, and its prey species near Santa Catalina Island, California. *Fish Bull* 77:175-182
- Tucker S, Bowen WD, Iverson SJ, Blanchard W, Stenson GB (2009) Sources of variation in diets of harp and hooded seals estimated from quantitative fatty acid signature analysis(QFASA). *Mar Ecol Prog Ser* 384:287-302
- Vander Zanden HB, Bjorndal KA, Reich KJ, Bolten AB (2010) Individual specialists in a generalist population: results from a long-term stable isotope series. *Biol Lett* 6:711-714
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnol Oceanogr*:2061-2066
- Vaske-Junior T, Rincón-Filho G (1998) Stomach content of blue sharks (*Prionace glauca*) and anequim (*Isurus oxyrinchus*) from oceanic waters of southern Brazil. *Rev Bras Biol* 58:445-452
- Vaudo J, Matich P, Heithaus M (2010) Mother–offspring isotope fractionation in two species of placental sharks. *Journal of Fish Biology* 77:1724-1727
- Vennemann T, Hegner E, Cliff G, Benz G (2001) Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. *Geochim Cosmochim Acta* 65:1583-1599
- Vögler R, Beier E, Ortega-García S, Santana-Hernández H, Valdez-Flores JJ (2012) Ecological patterns, distribution and population structure of *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) in the tropical-subtropical transition zone of the north-eastern Pacific. *Mar Environ Res*
- Voss M, Dippner JW, Montoya JP (2001) Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48:1905-1921
- Walker JL, Potter CW, Macko SA (1999) The diets of modern and historic bottlenose dolphin populations reflected through stable isotopes. *Mar Mamm Sci* 15:335-350
- West J, Bowen GJ, Dawson TE, KP T (2010) Isoscapes: understanding movement, pattern and process on earth through isotope mapping, Vol 38. Springer, New York
- Wetherbee BM, Cortés E (2004) Food consumption and feeding habits. *Biology of Sharks and their Relatives*:223-242
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall New Jersey 4