



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**ECOFISIOLOGÍA DE ÁCIDOS GRASOS DEL TEJIDO
MUSCULAR DE CINCO ESPECIES DE ELASMOBRANQUIOS**

Tesis

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias en
Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Biología Marina)

P r e s e n t a

[María José Alderete Macal]

La Paz, Baja California Sur, noviembre de 2019

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13 horas del día 29 del Mes de Octubre del 2019, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"ECOFISIOLOGÍA DE ÁCIDOS GRASOS DEL TEJIDO MUSCULAR DE CINCO ESPECIES DE ELASMOBRANQUIOS"

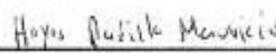
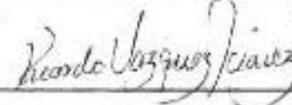
Presentada por el alumno:

María José Alderete Macal

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Biología Marina

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

LA COMISIÓN REVISORA

 _____ Dr. Javier Caraveo Patiño Director de Tesis	 _____ Dr. Mauricio Hoyos Padilla Co-Tutor
 _____ Dr. Mario Jaime Rivera Co-Tutor	 _____ Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe Co-Tutor
 _____ Dr. Ricardo Vázquez Juárez Co-Tutor	
 _____ Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro, Directora de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos	

Conformación de Comités

Dr. Javier Caraveo Patiño
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Director de Tesis

Dr. Mario Jaime Rivera
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Co-Tutor

Dr. Ricardo Vázquez Juárez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C.
Co- Tutor

Dr. Edgar Mauricio Hoyos Padilla
Pelagios-Kakunja A.C.
Co-Tutor

Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe
Instituto Nacional de Pesca
Co-Tutor

Comité Revisor De Tesis

Dr. Javier Caraveo Patiño
Dr. Mario Jaime Rivera
Dr. Ricardo Vázquez Juárez
Dr. Mauricio Hoyos Padilla
Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

Jurado De Examen

Dr. Javier Caraveo Patiño
Dr. Mario Jaime Rivera
Dr. Ricardo Vázquez Juárez
Dr. Edgar Mauricio Hoyos Padilla
Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

Suplentes

Dr. James Ketchum Mejía
Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez

Resumen

La composición de ácidos grasos es fuente de información para entender aspectos sobre de la ecología y biología de diferentes especies. En los elasmobranquios, un grupo compuesto por especies altamente móviles, y con escalas espaciales de uso de hábitat muy grandes y diferentes; el empleo de técnicas bioquímicas como el estudio de ácidos grasos y sus biomarcadores es útil para proveer información acerca de relaciones depredador-presa, cambios en la dieta, estatus fisiológico y de uso del hábitat trófico. Este estudio se realiza desde una aproximación ecofisiológica en la cual se describen las posibles implicaciones fisiológicas y ecológicas del contenido de ácidos grasos y sus biomarcadores en cinco especies de elasmobranquios del Pacífico Mexicano. Los resultados de este estudio muestran la existencia de diferencias intraespecíficas en la composición de ácidos grasos de *Cephalurus cephalus* y *Carcharodon carcharias* asociados a la dieta, a una conservación selectiva de ácidos grasos esenciales en su tejido muscular, así como a una redistribución de estos para sobrellevar procesos fisiológicos como por ejemplo la reproducción. Se sugiere a la relación EPA/ARA como una herramienta útil en la identificación de “momentos críticos” posiblemente asociados a la edad de primera madurez en el ciclo de vida de *Cephalurus cephalus* y a los biomarcadores DHA/EPA y ARA/EPA como herramientas para identificar cambios de dieta ontogenéticos en *Carcharodon carcharias*. Los contenidos de ARA, EPA y DHA encontrados en cinco especies de elasmobranquios sugieren su importancia como elementos nutricionales esenciales que afectan sus dinámicas tróficas. Se sugiere que las diferencias interespecíficas están asociadas a el efecto del uso de diferentes hábitats tróficos por cada una de las 5 especies estudiadas demostrando que el contenido estructural de los ácidos grasos y su interpretación como biomarcadores, permiten hacer inferencias directas sobre la fisiología y ecología de los elasmobranquios.

Palabras clave: Elasmobranquio, ácidos grasos, ontogenia, hábitat trófico, dieta

Dr. Javier Caraveo Patiño



Vo. Bo.

Summary

Fatty acid composition has become an important source of information to understand different aspects of the ecology and biology of the species. For elasmobranchs, a group composed by highly mobile large home range species; the use of biochemical study methods such as fatty acids and their biomarkers are useful to provide long term information on predator-prey relations, diet shifts, physiological status and habitat use. This study uses an ecophysiological approach by which possible physiological and ecological implications of the fatty acid composition in muscle of five species of elasmobranchs of the Mexican Pacific are described. The results of this study demonstrate the existence of intraspecific differences on the fatty acid composition of *Cephalurus cephalus* and *Carcharodon Carcharias* related to different factors such as: diet; a selective conservation of essential fatty acids in their muscle tissue and to a redistribution of fatty acids in order to endure physiological processes such as reproduction. We suggest EPA/ARA ratio as a useful tool to detect “critical moments” possibly associated to the age of first maturity on the lifecycle of *Cephalurus cephalus*; and the biomarkers DHA/EPA and ARA/EPA as tools for the identification of ontogenetic related diet shifts on *Carcharodon carcharias*. The contents of ARA, EPA and DHA of the five species of elasmobranchs suggest their importance as essential nutrients which affect their trophodynamics. We suggest that interspecific differences are the result of different habitat use by the species. These results show that the muscle fatty acid composition on five species of elasmobranchs and their interpretation as biomarkers allow to infer on the physiology and ecology of elasmobranchs.

Key words: Elasmobranch, fatty acid, ontogeny, habitat use, diet

Dr. Javier Caraveo Patiño



Vo. Bo.

Dedicatoria

Para los tiburones, los grandes protectores de los océanos.

Para todos aquellos que ante la adversidad se vuelven más fuertes.

Para mi familia, cada paso que doy lo doy junto y por ustedes.

*El mar escucha como un sordo
es insensible como un dios
y sobrevive a los sobrevivientes*

*Nunca sabre que espero de él
ni que conjuro deja en mis tobillos
pero cuando estos ojos se hartan de baldosas
y esperan entre el llano y las colinas
o en las calles que se cierran en más calles
entonces sí me siento náufrago y solo el mar puede
salvarme*

Mario Benedetti

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) por aceptarme en el programa de posgrado y por ser la institución facilitadora para la realización de este estudio y obtención del grado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada a lo largo del programa de Doctorado (212235).

A Pelagios Kakunja A.C. por el apoyo en la obtención de muestras y asesoría en ecología de tiburones.

A mi director de tesis, Dr. Javier Caraveo Patiño por su conocimiento acerca del estudio de ácidos grasos y por su gran dedicación como asesor académico.

A mi comité asesor: Dr. Mario Jaime Rivera, Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe, Dr. Ricardo Vázquez Juárez, Dr. Mauricio Hoyos Padilla por el gran apoyo brindado a lo largo de este trayecto. Sus conocimientos y aportaciones fueron cruciales para el enriquecimiento de este trabajo.

A todo el personal de posgrado del CIBNOR por su constante apoyo.

Al Laboratorio de Microalgas: a la Dra. María Concepción Lora Vilchis; por su asesoramiento en la extracción y cuantificación de ácidos grasos.

Agradezco a todas aquellas personas sin quienes este trabajo no hubiese sido posible. Todos quienes estuvieron a lo largo de este camino, abriéndome las puertas de sus hogares, sus oídos y sus brazos.

Contenido

Resumen.....	i
Summary.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de figuras.....	vii
Lista de tablas.....	viii
Abreviaturas.....	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Ácidos grasos en vertebrados.....	3
2.2 Ácidos grasos en elasmobranquios	4
2.3 Perfil de ácidos grasos en tejido muscular y el ambiente trófico	5
3. JUSTIFICACIÓN	7
4. HIPÓTESIS	9
5. OBJETIVOS	10
5.1 Objetivo general	
5.2 Objetivos particulares.....	10
6. Material y métodos	11
6.1 Área de estudio.....	11
6.1.1 Isla Guadalupe	11
6.1.2 Archipiélago de Revillagigedo	12
6.1.3 Campo pesquero Punta Lobos	13
6.1.4 Bahía Magdalena	14
6.1.5 Puerto pesquero de Santa Rosalía.....	15
6.2 Trabajo de campo	16
6.3 Trabajo de laboratorio	17
6.3.1 Estandarización del método de extracción de lípidos totales	17
6.3.2 Cuantificación del contenido de lípidos totales	18
6.3.3 Derivatización de ácidos grasos	19
6.3.4 Identificación y cuantificación de los ácidos grasos	19
6.4 Análisis estadísticos.....	20
7. RESULTADOS	22
7.1 Estandarización de la técnica de extracción de AG en músculo de elasmobranquios.	22
7.2 Comparaciones intraespecíficas	23
7.2.1 El caso <i>Cephalurus cephalus</i>	23

7.2.2	El caso <i>Carcharodon carcharias</i>	28
7.3	Comparaciones interespecíficas	32
7.3.1	Comparación de lípidos totales y ácidos grasos en 5 especies de elasmobranquios.....	32
8.	DISCUSIÓN	39
8.1	Estandarización de la técnica de extracción de lípidos totales en músculo de elasmobranquios.	39
8.2	Contenido de lípidos totales.....	39
8.3	Implicaciones fisiológicas del contenido de ácidos grasos.....	40
8.3.1	Ácidos grasos relevantes en la membrana plasmática de tejido muscular de elasmobranquios	40
8.3.2	El caso <i>Cephalurus cephalus</i>	44
8.3.3	El caso <i>Carcharodon carcharias</i>	47
8.3.4	Relación EPA/ARA	49
8.4	Implicaciones ecológicas del contenido de ácidos grasos	53
8.4.1	Relación del ácido araquidónico en el tejido muscular de elasmobranquios con las estrategias tróficas.....	53
8.4.2	Ácidos grasos como posibles indicadores de hábitat trófico	56
9.	CONCLUSIONES	63
9.1	Perspectivas	66
10.	LITERATURA CITADA	67

Lista de figuras

Figura 1. Áreas de estudio en la Península de Baja California y Pacífico Norte.....	15
Figura 2. Contenido de ácidos grasos y EPA/ARA de <i>Cephalurus cephalus</i>	26
Figura 3. Clasificaciones por tallas A, B, y C de <i>Cephalurus cephalus</i>	27
Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de la composición de ácidos grasos de <i>Carcharodon carcharias</i> . Comparaciones de las clases de talla de acuerdo a la Clasificación I.	30
Figura 5. Escalamiento multidimensional (MDS) de la composición de ácidos grasos de <i>Carcharodon carcharias</i> . Comparaciones de las clases de talla de acuerdo a la Clasificación II.	31
Figura 6. Escalamiento multidimensional (MDS) de los biomarcadores de <i>Carcharodon carcharias</i> . Comparaciones de las clases de talla de acuerdo con la Clasificación II.....	32
Figura 7. Comparación del contenido de lípidos totales de cinco especies de elasmobranquios..	33
Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional de la composición de ácidos grasos. Comparación de 5 especies de elasmobranquios.....	36
Figura 9. Análisis de escalamiento multidimensional de biomarcadores de ácidos grasos. Comparación de cinco especies de elasmobranquios.	37
Figura 10. Análisis de escalamiento multidimensional de la composición de ácidos grasos. Comparación entre la especie bentónica (<i>Cephalurus cephalus</i>) y las especies pelágicas (<i>Carcharodon carcharias</i> , <i>Sphyrna zygaena</i> , <i>Alopias pelagicus</i> , <i>Mobula birostris</i>)	38
Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional de los biomarcadores de ácidos grasos. Comparación entre la especie bentónica (<i>Cephalurus cephalus</i>) y las especies pelágicas (<i>Carcharodon carcharias</i> , <i>Sphyrna zygaena</i> , <i>Alopias pelagicus</i> , <i>Mobula birostris</i>).	38

Lista de tablas

Tabla I. Especies de elasmobranquios y muestreados durante los años 2015-2016.	22
Tabla II. Clasificación de los tiburones dentro de las Clasificaciones B y C en función de su longitud total.	24
Tabla III. Contenido de ácidos grasos y lípidos totales (%) respecto al sexo y estadio de desarrollo en músculo de <i>Cephalurus cephalus</i>	25
Tabla IV. Comparaciones pareadas de los rangos de talla de la Clasificación C. 28	
Tabla V. Contenido de ácidos grasos y lípidos totales (%) respecto al sexo y estadio de desarrollo en músculo de <i>Carcharodon carcharias</i>	29
Tabla VI. Contenido de LT (%) en músculo de 5 especies de elasmobranquios. .	33
Tabla VII. Valores de P resultantes de la comparación Bonferroni de 5 especies de elasmobranquios.....	34
Tabla VIII. Composición de ácidos grasos (%) de 5 especies de elasmobranquios..	35
Tabla IX. Contenidos de PUFA y EPA/ARA en diversas especies de elasmobranquios	51

Abreviaturas

AG - ácido graso

SAT - ácido graso saturado

MUFA - ácido graso monoinsaturado

PUFA - ácido graso poliinsaturado

EPA - ácido eicosapentaenoico

ARA - ácido araquidónico

DHA - ácido docosahexaenoico

AGE - ácido graso esencial

LT – Lípidos totales

ByD- Bligh y Dyer

BHT - Butil hidroxitolueno

MDS – análisis de escalamiento multidimensional

SIMPER – análisis de similitud porcentual

ANOSIM – análisis de similitud

PERMANOVA- análisis de varianza Permutacional

mL- mililitro

μL – microlitro

°C – grado centígrado

h – horas

m – metro

cm - centímetros

mm – milímetros

Lt – Longitud total

n3 – omega 3

n6 – omega 6

1. INTRODUCCIÓN

Los ácidos grasos (AGs) representan el componente principal de las membranas plasmáticas en forma de fosfolípidos (Bergé y Barnathan, 2005; Birsoy *et al.*, 2013) además de ser el principal almacén de energía en los vertebrados (Price y Valencak, 2012; Tocher, 2003). La composición de AGs ha sido utilizada como fuente de información para entender aspectos sobre la ecología y biología de las especies. Se han empleado para estimar la dieta de los depredadores (Budge *et al.*, 2006; Iverson *et al.*, 2004); determinar el estado nutricional de los individuos (Barbarich *et al.*, 2006; Briend *et al.*, 2011; Holman, 1960); y como fuente de información ecológica y de distribución (Pethybridge *et al.*, 2010).

La composición de AGs, particularmente los ácidos grasos poliinsaturados (PUFA) que componen los lípidos estructurales (*i.e.* fosfolípidos), establecen las características fisiológicas de las células, y de los tejidos que constituyen (Gorjão *et al.*, 2009); ya que tienen funciones que impactan: la fluidez de la membrana (Brett y Müller-Navarra, 1997), y la producción de hormonas ligadas a los procesos de comunicación al interior y exterior de las células (Lehninger *et al.*, 1993). Además, son moléculas nutricionalmente críticas que son transferidas a través de las redes tróficas, lo que permite su uso como biomarcadores (Perhar *et al.*, 2013).

En los peces, los requerimientos de AGs particulares cambian cualitativa y cuantitativamente entre especies, así como, a lo largo de su ontogenia (Tocher, 2010). El conocimiento de estos cambios mediante la identificación de diferencias intraespecíficas e interespecíficas en la composición de AGs puede ayudar a elucidar el uso de estas moléculas en la fisiología, así como en las dinámicas tróficas de elasmobranchios. La composición de AGs en tejido muscular puede fungir como un biomarcador de atributos fisiológicos y ecológicos (Iverson *et al.*, 2004; Pethybridge *et al.*, 2010, 2011; Schaufler *et al.*, 2005; Semeniuk *et al.*, 2007)

debido a que los AGs del tejido muscular en este grupo, son preferentemente utilizados como moléculas estructurales y no como fuente de energía (Ballantyne, 1997; Davidson *et al.*, 2014; Pethybridge *et al.*, 2010; Speers-Roesch y Treberg, 2010).

Los elasmobranquios se conforman en gran parte por especies altamente móviles, ampliamente distribuidas y con rangos espaciales de hábitat muy grandes (Malpica-Cruz *et al.*, 2013; Ward-Paige y Lotze, 2011). En un grupo como este, el empleo de técnicas bioquímicas como el estudio de AGs son particularmente útiles ya que proveen información acerca del uso de las redes tróficas con base en la dieta asimilada a largo plazo (Sardenne *et al.*, 2017). Asimismo, una aproximación ecofisiológica, que considere los cambios de la composición de AGs de diferentes tejidos a nivel individual de cualquier especie, puede proveer información relevante respecto a los atributos fisiológicos que son afectados por las actividades humanas (Wikelski y Cooke, 2006). Este estudio es una primera aproximación ecofisiológica donde se describen posibles implicaciones fisiológicas y ecológicas del contenido de AGs del tejido muscular de cinco especies de elasmobranquios que habitan diferentes áreas del Pacífico Mexicano.

2. ANTECEDENTES

2.1 Ácidos grasos en vertebrados

Los lípidos, además de ser la unidad estructural de las células, son la principal fuente de energía de los seres vivos (Bergé y Barnathan, 2005). En los vertebrados, los lípidos que almacenan energía son los lípidos neutros, encontrados principalmente en forma de triglicéridos, que en su mayoría se localizan en el hígado y en el tejido adiposo (Birsoy *et al.*, 2013). Por otra parte, los lípidos estructurales (lípidos polares), se encuentran en forma de fosfolípidos y colesterol en las membranas plasmáticas celulares (Lee *et al.*, 2006). Tanto lípidos neutros y polares están conformados por AGs (Lehninger *et al.*, 1993). Si bien, algunos de éstos pueden ser sintetizados *de novo* por los organismos, algunos ácidos grasos poliinsaturados (PUFA) deben de ser adquiridos vía dieta, y se les denomina comúnmente ácidos grasos esenciales (AGE) (Bergé y Barnathan, 2005).

En la naturaleza, los AGE ocurren en dos familias separadas, la familia omega-6 y omega-3, o bien n6 y n3. El nombre de la familia lo denota la posición del carbono en el cual ocurre el primer doble enlace desde el metilo terminal. El precursor de los AGE de la familia n6 es un ácido poliinsaturado, llamado ácido linoleico (ácido todos-cis 9,12-octadecadienóico, C18:2 n6), que es comúnmente almacenado en los aceites de las semillas de las plantas. A partir de éste, algunas enzimas (desaturasas y elongasas) en los animales insertan más dobles enlaces y carbonos para hacer una cadena más insaturada y elongada. De esta forma el ácido linoleico es convertido en otros tipos de ácidos grasos, como por ejemplo el ácido araquidónico (C20:4 n6, o ARA); un PUFA con 20 carbonos y cuatro dobles enlaces. De igual manera el precursor de la familia omega-3 es el AG alpha-linolenico (ácido todos-cis-9,12,15-octadecatrienóico, C18:3 n3), a partir del cual el mismo complejo enzimático aumenta dobles enlaces y carbonos para derivar a otros PUFA n3, entre ellos el ácido eicosapentaenoico (C20:5 n3, o EPA); un PUFA con 20 carbonos y

cinco dobles enlaces. y el ácido docosahexaenoico (C22:6 n3, o DHA (Bergé y Barnathan, 2005; Cagliari *et al.*, 2011; Caraveo-Patiño *et al.*, 2009; Dalsgaard *et al.*, 2003; Iverson, 2009).

Generalmente las plantas y las algas son los únicos seres vivos capaces de sintetizar *de novo* los precursores de los PUFA omega-6 y omega-3 (*i.e.* C18:2 n6 y C18:3 n3). Se ha demostrado que la mayoría de los animales no transcriben las enzimas que se requieren para llevar a cabo el proceso (Brett y Müller-Navarra, 1997; Dalsgaard *et al.*, 2003), por lo que su consumo en la dieta es necesario (Berge y Barnathan, 2005; Brett y Muller-Navarra, 1997; Dalsgaard *et al.*, 2003). En el ambiente marino, el fitoplancton es el principal productor de PUFA. Los PUFA fisiológicamente esenciales para la fauna marina son el EPA, DHA y el ARA; los cuáles han sido vinculados al crecimiento, éxito reproductivo y desarrollo neuronal (Perhar *et al.*, 2013). Incluso, se ha comprobado, que a pesar de que este tipo de AGs pueden ser utilizados para obtención de energía por la ruta catabólica aeróbica β -oxidación, en su lugar son transferidos preferencialmente para su incorporación como lípidos estructurales de las membranas plasmáticas (Kestemont *et al.*, 2015).

2.2 Ácidos grasos en elasmobranquios

Debido a que los estudios de AGs en los elasmobranquios son relativamente recientes, la mayoría de ellos se han enfocado a la comprensión de su asimilación en diferentes tipos de tejidos (Beckmann *et al.*, 2013; Couturier *et al.*, 2013; McMeans *et al.*, 2012; Pethybridge *et al.*, 2014; Speers-Roesch y Treberg, 2010). En su mayoría se han generado descripciones de perfiles de clases de lípidos y AG de hígado y músculo (Belicka *et al.*, 2012; Beckmann *et al.*, 2013; Davidson *et al.*, 2011; Økland *et al.*, 2005; Pethybridge *et al.*, 2011).

A diferencia del resto de los vertebrados, los elasmobranquios presentan un metabolismo único, el cual limita la oxidación de AGs mediante la ruta de la β -

oxidación, para su uso como fuente de energía en el músculo cardíaco y esquelético (Ballantyne, 1997; Speers-Roesch y Treberg, 2010); lo cual sugiere que los PUFA en estos tejidos, son preferentemente integrados directamente de la dieta a las membranas plasmáticas del tejido muscular (Ballantyne, 1997; Davidson *et al.*, 2014; Speers-Roesch y Treberg, 2010).

La composición lipídica de un tejido está relacionada con su funcionamiento y con requerimientos fisiológicos particulares de AGs (Davidson *et al.*, 2011). El estudio de los requerimientos de AGE de un tejido en una especie no solo abarca conocer sus requerimientos de PUFA específicos, también implica conocer el balance en las proporciones entre distintos PUFA, y como éstos varían en distintos estadios de vida (Tocher, 2010). Algunos estudios recientes han demostrado que tal necesidad fisiológica en los elasmobranchios es concomitante con una incorporación selectiva de AGs en los diferentes tejidos, donde las diferencias intraespecíficas e interespecíficas a nivel de composición de AGs, pueden relacionarse con factores ambientales, filogenéticos, atributos del hábitat, regulación de flotabilidad, y presumiblemente también reflejan diferentes funciones en los ecosistemas (Pethybridge *et al.*, 2010). Dentro de este contexto, de acuerdo con Couturier *et al.*, (2013), el músculo de este grupo es un sitio donde se encuentran elevados contenidos de PUFA, mientras que el hígado contiene altas cantidades de AGs de cadena corta, debido a que éste último funciona como tejido de almacén de energía (Couturier, *et al.*, 2013; Økland *et al.*, 2005).

2.3 Perfil de ácidos grasos en tejido muscular y el ambiente trófico

Como se ha mencionado, la composición de AGs se encuentra estrechamente relacionada a una gran diversidad de factores. Entre los ambientales destacan la calidad y cantidad de las presas; que a su vez están relacionados con otros factores biológicos como la reproducción y la migración (Pethybridge *et al.*, 2010; 2014). Dentro de este contexto, es de esperarse, que algunos tejidos específicos,

requieran conservar AGs particulares en función de sus requerimientos fisiológicos, más aún, cuando la disponibilidad de los mismos en la dieta es limitada en el ambiente que habitan (Beckmann *et al.*, 2013; Chatelier, 2006; Kestemont *et al.*, 2015).

En el ambiente marino la disponibilidad de los AGs n6 (entre ellos el ARA), está limitada en relación con las proporciones de AGs n3 (Davidson *et al.*, 2014). Sin embargo, diversos autores, han encontrado altos contenidos de AGs pertenecientes a esta familia en dermis e incluso en tejido muscular de especies de elasmobranquios que se encuentran en posiciones tróficas distintas, por ejemplo, en el tiburón ballena *Rhincodon typus* y la manta de arrecife *Manta alfredi*, especies principalmente filtradoras (Couturier *et al.*, 2013; Bennett *et al.*, 2017; Rohner *et al.*, 2013); así como en tejido muscular de *C. carcharias*, especie principalmente carnívora (Kerr *et al.*, 2006; Pethybridge *et al.*, 2014). Por lo que es factible que otras especies de elasmobranquios también tengan altos requerimientos de ARA, los cuáles deben de cumplir como parte de su estrategia trófica.

La obtención de estas moléculas a través del uso de diferentes redes tróficas puede inferirse mediante el contenido de AGs particulares, o de relaciones de dos tipos de AGs, denominados biomarcadores (Davidson y Cliff, 2014; McMeans *et al.*, 2012; Pethybridge *et al.*, 2011, 2014; Rohner *et al.*, 2013; Schaufler *et al.*, 2005). En los elasmobranquios el estudio de AGs como biomarcadores se ha llevado a cabo principalmente para establecer relaciones depredador-presa; sin embargo, su empleo en referencia al uso de un hábitat trófico particular por parte de las especies es casi nulo (Burgess *et al.*, 2016 ; Couturier *et al.*, 2013; Pethybridge *et al.*, 2010, 2014).

3. JUSTIFICACIÓN

La comprensión del papel que tiene una especie en el ecosistema depende en gran parte, del conocimiento de su ecología trófica (Bornatowski *et al.*, 2014; Montoya *et al.*, 2006). A este respecto, se sabe que los elasmobranquios (tiburones y rayas) tienen un papel clave en la transferencia de energía de los ecosistemas (Cortés *et al.*, 2008; Leigh *et al.*, 2017). Son reconocidos como especies clave debido a su habilidad para regular la abundancia, distribución y diversidad de otras especies del ecosistema, al controlar las densidades de la gran diversidad de especies que constituyen sus presas (Sergio y Pedrini, 2006). Sin embargo, aún existe incertidumbre en el entendimiento de las dinámicas de sus poblaciones, especialmente en lo que a sus dinámicas tróficas se refiere (Belicka *et al.*, 2012; Matich *et al.*, 2011).

La información sobre su ecología trófica puede mejorar el entendimiento de los procesos ecosistémicos que se relacionan con el uso de diferentes tipos de ambientes por parte de las diferentes especies de elasmobranquios (McMeans *et al.*, 2012). Para comprender como este grupo hace uso del hábitat donde preferentemente encuentra las presas que constituyen su espectro trófico, o hábitat trófico, es necesario caracterizar las adaptaciones fisiológicas que han evolucionado (Cortés *et al.*, 2008). Dentro de este contexto, la identificación de posibles diferencias en la composición de ácidos grasos y de sus biomarcadores, permitiría utilizarlas para comprender este atributo de los tejidos como consecuencia del mecanismo adaptativo de cada especie para sobrevivir a diferentes condiciones ambientales, sus implicaciones en la fisiología de las especies; así como relaciones depredador presa, y dinámicas tróficas (Dalsgaard *et al.*, 2003; Iverson, 2009; Iverson *et al.*, 2004; Murzina *et al.*, 2013, 2016).

El considerar los requerimientos fisiológicos de AGs de cualquier especie de elasmobranquio dentro de las iniciativas de conservación, reforzará los planes de

conservación y manejo mediante la identificación de hábitats críticos en el ciclo de vida de las especies. Esto demanda considerar no solo la distribución espacial y temporal de la especie (*i.e.* el elasmobranquio como depredador), sino también los hábitats tróficos donde se distribuyen los componentes principales de su dieta (*e.g.* presas de las cuales obtiene sus AGE). Por lo que es necesario también identificar los procesos *ex-situ* que favorezcan su supervivencia (Couturier *et al.*, 2013).

4. HIPÓTESIS

Dado que las variaciones de los perfiles de ácidos grasos en organismos marinos se han asociado a cambios fisiológicos y de hábitat trófico; se espera encontrar que la composición de AGs de las membranas del músculo de algunos elasmobranquios sea diferente en función a la especie, sexo, estadio ontogenético, y hábitat trófico.

5. OBJETIVOS

5.1 *Objetivo general*

Determinar las implicaciones fisiológicas y ecológicas de la composición de AGs de las membranas de tejido muscular en función al sexo, estadio ontogenético, y hábitat trófico de diferentes especies de elasmobranquios.

5.2 *Objetivos particulares*

Describir la composición de AG de dos especies de elasmobranquios morfológicamente diferentes en función de sus clases de talla y sexos.

Comprobar si existen diferencias intraespecíficas en la composición de AGs del tejido muscular de dos especies de elasmobranquios en función de sus clases de talla y sexo.

Identificar posibles implicaciones ontogenéticas y reproductivas relacionadas con la composición de AGs en dos especies de elasmobranquios.

Describir la composición de AGs del tejido muscular de cinco especies de elasmobranquios con uso de diferentes hábitats tróficos.

Determinar si existen diferencias interespecíficas en la composición de AGs y biomarcadores de AGs del tejido muscular de cinco especies de elasmobranquios y si estas se asocian con el uso de diferentes hábitats tróficos.

6. Material y métodos

6.1 Área de estudio

Diferentes especies fueron obtenidas en cuatro áreas del Pacífico Mexicano (Fig. 1): Archipiélago de Revillagigedo (*Mobula birostris*), afuera de Bahía Magdalena (*Cephalurus cephalus*), Puerto Pesquero de Santa Rosalía (*Alopias pelagicus*), Punta Lobos (*Sphyrna zygaena*), e Isla Guadalupe (*Carcharodon carcharias*).

6.1.1 Isla Guadalupe

La Isla Guadalupe (29°00' N, 118°26' O), se localiza a 250 kilómetros de la costa de la península de Baja California y se sitúa en la región sur del sistema de la Corriente de California (Hoyos-Padilla *et al.*, 2016). La isla y sus islotes fueron declarados Reserva de la Biósfera, por su relevancia biológica y ecológica, por Decreto Presidencial publicado en el Diario Oficial de la Federación, el día 25 de abril de 2005; constituye uno de los sitios de mayor importancia biológica en México (SEMARNAT, 2013).

La isla es un cuerpo volcánico desarrollado sobre la dorsal meso-oceánica del Pacífico Oriental, cuya actividad de dispersión cesó hace aproximadamente 11 millones de años; su estructura es producto de múltiples derrames basálticos intercalados con volcanes cineríticos. Presenta al norte una caldera cuyo diámetro aproximado es de 10 km y tiene en su porción meridional una zona de fracturamiento a partir de la cual, aparecen con mayor frecuencia centros volcánicos y una estructura de caldera similar a la parte norte cuya actividad es aparentemente más reciente (Delgado-Argote *et al.*, 1993). No tiene una plataforma continental significativa, a excepción de la zona sur donde una plataforma poco profunda conecta a la isla a una serie de pequeños islotes, tales como El Toro y El Zapato

(Castro *et al.*, 2005). A poca distancia de la costa, la profundidad aumenta con una pendiente de aproximadamente 70° hasta el suelo marino hasta los 3,600 m (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005).

La isla funciona como zona de reproducción de varias especies de mamíferos marinos: el Elefante Marino del Norte *Mirounga angustirostris*, el Lobo Fino de Guadalupe *Arctocephalus townsendi*, y el león marino de california *Zalophus californianus*. Asimismo, desde el 2006 fue identificada como un importante sitio de agregación de Tiburón Blanco (*Carcharodon carcharias*) (Domeier y Nasby-Lucas, 2006). Actualmente, dicha agregación ha sido relacionada a eventos alimenticios por parte de tiburones juveniles y adultos, quienes aprovechan la gran diversidad de presas disponibles (Domeier *et al.*, 2012; Hoyos-Padilla *et al.*, 2016; Jaime-Rivera *et al.*, 2014; Skomal *et al.*, 2015). Si bien, en el área las presas potenciales de los adultos están conformadas principalmente por los mamíferos marinos (Hoyos-Padilla *et al.*, 2016; Jaime-Rivera *et al.*, 2014); las de los juveniles están conformadas por rayas batoideas (*Myliobatis californica*), calamares (*Onychoteuthis banksi*, *O. borealjaponica* y *Dosidicus gigas*), dos tipos de macarela (*Scomber japonicus* y *Auxis thazard*), sardinas (*Sardinops caerulea*), pez volador (*Cypselurus californicus*) y anchoveta (Gallo-Reynoso, 1994).

6.1.2 Archipiélago de Revillagigedo

Las Islas Revillagigedo consisten de un grupo de cuatro islas oceánicas de origen volcánico, las cuales emergen independientemente del suelo oceánico a lo largo de la Zona de Fractura de Clarión (Brattstrom, 1990); localizadas entre las coordenadas geográficas 18°20' y 19°20' latitud norte, y los 110°45' y 114°50' longitud oeste (CONANP, 2004). Las islas, en orden creciente con respecto a su tamaño son: Roca Partida, San Benedicto, Clarión y Socorro (Brattstrom, 2015).

La fauna marina que habita el archipiélago es peculiar por ubicarse en una región donde confluyen organismos del Indo-Pacífico, Golfo de California y Pacífico Mexicano, lo que le confiere gran relevancia zoogeográfica. En las aguas de la reserva se reproducen y habitan numerosos peces de importancia comercial, como el atún (género *Thunnus*), vieja (*Bodianus diplotaenia*), cocinero (*Halichoeres nicholsi*), baya (*Mycteroperca jordanii*) y cabrilla (*Dermatolepis dermatolepis*); rayas, mantarrayas (*Mobula birostris*) y tiburones (p. ej., géneros *Sphyrna* y *Carcharhinus*); además de las langostas *Panulirus penicillatus* y *P. inflatus* (CONANP, 2004).

De las especies mencionadas, *Mobula birostris* es una especie que se encuentra globalmente amenazada por las pesquerías (Stewart, *et al.*, 2016a). Un estudio reciente sugiere que las mantas de la región de Revillagigedo conforman una subpoblación bien estructurada, que exhibe un alto grado de residencia con pocos eventos migratorios de larga distancia (Stewart *et al.*, 2016b).

6.1.3 Campo pesquero Punta Lobos

El campo pesquero Punta Lobos se localiza en la costa occidental de la Península de Baja California Sur (23°25' latitud norte, 110°14' longitud oeste) (Cabrera-Chávez-Costa *et al.*, 2010). En este campo, las capturas de interés son langosta, huachinango, cabrilla, cazón/tiburón, estacuda, garropa, pierna y calamar (Tovar Lee *et al.*, 2015). Esta región se ve influenciada por el gran sistema de la Corriente de California, que incluye a la Corriente de California, la Corriente de Davidson Contracorriente Costera y a la Contracorriente Subsuperficial que fluye cercana a la plataforma continental (Hickey, 1979; Lynn y Simpson, 1987).

A lo largo de la costa de Baja California los vientos procedentes del norte y del noroeste son importantes ya que bajo su influencia se mueven las aguas paralelamente a la costa y bajo la influencia de la rotación terrestre las aguas superficiales son transportadas hacia mar abierto. Estas, son reemplazadas por

aguas más frías y salobres provenientes de profundidades de 200 m produciendo surgencias, lo que acarrea nutrientes a la capa superficial quedando estos disponibles para la producción orgánica primaria (Gómez-Valdés y Vélez-Muñoz, 1982).

6.1.4 Bahía Magdalena

Bahía Magdalena, Baja California Sur se encuentra en las coordenadas 24° 17' 383" latitud norte, 112° 13' 267" longitud oeste. Las aguas oceánicas adyacentes al sistema lagunar de Bahía Magdalena tienen una plataforma continental angosta, con un gradiente batimétrico de aproximadamente 250 m en 25 km de extensión transversal a la costa (Zaitsev *et al.*, 2010). En las aguas oceánicas adyacentes a esta bahía, se ha identificado una zona típica de surgencias costeras generadas por el viento (Bakun, 1977). Las surgencias son de frecuencia estacional con un patrón bien definido durante el periodo de primavera verano y de mayor intensidad durante el periodo de abril a junio (Zaitsev *et al.*, 2003; Zaitsev *et al.*, 2010) Esta actividad de surgencias induce la presencia de aguas frías subsuperficiales frente a la boca de la bahía (Zaitsev *et al.*, 2010).

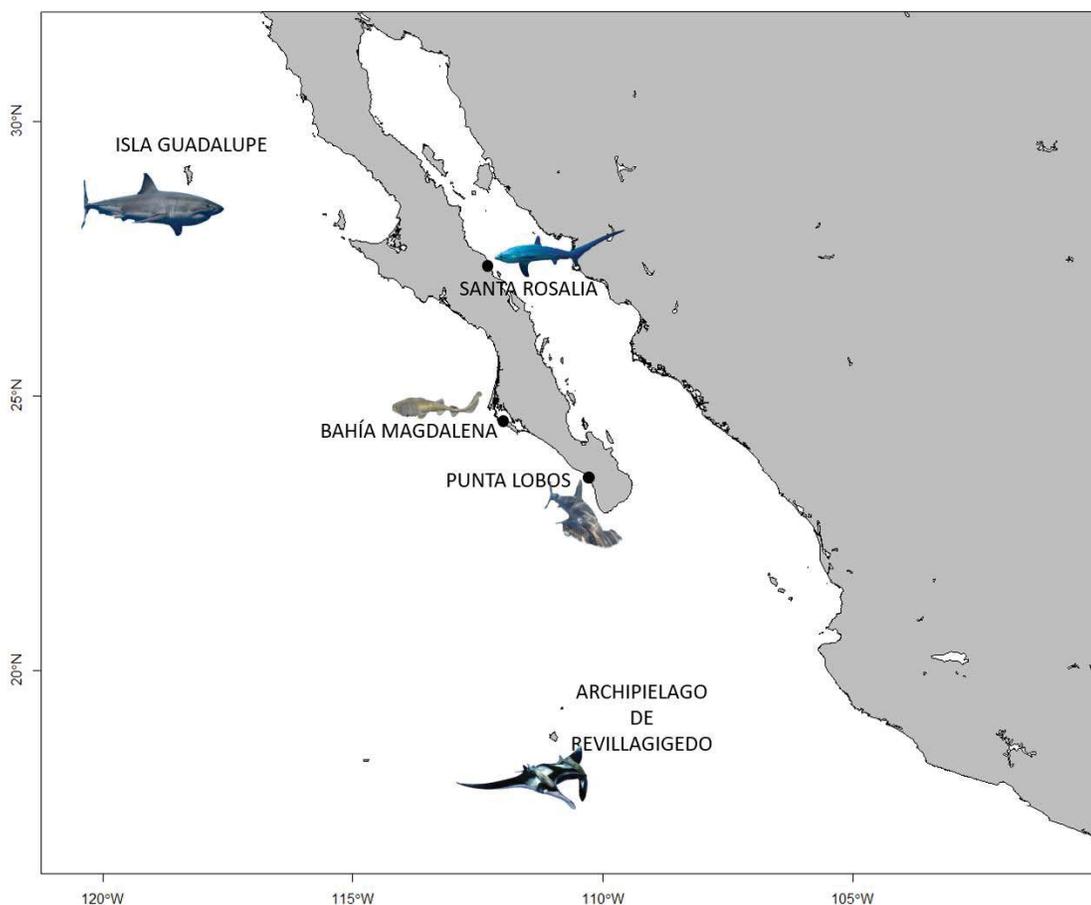


Figura 1. Áreas de estudio en la Península de Baja California y Pacífico Norte

6.1.5 Puerto pesquero de Santa Rosalía

El Puerto pequero de Santa Rosalía fue fundado producto de las minerías que se llevaban a cabo a principios del siglo XIX y que continuaron hasta la década de los ochentas (Arvizu-Martínez, 1987). Se localiza en la región central-occidental del Golfo de California y posee una plataforma continental rocosa y estrecha. Sus procesos oceanográficos se caracterizan por procesos de mezcla por mareas y surgencias estacionales causadas por los vientos del sur durante el verano (Arce-

Acosta, 2015). Este puerto es una de las poblaciones con más habitantes en la Reserva de la Biósfera del Vizcaíno. Entre las actividades de captura de la región destacan las especies de escama, y algunas especies de pesca deportiva. Además, en este puerto, la pesca de calamar gigante es considerada como una de las capturas de mayor importancia ya que a esta especie se le captura casi durante todo el año, concretamente entre marzo y noviembre (Cortés *et al.*, 2006; Díaz-Uribe *et al.*, 2013; Guerrero y Pelcastre, 2016)

6.2 Trabajo de campo

Se muestrearon cinco especies de elasmobranchios en el Pacífico Mexicano. El muestreo en campo varió en función de la especie. En el caso de las especies protegidas, se obtuvieron biopsias de tejido muscular (*Mobula birostris* y *Carcharodon carcharias*) con el método de colecta empleado por Jaime-Rivera *et al.*, (2013); utilizando una hawaiana con punta modificada cuyas características varían en virtud de la especie a muestrear. Asimismo, se obtuvieron muestras de especies de pesca comercial en los campos pesqueros de Santa Rosalía (*Alopias pelagicus*), y Punta Lobos, B.C.S. (*Sphyrna zygaena*). Una vez colectadas, se colocaron en hielo, hasta llegar a las instalaciones del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR), donde se almacenaron a una temperatura de -80°C . Las muestras de *Cephalurus cephalus*, fueron obtenidas mediante un arrastre de fondo a 365 m de profundidad. En este caso, los organismos completos fueron congelados y transportados a las instalaciones del CIBNOR, donde se llevó a cabo su disección. Para cada uno de los organismos muestreados se registró la longitud total (L_t), el sexo y en aquellos casos donde fue posible se registró si eran juveniles o adultos. Para las especies en que se logró colectar individuos de diferentes estadios de desarrollo, se determinó la edad de primera madurez utilizando información publicada en la literatura.

6.3 Trabajo de laboratorio

La extracción del contenido de lípidos totales (LT) se llevó a cabo siguiendo la metodología propuesta por Bligh y Dyer, 1959 (ByD). Sin embargo, debido a que en la literatura se han propuesto diferentes modificaciones a los métodos de extracción de lípidos para diferentes tejidos de elasmobranchios, fue necesario estandarizar el método de extracción para tejidos con bajos contenidos de lípidos totales. Para tal fin se usaron muestras de *Sphyrna zygaena*.

6.3.1 Estandarización del método de extracción de lípidos totales

Con la finalidad de determinar si la variación de la proporción de agua destilada del sistema Bligh y Dyer alteraba la efectividad de la metodología de extracción del contenido de LT, se llevó a cabo una corrida con muestras de músculo pertenecientes a seis tiburones (*Sphyrna zygaena*). Las muestras de músculo fueron liofilizadas en el Laboratorio de Bioquímica Fisiológica del CIBNOR (cada individuo fue procesado individualmente). Una vez liofilizadas se tomó el peso seco de cada muestra y posteriormente se clasificó a los organismos en 2 grupos con 3 individuos en cada grupo. Tanto en el primero, como en el segundo grupo se incluyó a 3 individuos pertenecientes a *Sphyrna zygaena*. A las muestras de músculo correspondientes al primer grupo ($n_1 = 3$) se les agregó un sistema de solventes tipo ByD con una relación de agua:cloroformo:metanol de 0.8:1:2 equivalente a una tercera parte del peso seco de la muestra (Bligh y Dyer, 1959). A un segundo grupo ($n_2 = 3$) se le agregó una parte adicional de H₂O destilada para formar un sistema con relación de agua:cloroformo:metanol de 1.8:1:2 (Pearson *et al.*, 2008). Paralelamente a cada muestra se le agregó de 5 a 10 μ L de Butil hidroxitolueno (BHT) para evitar la oxidación de los lípidos. Las muestras fueron agitadas en vortex. Con el propósito de desintegrar el tejido, los tubos se colocaron en un sonicador con hielo por 20 minutos. Finalmente fueron cubiertas con septos de

teflón y se almacenaron en un congelador a -20°C por 24 horas. De los dos sistemas de extracción finalmente se descartó la modificación de Pearson *et al.* (2008).

6.3.2 Cuantificación del contenido de lípidos totales

Se determinó el contenido de LT por análisis gravimétrico. Se tomaron los pesos constantes de los viales que fueron utilizados para la determinación de los lípidos totales. Para ello, se tomaron 6 pesos diferentes por vial utilizando una balanza analítica. Los viales fueron previamente sometidos a por lo menos 15 minutos en la estufa para eliminar la humedad y a 15 minutos en el desecador con silica gel.

Pasadas las 24 horas, cada muestra se agitó (con el uso de un vortex) y se sometió a 3 ciclos de sonicación de 15 minutos cada uno. El homogenizado de cada muestra se filtró en pipetas *Pasteur* preparadas previamente con fibra de vidrio. El filtrado se colocó entonces en un segundo tubo de ensayo. Una vez filtrado, se les agregó una parte extra de cloroformo adicional (1 mL). Todas las muestras se agitaron en vortex para después colocar los tubos balanceados en la centrífuga por 8 minutos a 2500 revoluciones por minuto a 5°C . Los lípidos (encontrados en la fase inferior del tubo) se extrajeron utilizando una pipeta *Pasteur* para cada muestra y se pasaron a un nuevo tubo (tubo 3). A los tubos que contenían el primer extracto se les agregaron 2 mL de cloroformo, y se repitió el procedimiento de agitarlos con vortex, sonicación y centrifugación en las mismas condiciones para pasarlos a los tubos correspondientes que ya contenían la primera parte del extracto.

Una vez concluida la extracción, los tubos se secaron con nitrógeno gaseoso. Una vez evaporado el solvente, se adicionaron de manera inmediata 2 mL de cloroformo. Se tomó entonces una alícuota de 1.5 mL en los viales pesados previamente y 0.5 mL se quedó en el tubo para su posterior derivatización. Una vez en los viales el cloroformo fue evaporado con nitrógeno gaseoso. Ya secos los lípidos, se sacó el peso constante de cada vial para obtener el peso del contenido de LT de cada

muestra y se registraron los valores en una base de datos. Los valores del contenido de LT se expresaron en valores relativos con respecto al peso de cada muestra. Posteriormente, el contenido de LT obtenidos de cada submuestra se suspendió en 500 μL de cloroformo.

6.3.3 Derivatización de ácidos grasos

Los lípidos fueron metil esterificados mediante una derivatización ácida. Para ello, primero se evaporó el cloroformo con un flujo de nitrógeno gaseoso. Una vez evaporado se añadió 1 mL de metanol ácido ($\text{HCl}:\text{CH}_3\text{OH}$, 5:95 v/v). Antes de tapar el tubo se aplicó una cubierta de teflón a la boca para asegurar un buen sellado del tubo y evitar evaporación. Se marcó en el tubo el nivel de cloroformo con el que ingresa cada tubo al baño María. Los tubos se colocaron 2 h en baño María a 85°C en un termo-baño, teniendo especial cuidado los primeros 10 minutos para evitar que el contenido se evapore. En caso de evaporación, se adicionó de nuevo la cantidad de metanol ácido evaporado. Posteriormente los tubos se enfriaron a temperatura ambiente. A cada uno se le adicionó 1 mL de agua destilada y 1 mL de heptano. Los tubos se agitaron con vortex, para finalmente obtener de cada tubo una alícuota a partir de la parte superior de heptano de aproximadamente $300\mu\text{L}$ y depositarlo en un vial adecuado para cromatografía de gases. Las muestras con los metil-ésteres obtenidos fueron inyectados en un cromatógrafo de gases (Agilent Technologies) equipado con una columna de capilaridad (JyW DB 23 122-2332, 250°C , 30 m, 0.25 mm, 0.25 μm) que utilizaba helio como gas acarreador.

6.3.4 Identificación y cuantificación de los ácidos grasos

La identificación de los AGs presentes en cada una de las submuestras se llevó a cabo considerando el tiempo de retención de una mezcla de 37 estándares de metil-ésteres de ácidos grasos SUPELCO. Para su cuantificación se consideró la

concentración de todos los AGs presentes en la composición y se calcularon las abundancias relativas de cada uno de ellos con respecto al total de AGs contenidos en cada muestra.

6.4 Análisis estadísticos

La mayoría de las muestras colectadas fueron de tiburones, por ello se seleccionó a *Cephalurus cephalus* y *Carcharodon carcharias* como las dos especies de elasmobranquios morfológicamente más diferentes.

Para los análisis estadísticos se llevaron a cabo comparaciones intraespecíficas e interespecíficas. Se compararon sexos y clases de talla de las especies *C. carcharias* y *C. cephalus*; asimismo, se compararon las cinco especies de elasmobranquios muestreadas. El contenido de lípidos totales se comparó usando análisis de varianza no paramétricos (WILCOXON Y KRUSKAL WALLIS) mientras que para la composición de AGs y biomarcadores se utilizaron análisis multivariados.

Para identificar diferencias entre factores (*i.e.* clases de talla, sexo y especie) se empleó el Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA). Para determinar el grado de solapamiento entre grupos se llevaron a cabo Análisis de Similitud (ANOSIM) basados en distancias de Bray Curtis; calculadas a partir de los datos transformados con raíz cuadrada, con un nivel de significancia de $p < 0.05$. Para indicar en qué grado se daba el solapamiento entre grupos se consideraron los valores de R del análisis de similitud (ANOSIM) como fue propuesto por Pethybridge *et al.* (2010): $R > 0.75$ grupos bien separados; $R = 0.50-0.75$ grupos separados, pero con solapamiento; $R = 0.25-0.50$: grupos separados, pero fuertemente solapados; $R < 0.25$: grupos apenas separados. Para determinar la contribución de AGs individuales en la separación de los grupos se aplicaron análisis de similitud porcentual (SIMPER). Aunado a las pruebas anteriores, en las comparaciones

intraespecíficas de *C. carcharias* y las interespecíficas se utilizó además un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) para visualizar el agrupamiento de los individuos. Las pruebas estadísticas se llevaron a cabo utilizando los Softwares R (Versión 0.99.902) y Past3.

7. RESULTADOS

Durante el 2015-2016, se obtuvieron 59 biopsias de músculo de 5 especies de elasmobranquios del Pacífico mexicano (Tabla I); con diferentes valores de posición trófica reportos en la literatura.

Tabla I. Especies de elasmobranquios y muestreados durante los años 2015-2016.

Especies muestreadas	n	Posición Trófica
<i>Mobula birostris</i>	3	3.4
<i>Cephalurus cephalus</i>	34	3.7
<i>Sphyrna zygaena</i>	6	4.2
<i>Alopias pelagicus</i>	6	4.2
<i>Carcharodon carcharias</i>	10	4.5
Total	59	

Las posiciones tróficas fueron tomadas de (Burgess *et al.*, 2016; Bizzarro *et al.*, 2017; Cortés, 1999)

7.1 Estandarización de la técnica de extracción de AGs en músculo de elasmobranquios.

No se encontraron diferencias significativas en el contenido de lípidos totales (LT) del músculo de *S. zygaena* con respecto al sistema ByD aplicado para su extracción (WELCH T = 3.6849, GL = 2.0734, P > 0.05). No obstante, se obtuvo una mejor extracción de LT (promedio \pm desviación estándar) mediante el sistema ByD 0.8:1:2 LT (1.02 \pm 0.3 %); que con el sistema ByD 1.8:1:2 (0.2 \pm 0.04 %).

7.2 Comparaciones intraespecíficas

7.2.1 El caso *Cephalurus cephalus*

De los 34 individuos muestreados, 21 eran hembras, 12 machos y en 1 individuo el sexo no fue registrado. Asimismo, 30 individuos eran juveniles y 4 eran adultos.

Los tiburones fueron agrupados en dos clasificaciones (clasificación A y B). La clasificación A se construyó en base a la longitud total (L_t) correspondiente a la edad de primera madurez propuesta por Aguirre-Villaseñor y Salas-Singh, 2012 en: juveniles y adultos. Dentro de la categoría de juveniles se incluyeron a los tiburones con L_t menores de 18.4 cm para machos y 22.1 cm para hembras. La categoría de adultos se compuso por tiburones con L_t mayores o iguales a 18.4 cm para machos y 22.1 cm para hembras. Ya que en la clasificación (A) la desviación estándar de los juveniles fue considerablemente mayor que la de los adultos (Fig. 3A), y debido a que no existe información previa acerca de la variación de los AGs a lo largo del Desarrollo de *C. cephalus*; se decidió llevar a cabo un análisis exploratorio. De modo, que los individuos fueron reorganizados en ocho clases de talla, descritas a detalle en la Tabla II (Clasificación B, Fig. 2). Para la clasificación B se utilizaron las siguientes clases de talla: I, II, III, IV, V, VI, VII and VIII. Los individuos con $L_t < 11$ cm fueron agrupado en la clase de talla I ($n = 3$). La clase II incluía individuos $11 \leq L_t < 12$ cm ($n = 3$). El grupo III incluyó a los individuos con $12 \leq L_t < 13$ cm ($n = 7$), y así consecutivamente hasta llegar a individuos con $L_t < 17$ cm. No existieron individuos suficientes para generar clases de talla entre los 17-25 cm (Tabla II).

Tabla II. Clasificación de los tiburones dentro de las Clasificaciones B y C en función de su longitud total.

CLASIFICACIÓN B (8 CLASES DE TALLA)								
Clasificación	Clase I	Clase II	Clase III	Clase IV	Clase V	Clase VI	Clase VII	Clase VIII
	(n = 3)	(n = 3)	(n = 7)	(n = 6)	(n = 4)	(n = 3)	(n = 2)	(n = 2)
Rango de talla (cm)	$L_t < 11$	$11 \leq L_t < 12$	$12 \leq L_t < 13$	$13 \leq L_t < 14$	$14 \leq L_t < 15$	$15 \leq L_t < 16$	$16 \leq L_t < 17$	$L_t > 26$

CLASIFICACIÓN C (4 CLASES DE TALLA)				
Clasificación	Clase I'	Clase II'	Clase III'	Clase IV'
	(n = 3)	(n = 16)	(n = 4)	(n = 11)
Rango de talla (cm)	$L_t < 11$	$11 \leq L_t < 14$	$14 \leq L_t < 15$	$15 \leq L_t \geq 26$

n, número de muestras; L_t , longitud total

No se encontraron diferencias significativas en el contenido de LT ($3.7 \pm 2.7 \%$) en función al sexo (WILCOXON, $W = 94$, $n_1 = 21$, $n_2 = 12$, $P > 0.05$) ni entre juveniles y adultos (t -test, $t = -1.2206$, d.f. = 30, $P > 0.05$). Sin embargo, el contenido de LT fue mayor ($4.1 \pm 3.3 \%$) en hembras que en machos ($3.0 \pm 1.5 \%$). A su vez, el contenido de LT fue mayor en juveniles ($3.8 \pm 2.9 \%$) que en adultos ($2.4 \pm 0.7 \%$).

La composición de AGs del músculo de *C. cephalus* en función al sexo y la clasificación A se describe a detalle en la tabla III. Su contenido de ácidos grasos monoinsaturados (MUFA) fue de $26.3 \pm 9.0 \%$; el de ácidos grasos saturados (SAT) fue de $24.8 \pm 8.0 \%$ y el de ácidos grasos polinsaturados (PUFA) fue de $20.7 \pm 7.3 \%$. Asimismo, su composición se caracterizó por un mayor contenido de AGs pertenecientes a la familia n3 que de los pertenecientes a la familia la n6; donde los AGs predominantes fueron 16:0, 18:1n9, 22:6n3 (DHA), y 20:4n6 (ARA).

Tabla III. Contenido de ácidos grasos y lípidos totales (%) respecto al sexo y estadio de desarrollo en músculo de *Cephalurus cephalus*.

n	Total	Hembras	Machos	Juveniles	Adultos
	34	21	12	30	4
Lípidos totales	3.7 ± 2.7	4.1 ± 3.3	3.0 ± 1.5	3.8 ± 2.9	2.4 ± 0.7
Ácido Graso					
14:0	1.9 ± 0.7	1.7 ± 0.8	2.2 ± 0.4	1.9 ± 0.7	1.6 ± 0.2
16:0	16.0 ± 5.2	14.9 ± 6.3	17.9 ± 1.1	15.9 ± 5.5	17.0 ± 1.0
17:0	0.6 ± 0.2	0.6 ± 0.3	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.2	0.6 ± 0.1
18:0	6.2 ± 2.1	5.7 ± 2.5	7.1 ± 0.6	6.3 ± 2.2	5.6 ± 0.2
ΣSAT	24.8 ± 8.0	22.9 ± 9.7	28.0 ± 1.8	27.6 ± 1.6	24.8 ± 0.9
16:1n-9	0.7 ± 0.3	0.7 ± 0.4	0.7 ± 0.2	0.7 ± 0.3	0.7 ± 0.5
16:1n-7	5.1 ± 2.0	4.8 ± 2.4	5.7 ± 1.0	5.2 ± 2.1	4.9 ± 1.2
18:1n-9t	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.3	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.3	0.4 ± 0.1
18:1n-9	11.3 ± 6.7	10.3 ± 7.0	13.0 ± 6.3	11.5 ± 6.7	10.0 ± 7.1
18:1n-7	6.1 ± 5.7	6.0 ± 6.4	6.4 ± 4.8	6.1 ± 5.9	6.7 ± 5.0
20:1n-9	1.9 ± 0.7	1.7 ± 0.8	2.2 ± 0.4	1.9 ± 0.7	1.8 ± 0.4
22:1n-9	0.6 ± 0.4	0.6 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.6 ± 0.4	0.7 ± 0.4
ΣMUFA	26.3 ± 9.0	24.7 ± 11.0	29.3 ± 3.3	26.5 ± 9.6	25.2 ± 4.8
18:2n-6t	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0
18:2n-6	1.2 ± 0.4	1.1 ± 0.5	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.4	1.0 ± 0.1
20:2n-6	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1
18:3n-3	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.2	0.06 ± 0.02
20:1n-9	1.8 ± 0.7	1.9 ± 0.7	1.7 ± 0.3	2.2 ± 0.3	1.6 ± 0.7
20:4n-6 (ARA)	3.0 ± 1.4	2.6 ± 1.7	3.5 ± 0.6	2.9 ± 1.3	3.7 ± 2.5
20:5n-3 (EPA)	3.8 ± 1.3	3.5 ± 1.5	4.3 ± 0.4	3.8 ± 1.3	3.9 ± 0.7
22:5n-6	0.7 ± 0.3	0.6 ± 0.3	0.7 ± 0.3	0.6 ± 0.3	0.9 ± 0.2
22:6n-3 (DHA)	11.5 ± 4.6	10.8 ± 5.3	12.3 ± 2.7	10.9 ± 4.5	15.9 ± 2.5
ΣPUFA	20.7 ± 7.3	19.2 ± 8.8	22.7 ± 3.2	20.7 ± 7.4	26.0 ± 4.8
Σn-3	15.4 ± 5.6	14.4 ± 6.7	16.7 ± 2.7	14.8 ± 5.6	19.9 ± 2.4
Σn-6	5.5 ± 2.1	4.9 ± 2.5	6.3 ± 0.8	5.4 ± 2.1	6.3 ± 2.6
EPA/ARA	1.2 ± 0.3	1.2 ± 0.3	1.3 ± 0.3	1.3 ± 0.2	0.8 ± 0.2
DHA/ARA	3.7 ± 0.6	3.7 ± 0.7	3.5 ± 0.4	3.7 ± 0.6	3.4 ± 0.2
16:0+ARA	19.0 ± 6.2	17.5 ± 7.6	21.4 ± 0.7	18.8 ± 6.5	20.7 ± 3.3
16:0+EPA	19.8 ± 6.4	18.4 ± 7.8	22.2 ± 1.1	19.7 ± 6.8	20.9 ± 0.7
16:0+DHA	27.5 ± 9.1	25.7 ± 11.1	30.2 ± 2.2	26.8 ± 9.4	32.9 ± 3.2
18:0+EPA	10.0 ± 3.3	9.2 ± 4.0	11.4 ± 0.5	10.1 ± 3.5	9.6 ± 0.9
18:0+ARA	9.2 ± 3.2	8.3 ± 3.7	10.6 ± 0.7	9.2 ± 3.3	9.4 ± 2.4
18:0+DHA	17.7 ± 6.2	16.5 ± 7.5	19.4 ± 2.6	17.2 ± 6.4	21.5 ± 2.4

Cada valor en la tabla representa el valor promedio ± desviación estándar.

Los análisis de permutaciones no mostraron diferencias significativas de la composición de AGs entre sexos (PERMANOVA, $F = 1.752$, $P > 0.05$) ni entre juveniles y adultos (PERMANOVA, $F = 0.4811$, $P > 0.05$).

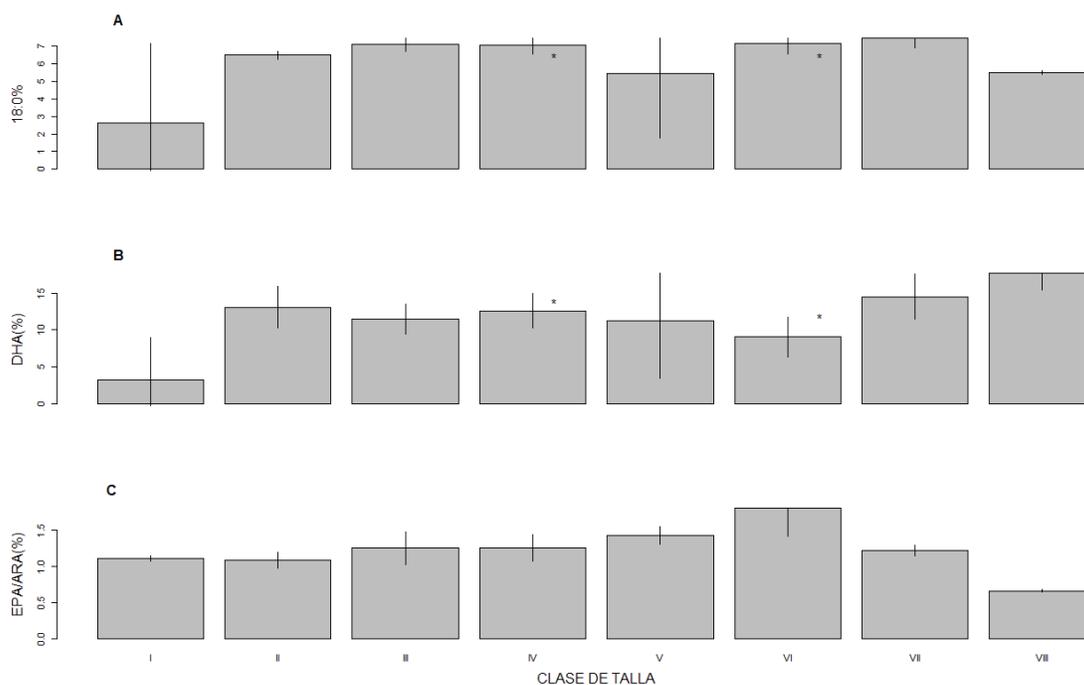


Figura 2. Contenido de ácidos grasos y EPA/ARA de *Cephalurus cephalus*. A. 16:0; B. DHA; y C. EPA/ARA. La significancia estadística entre grupos se denota por: * $p < 0.05$

Los resultados de la clasificación B mostraron que la composición de AGs era significativamente diferente entre las clases de talla (PERMANOVA, $F = 2.811$, $P < 0.05$). De acuerdo con las pruebas Post-Hoc, existieron diferencias significativas (Fig. 3B) entre las clases de talla IV y VI. ($P = 0.037$). Por su parte, el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) señaló que los AGs que contribuyeron más a la disimilitud entre grupos en orden de importancia fueron el 18:1n9, DHA, 16:0, 18:1n7, 18:0, 16:1n7 y ARA; representando el 66.7 % de la disimilitud acumulada. Paralelamente, el análisis de barras resaltó que la desviación estándar de las clases I y V era mayor que la del resto de los grupos (Fig. 2A,B). Por lo que, teniendo en consideración el aumento de la desviación estándar de las clases I y V, se reorganizó a los individuos en cuatro clases de talla (Clasificación C, Fig. 3C). Los tiburones incluidos en cada clase de talla se detallan en la tabla II. En la clase I se

incluyeron a los tiburones antes pertenecientes a las Clase I ($n = 3$). La clase II se conformó por la combinación de las clases II-IV ($n = 16$). En la clase V' se mantuvo a los tiburones de la clase V ($n = 4$). Finalmente, los tiburones de las clases VI-VIII se integraron junto a los individuos que fueron excluidos de la clasificación B dentro de la clase de talla IV' ($n = 11$). La comparación de la clasificación C mostró la existencia de diferencias significativas entre las clases de talla (PERMANOVA, $F = 8.539$, $P < 0.05$). Los valores de P obtenidos mediante las pruebas Post-Hoc Bonferroni se detallan en la tabla IV. Para esta clasificación el análisis SIMPER señaló que los AGs que contribuyeron más a la disimilitud entre grupos en orden de importancia fueron el 18:1n9, DHA, 16:0, 18:1n7, 18:0, 16:1n7 y ARA acumulando el 66.97 % de disimilitud acumulada.

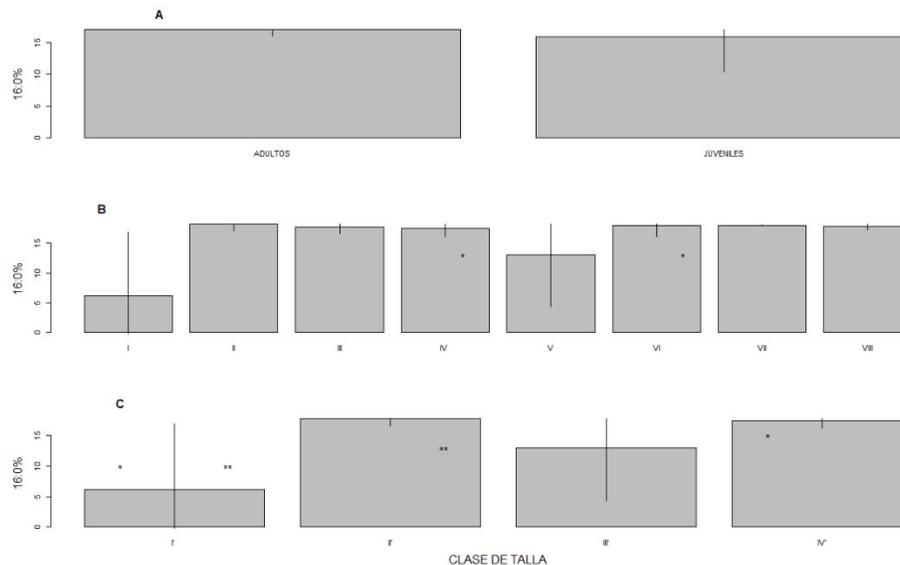


Figura 3. Clasificaciones por tallas A, B, y C de *Cephalurus cephalus*. (A) Juveniles y adultos; (B) I- VIII clases de talla; (C) I' - IV' clases de talla. La significancia estadística entre grupos se denota por: * $p < 0.05$, ** $p \leq 0.01$

Tabla IV. Comparaciones pareadas de los rangos de talla de la Clasificación C.

CLASIFICACIÓN C				
Clase de talla	I'	II'	III'	IV'
I'		0.017**	0.22	0.034*
II'	0.017**		0.09	0.11
III'	0.22	0.09		0.12
IV'	0.034*	0.11	0.12	

Los valores de p se determinados por PERMANOVA. Las significancias estadísticas se denotan por: *p < 0.05, **p ≤ 0.01

7.2.2 El caso *Carcharodon carcharias*

El análisis de *Carcharodon carcharias* se llevó a cabo con nueve biopsias; de las cuales cinco correspondieron a hembras, y cuatro a machos. De las mismas muestras, tres correspondieron a juveniles, tres a subadultos, y tres a adultos. Para llevar a cabo las comparaciones, los tiburones fueron agrupados en dos clasificaciones (clasificación I y II). La clasificación I se compuso por tres clases de talla (juveniles, subadultos y adultos), de acuerdo a Bruce y Bradford (2012). La clase de talla “juveniles” comprendió a los individuos $1.75 < L_t < 3$ m (n = 3); la clase de talla “subadultos” (n = 3) comprendió individuos $3 \leq L_t < 3.6$ en machos y $3 \leq L_t < 4.8$ m en hembras; finalmente en la clase de talla “adultos” (n = 3) se incluyeron a los individuos con L_t mayores a los 3.6 m para machos y mayores a 4.8 m para hembras. En la clasificación II, los individuos se agruparon utilizando como parteaguas una L_t de 3 m; talla donde se ha reportado la existencia de un cambio de dieta en la especie (Carlisle *et al.*, 2012; Tricas y McCosker, 1984). De modo que la clasificación II se compuso por dos clases de talla (juveniles-II y adultos-II). En “juveniles-II” se incluyeron a todos los individuos con L_t iguales o menores a los 3 m, y en “adultos-II” se incluyeron a todos los individuos con L_t superiores a los 3 m.

No se encontraron diferencias significativas en el contenido de LT entre sexos (WILCOXON $W = 13$; $P > 0.05$); ni entre clases de talla; Clasificación I (KRUSKAL WALLIS $H = 1.5$; d.f. = 2; $P > 0.05$) y Clasificación II (WILCOXON $W = 11$; $P > 0.05$).

En la tabla se describe el contenido de AGs para hembras y machos y para la Clasificación I. El grupo de AGs dominante fue el de los SAT (35.2 ± 5.3 %), seguidos por los PUFA (21.8 ± 6.3 %) y finalmente por los MUFA (19.5 ± 3.9 %). Los AGs dominantes fueron 16:0, 18:1n-9, DHA y ARA.

Tabla V. Contenido de ácidos grasos y lípidos totales (%) respecto al sexo y estadio de desarrollo en músculo de *Carcharodon carcharias*.

n	Total	Hembras	Machos	Juveniles	Subadultos	Adultos
	9	5	4	3	3	3
Lípidos Totales	1.6 ± 0.3	1.6 ± 0.1	1.6 ± 0.5	1.8 ± 0.4	1.4 ± 0.2	1.5 ± 0.3
Ácido Graso						
14:0	0.9 ± 0.4	1.0 ± 0.1	0.9 ± 0.6	1.1 ± 0.05	1.0 ± 0.1	0.7 ± 0.5
16:0	20.2 ± 2.8	19.8 ± 3.0	20.6 ± 3.0	21.1 ± 4.1	21.5 ± 1.7	17.9 ± 0.9
18:0	14.1 ± 3.1	15.0 ± 3.5	13.0 ± 2.5	17.5 ± 3.01	13.6 ± 0.4	11.3 ± 0.4
ΣSFA	35.2 ± 5.3	35.8 ± 6.0	34.5 ± 5.9	39.7 ± 6.6	36.1 ± 2.1	29.9 ± 1.5
16:1n-9	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.3	0.4 ± 0.0	0.4 ± 0.0
16:1n-7	1.5 ± 0.8	1.8 ± 0.8	1.2 ± 0.7	1.7 ± 1.4	1.5 ± 0.3	1.3 ± 0.1
18:1n-9t	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.6 ± 0.0
18:1n-9	10.9 ± 1.9	11.7 ± 1.9	10.0 ± 1.6	11.2 ± 3.4	11.5 ± 0.0	10.1 ± 0.9
18:1n-7	6.1 ± 1.5	6.9 ± 1.4	5.2 ± 1.2	5.9 ± 2.8	6.4 ± 0.6	6.0 ± 0.3
20:1n-9	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.03 ± 0.06	0.2 ± 0.0	0.2 ± 0.0
22:1n-9	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.0
ΣMUFA	19.5 ± 3.9	21.4 ± 3.9	17.2 ± 3.5	19.8 ± 8.0	20.3 ± 0.6	18.4 ± 0.9
18:2n-6t	0.3 ± 0.6	0.1 ± 0.1	0.5 ± 0.8	0.6 ± 1.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0
18:2n-6	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.08	0.5 ± 0.0	0.5 ± 0.0
18:3n-3	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.09 ± 0.08	0.3 ± 0.0	0.2 ± 0.0
20:4n-6 (ARA)	7.8 ± 2.1	8.1 ± 2.2	7.4 ± 2.2	7.11 ± 3.8	7.6 ± 0.5	8.7 ± 0.7
20:5n-3 (EPA)	0.9 ± 0.4	1.0 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.8 ± 0.6	0.8 ± 0.0	1.0 ± 0.2
22:6n-3 (DHA)	12.1 ± 5.1	12.1 ± 5.1	12.2 ± 5.9	6.5 ± 4.6	13.2 ± 1.4	16.7 ± 0.6
ΣPUFA	21.8 ± 6.3	21.9 ± 6.8	21.6 ± 7.5	15.7 ± 8.6	22.5 ± 1.5	27.0 ± 0.3
Σn-3	13.2 ± 5.0	13.2 ± 5.3	13.1 ± 6.2	7.4 ± 5.3	14.2 ± 1.3	17.8 ± 0.7
Σn-6	8.6 ± 1.7	8.7 ± 2.2	8.5 ± 1.4	8.2 ± 3.3	8.3 ± 0.4	9.2 ± 0.7
DHA/EPA	14.6 ± 4.9	12.9 ± 5.9	16.8 ± 2.7	9.1 ± 3.8	17.4 ± 2.6	17.4 ± 2.5
ARA/EPA	9.9 ± 2.6	8.7 ± 1.7	11.4 ± 2.9	10.6 ± 4.4	10.0 ± 0.6	9.2 ± 2.2

Cada valor en la tabla representa el valor promedio ± desviación estándar

Las comparaciones por análisis de similitudes (ANOSIM) no encontraron diferencias significativas en la composición de AGs entre sexos (ANOSIM $R = -0.068$; $P > 0.05$). Por otro lado, la prueba de ANOSIM mostró que, las clases de talla de la Clasificación I se separaban, pero se sobrelapan (ANOSIM $R = 0.5144$; $P < 0.05$). De acuerdo con los valores-R de las comparaciones pareadas, juveniles y subadultos fueron clases de talla escasamente separadas ($R = 0.07$); mientras que los subadultos y los adultos se separaban, pero se sobrelapan ($R = 0.7$). Finalmente, los valores-R indicaron separación con sobrelapamiento entre juveniles y adultos ($R = 0.63$), un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) aunado a los resultados de ANOSIM sugirió la existencia de dos clases de talla en lugar de tres (Fig. 4). Por lo que los tiburones que se encontraban en la clase de talla de subadultos se reorganizaron dentro de las clases de talla juveniles-II o adultos-II (Clasificación II).

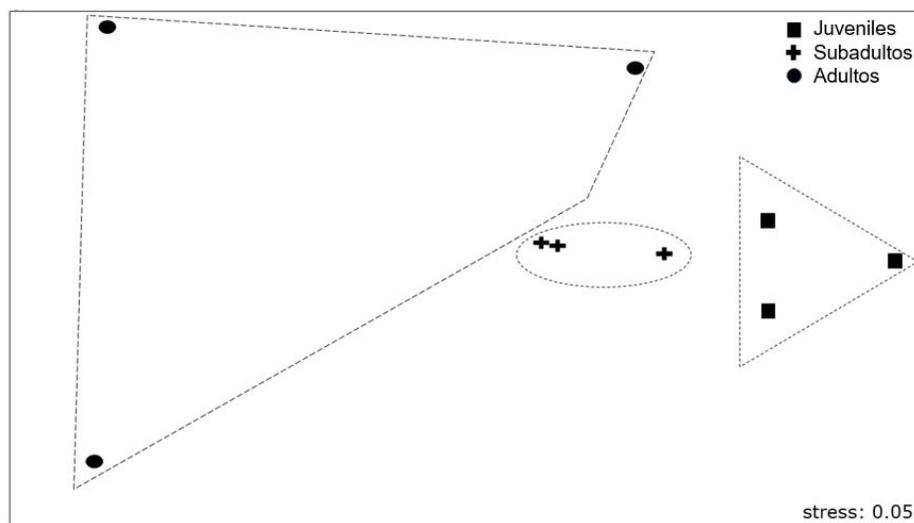


Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional (MDS) de la composición de ácidos grasos de *Carcharodon carcharias*. Comparaciones de las clases de talla de acuerdo a la Clasificación I.

La comparación de la Clasificación II indicó que juveniles-II y adultos -II eran significativamente diferentes (PERMANOVA $F = 3.31$; $P < 0.05$). El análisis SIMPER

determinó una disimilitud entre clases de 9.9 %. De acuerdo con esta prueba, los AGs que contribuyeron más a la disimilitud fueron DHA, 18:0, 16:0, ARA y 16:1n7, que juntos acumularon el 56.43 % de la misma (Fig. 5).

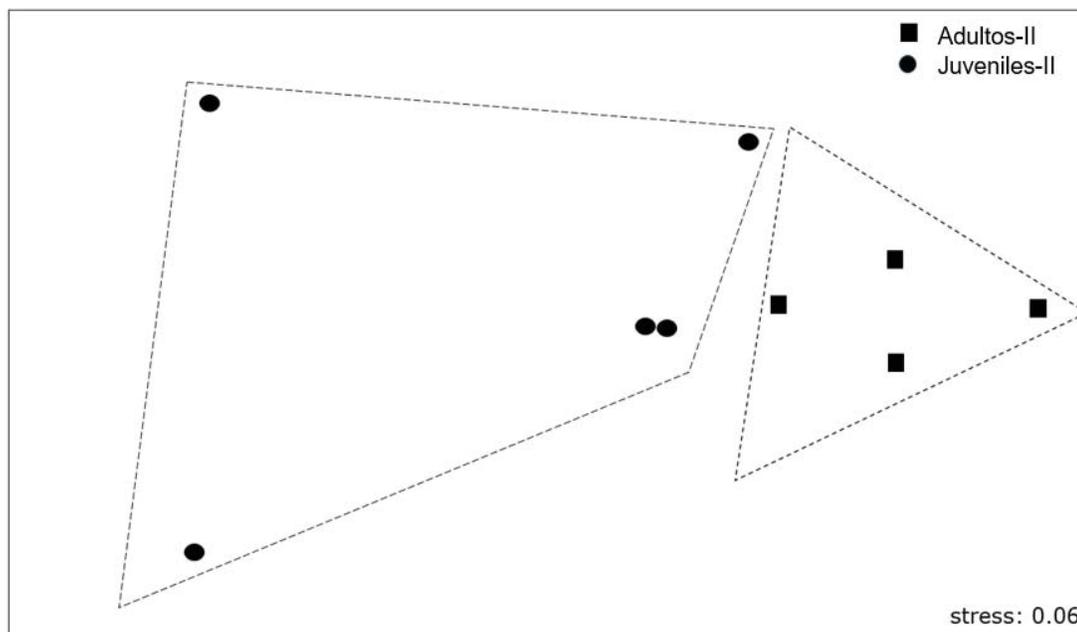


Figura 5. Escalamiento multidimensional (MDS) de la composición de ácidos grasos de *Carcharodon carcharias*. Comparaciones de las clases de talla de acuerdo a la Clasificación II.

Las comparaciones de los biomarcadores dieron como resultado diferencias significativas entre juveniles-II y adultos-II que fueron corroboradas por el análisis de MDS (Fig. 6). El biomarcador DHA/EPA fue significativamente diferente (WILCOXON $W = 45$; $P < 0.05$) presentando valores más altos en adultos-II (18.2 %) que en juveniles-II (11.8 %). Asimismo, se encontraron diferencias significativas en las comparaciones de ARA/EPA (WILCOXON $W = 45$; $P < 0.05$). En el caso de este biomarcador, los juveniles-II presentaron valores más altos (10.2 %) que los adultos-II (9.5 %).

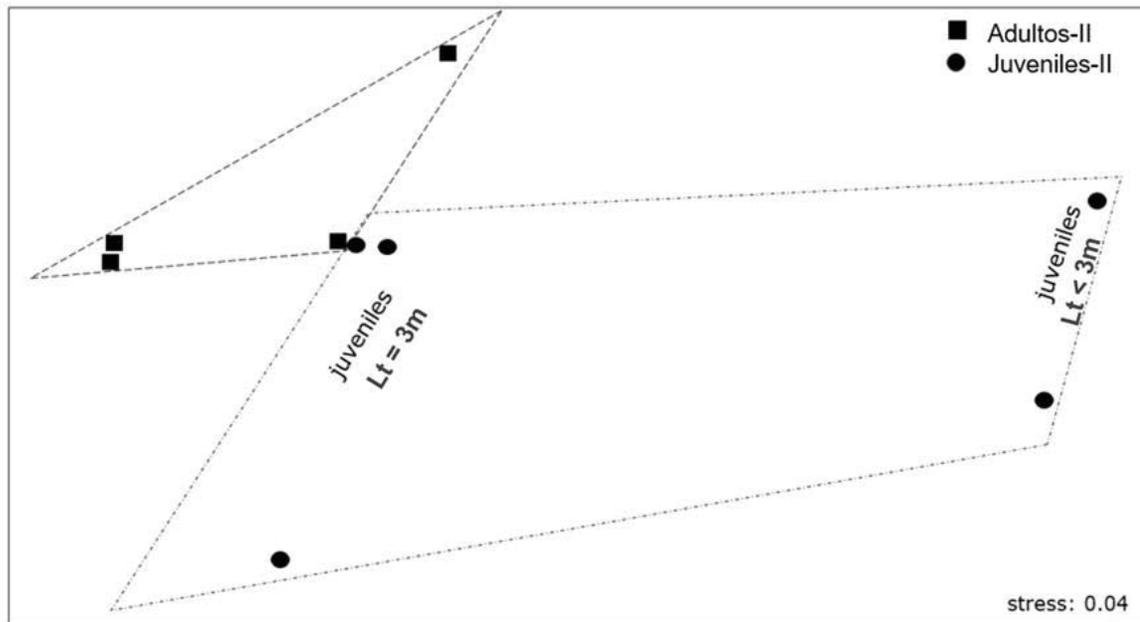


Figura 6. Escalamiento multidimensional (MDS) de los biomarcadores de *Carcharodon carcharias*. Comparaciones de las clases de talla de acuerdo con la Clasificación II.

7.3 Comparaciones interespecíficas

7.3.1 Comparación de lípidos totales y ácidos grasos en cinco especies de elasmobranquios

El contenido de LT de las 5 especies de elasmobranquios se describe en la tabla VI. La especie con mayor contenido de LT fue *Cephalurus cephalus* (3.7 %) mientras que las especies con menor contenido fueron *Sphyrna zygaena* y *Mobula birostris* (1.2 %).

Tabla VI. Contenido de LT (%) en músculo de 5 especies de elasmobranquios. Cada valor en la tabla representa el valor promedio \pm desviación estándar.

ESPECIE	n	POSICIÓN TRÓFICA	LÍPIDOS TOTALES (%)
<i>Mobula birostris</i>	3	3.4	1.2 \pm 0.4
<i>Cephalurus cephalus</i>	34	3.7	3.7 \pm 2.7
<i>Sphyrna zygaena</i>	6	4.2	1.2 \pm 0.3
<i>Alopias pelagicus</i>	6	4.2	3.4 \pm 5.3
<i>Carcharodon carcharias</i>	10	4.5	1.6 \pm 0.3

Las posiciones tróficas fueron tomadas de (Burgess *et al.*, 2016; Bizzarro *et al.*, 2017; Cortés, 1999)

Se encontraron diferencias significativas (KRUSKAL-WALLIS $X^2 = 27.829$, d.f. = 4, $P < 0.001$) en el contenido de LT de una de las 5 especies. De acuerdo con las pruebas Post-hoc Bonferroni (Tabla VII) el contenido de LT de *C. cephalus* fue diferente al del resto de las especies (Fig. 7).

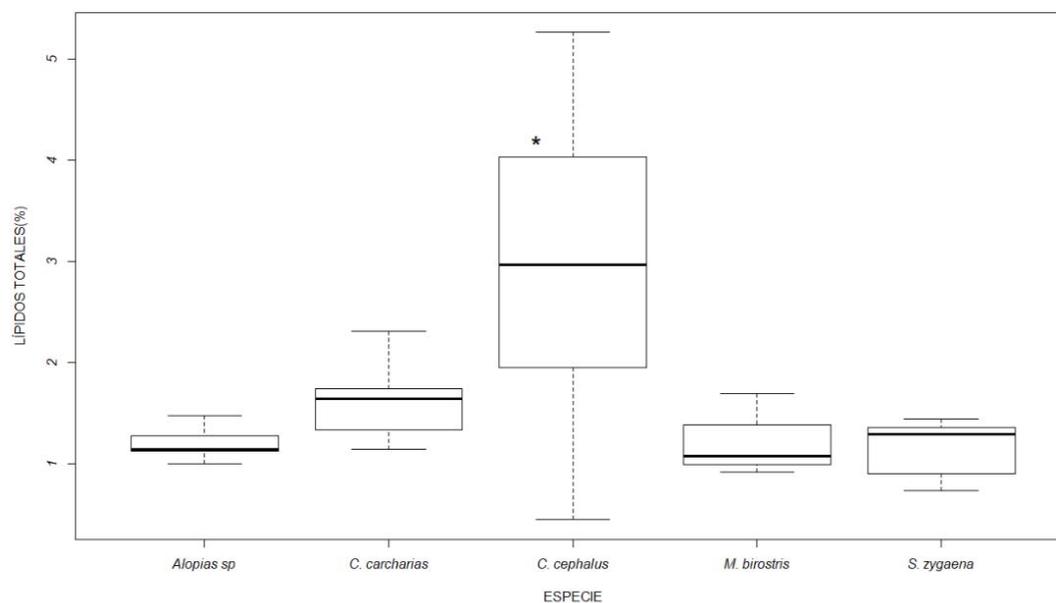


Figura 7. Comparación del contenido de lípidos totales de cinco especies de elasmobranquios. El grupo significativamente diferente se denota por: * valores de $P < 0.05$.

La composición de AGs de las cinco especies de elasmobranquios se describe en la tabla VIII. La especie con mayor contenido de SAT fue *C. carcharias* (36.0 ± 5.9) y la menor fue *C. cephalus* (24.2 ± 7.8). El mayor contenido de MUFA se encontró en *C. cephalus* (25.6 ± 8.8). y el menor en *S. zygaena* (14.2 ± 1.3). El mayor contenido de PUFA fue el de *S. zygaena* (28.5 ± 2.5). y el menor fue el de *M. birostris* (13.1 ± 3.3).

Tabla VII. Valores de P resultantes de la comparación Bonferroni de cinco especies de elasmobranquios. Las diferencias significativas se denotan por: *($P < 0.05$).

ESPECIE	<i>A. pelagicus</i>	<i>C. carcharias</i>	<i>C. cephalus</i>	<i>M. birostris</i>
LIPIDOS TOTALES				
<i>Carcharodon carcharias</i>	0.4196			
<i>Cephalurus cephalus</i>	0.0025*	0.0008*		
<i>Mobula birostris</i>	0.2868	0.2226	0.0032*	
<i>Sphyrna zygaena</i>	0.2247	0.1472	0.0001*	0.4781
ACIDOS GRASOS				
<i>Carcharodon carcharias</i>	0.0063*			
<i>Cephalurus cephalus</i>	0.0135*	0.0001*		
<i>Mobula birostris</i>	0.0122*	0.0864	0.0213*	
<i>Sphyrna zygaena</i>	0.0023*	0.0007*	0.0018*	0.0119*
BIOMARCADORES				
<i>Carcharodon carcharias</i>	0.0007*			
<i>Cephalurus cephalus</i>	0.0001*	0.0001*		
<i>Mobula birostris</i>	0.0136*	0.0034*	0.0002*	
<i>Sphyrna zygaena</i>	0.0025*	0.0002*	0.0001*	0.0112*

En cuanto a los biomarcadores, la especie con mayor valor de la relación 16:1n7/16:0 fue *C. cephalus* (0.3) y la especie con el menor valor fue *S. zygaena* (0.06). La especie con mayor valor de la relación DHA/EPA fue *C. carcharias* (14.2)

y la del menor valor fue *C. cephalus* (3.0). Las especies con el mayor valor de la relación 18:1n9/18:1n7 fueron *M. birostris* y *C. cephalus* (3.0) y la del menor fue *A. pelagicus* (1.6). Finalmente, la del mayor valor de ARA/EPA se encontró en *C. carcharias* (9.7) y el menor *C. cephalus* (0.8).

Tabla VIII. Composición de ácidos grasos (%) de 5 especies de elasmobranquios. Cada valor en la tabla representa el valor promedio \pm desviación estándar. SAT (ácidos grasos saturados); MUFA (ácidos grasos monoinsaturados); PUFA (ácidos grasos poliinsaturados).

ESPECIE	<i>M. birostris</i>	<i>C. cephalus</i>	<i>S. zygaena</i>	<i>A. pelagicus</i>	<i>C. carcharias</i>
n	3	34	6	6	10
Nivel Trófico	3.4	3.7	4.2	4.2	4.5
14:0	1.3 \pm 0.3	1.9 \pm 0.7	0.6 \pm 0.1	1.3 \pm 0.4	0.9 \pm 0.3
16:0	15.6 \pm 5.3	16.0 \pm 5.2	14.5 \pm 0.9	20.8 \pm 2.3	20.9 \pm 3.7
18:0	11.8 \pm 1.1	6.2 \pm 2.1	14.9 \pm 1.3	9.8 \pm 1.3	14.1 \pm 2.9
Σ SAT	28.8 \pm 6.8	24.2 \pm 7.8	30.0 \pm 1.7	28.5 \pm 9.8	36.0 \pm 5.9
16:1n9	0.5 \pm 0.1	0.7 \pm 0.3	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.08	0.4 \pm 0.1
16:1n7	2.9 \pm 2.9	5.1 \pm 2.0	0.9 \pm 0.2	1.4 \pm 0.1	1.5 \pm 0.7
18:1n9t	0.1 \pm 0.0	0.5 \pm 0.2	0.1 \pm 0.11	0.1 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1
18:1n9	13.3 \pm 2.7	11.3 \pm 6.7	7.8 \pm 0.5	9.2 \pm 0.7	11.0 \pm 1.8
18:1n7	5.1 \pm 3.2	6.1 \pm 5.7	4.5 \pm 0.7	5.7 \pm 0.3	6.3 \pm 1.4
20:1n9	0.8 \pm 0.3	1.9 \pm 0.7	0.5 \pm 0.0	1.3 \pm 0.3	0.2 \pm 0.4
Σ MUFA	22.9 \pm 9.3	25.6 \pm 8.8	14.2 \pm 1.3	18.3 \pm 0.9	20.0 \pm 4.1
18:2n6t	0.4 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.05 \pm 0.0	0.1 \pm 0.08	0.3 \pm 0.5
18:2n6	0.5 \pm 0.1	1.2 \pm 0.4	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0
18:3n3	0.3 \pm 0.0	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
20:4n6 (ARA)	6.9 \pm 1.7	3.0 \pm 1.4	8.0 \pm 1.6	5.7 \pm 0.9	7.5 \pm 2.1
20:5n3 (EPA)	0.7 \pm 0.3	3.8 \pm 1.3	2.6 \pm 0.2	1.6 \pm 0.2	0.8 \pm 0.3
22:6n3 (DHA)	4.1 \pm 1.4	11.5 \pm 4.6	16.9 \pm 3.2	18.2 \pm 3.7	11.5 \pm 5.1
Σ PUFA	13.1 \pm 3.3	19.7 \pm 7.0	28.5 \pm 2.5	26.5 \pm 3.2	20.8 \pm 6.8
Σ n3	5.2 \pm 1.7	15.5 \pm 5.6	19.7 \pm 3.3	20.1 \pm 3.7	12.5 \pm 5.3
Σ n6	7.9 \pm 1.6	4.2 \pm 1.7	8.7 \pm 1.7	6.3 \pm 0.9	8.3 \pm 1.9
Biomarcadores					
16:1n7/16:0	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.06 \pm 0.0	0.07 \pm 0.0	0.07 \pm 0.03
DHA/EPA	5.6 \pm 0.6	3.0 \pm 0.8	6.2 \pm 0.8	11.5 \pm 2.8	14.2 \pm 4.7
18:1n9/18:1n7	3.0 \pm 1.0	3.0 \pm 1.3	1.7 \pm 0.2	1.6 \pm 0.1	1.7 \pm 0.2
ARA/EPA	9.6 \pm 1.4	0.8 \pm 0.3	3.0 \pm 0.7	3.5 \pm 0.4	9.7 \pm 2.4

Cada valor en la tabla representa el valor promedio \pm desviación estándar

El análisis de similitudes ANOSIM mostró la existencia de diferencias significativas en la composición de AGs de las distintas especies (ANOSIM, $R = 0.458$, $P < 0.001$). De acuerdo con las pruebas Post-Hoc Bonferroni (Tabla VII) y el análisis de escalamiento multidimensional MDS, la composición de AGs de todas las especies es diferente a excepción de la de *M. birostris* y *C. carcharias* (Fig. 8). De acuerdo con la prueba SIMPER, la disimilitud promedio entre las especies fue de 21.46. Los AGs que contribuyeron en mayor porcentaje a la disimilitud (52.57 %) entre especies fueron 18:1n9, DHA, 18:0, ARA, y 16:1n7.

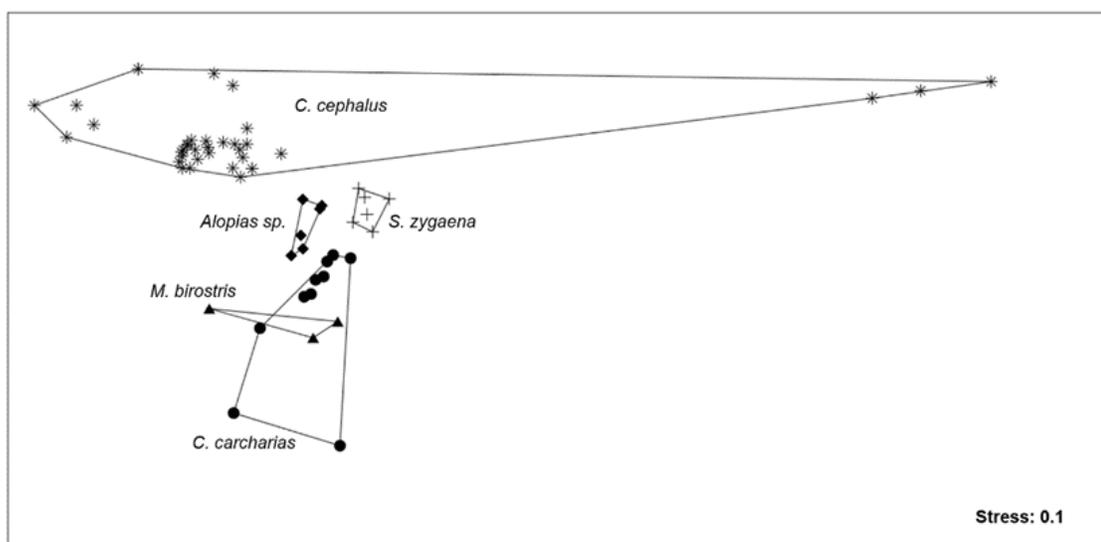


Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional de la composición de ácidos grasos. Comparación de 5 especies de elasmobranquios.

Por otro lado, la comparación de los biomarcadores mostró la existencia de diferencias significativas (ANOSIM, $R = 0.821$, $P < 0.001$) entre las cinco especies (Tabla VII), las cuales fueron corroboradas mediante el MDS (Fig. 9). De acuerdo con la prueba SIMPER, la disimilitud promedio entre los grupos fue de 50.67 y la contribución de los distintos biomarcadores a la disimilitud de los grupos en orden de importancia decreciente fue; DHA/EPA (48.79), ARA/EPA (38.22), 18:1n9/18:1n7 (11.39) y 16:1n7/16:0 (1.6).

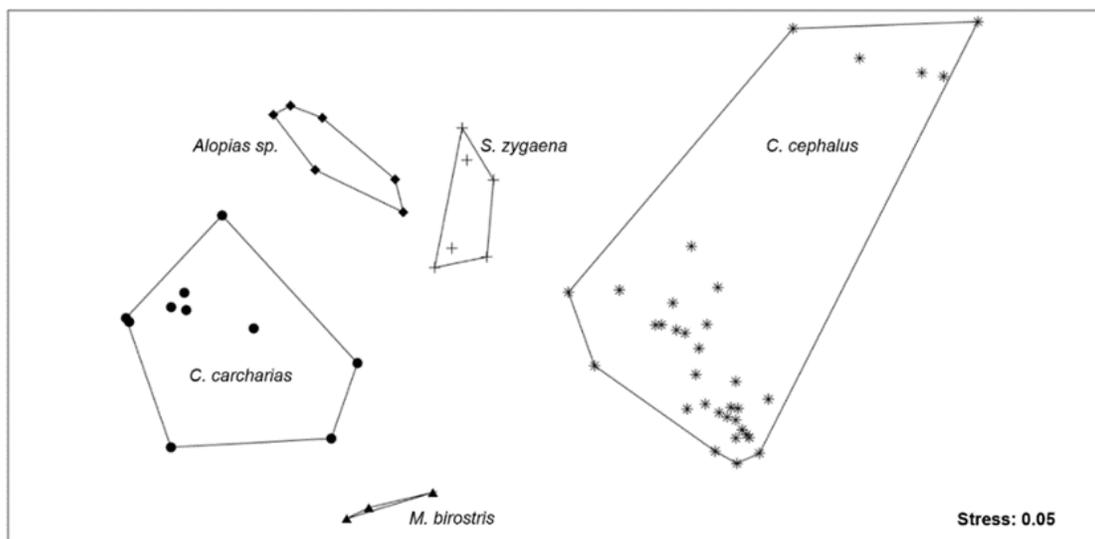


Figura 9: Análisis de escalamiento multidimensional de biomarcadores de ácidos grasos. Comparación de cinco especies de elasmobranquios.

La comparación entre las especies pelágicas y bentónicas mostró que la composición de AGs de ambos grupos era significativamente diferente (PERMANOVA, $F = 7.643$, $P < 0.001$). Las agrupaciones fueron corroboradas mediante el análisis MDS (Fig. 10). El análisis SIMPER determinó que la disimilitud promedio entre los grupos fue de 24.01 e indicó al 18:1n9, 18:0, DHA, ARA y 16:1n7 como los AGs con mayor contribución (53.2 %) en su disimilitud. En el caso de los biomarcadores, se encontró que ambos grupos eran significativamente diferentes (PERMANOVA, $F = 7.643$, $P < 0.001$), dicho resultado fue corroborado mediante al análisis MDS (Fig. 11). Por su parte, el análisis SIMPER indicó que los AGs que tuvieron una mayor contribución en la disimilitud de los grupos fueron DHA/EPA (48.39 %), ARA/EPA (37.58), 18:1n9/18:1n7 (12.26) y 16:1n7/16:0 (1.77).

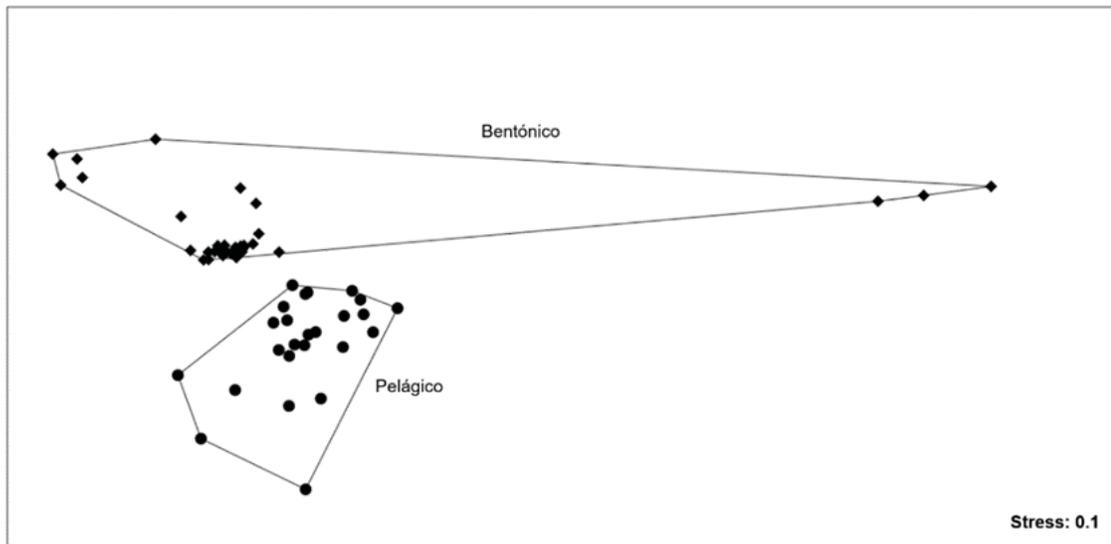


Figura 10: Análisis de escalamiento multidimensional de la composición de ácidos grasos. Comparación entre la especie bentónica (*Cephalurus cephalus*) y las especies pelágicas (*Carcharodon carcharias*, *Sphyrna zygaena*, *Alopias pelagicus*, *Mobula birostris*)

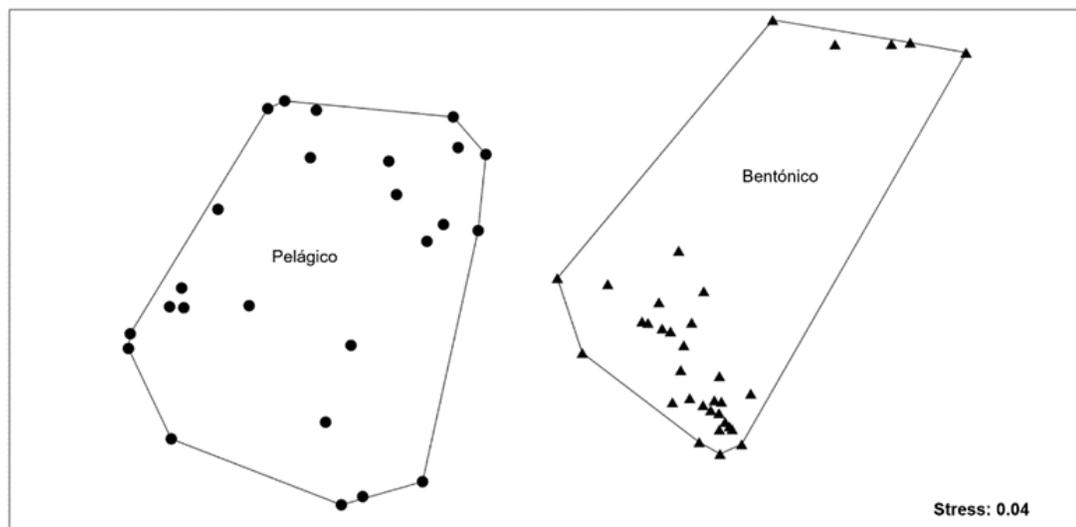


Figura 11: Análisis de escalamiento multidimensional de los biomarcadores de ácidos grasos. Comparación entre la especie bentónica (*Cephalurus cephalus*) y las especies pelágicas (*Carcharodon carcharias*, *Sphyrna zygaena*, *Alopias pelagicus*, *Mobula birostris*).

8. DISCUSIÓN

8.1 Estandarización de la técnica de extracción de lípidos totales en músculo de elasmobranquios.

Desde que se probó por primera vez el método de extracción de lípidos totales (LT) Bligh y Dyer (1959), se han generado una gran cantidad de modificaciones del método. Sin embargo, generalmente dichas modificaciones no son especificadas por parte de los autores que las generan, aun cuando tiene efectos sobre la efectividad de la extracción (Iverson *et al.*, 2001). A este respecto, en el método original menciona es importante la cantidad de H₂O que se agrega al sistema (Bligh y Dyer, 1959); razón por la que se consideró necesario llevar a cabo una estandarización del método que fuese adecuada para el músculo de los elasmobranquios.

No se encontraron diferencias significativas en la extracción de LT en función de la cantidad de H₂O destilada de los sistemas Bligh y Dyer. No obstante, se decidió utilizar el sistema B y D 0.8:1:2 ya que, con éste, se extrajo un mayor porcentaje de LT que con el B y D 1.8:1:2. Además, el contenido de LT obtenido en con el sistema B y D 0.8:1:2 (1.02 %) es congruente al 1 % comúnmente reportado para músculo de Condrictios reportado en la literatura (Davidson *et al.*, 2014; Økland *et al.*, 2005; Pethybridge *et al.*, 2014).

8.2 Contenido de lípidos totales

En el caso particular de los elasmobranquios, la mayor parte de los lípidos son almacenados en el tejido hepático (Ballantyne, 1997). En este tejido, los AGs son generalmente depositados en forma de triglicéridos ~80 % (Jayasinghe *et al.*, 2012) mientras que una proporción muy baja (<2.7 %) se encuentra en forma de lípidos estructurales en la membrana (Jayasinghe *et al.*, 2003). Los lípidos que conforman

el tejido hepático son una fuente de energía importante para el metabolismo aeróbico después de su conversión (dentro del hígado) hacia cuerpos cetónicos (Watson y Dickson, 2001). En el caso de tiburones pelágicos, los lípidos del hígado son particularmente importantes como fuente de energía durante sus migraciones; movilizándose en forma de cuerpos cetónicos para proveer de energía a los tejidos aeróbicos como músculo rojo y corazón (Watson y Dickson, 2001).

Por otro lado, el tejido muscular de elasmobranquios se caracteriza por bajos contenidos de LT. A diferencia de otros vertebrados, los elasmobranquios no presentan tejido adiposo, y carecen de oxidación de AGs en tejido muscular o esta es muy reducida (Ballantyne, 1997; Speers-Roesch y Treberg, 2010; Zammit y Newsholme, 1979). Estudios previos, han comprobado que alrededor del 82-98 % de los AGs que conforman los LT del tejido muscular de elasmobranquios son depositados en forma de fosfolípidos (Couturier *et al.*, 2013; Davidson *et al.*, 2011; Økland *et al.*, 2005; Pethybridge *et al.*, 2010). Características que permiten sugerir que los AGs presentes en el músculo de los elasmobranquios en este estudio están representados principalmente por un contenido de LT polares que conforman las membranas plasmáticas (Metchalf y Gemmell, 2005).

8.3 *Implicaciones fisiológicas del contenido de ácidos grasos.*

8.3.1 Ácidos grasos relevantes en la membrana plasmática de tejido muscular de elasmobranquios

Se ha sugerido, que la estabilidad en la regulación de procesos fisiológicos importantes en el desarrollo de los peces es lograda mediante alteraciones estructurales de los componentes lipídicos (Murzina *et al.*, 2016). Las pruebas estadísticas llevadas a cabo en *C. cephalus* y *C. carcharias* resaltaron la existencia AGs importantes relacionados al desarrollo ontogenético de estas especies; como

el 16:0 y 18:0, los cuales fueron elevados en organismos juveniles; lo que permite inferir su importancia durante el crecimiento. Es posible que estos ácidos grasos SAT sean remplazados durante el incremento de la biomasa del tejido muscular, por otros AGE, por ejemplo, PUFA como el ARA, EPA y DHA, obtenidos asimilados de la dieta.

Ha sido demostrado que los ácidos grasos SAT como 18:0 y 16:0 son comúnmente encontrados en los fosfolípidos de peces; y juegan papeles fundamentales en el mantenimiento de la rigidez y fluidez de la bicapa lipídica de las membranas celulares (Arts y Kohler, 2009). Es común que en la biosíntesis de ciertos fosfolípidos como fosfatidilcolina y fosfatidiletanolamina, el 16:0 sea seleccionado preferentemente dentro de los AGs saturados en la posición *sn-1*; los cuales se combinan, preferentemente con PUFA en la posición *sn-2*, dependiendo de las necesidades de rigidez y fluidez que se requieran (Arts y Kohler, 2009; Holub, 1978); garantizando así, propiedades ligadas a la actividad de las proteínas de las membranas y de metabolismo (Arts y Kohler, 2009; Pond *et al.*, 2014).

Los elevados contenidos de PUFA en los tejidos de elasmobranquios han sido asociados a diferentes ambientes y propiedades fisiológicas de diferentes especies. Por ejemplo, los contenidos de ARA en *M. birostris* pueden deberse a una alimentación mesopelágica y demersal (Burgess *et al.*, 2016; Couturier, *et al.*, 2013; Stewart, *et al.*, 2016). En el caso específico de *C. cephalus* los altos contenidos de DHA son indispensables por su contribución a la hiper fluidización de la membrana plasmática (Hulbert, 2003; Valentine y Valentine, 2004), lo que junto a altos contenidos de MUFA le confiere tolerancia para soportar bajas temperaturas y altas presiones (Hulbert, 2003; Pond *et al.*, 2014).

Aunado a su amplia disponibilidad en el ambiente marino, la importancia fisiológica del DHA en el desarrollo de los peces ha sido probada. Por ejemplo, el DHA se

presenta en altas concentraciones de las membranas de las células neuronales y visuales. Su insuficiencia es causante de un inadecuado desarrollo neuronal y visual con consecuencias fisiológicas y de comportamiento neuroendocrino-dependiente (Sargent *et al.*, 1999). Por otra parte, los contenidos de EPA, en las membranas plasmáticas se explican por la función de este AG como precursor de eicosanoides; moléculas cruciales para la comunicación celular; por ejemplo, influyen un amplio rango de funciones relacionadas con la reproducción (Rodríguez-Barreto *et al.*, 2012).

En este estudio se encontraron altos contenidos de ARA en todas las especies. Sugiriendo que el principio de conservación de ciertos AGs en la membrana plasmática de elasmobranquios está fuertemente relacionado con la conservación también de éste AG, el cual, al igual que EPA, es un precursor para la producción de eicosanoides de peces marinos (Bell *et al.*, 1995).

Es relevante resaltar que, en cuatro de las cinco especies estudiadas, los contenidos de ARA en tejido muscular fueron superiores a los de EPA, y en el caso de *M. birostris*, ARA fue el PUFA predominante. Si bien, se sabe que los AGs de la familia n6 son esenciales para los animales terrestres, varias publicaciones sugieren su importancia también para peces marinos; específicamente, una incorporación de ARA en el fosfatidilinositol. Por ejemplo, se ha establecido que en fosfolípidos de robadallo, el ARA se encuentra tan presente como en mamíferos; y es especialmente abundante en la fracción fosfolipídica (Bell *et al.*, 1985). La tendencia del fosfatidilinositol de acumular altas concentraciones de PUFA de 20 carbonos ha implicado a esta clase de fosfolípidos dentro del rol de proveer precursores para la síntesis de eicosanoides (Bell *et al.*, 1985).

La evidencia sugiere que los peces marinos tienen requerimientos de ARA tan grandes como de EPA o DHA (Bell *et al.*, 1995; Robin, 1995). Los resultados

obtenidos por este estudio sugieren que, como grupo de peces marinos, las membranas plasmáticas del músculo de elasmobranquios también tienen un requerimiento alto de ARA.

Se ha sugerido que los elasmobranquios han reducido su habilidad para producir PUFA (Beckmann *et al.*, 2013; Couturier *et al.*, 2013; Tocher, 2003), lo que significa que estos organismos deben obtener estos AGs de la dieta (Dalsgaard *et al.*, 2003; Graeve *et al.*, 1994). Se sabe que los triglicéridos almacenados en el hígado de este grupo se conforman principalmente de AGs n3, especialmente DHA (26-40 %) (Jayasinghe *et al.*, 2003, 2012) debido a que las redes tróficas marinas proveen altos contenidos de PUFA esta familia. Estas mismas redes proveen contenidos relativamente bajos de PUFA de la familia n6, por lo que, de manera paralela, y por su poca disponibilidad, los PUFA n6 tienden a ser conservados, mientras que los relativamente abundantes PUFA n3 tienden a ser más variables debido a que están más disponibles en la dieta (Davidson *et al.*, 2014).

Es muy posible que los PUFA n6 (cuya disponibilidad en la red trófica es limitada, y que son necesarios en procesos fisiológicos críticos), sean depositados y almacenados en un tejido menos activo que el hígado. Hay evidencia que señala que distintos AGs pueden ser conservados preferencialmente en la estructura de las membranas plasmáticas, mientras que otros son utilizados principalmente en el catabolismo (Czesny *et al.*, 2009).

Bajo esta premisa, y por las características la composición de AGs encontrada en elasmobranquios es posible considerar al tejido muscular como un reservorio de PUFA n6 esenciales en la forma de fosfolípidos. Idea que se sustenta con los resultados obtenidos en el presente trabajo, así como con la evidencia encontrada en estudios llevados a cabo con otras especies de elasmobranquios, en los cuales se han reportados altos contenidos del PUFA n6 (especialmente ARA) en el

músculo de distintas especies (Couturier *et al.*, 2013; Davidson *et al.*, 2011; Davidson *et al.*, 2014; Økland *et al.*, 2005; Pethybridge *et al.*, 2010, 2014).

Las particularidades del metabolismo energético de los elasmobranquios, así como la conservación selectiva de AGs particulares en distintos tejidos es de importancia debido a que la composición de los perfiles de AGs tienen implicaciones sobre el funcionamiento de los distintos tejidos, e incluso sobre procesos fisiológicos tan importantes como el desarrollo y la reproducción (Brett y Müller-Navarra, 1997; Davidson *et al.*, 2011; Gorjão *et al.*, 2009; Pethybridge *et al.*, 2014; Rodríguez-Barreto *et al.*, 2012).

8.3.2 El caso *Cephalurus cephalus*

Cephalurus cephalus se caracterizó por un bajo contenido de lípidos totales similares a contenidos reportados previamente en otros condrictios de profundidad (Økland *et al.*, 2005; Pethybridge *et al.*, 2010).

La falta de diferencias en la composición de AGs en músculo en función del sexo ha sido reportada previamente para otras especies de tiburón como *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena* (Davidson *et al.*, 2014). No obstante, las diferencias ontogenéticas encontradas en su contenido de AGs pueden relacionarse a una captación y redistribución de ácidos grasos requeridos para poder sobrellevar cambios fisiológicos.

La composición de AGs de *C. cephalus* se caracterizó por altos contenidos de 16:0, 18:1n9 y DHA; los cuales concuerdan con los reportados para otras especies de profundidad como *Centroscymnus coelolepis*, *Centroscyllium fabricii*, *Centrophorus squamosus* (Økland *et al.*, 2005); *Rhinochimaera pacifica*, *Chimaera lignaria* y *Figaro boardmani* (Pethybridge *et al.*, 2010). Si bien en los elasmobranquios, no se

han reportado diferencias en la composición de AGs entre juveniles y adultos, incluso cuando ha sido probado que muchas especies de elasmobranquios sufren marcados cambios de dieta ontogenéticos (Cortés, 1997; Ebert, 2002; Jaime-Rivera *et al.*, 2014).

En otras especies de elasmobranquios, la falta de diferencias significativas pudiese estar relacionada a una segregación espacial entre clases de talla. Muchas especies de elasmobranquios se segregan en función de sus estadios ontogenéticos, de modo que los tiburones más pequeños no compitan directamente con los más grandes por recursos alimenticios o hábitat (Ebert, 2002). A diferencia de otras especies, los individuos de *C. cephalus* fueron capturados mediante un mismo arrastre de fondo, lo que sugiere que esta especie no se segrega; lo que, a su vez, permitió el análisis de la variación del contenido de AGs a lo largo de la mayor parte del rango de tallas reportadas para la especie.

Es relevante resaltar, que las diferencias significativas encontradas estaban en concordancia con un incremento en la variabilidad del contenido de AGs de los tiburones pertenecientes a las tallas menores a 11 cm y entre 14 - 15 cm. Una posible explicación es que estas dos clases de talla son concomitantes con estadios del ciclo de vida de *C. cephalus* en el que ocurre una primera captación (vía dieta) de AGs, y una posterior redistribución de los mismos.

El aumento de la variabilidad ha sido documentado con anterioridad. Por ejemplo, Belicka *et al.* (2012) menciona que existen diferencias en la eficiencia de los neonatos para alimentarse por ellos mismos, donde algunos son mejores para hacerlo que otros afectando los contenidos de AGs de sus tejidos. Es posible que en tiburones menores de 11 cm de *C. cephalus*, haya ocurrido lo mismo. Mientras que algunos tiburones comenzaron a originar cambios en sus contenidos de AGs del músculo al depositar los AGs obtenidos de las distintas presas (McMeans *et al.*,

2012), los que no lograron alimentarse seguirían reflejando los contenidos de AGs depositados por el proceso de gestación (Belicka *et al.*, 2012).

Por otro lado, el aumento de la variabilidad en los individuos que alcanzan los 14 cm pudiese estar relacionado a cambios fisiológicos para la reproducción. Se sugiere que el incremento de variabilidad a los 14 cm es causado por la movilización de AGs desde el músculo hacia otros tejidos, por ejemplo, gónadas. Esto se corrobora con otros estudios, en el que se sugiere que la estabilidad en la regulación de muchas funciones importantes durante el desarrollo de los peces se logra mediante alteraciones estructurales de los lípidos; y que estas alteraciones pueden considerarse como una secuencia de modificaciones de los AGs que los constituyen. Por ejemplo, el decremento del valor en la relación SAT/PUFA en juveniles de salmón (Murzina *et al.*, 2016) coincide con el valor de SAT/PUFA de *C. cephalus*, el cual disminuyó de 1.33 a 0.95 y que podría explicarse por una obtención de PUFA vía dieta conforme avanza su desarrollo; como se ha sugerido para otras especies de elasmobranquios (e.g. Couturier *et al.*, 2013a).

Nuestros resultados sugieren que en *C. cephalus*, la modificación de AGs en el tejido muscular se relaciona principalmente a los AGs con determinantes de la disimilitud entre clases de talla (18:1n-9, DHA, 18:1n-7, ARA, y 16:0). Es probable que en esta especie los individuos comiencen una redistribución de AGs (por ejemplo, DHA y ARA) cuando alcanzan los 14 cm, posiblemente como un reflejo lipídico de la madurez reproductiva. Esto sugiere una relación fisiológica existente entre la proporción de los AGs del tejido muscular y la condición fisiológica del organismo (Parrish, 2013).

En particular para *C. cephalus*, esta inferencia podría explicar porque la clase de talla con la composición de AGs más variable, ocurre cercana a la L_t reportada como de primera madurez para la especie; de 18.4 cm para machos y 22.1 cm para

hembras (Aguirre-Villaseñor y Salas-Singh, 2012). Asimismo, los AGs responsables de las diferencias significativas concuerdan con AGs que han sido reportados como importantes en el proceso reproductivo como son el DHA, y ARA (Tocher, 2003). Por ejemplo, anteriormente, se ha reportado que ARA es preferentemente movilizado desde las membranas plasmáticas para la producción de las prostaglandinas (PGE2 y PGF2), involucradas en la maduración sexual y ovulación (Henrotte *et al.*, 2010, 2011).

8.3.3 El caso *Carcharodon carcharias*

Carcharodon carcharias se caracterizó por poseer un bajo contenido de LT. El contenido encontrado en los tiburones de Isla Guadalupe fue similar a lo reportado para aquellos del Sur de Australia, 2.9 ± 0.6 % (Pethybridge *et al.*, 2014).

Como en otras especies de elasmobranquios, su músculo presentó altos contenidos de PUFA (McMeans *et al.*, 2012; Pethybridge *et al.*, 2010). Por otro lado, los AGs que se encontraron en mayor cantidad fueron el 16:0, 18:1n9, DHA y ARA. Esto concuerda con estudios previos que reportan altos contenidos de DHA y ARA (Davidson *et al.*, 2011; Davidson y Cliff, 2014; McMeans *et al.*, 2012; Pethybridge *et al.*, 2010, 2014) obtenidos principalmente vía dieta (Beckmann *et al.*, 2013; Couturier *et al.*, 2013b; Pethybridge *et al.*, 2014).

Al igual que en *C. cephalus*, se esperaba obtener altos contenidos de DHA debido a su alta disponibilidad en las redes tróficas marinas (Davidson *et al.*, 2014). Más aún, se ha reportado que los elasmobranquios probablemente presentan altos contenidos de PUFA n3 como reflejo de la preponderancia de esta familia de AGs en el ambiente marino (Davidson *et al.*, 2011; Nelson *et al.*, 2000).

Por otro lado, el alto contenido de ARA posiblemente también se explica por el papel que juega este AGs en la producción de eicosanoides y reproducción (Sargent *et al.*, 1999; Tocher, 2010). Más aún, a pesar de su baja disponibilidad en las redes tróficas marinas, se han reportado altos contenidos de éste AG en varios tejidos de elasmobranquios, incluyendo cerebro, músculo y piel (Ballantyne, 1997; Couturier *et al.*, 2013a,b; Davidson *et al.*, 2011; Davidson y Cliff, 2002; Pethybridge *et al.*, 2014; Rohner *et al.*, 2013; Stoknes *et al.*, 2004).

Los altos contenidos de ARA encontrados en el tejido muscular de *C. carcharias* en Isla Guadalupe es una característica previamente reportada para los individuos de Australia y Sudáfrica (Davidson y Cliff, 2014; Pethybridge *et al.*, 2014). Es posible que también *C. carcharias* utilice el músculo como un reservorio de ARA en la forma de fosfolípidos ya que tanto peces teleosteos, como elasmobranquios tienen la habilidad de depositar de manera selectiva distintos AGs en diferentes tejidos (Pethybridge *et al.*, 2010).

Las diferencias encontradas en la composición de AGs entre juveniles-II y adultos-II probablemente sea el reflejo de un cambio de dieta ontogénico que ha sido reportado, sucede alrededor de los 3m; momento en que los tiburones comienzan a consumir mamíferos marinos (Carlisle *et al.*, 2012; Tricas y McCosker, 1984). Como se esperaba, los AGs determinantes de estas diferencias fueron el DHA (cuyo contenido aumentó de 8.88 % en juveniles a 16.1 % en adultos), y el ARA (cuyo contenido aumentó de 7.27 % en juveniles a 8.42 % en adultos).

Las diferencias significativas del análisis de los biomarcadores corroboraron un cambio ontogénico de dieta en *C. carcharias*. Particularmente, el incremento significativo del biomarcador DHA/EPA (de 11.8 en juveniles a 18.1 en adultos), fue indicador de que en los adultos de *C. carcharias*, el grado de carnivoría es mayor que en juveniles (Dalsgaard *et al.*, 2003); lo que posiblemente se relaciona a una alimentación de mamíferos marinos por parte de los adultos. Además, el análisis de

MDS, agrupó a los tiburones de menores de 3m separados de los tiburones mayores o iguales a 3m, corroborando que el cambio en la dieta ocurre cuando los individuos alcanzan dicha L_t .

Los resultados del presente estudio sugieren que los AGs pueden ser utilizados como una herramienta para corroborar cambios de dieta entre diferentes estadios ontogenéticos en *C. carcharias*. La diferenciación de los individuos en grupos ontogenéticos en función de su composición de AGs es relevante ya que la obtención y determinación de las características morfométricas y biológicas tales como L_t de esta especie son muy complicados debido a limitantes metodológicas. Sin embargo, son necesarios estudios con un mayor número de muestra que utilicen esta aproximación para poder elucidar las implicaciones de los AGs a lo largo de la ontogenia de *C. carcharias*.

8.3.4 Relación EPA/ARA

El escenario fisiológico y nutricional de PUFA, sugiere considerar la relación entre los AGs EPA/ARA, pues se sabe que desbalances en la misma puede causar una producción de eicosanoides desregularizada, lo que afectaría diferentes funciones fisiológicas incluyendo las reproductivas (Rodríguez-Barreto *et al.*, 2012). Las proporciones óptimas de EPA/ARA reportadas en la literatura van de 3.5 a 5 en peces (Holt, 2011). Sin embargo, por las diferencias metabólicas mencionadas para elasmobranquios con respecto al de teleósteos, era de esperarse que ese rango fuese diferente. Una revisión de la literatura mostró que en varias especies de condricios (Tabla IX), los valores de EPA/ARA van de 0.1 a 1.4. Por lo que los valores de las cinco especies analizadas en este estudio fueron congruentes con los valores reportados en la literatura.

El análisis de esta relación de AGs en *C. cephalus* sugiere que al menos en esta especie, las diferencias en los valores de EPA/ARA se relacionan a las fluctuaciones de ARA en los organismos; posiblemente causadas por su uso en la actividad reproductiva. Se ha demostrado que, en peces óseos, al momento de la reproducción, el ARA es preferencialmente movilizado de las membranas plasmáticas para derivar eicosanoides (e.g. prostaglandinas PGE2 y PGF2), moléculas involucradas en los procesos de maduración y ovulación (Rodríguez-Barreto *et al.*, 2012). Además, se ha observado la existencia de un incremento en la relación EPA/ARA en la etapa final de maduración gonadal (Anido *et al.*, 2015).

En *Cephalurus cephalus*, el incremento se observó a los 15 cm, sugiriendo que a los 14 cm los individuos de *C. cephalus* se encuentran en proceso de maduración sexual. En el caso de *C. carcharias*, el análisis se llevó a cabo utilizando únicamente 3 clases de talla debido a limitaciones en el muestreo. Ya que *C. carcharias* es una especie protegida en el Apéndice II de CITES, la logística de muestreo únicamente permitió el muestreo de un número limitado de individuos y no se logró obtener músculo todas las biopsias tomadas. Sin embargo, y aún con las limitaciones, el comportamiento de los valores de EPA/ARA fueron similares a los observados en *C. cephalus*.

Tabla IX. Contenidos de PUFA y EPA/ARA en diversas especies de elasmobranquios.

ESPECIE	ARA	EPA	EPA/ARA	DHA	Autor
<i>Manta birostris</i>	6.9	0.7	0.1	4.1	
<i>Cephalurus cephalus</i>	3	3.8	1.2	11.5	
<i>Sphyrna zygaena</i>	8	2.6	0.3	16.9	
<i>Alopias pelagicus</i>	5.7	1.6	0.2	18.2	
<i>Carcharodon carcharias</i>	7.5	0.8	0.1	11.5	
<i>Etmopterus baxteri</i>	3.7	1.3	0.35	25.20	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Centroselachus crepidater</i>	4.4	2.4	0.55	32.20	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Centroscyms coelolepis</i>	4.5	3.2	0.71	27.10	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Centroscyms owstoni</i>	4.3	1.8	0.42	32.80	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Centrosyllium fabricii</i>	6.97	4.73	0.68	38.67	Okland <i>et al.</i> , 2005
<i>Centrophorus squamosus</i>	6.24	2.51	0.40	39.67	Okland <i>et al.</i> , 2005
<i>Proscymnodon plunketi</i>	3.6	0.9	0.25	35.30	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Deania calcea</i>	3.9	1.8	0.46	33.70	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Dalatias licha</i>	6.5	2	0.31	24.50	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Chimaera lignaria</i>	7.6	4.4	0.58	25.30	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Apristurus sinensis</i>	3.4	2.9	0.85	28.90	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Chimaera fulva</i>	4.7	3.4	0.72	23.20	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Figaro boardmani</i>	4.2	1.9	0.45	32.30	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Centrophorus zeehaani</i>	4.6	4.8	1.04	27.10	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Squalus megalops</i>	3.6	1.2	0.33	32.30	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Squalus acanthias</i>	3.3	4.3	1.30	18.90	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Squalus chloroculus</i>	3.9	1.6	0.41	37.70	Pethybridge <i>et al.</i> , 2010
<i>Sphyrna lewini</i>	7.8	3.9	0.50	22.80	Davidson <i>et al.</i> , 2014
<i>Sphyrna zygaena</i>	5.77	5.03	0.87	21.88	Davidson <i>et al.</i> , 2014
<i>Carcharhinus limbatus</i>	7.59	2.49	0.33	17.67	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Carcharhinus obscurus</i>	3.18	1.73	0.54	7.29	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Carcharhinus brevipinna</i>	2.77	2.71	0.98	7.52	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Carcharhinus leucas</i>	4.52	4.04	0.89	18.27	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Galeocerdo cuvier</i>	4.96	3.38	0.68	1.83	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Carcharodon carcharias</i>	7.94	2.08	0.26	9.90	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Carcharias taurus</i>	7.52	2.12	0.28	10.57	Davidson <i>et al.</i> , 2011
<i>Manta alfredi</i>	8.7	1.2	0.14	13.00	Couturier <i>et al.</i> , 2013

En *C. carcharias*, el valor máximo de la relación EPA/ARA relacionado la maduración gonadal se obtuvo en la clase de talla juveniles (0.11), a partir de la cuál disminuyo alcanzando su valor más bajo en la clase de adultos (0.07). Un aumento de la relación EPA/ARA en juveniles posiblemente coincide con la idea de la movilización de ARA desde el tejido muscular hacia las gónadas para la preparación para el primer evento reproductivo. Esta idea se corrobora con un estudio en el elasmobranquio de profundidad *Deania calcea*. En dicho estudio se encontró que la relación EPA/ARA es menor en el tejido de hembras embarazadas que en el de sus embriones. Donde los embriones se relacionan a altos contenidos de PUFA n6 mientras que las hembras embarazadas a altos contenidos de AG PUFA n3 (Paiva *et al.*, 2012). Al igual que en *C. cephalus*, es posible que la movilización de ARA hacia el tejido gonadal se relacione con la producción de las prostaglandinas involucradas en la maduración sexual y proceso de ovulación (Henrotte *et al.*, 2010, 2011).

Una suficiente producción de prostaglandinas que resulte en un correcto proceso de ovulación es particularmente importante en una especie como *C. carcharias*; la cual utiliza una estrategia reproductiva conocida como oofagia (Saïdi *et al.*, 2005). Se ha reportado que las hembras pueden tener una masa ovárica de hasta 2.0 kg (Bruce, 1992) y llegar a producir miles de oocitos de hasta 6-7mm de diámetro para alimentar a los embriones (Francis, 2000). Además, el hecho de que los adultos posean contenidos más altos de ARA que los juveniles y subadultos corrobora al ARA como un AG esencial para la reproducción, por lo que su almacenaje por parte de los adultos para futuros eventos reproductivos sería relevante. Por lo que se recomienda llevar a cabo estudios que exploren esta aproximación con un mayor número de muestras.

8.4 Implicaciones ecológicas del contenido de ácidos grasos

La composición de LT y AGs puede variar en función del tejido. En los peces, se ha demostrado la capacidad para depositar estas moléculas de manera selectiva dependiendo de las actividades fisiológicas de tejidos individuales, funcionando incluso como mecanismo para tolerar las condiciones ambientales del ecosistema que habitan (Beckmann *et al.*, 2013; Murzina *et al.*, 2013; Pethybridge *et al.*, 2010).

8.4.1 Relación del ácido araquidónico en el tejido muscular de elasmobranquios con las estrategias tróficas.

Los altos contenidos de ARA encontrados en las cinco especies analizadas sugieren la importancia de éste AG como un nutriente esencial para la fisiología de elasmobranquios, con posibles implicaciones en procesos fisiológicos críticos como reproducción. Debido a que lo adquieren exclusivamente a partir de la dieta, cada especie debería incluir presas ricas en éste AG como parte de su estrategia alimenticia.

Es posible que *C. cephalus* obtiene el ARA como resultado de una dieta bentónica/demersal; pues ha sido reportado, que animales bentónicos tienden a presentar contenidos más altos de PUFA n6, especialmente ARA (Couturier *et al.*, 2013; Hall *et al.*, 2006; Hudson *et al.*, 2004; Kelly y Scheibling, 2012;).

M. birostris posiblemente obtiene este AG mediante una alimentación mesopelágica y demersal alterna a la alimentación epipelágica más comúnmente observada en la especie (Burgess *et al.*, 2016; Couturier *et al.*, 2013; Stewart *et al.*, 2016).

Por otro lado, es probable que tanto *S. zygaena*, así como como las especies del género *Alopias sp.*, *A. vulpinus* y *A. superciliosus*, y *A. pelagicus* cumplan con sus

requerimientos incluyendo en su dieta presas ricas en éste AG como calamares. Los calamares han sido identificados como una fuente rica en AG de la familia *n6* (Bergé y Barnathan, 2005), y se sabe que, además, *Dosidicus gigas* es una especie particularmente rica en ARA (Saito *et al.*, 2014).

Se ha reportado, que *Sphyrna zygaena* se alimenta en su mayoría de calamares; de los cuales domina *Dosidicus gigas* (Gallagher y Klimley, 2018), y en menor cantidad *Onychoteuthis banksii*, *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Ancistrocheirus lesueurii* (Ochoa-Díaz, 2009). También se ha reportado que *A. superciliosus* y *A. vulpinus*, se alimentan de manera importante de este grupo de invertebrados, atacándolos cuando nadan alrededor de ellos con su aleta caudal (Compagno, 1984). Además, tanto *S. zygaena* como especies del género *Alopias* tienen hábitos alimenticios costero-bentónicos alternos a su alimentación oceánica (Ochoa-Díaz, 2009). Por ejemplo, Se ha reportado que *A. vulpinus* se alimenta de presas de hábitats costeros y bentónicos en el área de California como *Engraulis mordax*, *Merluccius productus* y *S. sagax*, y se sabe que las especies *A. vulpinus* y *A. superciliosus* capturan peces en hábitat tróficos similares. El origen costero de las presas de estos tiburones puede explicar sus altos contenidos de ARA ya que éste AG es típico de productores primarios de agua dulce y de ecosistemas terrestres (Iverson, 2009); por lo que se le relaciona a una alimentación bentónico-costera (Sardenne *et al.*, 2017).

Finalmente, se sugiere que los individuos de *C. carcharias* que migran a Isla Guadalupe, lo hacen con el fin de depredar presas ricas en ARA. Ya que la isla sirve como área de reproducción para varias especies de mamíferos marinos como: *Mirounga angustirostris*, *Arctocephalus townsendi*, y *Zalophus californianus* (Domeier y Nasby-Lucas, 2006). Actualmente, ha sido probado que los individuos adultos que frecuentan Isla Guadalupe se alimentan de los mamíferos marinos que ahí habitan (Jaime-Rivera *et al.*, 2014).

A pesar de que se ha reportado que el tejido adiposo de éstos posee altos contenidos de PUFA n3 y muy bajos de ARA (~0.4 %) (Best *et al.*, 2003); en músculo, los contenidos de ARA de mamíferos marinos se han reportado desde 2.04 % *Arctocephalus pusillus* hasta 6.96 % en delfín nariz de botella (Davidson y Cliff, 2014). Además, un estudio previo sugiere que los mamíferos marinos tienen necesidades altas de AG n6 (Caraveo-Patiño *et al.*, 2009). Por lo tanto, es posible que el músculo de los mamíferos marinos sea una fuente importante de ARA para tiburones blancos adultos.

Lo anterior se corrobora con un estudio donde se comparó la composición de AGs de varios tejidos de tres especies de mamíferos marinos con la composición de hígado y músculo de *C. carcharias*. La evidencia de este estudio mostró que los contenidos de ARA de las dos especies de mamíferos marinos más ricas en este AG (delfín nariz de botella y delfín común) eran similares al contenido encontrado en el tiburón blanco. Ello sugirió que *C. carcharias* deposita el ARA contenido en el músculo de los mamíferos marinos en las membranas celulares de su tejido muscular, mientras deposita los AG contenidos en el tejido adiposo de estas presas en su hígado (Davidson y Cliff, 2014). Sin embargo, para poder corroborarlo, es necesario contar con la composición de AGs del músculo de las presas potenciales de *C. carcharias* en Isla Guadalupe.

Por otro lado, se ha reportado a *Dosidicus gigas* como presa potencial de individuos juveniles (Gallo-Reynoso, 1994). Especie que contiene altos contenidos de ARA (2.4-11.8 %) (Saito *et al.*, 2014). Por lo que se sugiere que para individuos juveniles de *C. carcharias*, *Dosidicus gigas* podría ser una presa que funciona como fuente de ARA en individuos juveniles que aún no son capaces de depredar a los mamíferos marinos.

8.4.2 Ácidos grasos como posibles indicadores de hábitat trófico

La distribución entre los depredadores y sus presas debe sobreponerse (Bizzarro *et al.*, 2017), sugiriendo un cambio en la composición bioquímica de las fuentes de alimento que se encuentran disponibles a diferentes profundidades (Galloway *et al.*, 2013). Bajo este contexto, estudios previos han mostrado que la composición de AGs (o firmas de AGs) cambian en función del ambiente en el que los depredadores habitan. Como se esperaba, la composición de AGs junto con el empleo de biomarcadores, reflejaron el hábitat trófico utilizado por las 5 especies de elasmobranchios analizadas.

8.4.2.1 El caso de *Carcharodon carcharias*

En *Carcharodon carcharias*, el decremento del biomarcador ARA/EPA indicó que los tiburones juveniles tienen una mayor contribución de dietas de origen costero, que los adultos. Las inferencias tróficas derivadas de los valores de ARA/EPA, concuerdan con las realizadas a partir de otras metodologías como: análisis isotópicos (Carlisle *et al.*, 2012; Jaime-Rivera *et al.*, 2014), y de marcaje (Hoyos-Padilla *et al.*, 2016; Weng *et al.*, 2007), las cuales han comprobado que los tiburones juveniles del Pacífico Nororiental son residentes costeros, que utilizan hábitats neríticos como el de la Ensenada del Sur de California, (Carlisle *et al.*, 2012), Isla Guadalupe (Hoyos-Padilla *et al.*, 2016).

Los adultos por su parte son conocidos por realizar largas migraciones oceánicas (Domeier y Nasby-Lucas, 2013; Jaime-Rivera *et al.*, 2014; Jorgensen *et al.*, 2010; Nasby-Lucas *et al.*, 2009; Weng *et al.*, 2007) en las cuales con base a análisis isotópicos, se ha sugerido que llevan a cabo eventos de alimentación (Carlisle *et al.*, 2012; Jaime-Rivera *et al.*, 2014). Incluso en Isla Guadalupe, se sabe que los

adultos llevan a cabo migraciones lejos de la costa hacia aguas profundas durante el día (Hoyos-Padilla *et al.*, 2016).

8.4.2.2 El caso *Cephalurus cephalus*

Cephalurus cephalus habita un ecosistema de aguas profundas, caracterizado por bajas temperaturas y altas presiones (Balart *et al.*, 2000). Su perfil de AG sugiere que los altos contenidos de ácidos grasos MUFA en su tejido muscular (*i.e.* 18:1n9, 18:1n7 y 16:1n7), juegan un rol importante que le permiten sobrevivir en dichas condiciones, como ha sido reportado en otras especies de condrictios de profundidad (Pethybridge *et al.*, 2010).

Varios autores han reportado que el 18:1n9 y 18:1n7 son los AGs más importantes presentes en peces como adaptación a la temperatura y profundidad (Arts *et al.*, 2009; Velansky y Kostetsky, 2008) ya que los MUFA son agentes que mantienen el orden de la membrana plasmática (Hazel, 1995). Los ácidos grasos MUFA contenidos en las membranas de *C. cephalus* posiblemente también juegan un papel crucial para mantener la fluidez de esta y permitir la supervivencia de los individuos ante dichas condiciones (Murzina *et al.*, 2013; Storelli *et al.*, 1998; Velansky y Kostetsky 2008).

Asimismo, los mismos cambios en la composición de AGs de la membrana que funcionan como adaptación para bajas temperaturas también permiten a los organismos soportar altas presiones, y de forma paralela lograr mantener la funcionalidad biológica de la membrana (Murzina *et al.*, 2013; Økland *et al.*, 2005; Pethybridge *et al.*, 2010; Pond *et al.*, 2014; Remme *et al.*, 2006).

Ya que la composición de AGs está ligada a la dieta, su origen puede ser rastreado. Sin embargo, la dieta de *C. cephalus* no ha sido descrita a detalle. Se ha reportado

que con un nivel trófico de 3.7 (Bizzarro *et al.*, 2017) la especie se alimenta de poliquetos, langostilla (*Pleuroncodes planipes*) y peces de la familia Engraulidae (Castro-Aguirre, 1981). Una primera aproximación del análisis de contenido estomacal de *C. cephalus* en el área de estudio, mostró presencia de langostilla como parte de su dieta (*Pleuroncodes planipes*), camarones de profundidad (*Pasiphea americana* y *Pasiphea chacei*, *Calocarides quinqueseriatus*) y calamares como *Abraliopsis falco*, por lo que se sugiere que su dieta está compuesta principalmente por crustáceos (Jaime-Rivera, pers. comm).

La composición de AGs de langostilla obtenida del área de estudio se caracteriza por altos contenidos de 16:0, 18:1, ARA y EPA (Aurioles-Gamboa *et al.*, 2004); lo que la corrobora como una presa potencial, pero debido a que su composición de AGs se caracteriza por mayores contenidos de EPA que de DHA, se sugiere que *C. cephalus* obtiene su requerimiento de DHA alimentándose de otras presas, como los cefalópodos o peces reportados en sus contenidos estomacales.

8.4.2.3 Comparación de cinco especies de elasmobranquios.

Los resultados obtenidos en este estudio mostraron que la composición de AGs de todas las especies analizadas era diferente; a excepción de *Carcharodon carcharias* y *Mobula birostris*. Es posible que la falta de diferencias entre estas dos especies se deba al bajo número de muestra de *Mobula birostris* ($n = 3$). Lo cual se corroboró mediante el análisis multivariado de los biomarcadores; el cuál denotó la existencia de diferencias significativas entre todas las especies. Los biomarcadores más determinantes de la disimilitud de los grupos fueron DHA/EPA y ARA/EPA.

Los valores DHA/EPA, 16:1n7/16:0 sugieren que todas las especies analizadas se alimentaban de una red trófica caracterizada por un alto aporte de dinoflagelados. Se ha reportado que en especies que se alimentan de este tipo de redes tróficas,

sus valores corresponden a los obtenidos en este estudio (16:1n7/16:0 <1; DHA/EPA >1) (Bergé y Barnathan, 2005; Dalsgaard *et al.*, 2003).

En el caso del DHA/EPA, el valor >1 se debe a que los ácidos grasos de los dinoflagelados poseen altos contenidos de DHA (Bergé y Barnathan, 2005). Mientras que las diatomeas y las bacterias, comunes en los sedimentos de ambientes bentónicos de profundidad, se caracterizan por poseer altos contenidos de 16:1n7 (Budge y Parrish, 1998; Dalsgaard *et al.*, 2003; Kelly y Scheibling, 2012), EPA y bajos contenidos de DHA (Henderson y Sargent, 1999).

La concentración de DHA y EPA se relaciona a factores físicos como temperatura e intensidad de luz, las cuales determinan el grado de acumulación de triglicéridos en los grupos de microalgas. De modo que los grupos microalgales que se exponen más a la luz (como sucede en el caso de los dinoflagelados) producen y acumulan mayores cantidades de DHA, reflejando asimismo una alimentación ya sea directamente pelágica como en el caso de *C. carcharias*; o de presas que se alimenten en este ambiente. En el caso de especies de profundidad, como *C. cephalus*, altos contenidos de DHA también pueden ser indicadores de una dieta carroñera o de detritus provenientes de la zona fótica; como se ha reportado que ocurre para otras especies de animales de profundidad (Kelly y Scheibling, 2012).

El resultado del biomarcador DHA/EPA se corroboró como herramienta para determinar el grado de carnivoría de las especies analizadas (Dalsgaard *et al.*, 2003; Graeve *et al.*, 1997). Se ha reportado al DHA como un AG que es altamente conservado a través de las redes tróficas, siendo preferentemente incorporado en los fosfolípidos, causando un incremento de su contenido conforme aumenta el nivel trófico (Sardenne *et al.*, 2017). Como era de esperarse, el valor de este biomarcador se incrementó conforme aumentaba el nivel trófico de las especies. El menor valor correspondió a *C. cephalus* y el mayor a *C. carcharias*.

Se observó una discrepancia en el caso de los valores esperados de DHA/EPA entre *M. birostris* y *C. cephalus*. Sin embargo, el hecho de que *M. birostris* (nivel trófico = 3.4) presentara valores más altos de DHA/EPA que *C. cephalus* (nivel trófico = 3.7) es explicable si se considera que *M. birostris* es una especie pelágica (Stewart *et al.*, 2016); lo que explicaría que posea mayores contenidos de DHA con respecto a sus contenidos de EPA que *C. cephalus* a pesar de pertenecer un nivel trófico inferior.

El biomarcador ARA/EPA por su parte, ha sido propuesto como un indicador de aportes bentónicos-costeros (Pethybridge *et al.*, 2014). Esto se debe a que altos contenidos de ARA son característicos de la productividad primaria que habita en estos ambientes (Sardenne *et al.*, 2016).

En algunas especies de profundidad, se ha reportado que los altos contenidos de ARA están relacionados al uso del detritus de macro algas y de los protistas bentónicos (Galloway *et al.*, 2013). Por otro lado, altos contenidos de EPA se asocian a un uso de una red trófica dominada por diatomeas (Dalsgaard *et al.*, 2003; Henderson y Sargent, 1999), que a su vez se han asociado a ambientes bentónicos (Budge y Parrish, 1998; Dalsgaard *et al.*, 2003; Kelly y Scheibling, 2012). De acuerdo con los valores de este biomarcador, las dos especies con mayores contenidos de ARA con respecto a los contenidos de EPA son (*M. birostris* y *C. carcharias*) cuyos valores son indicativos de una alimentación costera por parte de estas dos especies.

En *C. carcharias*, éstos valores posiblemente se deben a que es un organismo que se alimenta principalmente de pinnípedos, los cuales son organismos más neríticos. Asimismo *C. cephalus*, fue la única especie para la cual el biomarcador resultó en un valor < 1. El contenido de EPA de *C. cephalus* fue el más alto de las cinco especies, sugiriendo un origen bentónico (Henderson y Sargent, 1999).

Finalmente, *S. zygaena* y *Alopias pelagicus* obtuvieron valores intermedios (3.0-3.5) por lo que se sugiere que los valores de estas especies se asocian con redes tróficas más oceánicas que las de *M. birostris* y *C. carcharias*.

El 18:1n9/18:1n7 es un biomarcador que ha sido utilizado para denotar el grado de carnivoría y se considera capaz de reflejar la posición trófica (El-Sabaawi *et al.*, 2009; Pethybridge *et al.*, 2014). Proporciones mayores de 18:1n9 respecto al 18:1n7 denotan carnivoría ya que el 18:1n9 es uno de los principales AGs presente en la mayoría de los animales marinos (Dalsgaard *et al.*, 2003; Pethybridge *et al.*, 2014).

En las especies estudiadas, los valores $18:1n9/18:1n7 > 1$ corroboraron a todas las especies como carnívoras. Asimismo, en los resultados obtenidos en este estudio se apreció una disminución del valor del biomarcador conforme aumentó el nivel trófico, especialmente entre los dos consumidores secundarios (*M. birostris* y *C. cephalus*), con respecto a los consumidores terciarios (*S. zygaena*, *A. pelagicus* y *C. carcharias*). Lo que corroboró la efectividad de este biomarcador para distinguir entre especies que pertenecen a distintos niveles tróficos. Sin embargo, los resultados de este estudio no corroboraron su efectividad para denotar el grado de carnivorismo.

Los resultados sugieren que la composición de AGs junto al análisis de sus biomarcadores, pueden reflejar el uso de diferentes hábitats tróficos por parte de los elasmobranquios. Los biomarcadores en conjunto sugieren que a pesar de que se trata de especies de niveles tróficos diferentes, tanto *M. birostris* como *C. carcharias* tienen en común el uso de un hábitat trófico costero-pelágico, del mismo modo, *S. zygaena* y *A. pelagicus* comparten una alimentación pelágica y sin embargo más oceánica que el de *M. birostris* y *C. carcharias*. Finalmente, los resultados mostraron que a pesar de que *C. cephalus* fue la única especie cuyos valores de DHA/EPA y ARA/EPA se asociaron a un ambiente bentónico;

concuerdan con las diferencias significativas encontradas entre las especies pelágicas contra la especie bentónica.

9. CONCLUSIONES

El músculo de las cinco especies de elasmobranquios se caracterizó por un bajo contenido de lípidos totales, muy posiblemente depositados principalmente en forma de fosfolípidos.

Se sugiere que los fosfolípidos del músculo de las especies de elasmobranquios están conformados principalmente por un ácido graso saturado (generalmente 16:0 y 18:0) unido a un ácido graso insaturado obtenidos de la dieta, en su mayoría DHA y ARA.

Este estudio permite inferir que el músculo de elasmobranquios es un reservorio de ácidos grasos $n6$ esenciales, particularmente ARA, en forma de fosfolípidos. Los resultados obtenidos por este estudio sugieren que, como grupo de peces marinos, las membranas plasmáticas del músculo de elasmobranquios tienen un requerimiento importante de ARA.

Es posible que la necesidad de adquirir ARA como una explicación de la preferencia por parte de los adultos de *C. carcharias* de migrar a Isla Guadalupe y consumir como parte de su dieta a mamíferos marinos, posiblemente más ricos en éste AG que otras presas oceánicas. Asimismo, se propone a los calamares como una fuente alterna de ARA para los individuos juveniles que no pueden cazar mamíferos marinos aún.

Los resultados de este estudio corroboraron el uso de la composición de ácidos grasos como una herramienta para la identificación de cambios ontogenéticos en dos especies de elasmobranquios morfológicamente diferentes.

Los resultados de *C. cephalus* y *C. carcharias* sugieren que la composición de ácidos grasos es similar independientemente del sexo.

Se encontró un cambio ontogenético en la composición de ácidos grasos de *Cephalurus cephalus* posiblemente asociado al inicio del consumo de presas y redistribución de AGs para desarrollar el tejido reproductivo.

La variabilidad del contenido del AGs de los neonatos de *Cephalurus cephalus* se relaciona a diferencias en la efectividad de los individuos para alimentarse; mientras que la variación al alcanzar los 14 cm se asocia a cambios fisiológicos relacionados al primer evento reproductivo.

Los cambios en la variabilidad del contenido de AGs, así como el comportamiento de la relación EPA/ARA pueden ser una herramienta útil en la identificación de estadios de desarrollo “críticos” posiblemente asociados al inicio de la alimentación externa y a la edad de primera madurez en el ciclo de vida de *Cephalurus cephalus*.

La composición de ácidos grasos y sus biomarcadores evidenciaron un cambio de dieta ontogenética en *C. carcharias*. El cambio sucede alrededor de los 3 m.; talla en que los tiburones comienzan a consumir mamíferos marinos. Particularmente, un incremento en los contenidos de DHA/EPA reflejaron un mayor grado de carnivoría en adultos que en juveniles.

Los resultados de las cinco especies de elasmobranquios sugieren que la composición de AGs junto al análisis de sus biomarcadores, pueden relacionar las propiedades lipídicas de los tejidos musculares con el uso de diferentes hábitats tróficos como parte de las estrategias alimenticias que permiten satisfacer requerimientos esenciales de AGs.

Los valores de los biomarcadores DHA/EPA, 16:1n7/16:0 indicaron que las cinco especies de elasmobranquios eran carnívoras que se alimentaban de una red caracterizada por un alto aporte de dinoflagelados. El biomarcador DHA/EPA se corroboró como herramienta para determinar el grado de carnivoría de las especies de elasmobranquios incrementando su valor conforme aumentaba el nivel trófico.

El análisis de los biomarcadores identificó a *M. birostris* como un consumidor secundario, carnívoro-pelágico, y costero. Asimismo, los altos contenidos de ARA de esta especie asocian a la especie con una alimentación demersal alterna a su conocida alimentación pelágica superficial.

El análisis de los biomarcadores identificó a *C. cephalus* como un consumidor secundario, carnívoro-pelágico, y bentónico. Altos contenidos de MUFA en el tejido muscular de la especie juegan un rol importante que le permiten sobrevivir en un ambiente de bajas temperaturas y altas presiones. Los resultados sugieren que a pesar de tratarse de una especie demersal, es posible que *C. cephalus* se alimente de AGs originados en una red trófica pelágica con altos contenidos de DHA.

El análisis de los biomarcadores identificó a *S. zygaena* como un consumidor terciario, carnívoro-pelágico, costero-oceánico, y bentónico. Los altos contenidos de ARA en esta especie se asocian a una alimentación basada en calamares, así como de presas bentónicas.

El análisis de los biomarcadores identificó a *A. pelagicus* como un consumidor terciario, carnívoro-pelágico, y oceánico cuyos requerimientos de ARA están posiblemente asociados a una dieta que incluye calamares.

Los valores de ARA/EPA asociaron a *Sphyrna zygaena* y *Alopias pelagicus* a redes tróficas más oceánicas que *M. birostris* y *C. carcharias* mientras que asociaron a *C. cephalus* a un ambiente bentónico/demersal.

El análisis de los biomarcadores sugirió a *C. carcharias* como un consumidor terciario, carnívoro, costero-pelágico. De acuerdo con el biomarcador ARA/EPA, los tiburones juveniles tienen una mayor contribución de dietas costeras que los adultos. Es factible que sus altos contenidos de ARA se asocian a una alimentación basada en pinnípedos por parte de los adultos y *D. gigas* por parte de los juveniles.

Se rechazó la hipótesis de la existencia de diferencias en la composición de AGs en función del sexo en tejido muscular de elasmobranquios. Sin embargo, los resultados aceptaron la hipótesis de la existencia de diferencias en la composición de AGs y de sus biomarcadores en función de la especie, estadio ontogenético, y hábitat. Los resultados corroboran que los ácidos grasos son moléculas asociadas a cambios fisiológicos y de uso hábitat trófico en cinco especies del Pacífico Mexicano.

9.1 Perspectivas

Los altos contenidos de ARA encontrados en las cinco especies de elasmobranquios fundamentan las hipótesis sobre su importancia como AGs esencial en la estructura de las membranas plasmáticas de cualquier vertebrado. Asimismo, el conocimiento de sus implicaciones en procesos fisiológicos críticos, como por ejemplo la talla de primera madurez y la capacidad reproductiva junto con los altos requerimientos de este ácido graso en los tejidos musculares de las especies estudiadas, aunado a su poca disponibilidad en el ambiente marino; sugieren inferir que cada especie incluye presas ricas en éste AG como parte de su estrategia alimenticia influyendo en sus dinámicas tróficas.

10. LITERATURA CITADA

- Aguirre- eñor, H., C. Salas-Singh. 2012. New records of the lollipop catshark *Cephalurus cephalus* (Scyliorhinidae) from the Gulf of California, Mexico. *Rev Mex Biodivers.* 83 (1): 298–300.
- Anido, R. V., E. Zaniboni-Filho, A. S. Garcia, S. R. Baggio, D. M. Fracalossi. 2015. Characterization of the ovary fatty acids composition of *Rhamdia quelen* (Quoy y Gaimard) (Teleostei: Siluriformes), throughout their reproductive cycle. *Neotrop Ichthyol.* 13 (2): 453–60. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140139>.
- Arce-Acosta, M. 2015. Interacciones Entre Pesquerías Ribereñas En El Corredor Santa Rosalía-Mulegé , Baja California Sur, México. Tesis, 89.
- Arts, M. T, C. C. Kohler. 2009. Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response. En *Lipids in Aquatic Ecosystems*, editado por M.T. Arts, M. T., Brett, y M. J. K., 237–55. Seattle: Springe Science + Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2>.
- Arvizu-Martínez, J. 1987. Fisheries activities in the Gulf of California, Mexico. *Calif Coop Ocean Fish Investig Reports Reports.* 28: 32–36.
- Aurioles-Gamboa, D., M. I. Castro-González, F.R. Perez-Gil, J. L. Silencio Barita. 2004. Quality differences in feeding areas of the red crab, *Pleuroncodes planipes stimpson*, as reflected from their lipid, fatty acids, and astaxanthin composition. *Crustaceana.* 77 (2): 163–76. <https://doi.org/10.1163/156854004774003529>.
- Bakun, A. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. *CalCOFI Reports.* 19: 107–27.
- Balart, E. F., J. Gonzales-Garcia, C. Villavicencio-Garayzar. 2000. Notes on the biology of *Cephalurus cephalus* and *Parmaturus xaniurus* (Chondrichthys: Scyliorhinidae) from the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Fish Bull.* 98(1): 219–21.
- Ballantyne, J. S. 1997. Jaws: The inside story. The metabolism of elasmobranch fishes. *Comp Biochem Physiol - B Biochem Mol Biol.* 118 (4): 703–42. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1).
- Barbarich, B. N., N. D. Willows, L. Wang, M. T. Clandinin. 2006. Polyunsaturated fatty acids and anthropometric indices of children in rural China. *Eur. Jour. Clin. Nut.* 60 (9): 1100–1107. <https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1602424>.
- Beckmann, C. L., J. G. Mitchell, L. Seuront, D. A. J. Stone, C. Huveneers. 2013. Experimental Evaluation of Fatty Acid Profiles as a Technique to Determine Dietary

Composition in Benthic Elasmobranchs. *Physiol Biochem Zool.* 86 (2): 266–78. <https://doi.org/10.1086/669539>.

Belicka, L. L., P. Matich, R. Jaffé, M. R. Heithaus. 2012. Fatty acids and stable isotopes as indicators of early-life feeding and potential maternal resource dependency in the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Mar Ecol Prog Ser.* 455: 245–56. <https://doi.org/10.3354/meps09674>.

Bell, J. G., J. D. Castell, D. R. Tocher, F. MacDonald, J. R. Sargent. 1995. Effects of different dietary arachidonic acid: docosahexaenoic acid ratios on phospholipid fatty acid compositions and prostaglandin production in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Fish Physiol Biochem* 14 (2): 139–51.

Bell, M. V., R. J. Henderson, J. R. Sargent. 1985. Changes in the fatty acid composition of phospholipids from turbot (*Scophthalmus maximus*) in relation to dietary polyunsaturated fatty acid deficiencies. *Comp Biochem Physiol.* 81(1): 193–98. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/4017539>.

Bennett, M. B., F. F. Coman, K. A. Townsend, L. I. E. Couturier, F. R. A. Jaine, A. J. Richardson. 2017. A historical and contemporary consideration of the diet of the reef manta ray (*Manta alfredi*) from the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Freshw Res.* 68 (5): 993–97.

Bergé, J., G. Barnathan. 2005. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects. *Adv Biochem Eng Biotechnol.* 96: 49–125.

Best, N., C. J. A. Bradshaw, M. A. Hindell, P. D. Nichols. 2003. Vertical stratification of fatty acids in the blubber of southern elephant seals (*Mirounga leonina*): implications for diet analysis. *Comp Biochem Physiol - Part B Biochem Mol Biol.* 134: 253–63. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00252-X](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00252-X).

Birsoy, K., W. T. Festuccia, M. Laplante. 2013. A comparative perspective on lipid storage in animals. *J Cell Sci.* 126 (7): 1541–52. <https://doi.org/10.1242/jcs.104992>.

Bizzarro, J. J., A. B. Carlisle, W. D. Smith, E. Cortés. 2017. Diet composition and trophic ecology of northeast pacific ocean sharks. *Adv Mar Biol.* 77 (August): 111–48. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2017.06.001>.

Bligh, E.G, W. J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol.* 37 (8): 911–17. <https://doi.org/dx.doi.org/10,1139/cjm2014-0700>.

Bornatowski, H., A. F. Navia, R. R. Braga, V. Abilhoa, M. F. Maia Correa. 2014. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *Mar Sci.* 71 (7).

Brattstrom, B. H. 1990. Biogeography of the Islas Revillagigedo, Mexico. *J Biogeogr.* 177–83.

Brattstrom, B. H. 2015. Food Webs and Feeding Habits on the Revillagigedo Islands, Mexico. *Pacific Sci.* 69 (2): 181–95. <https://doi.org/10.2984/69.2.4>.

Brett, M., D. Müller-Navarra. 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes. *Freshw Biol.* 38: 483–99. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00220.x>.

Briend, A., K. G. Dewey, G. A. Reinhart. 2011. Fatty acid status in early life in low-income countries - overview of the situation, policy and research priorities. *Mat. Child Nut.* 7 (SUPPL. 2): 141–48. <https://doi.org/10.1111/j.1740-8709.2011.00305.x>.

Bruce, B. D. 1992. Preliminary observations on the biology of the White Shark, *Carcharodon carcharias*, in South Australian waters. *Mar Freshw Res.* 43: 1–11. <https://doi.org/10.1071/MF9920001>.

Budge, S. M., S. J. Iverson, H. N. Koopman. 2006. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Mar Mammal Sci.* 22 (4): 759–801. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00079.x>.

Budge, S. M., C. C. Parrish. 1998. Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. *Fatty acids* 29 (5).

Burgess, K. B., L. I. E. Couturier, A. D. Marshall, A. J. Richardson, S. J. Weeks, M. B. Bennett. 2016. *Manta birostris*, predator of the deep? Insight into the diet of the giant manta ray through stable isotope analysis. *R Soc Open Sci* 3 (11): 160717. <https://doi.org/10.1098/rsos.160717>.

Cabrera-Chávez-Costa, A. A., F. Galván-Magaña, O. Escobar-Sánchez. 2010. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *J Appl Ichthyol.* 26 (4): 499–503.

Cagliari, A., R. Margis, F. M. Dos Santos, A. C. Turchetto-Zolet, G. Loss, M. Margis-Pinheiro. 2011. Biosynthesis of triacylglycerols (TAGs) in plants and algae. *Int J Plant Biol.* 2 (1): 40–52. <https://doi.org/10.4081/pb.2011.e10>.

Caraveo-Patiño, J., Y. Wang, L. A. Soto, K. Ghebremeskel, C. Lehane, M. A. Crawford. 2009. Eco-physiological repercussions of dietary arachidonic acid in cell

membranes of active tissues of the Gray whale. *Mar Ecol.* 30 (4): 437–47. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00289.x>.

Carlisle, A. B., S. L. Kim, B. X. Semmens, D. J. Madigan, S. J. Jorgensen, C. R. Perle, S. D. Anderson, T. K. Chapple, P. E. Kanive, B. A. Block. 2012. Using Stable Isotope Analysis to Understand the Migration and Trophic Ecology of Northeastern Pacific White Sharks (*Carcharodon carcharias*). *PLoS ONE* 7 (2): e30492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030492>.

Castro-Aguirre, J. L. 1981. Especies de la Familia Scyliorhinidae (Elasmobranchii, Galeoidea), de la Costa Occidental de México, con especial referencia a *Cephalurus cephalus* (Gilbert). En *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 24:71–93.

Castro, R., A. Mascarenhas, A. Sánchez-Barba, R. Durazo, E. Gil-Silva. 2005. Condiciones meteorológicas en el sur de Isla Guadalupe. K. Santos del Prado. y E. Peters. (Compiladores), *Isla Guadalupe restauración y Conserv.* 219–29.

Chatelier, A. 2006. Associations between tissue fatty acid composition and physiological traits of performance and metabolism in the seabass (*Dicentrarchus labrax*). *J Exp Biol.* 209 (17): 3429–39. <https://doi.org/10.1242/jeb.02347>.

Compagno, L. J. V. 1984. *Sharks of the World: An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date.* FAO species catalogue 4: 249.

CONANP. 2004. Programa de Conservación y Manejo: Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas 53 (9): 1689–99. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.

Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks ICES *J Mar Sci.* 56 (5): 707–17. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0489>.

Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents : application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci.* 54: 726–38. <https://doi.org/10.1139/cjfas-54-3-726>.

Cortés, E., Y. P. Papastamatiou, J. K. Carlson, L. F.-Graham, B. M. Wetherbee. 2008. An Overview of the feeding ecology and physiology of elasmobranch fishes.pdf. *Feed Dig Funct Fishes.* January: 393–443. <https://doi.org/10.1201/b10749-10>.

Cortés O., R. A., G. P. Díaz, M. Á. Villa. 2006. El sector pesquero en Baja California Sur: un enfoque de insumo-producto. *Región Y Soc.* 18 (35). <https://doi.org/10.22198/rys.2006.35.a579>.

Couturier, L. I. E., C. A. Rohner, A. J. Richardson, A. D. Marshall, F. R. A. Jaine, M. B. Bennett, K. A. Townsend, S. J. Weeks, P. D. Nichols. 2013. Stable isotope and signature fatty acid analyses suggest reef manta rays feed on demersal zooplankton. PLoS ONE 8 (10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077152>.

Couturier, L. I. E., C. A. Rohner, A. J. Richardson, S. J. Pierce, A. D. Marshall, F. R. A. Jaine, K. A. Townsend, M. B. Bennett, S. J. Weeks, P. D. Nichols. 2013. Unusually high levels of n-6 polyunsaturated fatty acids in whale sharks and reef manta rays. Lipids 48 (10): 1029–34. <https://doi.org/10.1007/s11745-013-3829-8>.

Czesny, S., J. M. Dettmers, J. Rinchar, K. Dabrowski. 2009. Linking egg thiamine and fatty acid concentrations of Lake Michigan lake trout with early life stage mortality. J Aquat Anim Health. 21 (4): 262–71. <https://doi.org/10.1577/H07-056.1>.

Bruce, D. B., R. Bradford. 2012. Habitat Use and Spatial Dynamics of Juvenile White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in Eastern Australia. En: Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark, 225–54. <https://doi.org/10.1201/b11532-20>.

Dalsgaard, J., M. St. John, G. Kattner, D. Muller-Navarra, y W. Hagen. 2003. Fatty Acids as Trophic Markers In The Pelagic Marine Environment. Adv Mar Biol. 46: 225–340.

Davidson, B., W. Nel, A. Rais, V. Namdarizandi, S. Vizarra, G. Cliff. 2014. Comparison of total lipids and fatty acids from liver, heart and abdominal muscle of scalloped (*Sphyrna lewini*) and smooth (*Sphyrna zygaena*) hammerhead sharks. SpringerPlus 3 (1). <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-521>.

Davidson, B., G. Cliff. 2002. The liver lipid fatty acid profiles of seven Indian Ocean shark species. Fish Physiol Biochem. 26 (2): 171–75. <https://doi.org/10.1023/A:1025447718625>.

Davidson B., G. Cliff. 2014. Comparison of pinniped and cetacean prey tissue lipids with lipids of their elasmobranch predator. In vivo (Athens, Greece) 28 (2): 223–28.

Davidson, B., J. Sidell, J. Rhodes, G. Cliff. 2011. A comparison of the heart and muscle total lipid and fatty acid profiles of nine large shark species from the east coast of South Africa. Fish Physiol Biochem. 37 (1): 105–12. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9421-8>.

Delgado-Argote, L. A., J. García-Abdeslem, R. Mendoza-Borunda. 1993. Correlación geológica entre la batimetría y los rasgos estructurales del Oriente de la Isla Guadalupe, México. Contribuciones a la tectónica de México. Monogr. 1: 1–11.

Díaz-Uribe, J. G., V. M. Valdez-Ornelas, G. D. Danemann, E. Torreblanca-Ramírez, A. Castillo-López, M. Á. Cisneros-Mata. 2013. Regionalización de la pesca ribereña en el noroeste de México como base práctica para su manejo. *Cienc Pesq.* 21 (1): 41–54.

Domeier, M. L., N. Nasby-Lucas. 2006. Annual re-sightings of photographically identified white sharks (*Carcharodon carcharias*) at an eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Mar Biol.* 150 (5): 977–84. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0380-7>.

Domeier M. L., Nasby-Lucas N. 2013. Two-year migration of adult female white sharks (*Carcharodon carcharias*) reveals widely separated nursery areas and conservation concerns. *Anim Biotelemetry.* 1(1). <https://doi.org/10.1186/2050-3385-1-2>.

Domeier, M. L., N. Nasby-Lucas, C. H. Lam. 2012. Fine-scale habitat use by white sharks at Guadalupe Island, Mexico. *Glob Perspect Biol life Hist white shark*, 121–32.

Ebert, D. A. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). *Mar. Freshwater Res.* 53: 517–23. <https://doi.org/10.1071/MF01143>.

El-Sabaawi, R., J. F. Dower, M. Kainz, A. Mazumder. 2009. Characterizing dietary variability and trophic positions of coastal calanoid copepods : Insight from stable isotopes and fatty acids *Mar Biol.* 156 (March 2014): 225–37. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1073-1>.

Francis, M.P. 2000. Reproduction, embryonic development, and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the southwest Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 98: 41–63.

Gallagher, A. J., A. P. Klimley. 2018. The biology and conservation status of the large hammerhead shark complex: the great, scalloped, and smooth hammerheads. *Rev Fish Biol Fish.* 28(4): 777–94. <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9530-5>.

Gallo-Reynoso, J. P., B. J. Le Boeuf, A. L. Figueroa-Carranza, M. O. Maravilla-Chávez. 2005. Los pinnípedos de Isla Guadalupe. *Isla Guadalupe, Restauración y Conservación*, K. Santos del Prado y E. Peters (eds.). Instituto Nacional de Ecología. México, 170–201.

Gallo-Reynoso, Juan Pablo. 1994. Factors Affecting the Population Status of Guadalupe Fur Seal, *Arctocephalus Townsendi* (Merriam, 1897), At Isla De Guadalupe, Baja California, Mexico. TESIS.

Galloway, A. W. E., A. T. Lowe, E. A. Sosik, J. S. Yeung, D. O. Duggins. 2013. Fatty acid and stable isotope biomarkers suggest microbe-induced differences in benthic food webs between depths. *Limnol Oceanogr.* 58(4): 1451–62. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.4.1451>.

Gómez-Valdés, J., H. S. Vélez-Muñoz. 1982. Variaciones Estacionales De Temperatura Y Salinidad En La Región Costera De La Corriente De California. *Ciencias Mar.* 8(2): 167–78.

Gorjão, R., A. K. Azevedo-Martins, H. G. Rodrigues, F. Abdulkader, M. Arcisio-Miranda, J. Procopio, R. Curi. 2009. Comparative effects of DHA and EPA on cell function. *Pharmacol Ther.* 122 (1): 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.pharmthera.2009.01.004>.

Graeve, M., G. Kattner, W. Hagen. 1994. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: Experimental evidence of trophic markers. *J Exp Mar Bio Ecol.* 182(1): 97–110. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90213-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90213-5).

Graeve, M., G. Kattner, D. Piepenburg. 1997. Lipids in Arctic benthos : does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? *Polar Biol.* 18 (June): 53–61. <https://doi.org/10.1007/s003000050158>.

Guerrero, J. M. C., A. J. Pelcastre. 2016. Organización del sector pesquero comercial ribereño en la Reserva de la Biosfera El Vizcaíno (México). *Rev Geogr Venez.* 57 (2): 236–59.

Hall, D., S. Y. Lee, T. Meziane. 2006. Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: Tracer transfer. *J Exp Mar Bio Ecol.* 336 (1): 42–53. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.04.004>.

Hazel, J. R. 1995. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Annu Rev Physiol.* 57 (1): 19–42.

Henderson, R. J., J. R. Sargent. 1999. The production of n-3 polyunsaturated fatty acids in marine organisms. *Lipid technol* 11: 5–10.

Henrotte, E., R. S. N. M. Mandiki, A. T. Prudencio, M. Vandecan, C. Mélard, P. Kestemont. 2010. Egg and larval quality, and egg fatty acid composition of Eurasian perch breeders (*Perca fluviatilis*) fed different dietary DHA/EPA/AA ratios. *Aquac Res.* 41(9): 53–61. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02455.x>.

Henrotte, E., S. Milla, S. N. M. Mandiki, P. Kestemont. 2011. Arachidonic acid induces production of 17,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP) via a putative

PGE2 receptor in fish follicles from the Eurasian perch. *Lipids* 46 (2): 179–87. <https://doi.org/10.1007/s11745-010-3512-2>.

Hickey, B. M. 1979. The California current system—hypotheses and facts. *Progress in Oceanogr.* 8(4): 191–279.

Holman, R. T. 1960. The ratio of trienoic: tetraenoic acids in tissue lipids as a measure of essential fatty acid requirement. *J. of Nut.* 70 (3): 405–10.

Holt, G. Joan. 2011. Larval fish nutrition. John Wiley y Sons.

Holub, B. J. 1978. Differential utilization of 1-palmitoyl and 1-stearoyl homologues of various unsaturated 1,2-diacyl-sn-glycerols for phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine synthesis in rat liver microsomes. *J Biol Chem.* 253(3): 691–96.

Hoyos-Padilla, E. M., A. P. Klimley, F. Galván-Magaña, A. Antoniou. 2016. Contrasts in the movements and habitat use of juvenile and adult white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Guadalupe Island, Mexico. *Anim Biotelemetry.* 4(1). <https://doi.org/10.1186/s40317-016-0106-7>.

Hudson, I. R., D. W. Pond, D. S. M. Billett, P. A. Tyler, R. S. Lampitt, G. A. Wolff. 2004. Temporal variations in fatty acid composition of deep-sea holothurians: Evidence of benthic-pelagic coupling. *Mar Ecol Prog Ser.* 281(January): 109–20. <https://doi.org/10.3354/meps281109>.

Hulbert, A. J. 2003. Life, death and membrane bilayers. *J Exp Biol.* 206(14): 2303–11. <https://doi.org/10.1242/jeb.00399>.

Iverson, S. J. 2009a. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. En *Lipids in Aquatic Ecosystems*, editado por M. T. Arts, M. T. Brett, y M. Kainz, 1689–99. New York: Springer. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.

Iverson, S. J., C. Field, W. D. Bowen, W. Blanchard. 2004. Quantitative fatty acid signature analysis : a new method of estimating predator diets. *Ecol Monogr.* 74 (2): 211–35.

Iverson, S. J., S. L. C. Lang, M. H. Cooper. 2001. Comparison of the Bligh and Dyer and folch methods for total lipid determination in a broad range of marine tissue. *Lipids* 36 (11): 1283–87. <https://doi.org/10.1007/s11745-001-0843-0>.

Jaime-Rivera, M., J. Caraveo-Patiño, M. Hoyos-Padilla, Felipe Galván-Magaña. 2013. Evaluation of biopsy systems for sampling white shark *Carcharodon*

carcharias (Lamniformes: Lamnidae) muscle for stable isotope analysis. *Rev Biol Mar Oceanogr* 48(2): 345–51. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000200013>.

Jaime-Rivera, M., J. Caraveo-Patiño, M. Hoyos-Padilla, F. Galván-Magaña. 2014. Feeding and migration habits of white shark *Carcharodon carcharias* (Lamniformes: Lamnidae) from Isla Guadalupe inferred by analysis of stable isotopes $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol)* 62 (2): 637–47. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i2.7767>.

Jayasinghe, C., N. Gotoh, S. Wada. 2012. Regiospecific analysis of shark liver triacylglycerols. *JAOCs, J Am Oil Chem Soc.* 89 (10): 1873–84. <https://doi.org/10.1007/s11746-012-2081-3>.

Jayasinghe, C., N. Gotoh, S. Tokairin, H. Ehara, S. Wada. 2003. Inter species changes of lipid compositions in liver of shallow-water sharks from the Indian Ocean. *Fish Sci.* 69(3): 644–53. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2003.00668.x>.

Jorgensen, S. J., C. A. Reeb, T. K. Chapple, S. Anderson, C. Perle, S. R. Van Sommeran, C. Fritz-Cope, A. C. Brown, A. P. Klimley, B. A. Block. 2010. Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proc R Soc B Biol Sci.* 277(1682): 679–88. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1155>.

Kelly, J. R., R. E. Scheibling. 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. Edited por Brett MT : Arts MT, y Kainz MJ. *Mar Ecol Pr.* 446: 1–22. <https://doi.org/10.3354/meps09559>.

Kerr, L. A., A. H. Andrews, G. M. Cailliet, T. A. Brown, K. H. Coale. 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 (3–4): 337–53. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9125-1>.

Kestemont, P., K. Dabrowski, R. C. Summerfelt. 2015. Biology and culture of percid fishes: Principles and practices. *Biology and Culture of Percid Fishes: Principles and Practices.* <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7227-3>.

Lee, R. F., W. Hagen, G. Kattner. 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Mar Ecol Prog Ser.* 307(1863): 273–306. [https://doi.org/Doi 10.3354/Meps307273](https://doi.org/Doi%2010.3354/Meps307273).

Lehninger, A. L., D. L. Nelson, M. M. Cox, D. A. Harris. 1993. Principles of Biochemistry (2nd edn). *Trends in Biochemical Sciences-Library Compendium* 18: 354.

Leigh, S. C., Y. Papastamatiou, D. P. German. 2017. The nutritional physiology of sharks. *Rev Fish Biol Fish.* 27(3): 561–85. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9481-2>.

Lynn, R. J., J. J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J Geophys Res Ocean*: 92(C12): 12947–66.

Malpica-Cruz, L., S. Z. Herzka, O. Sosa-Nishizaki, M. A. Escobedo-Olvera. 2013. Tissue-specific stable isotope ratios of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and white (*Carcharodon carcharias*) sharks as indicators of size-based differences in foraging habitat and trophic level. *Fish Oceanogr.* 22(6): 429–45. <https://doi.org/10.1111/fog.12034>.

Matich, P., M. R. Heithaus, C. A. Layman. 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *J Anim Ecol.* 80 (1): 294–305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x>.

McMeans, B. C., M. T. Arts, A. T. Fisk. 2012. Similarity between predator and prey fatty acid profiles is tissue dependent in Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*): Implications for diet reconstruction. *J Exp Mar Bio Ecol.* 429: 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.06.017>.

Metchalf, V. J., N. J. Gemmell. 2005. Fatty acid transport in cartilaginous fish: absence of albumin and possible utilization of lipoproteins. *Fish Physiol Biochem.* 31(1): 55–64.

Montoya, J. M., S. L. Pimm, R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442 (7100): 259–64. <https://doi.org/10.1038/nature04927>.

Murzina, S. A., Z. A. Nefedova, S. Falk-Petersen, P. O. Ripatti, T. R. Ruokolainen, S. N. Pekkoeva, N. N. Nemova. 2013. Lipid status of the two high latitude fish species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii*. *Int J Mol Sci.* 14 (4): 7048–60. <https://doi.org/10.3390/ijms14047048>.

Murzina, S. A., Z. A. Nefedova, S. N. Pekkoeva, A. E. Veselov, D. A. Efremov, N. N. Nemova. 2016. Age-specific lipid and fatty acid profiles of Atlantic salmon juveniles in the Varzuga River. *Int J Mol Sci.* 17 (7). <https://doi.org/10.3390/ijms17071050>.

Nasby-Lucas, N., H. Dewar, C. H. Lam, K. J. Goldman, M. L. Domeier. 2009. White shark offshore habitat: A behavioral and environmental characterization of the eastern pacific shared offshore foraging area. *PLoS ONE* 4 (12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008163>.

Nelson, M. M., C. F. Phleger, B. D. Mooney, P. D. Nichols. 2000. Lipids of gelatinous antarctic zooplankton: Cnidaria and Ctenophora. *Lipids* 35 (5): 551–59. <https://doi.org/10.1007/s11745-000-555-5>.

Ochoa-Díaz, R. M. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: aplicación de $\delta^{13}\text{C}$ Y $\delta^{15}\text{N}$. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Tesis.

Økland, H. M. W., I. S. Stoknes, J. F. Remme, M. Kjerstad, M. Synnes. 2005. Proximate composition, fatty acid and lipid class composition of the muscle from deep-sea teleosts and elasmobranchs. *Comp Biochem Physiol Part B Biochem Mol Biol.* 140(3): 437–43. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.11.008>.

Paiva, R. B., A. Neves, V. Sequeira, M. L. Nunes, L. S. Gordo, N. Bandarra. 2012. Reproductive strategy of the female deep-water shark birdbeak dogfish, *Deania calcea*: Lecithotrophy or matrotrophy? *J Mar Biol Assoc United Kingdom.* 92(2): 387–94. <https://doi.org/10.1017/S0025315411001743>.

Parrish, C. C. 2013. Lipids in Marine Ecosystems. *ISRN Oceanogr.* 2013: 1–16. <https://doi.org/10.5402/2013/604045>.

Pearson, A., Y. Pi, W. Zhao, W. J. Li, Y. Li, W. Inskeep, A. Perevalova, C. Romanek, S. Li, C. L. Zhang. 2008. Factors controlling the distribution of archaeal tetraethers in terrestrial hot springs. *Appl Environ Microbiol.* 74(11): 3523–32. <https://doi.org/10.1128/AEM.02450-07>.

Perhar, G., G. B. Arhonditsis, M. T. Brett. 2013. Modelling the role of highly unsaturated fatty acids in planktonic food web processes: Sensitivity analysis and examination of contemporary hypotheses. *Ecol Inform.* <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2012.10.005>.

Pethybridge, H., N. Bodin, E. J. Arsenault-Pernet, J. H. Bourdeix, B. Brisset, J. L. Bigot, D. Roos, M. Peter. 2014. Temporal and inter-specific variations in forage fish feeding conditions in the NW Mediterranean: Lipid content and fatty acid compositional changes. *Mar Ecol Prog Ser.* 512: 39–54. <https://doi.org/10.3354/meps10864>.

Pethybridge, H., R. K. Daley, P. D. Nichols. 2011. Diet of demersal sharks and chimaeras inferred by fatty acid profiles and stomach content analysis. *J Exp Mar Bio Ecol.* 409(1–2): 290–99. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.09.009>.

Pethybridge, H., R. Daley, P. Virtue, P. Nichols. 2010. *Mar Biol.* 157(6): 1367–84. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1416-6>.

Pethybridge, H. R., C. C. Parrish, B. D. Bruce, J. W. Young, P. D. Nichols. 2014. Lipid, fatty acid and energy density profiles of white sharks: insights into the feeding ecology and ecophysiology of a complex top predator. *PLoS ONE* 9 (5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097877>.

Pond, D. W., G. A. Tarling, D. J. Mayor. 2014. Hydrostatic pressure and temperature effects on the membranes of a seasonally migrating marine copepod. PLoS ONE 9 (10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111043>.

Price, E. R., T. G. Valencak. 2012. Changes in fatty acid composition during starvation in vertebrates: mechanisms and questions. En Comparative physiology of fasting, starvation, and food limitation, editado por D. McCue Marshall. Vol. 3. San Antonio: Springer.

Remme, J. F., W. E. Larssen, I. Bruheim, P. C. Sæbø, A. Sæbø, I. S. Stoknes. 2006. Lipid content and fatty acid distribution in tissues from Portuguese dogfish, leafscale gulper shark and black dogfish. Comp Biochem Physiol - B Biochem Mol Biol. 143(4): 459–64. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.12.018>.

Robin, J. H. 1995. The importance of n-6 fatty acids in the culture of marine fish larvae. ICES mar. Sei. Symp: 106–11.

Rodríguez-Barreto, D., S. Jerez, J. R. Cejas, M. V. Martin, N. G. Acosta, A. Bolaños, A. Lorenzo. 2012. Comparative study of lipid and fatty acid composition in different tissues of wild and cultured female broodstock of greater amberjack (*Seriola dumerili*). Aquaculture 360–361: 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.07.013>.

Rohner, C. A., L. I. E. Couturier, A. J. Richardson, S. J. Pierce, C. E. M. Prebble, M. J. Gibbons, P. D. Nichols. 2013. Diet of whale sharks *Rhincodon typus* inferred from stomach content and signature fatty acid analyses. Mar Ecol Prog Ser. 493: 219–35. <https://doi.org/10.3354/meps10500>.

Saïdi, B, M. N. Bradaï, A. Bouaïn, O. Guélorget, C. Capapé. 2005. Capture of a pregnant female white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamnidae) in the Gulf of Gabes (southern Tunisia, Central Mediterranean) with comments on oophagy in sharks. Cybium. 29(3): 303–7.

Saito, H., M. Sakai, T. Wakabayashi. 2014. Characteristics of the lipid and fatty acid compositions of the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*: The trophic relationship between the squid and its prey. Eur J Lipid Sci Technol. 116(3): 360–66. <https://doi.org/10.1002/ejlt.201300230>.

Sardenne, F., N. Bodin, E. Chassot, A. Amiel, E. Fouché, M. Degroote, S. Hollanda. 2016. Trophic niches of sympatric tropical tuna in the Western Indian Ocean inferred by stable isotopes and neutral fatty acids. Prog Oceanogr. 146(June 2016): 75–88. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.06.001>.

Sardenne, F., S. Hollanda, S. Lawrence, R. Albert-Arrisol, M. Degroote, N. Bodin. 2017. Trophic structures in tropical marine ecosystems: a comparative investigation

using three different ecological tracers. *Ecol Indic.* 81(2017): 315–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.001>.

Sargent, J. R., L. McEvoy, A. Estevez, J. G. Bell, M. Bell, J. Henderson, D. R. Tocher. 1999. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179: 217–30. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00191-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00191-X).

Schaufler, L., R. Heintz, M. Sigler, L. Hulbert. 2005. Fatty acid composition of sleeper shark (*Somniosus pacificus*) liver and muscle reveals nutritional dependence on planktivores. *ICES CM* 5: 1–19.

SEMARNAT. 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe. SEMARNAT/C.

Semeniuk, C. A. D., B. Speers-Roesch, K. D. Rothley. 2007. Using fatty-acid profile analysis as an ecologic indicator in the management of tourist impacts on marine wildlife: A case of stingray-feeding in the Caribbean *Environ Manage.* 40(4): 665–77. <https://doi.org/10.1007/s00267-006-0321-8>.

Sergio, F., I. Newton, L. Marchesi, P. Pedrini. 2006. Ecologically justified charisma: Preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *J Appl Ecol.* 43(6): 1049–55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01218.x>.

Skomal, G. B., E. M. Hoyos-Padilla, A. Kukulya, R. Stokey. 2015. Subsurface observations of white shark *Carcharodon carcharias* predatory behaviour using an autonomous underwater vehicle. *J Fish Biol.* 87(6): 1293–1312. <https://doi.org/10.1111/jfb.12828>.

Speers-Roesch, B., J. R. Treberg. 2010. The unusual energy metabolism of elasmobranch fishes. *Comp Biochem Physiol - A Mol Integr Physiol.* 155(4): 417–34. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.09.031>.

Stewart, J. D., E. M. Hoyos-Padilla, K. R. Kumli, R. D. Rubin. 2016. Deep-water feeding and behavioral plasticity in *Manta birostris* revealed by archival tags and submersible observations. *Zoology* 119 (5): 406–13. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.010>.

Stewart, J. D., C. S. Beale, D. I. Fernando, A. B. Sianipar, R. S. Burton, B. X. Semmens, O. Aburto-Oropeza. 2016. Spatial ecology and conservation of *Manta birostris* in the Indo-Pacific. *Pacific Biol Conserv.* 200: 178–83.

Stoknes, I. S., H. M. W. Økland, E. Falch, M. Synnes. 2004. Fatty acid and lipid class composition in eyes and brain from teleosts and elasmobranchs. *Comp Biochem*

Physiol - B Biochem Mol Biol 138(2): 183–91.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.03.009>.

Storelli, C., R. Acierno, M. Maffia. 1998. Membrane lipid and protein adaptations in Antarctic fish. En Seminar Series-Society for Experimental Biol. 66:166–89. Cambridge University Press.

Tocher, D. R. 2010. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish. Aquac Res.41(5): 717–32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02150.x>.

Tocher, D. R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. Rev Fish Sci.11 (2): 107–84. <https://doi.org/10.1080/713610925>.

Tovar Lee, N., S. Lluch Cota, J. I. Urciaga García. 2015. Subdesarrollo en las localidades pesqueras del municipio de La Paz, Baja California Sur. Región y Soc. 27(63): 127–54.

Tricas, T. C., J. E. McCosker. 1984. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. Proc Calif Acad Sci. 43: 221–38.

Valentine, R. C., D. L. Valentine. 2004. Omega-3 fatty acids in cellular membranes: A unified concept. Prog Lipid Res. 43 (5): 383–402. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2004.05.004>.

Velansky, P. V., E. Y. Kostetsky. 2008. Lipids of marine cold-water fishes. Russ J Mar Biol. 34(1): 51–56. <https://doi.org/10.1007/s11179-008-1007-2>.

Ward-Paige, C. A., H. K. Lotze. 2011. Assessing the value of recreational divers for censusing elasmobranchs. PLoS ONE 6 (10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025609>.

Watson, R. R., K. A. Dickson. 2001. Enzyme Activities Support the Use of Liver Lipid-Derived Ketone Bodies as Aerobic Fuels in Muscle Tissues of Active Sharks. Physiol Biochem Zool. 74 (2): 273–82. <https://doi.org/10.1086/319667>.

Weng, K. C., A. M. Boustany, P. Pyle, S. D. Anderson, A. Brown, B. A. Block. 2007. Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. Mar Biol. 152(4): 877–94. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0739-4>.

Wikelski, M., S. J. Cooke. 2006. Conservation physiology. Trends Ecol Evol. 21(1): 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.018>.

Zaitsev, O., O. Sánchez-Montante, M. Saldivar-Reyes. 2010. Variaciones estacionales de la estructura termohalina en el sistema lagunar de Bahía Magdalena-Bahía Almejas y el mar adyacente. *Ciencias Mar.* 36 (4): 413–32.

Zaitsev, O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante, A. Gallegos-Garcia. 2003. Coastal upwelling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. *Journal of Oceanogr.* 59(4): 489–502. <https://doi.org/10.1023/A:1025544700632>.

Zammit, V. A., E. A. Newsholme. 1979. Activities of enzymes of fat and ketone-body metabolism and effects of starvation on blood concentrations of glucose and fat fuels in teleost and elasmobranch fish. *Biochem J.* 184(2): 313–22. <https://doi.org/10.1042/bj1840313>.