



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

RELACIONES TRÓFICAS DEL TIBURÓN BLANCO
Carcharodon carcharias EN LAS INMEDIACIONES DE
ISLA GUADALUPE, MÉXICO, INFERIDAS
MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES
DE CARBONO Y NITRÓGENO

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

Presenta

MARIO JAIME RIVERA

La Paz, Baja California Sur, Septiembre de 2013

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10 horas del día 15 del Mes de Agosto del 2013, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

Relaciones tróficas del tiburón blanco *Carcharodon carcharias* en las inmedicaciones de Isla Guadalupe, México, inferidas mediante análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

Presentada por el alumno:

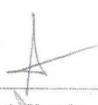
Mario Jaime Rivera

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

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

LA COMISION REVISORA


Javier Caraveo Patiño
CO-DIRECTOR DE TESIS


Felipe Galván Magaña
CO-DIRECTOR DE TESIS


David Siqueiros Beltrones
CO-TUTOR


Andrés Abitia Cárdenas
CO-TUTOR


José Leonardo Castillo Gániz
CO-TUTOR


DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Comité Tutorial

Dr. Felipe Galván Magaña (CICIMAR)
Dr. Javier Caraveo Patiño (CIBNOR)
Dr. David Siqueiros Beltrones (CICIMAR)
Dr. José Leonardo Castillo Géniz (INAPESCA)
Dr. Andrés Abitia Cárdenas (CICIMAR)

Comité revisor de la tesis

Dr. Felipe Galván Magaña
Dr. Javier Caraveo Patiño
Dr. David Siqueiros Beltrones
Dr. José Leonardo Castillo Géniz
Dr. Andrés Abitia Cárdenas

Miembros del jurado de examen

Dr. Felipe Galván Magaña
Dr. Javier Caraveo Patiño
Dr. David Siqueiros Beltrones
Dr. José Leonardo Castillo Géniz
Dr. Andrés Abitia Cárdenas

Suplentes

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez
Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

Resumen

La composición isotópica de los tejidos de los depredadores tope en el ambiente marino provee información sobre su ecología trófica y su comportamiento migratorio. El objetivo de este estudio fue describir los hábitos tróficos y migratorios de los tiburones blancos de Isla Guadalupe realizando un análisis de isótopos estables de su dermis y músculo. Del 2007 al 2011 se obtuvieron muestras de piel y músculo de tiburón blanco mediante biopsias *in situ*. Se evaluaron tres diferentes sistemas para tomar biopsias de tiburón blanco. El dardo utilizado a partir del diseño de Reeb y Best (RB) fue el mejor para obtener músculo. De cada tejido se midieron los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en un espectrómetro de masas de flujo continuo. Se consideró un pequeño grupo de muchos posibles taxa que los tiburones pudieron haber comido a lo largo de su migración: pinnípedos, calamares y atunes. Estas presas fueron agrupadas en cinco áreas focales: Golfo de California, Isla Guadalupe, Costa de California, SOFA (Área de alimentación el tiburón blanco en el centro del Pacífico) y Hawái. Los promedios del valor isotópico de la dermis del tiburón blanco fueron $\delta^{13}\text{C}$ (-14.5‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (19.1‰). Los promedios del valor isotópico de la dermis transformada para semejar músculo fueron $\delta^{13}\text{C}$ (-16.6 ‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (21.2 ‰). Los promedios del valor isotópico del músculo del tiburón blanco fueron $\delta^{13}\text{C}$ (-15.9‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (19.2‰). La dermis del tiburón blanco podría tener una tasa de recambio más lenta que el músculo.

Se realizaron modelos de mezclas con las ecuaciones del balance de las masas. Se construyeron modelos de mezcla, mediante el uso del programa SIAR (Stable Isotope Analysis en R). Para comparar las fuentes se obtuvo el valor promedio de las señales isotópicas de cada una de ellas y se integraron en un polígono junto con el valor promedio del tiburón blanco. Los pinnípedos de Isla Guadalupe tuvieron la contribución más grande para el músculo de tiburón blanco mientras que el calamar de Humboldt tuvo la contribución más grande para la dermis. Para la dermis transformada en músculo, los pinnípedos de Isla Guadalupe aportaron la mayor contribución. Los resultados confirmaron la hipótesis propuesta; la dermis y el músculo reflejaron diferentes contribuciones de presas probables al tiburón blanco muestreado en Isla Guadalupe. El análisis isotópico de estos

tejidos indica el uso trófico en los movimientos de áreas costeras a áreas oceánicas que realizan estos tiburones.

Palabras clave: Tiburón blanco, isótopos estables, Isla Guadalupe

Abstract

Stable isotope composition of marine top predator's tissues provides insight information of its trophic ecology and migratory behavior. The aim of this study was to describe the feeding and migratory habits of white shark from Guadalupe Island using stable isotopic analysis of dermis and muscle.

White sharks dermis biopsies were obtained off Isla Guadalupe from September through December 2007 – 2010. We described the use of 3 different dart systems for manual biopsies and evaluate the success rate and tissue yield. Results suggest that the Reeb and Best biopsy system (RB dart) was found to be best to biopsy muscle tissue. Isotope values of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) were obtained by mass spectrometry.

We considered a small subset of many possible prey taxa that the sharks could have eaten throughout their migration: pinnipeds, squid and tuna. We grouped the data in five focal areas: Gulf of California, Coast of California, Isla Guadalupe, SOFA and Hawaii.

To determine the probable contribution of each feasible isotope source to shark tissue, we performed a Bayesian mixing models approach, with the software package SIAR (Stable Isotope Analysis). Average isotopic values for dermis tissue of white shark were $\delta^{13}\text{C}$ (-14.5‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (19.1‰). Corrected white shark dermal mean values to resemble muscle were $\delta^{13}\text{C}$ (-16.6 ‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (21.2 ‰). Average isotopic values for muscle of white shark were $\delta^{13}\text{C}$ (-15.9‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (19.2‰). Muscle isotopic signatures show that muscle may have a different turnover rate than dermis.

We infer that the high contribution of jumbo squid from the Gulf of California in the dermis of the white shark could show the trophic use of the Gulf by some white sharks that inhabit waters around Guadalupe Island; Mixing model data from dermis showed predation in offshore areas such the SOFA, a trophic connectivity between the coasts of California, Guadalupe Island and the Gulf of California and a main importance of pinnipeds as prey of the white sharks in Guadalupe Island.

Key Words: white shark, stable isotopes, Guadalupe Island

Agradecimientos

Agradezco al CIBNOR como institución receptora de los estudios de Posgrado y al CONACyT por la beca otorgada (número de registro 35313).

A mis co directores de tesis, los doctores Javier Caraveo Patiño y Felipe Galván Magaña por sus enseñanzas, consejo y apoyo para la culminación de esta investigación.

A los miembros del comité doctoral, doctores: David Siqueiros Beltrones, José Leonardo Castillo Géniz y Andrés Abitia Cárdenas por sus aportaciones y conocimientos que enriquecieron este trabajo.

El doctor Mauricio Hoyos por su apoyo, sus conocimientos y el trabajo de campo que ha realizado por años en Isla Guadalupe.

A todas las personas que estuvieron involucradas en el proceso de investigación, técnicos, investigadores, colegas, servidores públicos, amigos y familiares que con su apoyo permitieron que este trabajo saliera adelante, su aportación fue fundamental.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	12
El tiburón blanco	12
Situación de sus poblaciones.....	14
Distribución.....	15
Patrones migratorios del tiburón blanco.....	17
Migración de los tiburones de Isla Guadalupe	17
Ecología trófica del tiburón blanco	19
Métodos para determinar relaciones tróficas.....	20
Análisis de isótopos estables	21
Fraccionamiento isotópico y discriminación isotópica	22
Fraccionamiento isotópico y los diferentes tipos de tejido de un animal.....	24
Modelos de mezcla.....	24
SIAR.....	25
Conservación y manejo	28
Dermis y músculo	29
Dd: denticulo dérmico, Ep: Epidermis, D: dermis, M: músculo	29
ANTECEDENTES.....	30
Problemas planteados.....	31
JUSTIFICACIÓN	33
HIPÓTESIS.....	33
OBJETIVOS	33
Objetivo General	33
Objetivos específicos	34
MATERIALES Y MÉTODOS	34
Área de estudio.....	34
Isla Guadalupe.....	34
Trabajo de campo	36
Trabajo de laboratorio	39
Preparación de muestras para análisis isotópicos.....	39

Obtención de los valores isotópicos	39
Normalización de valores isotópicos.....	42
Construcción del polígono	42
Modelos de mezcla.....	43
Transformación matemática de dermis a músculo	44
RESULTADOS	45
Valores isotópicos	45
Eficacia de las puntas para obtener músculo.....	47
Polígono	50
Modelos de mezcla.....	52
Dermis	52
Músculo.....	53
Valores de dermis transformados a valores de músculo	55
Pinnípedos de Isla Guadalupe	56
DISCUSIÓN	57
Evaluación de los dardos para la obtención de biopsias	57
Modelo de mezcla y valores isotópicos del tiburón blanco.....	58
Dermis	59
Músculo.....	61
Valores isotópicos de los pinnípedos de Isla Guadalupe	64
Limitaciones del estudio.....	65
Aportación a la conservación del tiburón blanco	65
Conclusiones	66
Referencias.....	68

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Hembra de tiburón blanco en aguas de Isla Guadalupe	13
Figura 2. Sitios actuales de agregación del tiburón blanco	16
Figura 3. Migración del tiburón blanco de Isla Guadalupe a diferentes áreas de agregación.	18

Figura 4. Corte histológico de la piel de un tiburón, <i>Squalus</i> sp.....	29
Figura 5. Mordida de tiburón blanco en un elefante marino del norte en Isla Guadalupe.	32
Figura 6. Ubicación geográfica de Isla Guadalupe.....	35
Figura 7. Diagramas de los dardos de acero utilizados para coleccionar biopsias de tiburón blanco.	38
Figura 8. Valores isotópicos de los tiburones muestreados en isla Guadalupe	46
Figura 9. Diferencia significativa para el $\delta^{13}\text{C}$ entre la dermis y el músculo	47
Figura 10. Correlación entre la talla de los tiburones blancos y el grosor de la dermis.....	39
Figura 11. Polígono. Valores isotópicos promedio de las FIP del tiburón blanco..	51
Figura 12. Contribución estimada más probable de las FIP a la dermis del tiburón blanco utilizando el modelo de mezcla SIAR.....	53
Figura 13. Contribución estimada más probable de las FIP al músculo del tiburón blanco utilizando el modelo de mezcla SIAR.....	54
Figura 14. Contribución estimada más probable de las FIP a la dermis del tiburón blanco transformada en valores isotópicos de músculo utilizando el modelo de mezcla SIAR	55
Figura 15. Contribución estimada más probable de las tres especies de pinnípedos al músculo del tiburón blanco utilizando el modelo de mezcla SIAR	56

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Estimaciones poblacionales de tiburón blanco en sus áreas de agregación	14
Tabla II. Medias calculadas de los valores isotópicos de las presas potenciales a lo largo de la ruta migratoria del tiburón blanco	42
Tabla III. Sexo y talla de los tiburones blancos muestreados	45
Tabla IV. Éxito de obtención de la muestra.....	48
Tabla V. Biopsias de tiburón blanco obtenidas por el sistema de Reeb y Best	48
Tabla VI. Contribuciones (FIP) a la dermis del tiburón blanco (%).	52
Tabla VII. Contribuciones (FIP) al músculo del tiburón blanco (%).	54
Tabla VIII. Contribuciones (FIP) al músculo del tiburón blanco (%).	56

INTRODUCCIÓN

El tiburón blanco

El tiburón blanco, *Carcharodon carcharias*, es uno de los peces carnívoros más grandes del planeta (Figura 1). Puede alcanzar los 6.4 m de longitud total (Cailliet *et al.*, 1985). Debido a su fisiología endotérmica es un depredador que puede cazar de día y de noche mientras realiza migraciones locales o transoceánicas. Casi no tiene depredadores naturales, excepto la orca, *Orcinus orca* y el ser humano (Pyle *et al.*, 1999).

Se le clasifica dentro de la Familia Lamnidae, caracterizada por tiburones con quilla en el pedúnculo caudal, ojos sin membrana nictitante, aletas sin espinas y cinco aberturas branquiales (Compagno, 1984). Su anatomía es hidrodinámica. La quilla y la aleta caudal homocerca le permiten acelerar en distancias cortas. Es un organismo endotérmico. Su músculo puede estar hasta 5 °C más caliente que el agua circundante y su estómago hasta 14.3 °C o 16 °C más caliente que el ambiente (Carey *et al.*, 1982; Goldman, 1997; Hoyos-Padilla, 2009). Esto se debe a un conjunto de vasos sanguíneos en forma de urdimbre, conocida como *rete mirabilis* (redes maravillosas) por la cual, la sangre fría que circula por las arterias se calienta debido al intercambio iónico con las venas que transportan sangre caliente desde el estómago (Carey *et al.*, 1981; Carey *et al.*, 1982). Esta condición le permite ser un depredador eficaz que puede habitar aguas frías y cazar presas ágiles.

Es un organismo de lento crecimiento. Se estima que puede vivir hasta 27 años de edad (Cailliet *et al.*, 1985). Su talla aproximada al nacer es de 1.2 a 1.5 m de LT (Francis, 1996). Al año alcanza la talla de 1.6 m de LT. Los juveniles varían entre 1.7 y 3.4 m de LT. Las hembras maduran sexualmente entre 4 y 5 m de LT a los 12 – 14 años de edad; mientras que los machos alcanzan la madurez sexual entre 3.5 y 4.1 m de LT a los 9 – 10 años de edad (Compagno, 2001). Su reproducción es interna y su condición vivípara aplacentaria (Compagno, 2001). Se desconocen sus áreas de copulación (Francis, 1996; Compagno, 1997) aunque es posible que Isla Guadalupe sea una de ellas por las cicatrices y heridas de

mordidas que varias hembras exhiben en estas aguas, las cuales podrían ser infligidas por machos como señal de apareamiento. Los embriones son oófagos pues se alimentan de los óvulos de la madre y, aunque es probable, no se ha documentado aún canibalismo intrauterino hacia otros embriones como en otras especies de lámnidos; pero sí oofagia, los fetos se alimentan de óvulos (Compagno, 2001).

No se conoce con certeza el tiempo de gestación; se ha inferido un periodo de 12 a 18 meses. Se han capturado muy pocas hembras preñadas que llevaban en sus úteros de 2 a 14 crías (Compagno, 2001). Se presumen áreas de crianza en aguas cercanas a la costa de California debido a que ahí se han observado neonatos (Dewar *et al.*, 2004) asimismo en el Golfo de Túnez en el Mediterráneo se han capturado neonatos y juveniles. También las zonas neríticas del Mediterráneo se consideran áreas de crianza desde el Canal de Sicilia hasta el sur de Mar Adriático.

En México se han capturado tiburones blancos neonatos y juveniles en la Bahía Sebastián Vizcaíno (Santana-Morales *et al.*, 2012).



Figura 1. Hembra de tiburón blanco en aguas de Isla Guadalupe

Situación de sus poblaciones

Al ser una especie de lento crecimiento, con un periodo de gestación largo y dar a luz pocas crías, el tiburón blanco se clasifica entre los taxa con una estrategia de baja productividad biológica (Smith *et al.*, 1998). Esto lo hace vulnerable a la sobrepesca. Se desconoce la población mundial de tiburones blancos, incluso las estimaciones regionales son pobres. Los modelos actuales hacen estimaciones poblacionales con base en el marcaje y la recaptura (Tabla I)

Tabla I. Estimaciones poblacionales de tiburón blanco en sus áreas de agregación

Localidad	Fechas de agregación	Número de tiburones blancos estimados	Grupos de edad	Referencia
Australia / Nueva Zelandia	febrero - octubre	133	Juveniles, subadultos	Dudley, 2009
Sudáfrica	abril - octubre	1279	Juveniles, subadultos	Dudley, 2009
Atlántico Noroeste	desconocidas	desconocido	desconocido	-
Mediterráneo	desconocidas	desconocido	desconocido	-
Islas Farallón, Isla Año Nuevo, Costa de California Central	agosto - noviembre	219	Adultos-subadultos	Chapple <i>et al.</i> ,2011
Isla Guadalupe	Julio - diciembre	135	Adultos-subadultos	Sosa – Nishizaki, 2009

La especie se encuentra en el apéndice III del CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres) y se registra como vulnerable en la lista roja de especies de la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (Compagno y Fergusson, 1994). En la lista roja de especies amenazadas se clasifica como nivel de amenaza 52 con situación poblacional desconocida. Sin embargo, es un organismo económicamente atractivo por su tamaño y rareza. Una mandíbula de tiburón blanco de Gansbaai, Sudáfrica, recobrada tras un robo, se valoró en 50000 dólares (García-Núñez, 2008). Por estas razones, las medidas de conservación de la especie se basan en el principio precautorio.

Su captura y la venta de sus productos derivados (mandíbulas, dientes, aletas, etc.) está prohibida en Australia, Sudáfrica, Namibia, Israel, Malta, California y los estados del Atlántico en Estados Unidos de Norteamérica (Compagno, 2001). Además, es una especie altamente migratoria por lo cual su protección debería ser internacional.

En México existen ciertas regulaciones limitadas para la pesquería de los tiburones. En la NOM-029 se explicita que la captura y retención de cualquier ejemplar vivo y muerto de *C. carcharias*, por cualquier motivo o razón ésta prohibida en aguas mexicanas. Asimismo es una especie protegida incluida en la NOM 059.

Recientemente, la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) determinó que la población de tiburones blancos del Pacífico Noreste que incluyen a los de Isla Guadalupe, no se encuentra en peligro de extinción. Esta determinación se basó en indicadores de abundancia, modelos de población y riesgos a la población como la pesca incidental en México y los Estados Unidos.

Distribución

Es un tiburón poco abundante pero que frecuenta todos los mares del planeta, desde los polos hasta la línea ecuatorial. Su condición endotérmica le permite habitar aguas frías y cálidas por igual. Se le puede encontrar en fondos bajos, mar abierto y plataformas continentales. Se le observa con mayor frecuencia en los mares templados de Sudáfrica, Sur de Australia, Nueva Zelanda, el norte del Atlántico Occidental y el norte del Pacífico Oriental (Compagno, 2001).

Ha sido capturado en el Mar de Japón, las Filipinas, Australia, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda, Islas Marshall, Islas Bonin, Hawái, el Golfo de Alaska, la costa de California y Baja California, El Golfo de California, las costas de Perú y Chile, las costas del Atlántico Norte, el Golfo de México, Cuba, las Bahamas, las islas del Caribe, Brasil, las costas de la

Patagonia, las islas Azores, en todo el Mediterráneo, la costa occidental de África, Cabo de Buena Esperanza, el Mar Rojo y las islas Seychelles (Compagno, 2001).

Tiende a agregarse de manera estacional alrededor de las colonias de pinnípedos (Tricas y McCosker, 1984; Klimley *et al.*, 1996). Es un animal que presenta filopatría y se han identificado áreas de fidelidad o de agregación (Klimley *et al.*, 1996, Compagno, 2001; Jorgensen *et al.*, 2010; Domeier, 2012). Las principales son: al sur de Australia desde Perth hasta Brisbane incluido el mar de Tasmania hasta la Gran Barrera Arrecifal; el Cabo de Buena Esperanza en las costas de Sudáfrica desde Cape Town hasta Natal, con énfasis en la isla Dyer, Mossel Bay y False Bay. Las costas del centro y sur de California desde Punta Arena hasta Guerrero Negro, con énfasis en las Islas Farallón, Isla Año Nuevo, Bahía Monterrey e Isla Guadalupe (Figura 2).

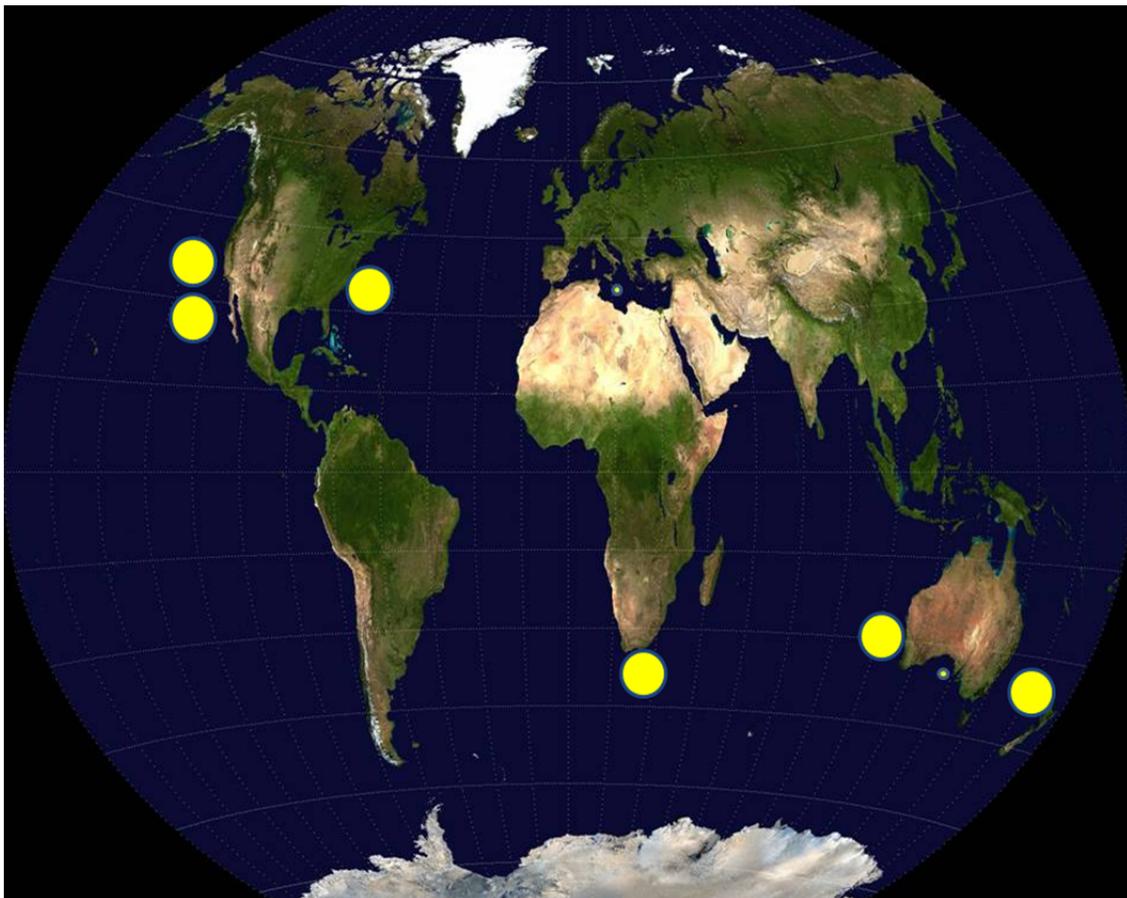


Figura 2. Sitios actuales de agregación del tiburón blanco

Patrones migratorios del tiburón blanco

El tiburón blanco es un gran viajero. Realiza migraciones de Sudáfrica a Australia cubriendo más de 20 000 km (Bonfil *et al.*, 2005); de Australia a Nueva Zelandia unos 2800 km; de Nueva Zelandia hacia Nueva Caledonia y Vanuatu más de 3000 km (Bruce *et al.*, 2006). En el Pacífico Oriental viaja de la costa de California hacia la costa de Alaska, de las islas Farallón, la Joya, Isla Año Nuevo, Isla Guadalupe, el centro del Pacífico y las islas hawaianas (Weng *et al.*, 2007; Jorgensen *et al.*, 2012). En el Atlántico, el gran blanco migra desde Cape Cod, Massachusetts hacia el norte de Florida (Carey *et al.*, 1982; Skomal *et al.*, 2012).

Migración de los tiburones de Isla Guadalupe

Durante un tiempo se pensó que el tiburón blanco prefería las aguas continentales, pero esta noción es más bien el resultado de la interacción con el hombre. Es un pez epipelágico, sumamente migratorio. Se le encuentra desde las zonas costeras en el área de rompientes hasta alta mar. Se le puede encontrar frente a playas arenosas, costas rocosas y se encuentra en bahías, estuarios, ensenadas, lagunas y puertos, aunque no penetra en cuerpos de agua dulce (Compagno, 2001).

En los últimos diez años, debido al uso de tecnologías como la telemetría satelital, se conocen mejor sus patrones de migración, particularmente de los tiburones marcados en las Islas Farallón de California e Isla Guadalupe.

Los tiburones marcados en Isla Guadalupe migran hacia las islas de Hawái, con una preferencia en un área de alimentación compartida (SOFA por sus siglas en inglés, Shark Offshore Foraging Area) conocida como “Shark café” (Weng *et al.*, 2007). El SOFA es una zona del Océano Pacífico Oriental ubicada entre los 15 ° N 30 ° N y los 130 ° W - 140 ° W (Figura 3).

De manera general se pueden agrupar sus movimientos por estaciones: en otoño se mantienen cerca de la Isla Guadalupe, en invierno comienzan a emigrar hacia el sudoeste

rumbo al SOFA. En primavera siguen en el SOFA aunque algunos se mueven al sur hasta alcanzar las islas de Hawái, y en verano regresan al SOFA y a finales de esta estación migran hacia la Isla Guadalupe (Domeier y Nasby-Lucas, 2008). Los tiburones marcados en California y las islas Farallón presentan patrones de movimientos semejantes a los tiburones marcados en Isla Guadalupe (Weng *et al.*, 2007). Se piensa que el SOFA puede ser utilizado como una zona reproductora, debido a que en algunos momentos se observó un traslape entre zonas donde hay machos y hembras (Jorgensen *et al.*, 2009). Este estudio mostró que los tiburones llegan a esa zona en diciembre pero su mayor abundancia ocurre entre abril y julio; entonces se han detectado movimientos súbitos y rápidos, lo que sugiere que los tiburones podrían estar alimentándose. Aunque las mordidas que presentan las hembras pueden ser causadas por una actividad copulatoria, esto aún no se reporta en Isla Guadalupe.

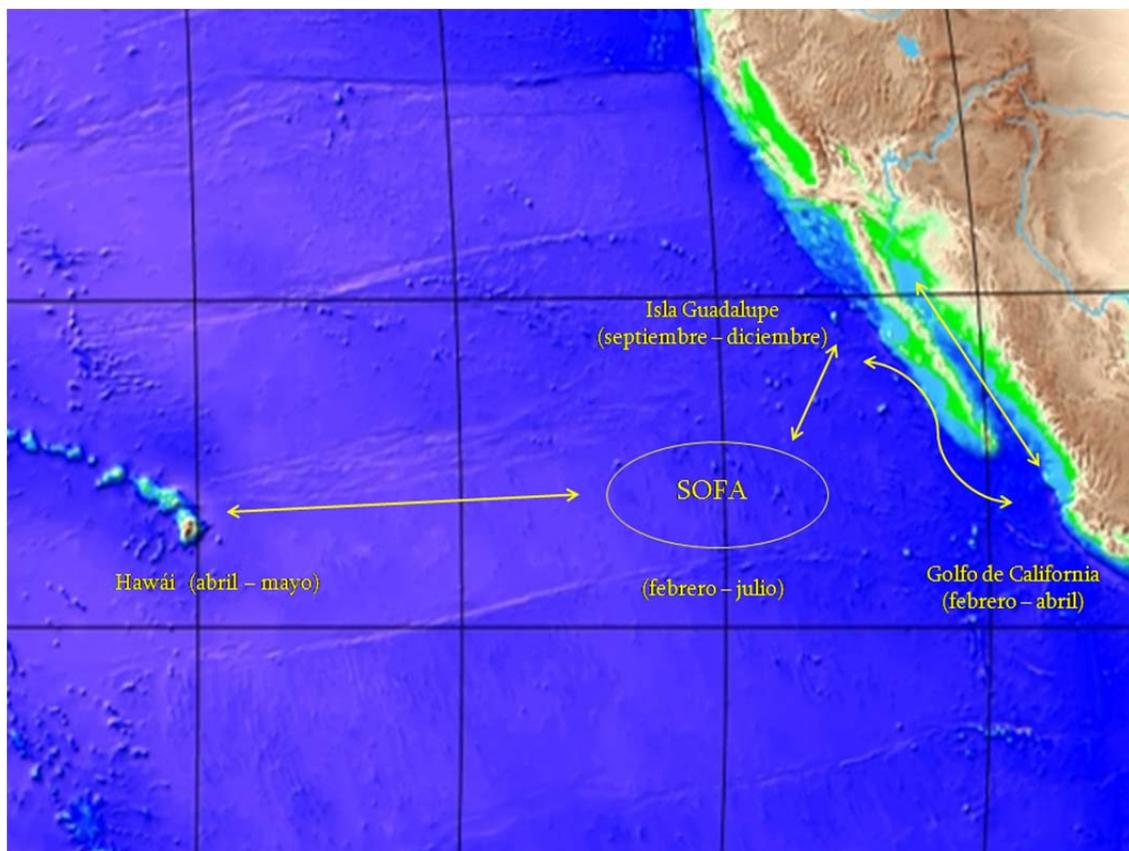


Figura 3. Migración del tiburón blanco de Isla Guadalupe a diferentes áreas de agregación

Algunos tiburones blancos marcados en Isla Guadalupe han entrado en el Golfo de California lo cual sugiere una conectividad entre las dos áreas (Domeier, 2012). Se sabe que el tiburón blanco habita el Golfo de California principalmente durante la primavera (Kato, 1965; Galván-Magaña *et al.*, 2011) y algunos individuos han sido registrados cerca de las colonias de lobos marinos en las islas San Pedro Mártir y San Pedro Nolasco (Auriolles- Gamboa y Zavala- González, 1994).

Ecología trófica del tiburón blanco

Los tiburones son depredadores tope. En los ecosistemas marinos, el nivel trófico se calcula por un índice de energía acumulada. Por ejemplo las algas y las plantas representan el nivel trófico 1 y los mamíferos marinos el 3.2. El tiburón blanco alcanza el máximo nivel trófico en el ecosistema marino con 4.5 debido a que más del 20 % de su dieta consiste en mamíferos marinos (Bennett, 2005). Su tamaño, anatomía y fisiología le permiten ser un depredador oportunista; diversos estudios han resaltado esta característica, lo cual se refleja en el amplio intervalo de presas registradas en la literatura (Anexos I - III). Muestran una marcada depredación sobre mamíferos marinos, especialmente pinnípedos, aunque también depredan sobre cetáceos como delfines y marsopas. Su dieta incluye principalmente peces óseos, moluscos como gasterópodos y cefalópodos; condriictios, incluidos otros tiburones y rayas; aves marinas y reptiles. En ocasiones se congrega junto a cardúmenes conspicuos y se ha registrado que sigue la migración de la sardina en KwaZulu-Natal, Sudáfrica (Compagno, 1984, 2001).

También es un carroñero oportunista que aprovecha las carcasas de cetáceos; se le ha visto alimentarse de ballenas jorobadas muertas, *Megaptera novaeangliae* y el rorcual *Balaenoptera edeni* (Dudley *et al.*, 2000). En las costas de Sudáfrica, Brest (1987) observó a tiburones blancos llevando el cadáver de una ballena pigmea, *Caperea marginata* hacia aguas profundas “para devorarla mejor” (Ellis y McCosker, 1991).

La mayoría de los reportes sobre los objetos encontrados en sus estómagos han sido apócrifos e incluyen elementos tan raros como perros, pedazos de caballos, elefantes y

búfalos, trampas para langosta, botellas, latas, etc. Sin embargo la revisión de 591 estómagos de tiburones blancos capturados en las redes de Natal, Sudáfrica entre 1974 y 1988 no descubrieron ningún objeto ajeno a su dieta común, excepto pocas algas marinas (Ellis y McCosker, 1991). Esto indica que la noción de “depredadores insaciables” es falsa.

Los análisis estomacales han demostrado que el tiburón blanco presenta un cambio ontogénico de dieta. Mientras los adultos se alimentan principalmente de mamíferos marinos, los juveniles lo hacen de invertebrados, peces teleósteos demersales y tiburones (Tricas y McCosker, 1984; Klimley, 1985; Casey y Pratt, 1985). Calamares y peces epipelágicos son también ingeridos en una menor proporción. Asimismo, este cambio en la dieta está relacionado con un cambio ontogénico en la dentición. Los dientes se engrosan y fortalecen con la edad, permitiéndole al tiburón cazar presas cada vez más robustas (Tricas y McCosker, 1984; Hubbell, 1996).

El interés principal por este tiburón es por su fama de antropófago. Junto con el tiburón toro *Carcharhinus leucas* y el tiburón tigre *Galeocerdo cuvier*, es el tiburón que más humanos ha atacado. En la mayoría de estos ataques no han devorado a la víctima, aunque existe un caso reportado, en el cual el tiburón blanco regresó para engullir a su víctima (Global Shark Attack Files, 1985).

Antes de nacer, el tiburón blanco ya se alimenta de los óvulos no fecundados de la madre, condición conocida como oófagia. Se presume canibalismo intrauterino (adelfofagia) como otras especies de la Familia Lamnidae, pero esto no ha sido comprobado (Compagno, 1984; Bruce, 1992; Saidi *et al.*, 2005).

Métodos para determinar relaciones tróficas

Los estudios sobre la ecología trófica de los peces, relacionan la biología y la fisiología de las especies con su hábitat, régimen alimentario, tipo de dieta y relaciones bióticas. Estos estudios aportan información básica para comprender el papel ecológico que desempeñan estos organismos dentro del ecosistema. Diversos métodos han sido utilizados con este fin, la mayoría se basan en el análisis de contenido estomacal con el posterior cálculo de índices

de la ocurrencia de las presas en la dieta de un depredador, estimación de niveles tróficos y análisis de balance de masas en los modelos tróficos (Hacunda, 1981; Marshall y Elliot, 1997; Christensen y Walters, 2004). Debido a que es difícil o cuestionable obtener restos de presas de especies protegidas, el análisis de isótopos estables es un método alternativo y eficaz para el estudio de las relaciones tróficas de un depredador.

Análisis de isótopos estables

Los isótopos estables se han empleado como trazadores que permiten seguir los cambios químicos de los elementos en el suelo, las plantas el agua o la atmósfera. El análisis de isótopos estables ha sido una herramienta para llevar a cabo estudios ecológicos como ciclos biogeoquímicos, cadenas tróficas, contaminación, estudios paleontológicos y biomarcadores así como en diagnósticos médicos tanto de enfermedades infecciosas como de enfermedades metabólicas (Radajewski *et al.*, 2000).

Debido al fenómeno del enriquecimiento isotópico por nivel trófico, el análisis de isótopos estables se puede emplear como trazador de la red trófica en sistemas donde existen diferencias en valores de $\delta^{13}\text{C}$ como en los sistemas marinos (Rundel *et al.*, 2013). También es posible inferir la conectividad migratoria de dos ambientes mediante este análisis. En la ingesta, un organismo asimila las características isotópicas del ambiente donde se alimenta, las cuales se ven reflejadas en sus tejidos. Como la composición isotópica de un lugar varía espacialmente, los tejidos reflejarán la composición de dicho lugar por un periodo de tiempo que depende de la tasa metabólica del tejido analizado pero esto requiere determinar las señales isotópicas de las diferentes localidades donde el tejido analizado permanece metabólicamente activo (Torres - Dewar *et al.*, 2009).

Ciertos elementos presentan variaciones en su peso atómico basadas en las diferencias entre el número de neutrones presentes en el núcleo. Las diferencias de los elementos pueden ser identificadas por un espectrómetro de masas. Estas unidades de variación de los elementos se conocen como isótopos. Los isótopos no radioactivos se conocen como isótopos estables (Chimal, 1993).

El 98.8 % de los átomos de carbono en la Tierra son de ^{12}C , el 1.11% restante es del isótopo pesado ^{13}C . La forma más abundante del nitrógeno es el ^{14}N , 99.6 %, mientras que el 0.3 % restante es del isótopo pesado ^{15}N . Los diferentes isótopos poseen las mismas propiedades fisicoquímicas, pero difieren en algunas características termodinámicas (Urey, 1947).

La razón isotópica inferida se reporta en valores delta $-\delta\text{X}$ - donde X representa el isótopo pesado o las diferencias del estándar, expresados en partes por mil. Estos datos se calculan de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\delta\text{X} = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar} - 1)] * 1000$$

Donde δX se expresa en partes por mil. R simboliza la razón entre el isótopo pesado y ligero (Sulzman, 2007) y R estándar representa el estándar para los diversos isótopos.

Para poder comparar valores isotópicos entre diversos estudios científicos se usan estándares para isótopos individuales. Originalmente, se escogieron porque demostraron tener valores consistentes después de varias mediciones. El estándar para el $\delta^{13}\text{C}$ es el dióxido de carbono del carbonato de calcio producido por un fósil belemnite del Cretácico, *Belemnitella americana* (Craig, 1953; Coplen, 1996). El estándar utilizado para el $\delta^{15}\text{N}$ es el nitrógeno atmosférico (Mariotti, 1983).

Fraccionamiento isotópico y discriminación isotópica

La razón isotópica de un consumidor refleja una porción asimilada de su dieta. El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno se utiliza para inferir la transferencia isotópica de presas potenciales hacia el depredador. Sin embargo, mientras ocurre la transferencia energética se lleva a cabo un fraccionamiento isotópico. Mariotti *et al.* (1981) lo definen como una partición de isótopos entre dos compuestos que contienen el mismo elemento, con diferentes tasas isotópicas; Hobson y Clark (1992) como un cambio en la señal isotópica entre la dieta y los tejidos del consumidor, lo cual ocurre debido a dos procesos: la asimilación bioquímica selectiva de los componentes de la dieta con señales distintas y la discriminación isotópica.

Los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los animales reflejan las firmas isotópicas de sus respectivas dietas más un factor de enriquecimiento trófico conocido como factor de discriminación isotópica, $\Delta = \delta^{\text{tejido}} - \delta^{\text{dieta}}$. Este factor es causado por los diferentes isótopos de un mismo elemento que son incorporados en los tejidos a diferentes tasas. Los valores de discriminación son positivos cuando el isótopo ligero reacciona más rápidamente que su isótopo pesado, se define como la diferencia entre el sustrato y el producto formado en un instante a partir del sustrato (Martínez del Río y Wolf, 2005).

El enriquecimiento depende tanto de la asimilación de moléculas de diversas fuentes de alimento como del metabolismo. El organismo excreta selectivamente los isótopos livianos y conserva los pesados (Malej *et al.*, 1993). DeNiro y Epstein (1978) encontraron que el carbono en los tejidos animales suele estar enriquecido en forma de ^{13}C en 1 ‰ respecto a su dieta. El nitrógeno en el tejido del consumidor suele estar enriquecido en forma de $\delta^{15}\text{N}$ de 3-5 ‰ respecto a su dieta (De Niro y Epstein, 1981; Minagawa y Rasmussen, 2001).

En organismos grandes, con tasas de crecimiento lentas, el recambio isotópico se relaciona con la manutención metabólica. En estos animales hay un enriquecimiento de los isótopos ^{15}N y ^{13}C debido al catabolismo. En periodos de inanición sufren autólisis y pierden los isótopos livianos ^{14}N y ^{12}C (Hobson *et al.*, 1994).

Durante los periodos de inanición la razón del nitrógeno excretado es mayor al asimilado y por lo tanto es mayor también en animales que pasan ayunos frecuentes (Scrimgeour *et al.* 1995). La forma en que cada organismo desecha el nitrógeno puede afectar su tasa de fraccionamiento pero aún no se comprende bien el mecanismo que regula los valores isotópicos y no es posible realizar predicciones (Polo-Silva, 2008). En lo que respecta al carbono, el isótopo pesado es mayor en animales con tasas de respiración más altas, por lo que un depredador suele estar más enriquecido que su presa (Humphrey, 1979).

Una aplicación cuantitativa del análisis isotópico permite estimar la posición trófica de un organismo en el ecosistema donde habita. Esta posición se define como un valor que

representa el promedio de energía ponderada como resultado de la transferencia trófica desde los productores hasta los consumidores (VanderZanden y Rasmussen, 2001).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) proporcionan una medida de la posición trófica de un consumidor. Se interpretan según la relación con el valor de $\delta^{15}\text{N}$ que representa la base de la red trófica, i.e., la productividad primaria. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), proporcionan una medida espacial, la zona o el lugar donde la fuente de alimento pudo ser incorporada al organismo. Por lo tanto, los isótopos estables incluyen procesos de fraccionamiento y mezcla que permiten discriminar posiciones tróficas y áreas con diferentes fuentes de producción primaria

Fraccionamiento isotópico y los diferentes tipos de tejido de un animal

Aunque la composición isotópica de los animales depende de su dieta, existe una variación isotópica considerable entre los diferentes tejidos del mismo animal. Por ejemplo, el colágeno del hueso está de 2 a 6 ‰ enriquecido en ^{13}C respecto de su dieta mientras que los lípidos en la capa de grasa se encuentran de 2 a 6 ‰ empobrecidos en ^{13}C . Estas variaciones surgen durante los procesos enzimáticos que fraccionan los isótopos estables en el metabolismo.

Los tejidos con una tasa de recambio rápida pueden reflejar una dieta a corto plazo como la grasa, el hígado y el plasma mientras que los tejidos con una tasa de recambio lenta reflejan dietas a largo plazo como músculo, hueso o el pelo (Tieszen *et al.*, 1983).

Se asume que el tejido muscular es adecuado como indicador de la dieta. Debido a que la composición isotópica de los tejidos es una medida de la dieta asimilada, no sólo ingerida, esta refleja las dietas a corto a largo plazo en el ciclo de vida de un organismo en tejidos de tasa de recambio lenta y rápida, respectivamente.

Modelos de mezcla

Los modelos de mezcla se han utilizado para inferir la contribución relativa de las fuentes de alimento, principalmente cuando se estudian organismos que tienen dos o más fuentes de

alimento (Jardine *et al.*, 2003). Suponen que todas las presas pueden ser potencialmente ingeridas y asimiladas en la biomasa del depredador y evalúan la proporción de presas con diferente señal isotópica en la dieta total con la condición de que la señal isotópica promedio del consumidor representa la sumatoria de las señales de todas las presas consumidas. Para estimar la contribución de cada tipo de alimento en la dieta del depredador, el análisis requiere valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de todas las presas (Phillips y Gregg, 2003).

La contribución de cada una de las presas está inversamente relacionada a la distancia entre la señal de la presa y la señal del depredador. Entre más corta es la distancia, mayor es la contribución (Phillips y Gregg, 2003). El modelo de mezcla se basa en la suposición de que todas las presas consumidas son asimiladas en la biomasa del depredador. Esto no se puede verificar cuando no se hacen estudios alternativos de contenido estomacal. Por ello los resultados obtenidos mediante el modelo de mezcla se interpretan como un índice de asimilación potencial de alimento (Ben-David y Schell, 2001) y no como un indicador de presas consumidas.

SIAR

R es un lenguaje y entorno de programación para análisis estadístico y gráfico. El Análisis R de Isótopos Estables es una rutina en R para calcular o estimar valores probables de la proporción de las fuentes tróficas que integran los tejidos del depredador mediante una aproximación bayesiana que produce la simulación de valores probables de la proporción de las fuentes tróficas que integran los tejidos del depredador consistentes con los datos isotópicos y que utiliza una distribución previa Dirichlet (Jackson *et al.*, 2009; Parnell *et al.*, 2010). Esta es una distribución multivariada parametrizada por un vector de datos posibles y expresa la incertidumbre de una probabilidad antes de obtener el dato. La distribución Dirichlet es una generalización de la distribución Beta (distribución de probabilidad continua) y toma a cada fuente como independiente pero las suma hacia la unidad (Kotz *et al.*, 2000).

El enfoque bayesiano en estadística se diferencia del enfoque frecuentista. De acuerdo con la perspectiva frecuentista, únicamente eventos susceptibles de ser repetidos tienen probabilidad de suceder. En la perspectiva bayesiana, la probabilidad describe incertidumbre, en un sentido amplio del término. Un evento puede ser incierto por el hecho de ser intrínsecamente impredecible, es decir, por estar sujeto a variabilidad aleatoria (Sheldon, 1997).

Desde una perspectiva frecuentista, la probabilidad se define como una frecuencia relativa de un suceso que se repite un número elevado de veces. La estadística bayesiana, en cambio, está basada en la interpretación de la probabilidad como el grado personal de creencia, es decir, asociada a una hipótesis. El teorema de Bayes permite una interpretación nueva de las probabilidades: el hecho de que estas son revisables cuando se combinan probabilidades iniciales con la información de la muestra proporcionada por los datos. Por lo tanto el enfoque bayesiano introduce una distribución a priori que posibilita calcular la distribución de probabilidad para que un modelo propuesto pueda ajustarse cada vez mejor (Sheldon, 1997; Rodríguez-Caballero, 2010).

El paradigma bayesiano toma en cuenta la desviación estándar y la incertidumbre en todos los parámetros para definir la contribución isotópica proporcional. El modelo SIAR se ajusta a los métodos probabilísticos Monte Carlo vía cadenas de Markov (MCMC) y produce una simulación de valores probables de las proporciones que las fuentes de la dieta aportan al tejido del depredador (Parnell *et al.*, 2010).

La cadena de Markov es un tipo especial de proceso estocástico discreto en el que la probabilidad de que ocurra un evento depende del evento inmediatamente anterior. Las cadenas de este tipo tienen memoria: "recuerdan" el último evento y esto condiciona las posibilidades de los eventos futuros (Howard, 1971).

El MCMC permite generar, de manera iterativa, observaciones de distribuciones multivariadas que difícilmente podrían simularse utilizando métodos directos. Esto permite la representación de la solución de un problema en función de una población hipotética.

Estos problemas dependen de factores aleatorios o se pueden asociar a un modelo probabilístico artificial (Roberts y Rosenthal, 2004).

Los datos consisten en N medidas de isótopos J con K fuentes y el modelo se formula:

$$\frac{X_{ij} = \sum_{k=1}^k p_k q_{jk} (s_{jk} + c_{jk})}{\sum_{k=1}^k p_k q_{jk}} + \varepsilon_{ij}$$

$$\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_j^2)$$

donde

X_{ij} = Valor isotópico j del consumidor i

s_{jk} = Valor de la fuente k del isótopo j ; distribuido normalmente con el promedio μ_{jk} y la varianza ω_{jk}^2

c_{jk} = Factor de enriquecimiento trófico para el isótopo j de la fuente k ; distribuido normalmente con el promedio λ_{jk} y la varianza τ_{jk}^2

p_k = Proporción de la fuente k ; estimada por el modelo

q_{jk} = Concentración del isótopo j en la fuente k

ε_{ij} = Error residual, describe la varianza no descrita por el modelo, σ_j^2 estimada por el modelo.

El modelo es jerárquico y permite que se pueda agregar información externa.

El SIAR permite especificar información previa sobre las proporciones (el promedio de ellas) para cada fuente de la dieta y la desviación estándar que genera valores $K\alpha$.

$$\alpha T = \sum_{k=1}^k \alpha k$$

Las características de la distribución están dadas por:

$$p_k = \alpha_k / \alpha_T$$

$$\text{var}(p_k) = \alpha_k (\alpha_T - \alpha_k) / \alpha_T^2 (\alpha_T + 1)$$

$$\text{cov}(p_k, P_p) = -\alpha_k \alpha_p / (\alpha_T^2 (\alpha_T + 1))$$

donde p_k y P_p (y sus parámetros Dirichlet asociados α_k y α_p) son las proporciones de la dieta k y p .

El MCMC produce simulaciones de valores plausibles p_k consistentes con los datos. Los valores de los parámetros después de tomar en cuenta los datos y la información previa se conocen como distribuciones posteriores y representan una probabilidad adecuada a los parámetros de interés.

Este modelo permite generar soluciones potenciales acerca de la dieta del depredador como distribuciones de probabilidad adecuada (Parnell *et al.* 2010).

Conservación y manejo

Dilucidar la contribución de diversas fuentes de carbono y nitrógeno en animales protegidos o en peligro de extinción es fundamental para implementar medidas de conservación y manejo. Obtener muestras de estómagos de tiburón blanco es muy difícil, debido a los siguientes factores: la incidencia de tiburones blancos es baja; se consideran especie en protección especial. Su pesca dirigida está prohibida en México; su captura incidental no siempre se reporta y cuando sucede no hay personal que tome muestras orgánicas.

Pueden obtenerse biopsias sin necesidad de sacrificar al animal. Debido a esto, el análisis de isótopos estables resulta fundamental para conocer la ecología trófica de este tipo de seres vivos en protección.

Dermis y músculo

Diversos estudios que requieren biopsias de tiburones vivos para realizar análisis de isótopos han encontrado dificultad en muestrear músculo (Ramírez-Macías *et al.*, 2007; Carlisle *et al.*, 2012) debido al grosor y consistencia de la dermis.

La piel de los tiburones consiste en una capa epidérmica donde se encuentran los dentículos dérmicos. Debajo hay una capa dérmica de fibras de elastina y colágeno (Motta, 1977; Naresh *et al.*, 1997). Su grosor varía entre distintas especies de tiburones. Se asume generalmente que en tiburones grandes la capa dérmica es más gruesa que en los pequeños (Motta, 1977); por lo que la obtención de músculo se complica cuando se desea muestrear especies grandes (Figura 4).

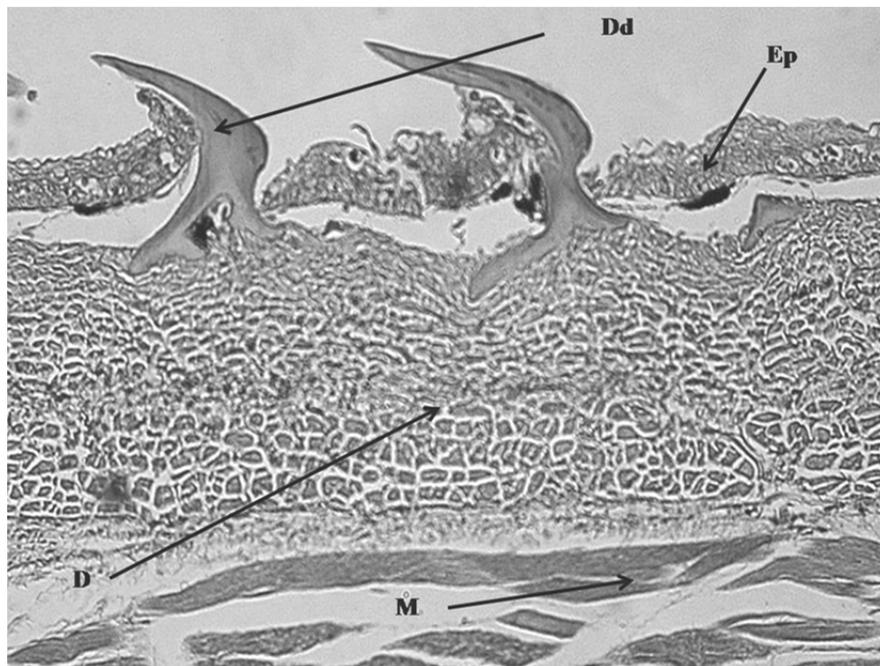


Figura 4. Corte histológico de la piel de un tiburón, *Squalus* sp.
Dd: dentículo dérmico, Ep: Epidermis, D: dermis, M: músculo
(Modificado a partir de Savalli, 2009)

ANTECEDENTES

Los estudios sobre ecología trófica de los tiburones blancos se han basado en análisis de contenido estomacal (Fergusson *et al.*, 2000; Ellis y McCosker, 1991). Estos estudios tienen algunas limitaciones pues reportan el contenido de la última ingesta y pueden tener algunos sesgos como la sobre representación o la retención de partes duras. También se ha dilucidado mediante observaciones de su comportamiento de caza (Tricas y McCosker, 1984; Klimley, 1985; Casey y Pratt, 1985; Ellis y McCosker, 1991). Por medio de estos estudios se ha inferido la dieta del tiburón blanco; por ello se sabe que los adultos muestran una predilección por los mamíferos marinos, especialmente pinnípedos (Ainley *et al.*, 1981; Morey *et al.*, 2003; Hammerschlag *et al.*, 2006); cetáceos como ballenas y delfines (Long y Jones, 1996; Morey *et al.*, 2003; Weisel *et al.*, 2010), y gran cantidad de peces óseos incluyendo a los atunes (Fergusson *et al.*, 2000; Ellis y McCosker, 1991).

Los estudios que han utilizado la técnica de análisis de isótopos estables en tiburón blanco han sido escasos. Kerr *et al.* (2006) analizaron las bandas de crecimiento en vértebras de tiburones blancos del Pacífico norte mediante técnicas de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Con ello dilucidaron el cambio ontogenético en la dieta del tiburón blanco. Estrada *et al.* (2006) analizaron vértebras de tiburones blancos mediante técnicas de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para demostrar que el incremento de la señal isotópica a través del centro vertebral provee información sobre su dieta con la cual se puede deducir la historia trófica del tiburón. Este mismo estudio reporta un incremento del $\delta^{15}\text{N}$ desde el centro de la vértebra hasta la periferia y encontraron una correlación entre el tamaño del organismo y su nivel trófico, los valores isotópicos verificaron dos cambios ontogenéticos de dieta en la vida del tiburón blanco, el primero poco después de su nacimiento y el segundo cerca de los 341 cm LT.

Carlisle *et al.* (2012) analizaron las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de tiburones blancos muestreados en la costa de California. Con un modelo de mezcla que tomaba en cuenta diferentes tasas de incorporación y datos de marcaje satelital, registraron

las posibles contribuciones de presas potenciales de los tiburones a lo largo de su ruta migratoria.

Kim *et al.* (2012) evaluaron la dieta del tiburón blanco midiendo la composición isotópica de carbono y nitrógeno de bandas de crecimiento en vértebras de 15 tiburones capturados en la costa de California. Reportaron gran cantidad de variación isotópica entre individuos lo que sugiere que cada tiburón puede escoger presas distintas según la localidad, el sexo, el tamaño y la edad.

Hussey *et al.* (2012) realizaron análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos de músculo de tiburones blancos capturados en Sudáfrica. Reportaron que los tiburones mayores a 200 cm LT registraban valores isotópicos muy variables de $\delta^{15}\text{N}$ lo que sugería múltiples estrategias de alimentación mientras que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ indicaban que las hembras preñadas permanecían en áreas alejadas de la costa por largos periodos de tiempo.

Malpica (2009) realizó el único estudio, previamente a este, que ha utilizado análisis de isótopos estables en tiburones de Isla Guadalupe. Contrastando sus resultados de señales isotópicas del músculo con experimentos de tasas de recambio metabólico en tiburones leopardo *Triakis semifasciata* formuló la hipótesis de que el tiburón blanco tardaría en alcanzar un equilibrio isotópico en años. Este equilibrio puede definirse como el efecto isotópico de una reacción en equilibrio termodinámico (Mook, 2002).

Problemas planteados

No existen estudios de contenido estomacal de los tiburones blancos de Isla Guadalupe ni en las inmediaciones de la isla, ni durante su ruta migratoria. Se desconoce el uso trófico de las áreas migratorias de los tiburones blancos que se agregan en Isla Guadalupe.

Los movimientos de los tiburones en Isla Guadalupe están potencialmente asociados con la depredación y los ciclos estacionales de los pinnípedos (Domeier *et al.*, 2012). Los tiburones blancos en Isla Guadalupe decapitan crías de elefantes marinos. Gallo-Reynoso *et*

al.(2004) reportaron que el 27 % de las heridas que presentaban los lobos finos de Guadalupe eran causadas por tiburones blancos. Se pueden observar crías de elefantes marinos con grandes mordidas de tiburón blanco (Observación en la bitácora. Figura 5). Hoyos –Padilla (2009) registró que el 90 % de los eventos de depredación sobre pinnípedos en las inmediaciones de la isla estaban dirigidos contra los elefantes marinos en áreas profundas.



Figura 5. Mordida de tiburón blanco en un elefante marino del norte en Isla Guadalupe

Los tiburones blancos se agregan en Isla Guadalupe en el otoño - invierno y realizan movimientos migratorios hacia diferentes zonas durante la primavera - verano durante los cuales deben alimentarse para sobrevivir; por lo que las presas de la isla son sólo una porción de su dieta durante su ciclo vital (Domeier *et al.*, 2012).

De estas observaciones surgen varias preguntas:

¿De qué manera el tiburón blanco se inserta en la red trófica de Isla Guadalupe? ¿De qué manera el tiburón blanco hace uso de las diferentes áreas durante su migración? ¿Esto es verificable mediante el uso de isótopos estables? ¿Cuál es la probable contribución de sus presas potenciales a sus tejidos? ¿Refleja la señal isotópica de sus tejidos las señales isotópicas de sus presas potenciales? ¿Hasta dónde es posible inferir el posible uso trófico de estas áreas?

JUSTIFICACIÓN

El tiburón blanco es una especie considerada como vulnerable y restringe su comercio internacional bajo la Convención sobre el Tráfico Internacional de Fauna y Flora Amenazada (Dulvy *et al.*, 2008). En México se categoriza como especie amenazada y se encuentra legalmente protegida tal como señalan las normas NOM-059-SEMARNAT-2010 y la NOM-029-PESC-2006. Los métodos de muestreo no letales y el análisis de tejidos son técnicas que permiten estudiar la ecología de animales protegidos minimizando el daño que se ejerce sobre ellos (Baker *et al.*, 2004).

Inferir la conexión que tiene el tiburón blanco con las redes tróficas de sus diferentes áreas de agregación permitirá revelar aspectos importantes acerca de su comportamiento alimenticio y contribuirá al conocimiento para ser utilizado a favor de su conservación.

HIPÓTESIS

Las fuentes de sustento de los tiburones blancos que se agrupan en Isla Guadalupe provienen de diferentes áreas en su ruta migratoria.

Si los tejidos del tiburón blanco registran las contribuciones isotópicas de sus presas probables a lo largo de su ruta migratoria, entonces deberán reflejar el uso trófico en los movimientos de áreas costeras a áreas oceánicas.

Al ser tejidos con tasas de recambio distintas, la dermis deberá reflejar la depredación del tiburón blanco en áreas oceánicas mientras que el músculo deberá reflejar la depredación del tiburón sobre los pinnípedos de Isla Guadalupe.

OBJETIVOS

Objetivo General:

Inferir mediante el análisis de isótopos estables de C^{13} y N^{15} , el hábitat trófico de los tiburones blancos de Isla Guadalupe en las principales áreas de agregación durante su ruta migratoria.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar la eficiencia de diferentes puntas utilizadas para la obtención de tejido muscular.
- 2) Conocer si existe una relación entre la talla de los tiburones blancos y el grosor de su dermis.
- 3) Comparar la dermis matemáticamente convertida a músculo con los valores reales de músculo para corroborar los métodos de análisis realizados por estudios anteriores.
- 4) Determinar si la señal isotópica de sus tejidos refleja la actividad trófica del tiburón blanco en Isla Guadalupe y sus áreas de agregación.
- 5) Estimar la posible contribución de las presas consumidas al tejido del depredador.
- 6) Conocer si existe diferencia en los valores isotópicos entre la dermis y el músculo, machos y hembras, adultos y subadultos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Isla Guadalupe

Isla Guadalupe es un sitio de agregación para el tiburón blanco. Los tiburones regresan continuamente. La fidelidad del sitio es anual. Los machos arriban desde julio y las hembras en septiembre. Los picos de abundancia suceden entre agosto y diciembre. En enero la mayoría abandonan sus aguas (Domeier y Nasby-Lucas, 2006). Se estima una población de 135 adultos y subadultos que frecuentan la isla (Sosa- Nishizaki, 2009). La preferencia de los tiburones blancos por ciertas áreas, sugiere que estas pueden ser sitios donde se facilite la depredación, se maximice la eficiencia en la caza y la defensa territorial para aumentar la supervivencia individual (Van Moorter *et al.*, 2009).

Isla Guadalupe se ubica a 241 km al oeste de la Península de Baja California (Figura 6). Es un área natural protegida y santuario de pinnípedos.

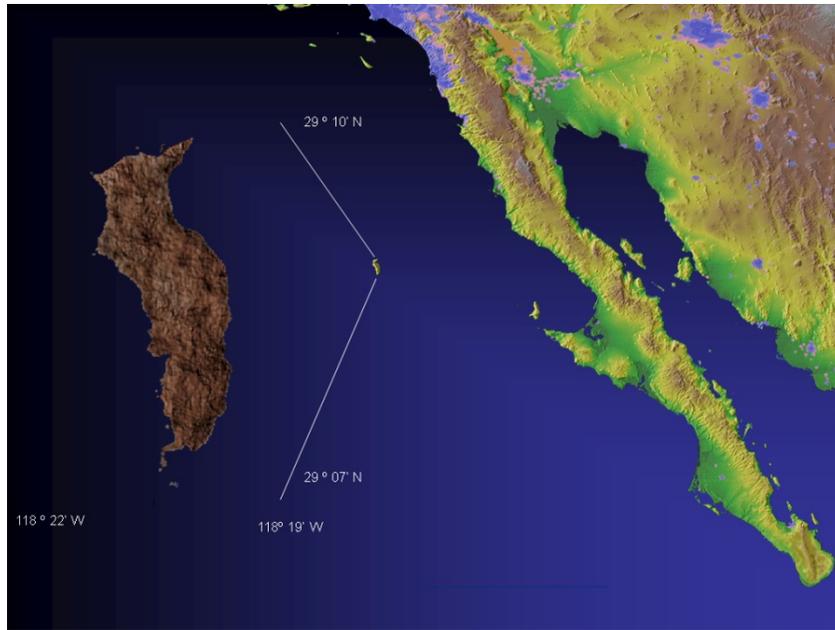


Figura 6. Ubicación geográfica de Isla Guadalupe

Es una isla volcánica formada por derrames basálticos (Delgado-Argote *et al.*, 1993). Se encuentra en la región sur de la Corriente de California. Esta, baña sus costas con agua fría proveniente de Alaska y continúa su trayecto hasta el ecuador. Su flujo superficial depende del sistema de vientos de la región que tiene una componente predominante hacia el sureste frente a las costas de California y Baja California (Strub *et al.*, 1987). El promedio de la temperatura superficial del mar es de 18 ° C, con un promedio de 16 ° C en primavera y alcanzando los 20 ° C en verano (Lynn y Simpson, 1987). La isla actúa como una barrera contra la Corriente de California, esto provoca turgencias que aportan aguas frías y ricas en nutrientes lo cual puede ayudar a explicar la riqueza biológica de la región (Berdegué, 1957).

La isla tiene una superficie aproximada de 250 km² (Hoyos Padilla, 2009). No hay una plataforma costera continua, solamente se presenta en la punta sur donde existe una plataforma de 4 km de ancho por 200 m de profundidad. (Pierson, 1987). El agua es muy clara, alcanzando 25 a 30 m de visibilidad vertical y más de 30 m de visibilidad horizontal (Gallo-Reynoso *et al.*, 2005).

La fauna marina que habita las aguas de la isla es diversa. En ella se encuentran animales que son capturados por su importancia económica como la langosta roja, *Panulirus interruptus* y el abulón *Haliotis rufescens* (Gallo-Reynoso, 1994). Asimismo se han reportado los calamares *Onychoteuthis banksii* *O. borealis* el calamar jumbo *Dosidicus gigas*.

De los peces óseos destacan los atunes *Thunnus orientalis*, *Thunnus alalunga*, *Thunnus albacares*, *Euthynnus lineatus* y *Katsuwonus pelamis*, cabrillas *Paralabrax* sp. Y *Mycteroperca rosacea*, blanco de Guadalupe *Caulolatilus affinis*, jurel aleta amarilla, *Seriola lalandi*, palometas, curvinas, macarelas *Scomber japonicus* y sardinas, anchovetas, y peces voladores *Cypselurus californicus* (Gallo-Reynoso y Figueroa, 2005).

Actualmente hay tres poblaciones de pinnípedos que se reproducen en Isla Guadalupe: el elefante marino del norte *Mirounga angustirostris*, el lobo fino de Guadalupe *Arctocephalus townsendi* y el lobo marino de California *Zalophus californianus* además de 17 especies de cetáceos que visitan la isla, pertenecientes a las familias Ziphiidae, Globicephalinae, Physeteridae, Kogiidae, Delphinidae y Balaenopteridae (Gallo-Reynoso et al., 2005).

Trabajo de campo

Del 2007 al 2011 se obtuvieron muestras de piel y músculo de tiburón blanco mediante biopsias *in situ*. Para ello se utilizó una hawaiana o arpón con puntas de acero. La muestra se tomó desde una embarcación. Para lograrlo se siguió el siguiente proceso, se atrae al tiburón mediante carnada o una cabeza de atún amarrada con una cuerda, técnica que se conoce como “curracaneo”. Cuando el tiburón emerge cerca de la embarcación, se toma la biopsia detrás de la primera aleta dorsal tratando de evitar dañar al animal.

Algunos tiburones fueron foto identificados desde una jaula submarina para conocer su sexo y evitar doble muestreo. Su tamaño relativo fue inferido respecto a la jaula y la embarcación por lo que las tallas son aproximaciones generales.

Debido a que en los primeros muestreos se obtuvieron pocas biopsias y ningún tejido muscular se probaron 3 diseños diferentes de las puntas para mejorar el muestreo.

Primer Dardo: Fue el más pequeño de los dardos utilizados. Una punta de acero de 5 cm de largo y 0.6 cm de diámetro con bordes estrechos basados en una cabeza de corte originalmente diseñada por Winn *et al.* (1973). Estas puntas tienen tres pinchos de retención fijos en su interior para lograr la retención de la muestra y un agujero de ventilación que permite escapar al agua por la presión durante el impacto. (Figura 7A).

Segundo Dardo: Una cabeza de corte alargada de 10 cm de largo y 0.6 cm de diámetro con una incisión como pincho de retención en forma de X orientada a través del eje longitudinal del cilindro (Figura 7B).

Tercer Dardo (RB): De forma rectangular, está basado en el sistema de muestreo utilizado por Reeb y Best (2006) y diseñado para recolectar muestras de grasa de ballenatos. Esta punta mide 10.5 cm x 0.8 cm x 0.4 cm de longitud, anchura y altura respectivamente (l/b/h). También posee un tapón de plástico en la base de la punta para evitar la penetración total. Este mide 4.6 cm de diámetro y 0.02 cm de grosor (Figura 7C).

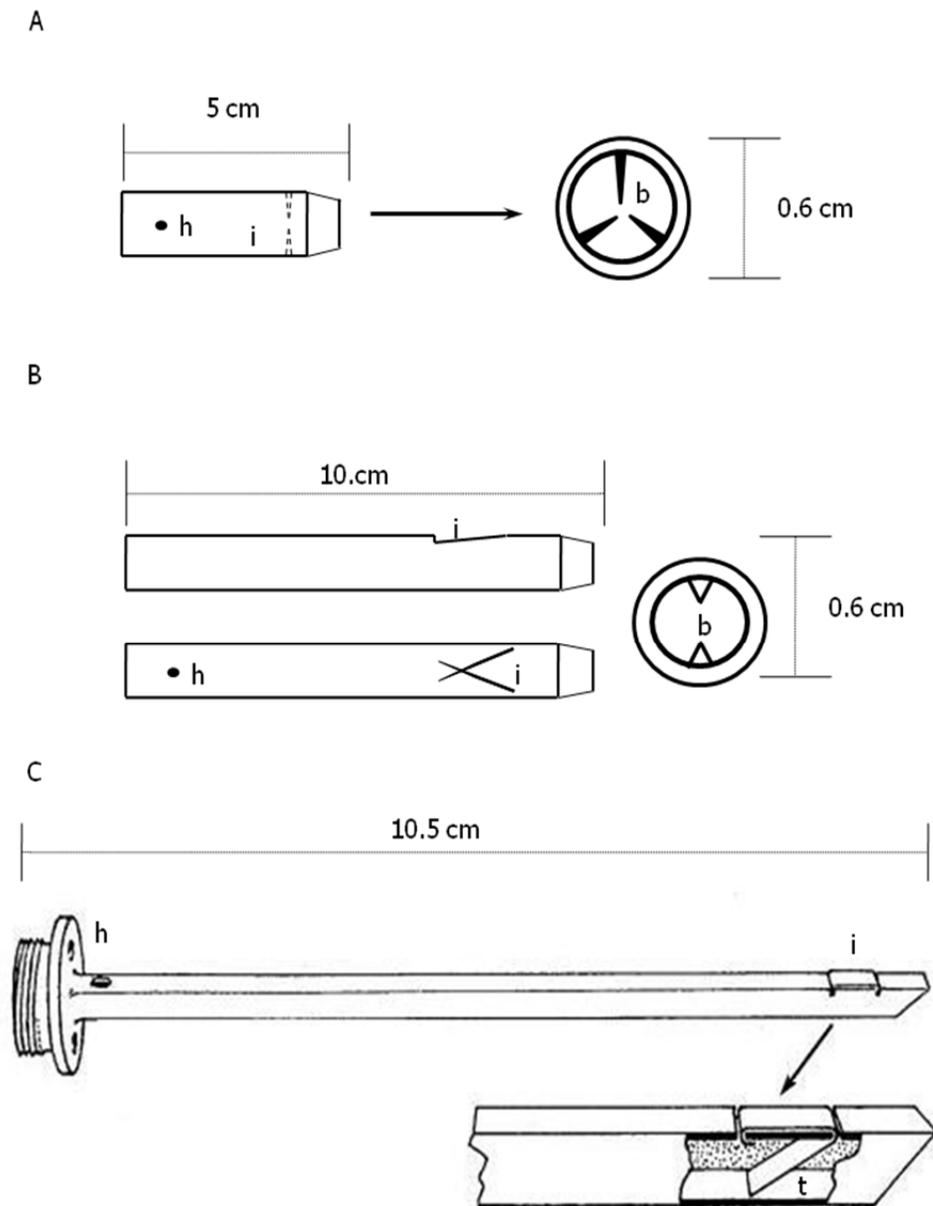


Figura 7. Diagramas de los dardos de acero utilizados para colectar biopsias de tiburón blanco. (A) Dardo usado durante 2007 – 2009 basado en el diseño de Winn *et al.*, 1973; (B) dardo usado en 2010 y (C) dardo usado durante 2011 basado en el sistema de Reeb y Best (2006). h – orificio para el flujo de agua, b – ganchos de retención, t – puerta de corte, i – incisiones para los ganchos de retención

Las biopsias de pinnípedos se obtuvieron con una ballesta que lanzaba flechas de aluminio con puntas de acero; a partir de la zona dorsal. Se obtuvieron además músculos de peces capturados por las embarcaciones de pesca deportiva y de pescadores que habitan la isla. Las biopsias se mantuvieron en congelación para evitar la descomposición del tejido.

Trabajo de laboratorio

Preparación de muestras para análisis isotópicos

Con la finalidad de evitar una contaminación, los viales fueron previamente lavados con la mezcla crómica, esta es una solución de ácido sulfúrico y dicromato de potasio. Se dejaron en la mezcla por 24 horas y se enjugaron con agua destilada.

Una sección de músculo blanco (1 g) fue escindida debajo del tejido conectivo separándola de la dermis. Los tejidos del tiburón fueron enjugados con agua deionizada para eliminar la urea. Cada enjuague consistió en 10 ml de solución a 1500 psi por 5 minutos (Carlisle *et al.*, 2012). Los lípidos fueron extraídos del tejido muscular con el método de Folch *et al.* (1957), cloroformo metanol 2:1. La razón C: N para la dermis del tiburón blanco fue < 3.5 (2.5 ± 0.08 ‰, $n = 33$, media \pm DS), por lo que no se requirió la extracción lipídica.

Los tejidos de los pinnípedos fueron enjugados con agua destilada para eliminar la sal y los residuos de arena. Posteriormente los tejidos de los tiburones y los de las posibles presas fueron lavados de nuevo con agua destilada y se dejaron secar a 80°C por 12 h para eliminar la humedad. Posteriormente todas las muestras fueron congeladas y deshidratadas en una liofilizadora modelo VITRIS. De cada una se extrajo una submuestra de ± 0.001 g mediante el uso de un bisturí, mortero de ágata y una balanza analítica, y se colocaron en cápsulas de estaño (8 mm x 5 mm).

Obtención de los valores isotópicos

De cada tejido se midieron los valores isotópicos de C y N en un espectrómetro de masas de flujo continuo en el Continuous Flow-Isotope Ratio Mass Spectrometry Laboratory de la

Universidad de California, Santa Cruz. La razón isotópica inferida se reportó en valores delta $-\delta X$ - donde X representa el isótopo pesado o las diferencias del estándar, expresados en partes por mil. Estos datos se calcularon de acuerdo con la fórmula:

$$\delta X = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar} - 1)] * 1000$$

Donde δX se expresa en partes por mil. R simboliza la razón entre el isótopo pesado y ligero (Sulzman, 2007) y R estándar representa el estándar para los diversos isótopos.

De la literatura se obtuvieron las señales isotópicas disponibles para diferentes presas potenciales que el tiburón puede cazar a lo largo de su ruta migratoria en las áreas de agregación (Tabla II). Se obtuvieron valores de foca común *Phoca vitulina*, lobo marino de California *Zalophus californianus* y elefante marino del norte *Mirounga angustirostris* de la costa de California (Burton y Koch, 1999) y de lobo marino de California de la costa occidental de Baja California (Newsome *et al.*, 2006). Se obtuvieron valores de atún aleta amarilla *Thunnus albacares* y atún ojo grande *Thunnus obesus* de Hawái (Graham *et al.*, 2007, Carlisle *et al.*, 2012). Se obtuvieron valores de presas muestreadas cerca del SOFA como atún blanco *Thunnus alalunga* (Olson *et al.*, 2010; Carlisle *et al.*, 2012), el calamar de lomo púrpura *Sthenoteuthis oualaniensis* y el calamar rojo *Ommastrephes bartrami* (Carlisle *et al.*, 2012). Del Golfo de California se obtuvieron valores isotópicos de crías de lobos marinos de California (Porrás-Peters *et al.*, 2008) y de calamar de Humboldt *Dosidicus gigas* (Ruiz-Cooley *et al.*, 2004). (Tabla II).

Debido a la falta de información isotópica de las posibles presas potenciales del tiburón blanco se consideró sólo un pequeño grupo de animales que los tiburones pueden depredar a lo largo de su ruta migratoria. Tampoco se tienen datos obtenidos a partir de análisis de contenido estomacal para esta población de tiburones por lo que se agrupó a los valores isotópicos por región más que por especies. Sin embargo se pueden considerar estos datos representativos debido a que son valores de presas comunes del tiburón blanco durante su ciclo vital.

Se agruparon los valores isotópicos en cinco áreas focales: El Golfo de California, la costa de California, Isla Guadalupe, SOFA y Hawái. Por esto se consideró que las proporciones sustanciales de la dieta determinada a partir de los tejidos del tiburón, puede ser obtenida por regiones donde se muestrearon las diferentes presas. Hay valores isotópicos específicos por regiones pero dentro de estas hay valores isotópicos muy similares (West *et al.*, 2010).

Los valores isotópicos de pinnípedos, atunes y calamares fueron promediados por área focal (Tabla II) para obtener valores únicos que representaran una fuente isotópica probable (FIP).

Tabla II – Medias calculadas de los valores isotópicos de las presas potenciales a lo largo de la ruta migratoria del tiburón blanco

FIP	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	SD	Tejido	N
Pinnípedos Isla Guadalupe					
PINGUAD					
Lobo fino	-17.6	2.4	18.3	2.1	17
Lobo marino	-17	0.2	17.9	0.9	4
Elefante marino	-17.4	2.9	18.1	0.2	32
Pinnípedos de California					
PINCAL					
Foca común	-12.4	0.7	18.5	0.6	18
Lobo marino	-13.8	1.1	18.6	0.9	15
Elefante marino	-14.4	0.8	18.1	1.3	14
Lobo marino	-12.7	0.6	18.4	0.8	49
Atún del SOFA					
TUNA SOFA					
Atún aleta amarilla	-16.1	0.3	13.8	0.9	26
Atún blanco	-19.2	0.4	13.4	0.6	14
Atún de Hawái					
TUNA HAWÁI					
Atún ojón	-16.3	0.4	11.3	0.9	37
Atún aleta amarilla	-16.5	0.4	10.2	1.8	84
Calamares del SOFA					
SQSOFA					
Calamar lomo púrpura	-18.7	0	8.1	1.1	156
Calamar rojo	-18.4	0.7	11.7	1.3	44
Calamar del Golfo de California					
SQSG					
Calamar de Humboldt	-14.9	0.5	17	0.7	10
Pinnípedos del Golfo de California					
PINGC					
Lobo marino	-14.2	0.4	20.8	0.3	30

Normalización de valores isotópicos

El contenido lipídico en un tejido puede alterar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ si la proporción entre C:Nes > 3.5 (Post *et al.*, 2007). El valor de C:N para la epidermis de los pinnípedos de Isla Guadalupe fue ~ 5.1 por lo que a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se les sustrajo el efecto de los lípidos siguiendo las ecuaciones propuestas por Post *et al.* (2007) para animales acuáticos.

Debido a que los valores de las presas provenían de tejidos diferentes con diferentes factores de discriminación y tasas de recambio, se estandarizaron a valores isotópicos de C a músculo con el objetivo de compararlos entre ellos. Se ajustaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la dermis de los pinnípedos de Isla Guadalupe sustrayendo 1.5 ‰ y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del pelo de los pinnípedos del Golfo de California sustrayendo 1.4 ‰ (Hobson *et al.*, 1996).

De manera particular para alcanzar los diferentes objetivos se siguió la siguiente metodología:

Construcción del polígono

Para comparar las fuentes se obtuvo el valor promedio de las señales isotópicas de cada una de ellas y se integraron en un polígono junto con el valor promedio del tiburón blanco. El polígono se construye de acuerdo a la posición geométrica del valor promedio de la firma isotópica de la presa potencial: $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ con respecto a la posición de la señal del tejido del tiburón blanco. Dado que la contribución de cada una de las presas está inversamente relacionada a la distancia entre la señal de la presa y la señal del depredador, se presume que entre más corta es la distancia, mayor es la contribución (Phillips y Gregg 2003).

Para lograrlo, a la señal isotópica del tiburón se le restó el valor del fraccionamiento isotópico. Puesto que no existen estudios de discriminación isotópica en tiburones blancos se utilizaron factores de discriminación de *Triakis semifasciata* 3.7 ‰ ± 0.4 DS para nitrógeno y 1.7 ‰ ± 0.5 DS para carbono debido a que estos valores han sido utilizados en otros estudios de análisis de isótopos en tiburón blanco (Carlisle *et al.*, 2012; Kim *et al.*, 2012).

Posteriormente se integraron los valores isotópicos de las presas probables. En un principio, se escogieron solamente aquellas presas que se localizan en la ruta migratoria del tiburón blanco de Isla Guadalupe, sin embargo, la señal de la dermis del tiburón no se integraba dentro del polígono por lo cual se dedujo que faltaban señales. Integrando las señales de las presas potenciales del Golfo de California, se logró que la señal del tiburón quedara dentro del polígono por lo que se conservaron estas señales y se incorporaron al modelo de mezcla.

Modelos de mezcla

Con el fin de evaluarla contribución probable del tejido de la presa potencial al tejido del tiburón se realizaron modelos de mezclas con las ecuaciones del balance de las masas. Se construyeron modelos de mezcla, mediante el uso del programa SIAR (Stable Isotope Analysis en R; Parnell *et al.*, 2010). Se corrió el SIAR MCMC con 500, 000 iteraciones. La función resultante de las distribuciones permite identificar la contribución más probable a los tejidos del tiburón blanco.

Análisis estadísticos

Para determinar si existe una diferencia estadística significativa de las señales isotópicas entre dermis y músculo se utilizó una prueba de Wilcoxon no paramétrica (Wilcoxon 1945) con el software STATISTICA 7.0, debido a que el número de datos no es pareado y no presentaron una distribución normal. Asimismo se llevó a cabo un análisis de varianza de un factor (ANOVA) para comparar los grupos y conocer si existen diferencias significativas de los valores isotópicos entre machos y hembras así como entre adultos y subadultos.

Evaluación de la eficiencia de las puntas

Para evaluar la eficacia de las puntas en la obtención de tejido muscular se registró un rango de éxito de la obtención de dermis (DSR) y de músculo (MSR). Se realizó una prueba no paramétrica de Wilcoxon (Wilcoxon, 1945) para determinar si existen diferencias entre ellas debido a que no se puede suponer su normalidad.

Grosor de la dermis

Debido a que los tiburones machos muerden a las hembras en la cópula, existen algunas hipótesis referentes a que la dermis de las hembras puede ser más gruesa que la de los machos. Se obtuvieron muestras de machos y hembras para conocer si el grosor de la dermis varía entre sexos y tallas. Se realizó un análisis de regresión lineal para buscar una relación entre la talla de los tiburones y el grosor de la dermis.

Transformación matemática de dermis a músculo

Para comparar los valores isotópicos obtenidos con otros estudios y comprobar si este ajuste concuerda con valores reales de músculo, se transformaron matemáticamente los valores de dermis del tiburón blanco a valores de músculo siguiendo el método utilizado por Carlisle *et al.* (2012). La contribución de los valores de dermis convertidos a músculo al tejido del tiburón debería ser semejante que la contribución de los valores del músculo.

RESULTADOS

Valores isotópicos

Se obtuvieron 51 biopsias de tiburones blancos en Isla Guadalupe. De septiembre a diciembre 2007 (N=15), de septiembre a diciembre 2010 (N=16) y de septiembre a octubre 2011 (N = 20).

De los 51 tiburones muestreados se obtuvieron 46 valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Utilizando técnicas de foto identificación se pudieron identificar 26 adultos: 12 hembras (4 – 5.5 m LT) y 14 machos (3.5 – 4.4 m LT); 9 subadultos, 4 hembras (3 – 3.5 LT) y 5 machos (2.5 – 3 m LT). No se identificaron a los 16 tiburones restantes. El promedio de LT para las hembras fue de 4 m y para los machos fue de 3.5 m. Se consideró la talla de madurez sexual para las hembras > 4 m y para los machos > 3.5 m (Casey y Pratt, 1985). Tabla III.

Tabla III. Sexo y talla de los tiburones blancos muestreados

	Adultos	Subadultos	LT promedio (m)
Hembras	12	4	4
Machos	14	5	3.5

El promedio del valor isotópico para la dermis fue de -14.4 ± 0.5 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 19.1 ± 0.7 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 28$, media \pm DS).

El promedio del valor isotópico para el músculo fue de -15.9 ± 0.8 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 19.2 ± 0.9 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 18$, media \pm DS) (Figura 8).

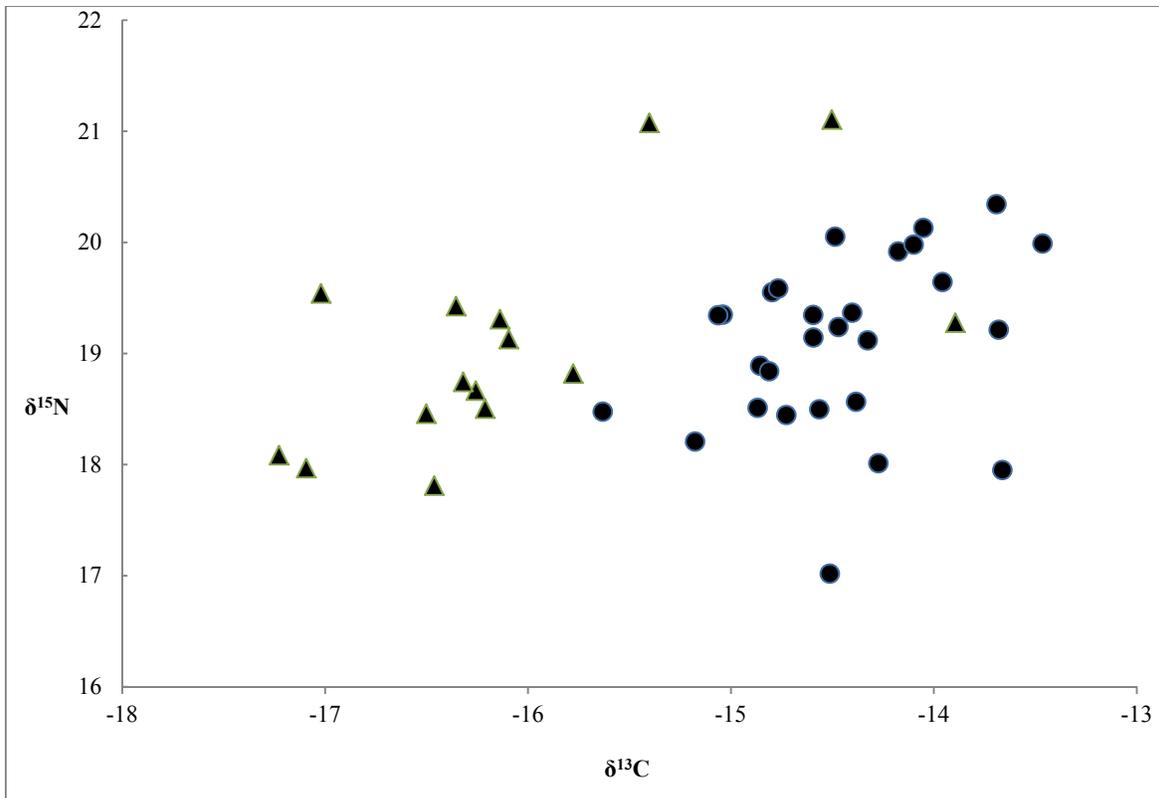


Figura 8. Valores isotópicos de los tiburones muestreados en isla Guadalupe.

Dermis ● Músculo ▲

Dos de los tiburones más pequeños, una hembra de 3 m LT y un macho de 2.5 m LT presentaron los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$: 21.1‰ y 21.5 ‰ respectivamente.

No se encontraron diferencias significativas ni para el $\delta^{13}\text{C}$ ni para el $\delta^{15}\text{N}$ entre la dermis y el pelo de los pinnípedos (ANOVA, $F_{4,747} = 0.4$, $p > 0.05$; ANOVA, $F_{5,317} = 1.6$, $p > 0.05$ respectivamente). Los valores isotópicos de la dermis de los pinnípedos de Isla Guadalupe transformados a valores de músculo fueron: $-19.06 \pm 0.9\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $18.45\% \pm 1.8$ para $\delta^{15}\text{N}$. Los valores isotópicos del hueso de los pinnípedos de California transformados a valores de músculo fueron: $-15.98 \pm 1.0\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $18.60 \pm 0.6\%$ para $\delta^{15}\text{N}$. Los valores isotópicos de la grasa de pinnípedos del Golfo de California transformados a valores de músculo fueron: $-14.23 \pm 0.4\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $20.80 \pm 0.3\%$ para $\delta^{15}\text{N}$.

Se encontró una diferencia significativa entre la dermis y el músculo para $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F_{4,091} = 59.9$, $p < 0.05$). WILCOXON $Z = 3.1$ $P < 0.05$ (Figura 9). No hubo diferencias significativas entre la dermis y el músculo para $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F_{4,078} = 0.01$, $p > 0.05$).

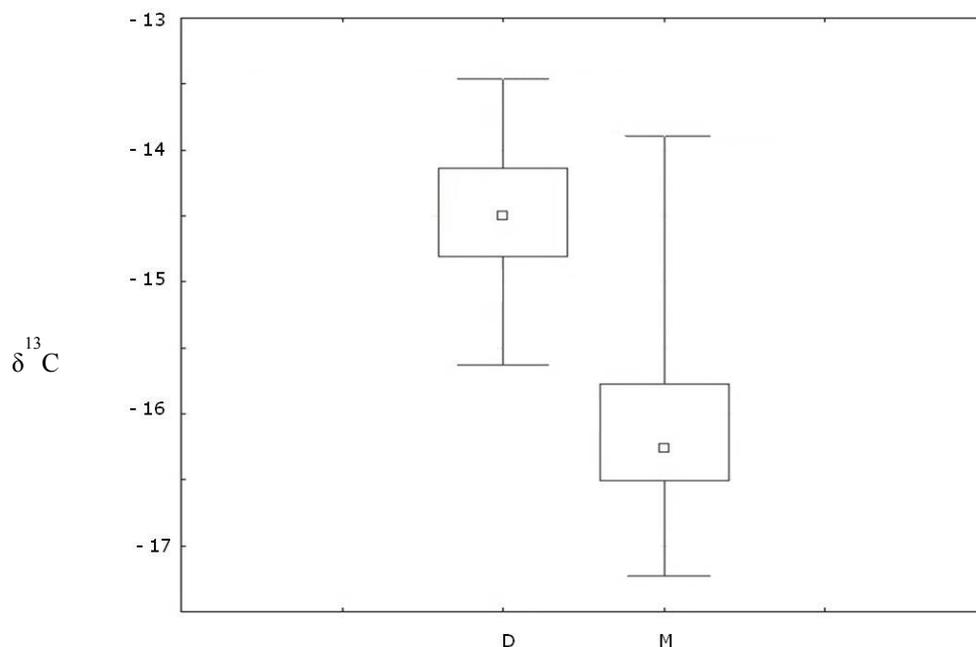


Figura 9. Diferencia significativa para el $\delta^{13}\text{C}$ entre la dermis y el músculo

No hubo diferencias significativas entre adultos y subadultos. Para $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F_{4,600} = 0.03$, $p > 0.05$) y para $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F_{4,600} = 0.01$, $p > 0.05$).

Para la dermis no hubo diferencias significativas entre machos y hembras. Para $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F_{4,747} = 0.1$, $p > 0.05$) y para $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F_{4,747} = 0.4$, $p > 0.05$).

Para el músculo no hubo diferencias significativas entre machos y hembras. Para $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F_{4,844} = 0.7$, $p > 0.05$) y para $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F_{4,667} = 0.03$, $p > 0.05$).

Eficacia de las puntas para obtener músculo

El primer dardo fue usado de septiembre a noviembre 2007. Se obtuvieron 15 muestras de dermis con un éxito de obtención de 80 % DSR y 0 % MSR. El promedio de la muestra obtenida fue de 0.8 cm.

El segundo dardo fue usado de septiembre a diciembre 2010. Se obtuvieron 16 muestras de dermis con un éxito de obtención de 95 % DSR y 17 % MSR. El promedio de muestra obtenida fue de 1 cm de tejido que consistió casi por completo en dermis.

El tercer dardo fue usado de septiembre a octubre 2011; con él se obtuvieron 20 muestras de dermis con músculo con un éxito de obtención de 100% DSR y 95% MSR

(Tabla IV).

Tabla IV. Éxito de obtención de la muestra

	Número de intentos	No. de biopsias obtenidas	No. de muestras con músculo	DSM (%)	MSR (%)
Primer dardo	19	15	0	80	0
Segundo dardo	17	16	3	95	17
Tercer dardo	20	20	19	100	95

La muestra más corta fue de 1 cm y la más larga de 8.8 cm. El promedio de la muestra fue de 3.5 cm. El promedio de la dermis fue de 1.1 cm y del músculo 2.4 cm. Únicamente 4 muestras tuvieron un tamaño > 1 cm de tejido dérmico. No hubo relación entre el grosor de la dermis y la longitud del músculo obtenido. El músculo más largo fue de 7.8 cm y correspondió a la biopsia más larga también. Se obtuvo una biopsia de 3 cm de dermis sin músculo (Tabla V).

Tabla V. Biopsias de tiburón blanco obtenidas por el sistema de Reeb y Best

Sexo	Talla (m)	Longitud biopsia (cm)	Grosor de la dermis (cm)	Longitud del músculo (cm)
H	4	2.4	1	1.4
H	3	3.8	1	2.8
H	–	1.4	1	0.4
H	4	5.4	1	4.4
H	4.5	1.8	1	0.9
M	4.5	4.5	1	3.5
M	4.5	2	1	1
M	3	4	1	3
M	–	3.5	1.5	2
M	3	8.8	1	7.8
M	4	3.5	1	2.5
H	3.5	6.3	1	5.3
H	3	4.2	1	3.2
H	5	3	3	–

H	5.5	2	1.8	0.2
M	3.5	2	0.5	1.5
F	4.5	5.9	1.9	4
M	3	1.9	1	0.9
M	3	2.4	0.6	1.8
M	2.5	1	0.7	0.3

Las reacciones de los tiburones al tercer dardo no fueron mucho más violentas que con los otros dos. Estas reacciones fueron; impasibilidad, sorpresa y latiguo de la aleta caudal. Sin embargo con el tercer dardo los tiburones sufrieron una hemorragia más conspicua que con los otros dos.

No se encontró relación estadística entre el sexo de los tiburones y el grosor de la dermis ($X^2 = 2.628$, d.f. = 1, $P > 0.05$, $X^2 = 0.1050$). No hubo relación entre la talla de los tiburones y la longitud de la biopsia ($r = 0.112$, $P = 0.656$). Sin embargo, se encontró una correlación positiva entre la talla de los tiburones y el grosor de la dermis ($r = 0.633$, $P = 0.004$) (Figura 10).

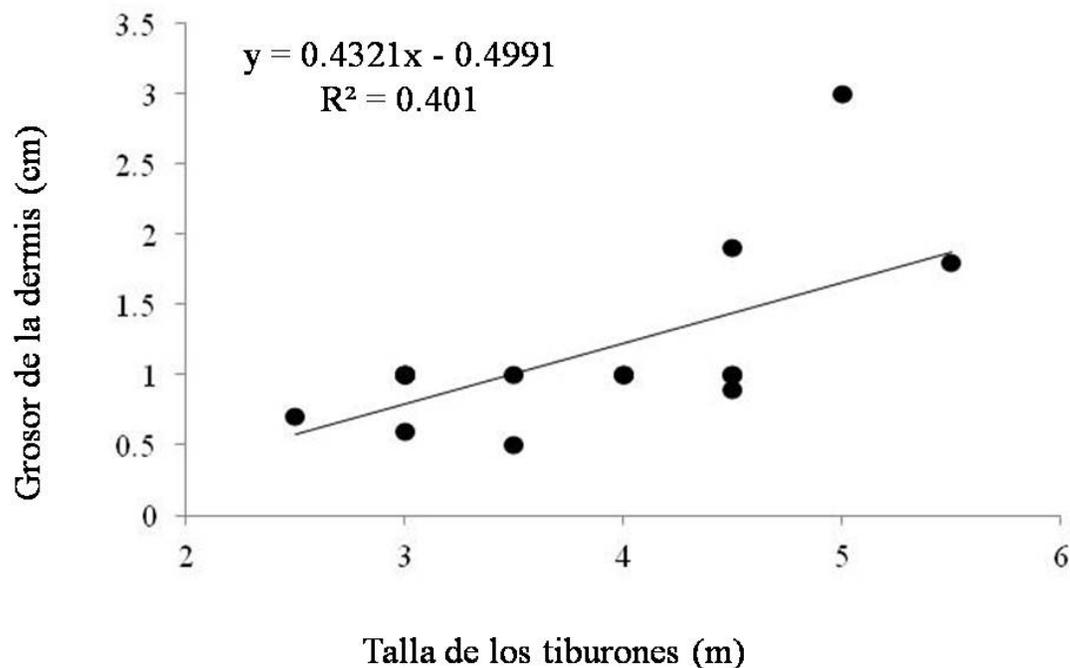


Figura 10. Correlación entre la talla de los tiburones blancos y el grosor de la dermis

Para el músculo obtenido por el segundo dardo la señal isotópica fue $-17.0 \pm 0.4 \text{ ‰}$ ($n = 3$, media \pm DS) para $\delta^{13}\text{C}$ y $18.41\text{‰} \pm 0.89$ ($n = 3$, media \pm DS) para $\delta^{15}\text{N}$.

Para el músculo obtenido por el tercer dardo la señal isotópica fue $-17.4 \pm 0.9 \text{ ‰}$ ($n = 19$, mean \pm DS) para $\delta^{13}\text{C}$ y $15.7 \pm 0.9 \text{ ‰}$ ($n = 19$, media \pm DS) para $\delta^{15}\text{N}$.

Para el músculo de la región más externa y pegada a la dermis la señal isotópica fue $-17.4 \pm 0.7 \text{ ‰}$ ($n = 14$, mean \pm SD) para $\delta^{13}\text{C}$ y $15.8 \pm 1.0 \text{ ‰}$ ($n = 14$, media \pm SD) para $\delta^{15}\text{N}$.

Para el músculo de la región más interna, la señal isotópica fue $-17.6 \pm 0.4 \text{ ‰}$ ($n = 9$, mean \pm SD) para $\delta^{13}\text{C}$ y $15.6 \pm 0.9 \text{ ‰}$ ($n = 9$, media \pm SD) para $\delta^{15}\text{N}$.

No hubo diferencias significativas de las señales isotópicas entre las regiones externa e interna del músculo ni para $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F_{(1,21)} = 0.9$, $P = 0.34$) ni para $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F_{(1,21)} = 0.07$, $P = 0.79$).

Se encontró una diferencia significativa entre el músculo obtenido por el segundo dardo y el músculo obtenido por el tercero para $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F_{(1,19)} = 19.1$, $P = 0.003$) pero no hubo diferencia significativa para el $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F_{(1,19)} = 0.59$, $P = 0.45$).

Polígono

Los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de cada FIP fueron graficados con el valor promedio δ_{dieta} restando su enriquecimiento (Figura 11).

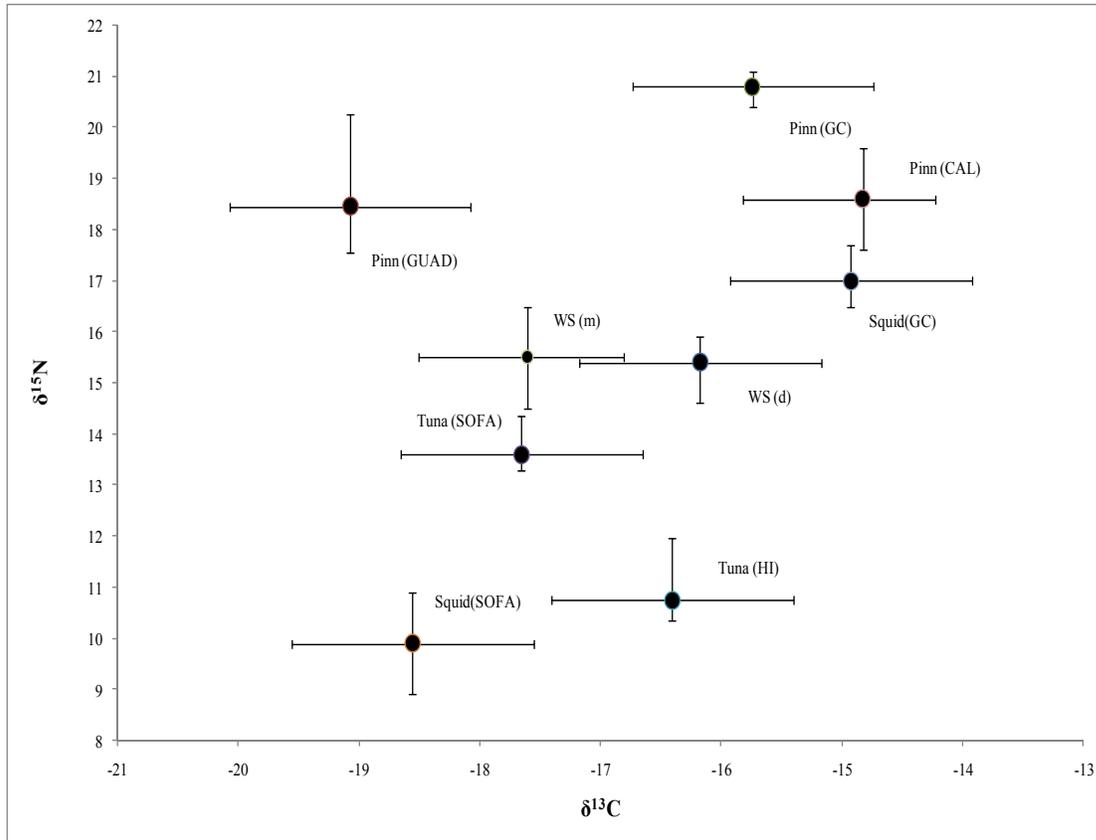


Figura 11. Polígono. Valores isotópicos promedio de las FIP del tiburón blanco. WS (d) = Dermis de tiburón blanco; WS (m) = Músculo de tiburón blanco; Pin (Guad) = Pinnípedos de Isla Guadalupe; Pin (Cal) = Pinnípedos de California (Burton y Koch 1999); Pin (GC) = Pinnípedos del Golfo de California (Porrás-Peters *et al.* 2008); Tuna (HI) = Atún de Hawái (Graham *et al.*, 2007; Carlisle *et al.*, 2012); Tuna (SOFA) = Atún del SOFA (Olson *et al.*, 2010; Carlisle *et al.*, 2012); Squid (SOFA) = Calamar del SOFA (Carlisle *et al.* 2012); Squid (GC) = Calamar de Humboldt del Golfo de California (Ruiz-Cooley *et al.*, 2004). Los valores de los pinnípedos fueron estandarizados para semejar músculo.

Los valores más altos $\delta^{13}\text{N}$ fueron los de pinnípedos mientras que los más bajos fueron los de atunes. El valor de $\delta^{13}\text{N}$ del calamar del Golfo de California fue mayor que el de los calamares del SOFA. Los pinnípedos y los calamares del Golfo de California están más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ que los pinnípedos de Isla Guadalupe y los calamares del SOFA. El atún de Hawái está más enriquecido en $\delta^{13}\text{C}$ que el atún del SOFA. En el polígono se incluyeron este tipo de presas por ser grupos que son consumidos por el tiburón blanco a lo largo de su migración: se tienen valores isotópicos de ellos y representan zonas tanto pelágicas como costeras.

Modelos de mezcla

Dermis

El intervalo de las contribuciones probables de las FIP a la dermis del tiburón blanco se muestra en la tabla VI. El calamar de Humboldt tuvo la contribución más grande mientras que los pinnípedos de California tuvieron la segunda mayor contribución. Los pinnípedos de Isla Guadalupe tuvieron la menor contribución a la dermis. La distribución de los intervalos fue $< 10\%$ para todos los pinnípedos y para el atún del SOFA mientras que el atún de Hawái tuvo una distribución de intervalos $> 10\%$. La distribución de intervalos del calamar de Humboldt fue $> 30\%$ (Figura 12).

Tabla VI. Contribuciones (FIP) a la dermis del tiburón blanco (%)

FIS	Área	Contribución
Calamar	Golfo de California	0 – 48
Pinnípedos	California	0 – 36
Atún	Hawái	10 – 38
Pinnípedos	Golfo de California	0 – 30
Atún	SOFA	0 – 20
Calamar	SOFA	0 – 17
Pinnípedos	Isla Guadalupe	0 – 14

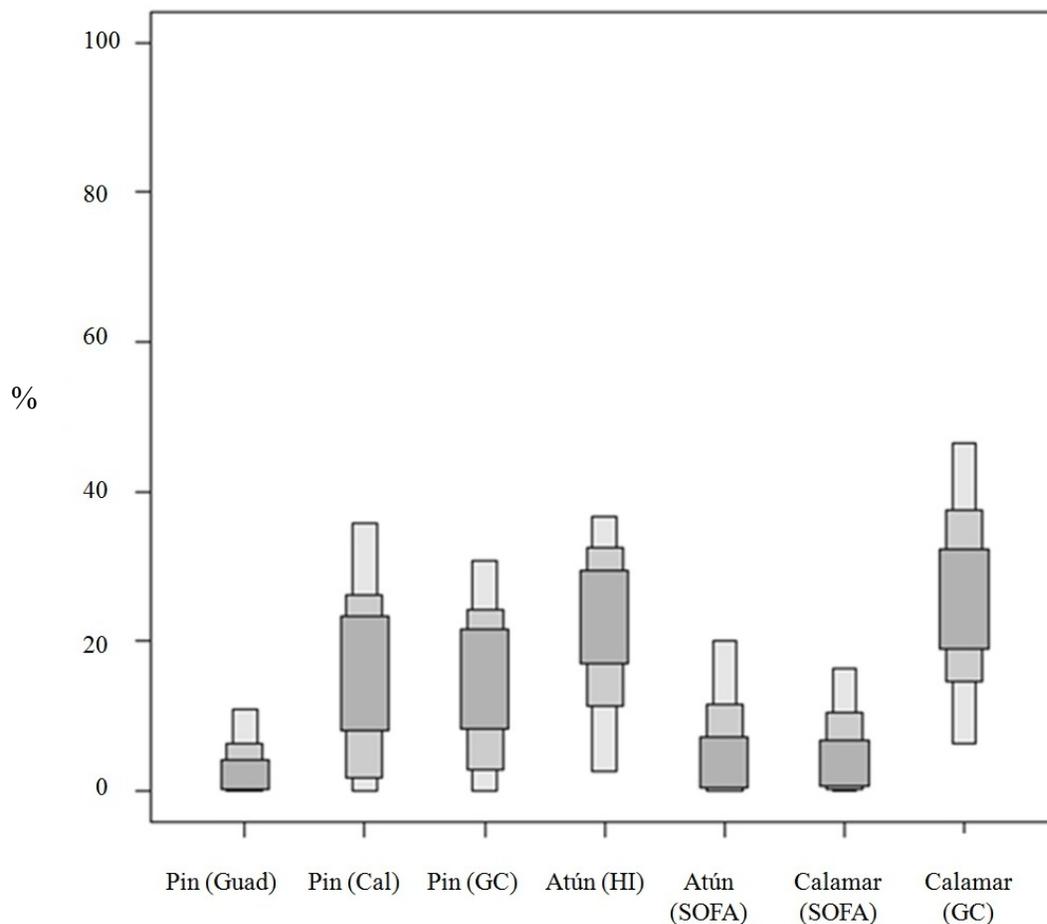


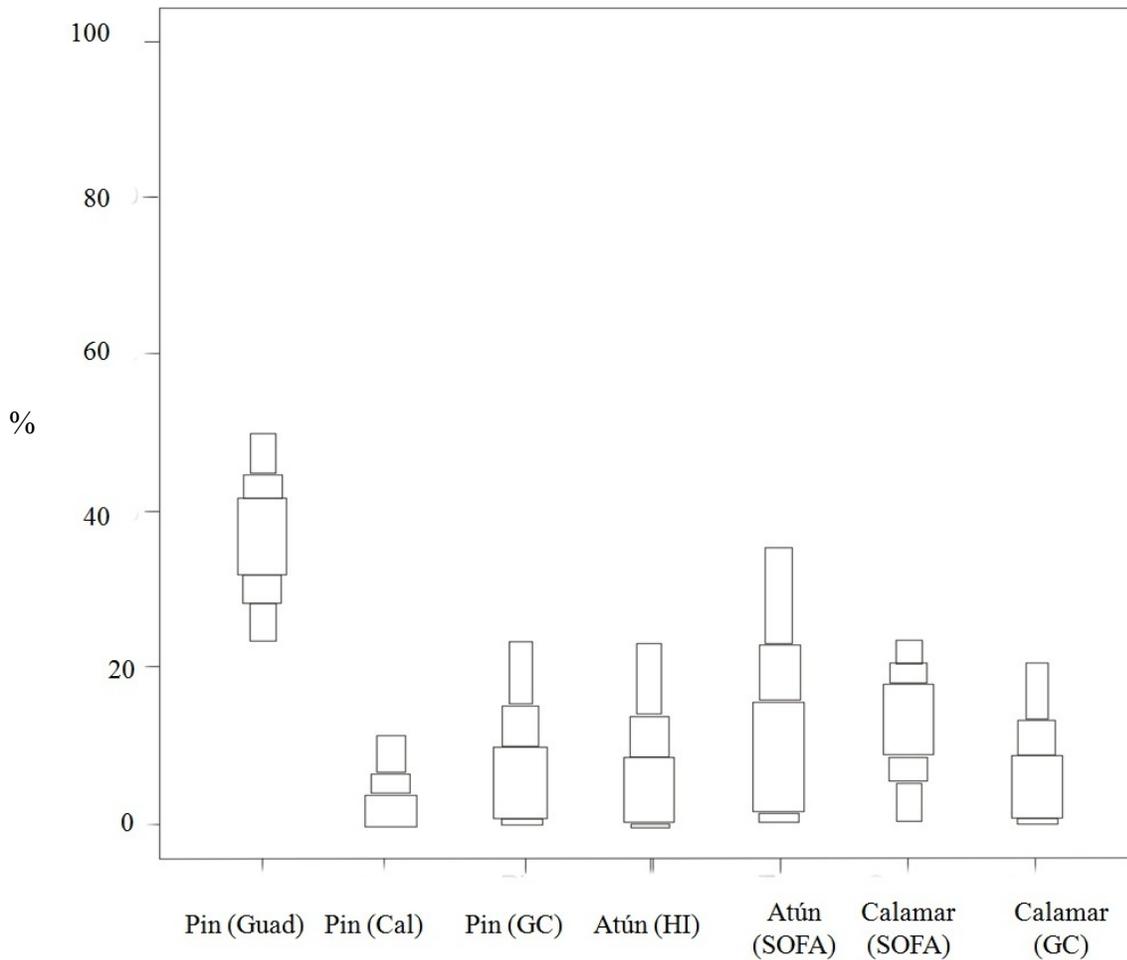
Figura 12. Contribución estimada más probable de las FIP a la dermis del tiburón blanco utilizando el modelo de mezcla SIAR. La anchura de las cajas representa los intervalos de certeza de 25%, 75% y 95%.

Músculo

El intervalo de las contribuciones probables de las FIP al músculo del tiburón blanco se muestra en la tabla VII. Los pinnípedos de Isla Guadalupe tuvieron la contribución más grande para el músculo de tiburón blanco mientras que el atún del SOFA fue el segundo con más contribución al tejido. Los pinnípedos de California tuvieron la menor contribución. La distribución de intervalos fue $< 30\%$ para el calamar del SOFA, los pinnípedos y el calamar del Golfo de California (Figura 13).

Tabla VII. Contribuciones (FIP) al músculo del tiburón blanco (%)

FIP	Área	Contribución
Pinnípedos	Isla Guadalupe	22 – 52
Atún	SOFA	0 – 38
Calamar	SOFA	0 – 25
Atún	Hawái	0 – 24
Pinnípedos	Golfo de California	0 – 23
Calamar	Golfo de California	0 – 21
Pinnípedos	California	0 – 16

**Figura13.** Contribución estimada más probable de las FIP al músculo del tiburón blanco utilizando el modelo de mezcla SIAR. La anchura de las cajas representa los intervalos de certeza de 25%, 75% y 95%.

Valores de dermis transformados a valores de músculo

Para la dermis transformada en músculo, los pinnípedos de Isla Guadalupe aportaron la mayor contribución con una distribución de intervalos del 49 – 66 % mientras que las demás FIP tuvieron una contribución < 30 % (Fig.14).

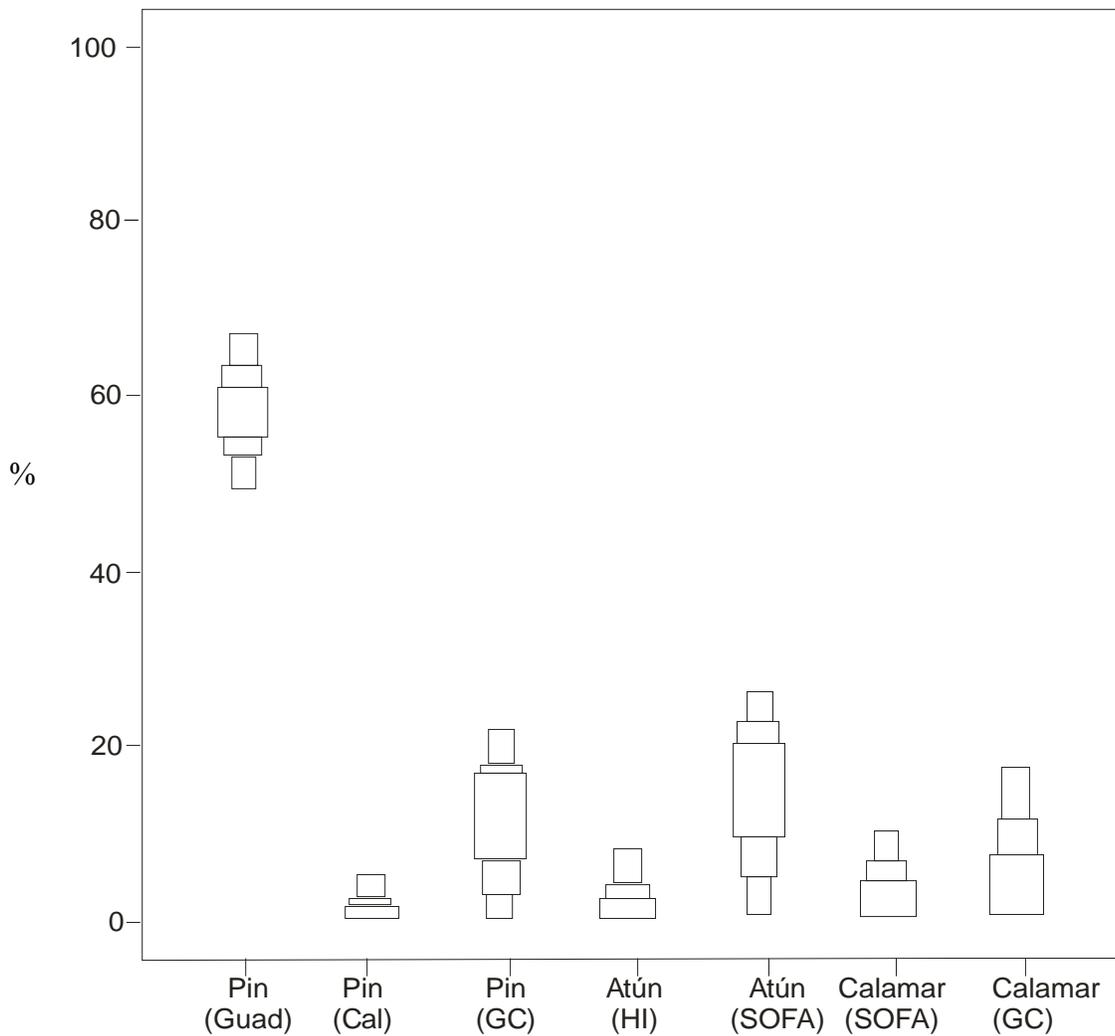


Figura 14. Contribución estimada más probable de las FIP a la dermis del tiburón blanco transformada en valores isotópicos de músculo utilizando el modelo de mezcla SIAR. La anchura de las cajas representa los intervalos de certeza de 25%, 75% y 95%.

Pinnípedos de Isla Guadalupe

Debido a que los pinnípedos de Isla Guadalupe aportaron con la mayor contribución al músculo del tiburón blanco, se realizó el modelo de mezcla con las tres especies de pinnípedos muestreados. El elefante marino del norte aportó con la mayor contribución al tejido del tiburón con una distribución del 23 al 88 %. Aunque el lobo marino y el lobo fino contribuyeron con proporciones semejantes (~ 40 %), la distribución de intervalos del lobo fino fue mayor que la del lobo marino. (Tabla VIII y figura 15).

Tabla VIII. Contribuciones (FIP) al músculo del tiburón blanco (%).

FIP	Área	Músculo
Elefante marino	Isla Guadalupe	23 – 88
Lobo fino	Isla Guadalupe	5– 41
Lobo marino	Isla Guadalupe	0 - 43

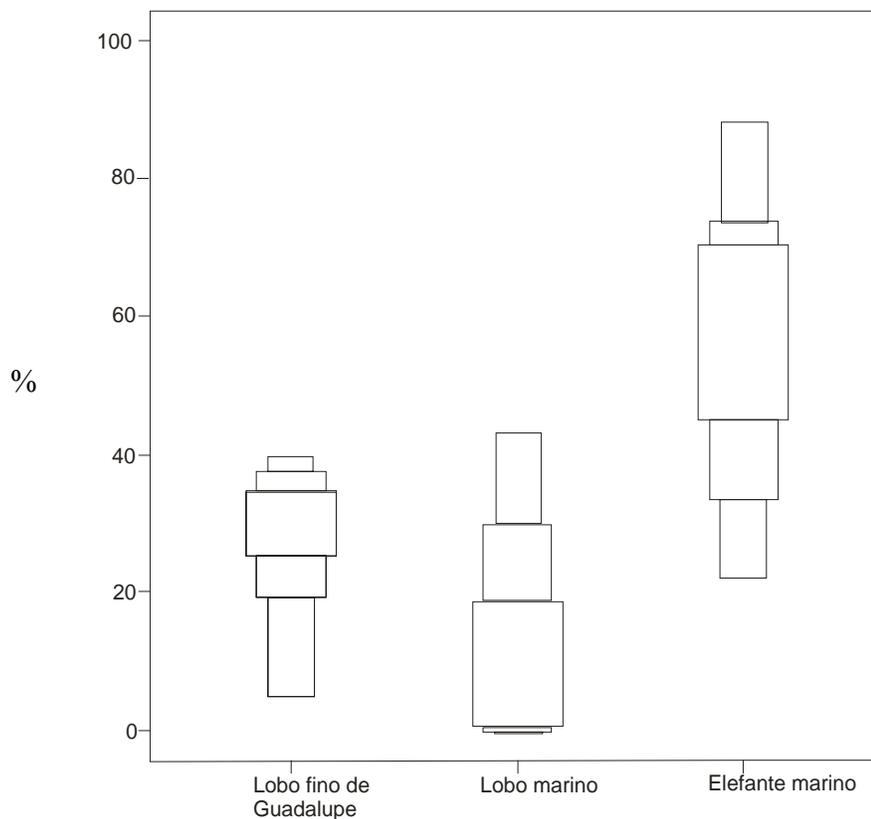


Figura 15. Contribución estimada más probable de las tres especies de pinnípedos al músculo del tiburón blanco utilizando el modelo de mezcla SIAR. La anchura de las cajas representa los intervalos de certeza de 25%, 75% y 95%.

DISCUSIÓN

Evaluación de los dardos para la obtención de biopsias

De los tres dardos evaluados, el sistema de Reeb y Best fue el único que obtuvo músculo en más del 90% de los intentos. El éxito para la obtención de músculo depende más del diseño de los pinchos de retención que de la longitud del dardo.

Durante el 2010 se alargó la punta a una longitud de 10 cm debido a que la dermis era el principal obstáculo para obtener músculo pero se tuvo un éxito limitado. Cuando se utilizó el tercer dardo con una trampilla en lugar de pinchos se observó que el grosor de la dermis era similar que el obtenido con los otros dardos, esto indica que la forma en que el dardo corta el tejido es la clave del éxito. El diseño de la trampilla corta longitudinalmente el tejido muscular, luego se cierra reteniendo al tejido.

Los resultados de este estudio corroboran que la dermis del tiburón blanco es más gruesa que especies más pequeñas, *e.g.* *Rhizoprionodon terraenova*, *Ginglymostoma cirratum*, *Sphyrna lewini* y *Mustelus canis* (Motta, 1977).

Sin embargo la diferencia en la capa dérmica es pequeña: ~ 1.0 cm aún cuando se utilizó una punta de 10.5 cm.

Al no encontrar una relación significativa entre la talla de los tiburones y la longitud de las biopsias obtenidas con el tercer dardo, la longitud del tejido obtenido depende del ángulo del arpón cuando este impacta sobre el tiburón. La causa por la cual se obtuvo una biopsia con 3 cm de dermis y nada de músculo es que la punta penetró en un ángulo paralelo a la superficie de la piel.

Estadísticamente, la correlación entre la talla de los tiburones y el grosor de la capa dérmica parece implicar que los tiburones más grandes tienen una capa dérmica más gruesa, pero este resultado podría estar sesgado debido a las pocas muestras obtenidas y a que no se puede evaluar estadísticamente el ángulo del arpón con el que el tiburón fue impactado.

Las reacciones de los tiburones hacia el dardo RB fueron similares a las reacciones hacia los otros dos, pero cuando se obtuvo músculo ocurrió una evidente hemorragia, hecho que no sucedió con los otros dos. En el momento del muestreo, esta hemorragia fue la única evidencia de la obtención de músculo.

Se requiere de mayor investigación para saber cómo esta hemorragia afecta a los tiburones o si puede desatar un comportamiento de frenesí alimenticio o similar.

Las diferencias de $\delta^{15}\text{N}$ entre el músculo obtenido por el tercer y el segundo dardo podrían deberse a la profundidad de la muestra. El músculo obtenido por el segundo dardo fue muy poco (> 0.5 cm) y estaba localizado muy cerca de la dermis, así que estos valores isotópicos semejan al valor isotópico de la dermis.

Se infiere que una punta de 5 cm LT es suficiente para obtener músculo debido a que no hubo diferencia significativa en los valores isotópicos entre las regiones externa e interna del músculo. Una punta más corta también reduciría la hemorragia de los tiburones. Una biopsia profunda tiene gran valor en términos de datos y de calidad tisular. Este método de muestreo abre una oportunidad para utilizar músculo de tiburones blancos en investigaciones ecofisiológicas y da confianza a este estudio al obtener el tejido necesario para su estudio.

Modelo de mezcla y valores isotópicos del tiburón blanco

Los resultados del modelo de mezcla mostraron un índice potencial de asimilación al tejido del tiburón blanco (Ben-David y Schell, 2001). Esta asimilación fue diferente para la dermis y el músculo. La dermis no refleja la depredación del tiburón blanco sobre los pinnípedos de Isla Guadalupe mientras que el músculo sí refleja esta condición.

La diferencia estadística de la señal del carbono entre estos dos tejidos podría estar relacionada con la diferencia entre sus tasas de recambio. Esta diferencia puede deberse a distintas rutas isotópicas (Gannez *et al.*, 1997) o a diferencias entre la composición de amino ácidos (Carlisle *et al.*, 2012).

No existen estudios sobre fraccionamiento isotópico en tejidos de tiburones blancos.

Debido a que el músculo mostró contribuciones isotópicas de las presas de la misma área en donde los tiburones fueron muestreados y la dermis mostró contribuciones de otras regiones, se puede suponer que el músculo tiene una tasa de recambio más rápida que la dermis. Se asume que el músculo blanco es una medida de integración lenta que refleja el uso de hábitat en los elasmobranquios. Los componentes estructurales con bajas tasas de recambio como el colágeno tienen tasas de incorporación isotópica más bajas que órganos espláncnicos (Waterlow, 2006; Martínez del Rio *et al.*, 2009). Un estudio sugiere que el colágeno de la dermis del tiburón blanco puede tener un intervalo de incorporación más rápido que el músculo (Carlisle *et al.*, 2012). Esto es especulativo pues la dinámica isotópica de este tejido aún no ha sido descrita para los elasmobranquios. (Carlisle *et al.*, 2012). Otro estudio basado en modelos matemáticos ha sugerido que los tejidos musculares del tiburón blanco requieren años para alcanzar un equilibrio isotópico y que los adultos alcanzarían su longevidad máxima estimada antes de su equilibrio isotópico, 40 – 50 años. Bajo esta hipótesis (Bruce 2008; Malpica, 2012) tanto el músculo como el colágeno del tiburón blanco pueden incorporar las señales isotópicas lentamente y sus tejidos pueden registrar patrones de movimiento y uso trófico del hábitat.

Dermis

El modelo de mezcla refleja que la depredación en áreas oceánicas como Hawái y el SOFA es importante en la dieta del tiburón blanco. Este resultado coincide con un estudio reciente de los tiburones blancos del Pacífico noreste (Carlisle *et al.*, 2012).

Cerca del SOFA, la abundancia de atún alcanza sus picos en invierno y primavera, las mismas estaciones cuando el tiburón blanco está presente en estas aguas (Okamoto y Bayliff, 2003; Weng *et al.*, 2007).

Los tiburones blancos que viajan hacia Hawái permanecen en esa zona por más de 122 días, alimentándose potencialmente de peces pelágicos y mamíferos marinos que se concentran en las inmediaciones de las islas (Weng *et al.*, 2007).

La contribución del atún de Hawái y del calamar del Golfo de California refleja el uso trófico del tiburón en áreas oceánicas y costeras.

El calamar del Golfo de California es la fuente más probable para la dermis en el modelo de mezcla y apoya la evidencia de que algunos tiburones blancos de Isla Guadalupe se mueven hacia el Golfo de California. Se sabe que tiburones juveniles migran del norte de California hacia las costas de Baja California y algunos entran en el Golfo de California (Domeier, 2012). Este resultado puede corroborar que los movimientos migratorios registrados por marcas satelitales se vinculen con el uso trófico del Golfo por parte del tiburón blanco.

No se sabe si los tiburones blancos que habitan el Golfo de California son residentes todo el año o forman parte de la población del Pacífico Noreste. Según encuestas a pescadores viejos, nacidos en la década de los 40, las capturas incidentales no han disminuido considerablemente (Sáenz- Arroyo *et al.*, 2005).

Galván-Magaña *et al.* (2011) sugieren que los mamíferos marinos podrían ser una presa importante en esta área. La contribución isotópica de los lobos marinos del Golfo de California fue menor que la del calamar de esta área por lo que el calamar puede ser considerado como una presa importante. Los grandes cefalópodos son un componente importante en la dieta de los tiburones blancos e indicadores del uso de hábitat (Smale y Cliff, 2012). Se han encontrado calamares de Humboldt en el estómago de algunos tiburones blancos capturados en California (Ellis y McCosker, 1991). Más aún, el reclutamiento del calamar de Humboldt ocurre durante abril y mayo. Se estima que su población en abril es de ~136 millones de calamares (Morales-Bojórquez *et al.*, 2012), lo que coincide con la época de mayor abundancia de juveniles de tiburón blanco en el golfo (Galván-Magaña *et al.*, 2011) por lo que hay una gran posibilidad de que el tiburón blanco pueda depredar sobre ellos.

La migración del calamar a través del golfo se vincula con intensas surgencias costeras que inducen temperaturas superficiales frías y propician la producción primaria (Robinson *et*

al., 2012). El tiburón blanco podría estar siguiendo estas migraciones o aprovechando las condiciones ambientales que le son propicias. También puede penetrar hacia el golfo siguiendo migraciones de cardúmenes conspicuos. En abril de 2012 se capturó a una hembra juvenil (~ 2 m) cerca de la desembocadura del Río Colorado y su estómago estaba repleto de curvina golfina *Cynoscion othonopterus* (Valenzuela, obs. per. 2012).

El Golfo de California podría ser un área de crianza secundaria donde los juveniles migran desde el Pacífico hacia el norte del golfo buscando lugares con abundancia de alimento y protección (Galván–Magaña, *et al.*, 2011).

Músculo

Los valores isotópicos del músculo del tiburón blanco de Isla Guadalupe son muy similares a los valores isotópicos del músculo de tiburones blancos muestreados en las costas de California (Carlisle *et al.*, 2012). Esto implica que la dinámica trófica de ambas poblaciones es similar. Tanto los tiburones blancos de Isla Guadalupe como los de California tienen patrones de movimiento espacio–temporal similares, migran a las mismas áreas oceánicas durante las mismas estaciones y se concentran cerca de las colonias de pinnípedos (Domeier y Lucas, 2008). Además, recientes estudios de telemetría acústica y marcaje satelital han registrado que los tiburones blancos de California viajan hacia Isla Guadalupe, lo que demuestra una conectividad entre las dos regiones (Jorgensen *et al.*, en prensa). Es probable que estos tiburones blancos conformen una sola población en el Pacífico Noreste.

El análisis de isótopos estables de músculo de tiburones blancos de California realizado por Carlisle *et al.* (2012) muestra patrones similares con el análisis de isótopos estables de dermis realizado en este estudio. Tanto los tiburones de California como los de Isla Guadalupe comparten áreas migratorias como Hawái y el SOFA. Carlisle *et al.* (2012) sugieren que los valores isotópicos de la dermis transformados a valores isotópicos de músculo pueden ser utilizados para entender la ecología trófica de este depredador.

Bajo esta especulación, si la dermis del tiburón blanco muestreado en Isla Guadalupe matemáticamente transformada a valores de músculo es correcta, se esperaría que los datos isotópicos transformados semejen los valores reales de músculo.

Los valores isotópicos de dermis convertidos a músculo fueron muy similares a los de músculo y la distribución de las proporciones en el modelo de mezcla mostró resultados semejantes. La variabilidad de los valores isotópicos de la dermis es similar a la variabilidad de los valores del músculo, por lo tanto la conversión de los valores isotópicos de un tejido para que se asemeje matemáticamente a otro, puede ser utilizada para estudiar la ecología trófica del tiburón blanco.

El hecho de que dos de los tiburones más pequeños presentaron los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ sugiere que estos individuos podrían haber depredado cerca de ambientes costeros enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$. Se acepta que los tiburones blancos juveniles (< 2.5 m) son residentes costeros que utilizan hábitats neríticos. Hay registros de presencia de tiburones blancos juveniles en áreas de la costa occidental de Baja California (Dewar *et al.*, 2004; Santana – Morales *et al.*, 2010).

Los diferentes valores isotópicos de carbono entre individuos sugieren su gran movilidad y la posible depredación a lo largo de su ruta migratoria.

Kerr *et al.* (2006) señalan que debido a que la mayoría de los movimientos migratorios del tiburón blanco suceden en áreas oceánicas, presas de niveles tróficos bajos como peces pelágicos o calamares pueden ser dominantes durante estas fases.

El SOFA es un área donde abundan cachalotes, calamares rojos, calamares de lomo púrpura y calamares gigantes *Architeuthis dux* por lo que esta zona puede albergar una biomasa mesopelágica considerable (Domeier, 2012). La contribución de los valores isotópicos de los calamares del SOFA al músculo del tiburón apoya la hipótesis de que el tiburón blanco del Pacífico Noreste puede depredar en esta región durante su temporada pelágica.

La gran contribución de la señal isotópica de pinnípedos de Isla Guadalupe al músculo de los tiburones es acorde con el comportamiento de este depredador. El tiburón blanco se congrega alrededor de las colonias de pinnípedos para depredar sobre ellos (Klimley *et al.*, 2001). Los resultados de este estudio, confirman que los pinnípedos de Isla Guadalupe son una presa importante para los tiburones blancos. Los tiburones blancos decapitan crías de lobos finos en Isla Guadalupe. Gallo-Reynoso *et al.* (2004) reportaron que el 27 % de las heridas observadas en el lobo fino de Isla Guadalupe se debían a tiburones blancos. La cabeza, el cuello y el pecho de las focas eran las áreas que presentaban más heridas de mordidas de tiburón blanco (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza, 1999).

Hoyos –Padilla (2009) registró que el 90 % de los eventos de depredación de los tiburones blancos en las inmediaciones de la isla estuvieron dirigidos a los elefantes marinos en áreas profundas. La mayor contribución de la señal isotópica de los elefantes marinos al músculo del tiburón blanco se asocia con esta observación. El tiburón blanco embosca a los elefantes marinos mientras estos bucean como una estrategia para evitar los ataques (Le Boeuf y Crocker, 1996; Hoyos-Padilla, 2009).

La gran contribución de la señal isotópica de pinnípedos de Isla Guadalupe al músculo de los tiburones es acorde con el comportamiento de este depredador. El tiburón blanco se congrega alrededor de las colonias de pinnípedos para depredar sobre ellos (Klimley *et al.*, 2001). Los movimientos de los tiburones blancos en las inmediaciones de Isla Guadalupe están potencialmente asociados con la depredación y los ciclos estacionales de los pinnípedos (Domeier *et al.*, 2012). Los resultados de este estudio, confirman que los pinnípedos de Isla Guadalupe son una presa importante para los tiburones blancos. Los tiburones blancos decapitan crías de lobos finos en Isla Guadalupe. Gallo-Reynoso *et al.* (2004) reportaron que el 27 % de las heridas observadas en el lobo fino de Isla Guadalupe se debían a tiburones blancos. La cabeza, el cuello y el pecho de las focas eran las áreas que presentaban más heridas de mordidas de tiburón blanco (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza, 1999).

Valores isotópicos de los pinnípedos de Isla Guadalupe

Los valores de nitrógeno de los pinnípedos de Guadalupe reflejan su condición de depredadores tope en el ecosistema marino; mientras que sus valores de carbono reflejan una condición pelágica. Los tejidos analizados reflejan la historia alimenticia espacio-temporal de estos pinnípedos. Los elefantes marinos realizan grandes viajes lejos de la costa para alcanzar sus zonas de alimentación. Las hembras depredan en zonas pelágicas sobre presas que realizan migraciones verticales como teleósteos y cefalópodos (Le Boeuf, *et al.*, 2000).

La diferencia de los valores isotópicos del pelo y la dermis del lobo marino con respecto a la de los otros pinnípedos de isla Guadalupe, se tomó con cautela, debido a que sólo se obtuvo una sola biopsia.

La población de lobo fino aumentó de manera exponencial desde 1940, cuando se consideró a la especie extinta (Torres, 1991; Maravilla-Chávez, 1996). Desde entonces han vuelto a colonizar la isla, pero se desconocen con certeza sus movimientos migratorios. Las hembras del lobo fino de Guadalupe realizan viajes de alimentación hacia el sur sobre la Corriente de California, en áreas ricas en calamar, macarelas y mictófidios (Gallo-Reynoso, 2001). En particular el valor isotópico del lobo marino *Zalophus californianus* puede estar relacionado con sus movimientos entre isla Guadalupe e isla San Benito (Gallo-Reynoso, 2001).

El hecho de que los distintos tipos de tejidos de los pinnípedos (grasa, pelo y dermis) presentaran valores semejantes, podría deberse a una tasa de recambio semejante. Además, la grasa recolectada fue la cercana a la dermis, debido principalmente al tamaño de las puntas utilizadas para la recolecta de biopsias, las cuales son insuficientes para muestrear toda la gruesa capa lipídica de los animales.

Limitaciones del estudio

Los modelos de mezcla son un índice potencial de asimilación al tejido del depredador (Ben-David y Schell, 2001) no una representación de los realmente digerido.

SIAR produce estimaciones precisas y sus resultados representan soluciones posibles. El modelo asume que todas las presas se asimilan de la misma manera durante los procesos metabólicos del depredador, algo que no se puede saber hasta el momento pues no existen estudios de asimilación isotópica en el tiburón blanco.

Se utilizó el valor de fraccionamiento isotópico del tiburón leopardo debido a que el mismo fue usado por Carlisle *et al.*, 2012 en su estudio sobre isótopos en músculo de tiburones blancos de California y así los resultados de este estudio pueden ser equiparables. Sin embargo, hay que pensar que los tiburones leopardo tienen características fisiológicas y ecológicas muy diferentes al tiburón blanco. Los tiburones leopardo habitan principalmente estuarios y bahías, aguas bajas de 1 a 100 m de profundidad. Su metabolismo es ectotérmico por lo que su temperatura interna fluctúa con relación a la temperatura ambiental y depredan sobre invertebrados, peces y organismos bentónicos (Hight y Lowe, 2007). Estas características implican que el fraccionamiento isotópico del tiburón blanco que realiza grandes migraciones, habita en ambientes pelágicos y aguas profundas y tiene un metabolismo endotérmico, deba ser muy diferente al del tiburón leopardo. El tiburón leopardo es un modelo para comparar los resultados isotópicamente por lo que debe tomarse con precaución la interpretación ecológica de los mismos.

Aún así, los resultados obtenidos de manera general coinciden con el conocimiento que se tiene de la ecología trófica del tiburón blanco.

Aportación a la conservación del tiburón blanco

Aunque la población de tiburones blancos del Pacífico Noreste no se encuentra en peligro de extinción (Matheson, 2013), la especie se considera amenazada según la legislación mexicana. Hay registros de tiburones blancos neonatos (120-160 cm) capturados

incidentalmente en las redes escameras a lo largo de la costa occidental de Baja California. En Bahía Vizcaíno entre 2006 y 2008 se registraron 12 tiburones blancos descartados en la pesca artesanal y 76 restos en las inmediaciones de los campos pesqueros (Cartamil *et al.*, 2011). Hoyos (2009) ha registrado tiburones blancos juveniles en Isla Guadalupe por lo que la conectividad entre la costa occidental de Baja California y la isla hacen de estas áreas puntos focales para esta especie. La señal isotópica de los calamares del Golfo de California sugiere que esta población de tiburones puede hacer uso trófico del Golfo. Si es así, entonces la presencia del tiburón blanco en aguas mexicanas y su uso de hábitat son muy importantes en su historia de vida. Se requieren estudios de telemetría y de patrones migratorios que refuercen esta hipótesis.

Este es el primer estudio en tiburones blancos que se agregan en Isla Guadalupe utilizando modelos de mezcla. Amplía el conocimiento sobre esta población de tiburones que podría ser una junto con los que frecuentan las costas de California al compartir regiones y patrones migratorios similares.

Conclusiones

Los resultados confirmaron la hipótesis propuesta; la dermis y el músculo reflejaron diferentes contribuciones de presas probables al tiburón blanco muestreado en Isla Guadalupe. El análisis isotópico de estos tejidos indica el uso trófico en los movimientos de áreas costeras a áreas oceánicas que realizan estos tiburones.

La dermis del tiburón blanco podría tener una tasa de recambio más lenta que el músculo blanco debido a que refleja áreas tróficas más alejadas del lugar de muestreo.

La contribución de la señal isotópica del calamar de Humboldt a la dermis del tiburón blanco indicó el uso trófico del Golfo de California por parte de tiburones blancos que frecuentan Isla Guadalupe y vincula estas dos áreas como uso de hábitat. Asimismo en el caso particular del área de isla Guadalupe la mayor contribución en el músculo del tiburón, correspondió a los pinnípedos, en especial de los elefantes marinos del norte de la isla.

El dardo diseñado por Reeb y Best es una punta eficaz para obtener músculo de tiburón blanco. Se sugiere que un dardo de 5 cm de largo es suficiente para obtener músculo.

La correlación estadística entre la talla de los tiburones y el grosor de su dermis no es concluyente y puede deberse al ángulo de penetración de la punta cuando se toma la biopsia. El dardo utilizado puede ser útil para estudiar una posible relación en el grosor de la dermis y la talla de los tiburones.

Los valores isotópicos de la dermis matemáticamente convertidos a músculo pueden ser utilizados para realizar estudios sobre la ecología trófica del tiburón blanco.

Referencias

Ainley, D.G., R.P. Henderson, H.R. Huber, R.J. Boekelheide, S.G. Allen y T.L. McElroy. 1985. Dynamic of white shark/pinniped interactions in the Gulf of the Farallones. *Memoirs of the Southern California Academy of Sciences*.9: 109–122.

Ainley, D.G., C.S. Strong, H.R. Huber, T.J. Lewis, y S.H. Morrell. 1981. Predation by sharks on pinnipeds at the Farallon Islands. *Fish. Bull.*78: 941–945.

Auriol-Gamboa, D. y A. Zavala-González. 1994. Algunos factores ecológicos que determinan la distribución y abundancia del lobo marino *Zalophus californianus*, en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 20: 535–553.

Baker R.F., P.J. Blanchfield, M.J. Paterson, R.J. Flett y L. Wesson. 2004. Evaluation of nonlethal methods for the analysis of mercury in fish tissue. *Transaction of the American Fisheries Society*. 133:568-576. [doi:10.1577/T03-012.1].

Ben-David, M. y D.M. Schell, 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response. *Oecologia*. 127: 180-184.

Bennett, M. 2005. The role of sharks in the ecosystem. *Sharkbay*. Seaweek 2005. Australia. Informative paper. 6 pp.

Berdegú, J. 1956. Peces de importancia comercial en la costa noroccidental de México. *Secretaría de Marina*. 345 pp.

Boggs, C.H. y R.Y. Ito. 1993. Hawaii's pelagic fisheries. *Mar. Fish. Rev.* 55, 69-82.

Brown A.C., D. Lee, R.W. Bradley y S. Anderson. 2010. Dynamics of White Shark predation on Pinnipeds in California: Effects of Prey Abundance. *Copeia*. 2: 232-238.

Bruce, B.D. 1992. Preliminary observations on the biology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in South Australian waters. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 43: 1-11.

Bruce, B.D., J.D. Stevens y H. Malcolm. 2006. Movements and swimming behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in Australian waters. *Marine Biology* 150:161–172.

Banal R, M. Meyer, M.C. Scholl, R. Johnson, S. O'Brien, H. Oosthuizen, S. Swanson, D. Kotze y M. Paterson. 2005. Transoceanic migration, spatial dynamics, and population linkages of white sharks. *Science* 310: 100–103.

Burton R.K. y P.L. Koch. 1999. Isotopic tracking of foraging and long- in northeastern Pacific pinnipeds. *Ecología*. 119:578- 585.

Cailliet, G.M., L.J. Natanson, B.A. Welden y D.A. Ebert. 1985. Preliminary studies on the age and growth of the white shark, *Carcharodon carcharias*, using vertebral bands. *Memoirs of Southern California Academy of Sciences*. 9: 49 pp.

Carey, E G., J. M Teal y J. W. Kanwisher, 1981. The visceral temperatures of mackerel sharks (Lamnidae). *Physiol. Zool.* 61. 54: 334-344

Carey, F.G., J.W Kanwisher., O. Brazier, G. Gabrielson, J.G. Casey y H.L. Pratt. 1982. Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*. *Copeia*. 2: 254-260.

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 y 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.

Cartamil, D., Santana-Morales, O., Escobedo-Olvera, M., Kacev, D., Castillo-Geniz, L., Graham, J. B., Rubin, R. D. y Sosa-Nishizaki, O. 2011. The artisanal elasmobranch fishery of the Pacific coast of Baja California, Mexico. *Fish.Res.* 108, 393–403.

Casey, J.G. y Pratt H.L. 1985. Distribution of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in the western North Atlantic. *Mem.South.Calif. AcadScience.* 9: 2-14.

Chapple, T.K., S.J. Jorgensen, S.D. Anderson, P.E. Kanive, A.P. Klimley, L.W. Botsford y B.A. Block. 2011. A first estimate of white shark, *Carcharodon carcharias*, abundance off Central California. *Biol.Lett.* 7, 581-583.

Clua, E. y B. Séret. 2012. New Caledonia (South Pacific) as a Potential Tropical Wintering Ground for the White Shark, *Carcharodon carcharias*. *En: Domeier, M.L, 2012. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark. CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. 544 pp.*

Compagno, L.J.V. 1984. FAO Species Catalogue, Vol. 4. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO Fisheries Synopsis No. 125. vol. 4. pt. 1: 1 - 250.

Compagno, L.J.V. y I.K. Fergusson. 1994. IICES: The international initiative for conservation of white sharks. *Shark News* 1: 3.

Compagno, L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fisheries Purposes, No. 1. Vol. 2. Rome, FAO, 269 p.

Coplen, T.B. 1996. New guidelines for reporting stable hydrogen, carbon, and oxygen isotope-ratio data. *Geochim.Cosmochim.Acta* 60: 3359-3360.

Craig, H. 1953. The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochim. Cosmochim. Acta* 3: 53-92.

Christensen, V. y C. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.*, 72: 109–139

DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1981. Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45: 341-351.

DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 42: 495-506.

Demsky, L.S. y R.G. Northcutt. 1996. The brain and cranial nerves of the white shark: an evolutionary perspective. En: Klimley, A.P. y D.G. Ainley (eds) *Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias**. Academic, San Diego, 175-191pp.

Dewar H., M. Domeier y N. Nasby-Lucas. 2004. Insights into young of the year white shark *Carcharodon carcharias*, behavior in the Southern California Bight. *Environ. Biol. Fish.* 70: 133-143.

Domeier, M. y Nasby-Lucas, N. 2007 Annual re-sightings of photographically identified white sharks *Carcharodon carcharias* at an eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Mar. Biol.* 150, 977–984.

Domeier, M. y N. Nasby-Lucas. 2008. Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 370, 221–237.

Domeier, M.L. y N. Nasby-Lucas, C.H. Lam. 2012. Fine-Scale Habitat Use by White Sharks at Guadalupe Island, Mexico. *En: Domeier, M.L. 2012. Global Perspectives on the*

Biology and Life History of the White Shark. CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. 544 pp.

Domeier, M.L. 2012. A New Life-History Hypothesis for White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Northeastern Pacific. *En: Domeier, M.L. 2012. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark. CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. 199-223 p.*

Dudley, S.F.J. 2009. A review of research on the White shark in southern Africa. International White Shark Symposium, Honolulu, Hawaii. February 9, 2009.

Dudley, S.F.J. y M.D. Anderson-Reade, G.S. Thompson, P.B. McMullen. 2000. Concurrent scavenging off a whale carcass by great white sharks, *Carcharodon carcharias*, and tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*. *Fish Bull*, 98:646–649.

Dulvy N.K., Baum, J.K., Clarke, S., Compagno, L.J.V., Cortés, E., Domingo, A. y Fordham, S. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*. 18:459-482.

Ellis, R. y J.E. McCosker. 1991. Great White Shark. Harper Collins in collaboration with Stanford University Press. 270 p.

Estrada, J.A., A.N. Rice, L.J. Natanson y G.B. Skomal. 2006. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecol*. 87, 829-834.

Fergusson, I. K., L.J.V. Compagno y M.A. Marks. 2000. Predation by White Sharks; *Carcharodon carcharias*; (Chondrichthyes: Lamnidae) Upon Chelonians, with New Records from the Mediterranean Sea and a First Record of the Ocean Sunfish; *Mola mola*; (Osteichthyes: Molidae) as Stomach Contents. *Environ. Biol. Fish.* 5, 447-453.

Francis, M.P. 1996. Observations on a pregnant white shark with a review of reproductive biology. pp. 157–172. *En*: Klimley, A.P. y D.G. Ainley, (ed.) Great White Sharks: the Biology of *Carcharodon carcharias*, Academic Press, San Diego.

Fry, B. 1999. Using stable isotopes to monitor watershed influences on aquatic trophodynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56:2167– 2171

Fisk, A.T., Tittlemier, S.A., J.L. Pranschke y R.J. Norstrom. 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecol.* 83(8): 2162-2172.

Folch, J., M. Lees y G.H Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226, 497-509.

Gallo-Reynoso, J.P., A.L. Figueroa-Carranza y M.P. Blanco-Parra. 2004. Shark wounds in the seals of Guadalupe Island, México. American Elasmobranchs Society Annual Meeting. Norman, Oklahoma.

Gallo-Reynoso, J.P., A.L. Figueroa-Carranza, y M.P. Blanco-Parra. 2005 a. Los tiburones de Isla Guadalupe. *En*: Santos-del-Prado, K. y E. Peters. (comps.) Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. 143-169pp.

Gallo-Reynoso, J.P., B.J. Le Boeuf , A.L. Figueroa y M.O. Maravilla. 2005 b. Los pinnípedos de Isla Guadalupe. *En*: Santos-del-Prado, K. y E. Peters. (comps.) Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. 171-201pp.

Galván-Magaña, F., E.M. Hoyos-Padilla, C.J. Navarro-Serment y F. Márquez-Farías. 2011. Records of white shark, *Carcharodon carcharias*, in the Gulf of California, México. *Mar. Bio. Rec.* 3, e111 doi:10.1017/S1755267210000977

Galván-Magaña, F., Nienhuis y P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California .Mexico .Calif. Fish. and Game 75: 74-84.

García-Núñez, N.E. 2008, Tiburones: conservación, pesca y comercio internacional. Edición bilingüe. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 117 pp.

Goldman, K.J. 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. J. Comp. Physiol. B. 167: 423–429.

Goldman K. yS. Anderson. 1999. Space utilization and swimming depth of White sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon Islands, central California. Environ. Biol. Fish. 56: 351-364.

Graham, B.S., D. Grubbs, K. Holland y B. Popp. 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. Mar. Biol. 150:647–658

Graham B.S., P.L. Koch, S.D. Newsome, K.W. McMahon y D. Aurioles. 2009. Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. *En*: J.B. West, G. Bowen, T. Dawson y K. Tu (eds) Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on earth through isotope mapping. (p. 299 – 318). New York: Springer-Verlag.

Gruber, S.H. y J.L. Cohen 1985. Visual system of the white shark, *Carcharodon carcharias*, with emphasis on retinal structure. *Memoirs Southern California. Acad. Sci* 9:61-72

Hacunda, J.S. 1981. Trophic relationships among demersal fishes in coastal area of the gulf of Main. *Fish. Bull.* 79: 775-788.

Hammerschlag, N. R.A. Martin y C. Fallows. 2006. Effects of environmental conditions on predator-prey interactions between white sharks (*Carcharodon carcharias*) and Cape fur

seals (*Arctocephalus pusillus*) at Seal Island, South Africa. *Environ. Biol. Fish.* 76: 341-350.

Hight, B. y C.G. Lowe. 2007. Elevated body temperatures of adult female leopard sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments: evidence for behavioral thermoregulation? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 352: 114–128.

Hobson, K.A. y J.L. Sease. 1998. Stable isotope analyses of tooth annuli reveal temporal dietary records: an example using Steller sea lions. *Mar. Mam. Sci.* 14, 116-129.

Hobson, K.A., D.M. Schell, D. Renouf y E. Noseworthy. 1996. Stable carbon and nitrogen fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 53, 528-533.

Hobson, K.A., J.F. Pitt y J. Pitocchelli. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. An. Ecol.* 63(4): 786-798.

Hobson, K.A. y R.G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: 25 factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94: 189-197.

Hoyos-Padilla, M. 2009. Patrones de movimiento del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en isla Guadalupe, México. Tesis doctorado. CICIMAR, IPN. 129 pp.

Howard, R. 1971. *Dynamic Probabilistic Systems, volume 1: Markov Chains*. John Wiley and Sons, Nueva York.

Humphreys, W.F. 1979. Production and respiration in animal populations. *Jour. Anim. Ecol.* 48: 427 – 453.

Hussey, N.E., S.F.J. Dudley, I.D. McCarthy, C. Geremy y A.T. Fisk. 2011. Stable isotope profiles of large marine predators: viable indicators of trophic position, diet, and movement in sharks. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* 68, 2029-2045.

Hussey, N.E., M.M. McCann, G. Cliff, S.F.J., Wintner, S. P. y A.T. Fisk. 2012. Size-Based Analysis of Diet and Trophic Position of the White Shark, *Carcharodon carcharias*, in South African Waters. *En: Domeier, M.L. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark.* CRC Press. Boca Raton, Florida: Taylor and Francis Group, 27– 50 pp.

Itano, D.G. 2000. The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Hawaiian waters and the western tropic Pacific Ocean: project summary. SOEST 00-01 JIMAR Contribution 00-328. Pelagic Fisheries Research Program, JIMAR, University of Hawaii.

Jackson, A.L., R. Inger., S. Bearhop y A. Parnell. 2009. Erroneous behaviour of MixSIR, a recently published Bayesian isotope mixing model: a discussion of Moore y Semmens., 2008. *Ecol. Lett.* 12: E1–E5.

Jardine, T.D., S.A. MacGeachy, C. Paton, M. Savoie y R.A. Conjank. 2003. Stable isotopes in aquatic systems, preparation and analysis and interpretation. *Can. Manus. Rep. of Aqua. Sci.* 2656: 37 pp.

Jorgensen, S.J., T.K. Chapple, S. Anderson, M. Hoyos-Padilla, C. Reeb y B. Block. New evidence of connectivity among White Shark Coastal Aggregation Areas in Northeastern Pacific. *En prensa.*

Jorgensen, S.J., T.K. Chapple, S. Anderson, M. Hoyos-Padilla, C. Reeb y B. Block. Connectivity among White Shark Coastal Aggregation Areas in the Northeastern

Pacific. *En*: Domeier, M.L. 2012. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark. CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. 159-167 p.

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 y B. Block. 2009. Philopatry and migration of Pacific white sharks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, doi: [10.1098/rspb.2009.1155](https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1155).

Kato, S. 1965. White shark *Carcharodon carcharias* from the Gulf of California with a list of sharks seen in Mazatlán, México, 1964. *Copeia*. 3: 384.

Kennedy, B.P., J.D. Blum, C.L. Folt y K.H. Nislow. 1997. Natural isotope markers in salmon. *Nature* 387, 766-767.

Kerr, L.A., A.H. Andrews, G.M. Cailliet, T.A. Brown y 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. Fish.* 77, 337-353.

Kim, S.L., T. Tinker, J.A. Estes y P. L. Koch. 2012. Ontogenetic and Among-Individual Variation in Foraging Strategies of Northeast Pacific White Sharks Based on Stable Isotope Analysis. *PLoS ONE* 7(9):e45068.

Klimley, A.P., J. Boeuf, L. Cantara, K. Richert, J. Davis, S. Van Sommeran y J. Kelly. 2001. The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony. *Marine Biology*. 138: 617-636.

Klimley, A.P., P. Pyle y S.D. Anderson. 1996. The behavior of white sharks and their pinniped prey during predatory attacks. *En*: Klimley A.P. y D.G. Ainley (eds) *Great white sharks: the biology of Carcharodon carcharias*. Academic, San Diego, 175-191 pp.

Kotz, S., N. Balakrishnan y N.L. Johnson. 2000. Continuous Multivariate Distributions. Volume 1: Models and Applications. Nueva York. Wiley and Sons.

Le Boeuf, B.J y D.E. Crocker. 1996. Diving behavior of elephant seals: implications for predator avoidance, p. 193 -205. En: The Ecology and Behavior of the White Shark. A.P Klimley, D.G. Ainley (eds.). Academic Press, San Diego.

Lesage, V., M.O. Hammill y K.M. Kovacs. 2001. Marine mammals and the community structure of the estuary and gulf of St Lawrence, Canada: evidence from stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 210, 203-221.

Long, J.D. y R. Jones. 1996. White Shark Predation and Scavenging on Cetaceans in the Eastern North Pacific Ocean. En A.P Klimley, D. G. Ainley (eds.) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias* (p. 161 - 177). San Diego: Academic Press.

Malej A, J., J. Faganelli y J. Pezdic. 1993. Stable isotope and biochemical fractionation in the marine pelagic food chain: the jellyfish *Pelagia noctiluca* and net zooplankton. Mar. Biol. 116 (4) 565-570.

Malpica, C.L. 2009. Evaluation of trophic levels and feeding grounds of Northeastern Pacific Sharks as a function of ontogeny based on stable isotope analysis. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Ensenada, BC, México 71 pp.

Mariotti, A., J.C. Germon, P. Hubert, P. Kaiser y R. Letolle. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotopic fractionation: Some principles; illustration for the denitrification and nitrification processes. Plant. Soil. 62:413-30.

Mariotti, A. 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ¹⁵N abundance measurements. Nature 303: 685-687.

Martin R.O., N. Hammerschlag, R.S. Collier y C. Fallows. 2005. Predatory behavior of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island South Africa Mar Bio Ass. UK 85: 1121-1135.

Martínez del Río, C. B.O. 2005. Mass balance models for animal isotopic ecology. Physiological and Ecological Adaptations to Feeding in Vertebrates. Science Publishers, Enfield, New Hampshire. 141–174.

Marshall, S. y Elliott. M. 1997. A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. J. Fish. Biol. 51: 526–545

Martin, R.A. 2004. Northerly distribution of white sharks, *Carcharodon carcharias*, in the eastern Pacific and relation to ENSO events. Mar. Fish.Rev. 66:16–26.

Minagawa, M. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. Geochim.Cosmochim.Acta 48: 1135-1140.

Mook, W.G. 2002. Isótopos ambientales en el ciclo hidrológico. Principios y aplicaciones. Instituto Geológico y Minero. España. 167 p.

Moore, J.W. y B.X Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. Ecol. Lett. 11: 470-480.

Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M.O. Nevárez-Martínez y J.G. Díaz-Uribe. 2012. Population size of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California, Mexico, based on mark-recapture data. Aquat.Biol. 15, 27-34

Morey, G., M. Martínez, E. Massutí y J. Moranta. 2003. The Occurrence of White Sharks, *Carcharodon carcharias*, Around the Balearic Islands (Western Mediterranean Sea). Environ. Biol. Fish., 68: 425-432

Motta, P.J. 1977. Anatomy and Functional Morphology of Dermal Collagen Fibers in Sharks. *Copeia*. 3: 454-464.

Naresh, M.D., V. Arumugam y R Sanjeevi. 1997. Mechanical behaviour of shark skin. *J. Bio..* 22(4): 431-437.

Newsome, S. D., P. L. Koch, M. A. Etnier y D. Aurioles-Gamboa. 2006. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids. *Mar. Mam. Sci.* 22, 556-572.

NOAA. 2010. Protecting White Sharks. Informative paper. Gulf of the Farallones National Marine Sanctuary.

Okamoto, H. y W. H. Bayliff. 2003. A review of the Japanese longline fishery for tunas and billfishes in the eastern Pacific Ocean, 1993–1997. *Inter- am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 22, 221-431.

Olson, R.J., B.N. Popp, B.S. Graham, G.A. Lopez-Ibarra, F. Galván-Magaña, C.E. Lennert-Cody, N. Bocanegra-Castillo, N.J. Wallsgrove, E. Gier, V. Alatorre-Ramirez, L.T. Balance y B. Fry. 2010. Food-web inferences of stable isotope spatial patterns in copepods and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean. *Prog. Ocean.* 86, 124-138.

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

Phillips, D.L. y J.W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*. 136:261–269

Pinnegar J.K. y N.V.C Polunin. 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Funct. Ecol.* 13:225–231.

Polo-Silva, C. 2008. Ecología trófica de los tiburones zorro *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus* en el Pacífico ecuatoriano. CICIMAR. IPN. Tesis de maestría. 124 pp.

Porras-Peters, H., D. Aurióles-Gamboa, V.H. Cruz-Escalona y P.L. Koch. 2008. Trophic level and overlap of sea lions (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. Mar. Mam. Sci. 24, 554-576.

Post, D., C. Layman, D. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi y C. Montaña. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. Oecol. 152, 179-189.

Pyle, P., S. D Anderson, D. G. Ainley y R. P. Henderson. 1996. Environmental factors affecting the occurrence and behaviour of white sharks at the Farallon Islands, California. En Great White Shark: The Biology of *Carcharodon carcharias* (Klimley, A.P. y D.G.Ainley, eds), p. 281–291. New York: Academic Press Inc.

Pyle, P., S.A. Anderson, D.G. Ainley. 1996. Trends in white shark predation at the South Farallon Islands 1968-1993 En: Klimley, A.P, Ainley, D.G. (eds.) Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. Academic, San Diego, 375-379.

Reeb, D. y Best, P.B. 2006. A biopsy system for deep-core sampling of the blubber of southern right whales *Eubalaena australis*. Mar Mam Sci. 22: 206-213.

Ruiz-Cooley, R. I., D. Gendron, S. Aguiñiga, S. Mesnick y J. D. Carriquiry. 2004. Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. Mar. Ecol. Prog. Ser. 277, 275-283.

Radajewski, S., P. Ineson, N.H. Parekh y J.C. Murrell. 2000. Stable isotope as a tool in microbial ecology. Nature. 403: 646-649.

Ramírez-Macías D, R. Vázquez-Juárez, F. Galván-Magaña y A. Munguía-Vega. 2007. Variations of the mitochondrial control region sequence in whale sharks (*Rhincodontypus*) from the Gulf of California, Mexico. *Fish. Res.*84: 87-95.

Roberts, G.O. y J.S. Rosenthal, 2004. General state space Markov chains and MCMC algorithms. *ProbSurveys*. 1:20–71.

Robinson, C.J, J. Gómez-Gutiérrez y D.A. Salas de León. 2012. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California related to remotely sensed SST and concentrations of chlorophyll a (1998–2012). *Fish. Res.*, 137, 97–103.

Rodríguez-Caballero, C.V. 2010. Método Monte Carlo vía Cadenas de Markov para econometría. Documento de trabajo precedente al XX Coloquio Mexicano de Econometría Matemática y Econometría. 23 pp.

Rundel, C., M. Wunder y A. Alvarado. 2013. Novel statistical methods for integrating genetic and stable isotopic data to infer individual-level migratory connectivity. *Mol. Ecol.* 22, 4163–4176.

Sáenz-Arroyo A., C.M. Roberts, J. Torre, M. Cariño-Olvera y R.R. Enríquez-Andrade. 2005. Rapidly shifting environmental baselines among fishers of the Gulf of California. *Proc. R. Soc. B* 272: 1957–1962.

Saidi, B., M.N. Bradai, A. Bourain, O. Guelorget y C. Capapé. 2005. Capture of a pregnant female white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamnidae) in the Gulf of Gabès (southern Tunisia, central Mediterranean) with comments on oophagy in sharks. *Cybio* 29:303–307

Santana-Morales, O. y O. Sosa-Nishizaki, M.A. Escobedo-Olvera, E.C. Oñate-González, J. B. O'Sullivan, D. Cartamil. 2012. Incidental Catch and Ecological Observations of Juvenile White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in Western Baja California, Mexico. *Conservation*

Implications. *En*: Domeier, M.L. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark. CRC Press. Boca Raton, Florida: Taylor and Francis Group, 187 – 198.

Semmens B. X. y J.W. Moore. 2008. MixSIR: A Bayesian stable isotope mixing model, Version 1.0. <http://www.ecologybox.org>

Schell, D.M., B.A. Barnett y K.A. Vinette. 1998. Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort seas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162, 11-23.

Schimmel, D.S. 1993. Theory and application of tracers. Academic Press, San Diego.

Scrimgeour, C.M., S.C. Gordon, L.L. Hanley y J.A.T. Woodford. 1995. Trophic levels and anomalous $\delta^{15}\text{N}$ of insects of raspberry (*Rubus ideaus*) Isotopes in Environmental Health Studies. 31: 107-115.

Sheldon, M. 1997. Introduction to Probability Models. Academic Press. Berkeley, Cal. 6ta edición. 663 pp.

Skomal, G.B., J. Chisholm, S.J. Correia. 2012. Implications of Increasing Pinniped Populations on the Diet and Abundance of White Sharks off the Coast of Massachusetts. *En*: Domeier, M.L. 2012. Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark. CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. 544 pp.

Smale, M.J. y G. Cliff. 2012. White sharks and Cephalopod Prey. Indicators of Habitat use? *En*: Domeier M.L. .Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark (p. 51 – 57). Florida: CRC Press. 544 pp.

Smith, S. E., D. Au y C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Mar. Fresh. Res.* 49(7): 663–678.

Sosa- Nishizaki, O. 2009. Estimating the white shark population in Guadalupe Island, Mexico, based on mark-recapture data. International White Shark Symposium, Honolulu, Hawaii. February 9, 2009.

Stewart, J.G. y J.R. Stewart. 1984. Algas marinas de Isla Guadalupe, México, incluyendo una lista de verificación. Ciencias Marinas. 10(2):135- 148

Sulzman E.W. 2007. Stable isotope chemistry and measurement: a primer En: Michener, R. K. Lajtha, (eds). Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. 2nd Edition. USA. Blackwell Publishing Ltd. 1-18 pp.

Tieszen, L.L., T. W. Boutton, K.G. Tesdahl y N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. Oecologia 57, 32-37.

Tricas, T. C. y J. E. McCosker. 1984. Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. Proceedings of the California Academy of Science. 43:221-238.

Torres-Dowdall, J., A. Farmer y E.H. Bucher. 2006. Uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria en aves: alcances y limitaciones. Hornero. 21 (2): 73-84.

Urey, H.C. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. J. Chem. Soc. 1947: 562-581.

Vander Zanden, M.J. y J.B. Rasmussen. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. Limnology and Oceanography. 46(8): 2061-2066.

Van Moorter, B., D.Visscher, S. Benhamou, L. Borger, M. Boyce yJ. Jaillard. 2009. Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*. 118, 641-652.

Wcisel, M., W. Chivelle y M.D. Gottfried. 2010. A potential predation attempt by a great white shark on an Indo-Pacific humpback dolphin. *South Af. Jour.Wild. Res.* 40, 184-187.

Weng, K., A. Boustany, P. Pyle, S. Anderson, A. Brown y B. Block. 2007. Migration and habitat of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 152, 877–894

Weng, K.C., J.B. O’Sullivan, G.L. Lowe, C.E. Winkler, M.E. Blasius, K.A. Loke-Smith, T.J. Sippel, J.M. Ezcurra, S.J. Jorgensen y M.J. Murray. 2012. Back to the Wild. Release of Juvenile White Sharks from the Monterey Bay Aquarium. *En: Domeier, M.L.* 2012. *Global Perspectives on the Biology and Life History of the White Shark.* CRC Press. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. 544 pp.

West, A.G., G. Goldsmith, P. Brooks y T. Dawson. 2010. Discrepancies between isotope ratio infrared spectroscopy and isotope ratio mass spectrometry for the stable isotope analysis of plant and soil waters. *Rapid. Commun. Mass Specrom.* 24:1948–1954

Winn, H.E., W.L. Bishoff y A.G. Tarusky. 1973. Cytological sexing of Cetacea. *Mar Biol.* 23: 343-346.

Wilcoxon, F. 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biom. Bull.* 1:80-83

Anexo I

Restos de especies encontradas en los estómagos de tiburones blancos
o registradas como presas

Nombre común	Nombre científico	Localidad	Océano o Mar	Referencia
Pinnípedos y otros mamíferos				
Elefante marino del norte	<i>Mirounga angustirostris</i>	Isla Año Nuevo, Cal.	Pacífico	Le Boeuf <i>et al.</i> , 1982
Elefante marino del norte	<i>Mirounga angustirostris</i>	Isla Guadalupe, Mex.	Pacífico	Gallo <i>et al.</i> , 2004
Elefante marino del sur	<i>Mirounga leonina</i>	-	-	Compagno, 2001
León marino de Steller	<i>Eumetopias jubatus</i>	Islas Farallón, Cal.	Pacífico	Klimley <i>et al.</i> , 2001
León marino de Steller	<i>Eumetopias jubatus</i>	Mar de Bering	Pacífico	Martin, 2004
Lobo marino de California	<i>Zalophus californianus</i>	Islas Farallón, Cal.	Pacífico	Ainley <i>et al.</i> , 1981
Foca moteada	<i>Phoca vitulina</i>	Bahía Yakutat, Ak.	Pacífico	Martin, 2004
Foca moteada	<i>Phoca vitulina</i>	Isla Anacapa, Cal.	Pacífico	Stewart y Yochem, 1985
Foca gris	<i>Halichoerus grypus</i>	-	Atlántico	Compagno, 2001
Foca monje	<i>Monachus monachus</i>	-	Mediterráneo	Compagno, 2001
Lobo marino del Cabo	<i>Arctocephalus pusillus</i>	Isla Seal, Sud.	Índico	Hammerschlag <i>et al.</i> , 2006
Lobo marino australiano	<i>Arctocephalus pusillus doriferus</i>	Australia	Índico	Compagno, 2001
Oso marino	<i>Callorhinus ursinus</i>	California	Pacífico	Compagno, 2001
Nutria marina del sur	<i>Enhydra lutris nereis</i>	Monterrey, Cal.	Pacífico	Orr, 1959
Aves				
Pingüino africano	<i>Spheniscus demersus</i>	Isla Dyer, Sud.	Índico	Johnson <i>et al.</i> ,

Cormorán del Cabo	<i>Phalacrocorax capensis</i>	Isla Dyer, Sud.	Índico	2006 Johnson <i>et al.</i> , 2006
Cetáceos				
Delfín de Fitzroy	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	-	-	Klimley y Martin, 1996
Delfín de Risso	<i>Grampus griseus</i>	Islas Baleares	Mediterráneo	Morey <i>et al.</i> , 2003
Cachalote enano	<i>Kogia breviceps</i>	Monterrey, Cal.	Pacífico	Long, 1991.
Marsopa común	<i>Phocena phocena</i>	Bahía Passamaquoddy, Can.	Atlántico	Arnold, 1972
Delfín nariz de botella	<i>Tursiops truncatus</i>	Bahía Moreton, Aus.	Pacífico	Corkeron <i>et al.</i> , 1987
Delfín nariz de botella	<i>Tursiops truncatus</i>	Islas Baleares	Mediterráneo	Morey <i>et al.</i> , 2003
Delfín rayado	<i>Stenella coeruleoalba</i>	Islas Baleares	Mediterráneo	Morey <i>et al.</i> , 2003
Reptiles				
Tortuga verde	<i>Chelonia mydas</i>	Túnez	Mediterráneo	Morey <i>et al.</i> , 2003
Tortuga caguama	<i>Caretta caretta</i>	Sicilia, It.	Mediterráneo	Fergusson <i>et al.</i> , 2000
Tortuga laúd	<i>Dermochelys coriacea</i>	California	Pacífico	Long, 1996
Elasmobranquios				
Tiburón azul	<i>Prionace glauca</i>	Isla Guadalupe, Mex.	Pacífico	Domeier y Nasby-Lucas, 2007
Tiburón azul	<i>Prionace glauca</i>	-	Mediterráneo	Fergusson <i>et al.</i> , 2000
Tiburón mako	<i>Isurus oxyrinchus</i>	-	Mediterráneo	Fergusson <i>et al.</i> , 2000
Tiburón oscuro	<i>Carcharhinus obscurus</i>	Natal, Sud.	Índico	Tricas y McCosker, 1991
Tiburón tigre de	<i>Carcharias taurus</i>	Sudáfrica	Índico	Compagno, 2001

arena				
Tiburón ballena	<i>Rhincodon typus</i>	-	-	Compagno, 2001
Tiburón aleta de cartón	<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Natal, Sud.	Índico	Hussey <i>et al.</i> , 2012
Pez luna	<i>Mola mola</i>	Malta	Mediterráneo	Fergusson <i>et al.</i> , 2000
Peces óseos				
Salmón rojo	<i>Oncorhynchus nerka</i>	Golfo de Alaska	Pacífico	Martín, 2004
Lenguado	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	Golfo de Alaska	Pacífico	Martín, 2004
Lubina rayada	<i>Morone saxatilis</i>	-	Atlántico	Compagno, 2001
Bacalao largo	<i>Ophiodon elongatus</i>	-	Pacífico	Compagno, 2001
Cabezón	<i>Scorpaenichthys marmoratus</i>	-	Pacífico	Compagno, 2001
Pez espada	<i>Xiphias gladius</i>	-	Mediterráneo	Fergusson <i>et al.</i> , 2000
Atún aleta azul	<i>Thunnus thynnus</i>	Túnez	Mediterráneo	Fergusson <i>et al.</i> , 2000
Sardina	<i>Sardinops sagax</i>	Sudáfrica	Índico	Cliff <i>et al.</i> , 1996
Cefalópodos				
Calamar	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	Natal, Sud.	Índico	Smale, 2012
Calamar jumbo	<i>Dosidicus gigas</i>	California	Pacífico	Ellis y McCosker, 1991

Anexo II

Restos de presas encontradas en los estómagos de tiburones blancos
o reportadas como presas
no identificadas hasta nivel de especie

Nombre común	Nombre científico	Localidad	Océano	Referencia
Sepia	<i>Sepia</i> sp.	Sudáfrica	Índico	Heithaus ,2001
Pulpo	<i>Octopus</i> sp.	Sudáfrica	Índico	Heithaus ,2001
Calamar	Loliginidae	-	-	Compagno, 2001
Calamar oceánico	<i>Octopoteuthis</i> sp.	Natal, Sud.	Índico	Smale, 2012
Nautilo de papel	<i>Argonauta</i> sp.	Natal, Sud.	Índico	Smale, 2012
Abulón	<i>Haliotis</i> sp.	-	-	Compagno, 2001
Tiburón martillo	Sphyrnidae	Sudáfrica	Índico	Heithaus ,2001
Tiburón réquiem	Carcharhinidae	Sudáfrica	Índico	Heithaus ,2001
Sardina	Clupeidae	Sudáfrica	Índico	Heithaus ,2001
Roncador	Hemulidae	Sudáfrica	Índico	Heithaus ,2001
Foca monje	<i>Monachus</i> sp.	Hawái	Pacífico	Compagno, 2001
Merluza	Phycidae	Washington	Pacífico	Compagno, 2001
Cangrejo	Cancridae	Washington	Pacífico	Compagno, 2001
Alcatraz	Sulidae	-	-	Compagno, 2001
Gaviota	Laridae	-	-	Compagno, 2001
Petrel	<i>Macronectes</i> sp.	-	-	Compagno, 2001
Pelicano	Pelicanidae	-	-	Compagno, 2001

Anexo III

Animales muertos que han sido reportados como carroña devorada por tiburones blancos

Nombre común	Nombre científico	Localidad	Océano	Referencia
Ballena jorobada	<i>Megaptera novaeangliae</i>	Sudáfrica	Índico	Dudley <i>et al.</i> , 2000
Rorcual de Bryde	<i>Balaenoptera edeni</i>	Sudáfrica	Índico	Dudley <i>et al.</i> , 2000
Ballena pigmea	<i>Caperea marginata</i>	Sudáfrica	Índico	Ellis y McCosker, 1991
Rorcual común	<i>Balaenoptera physalus</i>	Montauk Point, NY.	Atlántico	Carey <i>et al.</i> , 1982
Cachalote	<i>Physeter macrocephalus</i>	Islas Baleares	Mediterráneo	Morey <i>et al.</i> , 2003
Tiburón peregrino	<i>Cetorhinus maximus</i>	-	-	Compagno, 2001