

Escuela Superior Politécnica del Litoral

Facultad de Ciencias de la Vida

Reconstrucción paleoecológica de comunidades ancestrales de tiburones

VIDA-355

Proyecto Integrador

Previo la obtención del Título de:

Biólogo

Nombre de la titulación

Bióloga

Presentado por:

María Mercedes Gómez Benalcázar

Guayaquil - Ecuador

Año: 2024

Dedicatoria

Dedicado eternamente a todas las criaturas,
vuelen, nadan, corran, caven o se arrastren,
que han sido olvidadas y esperan
pacientemente a que alguien las recuerde.

Agradecimientos

Quiero empezar agradeciendo a mis padres, gracias a quienes estoy encontrando mi camino. Al Dr. Félix Morales, por confiar en que podía sacar este proyecto adelante. Al Smithsonian Tropical Research Institute, por darme la oportunidad de empezar con paleontología antes de lo previsto. A todos los integrantes del laboratorio O'Dea, particularmente a la Dra. Erin Dillon y al Dr. Aaron O'Dea, por su apoyo incondicional y su infinita paciencia. Aprovecho para agradecer a las organizaciones que ayudaron a financiar esta investigación: Society of Vertebrate Paleontology, Association for Women Geoscientists y Paleontological Society. Por último, agradezco a la ESPOL por estos cinco años de carrera y por haberme abierto las puertas a las ciencias de la vida.

So long and thanks for all the fish!

Declaración Expresa

Yo María Mercedes Gómez Benalcázar acuerdo y reconozco que:

La titularidad de los derechos patrimoniales de autor (derechos de autor) del proyecto de graduación corresponderá al autor o autores, sin perjuicio de lo cual la ESPOL recibe en este acto una licencia gratuita de plazo indefinido para el uso no comercial y comercial de la obra con facultad de sublicenciar, incluyendo la autorización para su divulgación, así como para la creación y uso de obras derivadas. En el caso de usos comerciales se respetará el porcentaje de participación en beneficios que corresponda a favor del autor o autores.

La titularidad total y exclusiva sobre los derechos patrimoniales de patente de invención, modelo de utilidad, diseño industrial, secreto industrial, software o información no divulgada que corresponda o pueda corresponder respecto de cualquier investigación, desarrollo tecnológico o invención realizada por mí durante el desarrollo del proyecto de graduación, pertenecerán de forma total, exclusiva e indivisible a la ESPOL, sin perjuicio del porcentaje que me corresponda de los beneficios económicos que la ESPOL reciba por la explotación de mi innovación, de ser el caso.

En los casos donde la Oficina de Transferencia de Resultados de Investigación (OTRI) de la ESPOL comunique al autor que existe una innovación potencialmente patentable sobre los resultados del proyecto de graduación, no se realizará publicación o divulgación alguna, sin la autorización expresa y previa de la ESPOL.

Ciudad de Panamá, 4 de junio del 2024.

Evaluadores

MSc. Diego Arturo Gallardo Pólit

Profesor de Materia

Dr. Félix Enrique Morales Ramos

Tutor de proyecto

Resumen

Los tiburones son importantes especies claves. Como depredadores cosmopolitas, ellos cumplen un rol fundamental en el mantenimiento del equilibrio ecosistémico, asegurando la salud y sostenibilidad del océano. Panamá alberga una gran biodiversidad de tiburones, no obstante, las normativas de conservación no son implementadas estrictamente y la pesca es permitida.

Adicionalmente, las metas de conservación están basadas en estudios realizados sobre poblaciones ya afectadas por la pesca industrial, por lo que se desconoce si las prácticas actuales son suficientes para garantizar la recuperación de las poblaciones y, por ende, un océano saludable. Por este motivo, este proyecto busca utilizar dentículos dermales fósiles para reconstruir la composición de comunidades, a través del espacio y tiempo, a ambos lados del Istmo de Panamá con el fin de comprobar el estado de conservación actual. Luego de una prueba de concepto con escamas contemporáneas, se extrajeron muestras de sedimentos del Pacífico y el Caribe con un nucleador. Al extraer y analizar las correlaciones entre características morfométricas y variables ecológicas, se identificó una posible disminución no reportada de tiburones pelágicos en el Pacífico. En conclusión, los datos paleobiológicos sugieren que los esfuerzos de conservación de tiburones en Panamá deben ser revisados para preservar el equilibrio ecosistémico.

Palabras Clave: paleobiología, dentículos, fósiles, conservación, océanos

Abstract

Sharks are important keystone species. As cosmopolitan predators, they are fundamental to maintaining equilibrium and ensuring the health and sustainability of the oceans. Panama is home to significant shark biodiversity; however, conservation policies are not strictly enforced, and shark fishing is allowed. In addition, conservation goals are based on studies developed from shark populations already affected by industrial fishing, thus whether our efforts are enough to recover shark populations and maintain a healthy ocean is largely unknown. Due to this, this project seeks to use fossil dermal denticles to reconstruct shark community composition across space and time in both basins of the Isthmus of Panama in hopes of confirming the true state of conservation. After a proof of concept involving contemporary denticles, a sediment core was extracted from two Pacific and Caribbean study sites. Following the extraction and analysis of the correlations between the morphometrics and the ecological variables, a possible unreported decline of pelagic sharks in the Pacific was identified. Ultimately, the paleobiological data suggests that shark conservation efforts in Panama should be revised to safeguard ecosystem equilibrium.

Keywords: paleobiology, denticles, fossils, conservation, oceans

Índice general

Índice general.....	3
Abreviaturas.....	4
Simbología.....	5
Índice de figuras.....	6
Índice de tablas.....	6
Capítulo 1.....	1
1.1 Introducción.....	2
1.2 Descripción del Problema.....	3
1.3 Justificación del Problema.....	4
1.4 Objetivos.....	6
1.4.1 <i>Objetivo general</i>	6
1.4.2 <i>Objetivos específicos</i>	6
1.5 Marco teórico.....	6
Capítulo 2.....	10
2. Metodología.....	11
Capítulo 3.....	22
3. Resultados y análisis.....	23
Capítulo 4.....	40
4.1 Conclusiones y recomendaciones.....	41
4.1.1 <i>Conclusiones</i>	41
4.1.2 <i>Recomendaciones</i>	42
Referencias.....	44

Abreviaturas

CITES Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora

ESPOL Escuela Superior Politécnica del Litoral

FAMD Análisis Factorial de Datos Mixtos

IUCN The International Union for Conservation of Nature

ODS Objetivo de Desarrollo Sostenible

SEM Microscopio Electrónico de Barrido

STRI Smithsonian Tropical Research Institute

Simbología

$\delta^{13}\text{C}$	Delta Carbono 13
cm	Centímetro
CH_3COOH	Ácido acético
HClO	Ácido hipocloroso
kya	Miles de años
m	Metro
Ma	Millones de años
μm	Micrómetro
mg	Miligramo
Th	Torio
U	Uranio

Índice de figuras

Figura 1. Zonas de muestreo de dentículos dermales	15
Figura 2. Sitios de muestreo de sedimentos en el Istmo de Panamá	16
Figura 3. Dentículos dermales capturados por el SEM	23
Figura 4. Matriz de dispersión de medidas morfométricas de la colección de referencia	24
Figura 5. Análisis univariado de la colección de referencia comparando incidencias de características morfométricas en tiburones oceánicos vs. costeros	25
Figura 6. Análisis univariado de la colección de referencia comparando incidencias de medidas morfométricas en tiburones según sus hábitos migratorios.....	26
Figura 7. Gráficos de violín de métricas más relevantes según hábitat y patrones migratorios de las cinco principales familias de tiburones de Panamá.....	28
Figura 8. Análisis FAMD de la colección de referencia de dentículos dermales	32
Figura 9. Análisis univariado de los fósiles comparando incidencias de características morfométricas en tiburones a través del espacio y tiempo	34
Figura 10. Análisis FAMD de los fósiles del Pacífico.....	36
Figura 11. Análisis FAMD de los fósiles del Caribe	38

Índice de tablas

Tabla 1. Medidas morfométricas tomadas de las dentículos contemporáneos.....	12
Tabla 2. Medidas morfométricas tomadas de las dentículos fósiles.....	17
Tabla 3. Pruebas de significancia de Kruskal-Wallis y Post-Hoc Dunn de selección de variables numéricas frente a las variables ecológicas.....	29
Tabla 4. Pruebas de significancia de Chi-cuadrado con corrección de Bonferroni de selección de variables categóricas frente a las variables ecológicas.....	30

Capítulo 1

1.1 Introducción

Los tiburones son importantes depredadores cosmopolitas de los ecosistemas marinos. Los condriictios, agrupación de organismos al cual pertenecen los tiburones, representan al taxón con mayor riqueza de depredadores en el planeta (Motivarash et al., 2020). Dado que son especies clave, los tiburones cumplen el rol de equilibrar al ecosistema marino, ejerciendo un control *top-down* sobre el resto de los organismos en la red trófica oceánica (Bouyoucos et al., 2020).

Al alimentarse de los animales enfermos y controlar el crecimiento de las poblaciones, los tiburones son piezas fundamentales en sus ecosistemas e indicadores de un océano saludable (Torres et al., 2014). En el caso de los arrecifes de coral, uno de los ecosistemas más biodiversos del planeta, los tiburones ejercen el rol de depredadores mesopelágicos junto con otros peces grandes, resultando en interacciones más complejas en la cadena trófica, pero no menos importantes (Borer et al., 2005; França et al., 2020)

Así mismo, los tiburones representan un beneficio económico para los países que los protegen. Para 2013, el ecoturismo centrado en tiburones era un mercado global avaluado en casi \$400 millones, con proyecciones de duplicación de crecimiento en menos de 20 años (Cisneros-Montemayor et al., 2013). Los ingresos representados por la conservación de tiburones varían entre países, pero generalmente excede al valor económico de la pesca y consumo de subproductos de tiburón (Pires et al., 2016).

No obstante, a pesar de su importancia ecológica y económica, desde 1970 se ha evidenciado una disminución en un 71% de las poblaciones de tiburones a nivel mundial, una de las causas principales siendo la pesca incidental e intencional (Pacoureaux et al., 2021). Se estima que cerca 100 millones de tiburones son pescados anualmente, cifras que exceden la capacidad de recuperación de las poblaciones (Worm et al., 2013). Estos organismos son especies cuyas poblaciones poseen una regeneración lenta por su ciclo de vida y sus bajas tasas de incremento (Pacoureaux et al., 2021; Pardo et al., 2016).

A pesar de ser un recurso renovable, la magnitud de la pesca indiscriminada impide que se recuperen a niveles estables (Worm et al., 2013). Dado el nicho ecológico que cumplen estos organismos, la eventual extinción de los tiburones incidirá en un desequilibrio en los océanos; con las poblaciones de peces aumentando exponencialmente, hasta acabar con sus fuentes de alimento y resultando en el posible colapso de los ecosistemas marinos (Galván-Magaña et al., 2019). Además de las consecuencias ecológicas, la pérdida de las comunidades oceánicas representará un problema serio en la producción alimenticia para el sustento humano, ya que aproximadamente 3 billones de personas dependen del océano como fuente de alimento (Costa-Pierce, 2016).

Debido a esto, existen esfuerzos globales liderados por múltiples organizaciones e iniciativas para recuperar las poblaciones y mantener el equilibrio ecosistémico oceánico. La revisión y actualización constante del estado de conservación de las especies de tiburones, la creación de acuerdos internacionales sobre la regulación de la venta de subproductos de tiburón, la apuesta por el ecoturismo, y el involucramiento de las comunidades costeras en la conservación, han sido parte de los esfuerzos de conservación (Camhi et al., 2009; *Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora / CITES*, n.d.; Haas et al., 2017; Siddiqi et al., 2024)

1.2 Descripción del Problema

Si bien es cierto que se han conseguido establecer políticas de conservación en miras a la recuperación de las poblaciones de tiburones, existe un gran problema que impacta la eficacia de los proyectos. Las bases científicas del estado ideal de las poblaciones se fundamentan en estudios que iniciaron después de la aparición de la pesca industrial, lo cual significa que desconocemos la variabilidad histórica de los tiburones sin presencia humana (E. M. Dillon et al., 2021; Mcclenachan et al., 2012). A esto se suma la incertidumbre que añaden a los censos poblacionales la rareza, comportamientos y variabilidad de hábitats de las especies, las

diferencias entre metodologías de censo, y las variaciones temporales y estacionales (McCauley et al., 2012; Nadon et al., 2012; Ward-Paige et al., 2010). En efecto, el mantenimiento exitoso de los proyectos de conservación se ven impactados por la falta de información histórica y la dificultad de la recopilación de datos. Sin un panorama completo de las comunidades de tiburones, resulta difícil argumentar si los resultados obtenidos asegurarán el equilibrio ecosistémico marino.

El Instituto Smithsonian de Ciencias Tropicales (STRI) lleva más de 10 años estudiando los datos geohistóricos de los arrecifes fósiles de la República de Panamá para comprender, entre varios enfoques, cómo han variado las comunidades de tiburones en ambas costas del istmo en miras a contribuir con las bases faltantes que impulsen esfuerzos mejor informados de conservación (Smithsonian Tropical Research Institute, 2014). Se ha logrado establecer el valor del uso de fósiles en la reconstrucción de la abundancia pre-humana de tiburones y demostrar las variaciones históricas de abundancias en el contexto paleontológico (E. Dillon et al., 2017; E. M. Dillon et al., 2021). No obstante, existen interrogantes en cuanto a las variaciones ecológicas específicas y las composiciones de las comunidades ancestrales que esperan ser respondidas.

En la República de Panamá, la conservación de tiburones se ha visto reforzada por la firma del tratado CITES del 2023 (*Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora / CITES*, n.d.). Sin embargo, el cumplimiento de la normativa se encuentra en etapa de implementación, ya que aún se comercializan subproductos de tiburones protegidos en los mercados a nivel nacional y se han omitido regiones utilizadas como guarderías naturales de tiburones en los planes de manejo de áreas protegidas (Barragán-Barrera et al., 2024; Díaz-Ferguson et al., 2024).

1.3 Justificación del Problema

Conocer el detalle del contexto paleoecológico de las comunidades de tiburones permite resaltar la importancia de su conservación y el cumplimiento de las políticas de protección de

estos organismos, además de destacar nuevas posibles prioridades de conservación. A pesar de que existen normativas y organizaciones gubernamentales que velan por la conservación de los condrictios, en muchos casos estos esfuerzos o no son efectivos, o no pueden ser consistentemente implementados por los organismos estatales (Shiffman & Hammerschlag, 2016; Worm et al., 2013). Obtener datos paleoecológicos que demuestren el verdadero impacto del desarrollo humano en los tiburones y, por consiguiente, en la salud y sostenibilidad del mar territorial, es un argumento de peso para la toma de decisiones y el replanteamiento de los objetivos de conservación (Dietl et al., 2015), además de contribuir al cumplimiento del ODS 14 de vida submarina.

Adicionalmente, la mejora de la eficacia de los proyectos de protección de estos organismos salvaguarda el ingreso económico que representan los tiburones para los países. En las Islas Galápagos, por ejemplo, un tiburón vivo genera para la República del Ecuador un monto anual aproximado de \$360,105 por medio del ecoturismo, valor superior a lo \$158 que ganaría un pescador por vender al mismo tiburón en un mercado (Lynham et al., 2015). Si se considera que el tiempo de vida aproximado de un tiburón es de 10 a 20 años, esto sería un monto cercano a \$7 millones de ingresos por tiburón durante todo su ciclo de vida.

Si bien es cierto que el mercado ilegal de carne y aletas de tiburón está avaluado en \$4 billones, esta es una cifra proyectada a ir en disminución debido al colapso de las poblaciones por la sobrepesca (Cisneros-Montemayor et al., 2013; WWF, n.d.). Por ende, la protección de los tiburones representa para un país un mayor beneficio a largo plazo que la continuación de las tendencias de pesca actuales.

1.4 Objetivos

1.4.1 *Objetivo general*

Comparar las tendencias paleoecológicas de las comunidades de tiburones desde mediados del Holoceno hasta nuestros días, en las costas del Istmo de Panamá, mediante el estudio biométrico de los dentículos dermales, para la revisión del estado real de conservación de las especies contemporáneas.

1.4.2 *Objetivos específicos*

1. Actualizar la colección de referencia contemporánea de dentículos dermales del Instituto Smithsonian de Ciencias Tropicales para la creación de una base biométrica.
2. Analizar los caracteres morfológicos de los dentículos dermales mediante la herramienta R para la comprensión de su significancia ecológica
3. Comparar los dentículos fósiles extraídas de muestras de sedimento de ambas costas del Istmo de Panamá con la base biométrica contemporánea.
4. Establecer el estado de las comunidades de tiburones en Panamá mediante la interpretación de los resultados.

1.5 Marco teórico

La República de Panamá es un país relativamente joven desde el punto de vista geológico. La formación del Istmo de Panamá empezó hace aproximadamente 25 Ma con la subducción de la placa Pacífico-Farallón bajo las placas Sudamericana y Caribe (Farris et al., 2011). La energía acumulada y la presión del choque entre masas continentales permitieron la formación de estratovolcanes, estructuras geológicas compuestas por capas de lava endurecida y material piroclástico, los cuales expulsaron sedimento durante varios millones de años (Buchs et al., 2019). A pesar de la rápida acumulación de material volcánico, los océanos Pacífico y Atlántico seguían conectados, permitiendo el intercambio de fauna marina y nutrientes entre ambos

cuerpos de agua, aunque las lecturas de isótopos de neodimio y $\delta^{13}\text{C}$ de foraminíferos bentónicos indican que las conexiones oceánicas profundas se vieron interrumpidas entre los 12 y los 9.2 Ma (Coates et al., 2004; Newkirk & Martin, 2009; Rodríguez & O’Dea, 2016).

Hace 6 Ma, la sedimentación y el surgimiento de la corteza terrestre por el movimiento de placas permitió la formación de un canal marino poco profundo con menor flujo de agua entre costas (Rodríguez & O’Dea, 2016). Finalmente, hace aproximadamente de 4 a 3 Ma, las lecturas de variaciones de salinidad y los registros paleontológicos-moleculares de eventos de especiación de peces y moluscos indican el cierre total del canal, separando las dos costas y creando el Istmo de Panamá (Rodríguez & O’Dea, 2016; Schneider & Schmittner, 2006). Dado el corto tiempo desde la separación física del ecosistema, los cambios adaptativos que han experimentado las especies en ambas costas, han sido de significativo interés para la investigación de los fenómenos adaptativos en el Neotrópico (Aguilar et al., 2019).

Debido a estos periodos de transición geológica, el registro fósil de Panamá es rico en especímenes en ambas costas (De Gracia, C., 2016, p. 47-63). La importancia de la paleontología para la reconstrucción taxonómica y la biología evolutiva se encuentra bien demostrada, no obstante, el uso de la paleontología como herramienta para informar los esfuerzos de conservación contemporáneos es un nuevo enfoque con el mismo potencial (Carey, 2017; Didier et al., 2012). La paleobiología de la conservación es el estudio de los datos geohistóricos, sean estos paleoecológicos, paleoclimáticos, geoquímicos, sedimentológicos, paleolimnológicos o zooarqueológicos, para fortalecer los proyectos de conservación de las especies contemporáneas y abrir paso a la toma de decisiones sobre la preservación futura de los recursos naturales (Wingard et al., 2024).

Existen precedentes de la implementación de la paleontología como herramienta para la conservación, como es el caso de los estudios de los patrones ancestrales de caribúes en Alaska (Miller et al., 2021), la identificación de los factores limitantes del crecimiento de arrecifes en

Hong Kong (Cybulski et al., 2020) y la restauración de los cuerpos de agua en los Everglades (Wingard et al., 2017). En los últimos años, la paleobiología de la conservación ha tomado relevancia como un campo creciente por su potencial de mejorar la comprensión del efecto antropogénico sobre las comunidades del planeta, así como resaltar enfoques que no han sido considerados en los esfuerzos de conservación (E. M. Dillon & Pimiento, 2024).

Como fue mencionado previamente, los tiburones son un grupo de organismos que se encuentran en peligro de extinción principalmente por acciones antropogénicas (Pacoureaux et al., 2021). En Panamá, los tiburones se encuentran protegidos tanto por el convenio CITES como el proyecto PAN-Tiburón. CITES es un acuerdo internacional entre 184 países que regula el comercio de especies amenazadas, con el fin de evitar el colapso de las poblaciones (What Is CITES? | CITES, n.d.). En el 2023, Panamá firmó el acuerdo CITES con el anexo de 100 especies de tiburones y rayas, entre ellas todas las especies de tiburones martillo, tiburones zorro y carcarrínidos (Zeng et al., 2023).

Paralelamente, el plan nacional PAN-Tiburón es una serie de programas y acciones diseñadas en el 2010 por el Ministerio de Ambiente y otras entidades, para el estudio de las poblaciones de tiburones dentro del mar territorial de Panamá, el desarrollo de un plan de monitoreo de desembarques de tiburones y captura incidental dentro de los límites establecidos por el convenio CITES, y la garantía de la preservación de los condriactos (Ministerio del Ambiente de Panamá, 2017). No obstante, a pesar de los proyectos existentes y la declaración del estado de conservación, entre el 2011 y el 2016 no se reportaron cambios mayores en la composición taxonómica de especies de tiburón presentes en los desembarques de las pesqueras artesanales e industriales de Panamá (Derrick et al., 2020).

De lo anterior, parte la necesidad de emplear nuevas herramientas para mejorar los enfoques de la conservación de tiburones en Panamá. Los fósiles de elasmobranquios son los más comunes en el registro paleontológico, además que las especies se encuentran bien

estudiadas y los cambios evolutivos han sido mínimos en comparación con otros organismos (Henri Cappetta, 2012). La aplicación de la paleobiología de la conservación contribuye a llenar los vacíos de información sobre el estado de las comunidades de organismos antes de la llegada de los humanos a Panamá (O’Dea et al., 2020), por lo que esta rama es aplicable al estudio de tiburones en el Istmo.

Además de sus dientes, los tiburones se encuentran cubiertos de pequeñas escamas de dentina y esmalte llamados dentículos dermales, los cuales mudan continuamente durante toda su vida (E. Dillon et al., 2017). La forma y distribución de los dentículos a lo largo del cuerpo del tiburón, se encuentra estrechamente asociadas al nicho ecológico y estilo de vida del animal, además de incidir en la hidrodinámica y el movimiento (Diego Vaz et al., 2023; Shen et al., 2023). Se han realizado estudios previos sobre la abundancia de tiburones en ambas costas del Istmo a partir de las acumulaciones de dentículos fósiles en sedimento (E. M. Dillon et al., 2021), probando la factibilidad de las investigaciones basadas en estos microfósiles. Este trabajo de materia integradora busca profundizar en los estudios previos y llegar a la reconstrucción paleoecológica del estado ancestral de las poblaciones de tiburones para comprender la situación actual.

Capítulo 2

2. Metodología.

2.1. Creación de base de datos ecológica contemporánea

Dado que la identificación a nivel de especie a partir de microfósiles no siempre es posible, se necesitaba una base de identificación de características morfométrica de las especies que se esperaban encontrar en Panamá. Para esto se comenzó con una investigación bibliográfica en dos bases de datos: FishBase, la mayor base de datos de especies de peces del mundo, y Smithsonian FindAFish, curada por el Instituto Smithsonian de Ciencias Tropicales. El contraste entre estas dos bases de datos permitió corroborar la presencia o ausencia de especies en las costas de Panamá, generando una lista de organismos del Pacífico y del Caribe. Para complementar esta información, se utilizaron registros de avistamientos en la literatura científica y estudios de los últimos 5 años que todavía no han sido incluidos en las bases de datos, como el caso de la distribución de *Sphyrna tiburo* y *Sphyrna mokarran* en el Golfo de Panamá (Guzman et al., 2019).

2.1.1. Registro de caracteres morfométricos de dentículos contemporáneos

Una vez determinadas las especies dentro de las costas panameñas, se revisó cuáles de estas especies forman parte de la colección de referencia de dentículos del Instituto Smithsonian de Ciencias Tropicales. Del total de 65 especies de tiburones identificadas como presentes en Panamá, 19 de ellas se encontraban en la colección de referencia. 3 tiburones adicionales presentes en Panamá (*Mustelus sp.*, *Sphyrna corona* y *Ginglymostoma umami*) fueron donados de los congeladores del Leroy Lab de STRI, con esto llevando el número de especies panameñas en la colección de referencia (y en este estudio) a 22. A pesar de no contar con todas las especies presentes en Panamá, las colecciones cubren a varios ejemplares de las familias más comunes: Sphyrnidae, Carcharhinidae, Lamnidae, Alopidae, Triakidae y Ginglymostomatidae. Los tiburones donados fueron procesados disolviendo la piel en NaClO al 6% durante 4 horas, luego

pasados por filtros de 65 μm , secados durante 24 horas en un cuarto con un deshumidificador, rotulados y envasados.

Luego de ser identificadas las especies presentes en la colección de referencia y terminar el procesamiento de los especímenes donados, se procedió a completar la información sobre la ecología, distribución, patrones migratorios y presencia en la columna de agua de cada una de las especies. Para esto, se consultaron las bases de datos FishBase, Smithsonian FindAFish, IUCN y la literatura científica publicada. Se utilizaron varias fuentes con el fin de corroborar los datos, especialmente en el caso de especies poco estudiadas o recientemente descubiertas. Esta base de datos fue luego utilizada para realizar una prueba de concepto de la significancia de las medidas morfométricas para el nicho ecológico de las familias.

2.2 Registro de caracteres morfométricos de dentículos contemporáneos

Una vez terminada la recopilación de información ecológica, se procedió a la toma de medidas morfométricas por triplicado de las posiciones de muestreo más significativas del rol ecológico de los tiburones: el tronco entre la aleta dorsal y pectoral, y el centro de las aletas dorsal, pectoral y caudal (Ankhelyi et al., 2018). La Tabla 1, enlista los caracteres que se consideraron y el tipo de dato recolectado, basado en la metodología planteada por E. Dillon et al. (2017) y Shen et al. (2023), mientras que la Figura 1, ilustra las zonas de muestreo de dentículos más representativas de la ecología del tiburón.

Tabla 1

Medidas morfométricas tomadas de las dentículos contemporáneos

Morfométrica	Tipo de dato	Dimensión	Categorías	Fórmula
Posición en el cuerpo	Catagórico	-	B2, C2, P2, D2	-
Forma de la corona	Catagórico	-	1, 2, 3, 4, 5	-

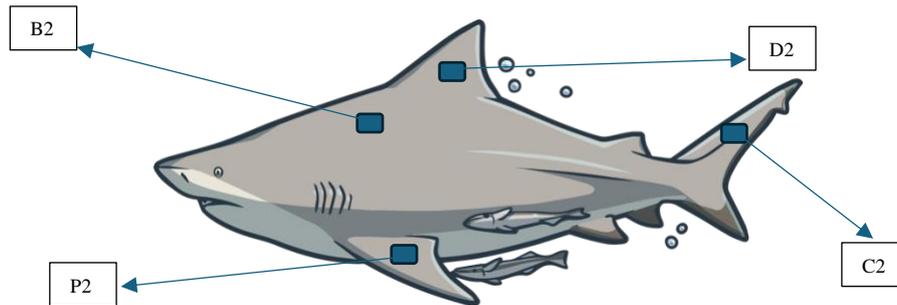
Presencia de microestructuras	Categorico	-	Si/No	-
Presencia de múltiples picos	Categorico		0, 1	-
Cantidad de Picos	Numérico	-	-	-
Tipo de pico	Categorico	-	1, 2, 3, 4	-
Altura de pico central	Numérico	μm	-	-
Altura de pico lateral	Numérico	μm	-	-
Proporción de altura de picos	Numérico	μm	-	$\frac{\text{Altura de pico central}}{\text{Altura de pico lateral}}$
Número de crestas	Adimensional	-	-	-
Longitud de crestas	Categorico	-	1, 2	-
Presencia de espinas	Categorico	-	0, 1	-
Orientación de crestas	Categorico	-	0, 1	-
Longitud observada	Adimensional	-	-	-
Longitud calculada	Numérico	μm	-	$\text{Longitud observada} \times 6.4$

Ancho observado	Adimensional	-	-	-
Ancho calculado	Numérico	μm	-	<i>Ancho observado x 6.4</i>
Separación de crestas observada	Adimensional	-	-	-
Separación de crestas calculada	Numérico	μm	-	<i>Separación de surcos observada x 6.4</i>
Grosor observado	Adimensional	-	-	-
Grosor calculado	Numérico	μm	-	<i>Grosor observado x 6.4</i>
Presencia de concavidad	Catégorico	-	Si/No	-
Punto de anclaje	Catégorico	-	10, <40, >40	-
Categoría de grosor	Catégorico	-	Fino, Gruoso	-
Forma funcional	Catégorico	-	DR, RA, A, D, GF	-
Tamaño de la corona	Numérico	μm	-	$\sqrt{\frac{\text{Longitud calculada}}{\text{Ancho calculado}}}$
Proporción de grosor	Numérico	μm	-	$\frac{\text{Tamaño de la corona}}{\text{Ancho calculado}}$

Proporción de crestas	Numérico	μm	-	<i>Separación de zurdos calculada</i> <i>Ancho calculado</i>
-----------------------	----------	---------------	---	---

Figura 1

Zonas de muestreo de dentículos dermales. Crédito de ilustración: Tapia, I. (2024)



2.3. Microfotografía de dentículos

Una escama de cada muestra fue preparada para microfotografía con el Microscopio Electrónico de Transmisión del Laboratorio de Microscopía del Instituto Smithsonian de Ciencias Tropicales, Edificio Tupper. Las fotografías fueron tomadas con el fin de corroborar las observaciones realizadas con el microscopio.

2.3 Obtención de sedimento mediante extracción por nucleador

Para la obtención de dentículos fósiles, se extrajeron núcleos de sedimento de dos sitios de muestreo en las costas de Panamá (Bocas del Toro en el Caribe e Isla Iguana en el Pacífico) basándose en la metodología propuesta por Cramer et al. (2017). La Figura 2, ilustra la ubicación de los sitios de muestreo.

Figura 2

Sitios de muestreo de sedimentos en el Istmo de Panamá



El procedimiento de nucleación fue el siguiente: en la matriz de coral fósil se insertó un nucleador cilíndrico de 6 m de longitud con ayuda de un martillo submarino. Al llegar al fondo del nucleador, se selló el extremo descubierto para generar un vacío y se procedió a retirar el nucleador del fondo. Este proceso se repitió por triplicado.

Una vez conseguidos los núcleos, se los partió a la mitad, dejando una de las dos mitades como testigo en almacenamiento. La otra mitad se cortó en fragmentos de 5 cm para facilitar su análisis y traslado.

2.4. Datado del sedimento

Se extrajeron del sedimento las piezas fósiles de *Acropora palmata*, coral abundante en la historia del arrecife. Estas piezas fueron evaluadas por datación de Uranio-Thorio (U-Th) y calibradas con datación de radiocarbono, para estimar la edad del arrecife en cada segmento. Los resultados permitieron separar el núcleo en edades, con los primeros 10 cm representando los últimos 100 años de historia del arrecife y los últimos 10 cm datados de 6-7 kya.

2.5. Extracción de dentículos fósiles

Los sedimentos de los últimos 100 años (el inicio del nucleador, representando a las comunidades de tiburones que experimentaron presión del desarrollo de la pesca industrial) y de hace 7000 años (el fin del nucleador, representando a las comunidades de tiburones sin presencia humana) fueron pasados por una serie de 5 matraces (de aperturas de 2 mm, 500 μm , 250 μm , 106 μm y 63 μm) para separar los fragmentos. Las secciones de 250 μm y 106 μm fueron

seleccionadas por cubrir el rango general de dimensiones de dentículos (E. M. Dillon et al., 2021). Estas secciones fueron pesadas y sometidas a un proceso de digestión ácida con CH₃COOH al 3% durante 3 días para eliminar los residuos de carbonato de calcio y facilitar la recolección de muestras. Una vez culminada la digestión, las muestras fueron pesadas y se procedió a extraer con pinzas los dentículos fósiles bajo un microscopio.

2.6. Toma de medidas morfométricas de dentículos fósiles

Las características morfométricas tomadas de los dentículos fósiles se detallan a continuación (Tabla 2).

Tabla 2

Medidas morfométricas tomadas de las dentículos fósiles

Morfométrica	Tipo de dato	Dimensión	Categorías	Fórmula
Posición en el cuerpo	Categorico	-	B2, C2, P2, D2	-
Forma de la corona	Categorico	-	1, 2, 3, 4, 5	-
Presencia de microestructuras	Categorico	-	Si/No	-
Presencia de múltiples picos	Categorico		0, 1	-
Cantidad de Picos	Numérico	-	-	-
Tipo de pico	Categorico	-	1, 2, 3, 4	-
Altura de pico central	Numérico	µm	-	-

Altura de pico lateral	Numérico	μm	-	-
Proporción de altura de picos	Numérico	μm	-	$\frac{\textit{Altura de pico central}}{\textit{Altura de pico lateral}}$
Número de crestas	Adimensional	-	-	-
Longitud de crestas	Categorico	-	1, 2	-
Presencia de espinas	Categorico	-	0, 1	-
Orientación de crestas	Categorico	-	0, 1	-
Longitud observada	Adimensional	-	-	-
Longitud calculada	Numérico	μm	-	<i>Longitud observada x 6.4</i>
Ancho observado	Adimensional	-	-	-
Ancho calculado	Numérico	μm	-	<i>Ancho observado x 6.4</i>
Separación de crestas observada	Adimensional	-	-	-

Separación de crestas calculada	Numérico	μm	-	<i>Separación de zurcos observada x 6.4</i>
Grosor observado	Adimensional	-	-	-
Grosor calculado	Numérico	μm	-	<i>Grosor observado x 6.4</i>
Presencia de concavidad	Catégorico	-	Si/No	-
Punto de anclaje	Catégorico	-	10, <40, >40	-
Categoría de grosor	Catégorico	-	Fino, Grueso	-
Forma funcional	Catégorico	-	DR, RA, A, D, GF	-
Tamaño de la corona	Numérico	μm	-	$\sqrt{\frac{\text{Longitud calculada}}{\text{Ancho calculado}}}$
Proporción de grosor	Numérico	μm	-	$\frac{\text{Tamaño de la corona}}{\text{Ancho calculado}}$
Proporción de crestas	Numérico	μm	-	$\frac{\text{Separación de zurcos calculada}}{\text{Ancho calculado}}$
Fragmentación de la base	Catégorico	-	0, 1, 2	-
Fragmentación de la corona	Catégorico	-	0, 1, 2, 3	-

Fragmentación de los picos	Categorico	-	0, 1	-
Descoloración	Categorico	-	0, 1, 2, 3	-
Alteraciones de la superficie	Categorico	-	0, 1, 2, 3	-

2.7. Análisis estadístico

2.7.1. Prueba de concepto

El primer paso del análisis estadístico fue probar la relación entre las medidas morfométricas de los dentículos y los patrones de vida de los tiburones. Antes de realizar análisis profundos, se construyó una matriz de dispersión de datos para comprobar las relaciones entre variables. Esto justificaría el uso de esta serie de datos en el análisis multivariado subsiguiente.

El análisis univariado de la colección de referencia se enfocó en determinar las frecuencias de ocurrencias de las métricas concavidad, punto de anclaje y microestructuras para establecer patrones que podrían ser identificados en los fósiles. Adicional a esto, se compararon las distribuciones de valores a través de diagramas de violín de las métricas más relevantes según lo indicado por la matriz de dispersión.

Con el fin de corroborar la significancia de las variables para la representación de los factores ecológicos, se evaluaron las características morfométricas numéricas mediante una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba Post-Hoc de Dunn. Para las variables categóricas, se realizó una prueba de Chi-cuadrado.

Para el análisis multivariado, ya que se contaba con variables numéricas y categóricas, se utilizó un FAMD para evaluar el conjunto de datos frente a las variables

ecológicas, y así determinar el peso de la influencia de cada métrica en el estilo de vida de los tiburones.

2. 7. 2. Análisis de muestras fósiles

Una vez demostrada la factibilidad del uso de los caracteres morfométricos como indicativos de nichos ecológicos y tendencias migratorias, se procedió a realizar el mismo análisis en muestras fósiles de mediados de mediados del Holoceno (aproximadamente de 6000 a 7000 años atrás) y muestras modernas (últimos 100 años) de ambas costas del Istmo de Panamá. Se compararon las tendencias de las métricas a través del espacio y tiempo por medio de estadística univariada para luego realizar FAMD para cada costa.

Capítulo 3

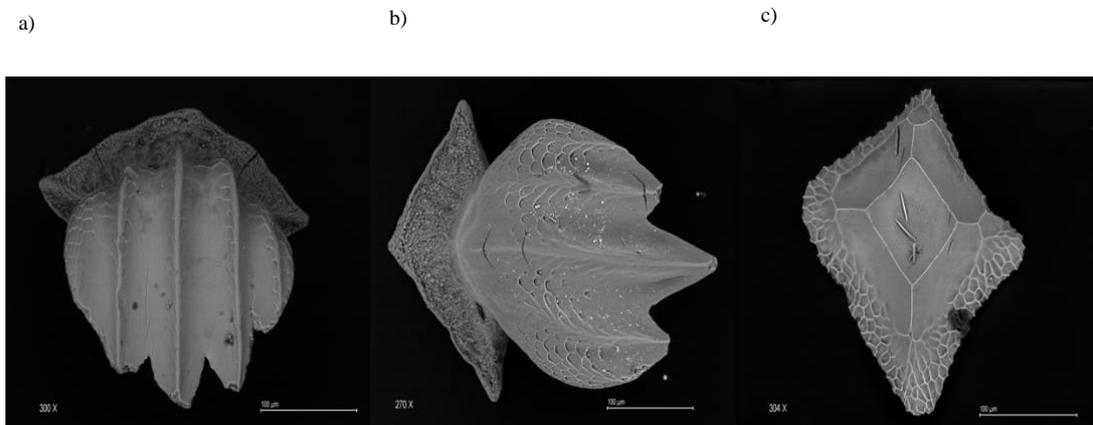
3. Resultados y análisis

3.1 Prueba de concepto

El primer paso del análisis estadístico fue probar la relación entre las medidas morfométricas de los dentículos y los patrones de vida de los tiburones. Según la clasificación indicada por E. Dillon et al. (2017), las formas funcionales de los dentículos están relacionadas al patrón de vida del tiburón (Figura 3). Basándose en esto, este proyecto buscó profundizar en la relevancia ecológica de las métricas para tratar de reconstruir las comunidades de tiburones a partir de estas escamas.

Figura 3

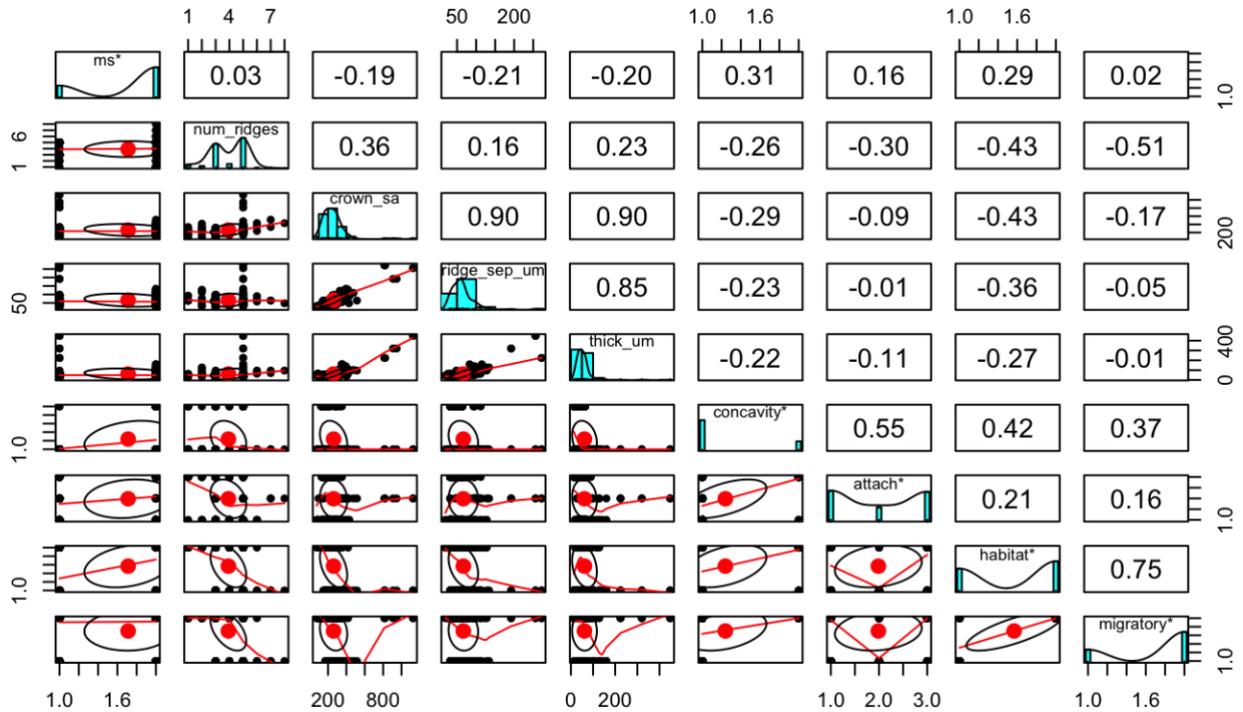
*Dentículos dermales capturados por el SEM. a) Dentículo de resistencia al arrastre (DR) de posición B2 de *Sphyrna vespertina* (tiburón nerítico no migratorio). b) Dentículo de resistencia al arrastre (DR) de posición B2 de *Carcharhinus galapaguensis* (tiburón oceánico migratorio). c) Dentículo bioluminiscente de posición B2 de *Isistius brasiliensis* (tiburón abisal)*



Antes de realizar análisis profundos, se construyó una matriz de dispersión de datos.

Figura 4

Matriz de dispersión de medidas morfométricas de la colección de referencia



La matriz de dispersión de datos (Figura 4) reveló que existe relación entre las medidas morfométricas y los patrones de vida de los tiburones. Si bien es cierto que en algunas instancias se alcanzan valores que indican correlaciones fuertes ($x > 0.7$), por el enfoque del estudio el análisis se concentró en las relaciones de las últimas dos columnas. Hábitat y patrones migratorios poseían correlaciones moderadas ($0.3 < x < 0.7$) con número de crestas y concavidad. Existieron además correlaciones moderadas entre hábitat y tanto superficie de la corona, como separación entre crestas. El resto de las relaciones entre las medidas y las dos variables ecológicas presentaron correlaciones débiles ($x < 0.3$).

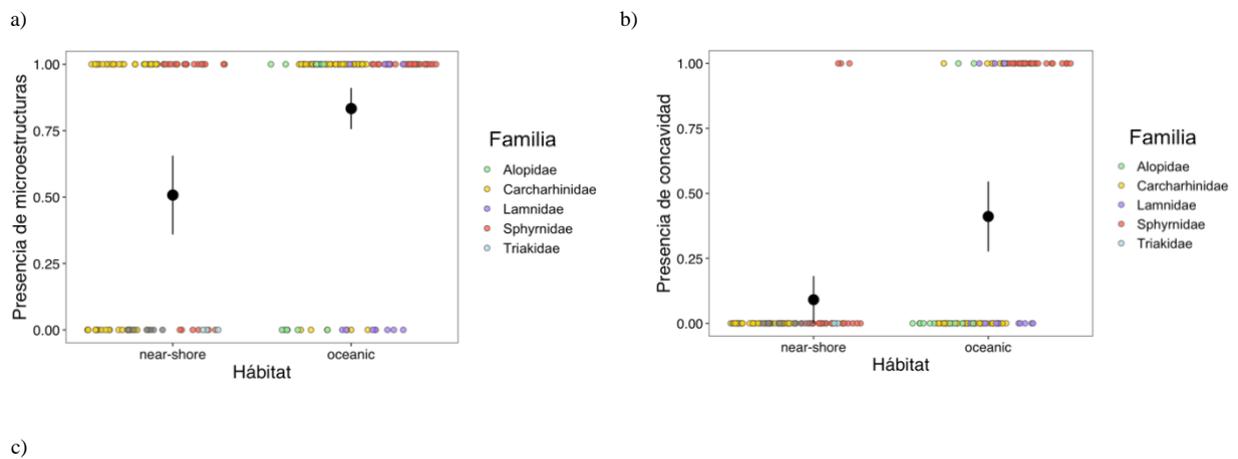
A pesar de que no se obtuvieron relaciones fuertes entre las características morfométricas y las variables ecológicas, resultó relevante recordar que es la combinación de todas las métricas la que es indicativo del nicho ecológico (E. Dillon et al., 2017). El hecho de obtener

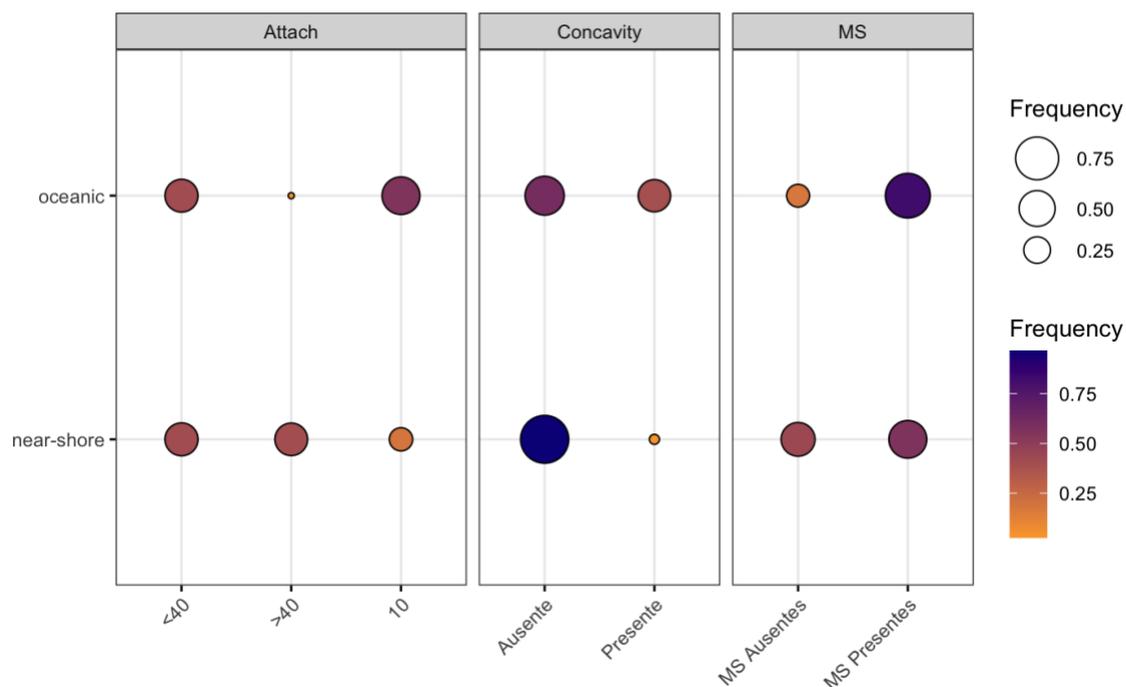
correlaciones existentes da paso a la implementación del análisis multivariado de la colección de referencia.

Antes de proceder con la estadística multivariada y con el subsiguiente análisis de fósiles, fue necesario comprobar la existencia de variaciones entre datos de especies de tiburones neríticos y pelágicos. Los resultados de los estudios se indican a continuación.

Figura 5

Análisis univariado de la colección de referencia comparando incidencias de características morfológicas en tiburones oceánicos vs. costeros. a) Proporción de la presencia de microestructuras en dentículos. b) Proporción de la presencia de concavidad en dentículos. c) Gráfico de globos de la frecuencia de la ocurrencia de tres métricas: punto de anclaje del cuello del dentículo al envés de la corona, presencia de concavidad y presencia de microestructuras



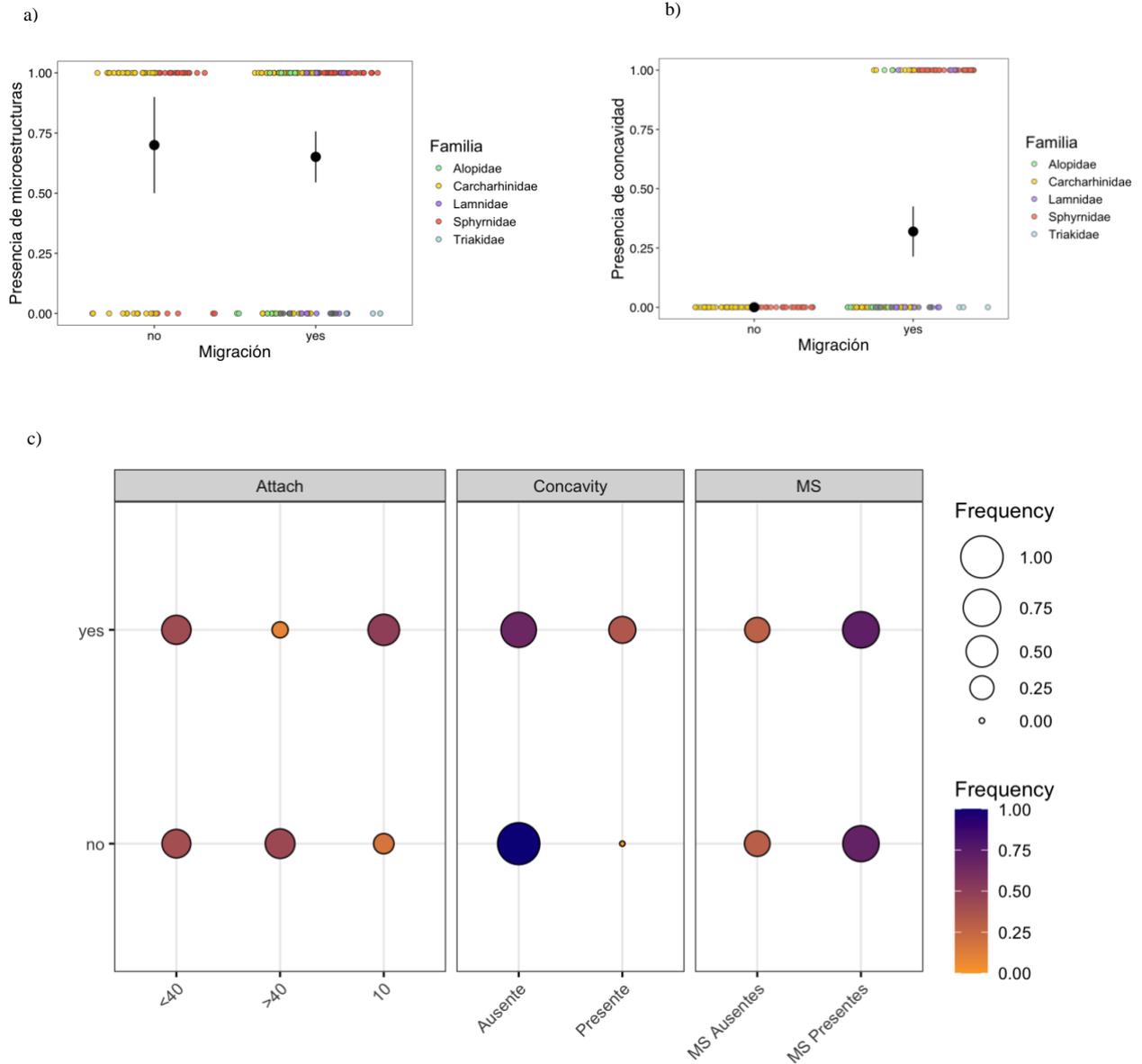


El análisis univariado (Figura 5) indicó que, en general, concavidad es una característica que es casi exclusiva de los tiburones oceánicos. Aunque no se evidenció en todas las instancias de tiburones oceánicos, encontrar un dentículo con esta característica tiene una asociación con este grupo de animales. En el caso de microestructuras, a pesar de que existió una mayor frecuencia en los animales oceánicos, ambos grupos de tiburones las evidenciaron en sus escamas. En cuanto al punto de anclaje, los tiburones que poseían el menor punto de anclaje generalmente eran oceánicos, con muy pocas instancias de puntos de anclaje entre el cuello y la corona superiores al 40% en estos animales. Los tiburones neríticos, en cambio, presentaban mayor incidencia de puntos de anclaje superiores al 40% y ausencia de concavidad.

Figura 6

Análisis univariado de la colección de referencia comparando incidencias de medidas morfológicas en tiburones según sus hábitos migratorios. a) Proporción de la presencia de microestructuras en dentículos. b) Proporción de la presencia de concavidad en dentículos. c)

Gráfico de globos de la frecuencia de la ocurrencia de tres métricas: punto de anclaje del cuello del denticulo al envés de la corona, presencia de concavidad y presencia de microestructuras

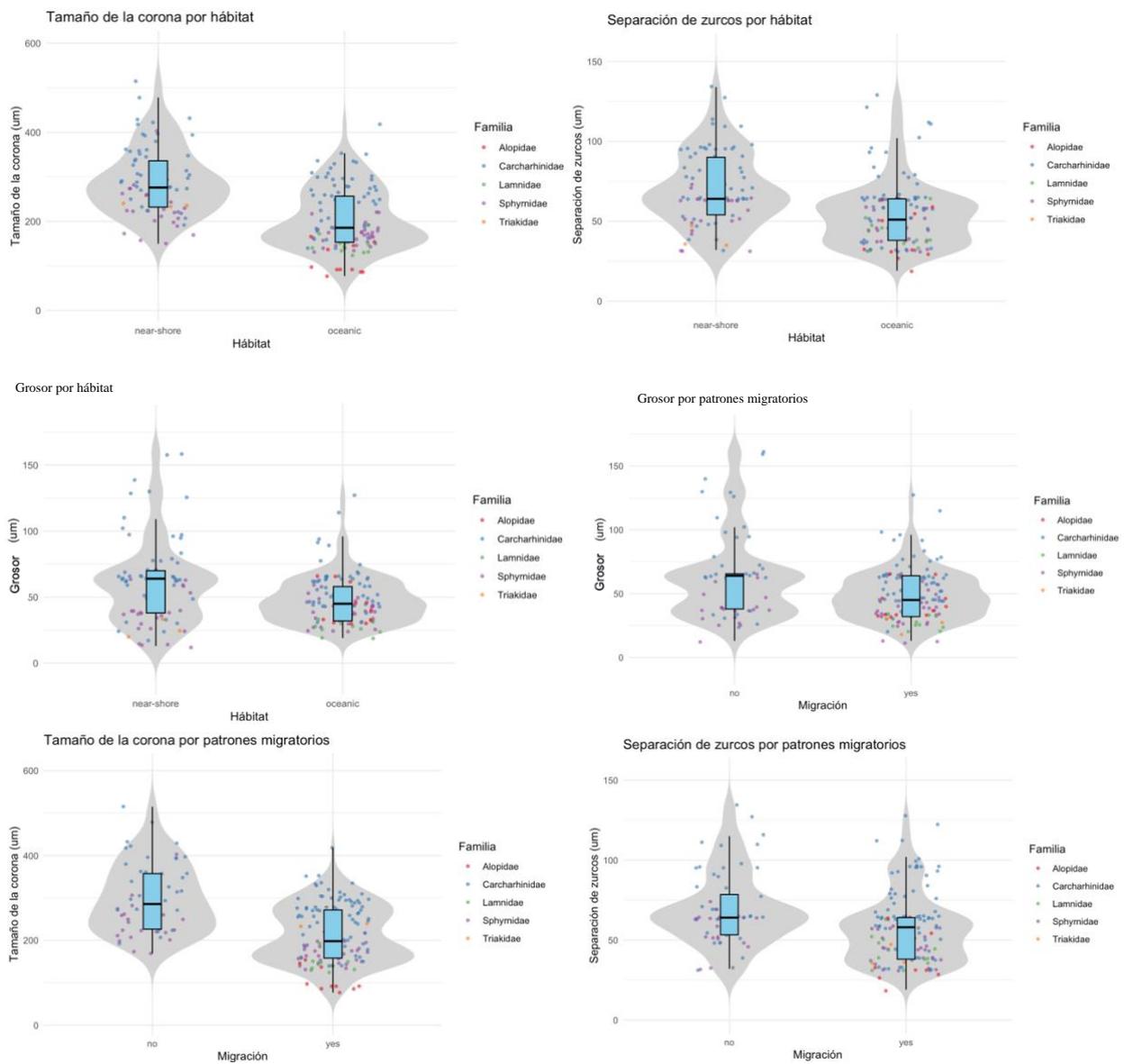


Al enfocar el análisis univariado en los patrones migratorios (Figura 6), resultó evidente que la presencia de microestructuras no es un factor determinante puesto que existe superposición entre las dos categorías. En el caso de concavidad, la distinción fue más significativa, ya que no existieron incidencias de esta métrica en tiburones no migratorios. El

punto de anclaje, por otro lado, siguió un patrón hacia anclajes más pequeños en animales migratorios y anclajes superiores al 40% en animales no migratorios.

Figura 7

Gráficos de violín de métricas más relevantes según hábitat y patrones migratorios de las cinco principales familias de tiburones de Panamá



Al comparar los resultados de la distribución de métricas (Figura 7), existió un patrón entre ambas variables ecológicas. Los dentículos dermales de los tiburones pelágicos y los migratorios coinciden en tener una corona más pequeña y tienden a ser menos de menor grosor que las escamas de los tiburones neríticos y no migratorios. A pesar de que la separación de crestas presentaba demasiado traslape como para ser significativa para indicar patrones migratorios, esta métrica fue más relevante en la separación por hábitat.

Con el fin de corroborar la significancia del análisis, se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis (dado que los datos no poseen una distribución normal), pruebas de Dunn para comprobar la validez de los resultados, y pruebas de Chi-cuadrado con corrección de Bonferroni para las variables categóricas. Los detalles de las pruebas de las variables numéricas se detallan a continuación en la Tabla 3.

Tabla 3

Pruebas de significancia de Kruskal-Wallis y Post-Hoc Dunn de selección de variables numéricas frente a las variables ecológicas

Variable	Variable ecológica	Resultado	df	p-value	P.adj
Número de crestas	Hábitat	36,46	1	1,56E ⁻⁰⁶	1,56E ⁻⁰³
Número de crestas	Migración	54,14	1	1,87E ⁻¹³	1,87E ⁻⁰⁷
Superficie de la corona	Hábitat	56,46	1	5,69E ⁻¹¹	5,69E ⁻⁰⁸

Superficie	Migración	31,41	1	2,09E ⁻⁰⁵	2,09E ⁻⁰²
de la corona					
Separación	Hábitat	32,75	1	1,05E ⁻⁰⁵	1,05E ⁻⁰²
entre crestas					
Separación	Migración	10,04	1	0,0015	0,0015
entre crestas					
Grosor	Hábitat	11,37	1	0,00075	0,00075
Grosor	Migración	38,36	1	0,050	0,050

Los resultados anteriores se tratan de las variables numéricas que pasaron el test de Kruskal-Wallis. Dado que los valores de p cumplen con $p < 0,05$, es posible asegurar que existe una relación significativa entre las variables numéricas seleccionadas y las variables ecológicas. Como tal, los caracteres morfométricos de los dentículos tienen relación directa con la ecología de los tiburones. Las pruebas de Dunn, realizadas para corroborar resultados, reafirman esta interpretación.

Tabla 4

Pruebas de significancia de Chi-cuadrado con corrección de Bonferroni de selección de variables categóricas frente a las variables ecológicas

Variable	Variable ecológica	X ²	df	p-value
Concavidad	Hábitat	33,28	1	8,00E ⁻⁰⁶

Concavidad	Migración	25,00	1	5,75E ⁻⁰⁴
Punto de anclaje	Hábitat	54,56	2	1,418E ⁻⁰⁹
Punto de anclaje	Migración	38,53	2	4,29E ⁻⁰⁶
Migración	Hábitat	113,21	1	2,20E ⁻¹⁶

Los resultados anteriores incluyen exclusivamente las variables categóricas que pasaron la prueba de Chi-cuadrado. Ya que todos los valores de p cumplen con $p < 0,05$, se puede asegurar que las variables categóricas se encuentran relacionadas a las variables ecológicas. Incluso se realizó una prueba entre las variables ecológicas, hábitat y migración, para comprobar la sensibilidad de la prueba.

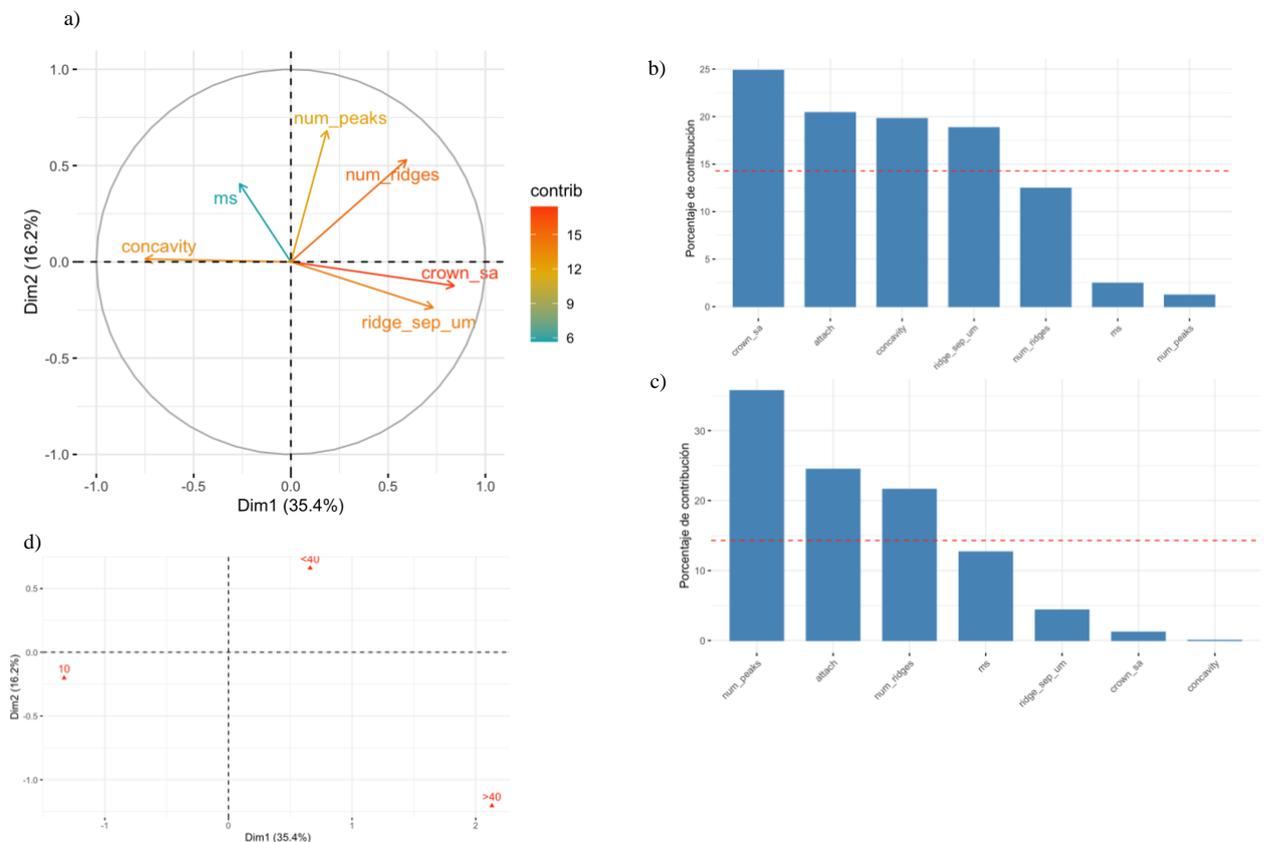
Los resultados de las pruebas de significancia comprueban que existen relaciones entre las características morfométricas y los patrones de vida de los tiburones; el uso de estas métricas permite identificar ecología, por lo que el levantamiento de la información de los fósiles para reconstruir las comunidades mediante el análisis paleoecológico es factible.

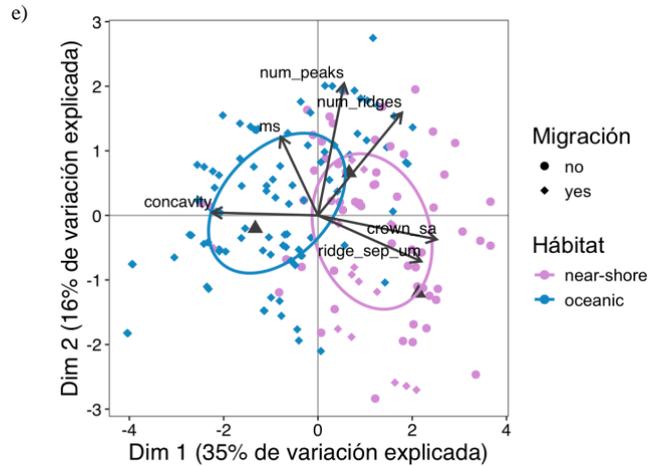
Los resultados del análisis univariado de la colección de referencia deben ser considerados como un conjunto de respuestas y no evidencias aisladas. La determinación de la ecología de un tiburón resulta compleja si se tomara una sola métrica en lugar del grupo completo, y es la razón por la que los estudios dentro de este enfoque utilizan varias métricas para realizar conclusiones (E. Dillon et al., 2017; H. Ferrón et al., 2020; H. G. Ferrón & Botella, 2017; Shen et al., 2023). Por ende, este conjunto de caracteres morfométricos pudo utilizarse para el análisis multivariado, ya que se evalúan las relaciones en conjunto.

Dado que los dentículos tienen longitudes en micrómetros y la observación de la presencia/ausencia de medidas morfométricas como microestructuras se realizó a través de un microscopio, se tomaron fotografías SEM para corroborar las observaciones. Una selección de estas fotografías puede encontrarse en el Apéndice A.

Figura 8

Análisis FAMD de la colección de referencia de dentículos dermales. a) Círculo de correlación de métricas según la relevancia de su contribución a la explicación de las variables ecológicas. b) Diagrama de barras de la contribución de cada variable evaluada a la Dimensión 1 del análisis. c) Diagrama de barras de la contribución de cada variable evaluada a la Dimensión 2 del análisis. d) FAMD señalando escamas de individuos migratorios con elipses de predicción representativas del hábitat.





Las dimensiones 1 y 2 del FAMD representaron el 35.4% y el 16.2% de la variación, respectivamente (Figura 8). La característica morfométrica con la mayor relevancia en la variación fue el tamaño de la corona, seguido por el punto de anclaje (el cual es una métrica explicativa en ambas dimensiones), la concavidad y la separación de crestas. Si bien es cierto que los valores de las dimensiones parecerían no ser representativamente altos, hay que recordar que la determinación ecológica de un tiburón es un sistema multifacético dentro de un ecosistema complejo, es decir, las características morfométricas de los dentículos son una de las muchas variables, mas no el único factor, del cual depende el nicho ecológico del animal.

Partiendo de lo anterior, la variación morfológica de las escamas se encontró estrechamente vinculada al estilo de vida de los tiburones. Los dentículos de tiburones neríticos corresponden a los tamaños de coronas más grandes y los crestas con separaciones más pronunciadas (Figura 8e), lo cual coincidió con la tendencia de estos tiburones a poseer escamas más grandes asociadas a la protección contra la fricción (E. Dillon et al., 2017). Así mismo, se evidenció una agregación de escamas de individuos migratorios hacia el vector de concavidad y los anclajes menores a 40% (Figura 8d y Figura 8e), lo cual coincidió con los resultados del análisis univariado. En general, las escamas más pequeñas con menor separación entre crestas, menor punto de anclaje y mayor incidencia de concavidad tienden a pertenecer a tiburones pelágicos migratorios. Al contrario, los tiburones neríticos no migratorios tienden a tener

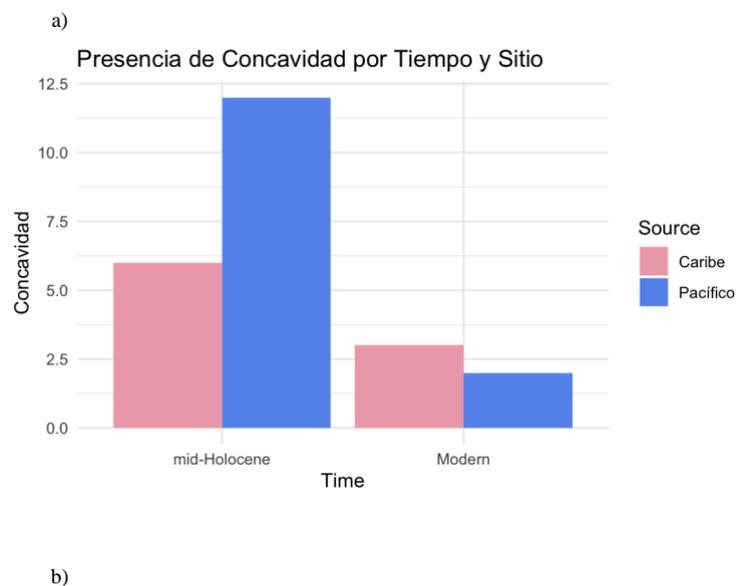
dentículos grandes, con puntos de anclajes superiores al 40% del envés de la corona, crestas con mayor separación y menor incidencia de concavidad.

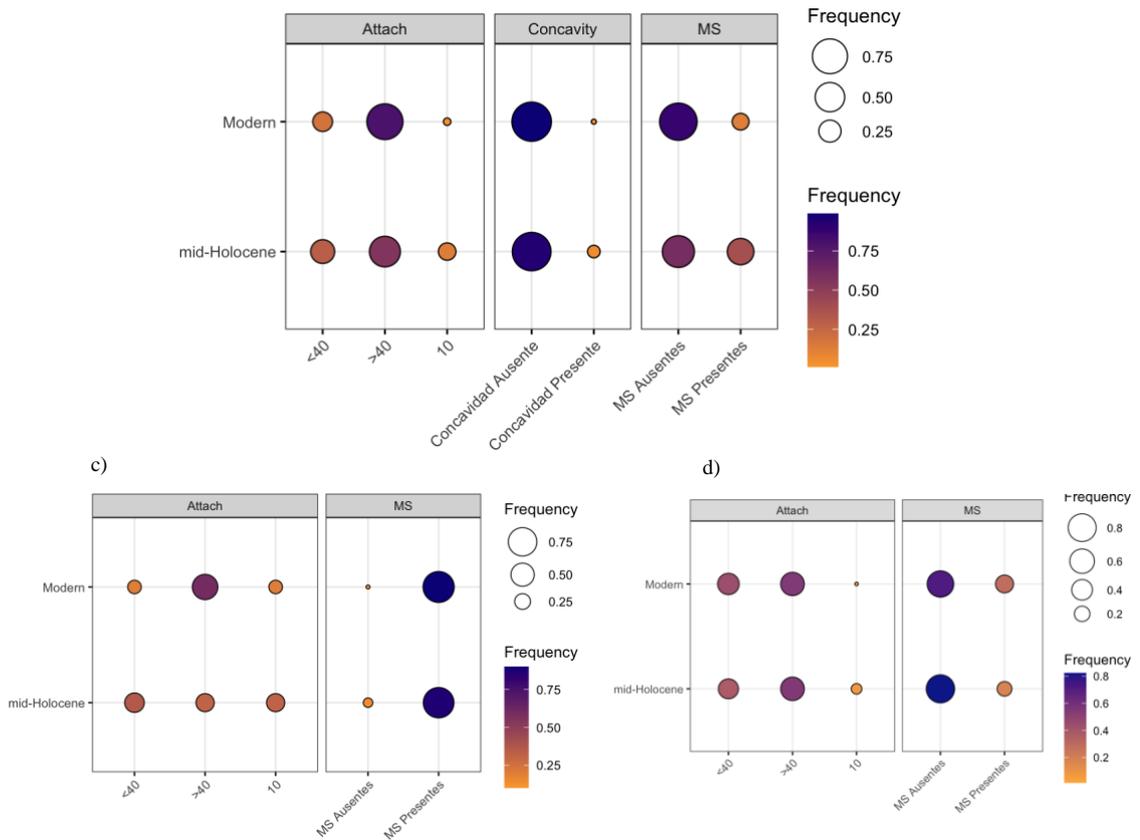
3.2 *Dentículos fósiles*

Una vez comprobada la factibilidad del análisis, se procedió a realizar las mismas evaluaciones en los fósiles.

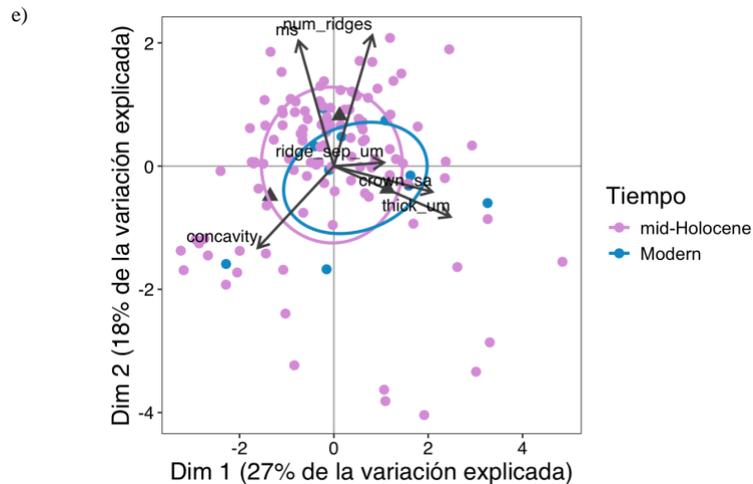
Figura 9

Análisis univariado de los fósiles comparando incidencias de características morfométricas en tiburones a través del espacio y tiempo. a) Presencia de concavidad en dentículos. b) Gráfico de globos de la frecuencia de la ocurrencia de tres métricas, punto de anclaje del cuello del dentículo al envés de la corona, presencia de concavidad y presencia de microestructuras, en ambas costas. c) Gráfico de globos de Isla Iguana, Pacífico. d) Gráfico de globos de Bocas del Toro, Caribe





El análisis de la presencia de concavidad en los fósiles (Figura 9a) indicó un patrón relevante. Durante mediados del Holoceno, la costa del Pacífico presentaba más del doble de la cantidad de dentículos cóncavos en comparación con el Caribe. Sin embargo, durante los últimos 100 años ha ocurrido una pérdida de dentículos cóncavos en el Pacífico, hasta el punto de que el Caribe supera la cantidad de dentículos con esta característica en comparación con el otro sitio. Esto va ligado con la disminución de dentículos con 10% de punto de anclaje, medidas morfométricas estrechamente relacionados a los animales pelágicos y migratorios. Es decir, los cambios evidenciados por el análisis estadístico podrían estar relacionados a una pérdida de este grupo de animales, particularmente en el Pacífico. Dado que las actividades de pesca están estrechamente relacionadas con los patrones de afloramiento y que el Golfo de Panamá es particular por su marcada reposición de nutrientes (Birkeland, 1990), la desaparición de estos grupos de organismos podría estar vinculada a la intensificación de la presencia humana en los últimos 100 años.

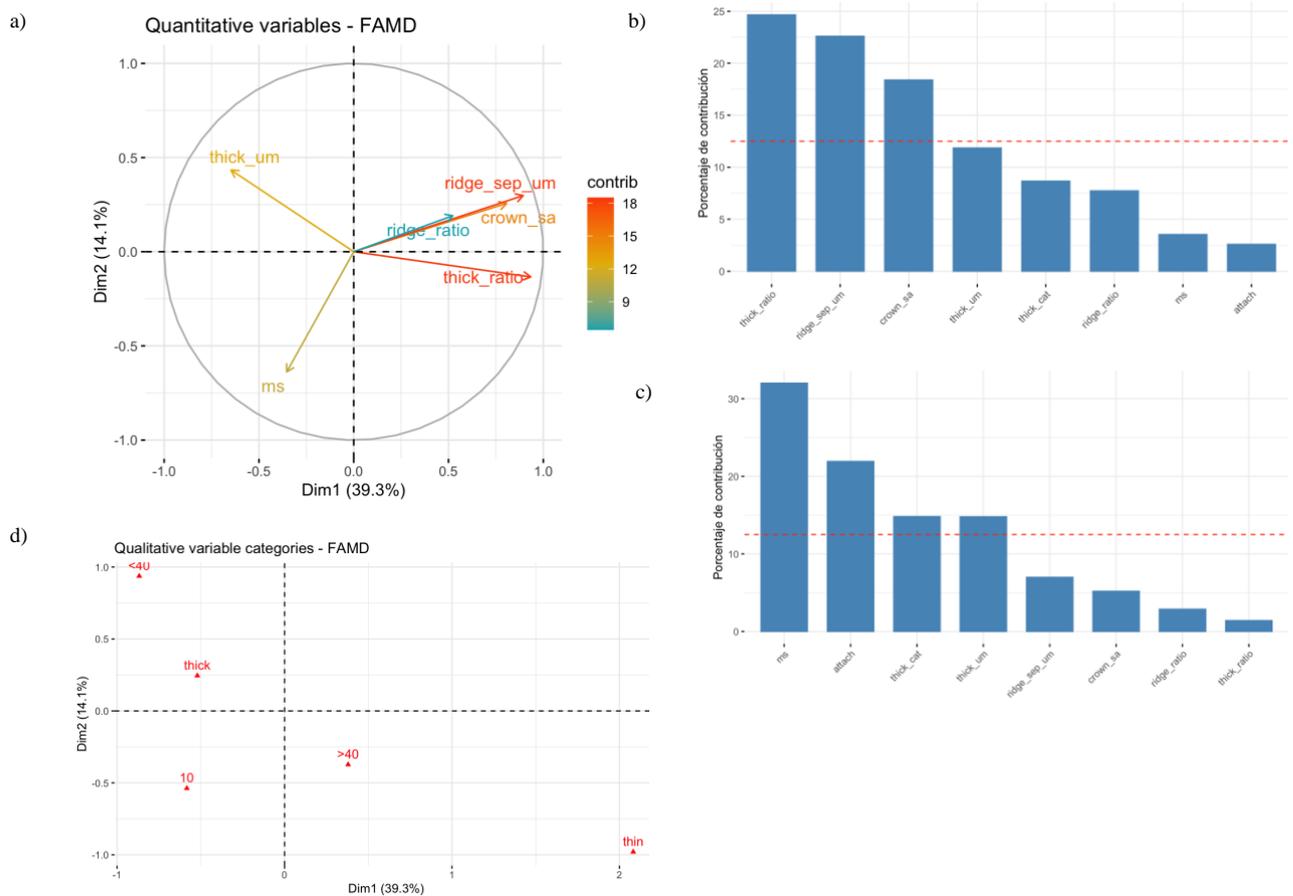


Las dimensiones 1 y 2 del FAMD representan el 27.2% y el 18.6% de la variación, respectivamente (Figura 10). Si bien estos valores son menores a los obtenidos en el análisis de la colección de referencia, también es cierto que el no saber el nicho ecológico y los patrones migratorios del animal del que provino el dentículo añade incertidumbre al análisis. Además de esto, para este análisis se utilizó la morfología funcional como sustituto de las variables ecológicas debido a la estrecha relación entre ambas (E. Dillon et al., 2017; Shen et al., 2023). Para los fósiles del Pacífico, el grosor es la métrica de mayor importancia. En este análisis también entran número de crestas y microestructuras como variables que inciden en la variación de la variable ecológica.

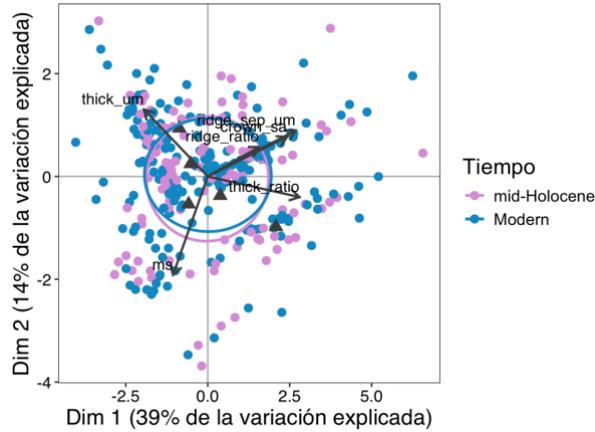
El análisis FAMD, en general, podría indicar un cambio en las tendencias de características morfométricas de los tiburones del Pacífico desde mediados del Holoceno hasta nuestros días. Aunque no se visualizó una separación clara como en la prueba de concepto, las elipses estaban siendo guiadas por diferentes vectores en magnitudes distintas. Dado que la elipse representativa de los últimos 100 años se inclinaba hacia los puntos de anclaje mayores (Figura 10d), esto podría indicar una disminución de tiburones oceánicos tal y como sugería el análisis univariado. Es decir, desde mediados del Holoceno, se podría evidenciar un cambio significativo en la composición ecológica de las comunidades de tiburones en el Pacífico.

Figura 11

Análisis FAMD de los fósiles del Caribe. a) Círculo de correlación de métricas según la relevancia de su contribución a la explicación de la morfología funcional. b) Diagrama de barras de la contribución de cada variable evaluada a la Dimensión 1 del análisis. c) Diagrama de barras de la contribución de cada variable evaluada a la Dimensión 2 del análisis. d) FAMD señalando escamas de individuos con elipses de predicción representativas del tiempo.



e)



Las dimensiones 1 y 2 del FAMD representaron el 39.3% y el 14.1% de la variación, respectivamente (Figura 11). En este caso, la proporción del grosor, la separación de crestas y el tamaño de la corona fueron variables que explicaron la mayor parte de la variación. Al haber tan pocos casos positivos entre la gran cantidad de muestras, la concavidad no fue considerada, puesto que afectaba la sensibilidad del análisis. En general, se visualizaron pocos cambios en la distribución de características morfométricas a través del tiempo, siendo los registros de mediados del Holoceno ligeramente más variados en comparación con las escamas modernas. Este patrón era de esperarse, ya que el análisis univariado indicaba cambios leves en las características morfométricas del Caribe. Los estudios indican que ha ocurrido una pérdida de abundancia en esta costa (E. M. Dillon et al., 2021), por lo que los resultados de este estudio podrían indicar que la composición ecológica de las comunidades de tiburones del Caribe no ha sufrido alteraciones mayores en los últimos 7000 años.

Capítulo 4

4.1 Conclusiones y recomendaciones

4.1.1 Conclusiones

Luego de haber concluido la serie de análisis de los fósiles y la colección de referencia, se ha logrado llegar a las siguientes conclusiones:

- I. Exceptuando especies poco comunes tales como tiburones abisales, la colección de referencia del Instituto Smithsonian de Ciencias Tropicales se encuentra actualizada con las principales especies representativas de Panamá, incluyendo a todas las especies del género *Sphyrna* que habitan dentro del territorio panameño. La base de datos ecológica queda disponible para futuro uso según sea necesario.
- II. Es posible relacionar las medidas morfométricas de los dentículos con la ecología de los tiburones. Las características morfométricas están estrechamente relacionadas con los estilos de vida de estos animales, más no son el único factor determinante del nicho ecológico. Los tiburones habitan en ecosistemas complejos, en donde presiones como la interacción depredador-presa y las condiciones ambientales, juegan un rol fundamental en los procesos adaptativos.
- III. Estas relaciones entre escamas y ecología se preservan en el registro fósil. Si bien es cierto que la preservación afecta la incertidumbre de los datos, la abundancia de dentículos en los sedimentos permite realizar análisis de composición de comunidades.
- IV. En relación a lo anterior, además de la ya reportada pérdida de abundancia de tiburones, este estudio indica que podría existir una pérdida de diversidad ecológica en el Pacífico a través del tiempo. La riqueza de nutrientes del Pacífico frente al Caribe hace de este un sitio óptimo para la pesca, por lo que la desaparición de los tiburones pelágicos migratorios podría estar relacionado a la intensificación de la presencia humana en la zona.

- V. A pesar de que se considera a los tiburones como animales amenazados, en Panamá existen límites permitidos de captura y poca supervisión del cumplimiento de las normativas. Sin embargo, los datos geohistóricos podrían indicar que los ecosistemas del Pacífico son más delicados de lo que se considera, por lo que los límites actuales de pesca sostenible pueden no ser suficientes para asegurar la recuperación de las poblaciones saludables. Por ende, es de suma importancia realizar un estudio más profundo del estado actual de conservación de las poblaciones de tiburones del Pacífico para así poder reforzar los esfuerzos de protección de estas especies.

4.1.2 Recomendaciones

A lo largo del desarrollo de la investigación, surgieron las siguientes recomendaciones y direcciones futuras:

- I. Realizar un estudio comparativo de más sitios de muestreo dentro del Golfo de Panamá con el fin de evaluar si los resultados de la variación ecológica son un fenómeno aislado de la zona de estudio (Isla Iguana) o si es un patrón generalizado del Golfo.
- II. Ampliar el estudio para incluir el Golfo de Chiriquí, una zona del Pacífico panameño que experimenta un patrón de afloramiento diferente al del Golfo de Panamá, para determinar si se mantiene la misma variación ecológica a través del tiempo en toda la costa del Pacífico de Panamá.
- III. Explorar las causas de la variación de caracteres morfométricos a través del espacio y tiempo. Si bien es cierto que se comprobó que las variaciones existen y se pueden cuantificar, determinar causas no se encontraba dentro del alcance de este estudio.
- IV. Realizar otros tipos de análisis multivariados como PCA. Se prefirió utilizar FAMD debido a la naturaleza mixta de los datos, más la sensibilidad de la prueba requirió extraer variables como concavidad en algunos casos. Explorar otros enfoques de análisis puede enriquecer el estudio y abrir nuevas posibilidades de investigación.

- V. Utilizar más muestras de la zona del Pacífico. A pesar de que se analizaron todas las muestras disponibles, el tiempo fue un limitante para incluir muestras adicionales. Continuar el proyecto con el procesamiento de nuevas muestras del mismo periodo temporal enriquecería la investigación y permitiría reducir la incertidumbre.
- VI. Aplicar el estudio en Ecuador. Si bien es cierto que existen pocos estudios paleontológicos dentro del territorio ecuatoriano, la naturaleza de la investigación la hace aplicable en el país. Además de contribuir a la conservación de tiburones, implementar esta metodología sería la primera instancia del uso de paleobiología de la conservación en Ecuador.
- VII. Explorar el potencial de la paleobiología de la conservación para los estudios base de corredores marinos y zonas protegidas. La reciente expansión de la reserva marina de Galápagos protege a la frágil biodiversidad de la zona, no obstante, se conoce que los tiburones realizan migraciones extensas a lo largo del Pacífico. Utilizar un estudio similar permitiría evaluar la fragilidad de las zonas no protegidas y abogar por la creación de nuevas reservas marinas.

Referencias

- Aguilar, C., Miller, M. J., Loaiza, J. R., González, R., Krahe, R., & De León, L. F. (2019). Tempo and mode of allopatric divergence in the weakly electric fish *Sternopygus dariensis* in the Isthmus of Panama. *Scientific Reports*, *9*(1), 18828. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55336-y>
- Ankhelyi, M. V., Wainwright, D. K., & Lauder, G. V. (2018). Diversity of dermal denticle structure in sharks: Skin surface roughness and three-dimensional morphology. *Journal of Morphology*, *279*(8), 1132–1154. <https://doi.org/10.1002/jmor.20836>
- Barragán-Barrera, D. C., Polo-Silva, C. J., González, C., Rodríguez, M., Baldrich, L., Bermúdez-Rivas, C., Moncaleano-Niño, Á. M., Bustamante, P., Caballero, S., & Luna-Acosta, A. (2024). First stable isotope and mercury assessment of bonnethead and Caribbean sharpnose sharks from a potential nursery ground in the Archipelago of Bocas del Toro, Panamanian Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1235876>
- Birkeland, C. (1990). Caribbean and Pacific coastal marine ecosystems: Similarities and differences. *Managing the Coastal Environment. Nature and Resources*, *26*(2), 3–12.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., Anderson, K. E., Blanchette, C. A., Broitman, B., Cooper, S. D., & Halpern, B. S. (2005). What Determines the Strength of a Trophic Cascade? *Ecology*, *86*(2), 528–537. <https://doi.org/10.1890/03-0816>
- Bouyoucos, I. A., Watson, S.-A., Planes, S., Simpfendorfer, C. A., Schwieterman, G. D., Whitney, N. M., & Rummer, J. L. (2020). The power struggle: Assessing interacting global change stressors via experimental studies on sharks. *Scientific Reports*, *10*(1), 19887. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76966-7>
- Buchs, D. M., Irving, D., Coombs, H., Miranda, R., Wang, J., Coronado, M., Arrocha, R., Lacerda, M., Goff, C., Almengor, E., Portugal, E., Franceschi, P., Chichaco, E., & Redwood, S. D.

- (2019). Volcanic contribution to emergence of Central Panama in the Early Miocene. *Scientific Reports*, 9(1), 1417. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37790-2>
- Camhi, M., Valenti, S., Fordham, S., Fowler, S., & Gibson, C. (2009). *The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays*.
- Carey, J. (2017). Putting fossils to work in hopes of restoration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(33), 8663–8666. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711154114>
- Carlos De Gracia, F. (2016). *Historia Natural del Istmo de Panamá* (1st ed.). Smithsonian Tropical Research Institute.
- Cisneros-Montemayor, A. M., Barnes-Mauthe, M., Al-Abdulrazzak, D., Navarro-Holm, E., & Sumaila, U. R. (2013). Global economic value of shark ecotourism: Implications for conservation. *Oryx*, 47(3), 381–388. <https://doi.org/10.1017/S0030605312001718>
- Coates, A. G., Collins, L. S., Aubry, M.-P., & Berggren, W. A. (2004). The Geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *GSA Bulletin*, 116(11–12), 1327–1344. <https://doi.org/10.1130/B25275.1>
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora | CITES*. (n.d.). Retrieved July 4, 2024, from <https://cites.org/eng/disc/text.php>
- Costa-Pierce, B. A. (2016). *Ocean foods ecosystems for planetary survival in the anthropocene*.
- Cramer, K. L., O’Dea, A., Clark, T. R., Zhao, J., & Norris, R. D. (2017). Prehistorical and historical declines in Caribbean coral reef accretion rates driven by loss of parrotfish. *Nature Communications*, 8(1), 14160. <https://doi.org/10.1038/ncomms14160>
- Cybulski, J. D., Husa, S. M., Duprey, N. N., Mamo, B. L., Tsang, T. P. N., Yasuhara, M., Xie, J. Y., Qiu, J.-W., Yokoyama, Y., & Baker, D. M. (2020). Coral reef diversity losses in China’s Greater Bay Area were driven by regional stressors. *Science Advances*, 6(40), eabb1046. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb1046>

- Derrick, B., Khalfallah, M., Relano, V., Zeller, D., & Pauly, D. (Daniel). (2020). *Updating to 2018 the 1950- 2010 marine catch reconstructions of the Sea Around Us. Part II: The Americas and Asia-Pacific*. <https://doi.org/10.14288/1.0396430>
- Díaz-Ferguson, E., Justo, S. C., Cid, V. D., & Posada, J. (2024). Fishery and conservation implications of molecular characterization and traceability of ceviche samples from Pacific Panama. *Marine and Fishery Sciences (MAFIS)*, 37(3), Article 3. <https://doi.org/10.47193/mafis.37X2024010101>
- Didier, G., Royer-Carenzi, M., & Laurin, M. (2012). The reconstructed evolutionary process with the fossil record. *Journal of Theoretical Biology*, 315, 26–37. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.08.046>
- Diego Vaz, Tess Avery, Molly Gabler-Smith, & George Lauder. (2023). The Denticle Multiverse: Morphological Diversity of Placoid Scales across Ontogeny in the Portuguese Dogfish, *Centroscymnus coelolepis*, and Its Systematic Implications. *Diversity*, 12(11). <https://doi.org/10.3390/d15111105>
- Dietl, G., Kidwell, S., Brenner, M., Burney, D., Flessa, K., Jackson, S., & Koch, P. (2015). Conservation Paleobiology: Leveraging Knowledge of the Past to Inform Conservation and Restoration. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 43, 79–103. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040610-133349>
- Dillon, E. M., McCauley, D. J., Morales-Saldaña, J. M., Leonard, N. D., Zhao, J., & O’Dea, A. (2021). Fossil dermal denticles reveal the preexploitation baseline of a Caribbean coral reef shark community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(29), e2017735118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2017735118>
- Dillon, E. M., & Pimiento, C. (2024). Aligning paleobiological research with conservation priorities using elasmobranchs as a model. *Paleobiology*, 1–20. <https://doi.org/10.1017/pab.2024.11>

- Dillon, E., O’Dea, A., & Norris, R. (2017). Dermal denticles as a tool to reconstruct shark communities. *Marine Ecology Progress Series*, 566. <https://doi.org/10.3354/meps12018>
- Farris, D. W., Jaramillo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S. A., Montes, C., Cardona, A., Mora, A., Speakman, R. J., Glascock, M. D., & Valencia, V. (2011). Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology*, 39(11), 1007–1010. <https://doi.org/10.1130/G32237.1>
- Ferrón, H. G., & Botella, H. (2017). Squamation and ecology of thelodonts. *PLOS ONE*, 12(2), e0172781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172781>
- Ferrón, H., Herraiz, J., Botella, H., & Martínez-Pérez, C. (2020). Pre-Messinian ecological diversity of Mediterranean sharks revealed by the study of their dermal denticles. *Spanish Journal of Palaeontology*, 34, 289. <https://doi.org/10.7203/sjp.34.2.16118>
- França, F. M., Benkwitt, C. E., Peralta, G., Robinson, J. P. W., Graham, N. A. J., Tylianakis, J. M., Berenguer, E., Lees, A. C., Ferreira, J., Louzada, J., & Barlow, J. (2020). Climatic and local stressor interactions threaten tropical forests and coral reefs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794), 20190116. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0116>
- Galván-Magaña, F., Castillo-Geniz, J. L., Hoyos-Padilla, M., Ketchum, J., Klimley, A. P., Ramírez-Amaro, S., Torres-Rojas, Y. E., & Tovar-Ávila, J. (2019). Chapter Three—Shark ecology, the role of the apex predator and current conservation status. In S. E. Larson & D. Lowry (Eds.), *Advances in Marine Biology* (Vol. 83, pp. 61–114). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2019.08.005>
- Guzman, H., Cipriani, R., Vega, A., & Morales-Saldaña, J. (2019). Fisheries and conservation assessment of sharks in Pacific Panama. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30. <https://doi.org/10.1002/aqc.3245>

- Haas, A., Fedler, T., & Brooks, E. (2017). The contemporary economic value of elasmobranchs in The Bahamas: Reaping the rewards of 25 years of stewardship and conservation. *Biological Conservation*, 207, 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.01.007>
- Henri Cappetta. (2012). *Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth* (2 ed., Vol. 3E). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Lynham, J., Costello, C., Gaines, S., & Sala, E. (2015). *ECONOMIC VALUATION OF MARINE AND SHARK-BASED TOURISM IN THE GALÁPAGOS ISLANDS*.
- McCauley, D. J., Young, H. S., Dunbar, R. B., Estes, J. A., Semmens, B. X., & Micheli, F. (2012). Assessing the effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. *Ecological Applications*, 22(6), 1711–1717. <https://doi.org/10.1890/11-1653.1>
- Mcclenachan, L., Ferretti, F., & Baum, J. (2012). From archives to conservation: Why historical data are needed to set baselines for marine animals and ecosystems. *Conservation Letters*, 5, 349–359. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00253.x>
- Miller, J., Crowley, B., Bataille, C., Wald, E., Kelly, A., Gaetano, M., Bahn, V., & Druckenmiller, P. (2021). Frontiers | Historical Landscape Use of Migratory Caribou: New Insights From Old Antlers. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.590837>
- Ministerio del Ambiente de Panamá. (2017). *PLAN DE ACCIÓN NACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN Y ORDENAMIENTO DE LAS PESQUERÍAS DE TIBURONES Y RAYAS EN PANAMÁ*. https://marviva.net/wp-content/uploads/2021/11/MAR_VI_1.pdf
- Motivarash, Y., Fofandi, D., Rehanavaz, M., Kariya, P., & Dabhi, R. (2020). Importance of sharks in ocean ecosystem. *JOURNAL OF ENTOMOLOGY AND ZOOLOGY STUDIES*, 8, 611–613.
- Nadon, M. O., Baum, J. K., Williams, I. D., Mcpherson, J. M., Zgliczynski, B. J., Richards, B. L., Schroeder, R. E., & Brainard, R. E. (2012). Re-Creating Missing Population Baselines for

Pacific Reef Sharks. *Conservation Biology*, 26(3), 493–503.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01835.x>

Newkirk, D., & Martin, E. (2009). Circulation Through the Central American Seaway During the Miocene Carbonate Crash. *AGU Fall Meeting Abstracts*, 37.
<https://doi.org/10.1130/G25193A.1>

O’Dea, A., Lepore, M., Altieri, A. H., Chan, M., Morales-Saldaña, J. M., Muñoz, N.-H., Pandolfi, J. M., Toscano, M. A., Zhao, J., & Dillon, E. M. (2020). Defining variation in pre-human ecosystems can guide conservation: An example from a Caribbean coral reef. *Scientific Reports*, 10(1), 2922. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59436-y>

Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., Fordham, S. V., Barreto, R., Fernando, D., Francis, M. P., Jabado, R. W., Herman, K. B., Liu, K.-M., Marshall, A. D., Pollom, R. A., Romanov, E. V., Simpfendorfer, C. A., Yin, J. S., Kindsvater, H. K., & Dulvy, N. K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567–571. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9>

Pardo, S., Kindsvater, H., Reynolds, J., & Dulvy, N. (2016). Maximum intrinsic rate of population increase in sharks, rays, and chimaeras: The importance of survival to maturity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0069>

Pires, N. M., Garla, R. C., & Carvalho, A. R. (2016). The economic role of sharks in a major ecotourism archipelago in the western South Atlantic. *Marine Policy*, 72, 31–39.
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.06.016>

Rodríguez, F., & O’Dea, A. (2016). *Historia Natural del Istmo de Panamá* (1st ed.). Smithsonian Tropical Research Institute.

- Schneider, B., & Schmittner, A. (2006). Simulating the impact of the Panamanian seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling. *Earth and Planetary Science Letters*, 246(3), 367–380. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2006.04.028>
- Shen, S.-F., Dahl, R. B., Ghimire, A., Iizuka, Y., Huang, J.-P., Lin, W.-C., Yang, C.-C., Huang, T.-H., Mai, G.-S., Moller, P., & Chen, P.-Y. (2023). *Diverse Forms of Denticles Facilitate the Evolutionary Success of Sharks*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3306210/v1>
- Shiffman, D. S., & Hammerschlag, N. (2016). Preferred conservation policies of shark researchers. *Conservation Biology*, 30(4), 805–815. <https://doi.org/10.1111/cobi.12668>
- Siddiqi, A. C., Bergseth, B. J., Diedrich, A., & Chin, A. (2024). Understanding the perceived conservation benefits of shark-marine tourism in the Global South. *Marine Policy*, 161, 105995. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2023.105995>
- Smithsonian Tropical Research Institute. (2014, August 11). *Where are the sharks?* [Text]. Smithsonian Tropical Research Institute; Smithsonian Tropical Research Institute. <https://stri.si.edu/story/where-are-sharks>
- Torres, P., da Cunha, R. T., Maia, R., & dos Santos Rodrigues, A. (2014). Trophic ecology and bioindicator potential of the North Atlantic tope shark. *Science of The Total Environment*, 481, 574–581. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.091>
- Ward-Paige, C., Flemming, J. M., & Lotze, H. K. (2010). Overestimating Fish Counts by Non-Instantaneous Visual Censuses: Consequences for Population and Community Descriptions. *PLOS ONE*, 5(7), e11722. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011722>
- What is CITES? | CITES*. (n.d.). Retrieved July 6, 2024, from <https://cites.org/eng/disc/what.php>
- Wingard, G. L., Bernhardt, C. E., & Wachnicka, A. H. (2017). The Role of Paleoecology in Restoration and Resource Management—The Past As a Guide to Future Decision-Making: Review and Example from the Greater Everglades Ecosystem, U.S.A. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00011>

- Wingard, G. L., Schneider, C., Dietl, G. P., & Fordham, D. (2024). Turning Setbacks into Stepping-stones for Growth in Conservation Paleobiology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1384291>
- Worm, B., Davis, B., Kettner, L., Ward-Paige, C. A., Chapman, D., Heithaus, M. R., Kessel, S. T., & Gruber, S. H. (2013). Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy*, *40*, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.12.034>
- WWF: *The global trade in shark and ray meat is a business worth over 2 billion euros*. (n.d.). Retrieved July 5, 2024, from <https://www.wwfmmi.org/?4039391/WWF-The-global-trade-in-shark-and-ray-meat-is-a-business-worth-over-2-billion-euros>
- Zeng, Y., He, T., Zhang, K., Liao, J., & Zhu, J. (2023). Progress of the Panama Meeting of the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. *Biodiversity Science*, *31*(2), 22687. <https://doi.org/10.17520/biods.2022687>

Apéndice A

Selección de fotografías SEM de dentículos dermales

