



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS TIBURONES
ZORRO *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 y
***Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) EN EL**
PACÍFICO ECUATORIANO

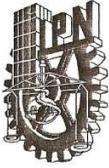
TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

CARLOS JULIO POLO SILVA

LA PAZ, B. C. S., DICIEMBRE 2008



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 11 del mes de Noviembre del 2008 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS TIBURONES ZORRO *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935
Y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) EN EL PACÍFICO ECUATORIANO"

Presentada por el alumno:

POLO
Apellido paterno

SILVA
materno

CARLOS JULIO
nombre(s)

Con registro:

A	0	7	0	3	3	3
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

PRESIDENTE

DR. DAVID AÚRIOLES GAMBOA

SEGUNDO VOCAL

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

SECRETARIO

DR. SERGIO AGUÍNIGA GARCÍA

TERCER VOCAL

DR. SETH D. NEWSOME

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 21 del mes Noviembre del año 2008, el (la) que suscribe CARLOS JULIO POLO SILVA alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A070333 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA y cede los derechos del trabajo titulado: "ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS TIBURONES ZORRO *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 Y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) EN EL PACÍFICO ECUATORIANO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: carlosjpolo@gmail.com felipe.galvan@gmail.com
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Carlos Julio Polo Silva

CARLOS JULIO POLO SILVA

nombre y firma

DEDICATORIA

*En primer lugar a Dios por llenarme
De valor, sabiduría, fortaleza y amor
Para cumplir esta etapa de mi vida.*

*A mis padres por enseñarme todo lo necesario
Para poder enfrentar los retos de la vida,
Este logro es la muestra de su esfuerzo, los amo
Con todas las fuerzas de mi corazón*

*A mi princesa Angélica por ser la gran acompañante
De esta aventura, llenándome de, amor energía y
Compresión durante todo este proceso, gran parte de
Esto es gracias a tí.*

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional por permitirme ser parte de su grupo, dándome la oportunidad de llevar acabo uno de mis sueños

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa Institucional de Formación de investigadores del IPN (PIFI) por el apoyo económico otorgado para realizar este estudio.

Al Doctor Felipe Galván Magaña por ser mi director, concejero y amigo durante la maestría, por todas sus sugerencias y debates para ir más allá de y en busca de lo que no se sabe y se infiere, o de lo todo lo contrario. Si no fuera por usted no habría conocido el enigmático y fascinante mundo de los tiburones, específicamente los que son objeto de esta investigación, de verdad gracias por creer tanto en mi Doc.

A los doctores Andrés Abítia Cárdenas, Sergio Aguñiga García y David Auriolés por sus valiosas sugerencias durante todas las revisiones, la verdad les agradezco mucho, Dr. Abítia muchas gracias por las discusiones referente a que un método no lo puede todo solo, Dr. Aguñiga muchísimas gracias por dejarme ver su amplia experiencia en el mundo de los isotopos, es de admirar. Dr. Auriolés aunque fueron pocas las charlas, su opinión siempre fue concreta y precisa.

A mis compañeros de estudio Angie, Jime, Mauricio, Ruty por los buenos momentos, por los trabajos en grupo que nos enseñaron diferentes formas de pensar y de disfrutar de la compañía, por las salidas de campo y de paseo para tomar muestras y conocer un poco las belleza de las playas de este lado del país.

A mis amigos vecinos del CIB Ana y Jose por recibirnos nuevamente en sus vidas y compartir tantas y tantas alegrías y situaciones, gracias mi Ana por ser mi gran

amiga y formar parte de todo este proceso constructivo. Casi se me olvida la chiquita (violeta) que no me quiere si no por teléfono, es por ese medio que me dice cosas bonitas y me enterece y me hace sentir tan humano.

A Pilar y Carlos por ser tan amables y compartir con nosotros muchos momentos agradables de sus vidas, Por sus consejos que están llenos de buena energía y positivismo, gracias pili por brindarme un poco de tus conocimientos taxonómicos y tróficos en el mundo de los tiburones.

A Yassir Torres por sus instructivos en la manipulación de las muestras para los análisis isotópicos, por sus valiosas sugerencias y explicaciones para la aplicación de pruebas estadísticas llegaron en el momento indicado.

Al señor Humberto Ceseña por colaborarnos en todos los trámites académicos siempre con la disponibilidad necesaria para cumplir nuestros caprichos, muchas gracias de verdad.

A mis padres nuevamente por creer en mí, por darme la libertad de volar y tomar lo mejor de todo lo que hago, estoy completamente orgulloso de ustedes, me dieron todas las herramientas necesarias para ser un buen hombre y una mejor persona cada día.

A mi tía Dori porque gracias a tu apoyo y ayuda logre entrar a este país y cumplir el sueño de realizar un posgrado trabajando en lo que más me gusta, los tiburones, gracias por ese apoyo y esa fe que me tiene.

A mi Novia, Mujer y mi Amiga que siempre ha estado allí, desde el momento en que surgió la idea de venirnos a esta aventura, por estar a mi lado en cada momento,

compartir mis tristezas y alegrías, por ser ese motor que me impulsa todos los días a seguir luchando por todos nuestros sueños, esos mismos sueños que poco a poco se van concretando, gracias mi princesa, por ser mi aliada y mi defensora empedernida durante todo este tiempo, gracias Angélica mi princesa consentida muchas gracias.

TABLA DE CONTENIDO

LISTADO DE TABLAS.....	v
GLOSARIO.....	ix
RESUMEN.....	xii
ABSTRACT	xiv
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Aspectos generales de los análisis estomacales en estudios alimentarios	5
1.2. Generalidades del uso de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en estudios tróficos.....	6
2. ANTECEDENTES	11
3. OBJETIVOS.....	13
3.1. Objetivo General	13
3.2. Objetivos Específicos.....	13
4. AREA DE ESTUDIO	14
5. MATERIAL Y MÉTODOS	16
5.1. Fase de campo:.....	16
5.1.1. Análisis del Contenido Estomacal	16
5.2. Fase de laboratorio	17

5.3. Tratamiento de las muestras de músculo y vértebras.....	18
5.4. Fase de gabinete	20
Determinación del tamaño de la muestra	20
5.4.1. Métodos cuantitativos	20
5.4.2. Índices ecológicos.....	21
5.5. Estimación del nivel trófico promedio	22
5.6. Determinación de los valores isotópicos del carbono y el nitrógeno.....	23
5.7. Estimación del nivel trófico promedio (por medio de las razones isotópicas del $\delta^{15}\text{N}$)	24
5.8. Tratamiento estadístico de los análisis de contenido estomacal y los valores isotópicos	24
6. RESULTADOS.....	26
6.1. Determinación del tamaño de la muestra	27
6.2. Análisis del contenido estomacal <i>Alopias pelagicus</i>	28
6.3. Espectro alimentario mensual <i>Alopias pelagicus</i>	29
6.4. Espectro alimentario por sexo y estadio de madurez <i>Alopias pelagicus</i>	30
6.5. Amplitud trófica <i>Alopias pelagicus</i>	32
6.6. Traslápo Trófico <i>Alopias pelagicus</i>	33
6.7. Análisis isotópico general <i>Alopias pelagicus</i>	33

6.8.	Análisis isotópico por sexo y estadios de madurez <i>Alopias pelagicus</i> ...	34
6.9.	Espectro alimentario de <i>Alopias superciliosus</i> (contenido estomacal)...	38
6.10.	Espectro alimentario mensual para <i>Alopias superciliosus</i>	39
6.11.	Espectro alimentario por sexo y estadio de madurez <i>Alopias superciliosus</i>	39
6.12.	Amplitud trófica <i>Alopias superciliosus</i>	41
6.13.	Traslápo trófico <i>Alopias superciliosus</i>	41
6.14.	Análisis isotópico por sexo y estadios de madurez <i>Alopias superciliosus</i>	43
6.15.	Comparaciones interespecíficas de los valores isotópicos por sexo y estadio de madurez	46
6.16.	Comparación isotópica entre tejidos	50
6.17.	Nivel trófico	50
7.	DISCUSIÓN	52
7.1.	Comparaciones Intraespecíficas <i>A. pelagicus</i> (contenido estomacal)	53
7.2.	Comparaciones Intraespecíficas para <i>A. pelagicus</i> por sexo y estadio de madurez (contenido estomacal e isotopos estables)	55
7.3.	Comparaciones intraespecíficas <i>A. superciliosus</i> (contenido estomacal)	60
7.4.	Comparaciones intraespecíficas para <i>A. superciliosus</i> por sexo y estadio de madurez (contenido estomacal e isotopos estables).....	62

7.5. Comparaciones interespecíficas por sexo y estadio de madurez (valores isotópicos).....	66
8. CONCLUSIONES	75
9. LITERATURA CITADA	77
10. ANEXOS.....	93

LISTADO DE TABLAS

TABLA I. valores de amplitud trófica por sexo y estados de madurez del tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i> en Manta Ecuador durante julio a diciembre de 2003.....	32
TABLA II. valores de traslápo trófico cuantificados en la dieta del tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i> en Manta, Ecuador durante julio a diciembre de 2003.	33
TABLA III. Número de biopsias por tejido del tiburón zorro <i>A. pelagicus</i> colectadas para análisis isotópicos.....	34
TABLA IV. valores de amplitud trófica por sexo y estados de madurez del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> en Manta Ecuador durante julio a diciembre de 2003.	42
TABLA V. valores de traslapo trófico cuantificados en la dieta del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> en Manta ecuador durante la temporada seca del 2003.....	42
TABLA VI. biopsias por tejido del tiburón zorro <i>A. superciliosus</i> colectadas para análisis isotópicos.....	43
TABLA VII. Nivel trófico de los tiburones zorro <i>A. pelagicus</i> y <i>A. superciliosus</i> determinado a partir de los análisis de contenido estomacal y los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{n}$ en el músculo para el área de Manta Ecuador, durante la temporada seca.	51
TABLA VIII. Nivel trófico de los tiburones zorro <i>A. pelagicus</i> y <i>A. superciliosus</i> por sexo y estadio de madurez, determinado a partir de los análisis de contenido estomacal y los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{n}$ en el músculo para el área de Manta Ecuador, durante la temporada seca.	51
TABLA IX. estimación deL traslápo trófico entre <i>A. pelagicus</i> y <i>A. superciliosus</i> a partir de los valores promedio del $\delta^{15}\text{n}$ en dos tejidos, utilizando el modelo de GU et al., (1996).....	71

LISTADO DE FIGURAS

FIGURA 1. Ubicación del Puerto de Manta en la costa ecuatoriana	14
FIGURA 2. Distribución mensual de estómagos para <i>A. pelagicus</i> en Manta, Ecuador durante julio a diciembre de 2003.....	26
FIGURA 3. Variación mensual de estómagos para <i>A. superciliosus</i> en Manta, Ecuador durante julio a diciembre de 2003.....	27
FIGURA 4. Curva acumulativa de especies presa para el tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i> durante la temporada seca del 2003.	28
FIGURA 5. Curva acumulativa de especies presa para el tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> durante la temporada seca del 2003.....	28
FIGURA 6. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro <i>A. pelagicus</i> , en Manta, Ecuador durante la época seca del 2003.....	29
FIGURA 7. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i> por mes de muestreo en Manta Ecuador, durante la temporada seca del 2003.	30
FIGURA 8. Porcentaje del IIR de las presas principales de los machos y hembras del tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i> en Manta, Ecuador durante la época seca del 2003.....	31
FIGURA 9. Porcentaje del IIR de las presas principales por estados de madurez para hembras y machos del tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i> en Manta, Ecuador durante la temporada seca del 2003.	32
FIGURA 10. Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo (A) y vértebras (B) de <i>A. pelagicus</i>	34
FIGURA 11. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de machos y hembras de <i>A. pelagicus</i> capturados en Manta, Ecuador, durante la temporada seca.	35
FIGURA 12. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de individuos maduros e inmaduros de <i>Alopias pelagicus</i> capturados en Manta, Ecuador, durante la temporada seca.	36

FIGURA 13. Valores isotópicos del tejido muscular de <i>Alopias pelagicus</i> agrupado por intervalos de talla.....	37
FIGURA 14. Valores isotópicos del tejido vertebral de machos y hembras maduras de <i>Alopias pelagicus</i>	37
FIGURA 15. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro <i>A. superciliosus</i> en Manta, Ecuador durante la época seca del 2003	38
FIGURA 16. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> por mes de muestreo en Manta Ecuador, durante la época seca del 2003.....	39
FIGURA 17. Porcentaje del IIR de las presas principales de los machos y hembras del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> en Manta, Ecuador durante la temporada seca del 2003.	40
FIGURA 18. Porcentaje del IIR de las presas principales por estados de madurez para hembras y machos del tiburón zorro <i>Alopias superciliosus</i> en Manta, Ecuador durante la temporada seca del 2003.	41
FIGURA 19. Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo (A) y vértebras (B) de <i>A. superciliosus</i>	43
FIGURA 20. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de machos y hembras de <i>A. superciliosus</i> capturados en Manta, Ecuador durante la temporada seca.....	45
FIGURA 21. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de individuos maduros e inmaduros de <i>Alopias superciliosus</i> capturados en Manta, Ecuador durante la época seca.....	45
FIGURA 22. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos de machos de <i>Alopias superciliosus</i>	46
FIGURA 23. Comparación de los valores isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos de hembras y machos de <i>A. pelagicus</i> y <i>A. superciliosus</i>	47
FIGURA 24. Comparación de los valores isotópico del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de hembras y machos de <i>A. pelagicus</i> y <i>A. superciliosus</i>	48

FIGURA 25. Comparación interespecífica por estadio de madurez de los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculo de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*. 49

FIGURA 26. Comparación interespecífica por estadio de madurez de los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*. 49

FIGURA 27. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre tejidos de dos especies de tiburones zorro *A. pelagicus* y *A. superciliosus*. 50

GLOSARIO

Amplitud trófica: Selección de un grupo de presas, con respecto a un número potencial de estas (Gerking, 1994).

Costero: Relativo a zonas cercanas a las costas, específicamente referente a las aguas que bañan toda la plataforma continental. (Real Academia de la Lengua española).

Depredador especialista: Una especie que tiene preferencias alimentarias estrechas. (Gerking, 1994).

Depredador generalista: Una especie que tiene preferencias alimenticias amplias. Algunas especies pueden ser generalistas obligadas (incapaces de persistir sin un conjunto completo de presas específicas) o generalistas oportunistas (capaces de persistir de manera flexible a partir de diferentes tipos de especies presas) (Gerking, 1994).

Discriminación isotópica: La diferencia neta en la abundancia isotópica causada por una conducta variable de los isótopos de algún elemento, lo cual es determinado por los procesos biogeoquímicos debido a procesos termodinámicos y cinéticos relacionados con las diferencias en la masa nuclear (Fry, 1984).

Enriquecimiento trófico: Diferencia entre la razón isotópica de un animal y su dieta. Los isótopos más pesados de un elemento se incrementan en abundancia en relación a los isótopos livianos debido a los procesos de discriminación isotópica (Fry, 1984).

Espectrómetro de masas de razones isotópicas: Instrumento analítico de gran precisión que se utiliza para medir la razón absoluta entre dos isótopos (R) y obtener posteriormente la razón isotópica de una muestra relativa a un estándar (δ). La muestra se introduce como un gas, al cual se le adicionan electrones para crear iones. Estos iones son acelerados a través de un tubo de vacío y expuestos a un campo magnético que causa que los iones de diferente masa sean desviados a trayectorias ligeramente diferentes. Los detectores (vasos de Faraday) están colocados en cada trayectoria para capturar los iones de masa específica. El valor resultante es comparado con los valores (R) obtenidos en el gas estándar y posteriormente utilizado para calcular δ (Real Academia de la Lengua española).

Espectro trófico: Total de componentes alimenticios de la dieta de un organismo (Day *et al.*, 1989).

Fraccionación isotópica: El enriquecimiento o reducción de un isótopo estable causado por procesos naturales o artificiales (Real Academia de la Lengua española).

Interespecífico: Entre especies, interacción entre o condiciones descritas para dos o más especies (Gerking, 1994).

Intraespecífico: Dentro de una especie, interacción entre individuos conspecíficos o condiciones descritas para una sola especie (Gerking, 1994).

Isótopo: Átomos de un mismo elemento en cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones, lo que hace variar la masa. (Curtis, 1986).

Isótopo estable: Un isótopo no radiactivo el cual no se degrada espontáneamente. Los isótopos estables no tienen riesgo fisiológico (Real Academia de la Lengua española).

Nivel trófico: Literalmente una posición trófica jerárquica en una red de alimentos (desde productores a consumidores). Los organismos son asignados al nivel trófico más alto en el cual están funcionando como consumidores (Gerking, 1994).

Notación delta (δ): Es la diferencia en partes por mil (‰) entre la razón absoluta (R) de la muestra de interés y un estándar internacional. Se utiliza porque las diferencias absolutas en R son muy pequeñas y difíciles de detectar. Su definición es: $\delta = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) * 1000$, la cual proporciona cantidades más grandes (en partes por mil) y fáciles de medir. Con esta formulación, si $R_{\text{muestra}} < R_{\text{estándar}}$ entonces el valor δ es negativo (Real Academia de la Lengua española).

Oceánico: Referente al océano, específicamente a aguas abiertas (Real Academia de la Lengua española).

Tasa de recambio: Una medida de la velocidad de movimiento de un elemento o compuesto en un ciclo biogeoquímico (Rau *et al.*, 1990).

Traslape trófico: Se refiere al uso común de las mismas presas por dos o más especies. No está relacionado necesariamente con competencia (Wootton, 1990).

Trófico: Implica los hábitos de alimentación o relaciones alimenticias de diferentes organismos en una cadena o red de alimentos (Gerkin, 1994)

RESUMEN

Los tiburones zorro *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus* son especies que se encuentran en aguas someras y profundas en todos los mares tropicales y subtropicales. Estas especies de tiburones no han sido estudiadas desde el punto de vista biológico; sin embargo son objeto de capturas intensas en el Pacífico ecuatoriano, representando el mayor índice de desembarco pesquero (37% de la captura total de tiburones). En esta investigación se plantea conocer los probables cambios ontogénicos en la alimentación de dos especies de tiburones zorro en el a partir del análisis de contenidos estomacales y una aproximación isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en tejidos con diferente tiempo de recambio (músculo y vértebras). Se analizaron los contenidos estomacales de 233 tiburones zorro, de los cuales 111 correspondieron a *A. pelagicus* y 122 a *A. superciliosus*. Los individuos de cada especie fueron separados por sexo y estadios de madurez (maduros e inmaduros). Se registraron 24 componentes alimentarios para *A. pelagicus* y 27 en *A. superciliosus*. De acuerdo al el índice de importancia relativa (IIR), las presas principales para *A. pelagicus* fueron *Dosidicus gigas* (IIR = 33 %), *Benthoosema panamense* (IIR = 15.1%) y *Sthenoteuthis oualaniensis* (% IIR = 1.5), las cuales son típicas de la zona oceánica, manteniendo preferencia por las mismas presas por sexo y estadio de madurez; mientras que para *A. superciliosus* las presas principales fueron: *Larimus argenteus* (IIR = 58.4%), *Merluccius gayi* (IIR= 13.0%), *D. gigas* (IIR = 11.0%) y *B. panamense* (IIR = 9.3%), encontrando algunas diferencias por sexo y estadio de madurez. Los análisis isotópicos realizados en el músculo no arrojaron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ -16 ± 0.1 (Anova $F = 0.09$, $P = 0.76$); y $\delta^{15}\text{N}$ 14 ± 0.1 (Anova $F = 2.73$, $P = 0.13$) para *A. pelagicus*; mientras que para *A. superciliosus* se encontraron diferencias significativas entre estados de madurez (maduros $\delta^{13}\text{C}$ -15.0 ± 0.1 ; $\delta^{15}\text{N}$ 14.7 ± 0.1 ; inmaduros $\delta^{13}\text{C}$ -15.6 ± 0.2 ; $\delta^{15}\text{N}$ 13.9 ± 0.3) (Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ $U = 117$, $P = 0.00$ y Anova $\delta^{15}\text{N}$ $F = 8.03$, $P = 0.001$), lo cual concuerda con lo encontrado en los análisis de contenido estomacal. Los valores isotópicos en las vértebras solo mostraron diferencias significativas por sexo (Anova

F = 7.39 P = 0,01) para *A. pelagicus* en el $\delta^{13}\text{C}$, donde los valores promedio fueron -16.3 ± 0.4 ($\delta^{13}\text{C}$) y $9,6 \pm 0,3$ ($\delta^{15}\text{N}$) para hembras y -18.6 ± 0.4 ($\delta^{13}\text{C}$) y 8.3 ± 0.15 ($\delta^{15}\text{N}$) para machos, debido posiblemente a la alternancia en las áreas de alimentación durante las diferentes etapas de la vida de estos tiburones; sin embargo los valores del $\delta^{15}\text{N}$ se mantuvieron estables para *A. pelagicus* (9.6 ± 0.3 ; Anova P = 0.3) y *A. superciliosus* (10.1 ± 0.3 ; Anova P = 0.26) no registrándose diferencias significativas, lo cual permite inferir que no existen cambios en la posición trófica de estos depredadores, independientemente del estado de madurez durante su historia de vida. Con base en el índice de Levin, tanto *A. pelagicus* como *A. superciliosus* son depredadores especialistas, presentando *A. pelagicus* una mayor afinidad de alimentarse en la zona oceánica, mientras que *A. superciliosus* tiende a alimentarse tanto en la zona oceánica como en el área costera.

ABSTRACT

The thresher sharks *Alopias pelagicus* and *Alopias superciliosus* are species found in coastal and oceanic waters of tropical and subtropical seas. There is few biological information on trophic studies of these sharks worldwide. In Ecuador both species were the 37% of the total shark capture in Manta, Ecuador. Our objective is to know the ontogeny changes in the feeding habits in both thresher sharks from an analysis of stomach contents and approach isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in muscle and vertebrae. The stomach contents of 233 thresher sharks were analyzed, which 111 correspond to *A. pelagicus* and 122 to *A. superciliosus*. The individuals of each species were separated by sex and maturity stages (mature and immature). A number of 24 preys were found in *A. pelagicus* and 27 in *A. superciliosus*. According to the relative importance index (IIR), the main prey of *A. pelagicus* were *Dosidicus gigas* (IIR= 33 %) *Benthosema panamense* (IIR= 15 %) and *Sthenoteuthis oualaniensis* (IIR= 1.5 %), which are typical of the oceanic zone, keeping the same prey by sex and mature stage. Whereas for *A. superciliosus* the main prey were: *Larimus argenteus* (IIR = 58.4%), *Merluccius gayi* (IIR= 13.0%), *D. gigas* (IIR = 11.0%) and *B. panamense* (IIR = 9.3%). There were few differences between sex and stage mature in the *A. superciliosus* diet. According to isotopic analysis, the muscle mean values of $\delta^{13}\text{C}$ (16 ± 0.1) and $\delta^{15}\text{N}$ (14 ± 0.1) in *A. pelagicus* don't showed significant differences ($\delta^{13}\text{C}$ Anova $F = 0.09$, $P = 0.76$; $\delta^{15}\text{N}$ Anova $F = 2.13$ $P = 0.13$) whereas in *A. superciliosus* the mean values were $\delta^{13}\text{C}$ -15.0 ± 0.1 ; $\delta^{15}\text{N}$ 14.7 ± 0.1 for mature and $\delta^{13}\text{C}$ -15.6 ± 0.2 ; $\delta^{15}\text{N}$ 13.9 ± 0.3 for immature) showing significant difference in both isotopes (Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ $U = 117$, $P = 0.00$ y Anova $\delta^{15}\text{N}$ $F = 8.03$ $P = 0.001$), which correspond to same results in the stomach content analysis. According to isotopic analysis in vertebrae, the mean values by sex in *A. pelagicus* were: -16.7 ± 0.38 ($\delta^{13}\text{C}$) and 9.4 ± 0.34 ($\delta^{15}\text{N}$) for female and -18.6 ± 0.4 ($\delta^{13}\text{C}$) y 8.3 ± 0.15 ($\delta^{15}\text{N}$) for males; showing significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ (Anova $P = 0.01$). The values of $\delta^{15}\text{N}$ were similar in both species (9.6 ± 0.3 for *A. pelagicus* and 10.1 ± 0.3 for *A. superciliosus*), which allows to infer that do not exist shifts in the trophic position of these predators,

independent of the maturity stage during his life history. Using the Levin index, *A. pelagicus* and *A. superciliosus* were specialist predators, where *A. pelagicus* had more affinity to feed in oceanic areas; while *A. superciliosus* feed more on coastal and oceanic areas.

1. INTRODUCCIÓN

De las 400 especies de tiburón que existen en el mundo, 38 son capturadas en aguas ecuatorianas, destacando los tiburones martillo *Sphyrna zygaena* y *S. lewini*, los tiburones zorro *Alopias superciliosus* y *Alopias pelagicus*, tiburón azul *Prionace glauca* y tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Martínez y Galván, 2007). En el puerto de Manta se registra el mayor índice de desembarque de los tiburones zorros *A. pelagicus* y *A. superciliosus*, representando el 37% de los capturados en aguas ecuatorianas (Alcívar y López, 2001).

Debido al incremento de la pesquería de estas especies, actualmente se encuentran incluidas bajo la categoría de vulnerable según la UICN (en prensa, 2007), lo cual ha motivado a crear una conciencia mundial acerca del cuidado de los recursos marinos, por lo cual se han elaborado proyectos para el ordenamiento y conservación de tiburones, como es la creación de un Plan de Acción Nacional para Conservación y Ordenamiento de Tiburones. Ecuador lo implemento en el 2006 (PAT - Ec) (MICIP, 2006), con el objetivo fue establecer índices y referencias biológicas para lograr una valoración de las poblaciones existentes y sus migraciones para desarrollar estrategias de control de su pesquería.

No obstante en Ecuador, uno de los problemas más relevantes de esta iniciativa es la falta de información biológica suficiente y confiable que sustente las medidas de regulación y conservación de estos depredadores, así como la falta de personal especializado en tiburones y la carencia de alianzas estratégicas entre el sector oficial pesquero y las entidades académicas (universidades y centros de investigación).

Los tiburones zorro se caracterizan por ser nadadores activos que viven en aguas costeras y oceánicas, desde la superficie hasta grandes

profundidades. Se encuentran en todos los mares tropicales, subtropicales, templados y fríos. Son muy especializados en su comportamiento alimentario ya que atacan cardúmenes de peces y calamares nadando alrededor de ellos en círculos y golpeándolos con el lóbulo superior de la aleta caudal hasta concentrarlos en una superficie pequeña (Compagno, 2005).

A. pelagicus es una especie que puede llegar a medir 3.6 m de longitud total, es un tiburón epipelágico, capturado generalmente en la zona oceánica desde la superficie hasta profundidades de 152 m. *A. superciliosus* es una especie que vive en aguas costeras sobre la plataforma continental y en algunas ocasiones frecuenta aguas oceánicas, es un tiburón activo, epipelágico y al mismo tiempo epibentónico, puede llegar a medir 4.6 m de longitud total, este depredador puede encontrarse desde la superficie hasta 600 m de profundidad (Compagno, 2005). Ambas especies son explotadas también en la pesquería del océano Índico y el océano Pacífico Central. Su carne se comercializa para el consumo humano, el hígado para la extracción de vitaminas, la piel para la fabricación de cuero y las aletas se emplean en la preparación de sopas (Compagno, 2005).

Los estudios de hábitos alimentarios aportan información valiosa acerca de la biología y ecología de los organismos, de manera que permiten comprender las interacciones entre los miembros de una comunidad (Cailliet *et al.*, 1996), logrando ser utilizados a diferentes escalas que varían desde el nivel individual hasta del ecosistema. En particular, el análisis de la razón de isótopos estables de carbono y nitrógeno, constituye una técnica adecuada que está siendo utilizada para definir las interacciones tróficas y el flujo de energía entre los organismos. Actualmente existen dos métodos para determinar los niveles tróficos de organismos marinos. Los estudios de composición de dietas a través del análisis de contenidos estomacales, utilizando las proporciones relativas de los distintos tipos de presa y su nivel trófico respectivo, sin embargo en los últimos años se ha realizado una amplia revisión de los índices

para medir la importancia de las presas encontradas en los contenidos estomacales, los cuales han sido fuertemente criticados (Cortés, 1997; Hansson, 1998).

Aunque los estudios efectuados con base en muestreos intensivos de los contenidos estomacales, proporcionan información valiosa de la variación y la resolución taxonómica de las presas ingeridas a largo plazo, son cuestionables, debido a las limitaciones inherentes del análisis del contenido estomacal. Por ejemplo la retención selectiva de algunas estructuras de las presas difíciles de digerir, tales como otolitos de peces y los aparatos mandibulares de los cefalópodos, es considerado como un proceso que genera la sobre-estimación de su contribución en la dieta (Santos *et al.*, 2001). De la misma manera, las presas de digestión rápida pueden ser registradas ocasionalmente en los análisis. Por ello los análisis isotópicos aparecen como una segunda técnica alternativa o complementaria, previendo un estimado de la materia orgánica asimilada proveniente de sus presas (Créach *et al.*, 1997).

La abundancia relativa de los isótopos estables del carbono y nitrógeno, han sido de gran utilidad en estudios ecológicos por más de 40 años, ya que sirven como trazadores químicos naturales de procesos ecológicos, permitiendo trazar flujos de energía, cambios de hábitat, o caracterizar los hábitos alimentarios de una población. Asimismo, se puede estudiar el flujo de nutrientes en ambientes acuáticos, identificar las fuentes de producción primaria que sustentan una cadena alimentaría, determinar el nivel trófico de un consumidor, reconstruir series de tiempo que reflejen las condiciones ambientales del pasado, caracterizar dietas en estudios paleoecológicos, y evaluar patrones de migración (Herzka, 2003). Las ventajas que ofrecen los isótopos estables sobre las técnicas convencionales es que proporciona la representación integral de la dieta asimilada o de los procesos metabólicos en el corto o largo plazo, lo cual depende de las tasas de ingestión, acumulación, del recambio del tejido analizado y del crecimiento (Fry y Arnold, 1982; Tieszen *et al.*, 1983).

El valor del isótopo de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) es empleado para determinar las relaciones tróficas entre animales y sus presas, debido a que existe un enriquecimiento significativo de $\delta^{15}\text{N}$ entre el organismo y su dieta (alrededor de 2-4 ‰). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son empleados para determinar las fuentes de energía, ya que el $\delta^{13}\text{C}$ presente en un organismo refleja el carbono que contiene su dieta. Generalmente la proporción $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ permiten inferir en las relaciones de la cadena alimenticia (Créach *et al.*, 1997; Peterson y Whitfield, 1997). Aunque la técnica por sí sola no es autosuficiente, ya que no proporcionan la resolución taxonómica de las presas, ha llegado a ser una herramienta muy valiosa, cuando se combina con información de la dieta, ayudando a establecer con mayor certeza las interacciones en la red de alimentos y el flujo de energía en varios ecosistemas (Hansson *et al.* 1997; Fantle *et al.*, 1999; Jardine *et al.*, 2003).

Asimismo ha sido utilizada para determinar cambios ontogénicos en los patrones alimentarios de varias especies de tiburones (Tricas y McCosker, 1984; Klimley, 1985, Ebert 2002). Entre los tejidos más utilizados para reconstrucción de dietas está el músculo y el hígado MacNeil *et al.*, (2005); no obstante estos tejidos no son capaces de retener la señal isotópica por un tiempo mayor a 90 y 15 días respectivamente, ya que son vulnerables a cambios externos y tasas de recambio metabólicas, es por ello que en muchas especies de tiburones las variaciones ontogénicas no son determinadas, debido posiblemente a que estos cambios solo sean notorios a largo plazo (de acuerdo a la edad) (Estrada *et al.*, 2006). Sin embargo en los últimos años se ha venido aplicando esta técnica isotópica en vértebras, ya que es el único tejido que no es susceptible al desgaste o deterioro, siendo metabólicamente inerte, con una alta composición orgánica, logrando retener la historia alimentaria de todos los periodos de vida de un organismo (Campana *et al.*, 2002).

Bajo este contexto el presente estudio planteó determinar a partir de un análisis de contenido estomacal e isótopos estables de carbono y nitrógeno la ecología trófica en dos especies de tiburones que coexisten en la misma zona

geográfica (*Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*), reconociendo si presentan cambios ontogénicos en la alimentación entre individuos maduros e inmaduros a partir de comparaciones de las razones isotópicas encontradas en el músculo y las vértebras.

1.1. Aspectos generales de los análisis estomacales en estudios alimentarios

Los estudios alimentarios representan la integración de múltiples componentes ecológicos como comportamiento, uso del hábitat, el flujo de energía intraespecífico e interespecífico entre otros; estos estudios pueden ser dirigidos desde distintas perspectivas por ejemplo cual es o son las presas más frecuentes en los estómagos, si esta frecuencia también va acompañada de una alta abundancia, todos estos objetivos pueden ser respondido dependiendo de que es lo que se busca. Los contenidos estomacales pueden ser colectados de animales vivos o muertos, sin embargo la mayoría de las veces los estudios son basados en animales muertos, los cuales son congelados o preservados en formol para su posterior análisis (Bowen, 1996).

A pesar de ello los contenidos estomacales pueden seguir siendo digeridos, por ello es común encontrar presas en diferentes tasas de digestión (Sutela y Huusko, 2000), así mismo hay partes de las presas que no son digeribles como los otolitos de los peces, dientes faríngeos, vertebras y el aparato mandibular de los cefalópodos (Holland-Bartels *et al.*, 1990). Estas estructuras son utilizadas para determinar el tamaño y el peso de aquellos ítems o presas que no se encontraron completos, (claro teniendo pleno conocimiento a que especie pertenece cada estructura) por medio de regresiones o retrocálculos previamente descritos en otros estudios con dichas especies. Estas medidas permiten reconstruir dietas de manera más precisa y certera.

La mayoría de las investigaciones se han llevado a cabo a través de los métodos tradicionales, donde se incluye un conteo, determinación del peso y la frecuencia de aparición de cada presa (Hynes 1950; Hyslop 1980), todas estas medidas dan herramientas que permiten establecer de cierta forma los hábitos alimentarios de un depredador. Generalmente la abundancia numérica brinda información referente al comportamiento alimenticio, mientras que los datos del peso reflejan el valor nutricional de la dieta y la frecuencia representa cual es la distribución de las diferentes presas en el área de estudio (Cortes, 1997).

Ciertos índices incorporan una o más de estas medidas, sin embargo la decisión de cual método usar para determinar la importancia y dominancia de un tipo de presa generalmente es subjetivo (Hyslop, 1980). Uno de los más aplicados en estudios alimentarios de peces es el Índice de Importancia Relativa (IIR) (Pinkas *et al.*), en este método el porcentaje de frecuencia de cada presa es multiplicado por el porcentaje en peso y número de cada ítem, tratando de evitar la inclusión de errores causado por cada índice individualmente, al parecer la incorporación del peso, número y frecuencia en una sola medida puede dar una descripción más exacta de la dieta de un individuo y de esta forma facilitar las comparaciones con otros o en otros estudios.

1.2. Generalidades del uso de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en estudios tróficos

Los isótopos estables son átomos de un elemento con el mismo número atómico pero con diferente masa atómica. El número de protones para cada isótopo es fijo, mientras el número de neutrones varía, lo que les confiere masa atómica diferente (Atkins y Beran, 1990). Algunos ejemplos de elementos que se ajustan a esta definición son C, N, O, S e H. Estos cinco elementos poseen isótopos estables que están siendo estudiados ampliamente para responder a

los cuestionamientos de los procesos biogeoquímicos y ecológicos que acontecen en los ecosistemas (Peterson y Fry, 1987).

Para cuantificar la razón de isótopos estables de una muestra se utiliza un espectrómetro de masas de razones isotópicas y consiste en comparar la razón absoluta de los isótopos pesado/liviano (ej. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ó $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra en relación a la misma razón isotópica absoluta de un estándar internacional y expresarla en notación delta (δ). Puesto que las diferencias de las razones isotópicas entre la muestra y el estándar son muy pequeñas, las razones isotópicas estandarizadas son expresadas como desviaciones en partes por mil (‰) en relación al estándar. Las razones isotópicas son expresadas utilizando la notación delta mediante la ecuación general $\delta X(\text{‰}) = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) * 1000$ (McKinney *et al.* 1950), en donde $\delta X(\text{‰})$ es la razón isotópica de la muestra en notación delta en partes por mil (ej. $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ ó $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$), R_{muestra} es la razón isotópica absoluta de la muestra y $R_{\text{estándar}}$ es la razón isotópica absoluta del estándar.

Se considera que los valores del $\delta X(\text{‰})$ están enriquecidos (valores altos) o disminuidos (valores bajos) en el isótopo más pesado (^{13}C ó ^{15}N) en relación al estándar internacional (Lajtha y Michener, 1994). El fundamento de la utilización del material estándar es que éstos tienen un valor isotópico absoluto constante, que al compararse con los valores isotópicos absolutos de las muestras, permite obtener una medida isotópica estandarizada que es comparable entre laboratorios.

El estándar internacional para los isótopos de carbono es una formación de carbonato de la era cretácica (Pee Dee Belemnita, *Belemnitella americana*) cuya razón isotópica absoluta ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) es de 0.0112372. Los materiales con razones isotópicas absolutas mayores o menores a éste valor, tienen valores delta positivos o negativos respectivamente. El estándar Pee Dee Belemnita (PDB) no está disponible en grandes cantidades; sin embargo, por convención internacional se ha creado varios estándares secundarios (ej. NBS18, NBS19,

NBS22, IAEA6) que son utilizados como material de calibración relativos al PDB (Coplen *et al.*, 1983). Asimismo, el material de referencia para el nitrógeno es el nitrógeno atmosférico (aire) (Mariotti, 1983) con razón isotópica absoluta ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de 0.003676466.

La aplicación de la razón de isótopos estable de carbono y nitrógeno en los estudios de ecología trófica, se fundamenta en el hecho de que las señales isotópicas de carbono y nitrógeno reflejan el material asimilado por los consumidores a largo plazo (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Tieszen *et al.*, 1983; Peterson y Fry, 1987); lo cual se debe principalmente a la digestión diferencial o al proceso de fraccionación isotópica que acontece durante la asimilación y los procesos metabólicos. Es decir, las razones de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en los tejidos de los depredadores reflejan a las de sus presas de manera predecible, debido a que se presenta un enriquecimiento aproximadamente constante por cada nivel trófico en la red de alimentos (DeNiro y Epstein 1978, 1981).

En los depredadores de ecosistemas marinos se ha detectado un enriquecimiento típico del $\delta^{15}\text{N}$ en un intervalo de 2 a 4‰ por cada nivel trófico (Owens, 1987; Wada *et al.*, 1991; Post, 2002). En cambio, el $\delta^{13}\text{C}$ presenta un valor de enriquecimiento entre 0 y 1‰ (Rau *et al.*, 1983; Wada *et al.*, 1987; Fry, 1988; Hobson y Welch, 1992; France y Peters, 1997; Kelly, 2000). Este enriquecimiento isotópico predecible ha sido de gran utilidad para detectar algunas relaciones alimentarias difíciles de observar con los métodos tradicionales (Kling *et al.* 1992) y ha demostrado ser bastante consistente en los estudios de laboratorio y en el campo (Post, 2002).

Nitrógeno:

Típicamente, el nitrógeno excretado esta disminuido en $\delta^{15}\text{N}$ en relación a la dieta (DeNiro y Epstein, 1981) o al tejido del consumidor (Checkley y Miller, 1989); de ésta manera, la fraccionación isotópica para nitrógeno debe ser

mayor entre animales alimentados con dietas compuestas de mayores contenidos de nitrógeno (ej. mayor tasa de excreción de nitrógeno relativo a la tasa de asimilación). Debido a que la razón del nitrógeno excretado al asimilado es mayor durante los periodos de inanición, $\delta^{15}\text{N}$ también es mayor para animales que pasan periodos de ayuno frecuentes (Scrimgeour *et al.*, 1995). La forma en que los consumidores excretan los compuestos nitrogenados de desecho (amonio, urea, ácido úrico), también puede afectar la tasa de fraccionación del nitrógeno, pero la actual comprensión de los mecanismos que regulan los valores del $\delta^{15}\text{N}$ es insuficiente para elaborar predicciones específicas de los efectos de las formas de compuestos nitrogenados de desecho sobre los valores del $\delta^{15}\text{N}$.

Carbono:

El alimento asimilado por los consumidores contribuye al crecimiento a través de las vías anabólicas o se pierde a través de la respiración o la excreción. Durante el ciclo de vida del consumidor, una gran parte del material asimilado se pierde finalmente a través de la respiración y la excreción (Humphreys, 1979). Debido a que el CO_2 respirado es isotópicamente más liviano que el carbono asimilado (DeNiro y Epstein, 1978; Checkley y Entzeroth, 1985).

Los animales deben estar ligeramente más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ en relación a su dieta, y la fraccionación debe ser mayor entre animales con las tasas mayores de respiración, relativo a su crecimiento. La respiración es mayor para homeotermos que para poiquilotermos (Humphreys 1979), por ello los valores del $\delta^{13}\text{C}$ deben ser mayores para las aves y mamíferos que para los peces e invertebrados.

Usualmente los lípidos están disminuidos en $\delta^{13}\text{C}$ con relación a las proteínas y carbohidratos, debido al proceso de fraccionación isotópica que sucede durante la oxidación del piruvato a acetil coenzima A (DeNiro y Epstein, 1977; Focken y Becker, 1998). De esta manera, es probable que los valores del

$\delta^{13}\text{C}$ sean menores para muestras con contenido de lípidos alto (ej. hígado) que para muestras con contenido de lípidos bajo (ej. músculo y cartílago). Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ también deben ser menores para animales analizados enteros que para animales analizados como tejido muscular, debido a que los últimos tienen menos contenido de lípidos. Para muestras analizadas como tejido muscular, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ deben ser más bajos para muestras no tratadas que para aquellas tratadas con solventes de extracción, para remover el contenido de lípidos (Focken y Becker, 1998).

2. ANTECEDENTES

En general son pocos los estudios tróficos en estas especies, la mayoría han estado dirigidos a otra especie de esta familia (e.g. *A. vulpinus*); entre las pocas investigaciones realizadas en *A. pelagicus* y *A. superciliosus* se encuentra la de Rendón y Pacheco (2006), quienes describieron la dieta de estas dos especies de tiburones, colectando muestras de enero a octubre de 2004 (abarcando toda la temporada lluviosa y parte de la seca), encontrando que *A. pelagicus* presentó una dieta constituida por 20 componentes alimenticios, siendo las presas principales los calamares *Dosidicus gigas* y *Sthenoteuthis oualaniensis* y el pez mesopelágico *Benthosema panamense*; mientras que *A. superciliosus* presentó una dieta conformada por 26 presas, encontrando como presas dominantes a la merluza *Merluccius gayi*, peces de la familia exocoetidae, el sciaenidae *Larimus argenteus* y el mictófido *B. panamense*.

Polo *et al.*, (2007) en Ecuador, realizaron un estudio trófico de *A. superciliosus*, determinando que este tiburón se alimenta principalmente de presas bentónicas y costeras como *M. gayi* y *L. argenteus*, así como de presas mesopelágicas como *D. gigas* y *B. panamense*, presentando mayor afinidad de alimentación en la zona costera.

Preti *et al.*, (2001), efectuaron un análisis de la dieta de *A. vulpinus* en el área de California durante la época seca, identificando 20 ítems alimentarios, donde las presas principales fueron los peces anchoveta *Engraulis mordax* (IIR=19.7%), la merluza *M. gayi* (IIR=10.1%) y la macarela *Scomber japonicus* (IIR=6.5%), así como *Pleuroncodes planipes* (IIR=0.1%).

Preti *et al.*, (2004) en California, encontraron que la dieta del tiburón zorro *Alopias vulpinus* durante el periodo de aguas frías consistió principalmente en peces y calamares, encontrando solamente 8 ítems

alimentarios, reconociendo como las presas más importantes a la anchoveta *Engraulis mordax* (IIR=62.7%), la sardina *Sardinops sagax* (IIR=6.0%) y la merluza *Merluccius productus* (IIR=2.6%), diferenciándose del periodo anterior por la ausencia de la langostilla, infiriendo que durante la temporada fría este depredador subsiste con un número menor de presas; mientras que durante la temporada cálida diversifica su dieta.

Estrada *et al.*, (2003), determinaron la posición trófica (PT) de cuatro especies de tiburones del noreste del océano Atlántico utilizando isótopos estables de carbono y nitrógeno en tejido muscular. Encontraron que *Cetorhinus maximus* presentó la PT más baja (3.1) con un valor de $\delta^{15}\text{N}$ de 10.4 ‰; mientras que *A. vulpinus* tuvo los mayores valores con PT de 4.5 y un valor de $\delta^{15}\text{N}$ de 15.2‰. *Isurus oxyrinchus* registró una variación considerable en la PT, debido posiblemente a su alimentación tanto en aguas costeras como oceánicas.

MacNeil *et al.*, (2005) comparan las razones isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en diferentes tejidos (hígado, músculo y cartílago) de *A. vulpinus*, *Isurus oxyrinchus* y *Prionace glauca* provenientes del Atlántico noroccidental, con el fin de evidenciar que múltiples tejidos pueden brindar información más detallada que solamente utilizando el músculo. Entre los resultados más relevantes, están los altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en hígado en comparación al músculo y cartílago, lo cual fue atribuido al metabolismo acelerado de este tejido, reflejando un cambio en la dieta del tiburón mako entre una temporada y otra; mientras que los tiburones zorro y azul presentaron una dieta consistente durante el año.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General

Conocer los cambios ontogénicos en la alimentación de dos especies de tiburón zorro (*Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*) en el área de Manta, Pacífico ecuatoriano.

3.2. Objetivos Específicos

- Identificar los componentes de la dieta de cada depredador.
- Analizar la variación alimentaria entre sexo y estadios de madurez para cada especie de tiburón.
- Conocer si existe variación en la posición trófica y en las fuentes alimentarias de cada depredador por sexo y estadio de madurez basado en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo y la vértebra.
- Determinar la amplitud, el traslapeo y la posición trófica de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

4. AREA DE ESTUDIO

Las muestras de estómagos, músculos y vértebras de los tiburones fueron recolectadas en la descarga de tiburones en el puerto de Manta, Ecuador, el cual se localiza a $0^{\circ} 56' S$, $80^{\circ} 43' W$ (Fig. 1). La descarga en este puerto es principalmente de peces pelágicos mayores como dorado, picudos, atunes y tiburones, desarrollándose a lo largo de todo el año, pero incrementándose entre los meses de mayo, agosto y septiembre (Villon y Beltrán, 1999).



Figura 1. Ubicación del Puerto de Manta en la costa ecuatoriana

La costa ecuatoriana posee un clima tropical, cuya temperatura media anual varía entre 22 y $26^{\circ} C$. Se caracteriza por las constantes precipitaciones en forma desigual en los distintos lugares y durante todo el año.

Los principales meses de lluvia son entre mediados de diciembre y mediados de mayo, período considerado como de invierno o temporada lluviosa; mientras que los meses de junio a inicios de diciembre son meses de poca lluvia considerados como verano o época seca. La plataforma continental

no sigue una disposición paralela siendo más amplia principalmente en el Golfo de Guayaquil.

La circulación de las aguas oceánicas en la zona ecuatorial consiste en un sistema de corrientes marinas conformada por la corriente ecuatorial del norte y del sur dirigiendo su flujo hacia el oeste, estando separadas por la contracorriente ecuatorial que fluye hacia el este; otra corriente presente en esta zona es la de Humboldt, caracterizada por traer aguas frías (14-18°C) de alta productividad (mayor cantidad de nutrientes) provenientes de las zonas subpolares. Este complejo sistema de corrientes y masas de agua provoca en la región, una zona de transición causada por las diferentes características de temperatura, salinidad y nutrientes que posee cada corriente, las cuales influyen y determinan la distribución geográfica de las diferentes especies marinas que habitan esta zona. En esta área se presentan los mayores afloramientos costeros, siendo más frecuentes y con mayor intensidad entre los meses de julio a diciembre por el aumento de la intensidad de los vientos y el desplazamiento de las aguas superficiales desde la costa hacia el mar (Teran *et al.*, 2004).

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1. Fase de campo:

Se realizaron observaciones de la abundancia de especies de tiburones capturadas en la pesca artesanal desembarcada en Playa Tarqui, ubicada en la ciudad de Manta, Ecuador; principalmente en las especies de tiburón zorro *A. pelagicus* y *A. superciliosus*. Los muestreos se realizaron durante julio-diciembre de 2003, colectando de cinco a 10 tiburones por especie a la semana, dependiendo de la cantidad de individuos desembarcados. Se registraron datos morfométricos para cada especie, como longitud total del tiburón y la longitud precaudal.

En cuanto a la información reproductiva, se determinó la proporción de sexos. Luego se procedió a separarlos por estados de madurez (maduros e inmaduros). Para los machos se tomó la medida de los gonopterigios, comprendida desde la base a la punta distal, el grado de calcificación, rotación y determinación de la abertura del rifiodon. En machos inmaduros el gonopterigio está parcialmente rígido con flacidez, rotación menor a 360°, rifiodon cerrado y ausencia de semen; mientras que en los maduros la calcificación es total en el gonopterigio así como la rotación es mayor a 360°, rifiodon abierto y presencia de semen. En el caso de las hembras maduras presentaron marcas de copulación en aletas y dorso, abertura vaginal mayor o igual a 3 cm de diámetro, el peso del ovario mayor a 100 g; y presencia de huevos y embriones en los úteros; a diferencia las hembras inmaduras carecían de estas características

5.1.1. Análisis del Contenido Estomacal

Para la obtención del contenido estomacal se extrajo el estómago, realizando un corte ventral al tiburón desde la cloaca hasta el centro de las aletas pectorales. El estómago se cortó desde la altura del esófago hasta la válvula espiral (intestino), luego se separó el estómago y se calculó la

proporción de llenado de acuerdo a la escala propuesta por Stilwell y Kohler (1982): donde 0 = indica un estómago vacío; 1 = estómago al 25% de llenado; 2 = estómago al 50% de llenado; 3 = estómago al 75% de llenado; y 4 = estómago lleno al 100%. Luego se procedió a congelar las muestras hasta su posterior análisis en el laboratorio de Ecología de peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR- IPN) en la ciudad de La Paz, Baja California Sur.

5.2. Fase de laboratorio

Del contenido estomacal se separaron las presas por grupos taxonómicos, preservándolas en alcohol etílico al 70% para su identificación hasta el nivel taxonómico más bajo posible, dependiendo del estado de digestión en el cual se encuentren según la escala propuesta por Olson y Galván (2002):

Estado 1: presa completa con escamas

Estado 2: presa sin escamas e incompleta

Estado 3: partes aisladas del cuerpo del pez y vértebras

Estado 4: otolitos de peces, picos de calamar y materia orgánica no identificada

En el caso de los peces la determinación taxonómica se realizó por medio del esqueleto axial y otolitos; en el conteo de vértebras se utilizaron los trabajos de Clothier (1950) y Clothier y Baxter (1969). Asimismo se utilizó la colección de esqueletos de peces del Laboratorio de Ecología de peces del CICIMAR-IPN. Para los otolitos se empleó la clave propuesta por García (2001); mientras que para aquellos peces que presentaron un estado de digestión mínima se identificaron siguiendo a Chirichigno (1998) y Fischer *et al.*, (1995). Los crustáceos o sus restos se identificaron por medio de los exoesqueletos utilizando las claves de Garth y Stephenson, (1966). Para los

cefalópodos, se emplearon las claves para identificación de “picos” de cefalópodos de Clarke (1962, 1986) y Wolff (1982, 1984).

5.3. Tratamiento de las muestras de músculo y vértebras

Para el análisis isotópico de las muestras de músculo, primero se colocaron en viales con tapas de teflón previamente lavados con una solución de ácido sulfúrico y dicromato de potasio (mezcla crómica) durante 24 horas para evitar la contaminación de las muestras y lavados con agua destilada.

Posteriormente, los viales se colocaron en una liofilizadora marca LABCONCO a 45 °C a una presión de 24 a 27 x 10⁻³mbar para secar completamente las muestras, en la Unidad Piloto de Maricultivo (UPIMA) (CICIMAR-IPN), durante 24 horas. Para la extracción de lípidos en músculo se utilizó la técnica descrita por Paré *et al.*, (1994) y Renoe (1994), la cual consiste en colocar cada muestra con 25 mililitros de solución cloroformo-metanol 1:1 con temperatura y presión controlada en un horno de microondas durante 20 minutos. Luego se colocaron en un desecador a 45 °C para eliminar todo el solvente y finalmente se procedió a macerar cada muestra en un mortero de ágata, con el fin de que el tejido deshidratado quede lo más fino y homogéneo posible.

Del tejido pulverizado se obtuvo una submuestra de ± 0.5 mg pesada en una balanza analítica y se colocaron en cápsulas de estaño de (8 x 5 mm) en el laboratorio de Química Marina de CICIMAR-IPN. Las muestras fueron enviadas al laboratorio de isótopos estables (Instituto Carnigage) en Washington (E.U.A.) para su análisis en el espectrómetro de masas con el fin de cuantificar los isótopos estables de Carbono $\delta^{13}\text{C}$ y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$). En general, la justificación principal para el proceso de extracción de los lípidos es reducir las fuentes de variación del $\delta^{13}\text{C}$ y poder comparar muestras de tejidos que

proviene de grupos taxonómicos diferentes, los cuales podrían ser diferentes en su composición bioquímica (por ejemplo, diferente contenido de grasa).

En el caso de las vértebras se descongelaron y se limpiaron, removiendo el arco neural y el tejido conjuntivo con ayuda de un cuchillo y pinzas. Una vez limpias se procedió a hacer un corte longitudinal para tomar una muestra, utilizando una cortadora o taladro tomando entre 3 y 4 mg de tejido vertebral (en forma de polvo) para los análisis isotópicos. En los individuos inmaduros se hizo un barrido completo del corte; mientras que en los maduros se tomó la muestra del borde de la vértebra que es donde se encuentran formadas las últimas bandas de crecimiento, las cuales corresponden a la madurez del individuo.

Posteriormente el tejido vertebral extraído se colocó en tubos de ensayo de 2 ml con 1.5 ml de EDTA durante 30 minutos con el fin de remover el carbono inorgánico a través de procesos de desmineralización (Kerr *et al.*, 2006; Sora Kim, *Com. Pers.* Universidad de California, Santa Cruz, 2008), luego las muestras se centrifugaron durante 6 a 7 minutos, se extrajo el EDTA cuidadosamente con una pipeta y se colocaron las muestras en agua destilada durante 12 horas aproximadamente, posteriormente se secaron y se pesó 0.5 mg en capsulas de estaño para ser enviadas al laboratorio de isótopos estables (Instituto Carnigage) en Washington. D.C. (E.U.A.), para su análisis en el espectrómetro de masas.

Las razones de isótopos estables de carbono y nitrógeno fueron determinadas utilizando un espectrómetro de masas de flujo continuo Europa 20-20 (PDZ Europa Ltd. Sandbach, UK), después de la combustión (a 1000°C) y transformación de la muestra (a CO₂ y N₂) en el analizador elemental C-N (PDZ Europa, ANCA-GSL) conectado al espectrómetro de masas. Los gases fueron separados en una columna (Carbosieve Gas Column, Supelco, Bellefonte, PA, USA) antes de ser inyectados al espectrómetro de masas.

5.4. Fase de gabinete

Determinación del tamaño de la muestra

Para determinar si el número de estómagos fue representativo, se realizó una curva acumulativa de especies presa, sometiendo los estómagos a 500 permutaciones en el programa Estimate 7.0; luego se ajustaron los datos al modelo de Clench (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003), determinando de esta forma algunos parámetros, como el coeficiente de determinación, el cual indica que un valor cercano a uno los datos se ajustan al modelo, además de arrojar el valor de la pendiente de la curva, donde valores menores a 0.1 indican un número suficiente de estómagos para determinar gran parte de la dieta.

5.4.1. Métodos cuantitativos

- Método Numérico

El porcentaje en número se empleó para separar los componentes de cada muestra de estómago, en categorías de alimento, compilando el número total de individuos de cada una y expresándolo como un porcentaje del número total de individuos por categoría de alimento (Hyslop, 1980).

$$\%N = (Ni/NT) * 100$$

Donde: %N = Porcentaje en número; Ni = Número total de individuos de cada categoría o i especie; NT = Número total de individuos

- Método de Frecuencia de Aparición

Con este método se registró la ocurrencia con la que se presentó cada componente alimentario, el cual se expresó como el porcentaje de la totalidad de estómagos con alimento (Peláez, 1997). Este índice se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$FO \% = (Ni / NT) * 100$$

Donde: FA = Frecuencia de Aparición; Ni = Número de tractos que tenían el mismo componente; NT = Número de tractos con alimento.

- Método Gravimétrico

Con este método se obtuvo el peso de los contenidos estomacales, para lo cual se sumaron los pesos de cada componente alimenticio de los diferentes estómagos, expresándose como el porcentaje de la suma total de todos los componentes alimenticios, para todos los estómagos (Peláez, 1997).

$$\%P = (P_i/PT) * 100$$

Donde: %P = Porcentaje en peso; Pi = Peso de una presa en la muestra; PT = Peso total de las diferentes presas encontradas en las muestras.

- Índice de Importancia Relativa (IIR)

Este índice propuesto por Pinkas *et al.*, (1971), fue aplicado con el fin de mostrar los componentes de mayor importancia dentro del espectro trófico, indicando cuales alimentos son preferenciales, secundarios y ocasionales. Permite conocer las diferencias interespecíficas en un mismo grupo taxonómico ya que incorpora la biomasa, cantidad y aparición de cada presa en una sola medición (Peláez, 1997):

$$IIR = (\%P + \%N) * \%FO$$

Donde: IIR = Índice de Importancia Relativa; %P = Porcentaje en peso; %N = Porcentaje en número; %FO= Porcentaje de frecuencia de ocurrencia

5.4.2. Índices ecológicos

- Amplitud trófica

Se calculó la amplitud trófica para cada especie utilizando el índice estandarizado de Levin, el cual propone que esta puede ser estimada por medio de la cuantificación de la distribución de los depredadores con respecto

a sus presas (Krebs, 1999); se empleó la técnica propuesta por Labropoulou y Eleftheriou (1997):

$$B_i = 1/n - 1\{(1/\sum P_{ij}^2) - 1\}$$

Donde, B_i = es el índice de Levin para el depredador i ; P_{ij} = es la proporción de la dieta del depredador i dada por la presa i , y n = es el número de categorías de presas.

Los valores de este índice fluctúan de 0 a 1, menores a 0.6 indican que la dieta está dominada por pocas presas, por lo tanto se trata de un depredador especialista y mayores a 0.6 indican dietas de depredadores generalistas.

- Traslado de dietas

Se realizaron análisis de traslado trófico para cada especie de tiburón y entre las dos especies, con el fin de comparar probables diferencias en el tipo de alimento por estados de madurez y sexo. Se utilizó el índice de Morisita-Horn (Horn, 1966; Smith y Zaret, 1982):

$$C\lambda = 2\sum_{i=1}^n (P_{xi} \times P_{yi}) / (\sum_{i=1}^n P_{xi}^2 + \sum_{i=1}^n P_{yi}^2)$$

Donde, $C\lambda$ = índice de traslado entre el depredador x y depredador y ; P_{xi} = es la proporción de presas i del total de presas usadas por el depredador x ; P_{yi} = es la proporción de presas i del total de presas usadas por el depredador y ; y n = es el número total de presas.

5.5. Estimación del nivel trófico promedio

Para determinar el nivel trófico a partir de las presas encontradas en los estómagos analizados se utilizó el modelo propuesto por Cortes, (1999), el cual

nos brinda información con respecto a la posición relativa de los organismos en la cadena alimenticia.

$$TL = 1 + \left(\sum_{j=1}^n DC_{ij} \right) (TL_j)$$

Donde:

DC_{ij} referida como la composición de la dieta, es la proporción de presas (j) en la dieta del depredador (i).

TL = nivel trófico de las presas (j).

n = número de grupos en el sistema.

De acuerdo a Christensen y Pauly (1992), el detritus y los productores primarios presentan un nivel trófico igual a la unidad mientras que para el resto de los grupos, el nivel trófico (TL) del depredador o grupo (i) se define como uno más la suma de los niveles tróficos de las presas multiplicado por la proporción de la presa en la dieta del depredador. El valor del nivel trófico (TL) de los peces se consultó en el programa Fishbase (Froese y Pauly, 2003) y en el estudio de Cortes (1999).

5.6. Determinación de los valores isotópicos del carbono y el nitrógeno

Los valores de isótopos estables (δ) se calcularon mediante la siguiente fórmula (Park y Epstein, 1961):

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ó } \delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[\left(\frac{R \text{ muestra}}{R \text{ estándar}} \right) - 1 \right] \times 1000.$$

Donde: R muestra para $\delta^{15}\text{N}$ es la proporción entre sus isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$; mientras que para $\delta^{13}\text{C}$ es la proporción de los isótopos de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Los estándares empleados fueron Pee Dee Belemnite (PDB) para el carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y el nitrógeno atmosférico para el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).

5.7. Estimación del nivel trófico promedio (por medio de las razones isotópicas del $\delta^{15}\text{N}$)

Con el objetivo de poder determinar posibles diferencias en la posición trófica relativa de cada una de los depredadores por sexo y estadio de madurez, se utilizó el algoritmo desarrollado por Vander-Zander (1997).

$$PT = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{lineabase}}) + 2/3.4$$

$\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}}$: Valor promedio de la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

$\delta^{15}\text{N}_{\text{lineabase}}$: Valor de $\delta^{15}\text{N}$ de la base de la cadena trófica ($\delta^{15}\text{N}$ en sedimento = 7 ‰. Farrel *et al.*, (1995).

3.4: Factor de enriquecimiento determinado en diversos estudios en ambientes marinos.

5.8. Tratamiento estadístico de los análisis de contenido estomacal y los valores isotópicos

Para los análisis de contenido estomacal se utilizó la prueba estadística de ANOSIM (análisis de similitud de una vía) para determinar si la composición específica de las presas fue significativamente diferente entre los grupos definidos previamente (sexo y estadio de madurez). ANOSIM es un procedimiento no paramétrico, análogo al análisis de varianza, que se basa en el remuestreo multifactorial utilizando permutaciones. La prueba estadística implica el cálculo de un estadístico global (R), el cual contrasta la varianza de la similitud dentro y entre los grupos. Cuando los grupos de muestras son distintos unos de otros, la composición de la similitud dentro de los grupos son más grandes que las similitudes que pueda haber entre las muestras de diferentes grupos.

El estadístico R, de ANOSIM, varía entre -1 y 1, alcanzando su máximo valor cuando todas las similitudes dentro de los grupos son mayores que las

similitudes entre los grupos (hay separación perfecta en la estructura trófica entre los grupos); mientras que en caso contrario, R alcanza su valor mínimo e indica que no hay separación en la estructura trófica entre los grupos. La significancia de la prueba estadística se determina comparando el estadístico R de la muestra con aquellos que resultan del procedimiento de asignar muestras aleatorias a los grupos a través del re-muestreo utilizando permutaciones (Clarke y Warwick, 1994). La proporción del arreglo aleatorio con valores de R mayores que el valor R de la muestra es el nivel de significancia de la prueba (Clarke y Warwick, 2001).

ANOSIM solamente indica si los grupos difieren o no en la composición de especies presa, sin referencia a que presas causan dichas diferencias. En consecuencia, para determinar la contribución de cada especie presa a la similitud promedio dentro y entre los grupos se utilizó el análisis de similitud en porcentaje SIMPER (Clarke, 1993). Estos análisis fueron realizados mediante la utilización del paquete PRIMER V6.0 (Plymouth Routines in Marine Environmental Research programs) (Clarke y Warwick, 2001).

Para los análisis isotópicos se aplicaron pruebas de normalidad y de homogeneidad de varianzas de Bartlett (Zar, 1996), para definir si se utilizaban test paramétricos (ANOVA) o no paramétricos (Mann-Whitney) con el fin de detectar o no diferencias significativas en las razones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los grupos definidos para las dos especies en cada uno de los tejidos. Todos los análisis estadísticos se efectuaron utilizando el programa Statistica V 7.0.

6. RESULTADOS

Se colectaron 233 muestras de contenido estomacal entre julio y diciembre de 2003, de las cuales 111 fueron de *Alopias pelagicus* y 122 de *Alopias superciliosus*. La distribución mensual con respecto al número de estómagos colectados para ambas especies varió, encontrando para *A. pelagicus* los valores más altos en septiembre (25 llenos, 4 vacíos) y octubre (20 llenos, 4 vacíos), debido posiblemente a la mayor abundancia de estos individuos, la cual se alterna con la abundancia del recurso dorado (*Coryphaena hippurus*), mientras que los valores más bajos fueron en julio (6 llenos, 3 vacíos) y diciembre (9 llenos 1 vacío), lo cual puede corresponder a que en esos meses la pesca esta dirigida a otros recursos (Martínez y Galván, 2007) (Fig. 2). El 70 % de los estómagos analizados estaban entre 25 y 50% de llenado, encontrando además 70% de las presas en estado de digestión 4 y 15.3% en estado 3.

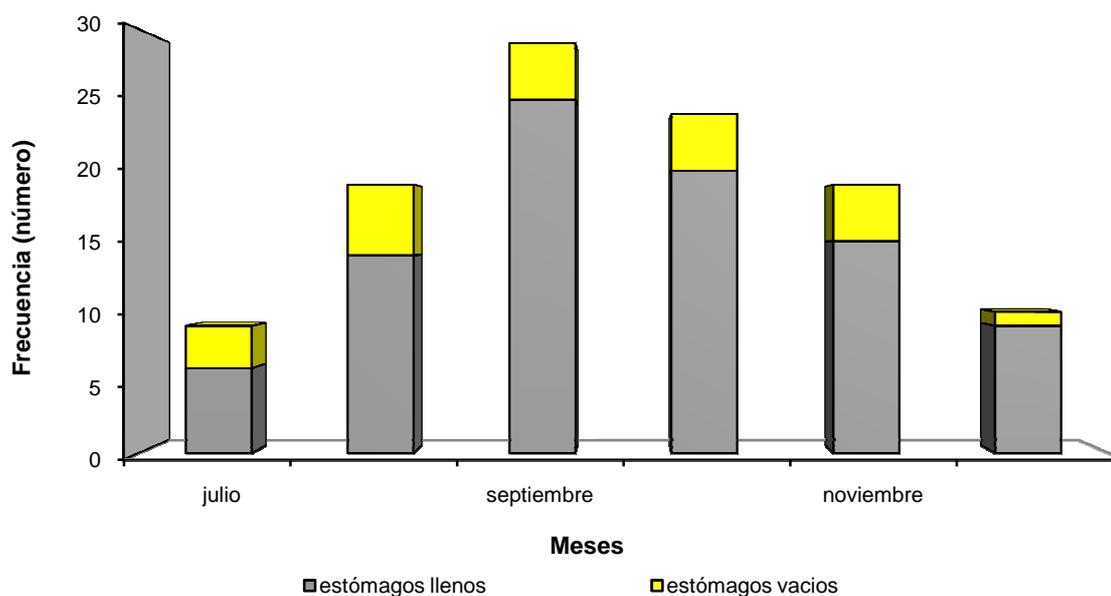


Figura 2. Distribución mensual de estómagos para *A. pelagicus* en Manta, Ecuador durante julio a diciembre de 2003.

Para *A. superciliosus* los meses de mayor abundancia fueron julio (33 llenos, 13 vacíos), agosto (20 llenos, 5 vacíos) y octubre (21 llenos 1 vacío); posiblemente debido a la abundancia de la especie la cual se alterna con la

temporada de pesca del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*). Los meses con las abundancias más bajas fueron noviembre (4 llenos) y diciembre (8 llenos, 1 vacío) (Martínez y Galván, 2007) (Fig. 3). Más del 80 % de estos estómagos se encontraron entre 25 y 75% de llenado, encontrado un 49% de las presas en estado de digestión 4, 34.3% en estado 3 y 15% en estado 2.

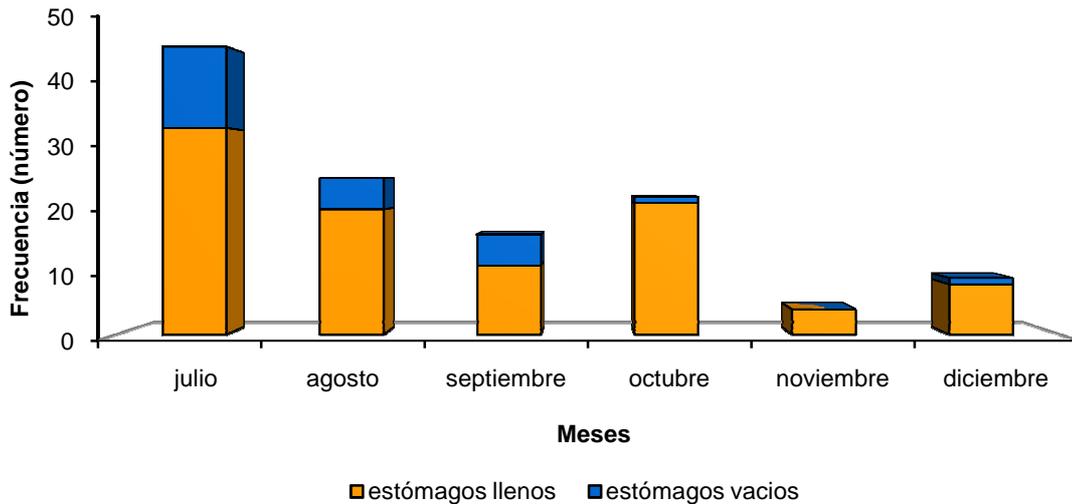


Figura 3. Variación mensual de estómagos para *A. superciliosus* en Manta, Ecuador durante julio a diciembre de 2003.

6.1. Determinación del tamaño de la muestra

Para *A. pelagicus* se encontró un número representativo de estómagos, permitiendo describir el 65 % de su dieta, con un valor de la pendiente de la curva de 0.07 (Fig. 4), mientras que para *A. superciliosus* se encontró un valor de la pendiente mas bajo (0.04), describiendo alrededor del 90 % de la dieta para este tiburón (Fig. 5).

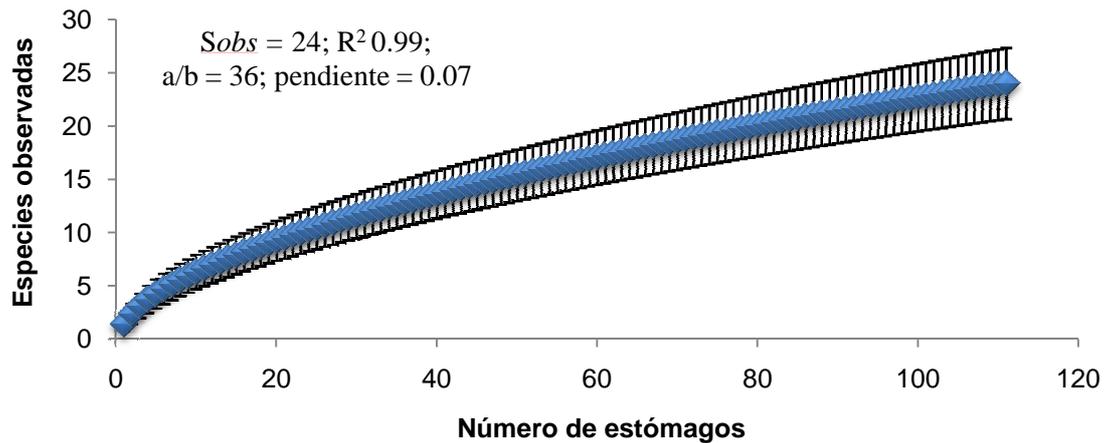


Figura 4. Curva acumulativa de especies presa para el tiburón zorro *Alopias pelagicus* durante la temporada seca del 2003.

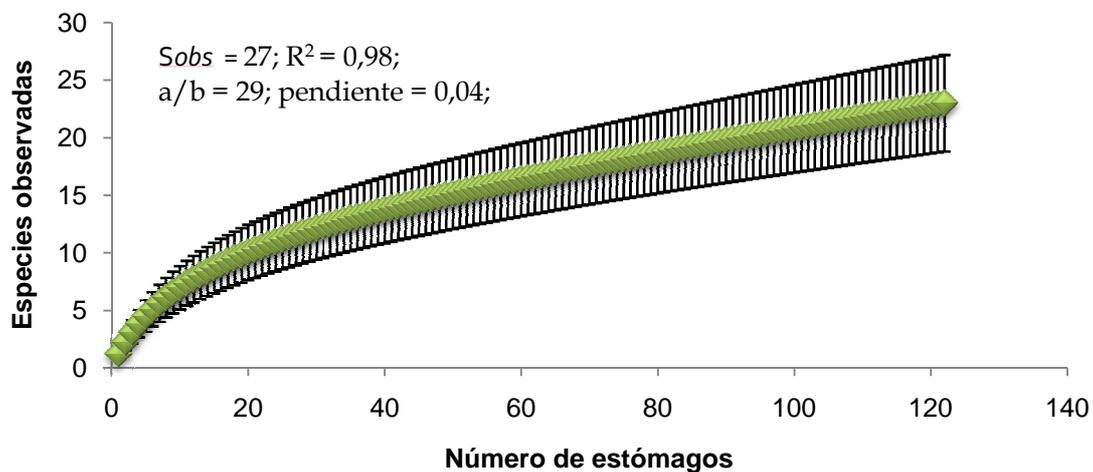


Figura 5. Curva acumulativa de especies presa para el tiburón zorro *Alopias superciliosus* durante la temporada seca del 2003.

6.2. Análisis del contenido estomacal *Alopias pelagicus*

Se analizaron un total de 111 estómagos, el 82% (91 estómagos) se encontraban llenos y el 18% (20 estómagos) vacío; se identificaron un total de 24 componentes alimenticios (presas) agrupadas en tres categorías principales uno en el grupo de los crustáceos, siete cefalópodos y 16 teleósteos (Anexo 1)

Se cuantificaron 1374 organismos que representaron 89002.3 g de los cuales los peces representan el 5.1% con 4544.8 g los cefalópodos el 94.8% con 84455.5 g y los crustáceos el 0.002% con 2.0 g. De acuerdo al IIR se encontraron tres componentes importantes en la dieta de *A. pelagicus*, *Dosidicus gigas* (IIR = 33.0 %), seguido por *Benthosema panamense* (IIR = 15.1 %) y *Sthenoteuthis oualaniensis* (IIR = 1.50 %), como presa secundaria *Auxis thazard* (IIR = 0.30 %) y las demás como presas ocasionales (Fig. 6) (Anexo1)

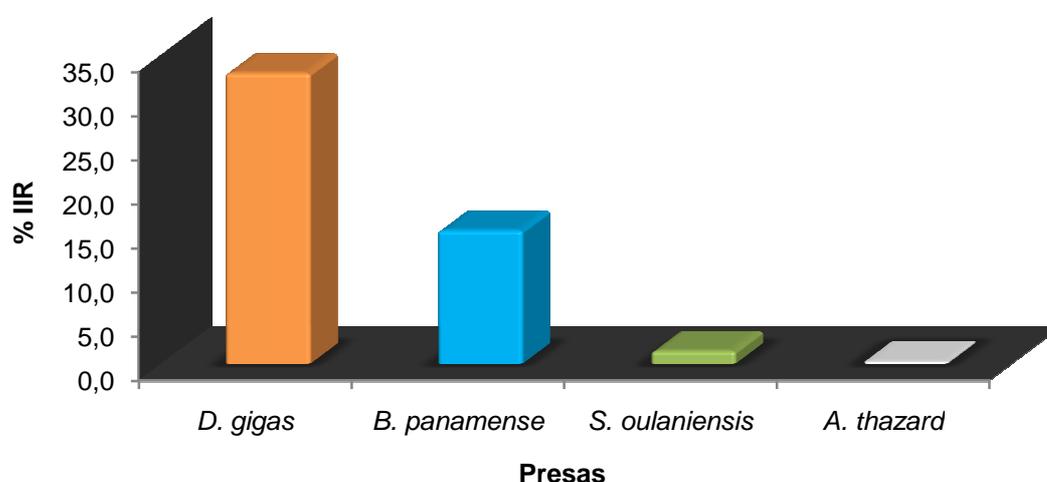


Figura 6. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro *A. pelagicus*, en Manta, Ecuador durante la época seca del 2003.

6.3. Espectro alimentario mensual *Alopias pelagicus*

Analizando la variación mensual del alimento de *A. pelagicus*, se reconoce como un depredador que mantiene sus preferencias alimenticias en sus tres componentes *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*, probablemente se debe a que estos recursos alimenticios se mantuvieron abundantes durante todo el periodo de muestreo, por lo cual *A. pelagicus* no necesito buscar otras fuentes alimentarias. Sin embargo en el mes de julio se observó un aumento en el número de especies consumidas, probablemente ocasionado porque estos otros recursos se encontraban abundantes (Fig. 7).

Cabe resaltar que este depredador tendió a alimentarse durante los seis meses de muestreo en el área oceánica.

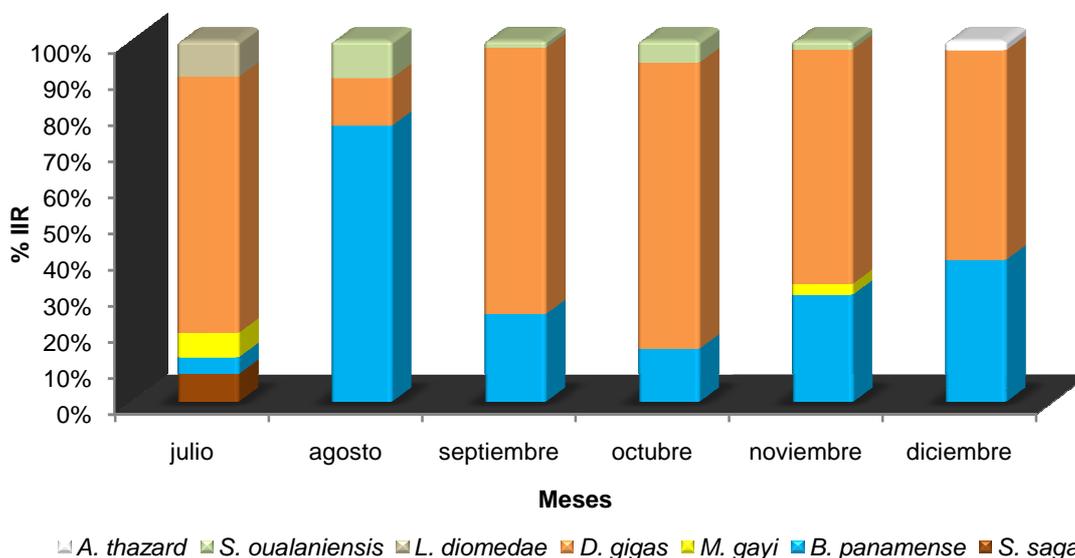


Figura 7. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro *Alopias pelagicus* por mes de muestreo en Manta Ecuador, durante la temporada seca del 2003.

6.4. Espectro alimentario por sexo y estadio de madurez *Alopias pelagicus*

De los 111 estómagos colectados 79 fueron de individuos maduros (62 hembras y 17 machos), 32 de inmaduros (22 hembras y 10 machos). La alimentación en las hembras cuyas tallas oscilaron entre 160 a 343 cm de longitud total estuvo conformada por 20 componentes alimentarios en 70 estómagos con alimento, determinando que las presas más relevantes fueron *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*, como presas secundarias *A. thazard* y *M. gayi*, (Fig. 8). En comparación la alimentación en los machos cuyas tallas estaban entre 201 y 333 cm de longitud total estuvo conformada por 11 componentes en 21 estómagos con alimento (Fig. 8), donde las presas más importantes también fueron *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*, como presa secundaria *A. thazard*

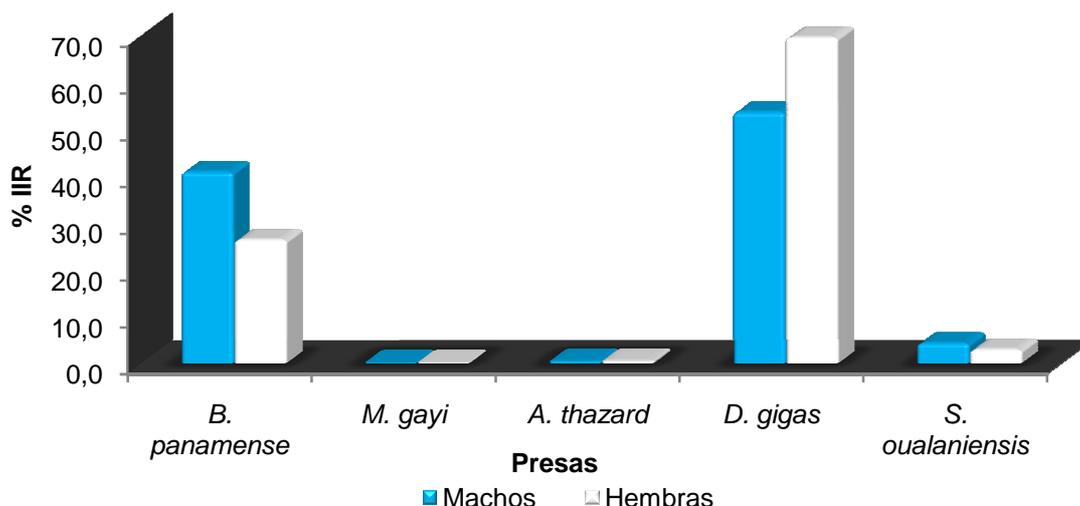


Figura 8. Porcentaje del IIR de las presas principales de los machos y hembras del tiburón zorro *Alopias pelagicus* en Manta, Ecuador durante la época seca del 2003.

Al comparar la dieta entre organismos maduros e inmaduros se observó que las hembras maduras presentando tallas entre 254 y 343 cm de longitud total, presentaron una dieta conformada por 13 componentes alimenticios en 51 estómagos con alimento, donde los más importantes según el % IIR fueron *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*, como presas secundarias *A. thazard* y *M. gayi*. Las hembras inmaduras cuyas tallas oscilaron entre 160 y 253 cm de longitud total presentaron una dieta menos variada constituida por cinco componentes alimenticios en 19 estómagos con alimento dominada por las mismas presas que las hembras maduras *B. panamense*, *D. gigas* y *S. oualaniensis*. (Fig. 9).

Los machos maduros presentaron tallas entre 253 a 333 cm de longitud total, su espectro trófico estuvo conformado por 12 componentes alimenticios en 15 estómagos con alimento, donde las presas importantes según el % IIR fueron *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*, *A. thazard*, *M. gayi* y *S. sagax* como presas secundarias, (Fig. 9). A su vez los machos inmaduros cuyas tallas oscilaron entre 201 a 252 cm de longitud total mostraron una dieta dominada por 3 presas principales en 6 estómagos *B. panamense*, *D. gigas* y *S. oualaniensis* (Fig. 9).

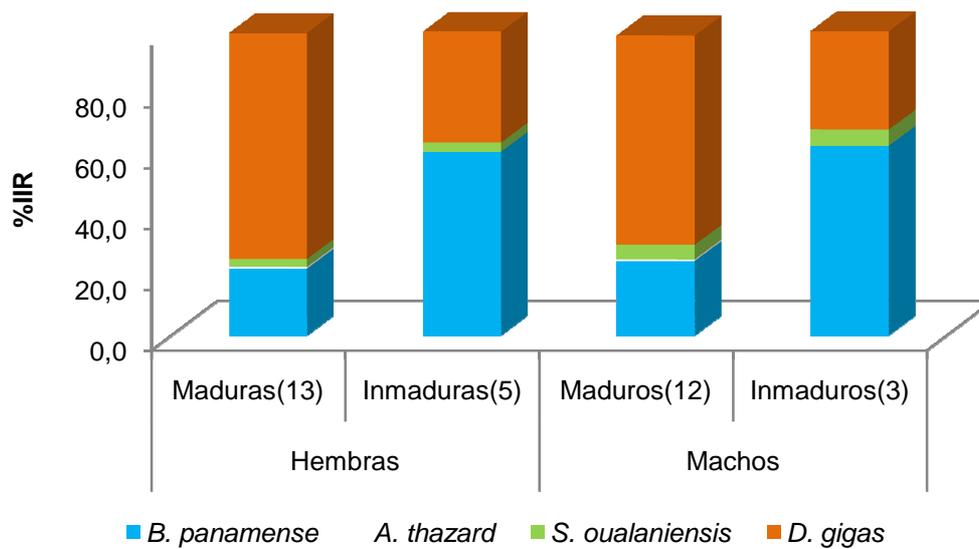


Figura 9. Porcentaje del IIR de las presas principales por estados de madurez para hembras y machos del tiburón zorro *Alopias pelagicus* en Manta, Ecuador durante la temporada seca del 2003.

6.5. Amplitud trófica *Alopias pelagicus*

En relación a la amplitud trófica para *A. pelagicus* se encontraron valores bajos para sexos ($B_i = 0.04$) como por estadio de madurez para hembras maduras e inmaduras ($B_i = 0.07$; 0.03) y para machos maduros e inmaduros ($B_i = 0.06$) mostrando una alimentación menos selectiva (Tabla I).

Tabla I. Valores de amplitud trófica por sexo y estados de madurez del tiburón zorro *Alopias pelagicus* en Manta Ecuador durante julio a diciembre de 2003.

Tiburones	Índice estandarizado de Levin (B_i)
Hembras	0.04
Machos	0.04
Hembras maduras	0.07
Hembras inmaduras	0.03
Machos maduros	0.06
Machos inmaduros	0.06

6.6. Traslápo Trófico *Alopias pelagicus*

El índice de Morisita-Horn mostró para *A. pelagicus* valores altos entre sexos y estados de madurez ($C\lambda = 0.7$ y 1 respectivamente) (Tabla II), lo cual indica que consumen los mismos recursos alimenticios principalmente *D. gigas* y *B. panamense* independientemente de la proporción. Así mismo los análisis de similitud (ANOSIM) no mostraron diferencias significativas en la composición de la dieta por sexo y estadio de madurez ($R = -0.013$ a 0.047), (Tabla II) corroborando lo anteriormente encontrado; los resultados del análisis de similitud por porcentaje (SIMPER) señalaron que las presas que contribuyen a la mayor similitud de la dieta entre sexo y estadio de madurez fueron *B. panamense* y *D. gigas*, lo cual permite inferir que es probable que estos depredadores buscan alimentarse en zonas oceánicas cercanas al borde de la plataforma continental, en busca de un recurso trófico abundante.

Tabla II. Valores de traslápo trófico cuantificados en la dieta del tiburón zorro *Alopias pelagicus* en Manta, Ecuador durante julio a diciembre de 2003.

Tiburones	Morisita-Horn	ANOSIM (número de ind)
Hembras vs Machos	1	R=-0.039, P=0.849
Hembras maduras vs Hembras inmaduras	1	R=0.047, P=0.104
Machos maduros vs Machos inmaduros	0.7	R=-0.132, P=0.980

6.7. Análisis isotópico general *Alopias pelagicus*

Se analizaron un total de 40 músculos y 29 vértebras, las cuales fueron agrupadas por sexo y estados de madurez (Tabla III).

Tabla III. Número de biopsias por tejido del tiburón zorro *A. pelagicus* colectadas para análisis isotópicos

Tejidos	Hembras	Machos	Maduros	Inmaduros	Total
Músculos	30	10	29	11	40
Vértebras	23	6	19	9	29

Los valores de la relación C/N del tejido muscular y las vértebras oscilaron en un intervalo de 2.80 a 3.20 y 2.87 a 3.64 respectivamente (Fig. 10 A y B) encontrándose dentro del rango teórico establecido de proteína (2.9 a 3.8) (McConnaughey y McRoy, 1979). Por consiguiente la extracción de lípidos fue suficiente y éstos no tuvieron un efecto significativo en la interpretación de las razones isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo de este depredador.

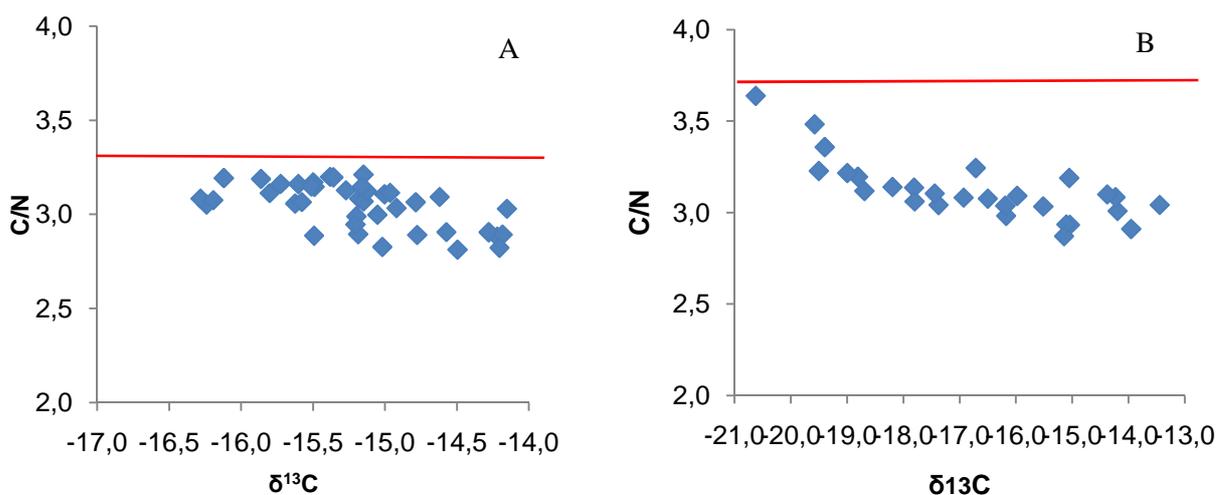


Figura 10. Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo (A) y vértebras (B) de *A. pelagicus*.

6.8. Análisis isotópico por sexo y estadios de madurez *Alopias pelagicus*

Los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo para hembras y machos fueron de $-16.0 \pm 0.1\text{‰}$; $13.5 \pm 0.2\text{‰}$ y $-15.9 \pm 0.1\text{‰}$; $14.2 \pm 0.3\text{‰}$ respectivamente, no encontrando diferencias significativas para ninguno de los

dos isótopos (Anova $\delta^{13}\text{C}$ $F = 0.09$, $P = 0.76$) (Anova $\delta^{15}\text{N}$ $F = 2.73$, $P = 0.13$). Concordando con lo encontrado en los contenidos estomacales, sin embargo hubo diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ (Anova $F = 7.39$, $P = 0.01$) de las vértebras tendiendo los machos a mostrar valores más negativos ($\delta^{13}\text{C} - 18.6 \pm 0.3\text{‰}$) en comparación a las hembras ($\delta^{13}\text{C} - 16.3 \pm 0.4\text{‰}$) (Fig. 11).

Para individuos maduros e inmaduros se encontraron valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de $-16 \pm 0.1\text{‰}$; $13.6 \pm 0.2\text{‰}$ y $-16 \pm 0.1\text{‰}$; $14 \pm 0.3\text{‰}$ respectivamente, no hallando diferencias significativas en el músculo (Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ $U = 148$, $P = 0.73$; Anova $\delta^{15}\text{N}$ $F = 1.43$, $P = 0.23$) ni en las vértebras (Anova $\delta^{13}\text{C}$ $F = 0.60$, $P = 0.55$; Mann Whitney $\delta^{15}\text{N}$ $U = 65.0$ $P = 0.33$) (Fig. 12),

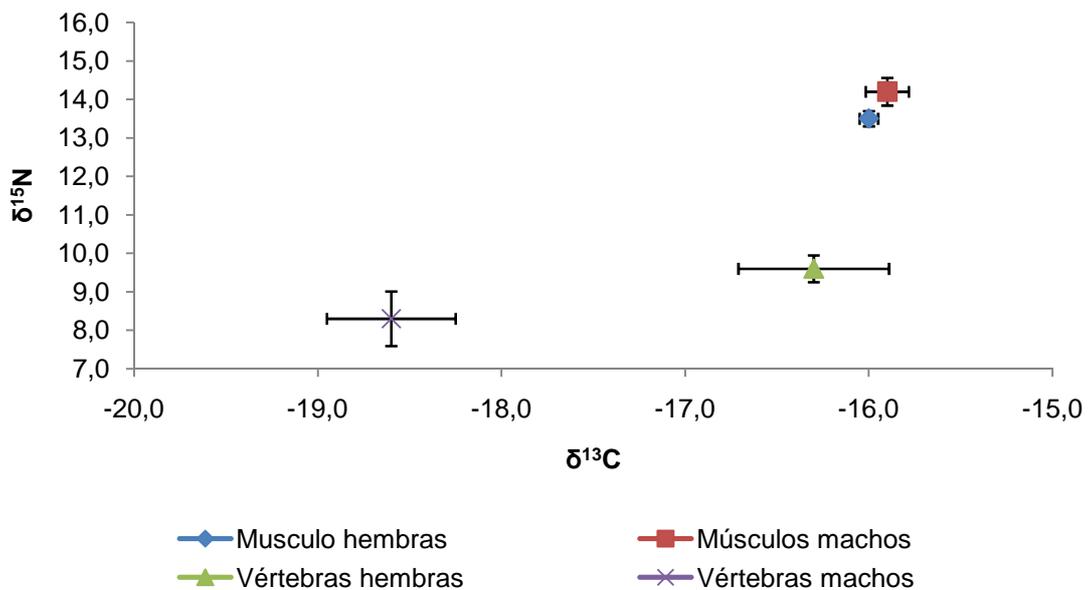


Figura 11. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de machos y hembras de *A. pelagicus* capturados en Manta, Ecuador, durante la temporada seca.

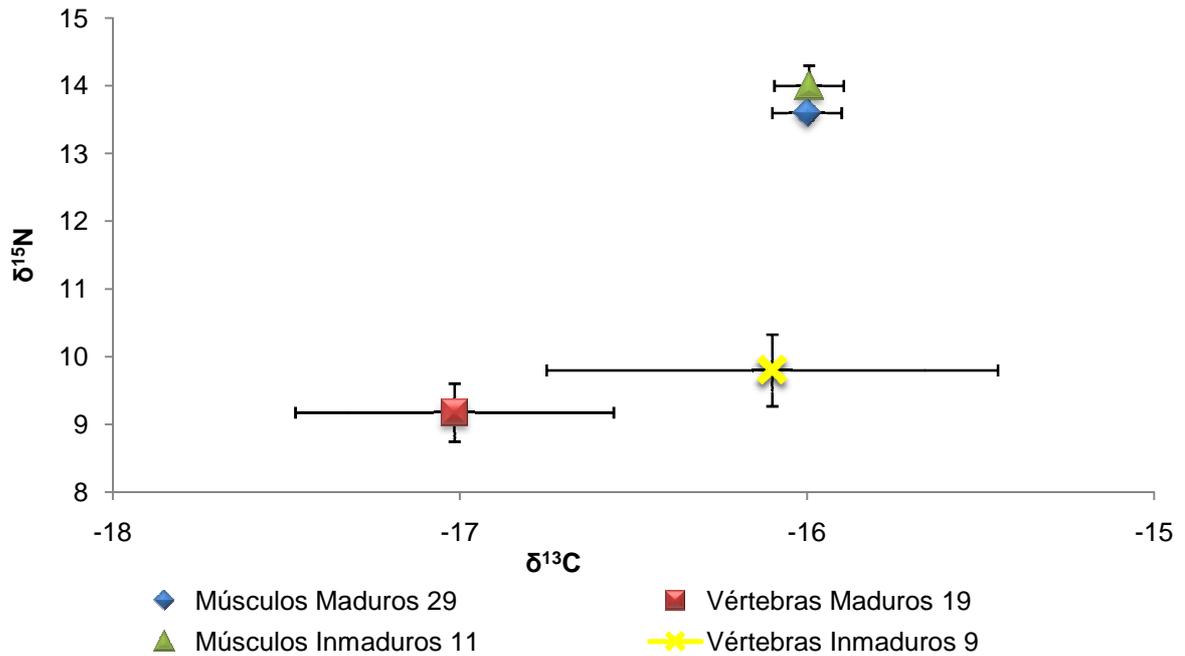


Figura 12. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de individuos maduros e inmaduros de *Alopias pelagicus* capturados en Manta, Ecuador, durante la temporada seca.

De igual forma para corroborar que realmente no existían diferencias isotópicas en esta especie se separaron los valores de los músculos por intervalos de talla (Fig. 13) dejando ver de forma clara que esta especie no presenta una segregación alimentaria, todos los individuos se alimentan en la misma zona.

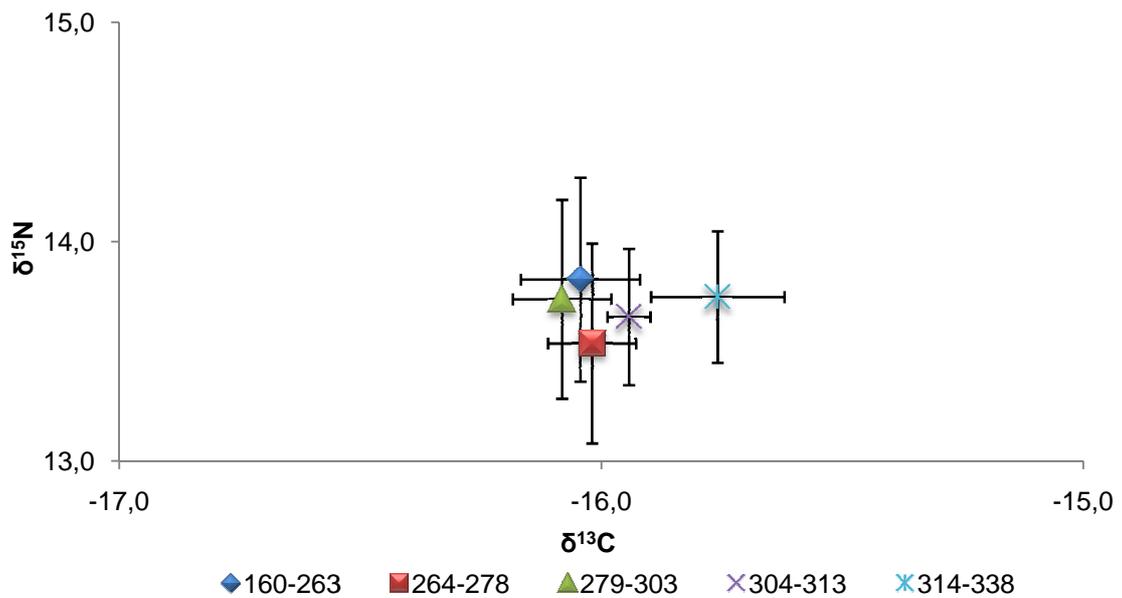


Figura 13. Valores isotópicos del tejido muscular de *Alopias pelagicus* agrupado por intervalos de talla.

Como se observó en la figura siete las diferencias en el $\delta^{13}C$ de las vértebras de *A. pelagicus* esta dada específicamente entre las hembras maduras ($-16.5 \pm 0.5\%$) y los machos maduros ($-18.4 \pm 0.3\%$), manteniendo estos últimos valores menos enriquecidos de $\delta^{13}C$ infiriendo posiblemente que las hembras presentan mayor preferencia en los últimos años de vida a alimentarse en áreas menos oceánicas en comparación a los machos (Fig. 14).

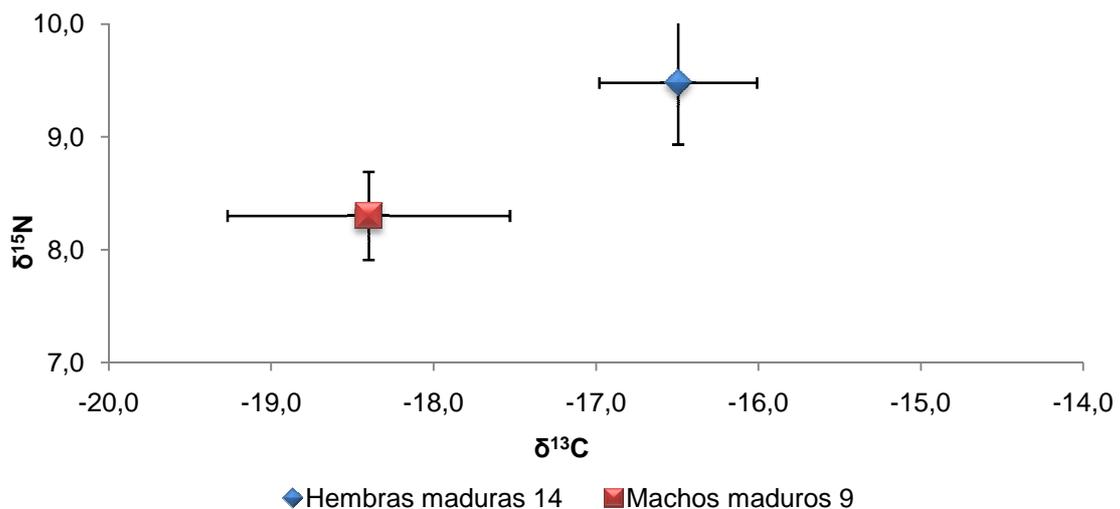


Figura 14. Valores isotópicos del tejido vertebral de machos y hembras maduras de *Alopias pelagicus*

6.9. Espectro alimentario de *Alopias superciliosus* (contenido estomacal)

Se analizaron un total de 122 estómagos, donde el 87.7 % (107 estómagos) contenían alimento o restos de este parcialmente digerido y el 12.2 % (15 estómagos) se encontraron vacíos. Se identificaron un total de 27 componentes alimenticios (presas) agrupadas en tres categorías principales un crustáceo, siete cefalópodos y 19 peces.

Se cuantificaron un total de 806 organismos que representaron 43546.1 g de los cuales los peces representan el 32.0 % con 13971.1 g, los cefalópodos el 67.8 % con 29551.2 y los crustáceos el 0.05% con 23.8 g. (Anexo A) De acuerdo con el IIR se encontró que los cuatro componentes principales en la dieta de *A. superciliosus* fueron *L. argenteus* (IIR = 58.4 %), *M. gayi* (IIR = 13 %) *D. gigas* (IIR = 11 %), y *B. panamense* con (IIR = 9.3 %), como presas secundarias *S. sagax* (IIR = 3 %), *A. thazard* (IIR = 2.5 %), *A. lesueurii* (IIR = 1.1 %) (Fig. 15).

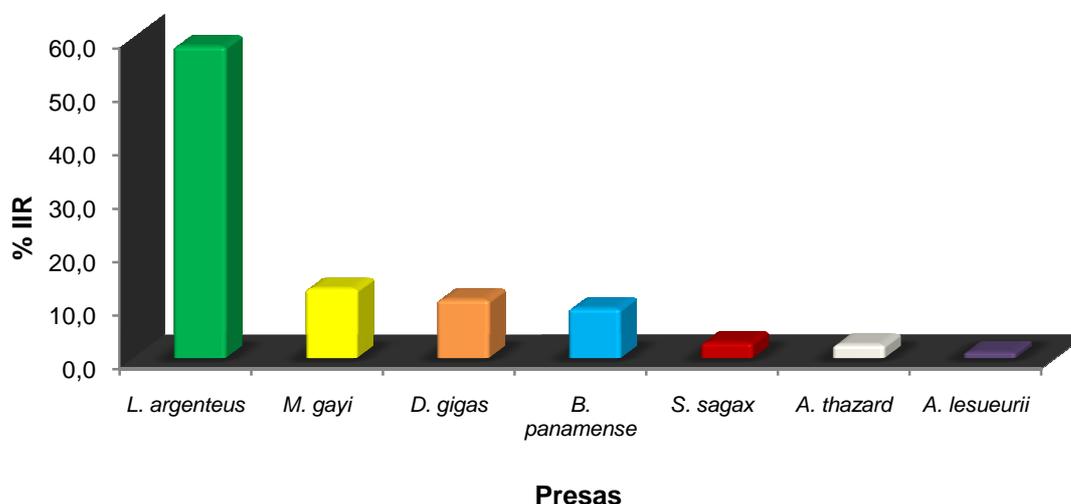


Figura 15. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro *A. superciliosus*, en Manta, Ecuador durante la época seca del 2003

6.10. Espectro alimentario mensual para *Alopias superciliosus*

Analizando la variación mensual del alimento se encontraron fluctuaciones en la dieta de *A. superciliosus*, de julio a septiembre se halló una dominancia de las tres presas principales: *L. argenteus*, *M. gayi* y *D. gigas* y presas secundarias como *B. panamense*, *A. thazard* y *S. sagax*, mientras que de octubre a diciembre se incremento el consumo de *B. panamense*, *D. gigas* y *S. oualaniensis*. (Fig. 16).

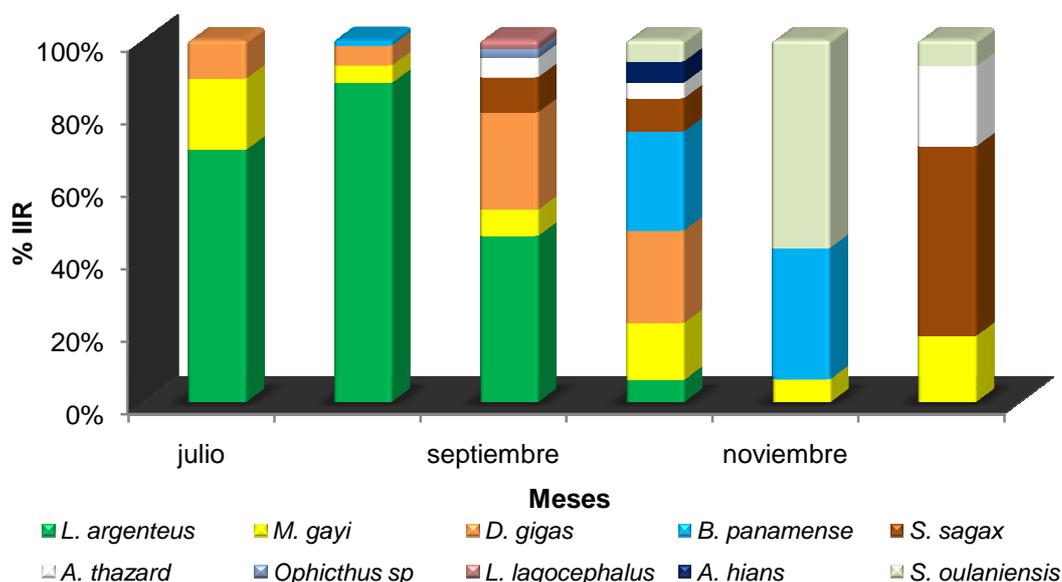


Figura 16. Porcentaje del IIR de las presas principales del tiburón zorro *Alopias superciliosus* por mes de muestreo en Manta Ecuador, durante la época seca del 2003.

6.11. Espectro alimentario por sexo y estadio de madurez *Alopias superciliosus*

De los 122 estómagos colectados 95 fueron de individuos maduros (56 hembras y 39 machos), 27 inmaduros (7 hembras y 20 machos). La alimentación en las hembras cuyas tallas oscilaron entre 199 a 380 cm de longitud total estuvo conformada por 22 componentes alimenticios en 57 estómagos con alimento (Fig. 17) cuyas presas relevantes fueron *L. argenteus*, *D. gigas*, *M. gayi* y *B. panamense*. Mientras que los machos con tallas entre

135 a 327 cm de longitud total tuvieron una dieta conformada por 13 componentes alimenticios en 50 estómagos con alimento (Fig. 17), donde las presas dominantes fueron *L. argenteus* y *M. gayi* como secundarias *D. gigas*, *A. thazard*, *S. sagax* y *B. panamense*.

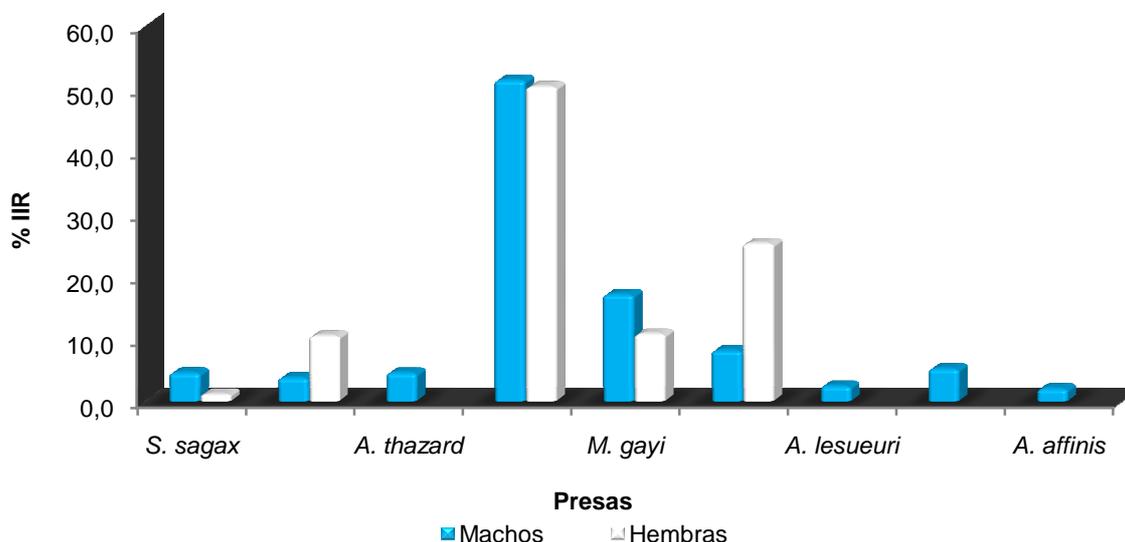


Figura 17. Porcentaje del IIR de las presas principales de los machos y hembras del tiburón zorro *Alopias superciliosus* en Manta, Ecuador durante la temporada seca del 2003.

Al comparar la dieta entre organismos maduros e inmaduros se observó que las hembras maduras constituidas por tallas entre 242 y 380 cm de longitud total, presentaron una dieta conformada por 20 componentes alimenticios en 40 estómagos, donde los más importantes según el IIR fueron *L. argenteus*, *B. panamense*, *M. gayi* y *D. gigas* como presas secundarias *A. thazard*, *S. sagax* y *A. hians* (Fig. 18). Las hembras inmaduras cuyas tallas oscilaron entre 216 y 241 cm de longitud total presentaron una dieta constituida solo por tres componentes alimenticios en cinco estómagos *L. argenteus*, *S. oulaniensis* y *M. gayi* (Fig. 18). Los machos maduros presentaron tallas entre 234 y 318 cm de LT; su espectro trófico estuvo conformado por 11 componentes alimenticios en 35 estómagos, donde las presas principales fueron *L. argenteus*, *M. gayi* y *S. sagax* como presas secundarias *A. thazard*, *B. panamense*, *A. lesseurii*, *S. oulaniensis* y *A. affinis*; a su vez los machos

inmaduros cuyas tallas oscilaron entre 135 y 297 cm de LT mostraron una dieta constituida por 6 componentes alimenticios, en 15 estómagos presentando dos presas principales como *D. gigas* y *L. argenteus* siendo las demás secundarias (Fig. 18).

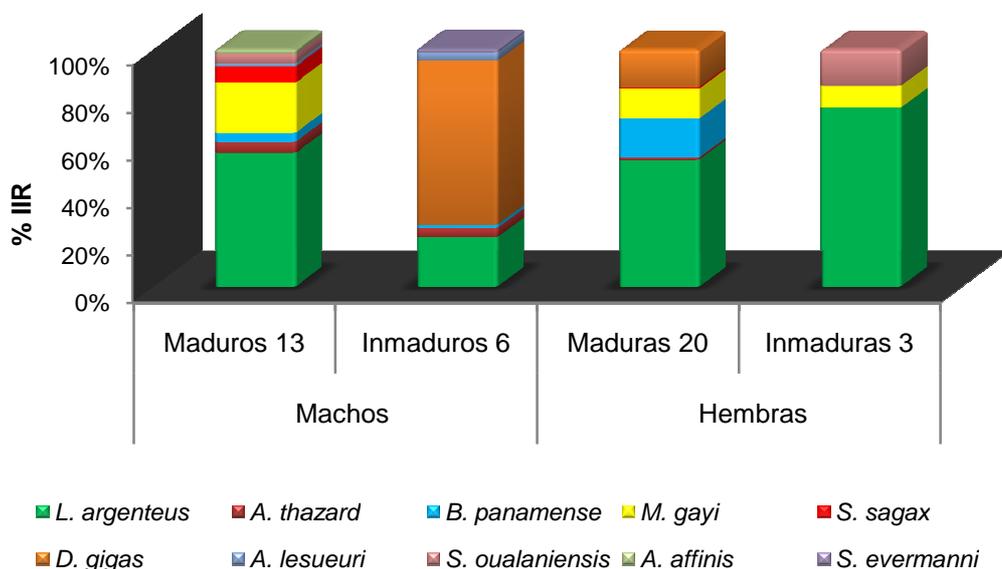


Figura 18. Porcentaje del IIR de las presas principales por estados de madurez para hembras y machos del tiburón zorro *Alopias superciliosus* en Manta, Ecuador durante la temporada seca del 2003.

6.12. Amplitud trófica *Alopias superciliosus*

Para *A. superciliosus* se encontraron valores bajos para machos y hembras ($B_i = 0.21$ y 0.16 respectivamente), como por estadio de madurez, encontrando para los individuos maduros valores de $B_i = 0.06$ y 0.13 respectivamente y para los inmaduros los valores también fueron bajos ($B_i = 0.24$ y 0.31) (Tabla IV).

6.13. Traslápo trófico *Alopias superciliosus*

Los valores de traslápido trófico para *A. superciliosus* entre sexo y los estados de madurez (maduros e inmaduros) de los machos y las hembras variaron, encontrando un traslápido alto; entre machos y hembras ($C\lambda = 0.74$), al

igual que entre machos maduros e inmaduros ($C\lambda = 0.80$), mientras que para la hembras maduras e inmaduras el valor de traslapo fue bajo ($C\lambda = 0.33$). Sin embargo el análisis de similitud (ANOSIM) no mostró diferencias en la composición de la dieta de acuerdo al sexo o estadio de madurez (Tabla V), donde las especies presa que mas aportan a la similitud son *L. argenteus* y *M. gayi*.

Tabla IV. Valores de amplitud trófica por sexo y estados de madurez del tiburón zorro *Alopias superciliosus* en Manta Ecuador durante julio a diciembre de 2003.

Tiburones	Índice estandarizado de Levin (Bi)
Hembras	0.16
Machos	0.21
Hembras maduras	0.13
Hembras inmaduras	0.24
Machos maduros	0.06
Machos inmaduros	0.31

Tabla V. Valores de traslapo trófico cuantificados en la dieta del tiburón zorro *Alopias superciliosus* en Manta Ecuador durante la temporada seca del 2003.

Tiburones	Morisita-Horn	ANOSIM (número de ind)
Hembras vs Machos	0.74	R= 0.006, P= 0.17
Hembras maduras vs Hembras inmaduras	0.33	R= -0.115, P=0.99
Machos maduros vs Machos inmaduros	0.8	R= 0.051, P= 0.05

6.14. Análisis isotópico por sexo y estadios de madurez *Alopias superciliosus*

Para *A. superciliosus* se colectaron 37 muestras de músculo y 37 biopsias de vértebras, las cuales también fueron agrupadas por sexo y estadios de madurez (Tabla VI).

Tabla VI. Biopsias por tejido del tiburón zorro *A. superciliosus* colectadas para análisis isotópicos.

<i>A. superciliosus</i>					
	Hembras	Machos	Maduros	Inmaduros	Total
Músculos	20	17	26	11	37
Vértebras	18	19	31	6	37

Los valores de la relación C/N del tejido muscular y las vértebras para este tiburón oscilaron entre 2.81 a 3.21 y 3.0 a 3.80 respectivamente (Fig. 19 A y B) encontrándose dentro del rango teórico establecido de proteína pura de 2.9 a 3.8 (McConnaughey y McRoy, 1979). Por consiguiente se puede decir que la extracción de lípidos fue buena y éstos no tuvieron un efecto significativo en las razones isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo de este depredador.

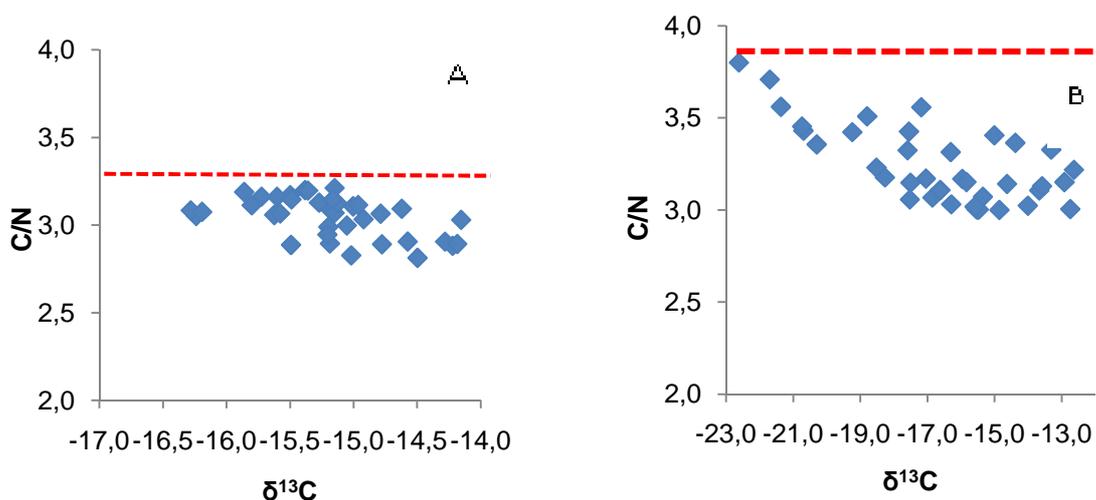


Figura 19. Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo (A) y vértebras (B) de *A. superciliosus*.

Los valores isotópicos promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo para hembras y machos fueron de $-15.1\pm 0.1\text{‰}$; $14.7\pm 0.2\text{‰}$ y $-15.3\pm 0.3\text{‰}$; $14.3\pm 0.2\text{‰}$ respectivamente. Al aplicar pruebas estadísticas no se encontraron diferencias significativas para los dos isótopos (U Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ $U = 128$, $P = 0.20$; $U = 123$ $\delta^{15}\text{N}$ $P = 0.15$). En las vértebras los valores promedio por sexo fueron de $-16.4\pm 0.6\text{‰}$; $10.4\pm 0.3\text{‰}$ para las hembras y de $-17\pm 0.6\text{‰}$; $9.8\pm 0.4\text{‰}$ para los machos, no hallando al igual que en el músculo diferencias significativas (Anova $\delta^{13}\text{C}$ $F = 0.38$, $P = 0.53$; U Mann Whitney $U = 144$ $\delta^{15}\text{N}$ $P = 0.42$). A pesar que los valores entre los dos tejidos son ampliamente diferentes se logra observar que se mantiene la misma tendencia, presentando valores levemente mayores en el $\delta^{15}\text{N}$ las hembras (Fig. 20).

En individuos maduros e inmaduros se encontraron valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de $-15,0\pm 0.1\text{‰}$; $14.7\pm 0.1\text{‰}$ y $-15.6\pm 0.2\text{‰}$; $13.9\pm 0.3\text{‰}$ respectivamente (Fig. 21). Al aplicar pruebas estadísticas se encontraron diferencias significativas en los dos isótopos (U Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ $U = 117$, $P = 0.001$; Anova $\delta^{15}\text{N}$ $F = 8.03$, $P = 0.001$), mientras que los valores del tejido vertebral (maduros $\delta^{13}\text{C}$ $-16.5\pm 0.4\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$ $10.3\pm 0.3\text{‰}$ e inmaduros $\delta^{13}\text{C}$ $-17.8\pm 1.3\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$ $9.4\pm 0.9\text{‰}$) no arrojaron diferencias significativas (Anova $\delta^{13}\text{C}$ $F = 1.24$ $P = 0.27$; $\delta^{15}\text{N}$ $F = 1.87$, $P = 0.17$). Al analizar al detalle los valores isotópicos de los músculos de esta especie se encontró que las principales diferencias se presentaba en los machos, los inmaduros con valores de $\delta^{13}\text{C}$ $-15.9\pm 0.2\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$ $13.8\pm 0.5\text{‰}$ y los maduros con valores de $\delta^{13}\text{C}$ $-15.0\pm 0.2\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$ $14.5\pm 0.3\text{‰}$ (Fig. 22).

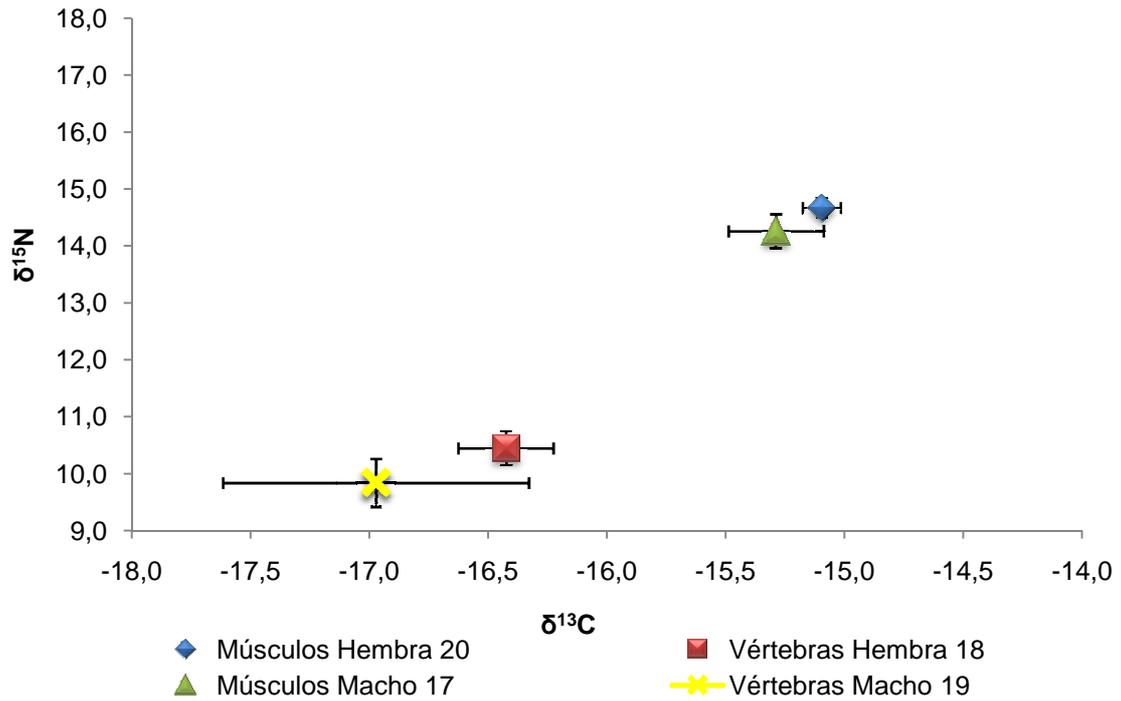


Figura 20. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de machos y hembras de *A. superciliosus* capturados en Manta, Ecuador durante la temporada seca.

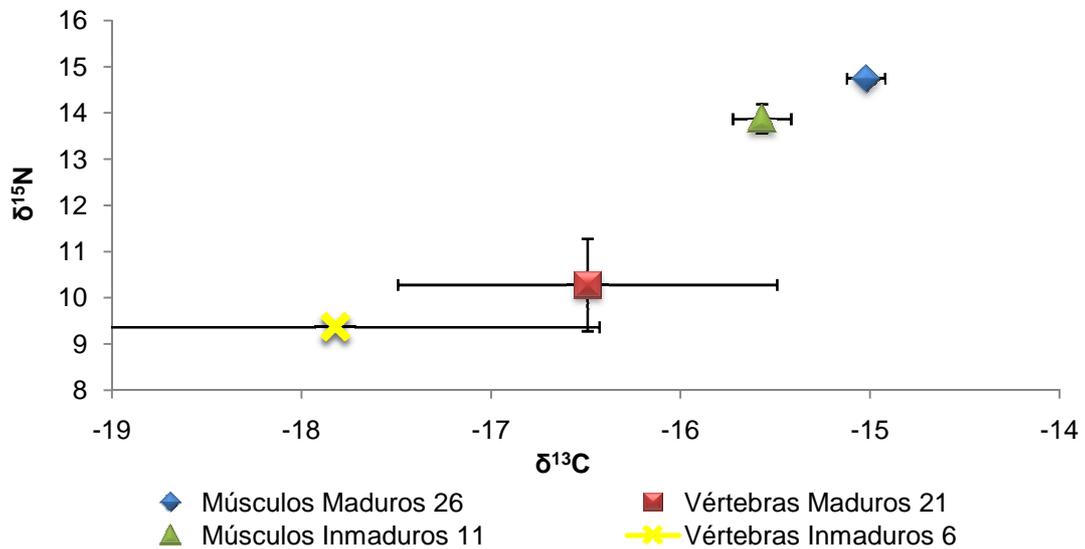


Figura 21. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos y vértebras de individuos maduros e inmaduros de *Alopias superciliosus* capturados en Manta, Ecuador durante la época seca.

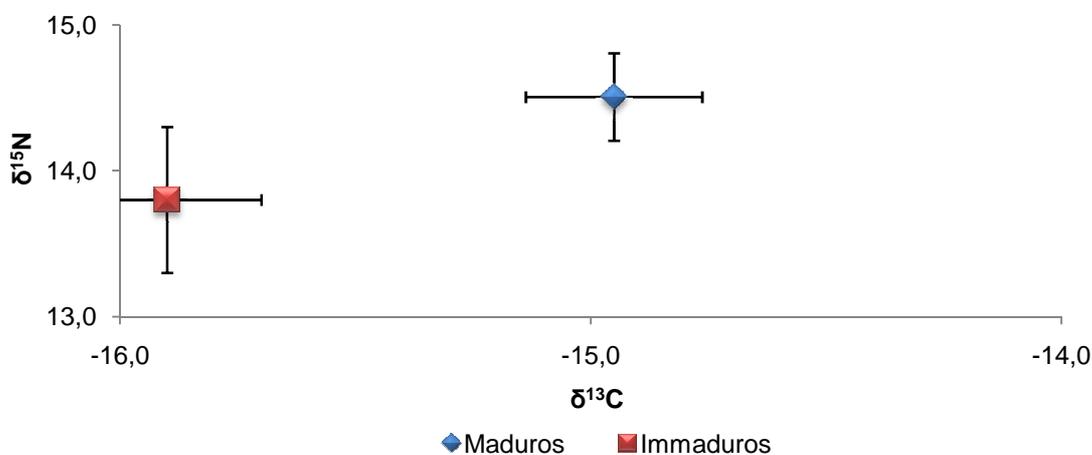


Figura 22. Valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos de machos de *Alopias superciliosus*

6.15. Comparaciones interespecíficas de los valores isotópicos por sexo y estadio de madurez

Al comparar los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo y las vértebras de los machos y hembras de *A. pelagicus* y *A. superciliosus* se encontraron resultados diferentes, en primer lugar en el tejido muscular es evidente una separación entre las dos especies, siendo el tiburón zorro *A. pelagicus* el que presentó los valores más negativos del $\delta^{13}\text{C}$ ($-16 \pm 0.1\text{‰}$ hembras y $-15.9 \pm 0.1\text{‰}$ machos) en comparación a *A. superciliosus* ($-15.1 \pm 0.1\text{‰}$ hembras y $-15.3 \pm 0.3\text{‰}$ machos), encontrándose diferencias significativas para este isótopo en el músculo de las hembras (Mann Whitney U = 14, P = 0.001); mientras que los valores promedio del $\delta^{15}\text{N}$ fueron muy similares entre las dos especies ($14.5 \pm 0.2\text{‰}$), siendo un poco más bajos en las hembras de *A. pelagicus* ($13.5 \pm 0.2\text{‰}$), no hallando diferencias significativas (Mann Whitney U = 95, P = 0.00) (Fig. 23). En las vértebras se logra apreciar una agrupación entre las hembras de las dos especies y los machos de *A. superciliosus*, presentando valores muy cercanos del $\delta^{13}\text{C}$ ($-17.0 \pm 0.4\text{‰}$ a $-16.4 \pm 0.3\text{‰}$) y $\delta^{15}\text{N}$ ($9.6 \pm 0.4\text{‰}$ a $10.4 \pm 0.6\text{‰}$), mientras que los machos de *A.*

pelagicus se encuentran distantes con valores más reducidos para los dos isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ $-18.6\pm 0.35\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$ $8.31\pm 0.71\text{‰}$); sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre las especies para ninguno de los dos isótopos (Anova $\delta^{13}\text{C}$ $F = 0.00$, $P = 0.93$; $\delta^{15}\text{N}$ $F = 2.65$, $P = 0.11$ para las hembras; Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ $U = 30.0$, $P = 0.08$; $\delta^{15}\text{N}$ $U = 30.0$, $P = 0.09$ para machos) (Fig. 24).

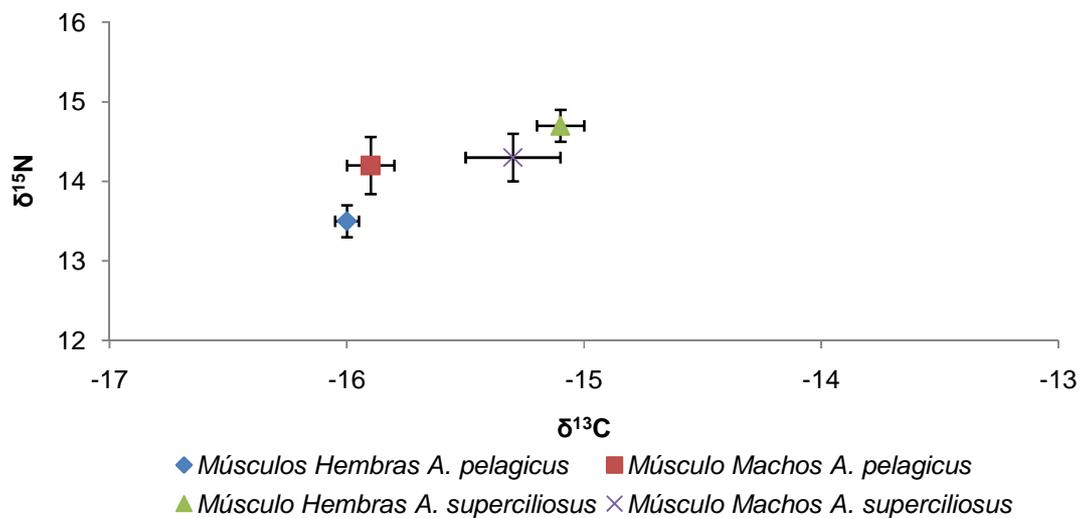


Figura 23. Comparación de los valores isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculos de hembras y machos de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

Sin embargo lo ideal sería poder contrastar los valores isotópicos entre especies por sexo y estadio de madurez pero en algunas de las categorías o divisiones hay un número de muestras muy bajo por ello las comparaciones se hicieron a nivel grupal como maduros e inmaduros. Los valores isotópicos en el músculo, agrupó a los individuos de *A. pelagicus* presentando valores de $\delta^{13}\text{C}$ mas negativos ($-16 \pm 0.1\text{‰}$) al igual que los inmaduros de *A. superciliosus* ($-15.6 \pm 0.2\text{‰}$), mientras que los individuos maduros de *A. superciliosus* presentaron valores más enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ ($-15.0\pm 0.1\text{‰}$) y de $\delta^{15}\text{N}$ $14.7\pm 0.1\text{‰}$ (Fig. 25). Las pruebas estadísticas permitieron encontrar diferencias significativas entre los individuos maduros de las dos especies para el $\delta^{13}\text{C}$ (Anova $F = 71.80$, $P = 0.00$) y el $\delta^{15}\text{N}$

(Mann Whitney U = 124.0, P = 0.00). A nivel del tejido vertebral los individuos maduros de *A. pelagicus* y *A. superciliosus* presentaron valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ $-17\pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}$ $9.2\pm 0.4\text{‰}$ y $-16.5\pm 0.4\text{‰}$, $10.3\pm 0.2\text{‰}$ respectivamente (Fig. 26), hallando diferencias significativas solo en el $\delta^{15}\text{N}$ (Mann Whitney U = 194, P = 0.04), mientras que los inmaduros presentaron valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ $-16.1\pm 0.6\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ $9.8\pm 0.6\text{‰}$ y $-17.8\pm 1.3\text{‰}$, $9.4\pm 0.9\text{‰}$ respectivamente, no encontrado diferencias significativas para ningún isótopo (Anova $\delta^{13}\text{C}$ F = 1.44, P = 0.25 y $\delta^{15}\text{N}$ F = 0.27, P = 0.60).

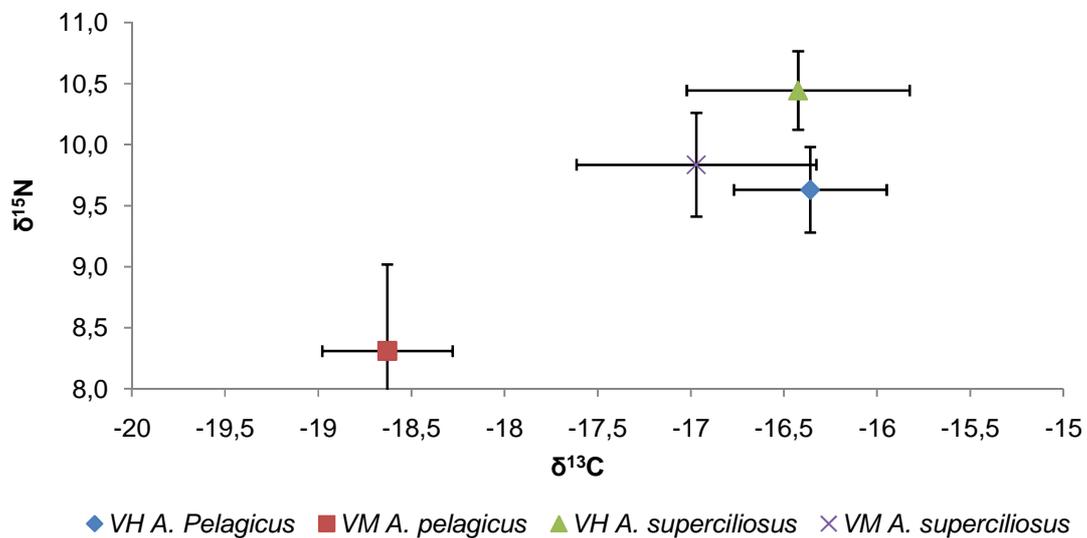


Figura 24. Comparación de los valores isotópico del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de hembras y machos de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

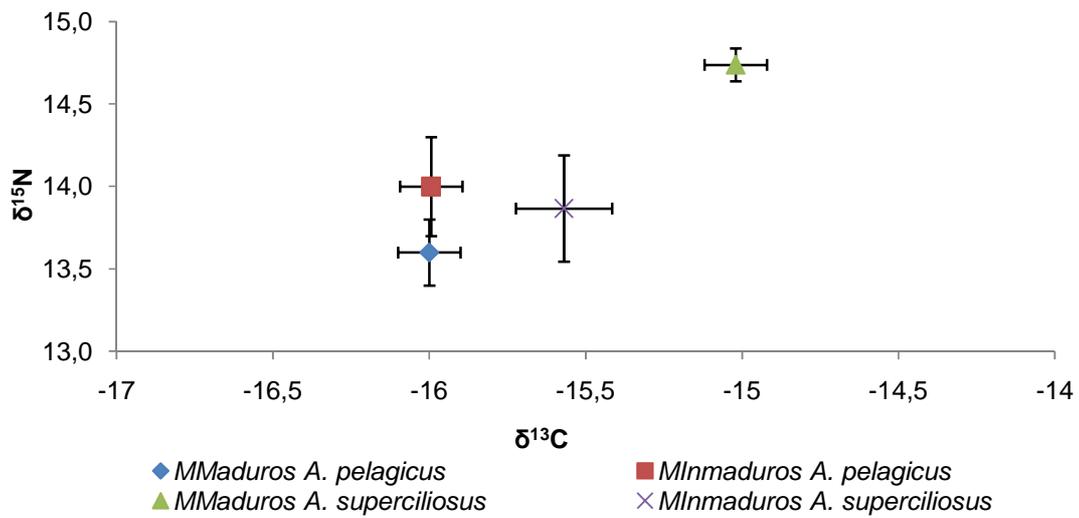


Figura 25. Comparación interespecífica por estadio de madurez de los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculo de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

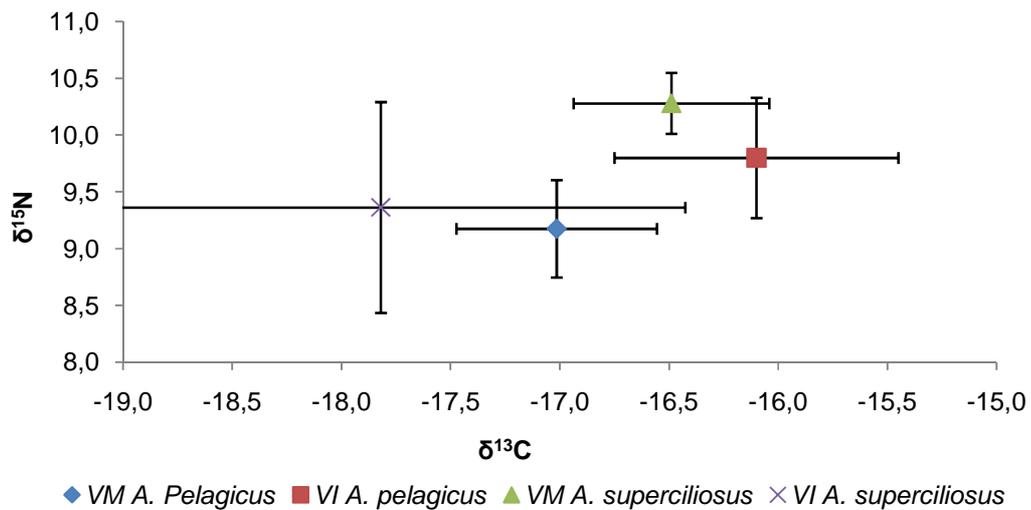


Figura 26. Comparación interespecífica por estadio de madurez de los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

6.16. Comparación isotópica entre tejidos

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo y las vértebras fueron determinados con el fin de establecer si existían diferencias significativas en la señal reflejada, teniendo en cuenta que la tasa de recambio isotópico entre los tejidos es completamente diferente. Para *A. pelagicus* solo se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (U Mann Whitney F = 15, P = 0.00), mientras que para *A. superciliosus* se encontraron diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Mann Whitney $\delta^{13}\text{C}$ U = 425, P = 0.005 y $\delta^{15}\text{N}$ U = 11.0, P = 0.0001 respectivamente) (Fig. 27).

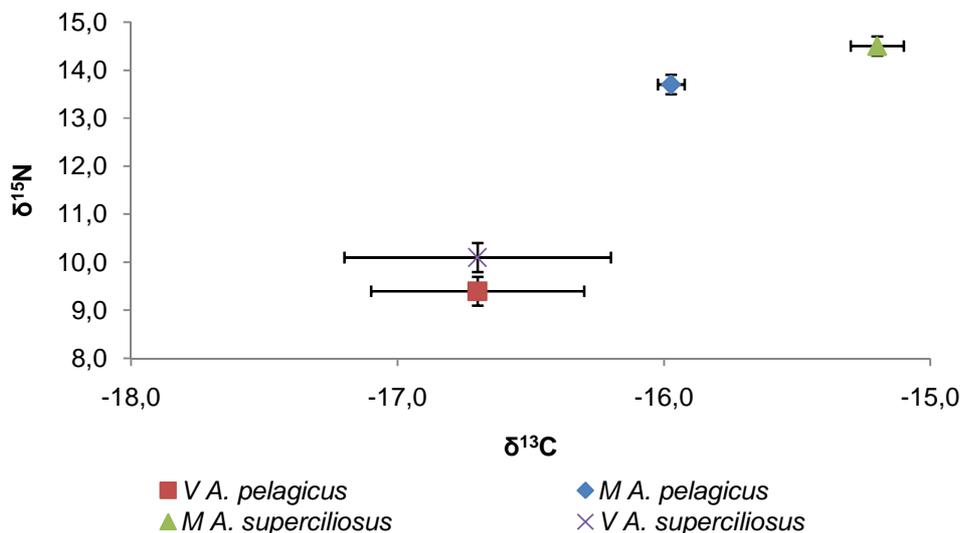


Figura 27. Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre tejidos de dos especies de tiburones zorro *A. pelagicus* y *A. superciliosus*.

6.17. Nivel trófico

La determinación del nivel trófico se realizó teniendo en cuenta dos métodos o modelos, en el primero se consideraron todas las presas relevantes e importantes encontradas en los análisis de contenido estomacal para cada depredador, tomando como referencia los niveles tróficos determinados por Cortes, (1999) y aplicando el

índice de Christensen y Pauly (1992). En el segundo método se tuvo en cuenta los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de los depredadores para poder aplicar los algoritmos propuestos por Vander-Zander, (1997). Ambos métodos mostraron resultados similares a nivel general, por sexo y estadio de madurez, permitiendo ubicar a los dos depredadores como carnívoros secundario terciario (Tablas VI y VIII).

Tabla VII. Nivel trófico de los tiburones zorro *A. pelagicus* y *A. superciliosus* determinado a partir de los análisis de contenido estomacal y los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo para el área de Manta Ecuador, durante la temporada seca.

Tiburones	Christensen & Pauly	Vander-Zanden, 1997
<i>A. pelagicus</i>	4.2	4.0
<i>A. superciliosus</i>	4.2	4.2

Tabla VIII. Nivel trófico de los tiburones zorro *A. pelagicus* y *A. superciliosus* por sexo y estadio de madurez, determinado a partir de los análisis de contenido estomacal y los valores isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo para el área de Manta Ecuador, durante la temporada seca.

Especies	Grupo	Christensen & Pauly	Vander-Zanden, 1997
<i>A. pelagicus</i>	Hembras	4.1	4.0
	Machos	4.3	4.1
	Maduros	4.2	4.0
	Inmaduros	4.2	4.1
	Hembras	4.2	4.3
	Machos	4.2	4.1
	Maduros	4.2	4.2
<i>A. superciliosus</i>	Inmaduros	4.2	4.0

7. DISCUSIÓN

Los estudios de hábitos alimentarios en elasmobranquios se han realizado con observaciones generales del análisis de contenidos estomacales que en ocasiones representan una “vista rápida” del alimento recientemente ingerido, convirtiéndose en información que hay que manejar con mucho cuidado para no llegar a conclusiones o interpretaciones erróneas, ya que estudios previos en pelágicos mayores han revelado muy poco acerca de la naturaleza de los hábitos alimentarios y de la dinámica de las interacciones (Deb, 1997). Sin embargo muchas de las interacciones tróficas no pueden ser detectadas con métodos tradicionales (solamente contenidos estomacales), por ello las técnicas bioquímicas como el uso de isotopos estables pueden complementar dicho análisis, ya que son una herramienta adecuada que provee información cuantitativa sobre el flujo de energía (Hobson y Welch 1992; Jennings *et al.*, 2002). En consecuencia, los estudios isotópicos han revelado resultados nuevos con respecto a la ecología trófica de organismos marinos, tales como la posición trófica, dependencia de recursos alimenticios costeros u oceánicos, la importancia relativa de diferentes especies presa y la repartición intraespecífica e interespecífica de los recursos (Rau *et al.*, 1983; Hobson *et al.*, 1997). De esta forma la combinación de estas dos técnicas permite describir con mayor certeza las relaciones entre depredadores y presas en los ecosistemas.

Los resultados de las dos técnicas en este estudio permitieron explorar y establecer con mayor precisión el comportamiento alimentario de dos especies simpátricas que al parecer pueden o no estar compartiendo recursos alimentarios, logrando discernir si existe o no un traslapo trófico.

La mayoría (alrededor del 70%) de las presas se encontraron en estado de digestión avanzado, lo cual hace suponer que las artes de pesca (red de enmalle y palangres) son colocadas a media agua entre las 14:00 y 19:00 horas. Los tiburones son capturados entre las 18:00 y 02:00 horas aproximadamente a unas 100 millas de la costa (Villon y Beltrán, 1999), por lo cual muchos de los tiburones capturados pueden pasar entre 10 a 12 horas atrapados en la red; tiempo suficiente para que los jugos gástricos actúen en la descomposición y digestión de las presas aún después de muerto el depredador (Bowen, 1996); además cabe resaltar que estas especies al parecer tienen comportamiento nocturno ya que sus presas (calamares y peces) tienden a encontrarse dentro de su área de distribución durante las horas de la noche. Por otra parte el encontrar gran porcentaje de los estómagos con diversas presas en diferentes estados de digestión permite inferir que estos depredadores mantienen un ritmo alimentario continuo durante el día (para los depredadores de este estudio posiblemente en las horas de la noche) (Cortes y Gruber, 1990).

7.1. Comparaciones Intraespecíficas *A. pelagicus* (contenido estomacal)

Las tres presas relevantes dentro de la dieta de este depredador de acuerdo al % IIR son de hábitos oceánicos, en primer lugar se encuentra el calamar gigante *D. gigas*. La importancia de esta presa es debido a su abundancia amplia distribución en el Océano Pacífico Oriental. Se desplaza en grupos grandes y vive en aguas oceánicas profundas, se acerca a la costa cuando realizan migraciones verticales con fines alimenticios o reproductivos que dependen del estado de madurez de los organismos, así como de la hora del día. Los juveniles realizan migraciones hacia la superficie durante la noche para alimentarse; mientras que los adultos migran pero se mantienen entre los 10 y 35 m, ambos grupos migran hacia las profundidades (>700 m) cuando esta amaneciendo haciéndose menos vulnerables a los depredadores (Markaida y Sosa, 2003). Por ello la presencia de esta presa puede deberse a que este depredador se alimenta de este calamar

durante las horas de la noche en aguas superficiales o cuando están migrando hacia aguas más profundas, ya que este tiburón se caracteriza por ser de hábitos oceánicos encontrándose en un rango de profundidad hasta los 152 m (Compagno, 2005).

B. panamense fue la segunda presa en la dieta de *A. pelagicus*, lo cual puede explicarse porque estos individuos son comunes en todos los océanos desde la superficie hasta por debajo de los 700 m, son mesopelágicos activos, pero también pueden hallarse sobre la plataforma continental e insular, efectúan migraciones verticales desde profundidades mayores a 200 m en donde permanecen de día, llegando hasta la capa superior del agua en la noche (Compagno, 2005). Estudios realizados en hábitos alimentarios del calamar gigante (*D. gigas*) por Nesis (1970), Bennet (1978) y Markaida y Sosa (2003), han revelado que *B. panamense* es su presa principal esto posiblemente obedece a que los calamares prefieren presas móviles que formen grandes cardúmenes, lo cual permite inferir que *A. pelagicus* al ir tras una presa más grande, también podría capturar a *B. panamense*, principalmente por ser una presa que forma grandes grupos, siendo esta forma más llamativa para este depredador.

S. oualaniensis fue la tercera presa relevante dentro de la dieta de este depredador. Es una especie pelágica de hábitos más oceánicos que se alimenta activamente durante la noche encontrándose frecuentemente en cercanías a la plataforma continental en pequeños grupos, aunque en el día puede hallarse en aguas con poco oxígeno (400-1100 m) (Markaida y Sosa, 2003), lo cual explica el encontrarse como uno de los componentes principales de la dieta de esta especie, debido a que su distribución se encuentra dentro del área de *A. pelagicus*.

El análisis mensual de la alimentación dejó observar una homogeneidad en el tipo de presas para este depredador, sugiriendo una preferencia marcada por estas

presas durante el tiempo del estudio (época seca), la cual puede estar influenciada por la alta abundancia de dichos ítems; al comparar estos resultados con los obtenidos por Rendón y Pacheco, (2004) en la misma zona durante la época lluviosa, se encontró que este tiburón se alimenta de las mismas presas que en este estudio, permitiendo corroborar la afinidad alimentaria por estos ítems, aunque no hay que descartar la posibilidad que estas presas presenten una abundancia anual relativamente estable lo cual podría estar influyendo en el análisis. Para determinar con mayor certeza las estrategias de alimentación de un depredador, es necesario que haya información disponible sobre la abundancia de las presas para evaluar si estas están siendo consumidas preferencialmente o si tipos particulares de presas están siendo consumidas de manera densodependiente; lo cual, en la mayoría de los estudios de las poblaciones naturales es casi imposible. Sin embargo, aunque la uniformidad con que el depredador selecciona algunos tipos particulares de presas (amplitud de la dieta) puede ser estimada a partir de los índices de amplitud trófica (Levins, 1968), la tendencia de los individuos por mostrar selección equitativa de los mismos tipos de presas a través del tiempo (consistencia de la dieta) sólo pueden ser evaluadas con mayor certidumbre si se sigue al mismo individuo en un lapso de tiempo determinado o por medio del análisis de los isótopos estables (Bolnick *et al.*, 2003).

7.2. Comparaciones Intraespecíficas para *A. pelagicus* por sexo y estadio de madurez (contenido estomacal e isotopos estables)

Wooton (1999), afirma que el uso de los recursos alimenticios puede ser diferente entre sexos, presentándose una segregación por los diferentes recursos disponibles en un determinado sistema (espacio, alimento) *A. pelagicus* es una especie que no presentó una segregación por sexo en búsqueda del alimento, ya que hembras y machos comparten preferencia por las mismas presas (*D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*), tendiendo a alimentarse en la zona oceánica, coincidiendo nuevamente con lo encontrado por Rendón y Pacheco (2004) durante

la época lluviosa, lo cual permite confirmar la abundancia anual de estas presas para esta zona; sin embargo no coincide al compararlo con otro estudio (Bedford, 1992) llevado a cabo a lo largo de la costa Pacífica de Estados Unidos en otra especie de tiburón zorro (*A. vulpinus*), donde se reportó segregación alimentaria por sexo.

De igual forma los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de este depredador permitieron corroborar lo encontrado en los contenidos estomacales (no segregación alimentaria por sexo), pero en el tejido vertebral las diferencias se encontraron en $\delta^{13}\text{C}$, presentando valores más negativos en los machos, (-18.6 ± 0.3) lo cual permitiría inferir que tienden a alimentarse con mayor frecuencia de presas de hábitos oceánicos, mientras que las hembras con valores más enriquecidos pueden incluir en alguna etapa de su vida presas costeras, siendo probable que sea durante la madurez (>7 años) (Kwang-Ming *et al.*, 1999), lo cual puede ser lógico considerando que las hembras maduras presentaron un mayor número de presas (20), además cabe resaltar que los isótopos estables de carbono son utilizados para indicar la contribución relativa de diferentes fuentes primarias potenciales a la dieta en una red trófica (Hobson *et al.*, 1995; Hansson *et al.*, 1997).

En varios estudios se ha sugerido que la variación en la composición isotópica del carbono entre los organismos puede ser explicada, en parte, por las diferencias en la composición isotópica de los productores primarios marinos que constituyen las fuentes principales de nutrición en la base de la red de alimentos (Thomas y Cahoon 1993; Michener y Schell 1994; Hobson *et al.*, 1997); la existencia de un gradiente oceánico-costero en la composición isotópica del carbono orgánico en la base de la red de alimentos marina, incrementándose desde el área oceánica al costero, se debe a factores tales como las diferencias en productividad, la concentración de CO_2 disuelto, la utilización de bicarbonatos (Hinga *et al.*, 1994; Hemminga y Mateo, 1996; Tortell y Morel, 2002), la composición de las especies, la tasa de crecimiento

del fitoplanctón (Fry y Wainright 1991; Pancost *et al.*, 1997) y el aporte terrígeno desde los continentes (Darnaude *et al.*, 2004) entre otras.

Para individuos maduros de *A. pelagicus* tanto en hembras como en machos se presentó una gran variedad de presas consumidas, donde *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis* dominaron; en relación con los individuos inmaduros (hembras y machos) que presentaron una dieta con menos componentes alimentarios encontrando dominancia de las mismas presas pero en menor proporción, notándose un mayor consumo de *B. panamense*, posiblemente por la dificultad de los organismos inmaduros en capturar presas que les genere un mayor esfuerzo por la falta de destreza en el momento de la captura.

Cortes y Gruber, (1990) y Lowe *et al.*, (1996), afirman que un tiburón cambia su dieta conforme va creciendo y proponen que los cambios tanto en la diversidad como en la talla de las presas que conforma la dieta de los tiburones se debe a que un tiburón al aumentar su talla, mejora la eficiencia para capturar a su presa, ya que poseen los sentidos totalmente desarrollados y son capaces de capturar presas grandes y rápidas; por el contrario los tiburones pequeños no pueden presentar este tipo de comportamiento y tienen que alimentarse de presas menos rápidas que generalmente no presentan un alto contenido de energía.

Al compararlo con los resultados de los análisis isotópicos en el músculo se encuentra una concordancia al no encontrar diferencias significativas, deduciendo que no se presenta segregación en la alimentación por estadios de madurez para esta especie durante la época seca, sin embargo teniendo en cuenta que algunas muestras del tejido muscular son del inicio de la temporada seca (julio y agosto) y bajo el contexto que tejidos con tasas metabólicas bajas (músculo) reflejan cambios más lentos en la dieta, llegando a mostrar periodos de pre-alimentación (dos o tres

meses atrás) (MacNeil *et al.*, 2005), se puede inferir con cierta precisión que este depredador se alimentaba de las mismas presas en dichos meses pertenecientes a la época lluviosa, siendo probable que esta tendencia puede mantenerse a lo largo de años, lo cual se confirma con el estudio de Rendón y Pacheco (2004), durante la época lluviosa no encontrando diferencias entre individuos maduros en inmaduros.

Así mismo el tejido vertebral tampoco mostro diferencias significativas para los dos isótopos, sin embargo los errores estándar de los dos estadio de madurez fueron bastante amplios, siendo más notorio en los individuos inmaduros, teniendo en cuenta que las vértebras almacenan información de la historia de vida de los individuos con la formación de bandas de crecimiento (una por año) (Kwang-Ming *et al.*, 1999), las cuales retienen la señal isotópica por el periodo en que se forma dicha banda (Pinnegar y Polunin, 1999), es posible que la variación corresponda a la migración vertical que presenta esta especie en busca de sus fuentes alimentarias, y aunque los análisis de contenido estomacal muestran que las presas relevantes de este depredador son típicos de zonas oceánicas, es probable que también se hayan alimentado de otros ítems que no hayan sido detectadas en los análisis de contenido estomacal, aunado a que no se logro evaluar la contribución isotópica de las presas principales debido a que se encontraron en avanzado estado de digestión.

Es evidente que esta especie es de hábitos oceánicos, corroborado por los valores negativos del $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular y vertebral, infiriendo que la base trófica de la red de alimento de la cual se alimenta este tiburón se encuentra enriquecida en $\delta^{12}\text{C}$, ya que en regiones oceánicas donde los nutrientes son más limitados, las tasas de crecimiento del fitoplancton son bajas, y las macrófitas están ausentes, por ende el carbono orgánico esta más enriquecido en $\delta^{12}\text{C}$ (France, 1995), por consiguiente es probable que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ son el reflejo del crecimiento del fitoplancton que se desarrolla en esa zona.

Los resultados del $\delta^{15}\text{N}$ indican de igual forma que *A. pelagicus* ocupa un nicho alimentario estrecho ya que los valores entre los grupos son bastante cercanos, a tal punto que no se encontraron diferencias significativas, lo cual se confirma con lo encontrado en los contenidos estomacal, permitiendo deducir que las especies relevantes dentro de su dieta presentan posiciones tróficas similares. Bearhop *et al.*, (2004) señalan que la varianza de las razones del $\delta^{15}\text{N}$ son un buen indicador de la amplitud del espectro alimentario y del estatus trófico de los depredadores. Teniendo en cuenta los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo y las vértebras de este tiburón, la dieta parece ser consistente y estable durante la época de muestreo.

Levin (1968) propone que la amplitud del nicho trófico puede ser estimada mediante la uniformidad de distribución de individuos y sus presas (Krebs, 1999). Sin embargo el comportamiento trófico de algunas especies de peces a lo largo de su desarrollo ontogénico puede cambiar ya sea por cambios en la disponibilidad de alimento o por diferencias de sus requerimientos energéticos (Gerking, 1994; Calow y Tyler, 1985). Para *A. pelagicus* el valor del índice de amplitud trófica fue bajo para todos los grupos (sexos y estadios de madurez), permitiendo catalogar a este depredador como especialista durante la época seca para esta zona, debido posiblemente al mayor consumo de las presas que ocupan los mayores porcentajes de su espectro trófico. Sin embargo durante la época lluviosa en el estudio Rendón y Pacheco (2004), se reportaron valores altos para los individuos inmaduros o de tallas menores (0.64-0.94) y menores para los adultos (0.15-0.43), catalogándolos como generalistas, siendo posible que este grupo se halla alimentado de un menor número de presas con abundancias uniformes, en comparación a los inmaduros.

El resultado del índice de traslapo y los análisis de similitud confirmaron que los componentes alimenticios no varían para ninguno de los grupos, donde las presas que más aportan en la similitud son *D. gigas* y *B. panamense* indicando que

esta especie permanece junta a la hora de alimentarse. Rendón y Pacheco (2004), reportaron resultados similares, un alto traslapo por sexo ($C\lambda = 0.95$) y estadios de madurez ($C\lambda = 0.82-0.96$), sin embargo ellos separaron dichas muestras por intervalos de talla encontrando un traslapo bastante bajo ($C\lambda = 0.10-0.40$) para los individuos inmaduros, lo cual puede llevar a interpretaciones contrarias y posiblemente erróneas, donde la posible explicación a estos datos es el bajo número de muestras para los primeros intervalos de tallas.

7.3. Comparaciones Intraespecíficas *A. superciliosus* (contenido estomacal)

A. superciliosus se caracterizó por consumir presas de la zona epipelágica, nerítica y epibentónica, encontrándose tanto en aguas costeras como oceánicas, ha sido capturado en aguas profundas cercanas al talud continental, en un intervalo de profundidad hasta los 700 m (Compagno, 2005). Los análisis de contenido estomacal mostraron que en general esta especie se alimenta tanto de presas neríticas como oceánicas, su dieta para esta zona está basada en cuatro presas principales según el % IIR, *L. argenteus*, *M. gayi*, *D. gigas*, y *B. panamense*.

Con respecto al IIR una de las presa más importantes en la dieta de *A. superciliosus* fue *L. argenteus*, especie que se caracteriza por encontrarse en fondos por encima de los 100 m, habita en sustratos blandos de la plataforma continental en regiones tropicales y subtropicales, así como en la zona pelágica con tendencia a permanecer en aguas y lagunas costeras en donde se alimenta principalmente de crustáceos (Chirichigno, 1998). Al ser una presa que comparte el mismo hábitat de *A. superciliosus*, se convierte en una de las presas que esta en continuo contacto con el depredador, siendo capturada en gran parte cuando se encuentra en la zona costera.

La segunda presa relevante en la dieta de este depredador fue *M. gayi*, la cual se encuentra presente desde aguas costeras (50 m de profundidad) hasta el talud continental con una profundidad mayor de 500 m, manteniendo una estrecha relación con el fondo costero y el talud continental. Esta presa se alimenta de individuos bentónicos y se caracteriza por realizar migraciones verticales alimentándose de especies pelágicas durante la noche (Castillo *et al.*, 1996). La gran facilidad que tiene esta presa de encontrarse en diversos hábitats y poder sumergirse a grandes profundidades, le permiten entrar en el área de *A. superciliosus* convirtiéndose de esta forma en una de sus presas principales. Espinosa (2001), resalta que *M. gayi* se encuentra en el borde y fuera de la plataforma continental con una distribución de continuidad horizontal a partir de los 200 m, de igual forma existe evidencia que este comportamiento migratorio se pueda presentar a mayores profundidades y a zonas inaccesibles, por ello *M. gayi* es una presa común en el hábitat de *A. superciliosus*, así mismo esta presa tiene una estrecha relación con el fondo marino, por lo cual se podría deducir que *A. superciliosus* es un depredador que captura sus presas a diferentes profundidades cercanas al fondo. Los cefalópodos y los mictofidos fueron presas importantes dentro de la dieta para *A. superciliosus*, a pesar de no tener un valor muy alto ya que se ubicaron en tercer y cuarto orden lo cual se puede deber a que este tiburón presenta una mayor tendencia a alimentarse de presas que se encuentran en la zona costera; mientras que *D. gigas* y *B. panamense* se alimentan y realizan migraciones en el área oceánica, convirtiéndose en presas que habitan en una zona en la que *A. superciliosus* no tiende a alimentarse con frecuencia.

Con relación a la variación mensual del alimento, durante los tres primeros meses (julio a septiembre), la presencia de estas presas ratifica la tendencia del depredador a alimentarse tanto en aguas oceánicas como costeras debido a las características de hábitat de sus presas. Septiembre fue un mes de transición debido a que se observó una leve tendencia del depredador a capturar presas de hábitos

costeros como *Lagocephalus lagocephalus* y *Ophichthus* sp. Durante los meses de octubre a diciembre se evidenció el incremento de presas de zonas oceánicas lo cual se reveló en el mayor consumo de *B. panamense* y cefalópodos como *D. gigas* y *S. oualaniensis*. El cazar presas diferentes en estos meses puede deberse a la ausencia de su principal recurso alimentario *L. argenteus*.

Al comparar estos resultados con de Rendón y Pacheco (2004) se encontraron algunas diferencias, primero las dos primeras presas relevantes en la dieta de este tiburón durante la época lluviosa fueron los peces *M. gayi* y *L. argenteus*, presentándose la segunda en un porcentaje bastante bajo (alrededor del 7% IIR) en comparación al del presente estudio, por otra parte aparece un nuevo ítems alimentario (*Exocoetus* sp) que no se encontró en los contenidos estomacales colectados en la época seca, la presencia de dichas presas varió en los diferentes meses, manteniéndose constante la presencia *M. gayi* durante los todos los meses, mientras que el scianido *L. argenteus* solo se encontró en los primeros tres meses (enero a abril), además las presas oceánicas como *D. gigas* y *B. panamense* se presentaron ocasionalmente en algunos meses (enero, febrero y mayo), indicando que este depredador durante temporada de lluvias se mantiene más cerca al área costera, sin embargo tiende a migrar esporádicamente al área oceánica en busca de mictófidis y algunos calamares. Esto ratifica los migraciones verticales que tiene este tiburón con fines alimentarios, supliendo la carencia de su principal recurso (*L. argenteus*) durante la época seca con la merluza *M. gayi* un pez bentónico- costero (Castillo *et al.*, 1996).

7.4. Comparaciones Intraespecíficas para *A. superciliosus* por sexo y estadio de madurez (contenido estomacal e isotopos estables)

Las diferencias en la alimentación pueden ocurrir entre sexos y estadios de madurez, debido a diferentes estrategias de consumo óptimo relacionadas con

cambios alimentarios tanto en cantidad, tamaño o en otro tipo de características, como cambios de ocupación de hábitat, patrones de movimiento, velocidad de nado, tamaño de la mandíbula, dientes y estómago, requerimiento energético y otro tipo de factores que pueden intervenir en el tipo de captura que puede presentarse de una etapa de vida a otra (Gerking, 1994; Carrier, 2004).

Para *A. superciliosus* hubo una clara diferencia entre hembras y machos en cuanto al número de presas, encontrando en las hembras 22 componentes alimentarios con una preferencia por cuatro principales *L. argenteus*, *D. gigas*, *M. gayi* y *B. panamense*; lo cual permite inferir que las hembras se alimentan tanto en la zona oceánica como en el área costera; mientras que los machos con 13 componentes presentaron solo dos componentes alimenticios principales *L. argenteus* y *M. gayi* donde la mayoría de sus presas secundarias se distribuyen cerca a la costa, presentando una mayor afinidad a alimentarse en aguas costeras. Durante la temporada lluviosa Rendón y Pacheco (2004), encontraron la misma tendencia un mayor consumo de presas por parte de las hembras (20) en comparación a los machos, sin embargo no encontraron diferencias marcadas en el tipo de presas relevantes, dejando ver de esta forma una variable en la alimentación de este depredador en comparación a la fidelidad al tipo de presas que presenta *A. pelagicus* la cual al parecer no varía temporalmente.

Los valores isotópicos no mostraron diferencias para ninguno de los dos tejidos, lo cual concuerda con lo encontrado en los contenidos estomacales, sin embargo los valores del $\delta^{13}\text{C}$ del tejido vertebral presentó valores bastante negativos, siendo los machos los que presentaron los mayores valores (-17 ± 0.6), lo cual indicaría que esta especie al parecer presenta una tendencia similar a la encontrada en *A. pelagicus* donde parte de su vida tiende alimentarse de presas oceánicas las cuales poseen valores reducidos en el $\delta^{13}\text{C}$, así mismo los machos son los que mostraron la mayor varianza, para este isótopo, deduciendo una posible

migración reflejando el gradiente oceánico-costero para estos individuos. Estrada *et al.*, (2005), afirman que una alta varianza isotópica puede sugerir que existe cierto tipo de heterogeneidad influenciada por migraciones o alta movilidad en zonas donde seguramente existen diferentes presas o que las fuentes de carbono orgánico de cada zona sea distinta.

Para tiburones maduros se encontró un mayor número de componentes alimenticios 20 para hembras y 13 para machos, en las hembras sobresalen *L. argenteus*, *M. gayi*, *D. gigas* y *B. panamense*, para los machos las presas más importantes fueron *L. argenteus*, *M. gayi* y *S. sagax*, mientras que en los tiburones inmaduros el número de presas fue menor, encontrando en las hembras solo tres componentes alimenticios *L. argenteus*, *M. gayi*, y *S. oualaniensis* y en los machos seis, de los cuales sobresalió en un 70 % *D. gigas*. La presencia de presas comunes con diferentes preferencias permite ver que existe cierta segregación alimentaria por estadio de madurez, sin embargo la capacidad de captura por parte del depredador podría explicar esta diferencia.

Lowe *et al.*, (1996) menciona que los tiburones de mayor tamaño se pueden alimentar de presas grandes, ya que tienen acceso a diferentes hábitats y dependiendo de los diferentes estadio de desarrollo ocuparán áreas distintas ya que se segregan por tallas y sexos. Esto explica el porqué los individuos maduros muestran una dieta más variada, constituida por especies oceánicas y costeras ya que tienen acceso a diferentes áreas de alimentación, donde las hembras se mantuvieron alternando las dos zonas en busca de alimento, mientras que los machos tendieron a permanecer la mayor parte del tiempo en el área costera, corroborado por los altos porcentajes de los dos peces (*L. argenteus* y *M. gayi*) de hábitos costeros, mientras que los individuos inmaduros presentan en su dieta un menor número de presas, siendo las hembras las que permanecen la mayor parte del tiempo en la costa, ya que el pez *L. argenteus* sobresalió con más del 75 %

importancia, mientras que los machos tienden a alimentarse en la zona oceánica corroborado por la dominancia completa del calamar gigante *D. gigas* en su dieta.

Los datos isotópicos del músculo arrojaron diferencias significativas, permitiendo confirmar lo anteriormente descrito en los análisis estomacales, manteniéndose los individuos maduros un poco más enriquecidos en comparación a los inmaduros, sin embargo el tejido vertebral no reporta diferencias significativas, lo cual indicaría que en alguna etapa de su vida tienden a equilibrarse, asimismo se mantiene la misma tendencia que se presenta en los valores hallados en el músculo confirmando que los individuos inmaduros tienden a alimentarse en áreas más oceánicas. Al observar que las diferencias isotópicas en el tejido muscular se encontró en los machos, se deduce que los inmaduros son los que se alimentan en la zona oceánica corroborado por los altos valores negativos del $\delta^{13}\text{C}$, mientras que los individuos maduros presentan valores más enriquecidos, concordando con los análisis de contenido estomacal, generalmente los machos inmaduros tienden a alimentarse en un gran porcentaje de *D. gigas* siendo esta especie de zonas oceánicas capturada frecuentemente en el borde de la plataforma continental y muy poco de peces costeros como *L. argenteus* y *M. gayi*.

Los bajos valores de amplitud trófica en la dieta de *A. superciliosus* posiblemente esta dada por la dominancia de las cuatro presas principales, indicando que este tiburón para el área de Manta (Ecuador) durante esta época se clasifica como un depredador especialista, cuyas presas presentan amplias áreas de distribución y movilidad, además de tener acceso a grandes profundidades gracias a la red vascular maravillosa en la región craneal que le permite mantener altas temperaturas en su cuerpo cuando están en busca de alimento (Bone y Chubb, 1983; Weng y Block 2004). Sin embargo al comparar estos resultados con lo encontrado por Rendón y Pacheco, (2004) durante la temporada lluviosa, encontramos algunas semejanzas y diferencias, en su estudio los machos y

hembras también presentaron valores de amplitud trófica bajos ($B_i=0.21$ a 0.30), catalogándolos a nivel de sexo como un depredador especialista, pero al discriminar las muestras por intervalos de talla, encontraron que los individuos de tallas menores y tallas mas grandes (153 a 214; 339 a 400 cm LT respectivamente) presentaron valores bastante altos ($B_i=0.79$ y 0.89), mientras que las tallas intermedias (215 a 338 cm LT) las cuales corresponderían a individuos que se encuentran en proceso de maduración, mostraron valores bajos ($B_i= 0.27$ a 0.39), indicando que podría existir una diversificación alimentaria para esta especie durante esta época, catalogándolo como oportunista, alternando tendencias generalistas y especialistas lo cual posiblemente es debido a una variación en la abundancia de algunas especies presa en ciertos meses y la estabilidad de otras durante esta temporada.

En cuanto al traslapó trófico, los valores altos entre machos y hembras, y entre machos maduros e inmaduros se deben a la presencia de *L. argenteus* y *M. gayi*, en sus dietas indicando que no existe segregación entre ellos, al igual que los valores arrojados por los análisis de similitud, sin embargo hay que tener en cuenta que estos índices solo indican si existe similaridad en el tipo de presas de las cuales se alimenta los grupos a comparar, sin considerar la proporción o el porcentaje de cada presa, lo cual fue evidente en las graficas donde se describe al detalle el porcentaje que aporta cada presa a la dieta. Sin embargo en las hembras (maduras e inmaduras) se encontraron valores bajos, concordando con la interpretación arrojada por el IIR, indicando una segregación entre hembras dependiendo del estado de madurez.

7.5. Comparaciones interespecíficas por sexo y estadio de madurez (valores isotópicos)

Los análisis de contenido estomacal dejan en claro que estas dos especies simpátricas, comparten varias especies presa pero tienen afinidades o preferencias

alimentarias diferentes, sin embargo parece que dichas presas parecen presentar niveles tróficos similares, corroborado en los valores isotópicos determinados en el músculo y las vértebras de los dos tiburones. Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en el tejido muscular de hembras y machos permiten corroborar lo que se ha encontrado a nivel Intraespecífico, siendo *A. pelagicus* la especie que tendió a alimentarse de presas de áreas oceánicas, ya que se ha encontrado en varios estudios que en las regiones oceánicas los nutrientes son más limitados, las tasas de crecimiento del fitoplancton son bajas, y las macrófitas están ausentes, por lo tanto el carbono orgánico en la base de la red de alimentos está más enriquecido en ^{12}C , transfiriéndose a lo largo de la red trófica de esa zona (Guo *et al.*, 2003). Sin embargo la diferencia más marcada se da entre las hembras, mostrando un enriquecimiento de 0.9 ‰ para *A. superciliosus* en comparación a *A. pelagicus*, lo cual confirma que la base de la red de alimentos de las hembras de esta especie es la zona costera.

Al mirar los valores determinados en las vértebras no se encontraron diferencias significativas por sexo para ninguna de las dos especies, dejando ver que las hembras de las dos especies presentan valores muy cercanos lo cual indicaría que en alguna etapa de sus vidas tienden a encontrarse en la misma zona buscando posiblemente presas comunes, teniendo en cuenta lo encontrado en los contenidos estomacales se puede inferir que es probable que las hembras de *A. superciliosus* tiendan a migrar a la zona oceánica en busca de mictófidios y algunas especies de calamares como *D. gigas*. Así mismo a pesar de no encontrar diferencias en el $\delta^{13}\text{C}$ de los machos es evidente que hay una separación alimentaria bastante notoria, presentando un mayor enriquecimiento *A. superciliosus* (una diferencia de 1.8 ‰), deduciendo que los machos tienen áreas definidas a la hora de alimentarse, siendo la oceánica la de mayor afinidad para *A. pelagicus*. Estrada *et al.*, (2005) y Kerr *et al.*, (2006) en estudios previos en otras especies de tiburones también han encontrado esta tendencia en el $\delta^{13}\text{C}$, sugiriendo que dichas

diferencias alimentarias son debidas a distintas locación de forrajeo, presentando valores enriquecidos de este isótopo las zonas costeras.

Al analizar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del músculo por estadio de madurez es notorio que se mantuvo la misma tendencia encontrada por sexo, *A. pelagicus* permanece con valores más negativos, corroborando que en la zona oceánica se encuentra la base de su alimentación, mientras que *A. superciliosus* mostró una clara separación, los individuos maduros a alimentarse en la zona costera, mientras que los inmaduros pasan la mayor parte del tiempo en el área oceánica, alimentándose de presas que reflejan una reducción en el $\delta^{13}\text{C}$, específicamente los machos (teniendo en cuenta los análisis de contenido estomacal). Sin embargo a nivel vertebral no se encontraron diferencias significativas entre individuos maduros encontrando valores muy cercanos, indicando lo anteriormente dicho, (*A. superciliosus* tiende a migrar a la zona oceánica en busca de algunas presas). Entre los individuos inmaduros tampoco se hallaron diferencias estadísticamente significativas, sin embargo las diferencias entre estos dos depredadores fue de 1.7‰, dejando ver que si existe una diferencia biológica; teniendo en cuenta que para $\delta^{13}\text{C}$ las diferencias significativas son entre 0.5 y 1‰ (Estrada *et al.*, 2005; Sherwood and Rose, 2005), dejando ver algo que no había sido notado en las comparaciones anteriores, donde los inmaduros de ambas especies durante las primeras etapa de su vida tiende a incorporar presas de aguas oceánicas, siendo *A. superciliosus* el que se alimenta de presas con valores más reducidos en $\delta^{13}\text{C}$.

En el $\delta^{15}\text{N}$ no se encontraron diferencias significativas en el músculo ni en las vértebras para ninguna de las dos especies por sexo, ya que presentaron valores muy cercanos, sin embargo por estadio de madurez se encontraron diferencias estadísticas en el músculo y las vértebras de los individuos maduros, estando un poco más enriquecidos en *A. superciliosus*. Los análisis de contenido estomacal pueden ayudar a entender dicho incremento, este depredador presento un mayor

número de especies presa (27), donde dos peces fueron los más importantes dentro de su dieta (*L. argenteus* y *M. gayi*), estando ausentes en la dieta de *A. pelagicus*, siendo probable que estas especies estén marcando esta pequeño incremento isotópico, ya que son presas carnívoras que se alimentan de crustáceos y peces bentónicos, mientras que *A. pelagicus* mantuvo siempre una dieta estable basada en mictofidos y dos especies de calamares, los cuales también estuvieron presentes en la dieta de *A. superciliosus* pero en tercer y cuarto orden, dejando ver que es posible que los mictófidos sean los causantes de la disminución en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ de *A. pelagicus*, puesto que se ha reportado que se alimentan de zooplancton (copépodos, anfípodos, pterópodos y quetognatos principalmente) (Nesis, 1965; Kristensen, 1983), los cuales deben presentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ bajos, típicos de consumidores planctónicos, afectando igualmente a los calamares, específicamente a los juveniles de *D. gigas* ya que también son su presa principal.

Además cabe recordar que esta especie puede llegar a realizar inmersiones a grandes profundidades en busca de alimento, concretamente Ophichthidos y algunas especies de calamares como *Mastigoteuthis dentata* los cuales pueden tener altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Olson *et al.*, 2004). La variación vertical de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en la columna de agua de los océanos ha sido documentada en varios estudios (Wada *et al.* 1987; Altabet y Francois 2001, Sutra *et al.*, 2004). Típicamente, los tejidos de la fauna mesopelágica tienen valores del $\delta^{15}\text{N}$ más elevados comparado a los de la fauna epipelágica (Olson *et al.* 2004) debido a que se registran cambios en el $\delta^{15}\text{N}$ de la materia orgánica particulada de mayores profundidades. Estos cambios a valores altos del $\delta^{15}\text{N}$ en las regiones mesopelágicas del Océano Pacífico oriental están asociados con el déficit de nitratos, la presencia de condiciones anóxicas y tasas de denitrificación altas (Sutra *et al.*, 2004).

En términos generales los dos depredadores presentaron tendencias estables en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en los dos tejidos, aunque los valores en el tejido vertebral

hayan sido bastante bajos, lo cual permite deducir que estas especies aunque tengan diferentes preferencias alimentarias con variadas proporciones en sus presas principales no muestran cambios ontogénicos marcados en su alimentación, independientemente del sexo y el estadio de madurez, posiblemente debido a que estas presas parecen tener posiciones tróficas similares, infiriendo una dieta estable o estacionaria a lo largo de años. Macneil *et al.*, (2005) reportaron también una dieta estable para otra especie de tiburón zorro (*A. vulpinus*) en su estudio con múltiples tejidos, deduciendo que es probable que se presente debido a la dieta heterogénea consistente en peces y cefalópodos de niveles tróficos altos e intermedios que presenta esta especie en aguas del Atlántico.

Asimismo se probó si existía traslapo trófico entre las dos especies utilizando el índice de Morisita Horn con las presas encontradas en los contenidos estomacales, encontrando solo valores altos entre las hembras maduras de cada especie ($C\lambda = 0.85$), lo cual es bastante lógico considerando las interpretaciones de los valores isotópicos y los contenidos estomacales, donde las hembras maduras de *A. superciliosus* también se alimentan de las presas relevantes de *A. pelagicus* (*B. panamense* y *D. gigas*) lo cual explicaría el alto traslapo entre estas. Sin embargo también se aplicó el modelo combinado de Gu *et al.*, (1996) para estimar el porcentaje de traslapo (en cuanto a la posición trófica) entre las dos especies con los valores promedio del $\delta^{15}\text{N}$. El modelo tiene la siguiente expresión: $f(\%) = (1 - (\delta^{15}\text{N}_x - \delta^{15}\text{N}_y)/a) * 100$, donde $f(\%)$ es el porcentaje de traslapo, x y y son los valores del $\delta^{15}\text{N}$ entre par de depredadores, y a es un $\delta^{15}\text{N}$ factor de enriquecimiento. Para este estudio se utilizó el valor reportado para la mayoría de los depredadores marinos; el cual está alrededor de 3.4 ‰ (Minagawa y Wada, 1984).

Con este modelo se puede observar un traslapo bastante alto por sexo y estadio de madurez en los dos tejidos (65 a 97 % en el músculo y 56 a 88 % en las vértebras) (Tabla IX), corroborando que estos depredadores asimilan presas con

posiciones similares, sin embargo esto no se puede detectar en los contenidos estomacales, ya que este solo te da una idea del alimento recientemente ingerido, pero no dice cuanto de ese alimento ingerido es asimilado, además al conocer el tipo de presas de las cuales se alimentan los depredadores y teniendo en cuenta sus hábitos, haría pensar que podrían tener posiciones tróficas diferentes o alimentarse en aguas contrastantes, como lo indican para este estudio, sin embargo es posible que sean especies presas que se distribuyen o se encuentran en áreas opuestas pero que presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ muy similares.

Tabla IX. Estimación de traslápo trófico entre *A. pelagicus* y *A. superciliosus* a partir de los valores promedio del $\delta^{15}\text{N}$ en dos tejidos, utilizando el modelo de Gu *et al.*, (1996).

		Traslapo trófico (%)	
		Músculo	Vértebras
Hembras	Ap Vs As	64.7	76.4
Machos	Ap Vs As	97.0	56.0
Maduros	Ap Vs As	67.6	67.6
Inmaduros	Ap Vs As	97.0	88.2

Al comparar los valores isotópicos entre tejidos para las dos especies se puede notar diferencias tanto estadísticas como biológicas para el $\delta^{15}\text{N}$, encontrando diferencias de 4.3 y 4.4‰ para *A. pelagicus* y *A. superciliosus*, sin embargo en $\delta^{13}\text{C}$ las diferencias solo se encontraron entre los tejidos de *A. superciliosus* con una diferencia muy pequeña de 1.5 ‰, lo cual sería entendible por la tasa de recambio que presenta el músculo con respecto al cartílago, explicando un gradiente diferencial temporal para esta especie, donde los valores encontrados en el músculo indicarían el área en la cual se alimento en momentos previos (2 0 3 meses atrás), mientras que los valores que presentan las vértebras indican cual fue la zona mas frecuentada durante años por este depredador al momento de alimentarse.

Sin embargo la diferencia tan grande en el $\delta^{15}\text{N}$ entre los tejidos es bastante extraña. Si se esperaba hallar diferencias atribuibles a las tasas de recambio de cada tejido, sobretodo sabiendo que el tejido vertebral es metabólicamente inerte, deduciendo que la señal se mantiene intacta apenas es asimilada o incorporada por el tejido, específicamente por cada año de vida (Campana *et al.*, 2002; Estada *et al.*, 2006), mientras que en el músculo si presenta un recambio metabólico lento (aproximadamente 60 a 90 días MacNeil *et al.*, 2005). En el estudio de Estrada *et al.*, (2005) los valores promedio del $\delta^{15}\text{N}$ determinados en el cartílago (vértebras) y músculo del tiburón zorro *A. vulpinus* fueron bastante cercanos (12.76 ± 0.18 y 14.50 ± 0.121 respectivamente para cada tejido), siendo muy pequeñas las diferencias entre los tejidos (1.74‰), atribuyendo las diferencias a las tasa metabólicas del cartílago, donde las bandas de crecimiento se forman lentamente por cada año, infiriendo que los cambio del $\delta^{15}\text{N}$ en este tejido se presente de una forma similar, lo cual es completamente lógico, manteniéndose la señal estable entre los dos tejidos.

Una posible explicación a dicha variación entre los tejidos de *A. pelagicus* y *A. superciliosus* puede hallarse desde el punto de vista bioquímico. Es posible que ciertas fluctuaciones en el tipo de proteínas o aminoácidos durante la formación y crecimiento de las vértebras pueda alterar o varias las razones isotópicas del nitrógeno retenidas en cada banda formada, proveniente de las presas consumidas durante ese año (Fuller *et al.*, 2004). Sin embargo la composición bioquímica e isotópica del cartílago vertebral en elasmobranchios no ha sido estudiada al detalle, por ello no se puede tener una explicación certera que pueda explicar los valores encontrados.

La estimación de la posición trófica de los organismos constituye una aplicación cuantitativa de los isótopos estables. La posición trófica es definida como

un valor no entero que representa el número de energía ponderada que es transferida tróficamente a un consumidor (Vander Zanden y Rasmussen, 1999). La posición trófica de un depredador, determinado a partir de los valores del $\delta^{15}\text{N}$, es la diferencia entre el $\delta^{15}\text{N}$ del depredador y el $\delta^{15}\text{N}$ de la base de la red de alimentos (productores primarios), dividido por el factor de enriquecimiento en cada nivel trófico. (Cabana y Rasmussen, 1996). En este estudio se determinó utilizando los contenidos estomacales y las razones isotópicas del $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de cada depredador, dando como resultado valores muy cercanos (4.0 a 4.2 PT), los cuales son bastante concordantes, ya que ambos depredadores presentan una dieta mixta constituida por cefalópodos y teleósteos de niveles tróficos altos e intermedios (3.2 y 3.24 PT, Cortes, 1999) presentando mayor afinidad por los cefalópodos *A. pelagicus* corroborado por la gran importancia de *D. gigas* y *S. oualaniensis*, mientras que *A. superciliosus* presentó un mayor porcentaje de peces carnívoros como *M. gayi*; permitiendo ubicar a estos depredadores en la cadena trófica como carnívoros secundarios-terciario para esta zona del Pacífico ecuatorial.

Cortes (1999), en su estudio reportó un nivel trófico de 4.2 para *A. superciliosus* capturado en aguas de California, a partir de un análisis de contenidos estomacal, concordando dicho valor con los obtenidos en este estudio (considerando que el número de muestras de estómagos en la presente investigación ($n=122$) es más amplio que el utilizado por Cortes ($n=20$), sugiriendo que esta dieta mixta encontrada para esta especie se mantenga en diferentes áreas geográficas. Por otra parte estos resultados comprueban que los dos métodos son buenos estimadores del nivel trófico, sobre todo cuando son especies que mantienen una dieta estable a lo largo del tiempo, sin mostrar diferencias marcadas por sexo y estadios de madurez.

Las diferencias y semejanzas descritas en la alimentación de estas dos especies simpátricas permitieron corroborar que no presentan competencia

alimenticia, debido posiblemente a la alta abundancia de las especies presas en el área, variando sus proporciones entre sexo y estadios de madurez, dejando ver que los análisis isotópicos en varios tejidos puede proveer una mayor resolución trófica que solamente en el músculo podrían ser indetectables, específicamente cuando se desea determinar cambios ontogénicos marcados en la alimentación, por ello en este estudio se presentó evidencia que los análisis isotópicos en el tejido vertebral de elasmobranquios puede ser utilizado para rastrear la historia trófica de una especie, con el fin de determinar si existen cambios tróficos o dietas estables sobre el tiempo.

8. CONCLUSIONES

- Los datos de contenido estomacal permitieron identificar las especies presas específicas que tuvieron mayor contribución en la dieta en cada depredador, mientras que los isótopos estables de nitrógeno permitieron determinar si existían cambios ontogénicos alimentarios marcados en diversas escalas temporales (meses para el músculo y años en las vértebras).
- En *A. pelagicus* se encontraron 24 componentes alimentarios, donde las presas de mayor importancia en su dieta fueron *Dosidicus gigas*, *Benthoosema panamense* y *Sthenoteuthis oualaniensis*, siendo presas de hábitos netamente oceánicos, mientras que para *A. superciliosus* se identificaron 27 componentes alimenticios encontrando a *Larimus argenteus*, *Merluccius gayi*, *Dosidicus gigas* y *Benthoosema panamense* como las presas principales, caracterizadas por ser de zonas costeras y oceánicas.
- *A. pelagicus* no presentó variación mensual en su dieta; mientras que *A. superciliosus* presentó fluctuaciones mensuales en el alimento, encontrando que entre julio y septiembre tiende a alimentarse entre la zona oceánica y costera, mientras que de octubre a diciembre se alimenta específicamente en el área oceánica.
- Las presas que más contribuyeron a la similitud de la dieta entre los dos depredadores fueron el calamar gigante *D. gigas* y el mictofido *B. panamense*, aunque en proporciones muy variables, lo cual permite corroborar su alta abundancia durante esta temporada para el área de estudio.

- En *A. pelagicus* no presentó una segregación por sexo ni por estadio de madurez en su dieta; mientras que en *A. superciliosus* se presentó cierto grado de segregación por estadio de madurez, siendo complementado dichos análisis con las razones de los valores isotópicos, no encontrando diferencias para *A. pelagicus* y si para *A. superciliosus*.
- Los análisis isotópicos de las vértebras mostraron diferencias leves en el $\delta^{13}\text{C}$ para las dos especies, infiriendo que posiblemente estas especies tiende alternar áreas de alimentación durante algunas etapas de su vida, siendo más evidente en *A. superciliosus* ya que tiende moverse en las dos zonas.
- Los análisis isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ de los músculos y las vertebras no mostraron grandes diferencias en las dos especies, lo cual permite inferir que estas especies tienden a mantener la misma posición trófica independientemente del estado de madurez, dejando ver que realmente en esta especie no presenta cambios “ontogénicos” en la alimentación simplemente hay una alternancia entre el tipo de presas variando sus proporciones.

9. LITERATURA CITADA

- Alcívar, V. & F. López. 2001. Pesca artesanal y comercialización de tiburones zorros *Alopias superciliosus* (Lowe 1839) y *Alopias pelagicus* (Nakamura 1935); en el Puerto de Manta Provincia de Manabí. Tesis de licenciatura. Univ. Laica "Eloy Alfaro" de Manabí. Ecuador. 85 p.
- Altabet, M. A. & R. Francois. 2001. Nitrogen isotope biogeochemistry of the Antarctic Polar frontal zone at 170°W. *Deep-Sea Research*. 48: 4247-4273.
- Bearhop, S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*. 73: 1007-1012.
- Bedford, D. 1992. Thresher shark. pp. 49-51. En: California's Living Marine Resources and Their Utilization (Eds Leet WS, Dewees CM, Haugen CW), California Sea Grant Publication UCSGEP-92-12.
- Bennet, B. 1978. Underwater observations of the squid *Illex illecebrosus* in the Newfoundland in shore waters. *Fisheries and Environment Canadá*. Report 833: 12-19.
- Bolnick, D. I., R. Svanback, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Husley & M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*. 161: 1-28.
- Bone, Q & A.D. Chubb. 1983. The retial system of the locomotor muscle in the thresher shark. *Journal Marine Biological Association United of Kingdom*. 63:239-241.
- Bowen, S. H. 1996. Quantitative description of the diet. pp. 513-532 En: Fisheries techniques. B. R. Murphy and D. W. Willis (Eds.). Second edition American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.

- Brown T.A., D.E. Nelson., J. S Vogel & J.R. Southon. 1988. Improved collagen extration by modified longin method. *Radiocarbon* 30 (2): 171-177
- Cabrera, Ch-C, A. 2000. Determinación de hábitos alimenticios durante las estaciones primavera y verano de *Carcharhinus falciformis*, *Sphyrna lewini* y *Nasolamia velox* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) a partir del análisis de su contenido estomacal en el golfo de tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 63 p.
- Cailliet, G.M., M.S. Love & A.W. Ebeling. 1996. Fishes, A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Waveland Press. EUA. 194 pp
- Calow, P. & P. Tytler. 1985. *Fish energetic, news perspectives*. The Jonh Hopkins University Press. Gran Britain. 349 pp.
- Campana, S. E., L. J. Natanson & S. Myklevoll. 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fish Aquaict Science*. 59: 450-455.
- Carrier J.C., J.A. Musick, & M.R. Heithaus. 2004. Biology of sharks and their relatives. CRC Press. E.U.A. 596 pp.
- Castillo, R. Blaskovic, V. Fernández, F & Alamo, A. 1996. Características biológicas de la merluza y otras especies demersales en otoño de 1995. En: *Instituto del Mar del Perú*. 117: 99-107.
- Checkley, D. M., Jr. & L. C. Entzeroth. 1985. Elemental and isotopic fractionation of carbon and nitrogen by marine, planktonic copepods and implications to the marine nitrogen cycle. *Journal of Plankton Research*. 7: 553–568
- Checkley, D. M. Jr. & C. A. Miller. 1989. Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep-Sea Research*. 36: 1449–1456.

- Chirichigno, N. 1998. Clave para identificar los peces marinos del Perú. Publicación especial. Callao, Perú. *Instituto del Mar del Perú*. 480 pp.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II – software for balancing steadystate ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. 61: 169-185pp.
- Clarke, M. 1962. The identification of cephalopod beaks and their relationship between beak size and total body weight. *Bulletin British Museum Natural History* 8(10):422-480.
- Clarke, M. 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Oxford University Press, Oxford. 273 pp.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18: 117-143.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. UK: Natural Environment Research Council. 144 p.
- Clarke, K. R. & R. N. Warwick. 2001. Primer v6: User manual/tutorial. Primer-E Ltd. Plymouth Marine Laboratory. 91 p.
- Clothier, C. 1950. A key to some Southern California fishes based on vertebral characters. Department of Natural Resources. Division of Fish and Game. *Fish. Bull* 79. 83 pp.
- Clothier, C & J. Baxter. 1969. Vertebral characters of some Californian fishes with notes on other Eastern Pacific species. Department of Fish and Game. Marine Resources Operations. State of California. 32 pp.

- Compagno, L. 1984. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part. 1. Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fisheries Synopsis 4: 1-665.
- Compagno, L., M, Dando & S, Fowler. 2005. A field guide to the sharks of the world. Harper Collins Publishers Ltd., London. 200pp
- Coplen, T. B., C. Kendall & J. Hopple. 1983. Comparison of stable isotope reference samples: *Nature*. 302: 236-238.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 726–738.
- Cortés, E. & S.H. Gruber. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia*. 1: 204-218.
- Créach, V., M.T. Schricke, G. Bertru & A. Mariotti. 1997. Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Estuarine Coastal Shelf Science*. 44:599-611.
- Curtis, H. 1986. Biología. Interamericana. E. U. A. 548 pp.
- Darnaude , A. M., Ch. Salen-Picard, N. V. C. Polunin & M. L. Harmelin-Vivien. 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia*. 138: 325-332.
- Day, J.W. Jr., C.A. S. Hall., W. M. Kemp & A- Yañez-Arancibia, 1989. Estuarine ecology. *Jhon-Wiley & Sons*. E. U. A. 558.pp
- Deb, D. 1997. Trophic uncertainty vs parsimony in food web research. *Oikos*. 78: 191–194.

- DeNiro, M. J. & S. Epstein, 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*. 197: 261–263.
- DeNiro, M. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta*. 42: 495–506.
- DeNiro, M. & S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta*. 45: 341–351.
- Ebert, D. A. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). *Marine Freshwater Research*. 53: 517-523.
- Espinoza, P. 2001. Composición de la dieta de la merluza *Merluccius gayi* peruano a comienzos del verano de 1999. Crucero BIC José Olaya Balandra 9901. En: Prensa, *Instituto del Mar del Perú*.
- Estrada, J.A., A.N. Rice, M.E. Lutcavage & G. B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Journal Marine Biological Association United of Kingdom*. 1347-1350 pp.
- Estrada, J.A., M.E. Lutcavage & S.R. Thorrold. 2005. Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Biology* 147: 37-45.
- Estrada, J A., A.N. Rice, L.J. Natanson & G.B. Skomal. 2006. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology*. 87(4):829-834.
- Fantle, M. S., A. I. Dittel, S. M. Schwalm, C. E. Epifanio & M. I. Fogel. 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia*. 120: 416–426.

- Farrell J. W., T. F. Pedersen, S. E. Calvert & B. Nielsen. 1995. Glacial-interglacial changes in nutrient utilization in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*. 377:514–516.
- Fischer, W, F Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter & V.H. Niem. 1995. Guía F.A.O. para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacifico Centro Oriental. Vol 1 y 2. 1635 pp.
- Focken, U. & K. Becker. 1998. Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using $\delta^{13}\text{C}$ data. *Oecologia*. 115: 337–343.
- France, R. L. & R. H. Peters. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54:1255– 1258.
- Froese, R. & D. Pauly. 2003. Dynamics of overfishing. p.288-295. En Lozán, J.L., E. Rachor, J. Sündermann & H. von Westernhagen (Eds.). Warnsignale aus Nordsee und Wattenmeer - eine aktuelle Umweltbilanz. GEO, Hamburg, 448p.
- Fry, B. & C. R. Arnold. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp. *Oecologia*. 54: 200-204.
- Fry, B. & E. B. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contribution in Marine Science* 27: 13–47.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*. 33: 1182–1190.
- Fry, B. & S. C. Wainright. 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*. 76: 149–157.

- Fuller, B.T., J.L. Fuller, N.E. Sage, D.A. Harris, T.C. O'Connell & R.E. M. Hedges. 2004. Nitrogen balance and $\delta^{15}\text{N}$: why you're not what you eat during pregnancy. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. 18:2889-2896.
- Galván, F., H. Nienhuis & A. P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California, Mexico. *California Fish and Game*. 75:74-84.
- García, I. 2001. Patrones morfológicos del otolito *Sagitta* de algunos peces óseos del mar peruano. *Instituto del Mar del Perú*. 20(1-2):4-83.
- Garth, J. & W. Stephenson. 1966. *Brachyura* of the Pacific coast America. Brachyryncha: Portunidae. *Marine Biology Monography*. 1: 154 pp.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. E. U. A. 416 pp.
- Guo, L., N. Tanaka, D. M. Schell & P. H. Santschi. 2003. Nitrogen and carbon isotopic composition of high-molecular-weight dissolved organic matter in marine environments. *Marine Ecology Progress Series*. 252: 51-60.
- Gu, B., D. M. Schell, X. Huang & F. Yie. 1996. Stable isotope evidence for dietary overlap between two planktivorous fishes in aquaculture ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 2814-2818.
- Hansson, S., J. E. Hobbie, R. Elmgren, U. Larsson, B. Fry & S. Johansson. 1997. The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology*. 78: 2249-2257.
- Hansson, S. 1998. Methods of studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55:2706-2707.
- Hemminga, M. A. & M. A. Mateo. 1996. Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series*. 140: 285- 298.

- Herzka, S.Z., Departamento de Ecología CICESE. Ecología de isótopos estables. 2003
En: <http://ecologia.cicese.mx/~sherzka/>
- Hinga, K. R., M. A. Arthur, M. E. Q. Pilson & D. Whitaker. 1994. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: the effects of CO₂ concentration, pH, temperature, and species. *Global Biogeochem Cycles*. 8: 91–102.
- Hobson, K. A. & H. E. Welch. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using ¹³C and ¹⁵N analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 84: 9-18.
- Hobson, K. A. & H. E. Welch. 1995. Cannibalism and trophic structure in a high Arctic lake: insights from stable-isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52: 1195–1201.
- Hobson, K. A., J. L. Sease, R. L. Merrick & J. F. Piatt. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Marine Mammal Science*. 13: 114–132.
- Holland-Bartels, L. E., S. K. Littlejohn, and M. L. Huston. 1990. A guide to the larval fishes of the upper Mississippi River. U.S. Fish and Wildlife Service Publication, LaCrosse, Wisconsin.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist*. 100:419-424.
- Humphreys, W. F. 1979. Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology*. 48: 427–453.

- Hynes, H. B. N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology* 19:36–58.
- Hyslop, E. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal Fish Biology*. 17:411-429.
- Instituto Nacional de Pesca de Ecuador. 1998. Desembarques pesqueros en el Puerto de Manta. Informe Técnico No 1, 40 pp.
- Jardine, T. D., S. A. McGeachy, C. M. Paton, M. Savoie & R. A. Cunjak. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. Canadian manuscript report of Fisheries Aquatic Science. No. 2656: 39 p.
- Jennings, S., J. W. Karema & W. S. Mackinson. 2002. Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology Progress Series*. 240:11-20.
- Jiménez V. A., J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Iberica de Aracnología* 8: 151-161.
- Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*. 78: 1-27.
- Kerr, L. A., A. H. Andrews, M. G. Cailliet, T. A. Brown & K. H. Coale. 2006. Investigations of $\delta^{14}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae of the white shark (*Carcharodon carcharias*) from the eastern North Pacific Ocean. *Environmental Biology Fish*. 77: 337-353.
- Kling, G. W., B. Fry & W. J. O'brien. 1992. Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*. 73: 561–566.

- Klimley, A. P. 1985. The areal distribution and autoecology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, off the west coast of North America. *Memory Southern California Academic Science*. 9: 15-40.
- Krebs, C. 1999. Ecological methodology. Addison Wesley, California, 620 pp.
- Kristensen, T. K. 1983. *Gonatus fabricii*. pp 159-173 *En: Boyle P. R. (ed.) Cephalopod life cycles. Volume 1: Species accounts. Academic Press, London.*
- Kwang-Ming, L., C, Che-Tsung, L. Tai-Hsiang & J. Shoou-Jeng. 1999. Age, growth, and reproduction of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus* in the Northwestern Pacific. *Copeia*. 1: 68-74.
- Labropoulou, M & A.Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal Fish Biology*. 50:324-340.
- Lajtha, K. & R. Michener. 1994. Stable isotopes in Ecology and Environmental Science. xi-xix p. Blackwell Scientific Publications, London.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton, NJ. 120 pp.
- López, C. Ochoa, L. & Gonzales, F. 1999. Estadísticas de los desembarques pesqueros en Ecuador 1985-1997. Instituto Nacional de Pesca. Ecuador. p. 20-27.
- Lowe, G. G. Wetherbe, A. Crow & A. Tester. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiiin waters. *Environmental Biology Fish*. 47: 203-211.

- MacNeil, M.A., G. B. Skomal & A. T. Fisk. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series* 302: 199-206.
- Markaida, U. & Sosa, O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Journal Marine Biological Association United Kingdom* 83: 4162.1-4162.16.
- Mariotti, A. 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements: *Nature*. 303: 685-687.
- Martínez-Ortiz J & F Galván-Magaña (eds) 2007. Tiburones en el Ecuador. Caso de estudios/Shark in Ecuador: Case studies. EPESPO. PMRC. Manta, Ecuador. 98 pp.
- McConnaughey, T. A. & C. P. McRoy. 1979. Food-web structure and fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*. 53:257–262.
- Michener, R. H. & D. M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. pp. 138–157. *En*: Lajtha, K., Michener, R.H. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- McKinney, C. R., J. M. McCrea, S. Epstein, H. A. Allen & H. C. Urey. 1950, Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios: *Review of Scientific Instruments*. 21: 724-730.
- Minagawa, W. & E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $d^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica Cosmochimica Acta*. 48: 1135–1140.

- Ministerio de Comercio Exterior, Industrialización, Pesca y Competitividad (MICIP) (2006). Plan de Acción Nacional para Conservación y el Manejo de Tiburones de Ecuador (PAT-Ec). MICIP, 44 pp.
- Nesis, K. N. 1965. Distribution and feeding of young squids *Gonatus fabricii* (Licht.) in the Labrador Sea and the Norwegian Sea. *Oceanology*. 5:102-108.
- Nesis, K. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. *Oceanology*. 10: 108-118.
- Olson, R. J. & F. Galván-Magaña. 2002. Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*. 100: 279–298.
- Olson, R. J., B. Graham, V. Allain, F. Galván-Magaña, B. Popp & B. Fry. 2004. Key pelagic prey and their tuna predators: Isotope ecology in the eastern tropical Pacific Ocean. Pelagic Fisheries Research Program (PFRP) Principal Investigators Workshop. University of Hawaii at Manoa. Honolulu. November 29- December 1, 2004.
- Owens, N. J. P. 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology*. 24: 389–451.
- Pancost, R. D., K. H. Freeman, S. G. Wakeham & C. Y. Robertson. 1997. Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. *Geochimica Cosmochimica Acta*. 61: 4983-4991.
- Paré, J. R. J., M. R. Bélanger & S. S. Stafford. 1994. Microwave-Assisted Process (MAPTM)a: a new tool for the analytical laboratory. *Tren. Anal. Chemil.* 13:176-184.

- Park, R. & S. Epstein. 1961. Metabolic fractionation of ^{13}C and ^{12}C in plants. *Plants Physiology*. 36: 133-138.
- Pelaez, M. 1997. Hábitos alimenticios de la cabrilla sardinera *Mycteroperca rosacea* Streets 1877 (Pices: Serranidae) en la Bahía de la Paz BCS, y las zonas adyacentes. Tesis de Licenciatura. Univ. Autónoma de Baja California Sur., México. 62 pp.
- Peterson, A. W. & A. K. Whitfield. 1997. A stable carbon isotope study of the food-web in a freshwater-deprived south African estuary, with particular emphasis on the ichthyofauna. *Estuarine Coastal Shelf Science* 45:705-715.
- Pinnegar, J.K. & N.V.C. Polunin. 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*. 13:225-231.
- Pinkas, L, S. Oliphant & I. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Department Fish and Game. *Fishery Bulletin* 152:105 pp.
- Polo-Silva, C., A. Baigorri-Santacruz, F. Galvan-Magaña, M. Grijalba-Bendeck y A. Sanjuan-Muñoz. 2007. Hábitos alimentarios del tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en el Pacífico ecuatoriano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 42 (1): 59-69.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models methods, and assumptions. *Ecology*. 83: 703–718.
- Preti, A & S, Smith. 2001. Feeding habits of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) sampled from the California-based drift net fishery, 1998-1999. California Department of Fish and Game. *CaLCOFI Rep.* 42:145-152.

- Preti, A., S. Smith & D. Ramon. 2004. Diet differences in the thresher shark (*Alopias vulpinus*) during transition from a warm-water regime to a cool-water regime off California-Oregon, 1998-2000. *CaLCOFI Rep.* 45: 118-125.
- Rau, G. H., A. J. Mearns, D. R. Young, R. J. Olson, H. A. Schafer & I. R. Kaplan. 1983. Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology.* 64:1314- 1318.
- Rau, G.H., J.L. Tetssie, F, Rassoulzadegan & S.W. Fowler. 1990. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationship. *Marine Ecology Progress Series* 59: 33-38 pp.
- Rendon. L & Pacheco F. 2006. Hábitos tróficos de los tiburones zorros: *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en playa de Tarqui, Manta Ecuador. Tesis de licenciatura. Univ. Laica "Eloy Alfaro" de Manabí. Ecuador. 107 p.
- Renoe, B. W. 1994. Microwave assisted extraction. *American Laboratory.* 8: 34-40.
- Santos, M. B., M. R. Clarke & G. J. Pierce. 2001. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. *Fisheries Research.* 52: 121-139.
- Scrimgeour, C. M., S. C. Gordon, L. L. Handley & J. A. T. Woodford. 1995. Trophic levels and anomalous $\delta^{15}\text{N}$ of insects on raspberry (*Rubus idaeus* L.). *Isotopes in Environmental Health Studies.* 31: 107–115.
- Sherwood, G.D & G.A. Rose. 2005. Stable isotope analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf food web. *Estuarine Coastal and Shelf Science.* 63:537-549.
- Smith, P & M. Zaret. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology.* 63(5):1248-1253.

- Stevens, J. D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal Marine Biological Association United of Kingdom*. 54: 373-378.
- Stillwell, C.E. & N.E. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northern Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 39: 407-414 pp.
- Sutela, T., & A. Huusko. 2000. Varying resistance of zooplankton prey to digestion: implications for quantifying larval fish diets. *Transactions of the American Fisheries Society* 129:545–551.
- Sutra, R. L., N. E. Ostrom, P. H. Ostrom & M. S. Phanikumar. 2004. Stable nitrogen isotope dynamics of dissolved nitrate in a transect from the north Pacific subtropical gyre to the eastern tropical north Pacific. *Geochimica Cosmochimica Acta*. 68: 517–527.
- Terán, M., F. Campos, K. Clark, D. Ruiz, P. Guarderas, P. Jiménez, J. Denkinger, E. Ortiz & C. Suárez. 2004. Evaluación ecorregional Pacífico ecuatorial: componente marino. The Nature Conservancy. Quito Ecuador.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl & N. A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*. 57: 32– 37.
- Thomas, C. J. & L. B. Cahoon. 1993. Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 95: 19-24.

- Tortell, P. D. & F. M. M. Morel. 2002. Sources of inorganic carbon for phytoplankton in the eastern subtropical and Equatorial Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*. 47: 1012-1022.
- Tricas, T.C. & J.E. McCosker. 1984. Predatory behaviour of the white shark (*Carcharodon carcharias*), with notes on its biology. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 43: 221-238.
- Vander Zanden, M. j., G. Cabana & J. B. Rasmussen. 1997. Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and dietary data. *Canadian Journal Fish Aquatic Science*. 54:1142-1158.
- Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen. 1999. Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1404.
- Villon, C & X. Beltran. 1999. Actividad pesquera artesanal en el puerto de Manta Provincia de Manabí. Instituto Nacional de Pesca de Ecuador. Boletín Científico y Técnico. 17(4) p. 80-83
- Wada, E., M. Terazaki, Y. Kabaya & T. Memoto. 1987. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep- Sea Research*. 34: 829-841.
- Wolff, C. 1982. A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopods species, with relationship between their beak dimension and size. *Fishery Bulletin* 80(2):357-370.
- Wolff, C. 1984. Identification and estimation of size from beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. Report Technical. NOAA. NMFS. 17.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman y Hall. E. U. A. 404 pp.

10. Anexos

Anexo 1. Descripción de la dieta de los tiburones zorro *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador. (*) Componentes no cuantificables

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	91 estómagos con alimento		107 estómagos con alimento		91 estómagos con alimento		107 estómagos con alimento		
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>S. sagax</i>	1.0	0.1	4.4	<0.1	9.2	2.6	7.3	3.0	Oceánico
<i>L. argenteus</i>	0.2	0.1	2.2	<0.1	31	15.0	39	58.4	Costero
<i>Serranidae</i>	0.1	0.1	1.1	<0.1					Bentónico
<i>P. callaensis</i>	0.1	0.3	1.1	<0.1					Bentónico
<i>G. serpens</i>	0.1	<0.1	1.1	<0.1					Mesopelágico
<i>C. hippurus</i>					0.2	0.1	1.0	<0.1	Oceánico
<i>H. signifer</i>					0.1	0.6	1.0	<0.1	Bentónico
<i>A. thazard</i>	1.9	1.3	14.3	0.3	1.6	3.2	14	2.5	Costero
<i>B. panamense</i>	80.0	1.6	33.0	15.1	38.0	0.3	6.3	9.3	Oceánico
<i>S. evermanni</i>	0.1	<0.1	1.1	<0.1					Mesopelágico
<i>Lutjanidae</i>	0.1	0.1	1.1	<0.1	0.1	<0.1	1.0	<0.1	Costero
<i>Ophichthus sp</i>	0.1	0.1	1.1	<0.1	0.1	0.1	1.0	<0.1	Bentónico
<i>Morfotipo 2</i>	0.2	0.5	2.2	<0.1	0.1	<0.1	1.0	<0.1	Bentónico
<i>Morfotipo 3</i>	0.1	<0.1	2.2	<0.1	0.4	0.1	2.1	<0.1	Bentónico
<i>M. gayi</i>	1.5	0.5	6.6	<0.1	9.2	5.3	28	13.0	Bentónico
<i>L. lagocephalus</i>	0.1	0.1	1.1	<0.1	0.2	0.4	2.1	<0.1	Costero
<i>R. remora</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Oceánico

.....Continua Anexo 1.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	91 estómagos con alimento				107 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>F. corneta</i>					0.1	0.1	1.0	<0.1	Costero
<i>Fistularia sp</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Costero
<i>B. japonica</i>	0.1	<0.1	1.1	<0.1					Mesopelágico
<i>Synodus sp</i>	0.1	<0.1	1.1	<0.1					Bentónico
<i>Exocoetidae</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Oceánico
<i>Trachipteridae</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Mesopelágico
<i>Scorpaenidae</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Bentónico
<i>A. hians</i>					0.6	1.0	1.0	0.1	Oceánico
<i>D. gigas</i>	11.0	81.0	64.0	33.0	2.4	44	12	11.0	Oceánico
<i>S. oulaniensis</i>	1.6	14.3	16.0	1.47	0.5	23.0	2.1	1.0	Oceánico
<i>P. boschmaii</i>	0.1	<0.1	1.1	<0.1					Oceánico
<i>A. affinis</i>	0.1	<0.1	1.1	<0.1	2.5	<0.1	4.2	0.4	Oceánico
<i>A. lesueurii</i>	0.2	<0.1	3.3	<0.1	2.0	14.6	15	1.1	Oceánico
<i>L. diomedae</i>	1.0	<0.1	1.1	<0.1					Costero
<i>O. sicula</i>					0.2	<0.1	1.0	<0.1	Oceánico
<i>Histioteuthis Sp</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Oceánico
<i>M. dentata</i>	0.4	<0.1	3.3	<0.1	0.4	<0.1	1.0	<0.1	Batipelágico
<i>Octopoda</i>	0.4	*	1.0						
<i>P. stilirostris</i>	<0.1	<0.1	1.1	<0.1					Bentónico
<i>S. agassizi</i>					0.1	<0.1	1.0	<0.1	Bentónico

Anexo 2. Composición de la dieta de las hembras de *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	70 estómagos con alimento				57 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>S. sagax</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1	13.7	2.2	2.1	1.1	Oceánico
<i>L. argenteus</i>	<0.1	0.1	2.0	<0.1	35.0	14.8	29.2	50.4	Costero
<i>Serranidae</i>	<0.1	0.1	2.0	<0.1					Bentónico
<i>G. serpens</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1					Mesopelágico
<i>C. hippurus</i>					1.0	0.2	2.0	<0.1	Oceánico
<i>H. signifer</i>					<0.1	2.3	2.0	<0.1	Bentónico
<i>A. thazard</i>	3.0	1.3	16.0	1.0	1.0	1.6	6.0	1.0	Costero
<i>B. panamense</i>	72.0	1.6	41.0	26.0	28	1.1	10.4	10.5	Oceánico
<i>Lutjanidae</i>					<0.1	0.1	2.0	<0.1	Costero
<i>Ophichthus sp</i>	<0.1	0.2	2.0	<0.1					Bentónico
<i>Morfotipo 2</i>	<0.1	0.6	4.0	<0.1					Bentónico
<i>Morfotipo 3</i>	<0.1	0.0	4.0	<0.1	1.0	0.2	4.0	<0.1	Bentónico
<i>M. gayi</i>	2.0	0.5	10.0	<0.1	9.3	3.3	25.0	10.8	Bentónico
<i>R. remora</i>					<0.1	0.1	2.0	<0.1	Oceánico
<i>F. corneta</i>					<0.1	0.6	2.0	<0.1	Costero
<i>Fistularia sp</i>					<0.1	0.1	2.0	<0.1	Costero

..... Continua **Anexo 2.**

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	70 estómagos con alimento				57 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>B. japonica</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1					Mesopelágico
<i>Synodus sp</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1					Bentónico
<i>Exocoetidae</i>					<0.1	0.1	2.0	<0.1	Oceánico
<i>Trachipteridae</i>					<0.1	<0.1	2.0	<0.1	Mesopelágico
<i>Scorpaenidae</i>					<0.1	<0.1	2.0	<0.1	Bentónico
<i>A. hians</i>					2.0	4.0	2.0	<0.1	Oceánico
<i>D. gigas</i>	16.0	80.2	82.0	70.0	2.8	68.3	10.4	25.3	Oceánico
<i>S. oulaniensis</i>	2.0	14.9	20.0	3.0	<0.1	0.7	2.0	<0.1	Oceánico
<i>P. boschmaii</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1					Oceánico
<i>A. affinis</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1	<0.1	<0.1	4.0	<0.1	Oceánico
<i>A. lesueurii</i>	<0.1	<0.1	8.0	<0.1	1.0	<0.1	2.0	<0.1	Oceánico
<i>L. diomedae</i>	2.0	<0.1	2.0	<0.1					Costero
<i>O. sicula</i>					1.0	<0.1	2.0	<0.1	Oceánico
<i>M. dentata</i>	1.0	<0.1	8.0	<0.1	1.0	<0.1	4.0	<0.1	Batipelágico
<i>P. stilirostris</i>	<0.1	<0.1	2.0	<0.1					Bentónico

Anexo 3. Composición de la dieta de los machos de *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	21 estómagos con alimento				50 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>S. sagax</i>	2.0	0.2	5.0	<0.1	10.9	4.1	6.3	4.6	Oceánico
<i>P. callaensis</i>	<0.1	1.7	5.0	<0.1					Bentónico
<i>L. argenteus</i>					40.1	16.0	18.8	51.4	Costero
<i>A. thazard</i>	1.0	1.5	19.0	1.0	3.0	4.6	12.5	4.6	Costero
<i>Symbolophorus</i> sp	<0.1	<0.1	5.0	<0.1					Mesopelágico
<i>B. panamense</i>	8.0	1.6	43.0	41.0	18.2	0.3	4.2	3.8	Oceánico
<i>Lutjanidae</i>	<0.1	0.3	5.0	<0.1					Costero
<i>L. lagocephalus</i>	<0.1	0.5	5.0	<0.1	<0.1	0.6	40.0	<0.1	Costero
<i>Morfotipo 2</i>					<0.1	0.1	2.0	<0.1	Bentónico
<i>Morfotipo 3</i>	<0.1	<0.1	5.0	<0.1					Bentónico
<i>M. gayi</i>	2.0	1.6	5.0	<0.1	12.4	4.4	20.8	17.1	Bentónico
<i>D. gigas</i>	8.0	76.9	57.0	54.0	2.6	17.4	8.3	8.1	Oceánico
<i>S. oulaniensis</i>	1.0	15.3	24.0	4.0	1.1	50.3	2.1	5.2	Oceánico
<i>A. affinis</i>					4.0	0.6	8.0	2.0	Oceánico
<i>A. lesueurii</i>					4.4	<0.1	12.5	2.5	Oceánico
<i>Histioteuthis</i> sp					<0.1	<0.1	2.0	<0.1	Oceánico
<i>S. agassizi</i>					4.4	0.6	8.3	<0.1	Bentónico

Anexo 4. Composición de la dieta de las hembras maduras de *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	51 estómagos con alimento				40 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>S. sagax</i>					6.9	3.0	2.9	0.7	Oceánico
<i>L. argenteus</i>	0.3	0.1	3.1	<0.1	30.7	23.1	40.0	52.4	Costero
<i>Serranidae</i>									Bentónico
<i>G. serpens</i>	0.3	<0.1	3.1	<0.1					Mesopelágico
<i>C. hippurus</i>					0.7	0.5	2.9	0.1	Oceánico
<i>H. signifer</i>					0.3	5.1	2.9	0.4	Bentónico
<i>A. thazard</i>	4.2	1.5	9.3	0.6	1.0	3.6	8.6	0.9	Costero
<i>B. panamense</i>	71	0.7	28.1	21.9	44	2.6	14.3	16.1	Oceánico
<i>Lutjanidae</i>					0.3	0.3	2.9	<0.1	Costero
<i>Ophichthus</i> sp									Bentónico
<i>Morfotipo 2</i>	0.3	<0.1	3.1	<0.1					Bentónico
<i>Morfotipo 3</i>					1.0	0.5	5.7	0.2	Bentónico
<i>M. gayi</i>	2.6	0.8	9.3	0.3	6.9	7.9	34.3	12.3	Bentónico
<i>R. remora</i>					0.3	0.3	2.9	<0.1	Oceánico
<i>F. corneta</i>					0.3	1.3	2.9	0.1	Costero

Anexo 5. Composición de la dieta de las hembras inmaduras de *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	19 estómagos con alimento				5 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>L. argenteus</i>					76.9	44.2	40.0	75.4	Costero
<i>A. thazard</i>	0.2	2.0	5.6	0.1					Costero
<i>B. panamense</i>	94	8.6	55.6	60.3					Oceánico
Morfotipo 3	0.2	0.4	5.6	<0.1					Bentónico
<i>M. gayi</i>					15.4	14.1	20.0	9.2	Bentónico
<i>D. gigas</i>	5.0	72.5	44.4	36.5					Oceánico
<i>S. oulaniensis</i>	0.7	16.5	16.7	3.0	7.7	41.7	20.0	15.4	Oceánico

Anexo 6. Composición de la dieta de los machos maduros de *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	15 estómagos con alimento				35 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>S. sagax</i>	4.2	0.3	6.7	0.4	18.0	5.4	11.4	6.6	Oceánico
<i>P. callaensis</i>	0.4	2.3	6.7	0.2					Bentónico
<i>L. argenteus</i>					35.0	17.6	42.9	55.8	Costero
<i>A. thazard</i>	1.3	1.3	20.0	0.6	2.7	5.5	22.9	4.6	Costero
<i>Symbolophorus</i> sp	0.4	0.1	6.7	<0.1					Mesopelágico
<i>B. panamense</i>	75.9	1.3	26.7	24.4	17.3	0.3	8.57	3.7	Oceánico
<i>Lutjanidae</i>	0.4	0.4	6.7	0.1					Costero
<i>L. lagocephalus</i>	0.4	0.7	6.7	0.1	0.7	2.3	5.71	0.4	Costero
<i>Morfotipo 2</i>					0.3	0.1	2.86	<0.1	Bentónico
<i>Morfotipo 3</i>	0.4	<0.1	6.7	<0.1					Bentónico
<i>M. gayi</i>	3.0	1.6	6.7	0.4	15.6	9.0	34.3	20.9	Bentónico
<i>D. gigas</i>	11.4	75.8	66.7	68.8	0.7	2.9	5.71	0.5	Oceánico
<i>S. oulaniensis</i>	1.7	13.3	26.7	4.7	1.0	55.9	2.86	4	Oceánico
<i>A. affinis</i>					4.4	0.8	14.3	1.8	Oceánico
<i>A. lesueurii</i>	0.4	2.9	6.7	0.3	3.4	<0.1	17.1	1.4	Oceánico
<i>Histioteuthis</i> sp					0.3	<0.1	2.86	<0.1	Oceánico
<i>S. agassizi</i>					0.3	0.1	2.86	<0.1	Bentónico

Anexo 7. Composición de la dieta de los machos inmaduros de *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas de cada depredador.

Especies presa	<i>Alopias pelagicus</i>				<i>Alopias superciliosus</i>				Hábitat
	6 estómagos con alimento				15 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>S. sagax</i>					6.1	0.5	7.7	1.3	Oceánico
<i>L. argenteus</i>					45.0	7.0	15.4	20.9	Costero
<i>A. thazard</i>					6.1	3.7	15.4	3.89	Costero
<i>Symbolophorus</i> sp					6.1	0.1	7.7	1.2	Mesopelágico
<i>B. panamense</i>	94.0	4.2	66.7	62.3					Oceánico
<i>D. gigas</i>	4.9	63.1	50.0	32.3	27	88.6	23.1	69.1	Oceánico
<i>S. oulaniensis</i>	1.0	32.7	16.7	5.3					Oceánico
<i>A. lesueurii</i>					9.1	<0.1	15.4	3.6	Oceánico