

BIOLOGIA DE LOS TIBURONES

Los tiburones aparecieron hace unos 350 millones de años y prácticamente no han sufrido cambios desde hace setenta; Aun así todavía constituyen un grupo dominante. Hay que tener en cuenta que viven en un entorno sujeto a muy pocas fluctuaciones y que apenas han sido víctimas de la actuación humana pero de todos modos, a juzgar por su prolongada permanencia en las aguas del planeta, los tiburones se revelan como un grupo que ha tenido un éxito extraordinario. Su prosperidad se debe a ciertos rasgos básicos que heredaron de sus antepasados, junto con sus admirables adaptaciones a diversos nichos ecológicos y a las duras restricciones que impone el ambiente, adaptaciones que le han permitido convertirse en los principales depredadores del mar.

Con casi total seguridad los tiburones evolucionaron a partir de los placodermos, un primitivo grupo de peces mandibulados. En este grupo se dio una sorprendente Variedad de diseños de mandíbulas y aletas. En cambio, los primeros tiburones ya eran bastante conservadores en cuanto a diseño y ya habían adquirido una existencia depredadora similar a la de muchas de las especies modernas.

FORMA DEL CUERPO Y LOCOMOCION

Si nos pidieran que dibujáramos un tiburón, la mayoría de nosotros esbozaríamos algo parecido a la ilustración superior (figura de la izquierda), que corresponde con un miembro del genero *Cacharhinus*. Un tipo de vida de depredador activo en un medio 800 veces más denso que el aire requiere un aparato locomotor eficaz y, si bien un bañista puede no apreciarlo así cuando se le acerca, la magnifica elegancia de un tiburón es indiscutible.

La forma del cuerpo de los tiburones esta relacionada con su modo de vida. El tiburón típico tiene un cuerpo fusiforme y esbelto; el hocico y las aletas pectorales son alargados; la aleta caudal tiene el lóbulo superior más largo que el inferior y un pedúnculo caudal grueso. La parte delantera es aplanada para reducir la resistencia del agua durante los giros rápidos y permitir el movimiento lateral durante la natación normal. Las parte media del cuerpo es mas elevada y al poner mayor resistencia al agua actúa como un punto de apoyo para los giros. Estos tiburones nadan con un movimiento ligeramente sinuoso parecido al de la anguila, mediante ondas de contracción muscular que se transmiten a lo largo del cuerpo. La amplitud de estas ondas alcanza el máximo en el pedúnculo caudal zona de unión entre la aleta caudal y el resto del cuerpo que también es aplanado para conseguir que haya poca resistencia del agua cuando se transmite el impulso a la cola. En general los tiburones gobiernan su posición en el agua equilibrando fuerzas opuestas que se generan durante el avance. El largo lóbulo superior de la cola empuja al pez hacia abajo, lo cual se contrarresta gracias al impulso hacia arriba producido por las aletas pectorales y la superficie ventral aplanada de la región cefálica. El control de la flotabilidad con un mínimo gasto de energía es importante para mantener la posición en el agua. Mientras que los peces óseos poseen una vejiga natatoria llena de gas, los tiburones han resuelto este problema mediante un gran hígado muy rico en aceite y disminuyendo la densidad de los tejidos. Uno de los factores que contribuyen a esa disminución de densidad es la posesión de un esqueleto cartilaginoso, ya que el cartílago es más ligero y más flexible que el hueso.

Cuanto menos denso es el cuerpo de un tiburón menos esfuerzo se requiere para mantener su posición en el agua. Los diferentes modos de vida se reflejan en diferentes densidades: los tiburones típicos, que acostumbran a ser nadadores pelágicos de aguas intermedias son menos densos que las formas bentónicas: la tintorera (*prionace glauca*) y la mielga (*squalus acanthias*) pesan en el agua el 2,5 y el 2,7% de lo que pesan en el aire y el angelote (*squatina squatina*), que vive en el fondo, el 5,5%. Podría parecer una ventaja para las especies que son nadadoras rápidas reducir aun más su densidad para poder disminuir la superficie de las aletas que proporcionan el impulso y así minimizar el rozamiento; sin embargo la flotabilidad neutra no seria ventajosa, pues es necesario que las aletas tengan unas dimensiones determinadas en aras de la

maniobrabilidad. Lo que más contribuye a que los tiburones tengan una densidad baja es la posesión de un gran hígado rico en aceite de bajo peso específico. En la tintorera, por ejemplo, el hígado puede representar hasta el 20% del peso del cuerpo. <Los otros tipos de tejido que contribuyen a la posesión de una densidad baja son la musculatura blanca, los tejidos esqueléticos y la piel. Las tintoreras además tienen una << gelatina >> de baja densidad en el hocico. La piel de los tiburones presenta *denticulos dérmicos* (de estructura muy parecida a la de los dientes) que le dan su textura característica de papel de lija. Cada denticulo consta de una placa basal o raíz, un pedículo y una corona de esmalte que cubre el pedículo y sobresale al exterior. A primera vista puede parecer curioso que los tiburones tengan una piel rugosa, puesto que ello en principio debería aumentar el rozamiento del animal con el agua; sin embargo parece ser que la disposición regular de los denticulos canaliza el agua produciendo un flujo laminar que disminuye el rozamiento. La distribución de los denticulos podría también hacer que los tiburones fueran << hidrodinamicamente silenciosos>>, lo que les da ventaja para sorprender a las presas. Los denticulos de los tiburones pelágicos más rápidos son menores y más ligeros que los de los tiburones bentónicos. Las aletas proporcionan a los tiburones fuerza de sustentación, aceleración, capacidad de giro y de frenado y evitan los movimientos de cabeceo, balanceo y guiñada. Hay quien opina que la forma típica del tiburón es el resultado de la adaptación a una natación divagante a velocidades medias, correspondiente con su forma de vida de gran depredador.

En el tiburón típico la disposición de las aletas pectorales y dorsal proporciona una aceleración poco espectacular, pero la distancia que las separa es adecuada para interactuar con el flujo de agua e incrementar el rendimiento y el empuje.

Los tiburones tienen dos tipos principales de musculatura: la blanca y la roja. En el caso más corriente, la musculatura roja se dispone en una fina capa por debajo de la piel y por encima de la musculatura blanca; tiene un buen riego sanguíneo y utiliza la oxidación aeróbica de las grasas como fuente de energía. La *musculatura roja* se utiliza en la natación lenta y sostenida; en un tiburón típico como la tintorera representa un 11% de la musculatura total.

La *musculatura blanca* esta poco irrigada, utiliza la energía producida durante la degradación anaeróbica del glucógeno y entra en función durante los momentos de natación rápida; al funcionar estos músculos de manera anaerobia (sin oxígeno), los tiburones no pueden mantener una elevada velocidad de forma sostenida y se cansan pronto.

Se han podido calcular las velocidades medias de los tiburones típicos de varias maneras. Un tiburón sarda (*cacharhinus leucas*) fue observado nadando a unos 2,5 km./h (70 centímetros por segundo) en una distancia dada.

Estudios de telemetría en tintoreras dan una velocidad de 1,3 km./h durante el día y 2,8 km./h por la noche. La velocidad máxima normalmente disminuye con la longitud, de forma que la mielga más pequeña, se mueve por término medio a 1 km./h (30 cm/s). Las velocidades punta son menos conocidas; en una serie de experimentos discutibles una tintorera de 60cm parece ser que mantuvo su posición en medio de una corriente a 38km/h, con cortos periodos de 69 km./h. Un tiburón de puntas (*carcharhinus melanopterus*) enganchado en el anzuelo de una caña de pescar; llegó en ciertos momentos a los 29 km./h y otro individuo de la misma especie hizo lo mismo perseguido por una embarcación en aguas someras. En general el cuerpo de los tiburones típicos esta mejor diseñado para los acelerones repentinos que para mantener una velocidad mas o menos elevada.

LAS ESPECIALIZACIONES

La estructura del cuerpo y la locomoción están relacionadas con la forma de vida. Dejando aparte cuestiones de tamaño, alrededor del 40% de las especies difieren de forma significativa del plan corporal impulso para avanzar le proporciona toda la parte posterior del cuerpo, no solo la cola.

Dado que pasan la mayor parte del tiempo cerca del fondo, el mantener flotabilidad no es de gran importancia, como tampoco lo es la posesión de una buena cantidad de musculatura roja para mantener velocidades sostenidas; sirva como ejemplo la pintarroja (*Scyliorhinus canícula*), que tiene una densidad de 4,7 % y un 8 % de músculo rojo. Como la resistencia del agua es un factor secundario, tienen unas aletas más grandes que le dan mayor maniobrabilidad. De todos modos muchas de estas especies tienen que acelerar rápidamente para capturar a sus presas, lo cual hacen con la ayuda de las aletas medias, mayores y dispuestas hacia atrás, como es el caso de la gata nodriza (*Ginglymostoma cirratum*).

Del cuerpo) que contiene hasta un 90 % de Algunas especies sobre todo los quelvachos (*Escuálidos*), el típico que se ha descrito.

Los miembros de la familia lámnidos o marrajos, a la que pertenece el jaquetón (*Carcharodon carcharias*), el marrajo (*Isurus oxyrinchus*) y el cailon (*Lamna nasus*), están altamente especializados en una forma de vida pelágica. El marrajo es uno de los tiburones más activos y más vigorosos; es una pieza apreciada de los pescadores deportivos, cuando es capturado con el anzuelo salta repetidamente fuera del agua por completo, para lo cual ha de alcanzar velocidades de por lo menos de 25 km./h

La forma del cuerpo de los lámnidos es cónico- cilíndrica con la anchura máxima bastante hacia delante; Son más robustos que el tiburón típico y más próximos a poseer una forma << perfectamente >> hidrodinámica. El hocico es alargado y romo, el pedúnculo caudal estrecho y la aleta caudal en forma de media luna (ambos lóbulos tienen aproximadamente la misma longitud). La razón altura/ longitud de la cola es bastante elevada, lo cual asegura máximo empuje con mínimo rozamiento y proporciona prácticamente toda la propulsión.

Una de las adaptaciones más notables de los lámnidos es la posesión de una temperatura corporal elevada y la facultad de Mantenerla entre 5 y 11 °C por encima de la temperatura del agua circundante. La consecuencia de esto es un mayor rendimiento muscular. En un importante experimento que se llevo a cabo frente a las costas de Nueva York, se procedió a seguir a un jaquetón de 4,5 metros durante tres días y medio. El tiburón estuvo nadando a una velocidad media de 3,2 Km. /h y permaneció la mayor parte del tiempo en la termoclina y mantuvo la temperatura muscular a 3,5 °C por encima de la temperatura ambiente.

Jaquetones y marrajos tienen gran cantidad de musculatura roja que, al contrario que otras especies, se encuentra dispuesta profundamente en el cuerpo, junto a la columna vertebral. La musculatura roja se halla vinculada al sistema sanguíneo mediante una compleja red de capilares que reduce las pérdidas energéticas.

Los lámnidos están bien adaptados a mantener velocidades de crucero elevadas; esta y otras muchas otras de sus adaptaciones son comparables a la de los atunes, que siendo peces óseos tienen un estilo de vida similar. Su densidad corporal es ligeramente mayor que la de los tiburones típicos: por ejemplo, el cailon pesa en el agua un 3,2 % de lo que pesaría fuera y tiene una superficie relativamente menor de las aletas pectorales y caudal, pero su mayor velocidad media le proporciona suficiente fuerza de sustentación a pesar de tener un cuerpo mas pesado y unas aletas más pequeñas.

Un tipo distinto de tiburones esta adaptado a un modo de vida bastante sosegado consistente en alimentarse en el fondo o cerca de el en aguas poco profundas; entre ellos se hallan los tiburones alfombra (*Orectolobiformes*) y las pintarrojas (*Esciliorrinidos*). Se caracterizan por tener la cabeza grande, el cuerpo ahusado y la cola fina y poca robusta. Su natación es pronunciadamente sinuosa y el impulso para avanzar lo proporciona toda la parte posterior del cuerpo, no solo la cola.

Dado que pasan la mayor del tiempo cerca del fondo, el mantener la flotabilidad no es de gran importancia, como tampoco lo es la posesión de una buena cantidad de musculatura roja para mantener velocidades sostenidas; sirva como ejemplo la pintarroja (*Scyliorhinus canícula*) que tiene una densidad del 4,7% y un 8 % de músculo rojo. Como la resistencia del agua es un factor secundario, tiene aletas más grandes que le dan mayor maniobrabilidad. De todos modos muchas de estas especies tienen que acelerar rápidamente para

capturar a sus presas, lo cual hacen con ayuda de las aletas medias, mayores y dispuestas hacia atrás, como es el caso de la gata nodriza (*Ginglymostoma cirratum*).

Algunas especies, sobre todo los quelvachos (*Escuálidos*), el tiburón de gorguera (*Chlamydoselachus anguineus*) y el tiburón duende (*Mitsukurina owstoni*) han colonizado las profundidades. Muchos de ellos tienen el hígado muy grande (alrededor del 25 % del peso del cuerpo) que contiene hasta un 90 % de aceites, la mayor parte de peso específico muy bajo. Uno de estos componentes de muy bajo peso específico es el escualeno, que todavía se extrae del hígado de los tiburones para utilizarlo en cosmética.

Muchos de los tiburones de fondos profundos o bien tienen una densidad baja o bien una flotabilidad neutra. En las profundidades el alimento es escaso y estas especies tienen que desarrollar mayor actividad que sus equivalentes bentónicos de aguas poco profundas. Como la densidad del aceite del hígado varía poco con la profundidad pueden ascender con rapidez hacia la superficie en persecución de una presa más fácilmente de lo que lo haría un pez óseo, que regula la flotabilidad por la vejiga natatoria.

Los dos mayores tiburones, el tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y el peregrino (*Cethorhinus maximus*) se alimentan de plancton mientras nadan a una velocidad de 3 a 5 km./h (75 a 100 cm/s) filtrando el agua a través de las hendiduras branquiales. El peregrino tiene un gran hígado rico en escualeno y está cerca de la flotabilidad neutra, de esta manera puede desplazarse lentamente proporcionándole sus pequeñas aletas pectorales la sustentación necesaria. El tiburón ballena no ha sido estudiado con detenimiento pero se halla también cerca de la flotabilidad neutra. Tanto el peregrino como el tiburón ballena son parecidos en la forma del cuerpo a los marrajos y aunque lentos son nadadores vigorosos.

En cambio el tercer tiburón planctófago, el tiburón boquiancho (*Megachasma pelagios*) parece ser mucho más débil, con un cuerpo y aletas flojos. Es un tiburón de aguas profundas cuya densidad está reducida por una calcificación pobre y una piel, músculos y tejido conjuntivo blandos, sueltos y débiles. Esta disminución de la consistencia de los tejidos y la natación muy poco activa pueden ser respuestas a un ambiente pobre en nutrientes.

En los peces martillo, zorros marinos, angelotes y tiburón de gorguera se dan modificaciones extremas de la forma del cuerpo. Una de las funciones de la extraña cabeza de los peces martillo es funcionar como un alerón que le permite ladearse para girar y hacer movimientos verticales con rapidez. La cabeza aplanada dorso – ventralmente ofrece muy poca resistencia al agua durante los giros.

La cornudilla (*Sphyrna lewini*) y el pez martillo (*S. zygaena*) se alimentan en gran parte de calamares, << el martillo >> les permite capturar esas presas ágiles y rápidas; es dudoso sin embargo que razones de hidrodinamismo justifiquen el caso del pez cabeza de flecha (*Eusphyra blochii*) la anchura de cuya cabeza representa entre el 40 y el 50 % de la longitud del cuerpo.

Los zorros marinos, que tienen un lóbulo superior de la cola que representa la mitad de la longitud total del tiburón, son especialmente interesantes. Dejando aparte la cola, la forma del cuerpo es muy parecida a la de los marrajos, también tienen la temperatura del cuerpo elevada y la asociación de musculatura roja interna y sistema de intercambio de calor, características que solo se encuentran en los zorros marinos y en los lámnidos. Son nadadores potentes. La cola de los zorros marinos parece totalmente fuera de lugar en un nadador vigoroso, aunque tampoco representa un estorbo.

Los angelotes son aplanados dorso – ventralmente como las rayas, representan entre los tiburones un caso extremo de especialización para la vida bentónica. La flotabilidad carece de importancia; son, junto con algunas rayas, los eslamobranquios más densos. El angelote tiene una densidad del 5,5 %, el hígado contribuye poco a rebajarla y la musculatura y el esqueleto son relativamente densos. El mecanismo mediante el que nada el angelote aun no se ha estudiado, pero posiblemente nada igual que las rayas.

El tiburón de gorguera es un ejemplo de alargamiento extremo. Como habitante de los grandes fondos sus costumbres son poco conocidas, pero su largo cuerpo anguiliforme debe de ser una adaptación a la vida de fondos rocosos, en los que esta especie debe capturar presas que se esconden entre las grietas. Tiene las mandíbulas *protráctiles* (pueden proyectarse hacia fuera), de forma que puede capturar presas grandes; el cuerpo alargado opone menos resistencia al agua en el caso de que sea arrastrado por su presa.

RESPIRACION Y CIRCULACION

La natación a velocidades sostenidas, al igual que otras actividades aerobias, depende de la eficacia con que suministren oxígeno los sistemas respiratorio y circulatorio. En las branquias el oxígeno se extrae del agua y pasa a la sangre.

Las branquias de los tiburones consisten en una serie de arcos cartilaginosos que dan soporte a dos filas alternas de filamentos branquiales alargados; de los filamentos brotan en ángulo recto laminillas secundarias aplanadas. En estas laminillas la sangre circula en sentido contrario a la del agua que las baña, creándose así un flujo a contracorriente gracias al cual la absorción del oxígeno y la eliminación del dióxido de carbono se realiza de manera más eficaz. Las branquias se abren al exterior mediante las hendiduras branquiales, normalmente cinco, a veces seis o siete. No se conoce él porque algunas especies tienen mayor número de hendiduras branquiales, pero si se trata de las formas más primitivas.

El agua entra principalmente por la boca, pasa por las branquias y sale a través de las hendiduras branquiales. Algunas especies bombean el agua hacia las branquias mediante contracciones rítmicas de los músculos que abren y cierran las válvulas de entrada y de salida del recorrido; se trata sobre todo de especies bentónicas poco activas como las pintarrojas y los tiburones alfombra. En otras especies es el mismo impulso que provoca el avance del cuerpo el que fuerza el paso del agua hacia atrás a través de las branquias; es el caso; por ejemplo, de los lámnidos, que son muy activos y confían únicamente en este tipo de ventilación, por lo cual para poder respirar han de nadar continuamente. Entre los dos extremos hay especies como el pez toro (*Eugomphodus taurus*) y la mielga que pueden pasar de la respiración por bombeo si están en reposo a la respiración forzada por el avance si nadan activamente, ahorrando energía en el segundo caso.

En los peces óseos, las branquias de las especies muy activas que emplean la ventilación forzada por el avance (como los atunes) están muy reforzadas y fusionadas. La mayoría de los tiburones tienen, no obstante las branquias reforzadas, lo cual es adecuado al tipo de vida de la mayor parte de ellos. Es posible que los tiburones ancestrales ya tuvieran este tipo de branquias; tal preadaptación a la natación rápida pudo haber facilitado la evolución posterior de los muy activos lámnidos. No es extraño que los lámnidos tengan mayor superficie branquial que otras especies; sin embargo la tintorera, también muy nadadora, tiene una superficie branquial comparable a la de las especies más indolentes y bentónicas; ello indica que la respiración forzada por el avance permite que el tamaño de las branquias sea menor que si confía únicamente en la respiración por bombeo.

La capacidad de transportar oxígeno de la sangre está en función del número de glóbulos rojos y de la cantidad de hemoglobina que contienen. Los tiburones típicos tienen un hematócrito (porcentaje de glóbulos rojos en relación al volumen total de la sangre) del 20 al 25 % y un contenido de hemoglobina de unos 6 gramos por 100 ml. Estos valores son muy parecidos en los peces martillo, pero son menores en las especies bentónicas o de aguas profundas. En cambio, jaquetones y marrajos tienen hematócritos mucho más altos (33 al 39 %) y mayores contenidos de hemoglobina (14 g por 100 ml), valores que se parecen a los que se dan en los mamíferos, aves y atunes. Probablemente los altos niveles de hemoglobina en los lámnidos y en los atunes son necesarios para mantener una temperatura corporal elevada.

El corazón de los tiburones pesa lo mismo en relación al peso del cuerpo, independientemente de las costumbres de la especie. Por ejemplo, tanto el corazón de los carcarinidos relativamente activos, como el de la pintarroja, bentónica y más perezosa, pesan el 0,1 del peso del cuerpo. Tan solo los lámnidos tienen el

corazón relativamente grande, con tamaños que van desde el 0,2 % del peso del cuerpo en el marrajo y el jaquetón, al 0,3 y 0,4 % en el cailon y el cailon salmonero (*Lamna ditropis*). El mayor tamaño del corazón de estos tiburones está asociado a la temperatura elevada del cuerpo; si aquel pesa más es por que tiene un ventrículo especialmente grueso y muscular; el cual, en cambio tiene un volumen

menor que en otras especies pelágicas. Ambas características permiten la presencia de presiones ventriculares elevadas, características de los *endotermos* (animales cuya temperatura corporal está normalmente por encima de la del ambiente).

LAS MANDIBULAS

La energía necesaria para las diversas actividades del organismo, como la natación, proviene en último de la comida y el éxito de los tiburones se debe en gran parte, a la eficacia y diversidad de los mecanismos de que disponen para alimentarse.

Las mandíbulas de los tiburones ancestrales se originaron a partir de una modificación del primer arco branquial. En los tiburones más primitivos conocidos, los cladodontos, la boca era terminal (se encontraba en la parte delantera de la cabeza) en lugar de ventral (en la parte inferior) y tanto la mandíbula inferior como la superior, bastante largas, consistían en un único cartílago. La mandíbula superior estaba fuertemente adherida al cráneo mediante ligamentos que impedían casi totalmente su movimiento y estaba unida por detrás (igual que la mandíbula inferior) a los cartílagos del segundo arco branquial. Los cladodontos eran depredadores pelágicos activos, Pero sus largas mandíbulas y dientes puntiagudos estaban adaptados a sujetar y a desgarrar las presas más que a cortar y serrar como en las formas actuales.

En los *hibodontos*, sucesores de los cladodontos, la mandíbula se acortó (permitiendo una mordedura más potente) y los dientes se modificaron tanto para cortar como para aplastar, lo cual permitió a los *hibodontos* alimentarse de moluscos y otros invertebrados. Hoy en día el tiburón de Port Jackson y las otras especies de su familia (*Heterodontidos*) son especies similares a los hibodontos.

La adquisición más importante en la evolución de las mandíbulas fue la independización de la mandíbula superior del cráneo. Esto hizo que fuera más móvil y permitió la acción de hacer sobresalir las mandíbulas. La posición ventral de las mandíbulas en los tiburones modernos es el resultado de un mayor acortamiento de las mismas junto con el desarrollo del hocico, que adquirió una función sensorial. La superficie inferior aplanada de la cabeza proporcionaría mayor sustentación durante la natación.

Las ventajas de este diseño pueden comprobarse cuando un tiburón típico se alimenta de una presa demasiado grande para ser engullida en uno o dos mordiscos. Mientras el tiburón se aproxima echa la cabeza hacia atrás y la mandíbula inferior entra en contacto con la presa en primer lugar; los dientes de esta mandíbula suelen tener varias puntas lo cual le da un punto de agarre. A continuación la mandíbula superior se mueve hacia delante y hacia abajo, los dientes superiores se hunden en la presa y la cabeza efectúa un movimiento lateral de serrado que arranca un pedazo. Se ha calculado que la fuerza del mordisco de un carcarinido de dos o tres metros es de tres toneladas por centímetro cuadrado. Un bocado tan potente provoca que actúen fuerzas considerables en el organismo y para contrarrestarlas se han expandido las apofisis ventrales y dorsales de las vértebras, de forma que protegen la columna vertebral y mejoran su estabilidad. Este sistema de absorción de impactos también hace que los músculos del cuerpo sean más efectivos durante la natación.

DIENTES Y ALIMENTACION

Los dientes se renuevan continuamente a lo largo de toda la vida. No están adheridos directamente al cartílago mandibular sino anclados en una capa de tejido llamada epitelio basal; los dientes se forman en una hendidura que hay en la parte inferior del cartílago de la mandíbula y se desplazan progresivamente hacia delante sobre el epitelio basa, finalmente hacen erupción perforando el tejido suave que los recubría y ocupan el lugar que

les corresponde en la hilera de dientes funcionales. Las medidas del ritmo de reemplazamiento en los tiburones típicos demuestran que cada diente dura entre ocho y quince días durante el primer año de vida. Como el mordisco es tan potente los dientes se despuntan y se rompen; su desplazamiento soluciona este problema.

La creencia de que el tiburón es una especie de basurero capaz de devorar cualquier cosa no se corresponde con la realidad. La mayor parte de las especies son muy selectivas con lo que comen. Los carcarrinidos pelágicos, por ejemplo, se alimentan de pequeños peces y calamares, los tiburones de Port Jackson (*Heterodontus spp.*) principalmente de *equinodermos* (sobre todo de erizos de mar) y las musolas (*Mustelus spp.*) de crustáceos. El galeo de media luna (*Hemigaleus microstoma*) tiene una alimentación muy especializada: el 99 % de los estómagos examinados de ejemplares australianos contenían cefalópodos, la mayor parte pulpos.

No todos los tiburones son tan exigentes y muchos comen otra cosa si su presa habitual es escasa. La dieta de algunas especies varía con la edad. Los marrajos de menos de 150 Kg. comen pequeños peces y cefalópodos, para lo cual están equipados con dientes largos y puntiagudos. Los ejemplares mayores tienen dientes más anchos, parecidos a cuchillas, que utilizan para cortar trozos de presas grandes como peces espada, marlines y delfines o marsopas. Los jaquetones pequeños tienen dientes bastante puntiagudos como los marrajos jóvenes y se alimentan sobre todo de peces, mientras que los individuos grandes tienen dientes cortantes y triangulares siendo sus presas principales los mamíferos marinos, como las focas, leones marinos y delfines.

El tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) es una de las especies más omnívoras, por lo que puede ser peligroso para el hombre; los individuos juveniles tienen preferencia por las serpientes marinas y los adultos, por las aves y tortugas, que pueden partir con sus impresionantes mandíbulas. A partir del método ancestral de sujetar y tragar las presas, en los tiburones se ha desarrollado una gran variedad de formas de alimentarse: ya se ha comentado el sistema de arrancar trozos de la presa de los tiburones típicos y el de triturar de las musolas y de los tiburones de Port Jackson. Algunos escuálidos como la mielga, tienen dientes en forma de cuchilla que se solapan para formar un borde cortante continuo, indicado para tajar peces y calamares en trozos pequeños. Un pequeño escuálido de profundidad, el tiburón cigarro (*Isistius brasiliensis*) tiene uno de los modos de alimentación más extraños: utiliza sus labios succionadores para fijarse en los peces de gran tamaño, como marlines o tiburones y cetáceos, en los que posteriormente <<perfora>> y arranca un <<taco>> de carne. Esta especie ha llegado a atacar las cúpulas recubiertas de goma del sonar de los submarinos nucleares. El tiburón cigarro es luminiscente, quizás para atraer mas presas mas pequeñas o devoradores potenciales a los que ataca. Otra especie, el tiburón cigarro dentado I. Platudos), que mide unos 40 cm, tiene dientes más largos que cualquier otro tiburón (la longitud del cuerpo es aproximadamente el doble que la del jaquetón).

La gata nodriza, de vida bentónica, extrae a sus presas de grietas y agujeros empleando la succión: ; tapona el orificio con la boca los labios son gruesos para que la juntura sea lo mas estanca posible y expande con rapidez la cavidad faringea, lo cual provoca una presión de succión de hasta 1 kg/cm², equivalente a una atmósfera de presión al nivel del mar.

El tipo de alimentación que más se aparta de la del resto de los tiburones es la de los filtradores de plancton, que corresponde al peregrino, el tiburón ballena y el tiburón boquiancho. Estas especies tienen dientes muy reducidos; las espinas branquiales, que se encuentran en el lado interno de los arcos branquiales, se han transformado en un aparato filtrador y la boca se ha desplazado hacia delante para adquirir una posición casi terminal. Los peregrinos nadan cerca de la superficie a unos dos nudos con la boca bien abierta; con este sistema un individuo grande puede filtrar mas de mil toneladas de agua cada hora. Las espinas branquiales, como los dientes, se renuevan periódicamente, lo cual podría explicar el porque los peregrinos parecen desaparecer en invierno de las aguas templadas donde viven; Posiblemente las espinas se desprenden en invierno cuando no hay suficiente plancton en el agua como para satisfacer los requerimientos energéticos de esta especie, que durante esa época hibernaría en el fondo.

El tiburón ballena complementa su dieta de plancton con pequeños peces ha sido visto ascendiendo verticalmente a través de un banco de peces hasta sacar la cabeza del agua para dejar escurrirse el agua de la boca y luego sumergirse de nuevo con la boca abierta para volver a engullir agua y peces.

Algunas especies utilizan algo mas que la boca para conseguir el alimento. Los zorros marinos hacen servir su larguísima cola para aturdir a los peces; las vértebras del extremo de la cola tienen las apofisis ventrales y dorsales alargadas de forma que constituyen una verdadera maza. Los tiburones sierra (*pristiofóridos*) parece ser que emplean su sierra dentada para cortar y dejar fuera de combate a sus presas.

LA DIGESTION

Cualquiera que sea el método de captura, la presa llega al estomago donde es atacada por los jugos gástricos. Los productos de la digestión se absorben en el intestino, que en los tiburones contiene la llamada válvula espiral, un órgano de forma parecida a la escalera de caracol. Esta disposición en espiral proporciona una superficie de absorción máxima en un pequeño espacio, dejando sitio para un estomago y un hígado mayores y en las hembras de especies vivíparas para el desarrollo de los embriones.

El examen del contenido estomacal demuestra que pocos tiburones tienen el estomago lleno. Un estudio sobre el marrajo revela que la capacidad media del estomago de esta especie era del 10 % del peso del cuerpo, mientras que la cantidad de comida que contenían era solo, por termino medio, el 2,6 % del peso corporal. Un marrajo de 63Kg.g tendría que comer 2 Kg. de alimento al día, once veces y medio su propio peso al año. Las necesidades mínimas de mantenimiento la cantidad de alimento necesaria para mantener el peso, sin que haya ningún crecimiento de un tiburón galano (*Negaprion brevirostris*) joven son de 20.600 calorías o 16,5 g de comida al día. Para un tiburón de 1 Kg. esto equivale al 1,7 % de su peso al día.

En cautividad un tiburón consume entre un 3 y un 14% de su peso semanalmente o entre el 0,4 y el 2 % al día. Estos individuos pueden dejar de comer durante varios meses, en cuyo tiempo viven presumiblemente a costa de las reservas que tienen en el hígado. Los jaquetones pueden ingerir grandes cantidades de alimento de una sola vez y se ha calculado que una sola comida podría satisfacer los requerimientos del animal durante dos meses. Pero, parece ser que la mayor parte de los tiburones comen cada dos o tres días de un 3 a un 5 % de su peso.

Estudios realizados con tiburones galanos, tiburones trozo (*C. Plumbeus*) y tintoreras han demostrado que la digestión inicial es bastante rápida, unas 24 horas, pero que el alimento tarda tres o cuatro días en ser evacuado por completo. El proceso es mas largo cuando el agua esta más fría: la mielga, por ejemplo, tarda cinco días en digerir por completo los arenques cuando la temperatura es de 10° C. Los *lamnidos*, además de tener una elevada temperatura muscular, tienen un sistema intercambiador de calor en los vasos que irrigan las vísceras. El hecho de tener el intestino más caliente sin duda les permite digerir el alimento mas rápidamente.

TASAS DE CRECIMIENTO

En un interesante estudio bioenergético sobre tiburones galano jóvenes se halló que la producción de nuevo tejido era lenta en comparación con los peces óseos depredadores, esto se reflejaba en una baja tasa de crecimiento. Tales ritmos bajos de crecimiento en los tiburones pueden ser bebidos a tiempos de digestión más largos y mayor espaciamento de las comidas. Los galanos recién nacidos de 1,2 Kg. pesan 2,6 Kg. después de un año; para llegar a ganar este peso han de comer alimento en cantidad equivalente a seis veces el peso que tenían al nacer durante ese año. Al principio los tiburones galano crecen unos 15 cm al año, pero no maduran hasta que llegan alrededor de los 240 cm, esto quiere decir que alcanzan la madurez a los quince años. Sin embargo en cautividad y alimentados hasta que se sacien bajo condiciones ideales, pueden crecer hasta diez veces mas deprisa que en condiciones naturales.

La edad y la tasa de crecimiento de los tiburones pueden variar mucho según las especies y según las distintas

poblaciones de la misma especie. Parece ser que la mayoría de los tiburones viven entre veinte y treinta años el tiburón hocicudo Atlántico (*Rhizoprionodon terraenovae*) y la musola estrellada (*Mustelus manazo*) son tiburones bastante pequeños que llegan a crecer algo más de un metro y tienen una vida relativamente corta, alrededor de diez años y quince años respectivamente. La mielga ostenta por el momento el récord de longevidad con una edad máxima de por lo menos setenta años y posiblemente cerca de los cien para individuos del Pacífico norte. El cazón (*Galeorhinus galeus*) también es una especie longeva, pudiera llegar a los cincuenta años.

No sorprende que las especies que viven más son las que crecen más lentamente. La mielga crece unos cuatro centímetros por año hasta llegar a la madurez sexual la cual en las hembras puede no alcanzarse hasta los veinte años. Mientras el tiburón hocicudo Atlántico y la musola estrellada pueden alcanzar la madurez en dos o tres años, la mayor parte de los tiburones no maduran hasta los seis o siete años de edad. Las mayores tasas absolutas de crecimiento se hallan en las grandes especies pelágicas como la tintorera, el marrajo y el jaquetón, que crecen unos treinta centímetros al año hasta alcanzar la madurez.

REPRODUCCION

La mayoría de los peces óseos producen gran cantidad de huevos pequeños que se vierten al agua, donde son fecundados externamente por los espermatozoides liberados por los machos. Este es un proceso en el que se produce un gran despilfarro; la mortalidad inicial entre los huevos y lardas desprotegidos es enorme y las tasas de supervivencia en función de las condiciones ambientales. Los tiburones han optado por la estrategia reproductiva diferente: los huevos se fecundan internamente y se vierte más energía en producir menos crías pero más protegidas.

Los métodos de reproducción de los tiburones van desde las formas ovíparas que ponen los huevos grandes y bien protegidos, hasta las especies vivíparas que dan a luz crías vivas que se han nutrido a través de una placenta de manera análoga a la humana. Los tiburones machos tienen un par de pteripodios, estos son unos órganos cilíndricos de penetración formados a partir de una modificación de las aletas pélvicas. En los machos inmaduros los pteripodios son cortos y blandos, pero en un individuo sexualmente maduro son largos y rígidos a causa de la calcificación. Durante la cópula el macho introduce uno de ellos en la abertura genital de la hembra y, en algunas especies como el tiburón trozo, el extremo se abre, fijando el *pteripodio* y manteniendo el oviducto abierto para facilitar el paso de los espermatozoides; estos salen por el poro genital del macho y son conducidos por un canal presente a lo largo del pteripodio; asociados a este último hay dos sacos musculares dirigidos hacia delante bajo la piel del vientre; antes de la cópula estos se llenan de agua, la cual es expulsada después para que arrastre el semen desde el pteripodio hasta el oviducto de la hembra. Los espermatozoides se producen en testículos pares y se almacenan ya sea en los espermiductos o bien en sacos espermáticos accesorios. En algunas especies, como la tintorera, los espermatozoides se empaquetan en cápsulas protectoras llamadas espermatóforos.

El apareamiento en especies pequeñas y flexibles como la pintarroja se consigue enroscándose al macho en torno a la hembra. En especies mayores y más rígidas, como los jaquetones y marrajos, el macho y la hembra se orientan paralelamente cabeza con cabeza. Cualquiera que sea el método, el pteripodio gira hacia delante antes de la inserción.

En ciertas especies puede observarse << *mordiscos de amor* >> o cicatrices producto del apareamiento; dentelladas, cortes y marcas semicirculares de las mandíbulas en los flancos, el dorso, aletas pectorales y encima de las branquias. Los mordiscos del macho sirven para estimular a la hembra para la cópula y en algunas especies para sujetarse a la aleta pectoral de la hembra durante el acoplamiento. Aunque en ese momento la acción de morder del macho está inhibida, aun puede causar heridas.

El apareamiento se produce normalmente un mes antes de la ovulación, durante ese tiempo los espermatozoides se almacenan en la glándula de la cascara de la hembra: en algunas especies como la

tintorera los espermatozoides se mantienen en estado viable durante un año o más. Los óvulos se producen o bien en cualquiera de los dos ovarios de la hembra (por ejemplo en el caso de la mielga) o bien en un único ovario funcional: el derecho (en el caso de los peces martillo y carcarrinidos). Los óvulos miden unos cinco milímetros de diámetro en estado de reposo, pero aumentan a los treinta o cuarenta en el momento de la ovulación cuando abandonan el ovario y son conducidos por los oviductos hasta la glándula de la cascara, donde se almacenan los espermatozoides y la fecundación tiene lugar. La glándula de la cascara también segrega el recubrimiento del huevo: una cápsula resistente de tipo corneo en las formas ovíparas y una fina membrana parecida al celofán en las especies vivíparas. Nunca se han hallado hembras gestantes del mayor tiburón viviente. Su método de reproducción es desconocido; se han hallado una única cápsula del huevo de treinta por catorce centímetros, pero era tan desasusadamente delgada que no está claro si el tiburón ballena es ovíparo o se trata de un huevo abortado y la especie es vivípara. Las especies ovíparas (sobre todo las pintarrojas, los tiburones alfombra y los tiburones de Port Jackson o sueños) depositan los huevos sobre el fondo, donde los embriones se desarrollan nutriéndose del vitelo contenido en el huevo. En un principio, la bola vitelina del extremo del cordón sirve para alimentar por sí misma al embrión mientras se desarrollan las expansiones de contacto. Una vez formadas, se unen a las expansiones de contacto. Una vez formadas, se unen a las del útero y empiezan a absorber material nutriente de la madre; en este momento la bola aún contiene algo de yema y por tanto la placenta tiene doble función; aportar alimento vía sanguínea y por ósmosis.

Cuando el material vitelino desaparece de la bola, la placenta se complica hasta cinco grados, según el número de membranas interpuestas entre la sangre de la madre y el embrión. La más permeable de todas las membranas, es la Epteliocorial seguida de la Sindesmocorial, Endotelialcorial, Hemocorial y hemoendotelial.

El cordón está constituido por tres vasos: arterial y vena umbilical o vitelina, y entre ambas el canal vitelino.

El cordón puede ser de dos tipos: liso, como en *Carcharhinus* y *Mustelus* (jaquetones y musolas), festoneado, como en *Sphyrna* (martillos) y *scoliodon* y *paragaleus* (carcarrinidos).

El paso de las sustancias alimenticias de la madre al embrión, puede producirse de dos maneras; la primera se da en tiburones con cordón liso y se denominan Hemotrófica, pues las sustancias alimenticias pasan disueltas en el plasma sanguíneo a través de la placenta. La segunda, es propia de los ejemplares con cordón festoneado, y se llama Embriotrófica o Histotrófica. En este caso, el alimento pasa a través del canal alimenticio. Los embriones están inmersos en líquido intrauterino, rico en sustancias nutritivas, agua y sales, llamado leche vitelina; estas sustancias son absorbidas directamente por el embrión, a través de la boca y los espiráculos (si los hay), y por las expansiones festoneadas del cordón, en el caso de los Histotróficos.

La relación que se produce entre madre y embrión, es de tipo placentario, ya que realmente existe un intercambio sanguíneo en la zona de contacto; pero no hay que confundirlo con la placenta de un mamífero, pues en el caso de los tiburones no existen ni amnios ni alantoides, se trata, simplemente de un caso de convergencia.

Normalmente los dos úteros son funcionales, sin que exista un reparto equitativo de embriones, ni segregación de sexos, al menos en las camadas del género *Carcharhinus* que se han examinado. En algunas especies las cápsulas del huevo son rectangulares y presentan zarcillos en cada esquina que les permite fijarse a las algas.

La mayor parte de los sueños tienen la cápsula del huevo con los bordes en espiral que sirven para encajarlos en las grietas de las rocas. Generalmente los huevos se ponen de dos en dos y en el caso de la pintarroja hasta un total de 20 a 25 cada año. El periodo de incubación acostumbra a durar varios meses. En cuanto a los tiburones vivíparos, hay que distinguir entre ellos en que el embrión se nutre exclusivamente de sus propias reservas de vitelo (*ovoviviparos*), como la mielga y aquellos otros en que recibe alimento directamente de la madre (*viviparos verdaderos*). En el caso de la mielga se reúnen varios huevos fecundados en el útero mediante una fina membrana que los envuelve a todos. Al cabo de los seis meses la membrana se rompe y

cada embrión se desarrolla en el huevo a costa del saco vitelino al que está unido; en el momento del nacimiento este saco se ha reabsorbido completamente entonces la madre expulsa unas diez crías de 25 cm después de 22 meses de gestación.

Es digno de resaltar que cuando un embrión muere, incluso habiendo alcanzado un alto grado de desarrollo, no provoca el aborto de la camada, sino que, que por algún mecanismo desconocido hasta hoy, se impide la putrefacción, hasta su posterior expulsión, junto con el resto de los embriones vivos, ya desarrollados.

En las rayas es común otra forma de viviparismo que probablemente también se da en el tiburón tigre, en ella los embriones reciben alimento de la madre pero no a través de la placenta: en el interior del útero los huevos telolecitos están protegidos por una fina membrana dentro de la cual cada embrión experimenta su desarrollo; parece ser que la sustancia nutritiva es excretada por el útero y absorbida por los embriones que así complementan la nutrición proporcionada por el vitelo. Los tiburones tigre dan a luz entre diez y ochenta crías de 60 – 70 cm cada una. En los carcarinidos y peces martillo el embrión además del saco vitelino posee branquias externas que le permiten absorber oxígeno y posiblemente nutrientes suplementarios, estas branquias externas se reabsorben posteriormente. Durante el tercer o cuarto mes el saco vitelino se transforma en una placenta. Los nutrientes y el oxígeno pasan entonces directamente de la madre al embrión a través de la placenta y del cordón umbilical; los productos de desecho recorren el camino inverso. En las especies vivíparas los embriones están envueltos en la membrana del huevo y se disponen en diferentes compartimentos del útero. La cantidad de crías varía desde dos en algunas especies a más de cien en las tintoreras. El periodo de gestación va de nueve a doce meses. Algunas especies (como el pez toro, el marrajo, el cailon, los zorros marinos y probablemente el jaquetón y el peregrino) practican una singular forma de canibalismo intrauterino conocida como oofagia.

Los ovarios de estos tiburones se parecen a los de los peces óseos y contienen muchos óvulos muy pequeños. El primer grupo de embriones que se desarrolla sobrevive a base de alimentarse de las sucesivas series de óvulos que la hembra continúa produciendo. En los siguientes estadios de la gestación los embriones presentan un estómago enormemente dilatado lleno de vitelo procedente de los huevos devorados. La cantidad de crías en estas especies es pequeña: de dos a dieciséis.

En el pez toro que pare una sola cría de gran tamaño por cada útero, la oofagia va más allá: no contento con el suministro continuo de óvulos, un embrión del grupo inicial de cada útero ataca y devora a sus hermanos. La cuestión de la reproducción del jaquetón y del peregrino aún no está resuelta, por que aunque se supone que son oofagos, nunca se ha dado cuenta de forma fidedigna del hallazgo de una hembra gestante.

CICLOS REPRODUCTORES

Dentro de la variedad de métodos de reproducción, los tiburones experimentan diferentes ciclos reproductores. Algunas especies se reproducen durante todo el año, mientras que otras tienen un ciclo claramente estacional, dándose en ciertos meses el apareamiento, la ovulación y el nacimiento. Las hembras de algunas especies tienen una serie de óvulos madurando en el ovario al mismo tiempo que hay embriones desarrollándose; poco después de que nazcan esas crías la hembra está lista para ovular de nuevo, así se produce una camada cada año: En otras especies solo crían una parte de las hembras maduras cada año, el resto se hallan en estado de reposo reproductor durante un año o a veces más. El galeo de media luna tiene la particularidad de que tiene dos camadas cada año después de seis meses de gestación.

Se cree que los tiburones ancestrales tenían fecundación interna y eran ovíparos, y que ha habido una tendencia hacia el viviparismo. Ser vivíparo puede ser una ventaja porque permite la producción de crías mayores y mejor protegidas y porque no impone restricciones en cuanto al hábitat en el momento de poner los huevos, lo cual es importante para las especies pelágicas de amplia distribución. La mayoría de los tiburones muestran algún tipo de segregación por sexos y por tamaños que impide la competencia por el alimento y protege a los recién nacidos de ser depredados por otros tiburones. Puede darse el caso de que los más jóvenes

estén confinados en determinadas zonas de <<guardería >> separados de la población adulta. En ciertos lugares puede haber únicamente machos maduros mientras que en otros pueden encontrarse solo hembras.

Algunos tiburones realizan grandes migraciones relacionadas con sus necesidades reproductivas y sus requerimientos alimenticios. Mediante estudios de marcaje se ha podido demostrar que las tintoreras utilizan las corrientes para viajar por el Atlántico norte e incluso hacia el Atlántico sur. Individuos marcados frente a las costas del sudoeste de Inglaterra han sido recuperados frente a América del Sur y Nueva York, mientras que otros marcados en el noreste de los Estados Unidos han sido recuperados en Europa. En el caso opuesto, mediante estudios análogos se ha comprobado que los tiburones de puntas negras viven normalmente en una zona de pocos kilómetros cuadrados.

Los primeros tiburones vivieron hace unos 350 millones de años, ya eran depredadores esbeltos y rápidos y relativamente grandes, algunos median mas de dos metros. Su éxito se evidencia por la aparición de los tiburones modernos hace 170 millones de años. Desde entonces han ido evolucionando para explotar una serie de hábitats marinos (en ocasiones incluso de agua dulce), tipos de vida y formas de alimentación que demuestran la eficacia de su diseño, biología y sistemas sensoriales.

APARATO UROGENITAL

Los riñones son órganos retroperitoneales (por detrás del peritoneo),alargados y adosados a la pared dorsal del cuerpo, con misión excretora y sexual.

En los machos inmaduros, la orina se forma en todo el riñón, mientras que en las hembras, la parte anterior esta degenerada, sin tener función excretora ni sexual, en los machos maduros, solo la parte posterior produce orina, la anterior se ha modificado para formar la *glándula de Leidig* que segrega un fluido seminal.

En el ápice renal, los túbulos se han modificado para servir de conducto a los espermatozoides, constituyendo el *Epidimo*.

Se han formado en los testículos (órganos alargados situados en la región anterior de la cavidad peritoneal), pasan al epidimo a través de cuatro canales. Conductos eferentes, que se encuentran en el extremo anterior de la unión masentérica de los testículos (Mesorchium). Posteriormente, pasan al conducto deferente (Conducto de Wolf). Que recibe unos tubos colectores procedentes de la parte anterior del riñón. En el caso de los ejemplares inmaduros ,dichos tubos aportan orina; o el fluido de la glándula de Leidig, en el caso de los sexualmente maduros.

En el tramo final, el conducto deferente se ensancha originando la vesícula seminal que ha su vez desemboca en un pequeño receptáculo denominado saco *espermático*, en este caso también vierte orina un pequeño uréter o conducto urinario accesorio. Los dos sacos espermáticos están comunicados, y abren directamente a la cloaca, a través de un pequeño promontorio (Papila urogenital).

El diformismo sexual es evidente, ya que los machos poseen órganos copuladores externos, denominados penes o pherigopodios, que son mas que modificaciones cilíndricas de los bordes internos de las aletas pelvianas, recorridos por un surco o canal medio; este canal se comunica a través de un orificio, con unos sacos planos situados bajo la piel de las aletas pelvianas: son los sifones.

Para reconocer el estado de madurez de un ejemplar, basta con examinar el grado de desarrollo y consistencia de los penes. Con, la madurez alcanzan gran tamaño y dureza, debido a la calcificación de los Cartílagos. En caso de duda se recurre a la disección, ya que un conducto deferente delgado y recto es signo de adolescencia, mientras que la presencia de un conducto grueso y replegado, debe de interpretarse como signo de madurez.

En las hembras, la parte anterior del riñón ha degenerado, y el conducto de Wolf conserva su primitiva misión

de colector de orina; este pequeño uréter desemboca en un ensanchamiento llamado Vesícula urinaria que abre a la cloaca a través de una papila urinaria. Por tanto en las hembras, los sistemas excretor y sexual son independientes.

Los ovarios se sitúan próximos al diafragma, a ambos lados del esófago, suspendidos por un mesenterio llamado Mesobarium. Las porciones anteriores de los oviductos (Trompas), confluyen en una abertura común denominada Ostium, situada en el ligamento falciforme que sostiene al hígado. Posteriormente, los oviductos se ensanchan originando la Glándula de la concha. Al final de su recorrido se produce un ensanchamiento largo que da lugar al útero, cuya porción final (vagina), desemboca en la cloaca. Oviducto y útero discurren adosados a la superficie ventral del riñón sujetos por un mesenterio denominado Mesotubularium. El grado de madurez de las hembras solo es apreciable mediante la disección, observando en el caso de madurez, mayor grosor de estos conductos, una mayor abertura del Ostium, y la presencia de óvulos, mas o menos gruesos.

Tanto en las rayas como en los tiburones, la fecundación es interna, mediante cópula. En los machos los testículos se alargan considerablemente, y a través de los cuatro canales emergentes, los espermatozoides pasan al epididimo, de aquí son recogidos por el conducto deferente hasta llegar a la vesícula seminal. El líquido espermático se ha enriquecido con el fluido generado por la glándula de Leidig y la secreción de la vesícula seminal; el conjunto desemboca en el saco espermático que a través de la papila urogenital, llegara a la cloaca. En este punto es recogido por el surco medio de los penes, y enriquecido por la secreción de los sifones.

Durante la copula el macho introduce sus órganos copuladores en la cavidad cloacal de la hembra, los sifones se contraen, e impulsan el semen, a través del canal, dando lugar a la eyaculación.

Los espermatozoides ascienden por la vagina, útero y oviducto, hasta llegar a la glándula de la concha, donde son almacenados por algún tiempo (en algunas especies se ha observado un periodo de permanencia de hasta meses, y la gran vitalidad de estos, ya que resistieron a la congelación durante meses, de la hembra ya muerta, observando que después de la descongelación del ejemplar, los espermatozoides seguían activos).

En el ovario de la hembra, una vez producida la ovulación y la maduración de los óvulos, se origina una ruptura que libera los óvulos en la cavidad general del cuerpo, y por medio de unos cilios peritoneales, son llevados hasta el Ostium, que se ha dilatado considerablemente, para permitir el paso de estos, después son conducidos a través de las trompas hasta llegar a la glándula de la concha, donde se produce la fertilización por los espermatozoides que esperaban allí. Posteriormente, en esta misma cámara los huevos son rodeados por una membrana protectora, o por una cubierta cornea, según la modalidad reproductora. El conjunto desciende a través del oviducto hasta llegar al útero, donde permanecen, aproximadamente un año o dos, hasta que los embriones completan su desarrollo (en el caso de los ovovivíparos y vivíparos placentarios). En el caso de los ovovivíparos, los huevos son expulsados directamente al exterior, embutidos en su cubierta cornea, para completar su desarrollo fuera del seno materno.

El display o cortejo que precede a la copula, es muy variado en las distintas especies. Generalmente, se produce un acoso del macho, con posturas mas o menos estereotipadas, acompañadas de mordiscos a la hembra, que se localizan principalmente, en la región pelviano-caudal. Estas dentelladas pueden llegar a rasgar e incluso amputar las aletas de las hembras, y producir fuertes erosiones y desgarros en la piel. Por este motivo, algunas hembras desarrollan en la época de celo, un espesamiento dérmico de hasta el doble de grosor que en situaciones normales.

Las heridas amorosas producidas en el cortejo, cicatrizan con extraordinaria rapidez, sin que se conozca el motivo de este hecho. El mecanismo exacto de la copula no se conoce bien, en algunas especies de tiburones pequeños, como los Scyliorhinidos, el macho se enrosca alrededor de la hembra, para la penetración. En las grandes especies Carcharhinidae, Sphyrnidae, etc., se pensaba que el coito se realizaba mediante un contacto ventral de la pareja. Pero recientes observaciones han demostrado que la hembra se

aparta del grupo y es seguida por el macho que la muerda de la forma antes descrita, posteriormente, el macho realiza una serie de pasadas suaves, rozando con su superficie ventral las aletas dorsales de la hembra, para terminar situándose costado con costado, nadando ambos con movimientos lentos, pausados y sincrónicos. Se cree que en esta posición se realiza el acto sexual.

Muchas especies seleccionan una zona concreta y localizada para aparearse; este hecho se comprobó por primera vez con *Sphyrna lewini*. También se ha comprobado que muchas de las especies grandes seleccionan un área de cría primaria que suele ser la misma año tras año.

LOS SENTIDOS DE LOS TIBURONES

La fascinación y el miedo son las sensaciones que predominan en las reacciones humanas frente al comportamiento de los tiburones. Ambas nos conducen hacia una serie de preguntas relativas a los sentidos de estos animales; ¿Que desencadena el ataque de un tiburón? ¿Cómo detecta el tiburón ese estímulo desencadenante? Si comprendemos los órganos de los sentidos que entran en juego ¿podemos interferir en sus funciones y bloquear el comportamiento de los tiburones cuando sea peligroso para el hombre?.

Los primeros intentos de responder a esas cuestiones se centraron en el sentido del olfato. Los biólogos del siglo diecinueve tapaban las aberturas nasales de los tiburones y observaban que no podían localizar el alimento. Si solo se tapaba una abertura nasal, el tiburón siempre viraba hacia el lado que tenía descubierto, nadando en círculos. El Dr. George Parker, de la Universidad de Haward, que hizo muchos de estos experimentos de << *movimientos circulares* >>, saco la conclusión de que los tiburones intentaban compensar los valores de estimulación química que detectaban ambas partes del hocico, comportamiento que en condiciones normales haría que el animal se dirigiera directamente hacia una fuente de olores, por ejemplo un pez herido. Se veía a los tiburones como << *narices nadadoras* >> como si los otros sentidos tuvieran muy poca importancia. Estudios más recientes han demostrado que el comportamiento de ataque y de alimentación depende de varios sentidos importantes en los tiburones, incluido uno que esta ausente o es poco conocido en la mayor parte del resto de los animales.

SENTIDOS MECANICOS Y ACUSTICOS

Los sentidos del tacto y del oído en los tiburones requieren la estimulación de células ciliadas situadas en la superficie del cuerpo o muy cerca de ella. La mayor parte de las células ciliadas se hallan en las fosetas, surcos y canales que constituyen *la línea lateral*, que se extiende a lo largo de los costados del cuerpo y se ramifica en la cabeza. Una tracción mecánica en el cilio más largo de una de las células sensoriales provoca un cambio eléctrico en el interior de la célula; este cambio eléctrico estimula una fibra nerviosa que transmite la información al sistema nervioso. Como la información se transmite por los nervios en forma de breves impulsos eléctricos, ha sido posible registrarla conectando amplificadores y osciloscopios a los nervios. Estos registros de nervios de la línea lateral han demostrado que las células receptoras, mediante los cilios, detectan la dirección además de la cantidad de movimiento. Si los cilios pequeños se inclinan hacia el grande, la célula esta muy estimulada y envía muchos impulsos nerviosos; si los cilios pequeños se inclinan en contra del grande; se envían menos impulsos al cerebro. Parece ser que los tiburones utilizan este mecanismo para detectar corrientes de agua, controlar la dirección y localizar vibraciones en el agua.

La importancia del sistema sensorial de la línea lateral se pone de manifiesto por el gran numero de fibras nerviosas que van desde ella hasta el cerebro. El Dr. Barry Roberts, del Plymouth Marine Laboratory de Inglaterra, contó unas 6000 fibras sensoriales que se dirigían de la línea lateral al cerebro de una pintarroja (*Scyliorhinus*). Curiosamente, también existen nervios que van en sentido contrario, hacia las células sensoriales; los impulsos transmitidos por esos nervios inhiben las células de la línea lateral cuando el tiburón realiza movimientos violentos, como cuando ataca o escapa. El Dr. Roberts y sus colaboradores creen que se trata de un mecanismo de seguridad para evitar una sobrecarga y la fatiga de las células receptoras.

En efecto, los receptores de la línea lateral mantienen plenamente la capacidad de reaccionar, a punto para reanudar su función tan pronto como cesa el comportamiento violento.

El oído de los tiburones está íntimamente relacionado con el sentido de la línea lateral. En el oído interno se hallan grupos de células ciliadas que son estimuladas por vibraciones de frecuencia inferior a los mil ciclos por segundo (1000 Hz). Los estudios de campo confirman que los tiburones acuden a los sonidos de frecuencia entre 25 y 100 Hz, como los de baja frecuencia producidos por un pez bebiéndose.

La sabiduría popular de los habitantes de las islas del Pacífico conoce y explota la sensibilidad de los tiburones a los sonidos. Los pescadores de las islas de la Sociedad Fidji, Tonga y las Carolinas, entre otras, tienen la costumbre de agitar sonajas hechas de cascara de coco bajo el agua para producir ráfagas intermitentes de sonidos de baja frecuencia que atraen a los tiburones. Hay noticias de habitantes del Pacífico que ahuyentan a los tiburones con sonidos subacuáticos, pero aun no se ha conseguido realizar tal cosa de forma científica.

SENTIDOS QUÍMICOS (OLFATO Y GUSTO)

La sensibilidad de los tiburones a las sustancias químicas se pone de manifiesto mediante diversos hechos conocidos: el pescador submarino que pierde una pieza recién capturada porque un tiburón la ha localizado; los supervivientes heridos de un naufragio rodeados o atacados por tiburones o el uso de carne y sangre por parte de pescadores y fotógrafos para poner tiburones a su alcance son ejemplos claros. En los antiguos experimentos ya mencionados se suprimió cualquier posible estímulo visual para los tiburones en la mayoría de los casos. En los sacos olfativos, en el hocico del tiburón, reside la sensibilidad química fina (*olfato*), mientras que los receptores gustativos se encuentran en la boca y faringe, permitiendo una discriminación final del alimento antes de tragarlo.

Los investigadores actuales sobre la sensibilidad química de los tiburones requieren la utilización de estímulos químicos puros, ensayados en cantidades medidas bajo condiciones controladas. Puesto que todos estos requisitos son muy difíciles de conseguir en el trabajo de campo, estos estudios deben hacerse en laboratorio. Se registran los campos eléctricos en los órganos olfativos o en el cerebro para detectar las respuestas del sistema nervioso del tiburón a la aplicación de las diferentes sustancias químicas en los órganos sensoriales. Para completar el trabajo debe estudiarse el comportamiento de tiburones libres en condiciones naturales utilizando los mismos productos que se utilizaron en el laboratorio. La comparación entre las observaciones de campo y las del laboratorio ha sido muy útil: ha mostrado que tipo de sustancias tiene mayor efecto sobre los órganos sensoriales y sobre el comportamiento y en que se diferencian los productos atrayentes y repelentes sobre el olfato de los tiburones. Los experimentos de este tipo más exhaustivos que se hayan hecho recientemente se llevaron a cabo en el Lerner Marine Laboratory de las Bahamas, formando parte del programa de investigación sobre tiburones de la marina estadounidense. Se conectaron electrodos en el cerebro del tiburón galano (*Negaprion brevirostris*) y la gata nodriza (*Ginglymostoma cirratum*) en los diversos puntos señalados en el esquema.

Mientras se registraban las pautas de actividad eléctrica se hacían circular productos químicos mezclados con el agua de mar por los sacos olfativos. Las sustancias que atraen a los tiburones provocan unos cambios característicos en los órganos del olfato y en la parte anterior del cerebro. Varias sustancias presentes en la carne (*hemoglobina* y *seroalbumina*) provocan cambios en la actividad nerviosa, así como acercamiento y reacciones de alimentación en tiburones libres. Inesperadamente se halló que una parte posterior del cerebro (*bulbo raquídeo*) también mostraba cambios en la actividad nerviosa durante la estimulación, que resultaron ser debidos a los centros nerviosos que controlan la contracción de los músculos de las branquias.

Cuando el tiburón capta un estímulo químico atrayente, las branquias << laten >> mas fuerte expulsando mayor cantidad de agua a través de las hendiduras branquiales; entonces, mientras el tiburón se lanza hacia delante, las branquias se cierran contra el cuerpo para presentar una forma más hidrodinámica.

En Bimini se estudio el comportamiento de tiburones que nadaban libremente fotografiando el rastro de una luz parpadeante que llevaban adosada, y también mediante televisión submarina para seguir sus actividades en mar abierto. Por suerte se encontró una buena correlación entre los tipos de sustancias que producían los mayores cambios en la actividad cerebral en el laboratorio (*aminoácidos y aminos*) y los que desencadenaban el comportamiento de orientación y aproximación en el mar: Sin embargo se encontró que el mecanismo concreto de orientación utilizado por los tiburones para acercarse al estímulo químico variaba según las especies. Las gatas nodrizas (*Ginglymostoma cirratum*) se dirigen hacia él estímulo nadando de lado a lado a lo largo del << *corredor olfativo*>> siguiendo la mayor concentración del producto.

Los tiburones galanos (*Negaprion*) y especies emparentadas, reacciona al estímulo nadando hacia la corriente de agua mas fuerte y utilizándola de guía. Algunos de los atrayentes químicos más efectivos, componentes de la carne o la sangre, pueden afectar a la actividad cerebral y al comportamiento de un tiburón a concentraciones tan bajas como una millonésima parte de solución molar en el agua de mar. Para explicar como pueden llegar a estimularse los receptores olfativos con umbrales tan bajos, algunos biólogos han propuesto que las sustancias pueden quedar fijadas al revestimiento del saco nasal u olfativo y al irse acumulando alcanzar mayores concentraciones. Sin embargo, cuando se han introducido en el saco nasal sustancias marcadas radiactivamente y después se han examinado las células receptoras en busca de radiactividad acumulada, no se ha hallado nada.

La sustancia estimuladora circula libremente sobre los órganos del olfato excitando los receptores en unas milésimas de segundo, saliendo luego del saco nasal. Cuando detecta concentraciones mas altas del estímulo químico efectivo, la reacción del tiburón es intentar morder cualquier objeto visible próximo. Este efecto puede comprobarse en la fotografía en que un gran tiburón galano, después de ser estimulado con una mezcla invisible de aminos y aminoácidos, ataca frenéticamente burbujas de aire en la superficie del mar. Botellas de plástico que contienen mezclas de aminoácidos y aminos que se difunden lentamente en el agua, son atacadas por los tiburones que pasan cerca. Todo esto es una prueba mas de la importancia que tienen los trabajos de laboratorio para comprender el comportamiento de los tiburones en su ambiente natural. Se han abandonado prácticamente los intentos de conseguir un repelente químico << definitivo>>. En su lugar cada vez se presta mas atención a los repelentes naturales ya existentes. Estos se hallan en varios animales que parecen que no tienen ninguna defensa contra los predadores, pero que no son atacados por tiburones u otros peces.

Unos de los primeros repelentes naturales que se reconoció fue la holoturina, presente en el cohombro de mar *Actinopyga agassizi*. Cuando un tiburón intenta coger uno de estos cohombros de mar vivo lo cual sucede raramente lo suelta inmediatamente de la boca y no lo vuelve a molestar. La secreción protectora del cohombro afecta tanto a los receptores del olfato como a los del gusto. En el laboratorio, los registros de la actividad nerviosa muestran que la holoturina primero interrumpe y luego bloquea las respuestas de los quimiorreceptores. Una disolución de una parte de holoturina en 600000 puede matar a un tiburón de 20 Kq en un tanque, pero en mar abierto cualquier tiburón huiría antes de recibir esta dosis.

Un caso similar es el del pez relativamente inmóvil *Pardachirus marmoratus* llamado << lenguado de Moisés>>, del mar Rojo. Una secreción lechosa que queda retenida en la mucosidad que recubre la piel del pez disuade a los tiburones de morder a este lenguado. El repelente es una proteína ácida que reduce la tensión superficial del agua y trastoca la estabilidad de las membranas de las células receptoras. En gran numero de invertebrados relativamente lentos de muchos ambientes marinos, como por ejemplo los arrecifes de coral, quizás podrían encontrarse repelentes naturales aun más efectivos. Si evitan el ataque de los tiburones y pueden indentificarse químicamente y sintetizarse en cantidades suficientes, alguno de estos productos naturales podrían proporcionar un repelente útil para tiburones. Pero los investigadores hoy en día, después de los fracasos del << *Shark Chaser*>> y otros productos similares, son muy prudentes al valorar la eficacia de posibles repelentes.

LOS OJOS Y LA VISION

Los ojos de los tiburones son básicamente iguales a los que se encuentran en casi todos los vertebrados, con un globo ocular rígido que encierra una zona receptora sensible a la luz (retina). La retina de los tiburones consta sobre todo de *bastones* (células que funcionan con luz escasa). , pero también hay *conos* (células que funcionan a plena luz). El Dr. Samuel Gruber de la Universidad de Miami, que diseñó un experimento para estudiar la visión en colores de los tiburones, asegura que por lo menos una especie parece ser capaz de responder a indicadores coloreados. Por otra parte, muchas especies han demostrado que pueden distinguir diferentes intensidades de luz y formas.

El estudio de los ojos de los tiburones ha deparado pocas sorpresas; sin embargo se han puesto de manifiesto unas cuantas variaciones anatómicas interesantes relacionadas con los hábitats o comportamientos particulares de algunas especies. El tamaño y la posición de los ojos por ejemplo, varían bastante. Los ojos de los tiburones relativamente poco activos de aguas poco profundas como los sueños y tiburones alfombra normalmente miden menos del uno por ciento de la longitud total el cuerpo, lo cual indicaría que confían menos en la vista que en los otros sentidos. Las especies depredadoras activas de aguas intermedias tienen los ojos más grandes. En los zorros de anteojos, que habitan en aguas profundas, se da un aumento considerable del tamaño de los ojos; estos están rígidos hacia arriba y pueden llegar a medir un quinto del tamaño de la cabeza. Los ojos extremadamente grandes son típicos de los peces que viven a gran profundidad, y el hecho de que estén orientados hacia arriba puede facilitar la visión de la presa que estén atacando.

La mayor parte de los tiburones tienen los ojos bordeados por párpados inmóviles. Sin embargo algunos (como los carcarrinidos) tienen el párpado inferior transformado en una membrana nictitante. Esta membrana móvil y resistente recubre el ojo durante la alimentación y así lo protege. No es necesaria la existencia de párpados para tapar y lubricar el ojo o para reducir la cantidad de luz; la dilatación y la contracción de la pupila regula la entrada de la luz, sobre todo en las especies diurnas.

Quizás la característica más notable del ojo de los tiburones es la presencia de una especie de pantalla reflectora (*tapetum*) justo detrás de la retina. Las células que forman esta capa actúan como espejos, refractando hasta el 90 % de la luz de determinados colores de nuevo hacia las células receptoras de la retina; esto aumenta la sensibilidad del ojo y produce un brillo similar al que se ve en los ojos de los gatos. Las especies que viven en aguas poco profundas y bien iluminadas pueden oscurecer el tapetum mediante pigmentos que se expanden o se retraen. Todas estas adaptaciones del ojo refutan claramente la antigua idea de que la visión tiene papel secundario en la vida de los tiburones.

SENTIDO ELECTRICO Y MAGNETICO

El sentido de los tiburones que nos es menos familiar es el que les permite detectar corrientes eléctricas de bajo voltaje. Tales estímulos eléctricos pueden ser producidos por una presa o por corrientes marinas que circulen a través del campo magnético terrestre. Los tiburones pueden utilizar su <<sentido eléctrico>> para la orientación diaria en distancias relativamente cortas, para orientarse durante las grandes migraciones y para localizar presas cercanas. Los experimentos que estudian estas capacidades y analizan la función de los órganos que las hacen posibles, se encuentran entre lo más interesantes de los que se realizan actualmente sobre los órganos de los sentidos. Desde los años treinta se sabía que las pintarrojas (*Scyliorhinus*) y las rayas eran muy sensibles hacia los objetos metálicos en el agua. Dos investigadores holandeses, Dijkgraaf y Kalmijn, hallaron que las rayas pueden detectar diferencias de potencial tan bajas como 0,01 microvoltios por centímetro, lo cual representa la mayor sensibilidad eléctrica de todo el reino animal. Demostraron que los órganos sensoriales que captaban esos débiles campos eléctricos eran las ampollas de Lorenzini, delicados canales llenos de gelatina que se abren en unos poros presentes en la piel del hocico.

Recientemente los experimentos de laboratorio se han trasladado al mar abierto de forma ingeniosa. Kalmijn estuvo estudiando las respuestas de la musola pintada (*Mustelus canis*) a los estímulos eléctricos submarinos frente a las costas de Massachusset (EE: UU); para ello sumergió dos electrodos unidos al cable de un estimulador eléctrico que estaba en una balsa de goma en el área del estudio; por un tubo también unido al

cable iba saliendo extracto de pescado. Cuando el olor del pescado había atraído a los tiburones hacia la balsa, Kalmijn observaba su comportamiento a través de una caja con fondo de cristal; el comportamiento típico de la musola pintada era el siguiente: << Después de entrar en el área de estudio, los tiburones buscaban en la arena intentando obviamente localizar la fuente del olor; cuando se acercaban a los dispositivos submarinos, en lugar de morder el tubo por donde salía el extracto giraban bruscamente hacia los electrodos desde una distancia de hasta 25 cm atacando con furia la presa estimulada eléctricamente>>. Basándose en centenares de observaciones de tiburones atacando fuentes de corriente eléctrica, Kalmijn llegó a la conclusión de que los estímulos olfativos los atraían desde lejos; sin embargo, de cerca, los Campos eléctricos eran mucho más fiables.

Cabe la posibilidad de que los tiburones tengan un sentido electromagnético que les permita orientarse, una especie de brújula interna. Cuando un tiburón nada a través del campo magnético de la tierra se crean campos magnéticos inducidos que dependen de la dirección del movimiento del animal.

Experimentos realizados con tiburones leopardo (*Triakis semifasciata*) y con las pastinacas Han puesto de manifiesto que cambian la dirección de su movimiento si, mientras nadan, el campo magnético local se ve alterado por la puesta en marcha de una bobina de inducción. De hecho, cuando el campo magnético de la tierra quedaba neutralizado, los animales parecían perder la orientación por completo y nadaban de forma aleatoria. Estas observaciones plantean cuestiones de enorme importancia para comprender el comportamiento de los tiburones. También dejan entrever que queda mucho por investigar antes de que podamos decir que tenemos un conocimiento aproximado global del mundo sensorial de los tiburones.

INTEGRACION DE LOS SENTIDOS EN EL COMPORTAMIENTO

La imaginación humana por fuerza es insuficiente cuando se trata de hacerse una idea de todas las influencias sensoriales que determinan el comportamiento de un tiburón en un momento dado. Es muy improbable que el tiburón confíe en ningún momento en uno solo de sus sentidos; con seguridad, el cerebro del tiburón integra los impulsos nerviosos de miles de células receptoras que, mas o menos de forma simultanea, indican la dirección de estímulos mecánicos, químicos, visuales y eléctricos.

Durante los sucesivos pasos de las pautas de comportamiento, como son la alimentación o el ataque, puede predominar uno u otro de los sistemas sensoriales.

Como ejemplo final, pongamos por caso un tiburón que se orienta hacia una fuente potencial de alimento y finalmente se la come. Los sonidos transmitidos bajo el agua (un pez herido debatiéndose u otras vibraciones de baja frecuencia similares) pueden atraer al tiburón desde grandes distancias; mientras se aproxima a la fuente de sonido puede atravesar un corredor oloroso (procedente e una herida, una excreción. Etc.). El olor facilitara una orientación mas precisa, aunque la forma de conseguirla diferirá según la especie; unas se acercaran cruzando una y otra vez de lado a lado la pista olorosa y otras nadaran contra la corriente portadora del olor. Una vez cerca de la posible comida, los potenciales eléctricos producidos por los latidos del corazón o las contracciones musculares de la presa indicaran el lugar concreto donde se halla. Posiblemente el tiburón adquirirá mas información visualmente mientras rodea a la presa o la forma táctil tocándola con el hocico. El ataque definitivo requerirá una integración total, las membranas nictitantes se cerraran para proteger los ojos y las branquias proporcionaran una mayor cantidad de oxígeno, mientras contribuyen a que la forma del tiburón sea mas hidrodinámica cuando las mandíbulas empiecen a abrirse y cerrarse.

No hay un modo de comportamiento adecuado para todas las especies de tiburones, pues los órganos de los sentidos y el mundo sensorial de cada especie son algo distintos. Sin embargo, en cada caso podemos estar seguros de que tanto los órganos de los sentidos como el comportamiento que estos determinan están magníficamente adaptados al hábitat y las necesidades de cada especie. La cual es una de las principales razones de que los tiburones hayan tenido éxito durante unos 200 millones de años.

EL COMPORTAMIENTO DE LOS TIBURONES

Los muy notables sentidos de los tiburones se tratan en el capítulo quinto. Sin embargo, su comportamiento esta unido ineludiblemente a la eficacia de los sentidos olfatorios, químico, eléctrico y visual es sentido que influyen en cualquier aspecto de su vida y pueden ser responsables de lo que a nosotros nos pueden parecer comportamientos erráticos o peligrosos. La idea persistente de que los tiburones son autómatas ciegamente destructivos ha sido refutada por completo a base de los estudios que los muestran como animales complejos e inteligentes, capaces de aprender y poseedores de una estructura social refinada.

Las tradiciones ligadas a los tiburones han existido siempre que estos han ejercido influencia en las actividades humanas. Los isleños del trópico, por ejemplo, conocen desde hace mucho tiempo sus costumbres y hábitos, y saben determinar donde y cuando encontrarlos. Sin embargo, el interés por los tiburones históricamente ha sido mínimo en los grandes centros de población mundiales hasta bien entrado el primer tercio del siglo veinte. No solamente los contactos hombre – tiburón raramente trascendían, si no que existían muy pocos medios de comunicación capaces de difundir las noticias rápidamente a las regiones alejadas. La ciencia misma mostraba escasa preocupación por ellos, supuestos eruditos llegaron a poner en cuestión cualquier posible interés de los tiburones para el hombre.

Los pescadores marinos, en cambio, tenían en general un gran interés por los tiburones, puesto que estaban familiarizados no solo con la reducción de las capturas debida a los depredadores sino por los altos precios que se pagaban por ellos en determinadas regiones. Tal interés, a su vez, impulso estudios esporádicos por parte de investigadores de pesquerías de diversos paises entre principios de los años veinte y mediados de los sesenta, sobre todo en los Estados Unidos, Gran Bretaña y Australia.

Los progresos en la comprensión del comportamiento de los tiburones se aceleraron tras la creación del Grupo de Investigación sobre los tiburones en el seno del Instituto Norteamericano de Ciencias Biológicas en 1958. El grupo, apoyado en gran medida por la Oficina de Investigación Naval de los Estados Unidos, se ocupo de todos los aspectos de la biología de los peces elasmobranchios pero se hizo mas hincapié en la cuestión del peligro que representaban los ataques de los tiburones

Aunque el problema era bien conocido desde hacia tiempo en determinadas regiones del mundo, la preocupación que causaba en otras partes era muy pequeña hasta que la segunda guerra mundial trajo consigo la utilización global de los océanos mundiales. El problema continuo tras el fin de las hostilidades a causa de la importancia creciente de los mares en la realización de actividades recreativas.

• TIBURONES EN CAUTIVIDAD

En 1963 se hizo una recopilación de la distribución y la longevidad de los tiburones en cautividad de todo el mundo, la cual dio como resultado que se habían mantenido en acuario, por lo menos, durante unos meses, mas de cincuenta especies. De todos modos hasta hace poco solo sobrevivían un año o mas en estas condiciones unas pocas especies bentónicas y resistentes: sueños (*Heterodontus spp.*), Tollos (*Triakis spp.*), pintarrojas (*Scyliorhinus spp.*), el pez toro (*Eugomphodus taurus*) y la gata nodriza. La causa de que los éxitos sean tan escasos es que los tiburones cuando están en cautividad a menudo rechazan el alimento y acaban por morir. De hecho tras la captura pueden presentarse con rapidez cambios hematológicos graves, lo cual puede haber tenido como consecuencia que importantes investigaciones se hayan realizado con animales alterados. A medida que se conoce mejor el mantenimiento de tiburones en cautividad y en buena salud, mas especies se mantienen en grandes acuarios públicos durante mas de un año, incluso las mayores y mas pelágicas, como las pertenecientes al genero *carcharhinus*.

Actualmente se conocen técnicas seguras de transporte de tiburones a largas distancias así como los medios para mantener agua de alta calidad durante la cautividad. Proporcionar suficiente espacio para que haya libertad de movimientos, una profilaxis correcta y suministrar los complementos alimenticios necesarios, son

solo algunas de las practicas que se siguen actualmente para mantener a los tiburones en unos niveles de bienestar comparables a las condiciones naturales. Sorprendentemente se han hecho muy pocos estudios sobre los factores que controlan el comportamiento alimenticio, aunque el conocimiento del mismo debería considerarse de importancia capital para la salud de los tiburones en cautividad. Además, como la comida se emplea muchas veces para recompensar el comportamiento adecuado en experimentos de aprendizaje, los científicos y entrenadores han de basarse en el control de las motivaciones alimentarias; este control puede mantenerse mejor si se conocen los ritmos de alimentación de la especie cuando puede comer hasta saciarse.

Se ha atribuido al juvenil del tiburón galano una toma máxima de alimento cada quince días mientras que un sistema con recirculación del agua, control preciso de iluminación, temperatura, salinidad y velocidad del flujo se observo una toma máxima de alimento cada 3,5-4 días en la misma especie, con otro máximo menos claro a los 28 días. La toma máxima de cada cuatro días estaba precedida generalmente por un aumento gradual de dos o tres días y seguida de un descenso brusco en la calidad de alimento ingerida, lo cual daba a entender que después de saciarse el animal necesitaba varios días para recuperar el apetito.

El comportamiento alimentario natural de los tiburones se ha observado muy raramente durante el día, lo que indica que la mayor parte de estos depredadores se alimentan durante las horas crepusculares o nocturnas. Los pocos experimentos que se han hecho sobre esta cuestión demuestran la existencia de ritmos con un periodo cercano a las 24 horas (incluso en la oscuridad total); ritmos diarios que parecen estar directamente relacionados con la alimentación.

INTERACCIONES HOMBRE- TIBURÓN

Se ha escrito mucho sobre el peligro que representan los tiburones para los seres humanos, y gran parte de las obras antiguas sostienen la tesis de que el ataque del tiburón esta motivado por el hambre. Esta idea se puso en duda en 1969, cuando los investigadores estadounidenses Baldrige y Williams encontraron algunas constantes en los casos registrados en el Fichero Internacional de ataques de Tiburones. En estos casos frecuentemente había heridas muy graves pero muy poca o ninguna perdida de carne.

Aprecia que las heridas habían sido causadas únicamente por los dientes de la mandíbula superior durante una especie de acuchillamiento o un ataque seguido inmediatamente por una huida; este tipo de heridas no era propio de un ataque motivado por hambre.

El tiburón gris también desencadena ataques por motivos distintos de la alimentación, ataques que son peculiares por que van precedidos por una pauta de comportamiento muy estereotipada llamada << despliegue de natación exagerada>>. La intensidad del despliegue varia; el máximo se produce cuando alguien se acerca mucho al tiburón, sobre todo si esta acorralado y no puede escapar. Este despliegue, aunque normalmente no se realiza durante la alimentación, se parece a la acción del cuerpo y de la Cabeza durante un mordisco exagerado y parece prevenir del mismo acto de la alimentación. Solo el tiburón gris realiza el despliegue completo, pero pueden observarse elementos de el en el tiburón de las Galápagos (*Carcharhinus galapagensis*), el tiburón lustroso, el tiburón de morro negro (*Carcharhinus acronotus*) y el lametón (*Sphyrna tiburo*).

Dado que estos despliegues no dependen del lugar ni están relacionados con la alimentación su significado no esta claro. El hecho de que los tiburones grises sean tan agresivos a pesar de ser relativamente pequeños (normalmente 1 y 1,5 metros) contrasta con el comportamiento de otros tiburones. Raramente se observan agresiones abiertas, ataques, persecuciones o amenazas claras. Incluso cuando se alimentan, aunque sea durante un << frenesí devorador>>, los tiburones están únicamente interesados en conseguir un bocado (a veces mordiéndose unos a otros aparentemente por error) más que en competir entre ellos.

Podría darse un comportamiento agresivo si los tiburones defendieran determinados espacios de terreno, pero no hay nada que permita afirmar que especie alguna sea verdaderamente territorial. Cuando hay alguna

agresión puede ser debida a los intentos de determinados individuos de mantener una cierta dominancia en una zona concreta. Ultimamente se ha podido comprobar que las hembras de tiburón gris muestran una agresividad elevada y despliegues de natación exagerada en las áreas de cría, quizás se defienden así de una posible depredación.

COMPORTAMIENTO SOCIAL

La visión clásica del tiburón es la de un cazador solitario que recorre los océanos en busca de comida. Aunque esto puede ser cierto para grandes especies como el jaquetón y el tiburón tigre, muchas otras especies van en grupos, al menos durante una parte de su vida. Unos de los casos más espectaculares de esta costumbre se da en las cornudillas (*Sphyrna lewini*). Grupos diurnos de mas de un centenar de individuos se reúnen cerca de islas o montes submarinos en el Golfo de California, entre Baja California y la costa oeste de México. Por desgracia disponemos de poca información de esa u otra especie de tiburón, aunque se han detectado relaciones de dominante – subordinado (jerarquía social) entre diferentes especies. Los tiburones oceánicos (*Carcharhinus longimanus*) dominan a los tiburones lustrosos de talla comparable cuando ambas especies se están alimentando. Los tiburones de puntas blancas (*Carcharhinus albimarginatus*) dominan a los de las Galápagos y ambos dominan al tiburón macuira (*C. Limbatus*). Sin embargo tales interacciones pueden reflejar comportamientos anti-depredación por parte de las especies subordinadas. Se ha podido observar la existencia de una jerarquía social dentro de la misma especie en el lanetón, o al menos las hembras suelen apartarse de los machos independientemente de su talla; la razón de este comportamiento no esta clara, pero el hostigamiento a que los machos de muchas especies de tiburón someten a las hembras y los mordiscos que les infligen durante el apareamiento podría explicar por que los rehuyen. Hay que decir sin embargo que estos mordiscos no son privativos de los machos, también algunas hembras muerden a otras mientras no están alimentando e incluso los machos a veces muestran tales heridas.

Las jerarquías sociales observadas entre miembros de una especie determinada sea la mielga, el lanetón, el tiburón de puntas blancas o el jaquetón siempre están claramente relacionadas con la talla: es decir, los individuos pequeños se apartan de los grandes. Aunque esto pueda parecer un mecanismo anti-depredación, esta organización es típica de muchos peces. Podríamos preguntarnos que necesidad tiene los tiburones adultos de desplazarse en grupo o en bancos en la circunstancia que sea. Es fácil de comprender que los tiburones pequeños lo hagan, por que la agregación disminuye las probabilidades de que un individuo concreto sea devorado. Pero esto carece de importancia cuando los tiburones son lo suficientemente grandes como para que el riesgo de depredación sea reducido. Quizás la respuesta sea que el alimento se presenta en <<manchas>> muy separadas unas de otras y cada individuo aprovecha las capacidades sensoriales de todo el grupo. Esta ventaja desaparece si no hay suficiente alimento para el todo el grupo; de manera que, en las época de apareamiento, el tamaño de un grupo de tiburones puede ser un indicador de la abundancia de presas.

La actividad social determinante en los animales que se reproducen sexualmente es el apareamiento o la copula. La escasez de observaciones de tiburones copulando indica o bien que esto sucede raramente o que esto ocurre sobre todo de noche: los pocos casos observados durante el día demuestran que hay grandes similitudes entre especies no emparentadas en cuanto a las posturas y actividad de las parejas que están copulando. Este tipo de comportamiento se ha observado en las pintarrojas (*Scyliorhinus canícula* y *S. torazane*), el suño cornudo (*Heterodontus francisci*), el tiburón de puntas negras (*Carcharhinus melanopterus*), la gata nodriza y el tiburón coralino de puntas blancas (*Triaenodon obesus*); todas las copulas tuvieron lugar en el fondo, excepto un caso en que se vio una pareja de tiburones galanos copulando en superficie. En casi todos los casos el macho mantiene a la hembra sujeta mediante un mordisco en una aleta pectoral, sin duda para facilitar la introducción del pherigopodio en el orificio genital femenino.

Los próximos estudios sobre el comportamiento social de los tiburones sin duda aprovecharan el hecho de que los tiburones a menudo realizan acciones reconocibles y estereotipadas: el despliegue de natación exagerada de los tiburones grises significa amenaza, así como el << despliegue de encorvamiento >> de los lanetones, los tiburones lustrosos y los tiburones de morro negro. Algunas acciones concretas de las cornudillas macho

parecen estar dirigidas únicamente a las hembras de la misma especie, lo cual podría indicar la existencia de algún tipo de cortejo.

LOS TIBURONES EN SU AMBIENTE

Los tiburones son relativamente raros en muchas regiones, se desplazan a grandes distancias, son esquivos, frágiles (por lo que se refiere a la captura y el transporte) y pueden ser peligrosos.

Antes de poder incrementar de forma significativa nuestros conocimientos de la ecología de estos animales habrá que obviar todos esos inconvenientes. El uso de la telemetría ultrasónica submarina ha significado un gran avance en ese sentido, junto con otras herramientas como pequeños sumergibles monoplasas o biplazas, la televisión subacuática, la estereofotografía, embarcaciones diseñadas a propósito e incluso globos atados a los tiburones. Gracias a la utilización de estos medios y a las ideas inspiradas por la etología y la ecología del comportamiento, sin duda cada vez vamos a ir sabiendo mas sobre estas cuestiones.

Especialmente por lo que hace referencia a uno de los mayores vacíos en nuestro conocimiento de los tiburones: sabemos que estos depredadores pueden interceptar una serie de señales visuales, químicas, mecánicas y eléctricas de sus presas y utilizarlas en su provecho; sin embargo desconocemos casi por completo la forma en que usan las señales para comunicarse unos con otros. ¿Es posible incluso que algunos tiburones intenten comunicarse con sus presas mediante señales engañosas? Si conociéramos mejor sus procesos de comunicación, podríamos estar mas cerca de comprender aspectos importantes de su comportamiento.

Las marcas corporales, por ejemplo, se utilizan en todo el reino animal como elemento de comunicación. ¿Es posible que las notorias marcas que presentan algunas especies de tiburón cumplan un cometido semejante? Los dibujos del tipo de los que tienen los angelotes sirven para camuflarse. Sin embargo muchos tiburones presentan zonas de pigmentación por ejemplo en los bordes de las aletas que aparentemente no pueden tener estaré función, ¿Podrían servir estas marcas para comunicarse? Existe una idea da para explicar de forma plausible la existencia de marcas blancas en las aletas de una especie extendida por los océanos tropicales y subtropicales, el tiburón oceánico (*Carcharhinus longimanus*). Aunque esta idea se refiere a la comunicación, no esta relacionada con la comunicación entre individuos de esta especie en concreto, sino con otro tipo de comunicación que proporcionaría información engañosa a las presas en provecho del tiburón. Mientras se realizaban experimentos acústicos con tiburones de mar abierto en aguas profundas de las Bahamas, a menudo se encontraban tiburones oceánicos. Estos se movían lentamente, de forma casi letárgica; sus movimientos aprecian abúlicos comparados con los otros tiburones que se habían observado a lo largo de los años. Sin embargo no había que dejarse engañar por esta lentitud, esta especie puede moverse a velocidades asombrosas a distancias de mas de 30 metros. Estas velocidades explican, al menos en parte, algo que se sabe desde hace tiempo: entre sus presas se hallan algunos de los peces más rápidos del océano: atunes, caballas, lampugas e incluso el marlin blanco. Es muy improbable que este tiburón pueda capturar presas tan rápidas persiguiéndolas desde detrás y también que pueda que pueda sorprenderlas en mar abierto. He aquí una posible explicación al enigma: los tiburones oceánicos se introducen en los bancos de pequeños peces de superficie cuando los atunes, caballas o marlines se están alimentando de ellos. Mientras estos últimos se ocupan de devorar a sus presas, literalmente se meten dentro de la boca del tiburón. No puede dejar uno de preguntarse que posibilidades tiene el tiburón de colocarse precisamente al final de la trayectoria de uno de estos veloces peces. La explicación se basa en un efecto visual (muchos buceadores han confirmado esta observación). Mientras el tiburón esta cerca su silueta es inconfundible; pero cuando se halla en él limite de visibilidad, la vista se dirige irremisiblemente hacia las puntas blancas de sus aletas, resultando que el cuerpo del tiburón, grisáceo y contrasombreado, se hace indistinguible, de hecho el tiburón parece esfumarse a menos que se haga un esfuerzo de concentración. Y cuando ya no puede indentificarse la forma, la atención se fija en las tres a cinco manchas blancas que se mueven en formación. A veces, cuando se reúnen dos tiburones oceánicos, puede verse un << cardumen >> de manchas blancas que se mueven por el agua clara. El efecto de esta ilusión óptica es especialmente llamativo durante las horas de luz moderada o escasa, ya que entonces las

manchas contrastan mas sobre la luz del fondo.

Ahora viene la especulación: si el ojo humano y el de los peces mencionados no son muy distintos en cuanto a su nivel general de sensibilidad, la percepción que se observa un <<cardumen>> de manchas blancas en lugar de un tiburón oceánico explica como puede capturar estas presas el tiburón. Si a una cierta distancia las manchas blancas aparecen como un pequeño cardumen de peces de la medida adecuada, los veloces depredadores acudirán hacia esa << presa >> y si sobrepasan un punto a partir del cual la súbita aceleración del tiburón oceánico supere su movimiento de huida, pueden convertirse en inesperada víctima de las << manchas >>. En definitiva las manchas blancas del tiburón oceánico podrían ser marcas de reconocimiento intraespecifico; pero parecen tener otra función, la de servir de señuelo para atraer peces veloces que cazan por la vista. Esto explicaría también por que la primera aleta dorsal y las pectorales son mucho más grandes proporcionalmente que la mayor parte de los tiburones: el aumentar el tamaño de un señuelo aumenta también su eficacia puesto que así puede ser visto a mayor distancia y la probabilidad de que atraiga a las presas es mayor. Las grandes aletas pectorales juegan un importante papel cuando el tiburón se desliza sin esfuerzo aparente, y la dorsal contribuye a estabilizar al animal durante los fuertes acelerones repentinos; en todo caso, sean cuales fueren las presiones selectivas que hicieron que las aletas creciesen, el sistema de las manchas debe de haberse <<beneficiado>> de ello pues un mayor tamaño permite atraer presas desde mas lejos.

La mayor parte de nuestros conocimientos sobre el comportamiento de los tiburones están basados en observaciones de unas pocas especies. Aun así estos conocimientos son inmensamente mayores que los que se tenían hace solo unos pocos años. Los hechos han reemplazado a las conjeturas y leyendas que habían estado íntimamente relacionadas con estos animales durante tantos años. El número de científicos que trabajan sobre el comportamiento de los tiburones siempre ha sido pequeño, pero incluso ese número parece que esta disminuyendo. Los tiburones son, por su propia naturaleza difíciles de estudiar; Tienen un radio de acción muy grande y habitan en un medio poco accesible, son nadadores relativamente rápidos y frecuentemente van solos o en grupos muy pequeños. Muchas especies interesantes se encuentran solo en lugares remotos. La mayor parte de las especies son frágiles y requieren una captura y transporte muy cuidadosos, instalaciones de mantenimiento muy grandes, calidad del agua alta y alimentación adecuada. Por ultimo, muchas de las especies desde el punto de vista de los intereses humanos son formidables y peligrosas.

Cada vez que los observadores entran en el agua en sus proximidades hay que tomar estrictas medidas de seguridad. Estas y otras limitaciones significan que los estudios etológicos y ecológicos han de hacerse en la naturaleza a largo plazo, acumulando la información demasiado lentamente para los modernos compiladores de la ciencia. Quedan para el futuro importantes avances en el conocimiento del comportamiento de los tiburones siempre y cuando los científicos no nos desanimemos por las muchas dificultades que han hecho que nuestro nivel actual de comprensión tardara tanto en alcanzarse.

ECOLOGIA DE LOS TIBURONES

Los tiburones son parte importante de casi todos los ecosistemas marinos. Se encuentran en ensenadas someras y en estuarios, en aguas frías de costas rocosas, en arrecifes tropicales de coral, en el centro el océano y en las profundas llanuras abisales. Cada especie de tiburón esta bien adaptada a las condiciones físicas y a las relaciones biológicas que caracterizan su entorno.

Los tiburones desempeñan el papel de superpredador en la mayor parte de las comunidades marinas y son el equivalente de los grandes carnívoros de los ecosistemas terrestres. Los estudios de ecología de los tiburones comprenden muchos aspectos de relaciones entre los mismos y su medio ambiente. Entre ellos, los factores que determinan su número y distribución, las relaciones con sus depredadores y sus presas y la competencia con otras especies por el espacio y el alimento. Puesto que se desplazan a distancias considerables y viven en un ambiente que dificulta la observación prolongada y el estudio experimental, los tiburones constituyen un reto para los ecólogos marinos. Nuestra comprensión del papel que desempeñan en los ecosistemas marinos aun es muy limitada, queda mucho que investigar.

Las diferencias más visibles entre las distintas especies e tiburones están en la forma de la cabeza y de la cola, la articulación de la mandíbula con el cráneo y la forma de los dientes; estas diferencias pueden explicarse como adaptaciones a diversos ambientes en que las especies han de alimentarse, evitar a los depredadores y reproducirse. El estudio de los tiburones desde un punto de vista ecológico nos ayuda a comprender mejor la dinámica de las comunidades marinas y de los factores ambientales que orientan las líneas de la evolución de estos peces.

Este capítulo está dividido en dos partes principales. La primera trata de los hábitos alimentarios y de las adaptaciones ambientales que permiten a los tiburones alimentarse eficazmente de sus presas. La segunda analiza la estructura de una comunidad de tiburones en un arrecife de coral típico del Pacífico y explica cómo pueden coexistir tiburones de diferentes especies en un mismo ecosistema.

ALIMENTACION Y ADAPTACIONES

Uno de los hechos más notable referente a los tiburones actuales es el gran número de características que comparten con sus antepasados que habitaron los mares hace más de 300 millones de años. Lo más remarcable es la asombrosa similitud de la forma del cuerpo que se encuentra en especies con gran diversidad de tamaños y formas de vida. Por ejemplo, el tiburón ballena (*Rhincodon typus*) llega a medir más de quince metros y se alimenta filtrando plancton y pequeños peces mediante las espinas branquiales en los mares tropicales; esta especie enorme tiene una estructura corporal muy parecida a la del tiburón cigarro (*Isistius brasiliensis*), que no sobrepasa el medio metro de longitud y es una especie de parásito que se alimenta de los pequeños trozos de carne que arranca de atunes, marlines, marsopas y ballenas. La persistencia de esta forma básica del cuerpo en diversidad de ambientes indica que su historia evolutiva los tiburones adquirieron tempranamente características que los convirtieron en depredadores prósperos.

Si examinamos cada especie en concreto de forma más detallada comprobaremos la existencia de diferentes morfológicas relacionadas con la alimentación. Quizás las diferencias más marcadas están en la forma de los dientes, que se adaptan al tipo de presa. Algunas especies bentónicas como los sueños (*Heterodontus* spp.) y musolas (*Mustelus* spp.) tienen los dientes modificados para triturar invertebrados de caparazón o concha duros como crustáceos (cangrejos y langostas) y moluscos (almejas). Otros tiburones tienen los dientes planos y triangulares con los bordes afilados y serrados para cortar las presas; este tipo de dientes se encuentra en muchas especies, incluidas todas las de tiburones típicos (familia *Carcharhinidae*), el jaquetón (*Carcharodon carcharias*) y los peces martillo (familia *Sphyrnidae*). Todos ellos se alimentan sobre todo de peces y cefalópodos en diversos ecosistemas marinos. Un tercer tipo general de diente sería largo y estrecho, con borde liso; estos dientes son adecuados para sujetar presas que se han de tragar enteras; los tienen el pez toro (*Odontaspis taurus*), el marrajo y el cailón (familia *Lamnidae*).

Existen dientes de muchas otras formas, algunas de ellas exclusivas de una sola especie. Por ejemplo, el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) tiene los dientes planos y triangulares, fuertemente serrados por una gran muesca primaria en el borde posterior. Esta forma es adecuada para cortar el duro caparazón de las tortugas y para arrancar trozos de presas muy grandes como mamíferos marinos tropicales y otros tiburones. La importancia de la forma del diente en la alimentación se comprueba con los cambios de ésta que pueden darse durante la vida de un tiburón. Por ejemplo los jaquetones de menos de tres metros de longitud se alimentan de peces pequeños que normalmente tragan enteros mientras que los jaquetones mayores se alimentan sobre todo de grandes mamíferos marinos que devoran a trozos. Los jaquetones jóvenes tienen dientes estrechos que se parecen a los del marrajo y son adecuados para capturar peces pequeños (frecuentemente, cuando son capturados, los jaquetones pequeños se confunden con marrajos a causa de la forma de los dientes). En cambio cuando sobrepasan los tres metros de longitud adquieren dientes triangulares y serrados para cortar presas que ya son demasiado grandes para tragarlas enteras. Así los hábitos alimentarios y el éxito depredador están íntimamente relacionados con la estructura dental. El cambio de la forma de los dientes asociado al crecimiento también se ha comprobado en los *Carcharhinidae* y los peces martillo pero todavía no está clara su función en relación con la alimentación.

En especies que frecuentan los mismos hábitats se encuentran adaptaciones ecológicas similares, pero también hay diferencias. La tintorera (*Prionace glauca*) es frecuente en las aguas superficiales del Pacífico nororiental y el Atlántico norte; planea elegantemente en el agua gracias a sus anchas aletas pectorales, con lentas ondulaciones del largo cuerpo y de la cola. Se alimenta preferentemente de peces pequeños como anchoas y sardinas y de calamares de pequeño tamaño que migran desde aguas profundas hasta la superficie durante la noche. La tintorera tiene la boca pequeña y los dientes reducidos, triangulares y serrados para alimentarse de presas no muy grandes. El marrajo (*Isurus oxyrinchus*) es un visitante estival de las mismas aguas. Esta especie tiene aletas pectorales cortas y robustas, el cuerpo fusiforme y la cola con el lóbulo superior y el inferior casi de la misma longitud. A diferencia de la tintorera está adaptado a nadar a gran velocidad y se alimenta a costa de los bancos de caballa y de otros peces. Tiene los dientes largos y finos para capturar a sus presas. A pesar de sus diferencias morfológicas estos dos tiburones tienen una coloración muy parecida; los dos tienen el lomo de color azul oscuro en contraste con el vientre blanco. Esta coloración sirve a ambas especies para camuflarse en su ambiente de mar abierto y para hacerlas prácticamente invisibles a sus presas (y depredadores) a cierta distancia. De esta forma, mientras que cada especie puede tener diferentes adaptaciones, también muestran características comunes que acrecientan su éxito en un hábitat determinado.

COMUNIDADES DE TIBURONES DE LOS ARRECIFES DEL PACÍFICO

La mayoría de las islas y atolones de coral del Pacífico central tienen arrecifes de coral cuyo perfil submarino es parecido al que muestra en el esquema adjunto. Normalmente hay una llanura o planicie recifal muy poco profunda que separa el mar abierto de las someras aguas interiores, que pueden constituir una gran laguna. La planicie recifal suele quedar al descubierto en la marea baja y solo hay grandes peces cuando está inundada. El post-arrecife o laguna normalmente está salpicado de parches recifales de coral vivo sobre fondo arenoso. En el lado del mar se encuentra la zona del frente recifal, que rápidamente desciende hacia las aguas profundas. El post-arrecife generalmente se comunica con el mar abierto mediante una serie de canales profundos que atraviesan la planicie recifal.

La composición en especies y distribución de las comunidades de tiburones de diferentes arrecifes tropicales del Pacífico son notablemente similares. El visitante más común de la planicie recifal durante la marea alta es el tiburón de puntas negras (*Cacharhinus melanopterus*). Jóvenes y adultos de esta especie frecuentan aguas tan someras que a menudo tienen la aleta dorsal completamente fuera del agua. Este tiburón relativamente pequeño llega hasta 1,5 metros y se alimenta de una amplia variedad de peces, crustáceos y cefalópodos que viven en la planicie recifal y sus inmediaciones. Es una especie activa que puede dar giros rápidos y frecuentemente se desplaza cerca de la planicie recifal en grandes grupos que muestran un alto nivel de excitación cuando se están alimentando. Su tamaño relativamente pequeño les permite buscar el alimento eficazmente en aguas someras que son menos accesibles para las otras especies más grandes. El tiburón de puntas negras no solo se encuentra en la planicie recifal donde es el más común, de menos de quince metros, de ambos lados del arrecife. La telemetría y los estudios de marcaje convencional indican que el tiburón de puntas negras tiene un territorio limitado, frecuenta siempre las mismas zonas del arrecife y se alimenta sobre todo de noche.

Otro tiburón común en la mayoría de los arrecifes del Pacífico es el tiburón coralino de puntas blancas (*Triaenodon obesus*). Esta especie es ligeramente mayor que el de puntas negras y llega a los dos metros. Tiene el cuerpo flexible y esbelto y nada cerca del fondo, entre grietas y cuevas, en busca de comida. El coralino de puntas blancas es más abundante a profundidades de entre cinco y cuarenta metros pero prefiere hábitats con fuerte relieve vertical y abundantes intersticios. Muy rara vez se observa en la planicie recifal o en aguas muy someras. Se alimenta de diversos peces del arrecife, pulpos y crustáceos. Durante el día reposa (a veces en grupos) en cuevas o en el arrecife descubierto con la boca abierta y orientada a contracorriente, aprovechando las corrientes de agua para ventilar las branquias. Diversos estudios de telemetría y de marcaje han demostrado que cada individuo a determinadas áreas concretas del arrecife donde se les puede ver durante periodos de muchos años. Aunque se le ha visto comer durante el día, su actividad se incrementa por la noche, con lo cual la caza podría ser también más intensa. La capacidad de detectar campos eléctricos mediante los

órganos electrorreceptores del hocico (*las ampollas de Lorenzini*) podría ser especialmente importante para esta especie mientras busca las presas en cuevas y grietas, si bien está comprobado que también utilizan el olfato.

El tiburón más familiar para los buceadores de aguas profundas de arrecifes del Pacífico central es el tiburón gris (*Carcharhinus amblyrhynchos*). Es algo mayor que el coralino de puntas blancas, sobrepasa los dos metros; su distribución se solapa bastante con la de este, pero es más abundante en zonas profundas tanto en el lado de mar abierto del arrecife como en la laguna. Se dan agrupaciones particularmente grandes de tiburones grises en los canales que atraviesan la planicie recifal. Se alimentan preferentemente de peces y cefalópodos. En el atolón de Enewetak los tiburones grises atacan cebos de goma en forma de calamar durante el día, señal bastante clara de que se alimentan a esas horas. Parece ser que esta especie (como la mayor parte de los otros tiburones de arrecife) no se alimenta cada día, por que la gran mayoría de los estómagos examinados estaban vacíos. Su comportamiento está bien estudiado; es muy conocido su despliegue amenazante que se caracteriza por un movimiento de natación exagerada con la espalda arqueada, las aletas pectorales bajas, y el hocico levantado. Se puede provocar este comportamiento si los buceadores acorralan al tiburón contra el arrecife y a menudo precede al ataque. Otras veces, en cambio, son muy agresivos frente a los submarinistas sin provocación aparente. Este comportamiento tan particular debe de servir en situaciones más naturales como medio de defender un territorio o espacio individual frente a otros tiburones, o quizás como defensa frente a grandes depredadores como el tiburón tigre. Queda por investigar su importancia en la distribución espacial de individuos de la misma o diferente especie.

En el lado exterior del arrecife se encuentra comúnmente una especie de gran tamaño: el tiburón de puntas blancas (*Carcharhinus albimarginatus*). Esta especie es mayor que el tiburón gris y los adultos se encuentran típicamente por debajo de los 25 metros. Se alimenta de peces, calamares y pulpos asociados con el arrecife. Otros tiburones se encuentran en el arrecife exterior, pero menos estudiados son el tiburón macuira (*C. limbatus*), el tiburón sarga (*C. leudas*) y los peces martillo (*Sphyrna spp.*). Se sabe relativamente poco de la ecología de estas especies en los arrecifes del Pacífico y de los factores que afectan su distribución y abundancia.

El mayor tiburón en casi todos los arrecifes del Pacífico es el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*), que puede sobrepasar los cinco metros. Tiene el hocico romo, la cabeza muy grande y los dientes planos y triangulares ya descritos. Se alimenta de diversas presas de muchos hábitats y quizás tiene la dieta más diversificada de todos los tiburones. Generalmente se encuentra en aguas profundas de la parte exterior del arrecife, pero también se encuentra en los canales y pasos profundos. Algún individuo puede llegar a las aguas someras cercanas a la planicie recifal para alimentarse de las aves marinas que descansan en la superficie del agua. También capturan presas más pequeñas como crustáceos bentónicos, cefalópodos y pequeños peces, probablemente en aguas profundas cerca del arrecife. Esta especie también es un depredador voraz de grandes pastinacas y otros tiburones. A causa de su gran tamaño y capacidad de desplazamiento, poco se sabe sobre sus hábitos territoriales. Una hembra de cuatro metros que se estuvo siguiendo mediante telemetría ultrasónica, asociada durante dos días a un arrecife de Hawái, se desplazó diariamente unos 80 Km. y cubrió una zona de unos 100 k. Este tiburón en concreto también realizó incursiones nocturnas en las aguas profundas del talud recifal donde posiblemente se alimentaba de peces e invertebrados.

La distribución y abundancia de los tiburones en las comunidades marinas está fuertemente influenciada por las adaptaciones morfológicas y de comportamiento de cada especie a su medio físico y a su presa. Hemos estudiado un medio particular, pero la ecología alimentaria y el éxito depredador de cada especie en otros hábitats están determinados por adaptaciones similares.

Queda mucho trabajo por hacer para aumentar nuestro conocimiento del papel de los tiburones como depredadores en los ecosistemas marinos de todo el mundo.