



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



“ONTOGENIA ALIMENTARIA DE TRES
ESPECIES DE TIBURONES PELÁGICOS: *Alopias
pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* y *Prionace
glauca* EN LA RESERVA MARINA DE
GALÁPAGOS, ECUADOR”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

COLOMBO ESTUPIÑÁN MONTAÑO

LA PAZ, B.C.S., ENERO DE 2016



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 12:00 horas del día 13 del mes de Noviembre del 2015 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 titulada:

“ONTOGENIA ALIMENTARIA DE TRES ESPECIES DE TIBURONES PELAGICOS: *Alopias pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* Y *Prionace glauca* EN LA RESERVA MARINA DE GALÁPAGOS, ECUADOR”

Presentada por el alumno:

ESTUPIÑÁN

Apellido paterno

MONTAÑO

Apellido materno

COLOMBO

Nombre(s)

Con registro:

A	1	4	0	5	3	0
---	---	---	---	---	---	---

aspirante 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 COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis


DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA


DR. DIEGO PÁEZ ROSAS


DR. FERNANDO ELORRIAGA VERPLANCKEN


DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ


DR. LEONARDO ABITIA CARDENAS

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 14 del mes de Diciembre del año 2015

El (la) que suscribe BIÓL. PESQ. COLOMBO ESTUPIÑÁN MONTAÑO Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A140530 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 DR. DIEGO RODOLFO PÁEZ ROSAS

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ONTOGENIA ALIMENTARIA DE TRES ESPECIES DE TIBURONES PELÁGICOS: *Alopias pelagicus*,
Carcharhinus falciformis Y *Prionace glauca* EN LA RESERVA MARINA DE GALÁPAGOS, ECUADOR"

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. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: goliathcem@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com - dpaez@usfq.edu.ec

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


BIÓL. PESQ. COLOMBO ESTUPIÑÁN MONTAÑO

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A mis padres José Félix E. y Rosario Tulia M., por darme la vida, quererme y aguantarme durante toda mi existencia; por apoyarme siempre en las buenas y en las malas, y por alentarme para seguir luchando por alcanzar mis sueños. Muchas gracias!!!

A mis hermanos Joe E. M. y José E. M., por ser muy buenos hermanos y brindarme siempre cariño, apoyo y por estar siempre ahí para cuando los necesite y cuando no los necesite. Gracias!!!

A todas mi tías: Adriana Estupiñán y Jenny Ortiz por todo el cariño.

A mis abuelos: Eleodoro Ortiz, Hortensia Batioja, Tulia Bolaños y Flaminia Montaña, estén donde estén, y a los que siguen aquí con nosotros: Esperanza Ortiz e Ibsen Estupiñán. A todos ustedes mis grandes abuelos, gracias!

A toda mi familia de Colombia y Ecuador por creer en mí, y estar conmigo desde siempre y para siempre.

Al Doc. Felipe Galván por ser mi maestro y amigo, y por confiar en mí para este y otros retos.

A mi novia querida Anika Mora Coral, por estar conmigo, darme su mejor versión y resistir todo este tiempo que pasamos separados. Te amo mi vida.

Finalmente a mis amigos de infancia: Lucio L. Enrique T., Javier R., Esteban R., Iván R. y Patricia C. Por ser grandes amigos.

AGRADECIMIENTOS

Al Doc. Felipe Galván y a su Sra. Esposa Cristina Medellín por abrirme las puertas de su hogar, hacerme sentir como parte de su familia y apoyarme durante toda mi estancia en La Paz.

Al Doc. Antonio Delgado y Arsenio Granados por todo el apoyo en el análisis de las muestras y por brindarme su amistad durante mi estancia en Granada.

Al Dr. Diego Páez Rosas, por aportar las muestras para llevar a cabo este proyecto y además por el apoyo brindado en la revisión del documento, resultados finales y por brindarme su amistad.

A mis compañeros de maestría por los buenos momentos durante este periodo, por haber formado un buen equipo de trabajo y por la amistad brindada, gracias a: Elena T., Josué M., Marc A., Diego J., Ana H. y a todos los compañeros del Laboratorio de Ecología de Peces-CICIMAR.

A Carlos Polo Silva por todo el apoyo en el análisis de datos.

A Humberto C. y Cesar C. por toda la atención y ayuda durante el posgrado, así como a todo el personal de CICIMAR por atención y apoyo.

A mis profesores de maestría: Víctor Gómez, Sofía Ortega, Felipe Galván, Alberto Sánchez, Fernando Elorriaga, Andrés Abitia, Sergio Aguiñiga, Héctor Villalobos y Rogelio Gonzales.

A CICIMAR-IPN por darme la oportunidad de ser parte de la institución y de formarme como profesional. Al apoyo otorgado por BEIFI vinculados a los proyectos IPN-SIP-20140132 y IPN-SIP-20150355 de A. Sánchez.

A CONACyT ya que gracias al apoyo que me brindaron durante el posgrado, hizo posible lograr alcanzar el objetivo planteado y seguir en el aumento de conocimiento de los animales que más me gustan, LOS TIBURONES.

A COFFA-IPN por el apoyo para realizar la estancia de investigación en Granada (España) y así poder tener toda la información para realizar el trabajo de grado.

Y finalmente al Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra – CSIC de Granada (España) por brindarme la oportunidad de realizar la estancia de investigación en sus instalaciones.

MUCHAS GRACIAS A TODOS AQUELLOS QUE HICIERON POSIBLE ESTE SUEÑO.

CONTENIDO

Lista de Figuras	iii
Lista de Tablas	v
GLOSARIO	vi
Resumen	viii
Abstract	ix
1. INTRODUCCIÓN	10
2. ANTECEDENTES	13
3. JUSTIFICACIÓN	15
4. HIPÓTESIS	16
5. OBJETIVOS	17
5.1. <i>Objetivo general</i>	17
5.2. <i>Objetivos específicos</i>	17
6. MATERIALES Y MÉTODOS	18
6.1. <i>Área de estudio</i>	18
6.2. <i>Fase de campo</i>	20
6.3. <i>Fase de laboratorio</i>	21
6.4. <i>Fase de gabinete</i>	22
6.4.2. <i>Análisis cuantitativo de la ontogenia</i>	24
6.4.3. <i>Posición trófica</i>	25
6.4.4. <i>Amplitud y traslapo de nicho isotópico</i>	25
6.4.5. <i>Contribución de potenciales presas</i>	26
7. RESULTADOS	28
7.1. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ <i>Alopias pelagicus</i>	29
7.1.1. <i>Nicho isotópico y traslapo isotópico</i>	31
7.1.2. <i>Evaluación del grado de individualidad</i>	32
7.2. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ <i>Carcharhinus falciformis</i>	32
7.2.1. <i>Nicho isotópico y traslapo isotópico</i>	34
7.2.2. <i>Evaluación del grado de individualidad</i>	36
7.3. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ <i>Prionace glauca</i>	36
7.3.1. <i>Nicho isotópico y traslapo isotópico</i>	38
7.3.2. <i>Evaluación del grado de individualidad</i>	40
7.4. <i>Contribución de potenciales presas</i>	40
7.5. <i>Nicho y traslapo isotópico inter-específico</i>	44
7.6. <i>Posición trófica (PT)</i>	48
7.7. <i>Cambios ontogénicos en la alimentación</i>	50
7.7.1. <i>Alopias pelagicus</i>	50
7.7.2. <i>Carcharhinus falciformis</i>	54
7.7.3. <i>Prionace glauca</i>	57
8. DISCUSIÓN	61
8.1. <i>Alopias pelagicus: Alimentación, nicho y traslapo trófico.</i>	61
8.2. <i>Carcharhinus falciformis: Alimentación, nicho y traslapo trófico.</i>	64
8.3. <i>Prionace glauca: Alimentación, nicho y traslapo trófico.</i>	66
8.4. <i>Contribución de presas</i>	68
8.5. <i>Posición trófica (PT)</i>	69
8.6. <i>Ontogenia alimentaria</i>	73
9. CONCLUSIONES	76
10. RECOMENDACIONES	78
BIBLIOGRAFÍA	79
REFERENCIAS ELECTRÓNICAS	90
ANEXOS	91

Lista de Figuras

Figura 1. Mapa de la Reserva Marina de Galápagos.	18
Figura 2. Corrientes marianas que confluyen en las Islas Galápagos.	20
Figura 3. Datos morfométricos de tiburones.	21
Figura 4. Vértebra muestreada para la obtención de colágeno cartilaginoso para análisis de isotopos estables. Foto por: Colombo Estupiñán-Montaño 2014.	21
Figura 5. Relación C:N en vértebras de <i>A. P. glauca</i> , <i>B. C. falciformis</i> y <i>C. A. pelagicus</i> .	28
Figura 6. Valores isotópicos para machos y hembras de <i>A. pelagicus</i> (media \pm EE).	30
Figura 7. Valores isotópicos por estadios de madurez sexual de <i>A. pelagicus</i> (media \pm EE).	30
Figura 8. Nicho isotópico para machos y hembras de <i>A. pelagicus</i> .	31
Figura 9. Traslado isotópico entre estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos de <i>A. pelagicus</i> .	31
Figura 10. Traslado de nicho isotópico entre cada individuo de <i>A. pelagicus</i> .	32
Figura 11. Valores isotópicos para machos y hembras de <i>C. falciformis</i> (media \pm EE).	33
Figura 12. Valores isotópicos por estadios de madurez sexual de <i>C. falciformis</i> (media \pm EE).	34
Figura 13. Nicho isotópico y traslado trófico para machos y hembras de <i>C. falciformis</i> .	35
Figura 14. Traslado isotópico entre estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos de <i>C. falciformis</i> .	35
Figura 15. Traslado de nicho isotópico entre cada individuo de <i>C. falciformis</i> .	36
Figura 16. Valores isotópicos para machos y hembras de <i>P. glauca</i> (media \pm EE).	37
Figura 17. Valores isotópicos por estadios de madurez sexual de <i>P. glauca</i> (media \pm EE).	38
Figura 18. Nicho isotópico y traslado trófico para machos y hembras de <i>P. glauca</i> .	39
Figura 19. Traslado isotópico entre estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos de <i>P. glauca</i> .	39
Figura 20. Traslado de nicho isotópico entre cada individuos de <i>P. glauca</i> .	40
Figura 21. Relación de valores isotópicos de presas potenciales con respecto a los valores isotópicos promedios en adultos de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> .	41
Figura 22. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>A. pelagicus</i> , mediante el modelo de mezcla.	42

Figura 23. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>C. falciformis</i> , mediante el modelo de mezcla.	43
Figura 24. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>P. glauca</i> , mediante el modelo de mezcla.	44
Figura 25. Nicho y traslape isotópico entre <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> (Método SIBER, Paquete SIAR del software R).	45
Figura 26. Traslape isotópico por estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos entre <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> .	47
Figura 27. Estimación de posición trófica para los tiburones: <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> , mediante la aplicación de diversos factores de discriminación trófica (FDT) (Media \pm DS).	48
Figura 28. Posición trófica por sexos de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> , con base al FDT propuesto por Kim <i>et al.</i> 2012 ($\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).	49
Figura 29. Estimación de la posición trófica por estadios de madurez sexual de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> , con base en el valor de FDT isotópico propuesto por Kim <i>et al.</i> (2013) ($\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).	50
Figura 30. Enriquecimiento isotópicos de ^{13}C y ^{15}N de <i>A. pelagicus</i> , a lo largo del crecimiento vertebral.	52
Figura 31. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N por estadios de madurez sexual de <i>A. pelagicus</i> .	53
Figura 32. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del crecimiento vertebral de <i>A. pelagicus</i> .	53
Figura 33. Variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del crecimiento vertebral de <i>A. pelagicus</i> .	54
Figura 34. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N de <i>C. falciformis</i> , a lo largo del crecimiento vertebral.	55
Figura 35. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N por estadio de madurez sexual de <i>C. falciformis</i> .	56
Figura 36. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del crecimiento vertebral de <i>C. falciformis</i> .	56
Figura 37. Variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del crecimiento vertebral de <i>C. falciformis</i> .	57
Figura 38. Enriquecimiento isotópicos de ^{13}C y ^{15}N de <i>P. glauca</i> , a lo largo del crecimiento vertebral.	59
Figura 39. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N por madurez sexual de <i>P. glauca</i> .	59
Figura 40. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del crecimiento vertebral de <i>P. glauca</i> .	60
Figura 41. Variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del crecimiento vertebral de <i>P. glauca</i> .	60

Lista de Tablas

Tabla 1. Fórmulas de retro-cálculo para estimar la longitud total de los diferentes estadios de madurez de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> a partir del radio de las vértebras. LT = Longitud total, LPc = Longitud Pre-caudal, RV = radio vertebral (mm).....	23
Tabla 2. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm desviación estándar) de potenciales presas para los tiburones <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> . A. Bolaños-Martínez (2009); B. Calle-Moran (2010); C. Ruiz-Cooley <i>et al.</i> (2010). D. Páez-Rosas <i>et al.</i> (2012).....	27
Tabla 3. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ tanto para sexos como para estadios de madurez de <i>A. pelagicus</i> , con nivel de significancia de 0.05.....	29
Tabla 4. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto para sexos como para estadios de madurez sexual de <i>C. falciformis</i> , con nivel de significancia del 0.05.....	33
Tabla 5. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto para sexos como para estadios de madurez sexual de <i>P. glauca</i> , con nivel de significancia del 0.05.....	37
Tabla 6. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>A. pelagicus</i>	42
Tabla 7. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>C. falciformis</i>	43
Tabla 8. Contribución de presas potenciales en la dieta de <i>P. glauca</i>	44
Tabla 9. Traslado isotópico inter-específico entre los tiburones <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i>	45
Tabla 10. Traslado y nicho isotópico entre neonatos de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i>	45
Tabla 11. Traslado y nicho isotópico entre juveniles de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i>	46
Tabla 12. Traslado y nicho isotópico entre adultos de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i>	46
Tabla 13. Estimación de posición trófica para los tiburones: <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> , mediante la aplicación de varios factores de discriminación trófica ($\Delta^{15}\text{N}$) (Media \pm DS).....	48
Tabla 14. Posición trófica por sexos de <i>A. pelagicus</i> , <i>C. falciformis</i> y <i>P. glauca</i> , con base al factor de discriminación trófica propuesto por Kim <i>et al.</i> (2012) ($\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).....	49
Tabla 15. Estimación de posición trófica por estadio de madurez sexual por especie (Kim <i>et al.</i> , 2012. $\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).....	50
Tabla 16. Comparaciones múltiples (Tukey), expresando los intervalos de confianza al 95%, de aquellos milímetros en los cuales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), para los isótopos de carbono y nitrógeno en <i>A. pelagicus</i>	51
Tabla 17. Estimación de tallas, edades promedio y estadios de madurez sexual de <i>A. pelagicus</i> , con base en los diámetros de sus radios vertebrales.....	52
Tabla 18. Comparaciones múltiples (Tukey), expresando los intervalos de confianza al 95%, de aquellos milímetros en los cuales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), para los isótopos de carbono en <i>C. falciformis</i>	54
Tabla 19. Estimación de tallas, edades promedio y estadios de madurez sexual de <i>C. falciformis</i> , con base en los diámetros de sus radios vertebrales.....	55
Tabla 20. Comparaciones múltiples (Tukey), expresando los intervalos de confianza al 95%, de aquellos milímetros en los cuales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), para los isótopos de carbono y nitrógeno en <i>P. glauca</i>	58
Tabla 21. Estimación de tallas, edades promedio y estadios de madurez sexual de <i>Prionace glauca</i> , con base en los diámetros de sus radios vertebrales, en la Reserva Marina de Galápagos.....	58

GLOSARIO

Amplitud trófica: grupo de presas consumidas por un depredador (Gerking, 1994).

Depredador especialista: Especie que tiene preferencias alimentarias específicas (Gerking, 1994).

Depredador generalista: Especie que tiene preferencias alimentarias 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: 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 con 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 a un gas, al cual se le adicionan electrones para crear iones. Estos iones son acelerados a través de un tubo al 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.

Interacciones inter-específicas: Relaciones entre especies, interacción entre o condiciones descritas para dos o más especies (Gerking, 1994).

Interacciones intra-específico: Interacción dentro de organismos de una misma especie (Gerking, 1994).

Isótopo: Átomo de un mismo elemento que contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones, lo que hace variar su masa (Curtis, 1986).

Nicho isotópico: Representación del nicho ecológico, el cual puede ser cuantificado con las tasas de isótopos estables, donde el ^{13}C representa los componentes ambientales del nicho, y el ^{15}N los componentes tróficos (Newsome *et al.* 2007).

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

Ontogenia: Proviene del griego *on, ontos*, el ser y *genes*, origen; se refiere al proceso biológico de formación y desarrollo de todo ser vivo, desde que se forma el huevo fecundado hasta que el individuo alcanza su madurez o hasta su muerte.

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

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

$\delta^{13}\text{C}$: Diferencia expresada en partes por mil entre el contenido de ^{13}C de una muestra con respecto al del estándar (Pee Dee Belemnita para el carbono) (Rau *et al.*, 1990).

$\delta^{14}\text{N}$: Diferencia expresada en partes por mil entre el contenido de ^{15}N de una muestra con respecto al del estándar (nitrógeno atmosférico para el nitrógeno) (Rau, *et al.*, 1990).

Pee Dee Belemnita (PDB): Fósil del molusco *Belemnita americana* de la formación geológica Pee Dee de Carolina del sur, USA. Es utilizado como estándar para la expresar la abundancia isotópica de carbono y oxígeno. Su razón isotópica absoluta (R) es 0.011238.

Resumen

Los tiburones son depredadores que van cambiando su dieta conforme van creciendo y habitando diferentes ambientes. Ocupan un lugar importante en las redes tróficas de los ecosistemas, por ello, es importante conocer los cambios tróficos durante su vida. El objetivo de la tesis fue conocer la ontogenia alimentaria de tres tiburones que habitan en la Reserva Marina de Galápagos, Ecuador mediante el uso de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$). Se obtuvieron 685 muestras de colágeno vertebral de: *Alopias pelagicus* ($n = 353$); *Carcharhinus falciformis* ($n = 200$) y *Prionace glauca* ($n = 132$). El promedio isotópico para *A. pelagicus* fue $-14.2 \pm 0.7\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ y $9.8 \pm 1.4\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$; en *C. falciformis* de $-14.3 \pm 0.7\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ y $11.9 \pm 0.9\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ y en *P. glauca* fue $-14.9 \pm 0.6\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ y $15.5 \pm 2.1\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$. Se observaron diferencias estadísticas inter sexuales para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *A. pelagicus* ($p=0.001$); mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron similares ($p=0.32$). En el caso de *C. falciformis* no se observó diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($p=0.69$), pero si en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($p=0.003$); mientras que en *P. glauca* se observaron diferencias significativas para $\delta^{13}\text{C}$ ($p=0.01$) y no en $\delta^{15}\text{N}$ ($p=0.09$). La posición trófica de *A. pelagicus* lo ubicó como consumidor secundario; mientras que *C. falciformis* y *P. glauca* se catalogaron como consumidores terciarios. El nicho isotópico categorizó *A. pelagicus* y *P. glauca* como depredadores generalistas, y a *C. falciformis* como especialista. Con base en el enriquecimiento relativo de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, se encontraron cambios ontogénicos en la alimentación de las tres especies de tiburones, sugiriendo cambios en el uso de hábitat y posición trófica a través de su crecimiento.

Palabras clave: *Isótopos estables, vértebras, uso de hábitat, ontogenia alimentaria, enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N , tiburones pelágicos, Islas Galápagos, Ecuador.*

Abstract

Sharks are predators which have changes in their diet, during growth and living in different habitat. They have an important role in the trophic chains of ecosystems, so is important to know their trophic changes during life. The objective of this research work was to know the feeding ontogeny of three sharks which live in the Marine Reserve of Galapagos (Ecuador), using the stable isotopes of $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. We obtained 685 samples of vertebral collagen of *Alopias pelagicus* ($n = 353$); *Carcharhinus falciformis* ($n = 200$) y *Prionace glauca* ($n = 132$). The average isotopic values for para *A. pelagicus* were $-14.2 \pm 0.7\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ and $9.8 \pm 1.4\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$; for *C. falciformis* de $-14.3 \pm 0.7\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ and $11.9 \pm 0.9\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ and for *P. glauca* were $-14.9 \pm 0.6\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ y $15.5 \pm 2.1\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$. We observed significant statistical differences among sexes for the values of $\delta^{13}\text{C}$ de *A. pelagicus* ($p=0.001$), meanwhile the $\delta^{15}\text{N}$ values were similar ($p=0.32$). In the case of *C. falciformis* we didn't observe differences in $\delta^{13}\text{C}$ values ($p=0.69$), meanwhile for the values of $\delta^{15}\text{N}$ there were differences ($p=0.003$). For the *P. glauca* we observe significant differences in isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ ($p=0.01$) and not in $\delta^{15}\text{N}$ ($p=0.09$). The trophic position calculated for *A. pelagicus* placed it as secondary consumers, while the *C. falciformis* and *P. glauca* resulted as tertiary consumers. The isotopic niche analysis classified the *C. falciformis* as specialist predator. We observed ontogenetic changes, using the relative enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ that suggest changes in the diet and feeding habits of the three species of sharks. This suggests changes in the habitat use and trophic position through their growth.

Key words: *Stables isotopes, vertebrae, habitat use, ontogenetic feeding, ^{13}C and ^{15}N enrichment, pelagic sharks, Galápagos islands.*

1. INTRODUCCIÓN

Los tiburones son considerados depredadores tope y tienen un papel importante en la regulación del ecosistema marino, principalmente en niveles tróficos inferiores ya que controla las poblaciones de varias especies pelágicas y bentónicas (Ellis *et al.*, 1996; Cortés, 1999; Stevens *et al.*, 2000).

La información sobre la composición de su dieta es importante para entender las relaciones tróficas y los flujos de energía dentro de los ecosistemas. Así mismo, esta información ayuda a entender su historia de vida natural, su función en el ecosistema y el impacto de la depredación de una especie en particular (Cortés, 1999). De esta manera, conocer lo que una especie consume provee información sobre su distribución y posición en las tramas tróficas.

Los estudios relacionados con la ecología trófica en tiburones, se han generado a partir de la revisión del contenido estomacal de individuos muertos (Raje *et al.*, 2002). Esta condición limita la cuantificación del alimento consumido, lo cual está asociado a la dificultad logística del muestreo (tiempo), elevado número de muestras requeridos, representatividad de todas las tallas y estados de madurez; provocando que la información obtenida sea insuficiente para evaluar adecuadamente los niveles tróficos de estas especies (Hyslop, 1980; Cortés, 1999; Hammerschlag & Sulikowski, 2011; Hussey *et al.*, 2010).

Basándonos en estas limitaciones los isótopos estables se han convertido en una importante herramienta para direccionar preguntas sobre fisiología animal y vegetal, migración, composición de dieta, cambios de nicho y estructura trófica (Peterson & Fry, 1987; Hobson, 1999; Phillips, 2001; Post, 2002; Layman *et al.*, 2005). Los estudios de isótopos estables ofrecen algunas ventajas con respecto a las técnicas convencionales, ya que éstos, proporcionan 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, recambio del tejido asimilado y del crecimiento (Fry & Arnold, 1982; Tieszen *et al.*, 1983).

Todas esas aplicaciones toman ventaja de la variación natural en las firmas isotópicas, que resultan de los procesos químicos y biológicos y derivan en una discriminación isotópica, que se le conoce como fraccionamiento isotópico (Hobson & Clark, 1992).

El isótopo estable de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y sus isótopos estables es particularmente usados para la estimación de fuentes de energía y la identificación de patrones de movimiento; debido a que existe un fraccionamiento isotópico de 0 a 1‰ por cada niveles tróficos (Peterson & Fry, 1987; Hobson, 1999). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ permiten hacer un seguimiento de la productividad, con valores más altos en zonas cercanas a la costa, en comparación con la zona oceánica que presenta valores más bajos. Esto debido a que la zona costera está predominada por macro algas y pastos marinos (Clementz & Joch, 2001), además del carbono disuelto reciclado y otros aportes como las aguas residuales, con elevados valores del ^{13}C (Walker *et al.*, 1999).

Mientras que, el isótopo de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) es indicador de la posición trófica que se encuentra un depredador; resultado de un enriquecimiento isotópico de ~3‰ entre un depredador y su presa (DeNiro & Epstein, 1978; Peterson & Fry, 1987; Post, 2002). El $\delta^{15}\text{N}$, también es útil para determinar las relaciones entre consumidores y presas, así como para conocer la tendencia en profundidad de las presas (Rau *et al.*, 1990, Créach *et al.*, 1997).

Las proporciones de isótopos estables en los diferentes tejidos de los peces reflejan los efectos combinados del metabolismo (tasa de recambio), el crecimiento (la adición de tejido), enrutamiento isotópico (ruta de los componentes de la dieta hacia tejidos individuales o específicos), composición de proteína de tejido (asociación de determinadas relaciones de isótopos estables con aminoácidos específicos) y la dieta (MacNeil *et al.*, 2005).

Al contrario que el músculo e hígado, las vértebras de los elasmobranquios pueden ser considerados un tejido único, ya que no es susceptible al desgaste, reflejando así la historia de vida las especies (Caillet *et al.*, 1986; Campana *et al.*, 2002), este tejido es metabólicamente inerte y tiene una alta composición orgánica (Campana *et al.*, 2002); además retiene información acerca de la historia trófica de toda la vida (Estrada *et al.*, 2006); permitiendo así, identificar especialización

individual y variables ecológicas como los cambios ontogénicos alimentarios (Kim *et al.*, 2012; Polo-Silva *et al.*, 2013).

Los cambios ontogénicos en el uso de hábitat y ecología trófica están presentes en el mundo natural (Morris, 2003 en Carlisle *et al.*, 2015), y a menudo reflejan un cambio en las prioridades de la historia de vida de un juvenil, para el cual su estrategia es maximizar el crecimiento y la supervivencia (Heupel *et al.*, 2007 en Carlisle *et al.*, 2015), a la de un adulto que incluye la reproducción (Grubbs, 2010 y Werner *et al.*, 1984 en Carlisle *et al.*, 2015). Históricamente, el estudio de especies pelágicas a lo largo de su ontogenia ha sido difícil debido a su naturaleza migratoria e inaccesibilidad de sus hábitats, dejando grandes porciones de su historia vida pobremente entendida o simplemente desconocidas (Hazen *et al.*, 2012 en Carlisle *et al.*, 2015).

Esta falta de información sobre la temprana historia de vida y cambios ontogénicos en hábitat es preocupante ya que la supervivencia y el reclutamiento de juveniles es vital en el mantenimiento de la salud de las poblaciones de especies marinas de larga vida, incluyendo los elasmobranquios (Grubbs, 2012 y Cortes, 2002 en Carlisle *et al.*, 2015). Por lo que conocer las proporciones isotópicas de estos depredadores pueden ser de gran utilidad al momento de inferir en su conducta trófica e incluso en la dimensión de su nicho ecológico (Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2007).

2. ANTECEDENTES

El conocimiento de la biología y ecología de los tiburones en Ecuador es escaso y relativamente reciente. En las dos últimas décadas se han realizado esfuerzos para ampliar el conocimiento de los aspectos biológicos y ecológicos de varias especies presentes en la zona.

Diversas investigaciones enfocadas en describir la dieta de *Alopias pelagicus* en aguas ecuatorianas por medio de análisis estomacales han observado que esta especie se alimenta principalmente de peces y cefalópodos; identificando como las presas importantes a: *Benthoosema panamense*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, *Merluccius gayi* y *Ommastrephes bartramii*; catalogando a este tiburón como un depredador especialista, que obtiene su alimento tanto en la zona oceánica como en la zona costera. Una cuantificación por sexos y estadios de madurez sexual revelan pocas diferencias en cuanto a la alimentación de esta especie, observando similares preferencias alimenticias (consumo de *O. bartramii*, *D. gigas*, *S. oualaniensis*, *B. panamense* y *M. gayi*) y altos traslapes tróficos entre estas categorías (Polo & Baigorri, 2004; Rendón & Pacheco, 2006; Calle-Morán, 2006 y 2010; Polo *et al.*, 2009).

Estupiñán & Cedeño (2005) revisaron un total de 69 estómagos de *Carcharhinus falciformis* recolectados en el puerto de Manta, Ecuador, y observaron que esta especie consumió principalmente peces de la familia Scombridae (*Thunnus albacares* y *Thunnus* spp.), y algunas especies de cefalópodos en menor proporción; sugiriendo un conducta de tipo especialista con preferencia hacia peces de origen pelágico u oceánico. Los machos de *C. falciformis* se alimentaron principalmente de: *Ancistrocheirus lesueurii*, *Vitreledonella richardii* y *Thunnus* spp. Mientras que las hembras presentaron un mayor consumo de *T. albacares*, *Thunnus* spp. y *Auxis thazard*, además de incluir en su dieta tortugas marinas.

Mediante el uso de técnicas alternativas para análisis tróficos, como los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se ha logrado profundizar en la ecología trófica y la ontogenia alimentaria, nicho y posición trófica.

Calle-Morán (2010) y Polo *et al.* (2013) mediante el análisis de isótopos estables describieron la ecología trófica de *A. pelagicus*; reportan valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ entre -16.3‰ y -16.1‰ para músculo y vértebras, respectivamente. Y en $\delta^{15}\text{N}$ reportaron valores promedio entre 13.1‰ y 8.3‰ para músculo y vértebras, respectivamente. Concluyendo que esta especie presenta hábitos especialista con preferencia por alimentarse en la zona oceánico-costero y es un depredador de nivel trófico secundario-terciario.

Finalmente, en Ecuador no se reportan trabajos de línea base referente a la biología y ecología de *Prionace glauca*, desconociendo sobre sus tasas de crecimiento, periodos de gestación, hábitos alimentarios, entre otros; aspectos de suma importancia para el manejo y conservación de esta especie.

3. JUSTIFICACIÓN

El conocimiento biológico de las especies de tiburones en Ecuador es escaso, por ello, es importante ampliar la información referente a la biología y ecología de estas especies, ya que la falta de este tipo de información limita el diseño de adecuadas medidas de manejo y conservación para los tiburones en esta área.

Considerando lo anterior, la dinámica trófica es una línea de investigación importante, particularmente para las especies que son más vulnerables a la sobre-explotación y que influyen en la estructura y funcionamiento del ecosistema, como es el caso de los tiburones (Galván *et al.*, 1989; Sainsbury *et al.*, 2000; Calle-Morán, 2010). A pesar de esto, no se ha profundizado sobre la posible variabilidad alimentaria a través de la ontogenia; ya que se ha observado que durante el desarrollo de varias especies de tiburones, existen cambios en sus interacciones tróficas y uso de hábitat; producto de los diferentes requerimientos energéticos, asociados a la existencia de una segregación por talla, sexo y áreas de alimentación (Bolaños, 2009; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009).

Las Islas Galápagos están consideradas como una de las reservas marinas más grandes del mundo y cuentan con varias nominaciones de importancia; aun así, no deja de estar afectada por actividades comerciales como la pesca y el turismo, los cuales perturban los procesos ecológicos presentes en esta área. Justificando la necesidad de ampliar el conocimiento de la biología de estas especies para su mejor entendimiento del papel que cumplen dentro del ecosistema.

4. HIPÓTESIS

Las variaciones isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en los anillos de crecimiento de las vértebras de tres tiburones pelágicos: *Alopias pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* y *Prionace glauca* que habitan en la Reserva Marina de Galápagos, pueden reflejar cambios ontogénicos en los patrones de alimentación de estas especies, producto de diferentes estrategias en cada una de sus etapas de desarrollo.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Conocer la ontogenia alimentaria de los tiburones pelágicos: *Alopias pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* y *Prionace glauca*, en la Reserva Marina de Galápagos.

5.2. Objetivos específicos

- ✦ Reconstruir la ontogenia trófica entre especies, sexo y madurez sexual, basada en valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en los anillos de crecimiento de las vértebras.
- ✦ Conocer la posición trófica y las fuentes de alimento de cada depredador, tanto por sexo como por madurez sexual, con base en la información isotópica del colágeno vertebral.
- ✦ Medir el grado de traslapo trófico entre *Alopias pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* y *Prionace glauca* con base en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en su colágeno vertebral.
- ✦ Determinar la amplitud del nicho isotópico entre las diferentes especies, sexos y estadios de madurez sexual, con base en el $\delta^{15}\text{N}$ de su colágeno vertebral.

Galápagos tiene un extraordinario rango de comunidades biológicas con una alta diversidad de especies entre las que se encuentran: pingüinos, lobos marinos, corales tropicales y grandes escuelas de tiburones martillo. Esta Reserva Marina tiene un alta proporción de especies marinas endémicas (entre 10 y 30% en la mayoría de grupos taxonómicos) y soporta parte de la fauna costera del Parque Nacional Galápagos, incluyendo iguanas marinas, lobos marinos, cormoranes no voladores, gaviotas, albatros, entre otras (Valverde, 2007). Además, por su ubicación juega un papel importante en las rutas migratorias de especies como: tortugas marinas, cetáceos, tiburones y otros peces pelágicos (Green *et al.*, 2014).

Las Islas Galápagos están en una posición geográfica donde convergen varias corrientes marinas del Pacífico que poseen diferentes características (corriente de Sur Ecuatorial, Subecuatorial o Corriente de Cromwell, Humboldt y Panamá) (Fig. 2). Están expuestas a fuertes oleajes tropicales, ondas Kelvin y ondas internas que son fuentes importantes de variabilidad inter-estacional a lo largo del Ecuador (Kessler *et al.*, 1991 en Palacios *et al.*, 2006); las cuales son conocidas por su impacto en la producción de fitoplancton a través de procesos de advección vertical y horizontal (Waliser *et al.*, 2005 en Palacios *et al.*, 2006); debido que, las Islas Galápagos se encuentran dentro de este corredor de olas ecuatoriales.

Esta región presentan una débil estacionalidad con respecto a las anomalías de nivel del mar, estas anomalías son más negativas en el mes de agosto, donde la divergencia ecuatorial y surgencias son fuertes. En la columna de agua existen altas concentraciones de clorofila, por el resultado de dichas surgencias y el efecto de la topografía y de su relación con la corriente subecuatorial, presente a lo largo de todo el año; siendo más evidente en esta fecha (agosto), debido al forzamiento adicional de surgencias, que son favorecidas por los vientos alisios en este periodo del año (Palacios, 2004).

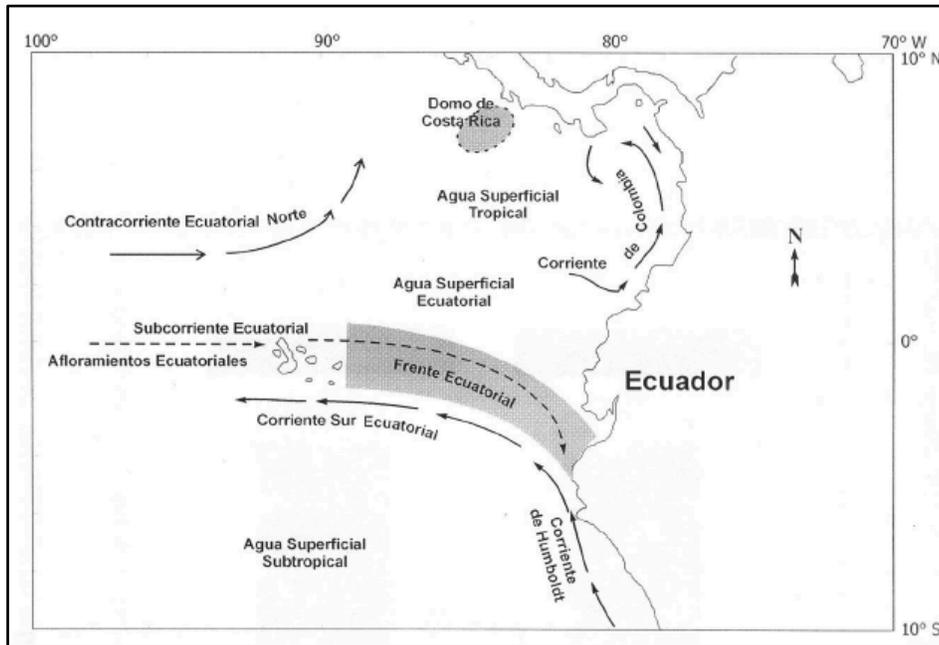


Figura 2. Corrientes marianas que confluyen en las Islas Galápagos.

A pesar que, las condiciones oceanográficas estacionales se mantienen cada año, se han observado algunas diferencias, no sólo en lo que se refiere a la intensidad y permanencia del frente, sino también, a fluctuaciones en pequeña y gran escala, ligadas a determinadas propiedades inherentes al ecosistema marino. Su posición y orientación en las aguas oceánicas y costeras, la intensidad de los gradientes termohalinos a través de los años y en las diferentes épocas de un mismo año, son las características más notables que identifican la magnitud de su cambio y su repercusión en la vida acuática (Pak & Zaneveld, 1974).

6.2. Fase de campo

Los muestreos se realizaron en la Reserva Marina de Galápagos en 2011 durante la inspección de las bodegas de las embarcaciones Fer Mary I y M/N Reina del Cisne, las cuales se encontraban dentro de la Reserva Marina de Galápagos realizando pesca ilegal de tiburones. Durante este proceso se identificaron tres especies de tiburones: *Alopias pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* y *Prionace glauca*; de estos se registraron su longitud total (LT), longitud precaudal (LPc) y sexo (Fig. 3).

Además se recolectaron muestras de vértebras de la parte dorso-anterior de cada tiburón, las cuales fueron almacenadas en bolsas plásticas previamente

etiquetadas para su posterior traslado a los laboratorios del Galápagos Science Center de la Universidad San Francisco de Quito, campus Galápagos; donde fueron congeladas y posteriormente trasladadas al Laboratorio de Ecología de Peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.

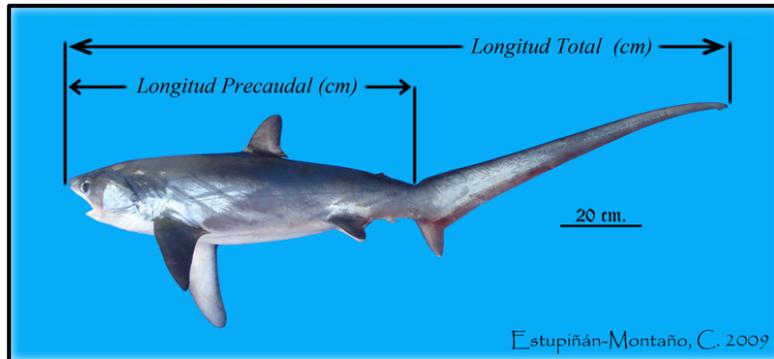


Figura 3. Datos morfométricos de tiburones.

6.3. Fase de laboratorio

Las muestras de vértebras fueron limpiadas removiendo el arco neural y el tejido conjuntivo con la ayuda de un estilete y pinzas, hasta dejar que el cuerpo de la vertebra quedara completamente limpio y seco, se almacenaron en bolsas plásticas debidamente etiquetadas. Posteriormente se cortaron en dos partes simétricas con la ayuda de una cortadora de baja velocidad marca Isomet, para luego con la ayuda de un micro taladro modelo Proxxon Micromet 50/E y una broca de 0.5 mm de diámetro, poder recolectar muestras de colágeno cartilaginoso a la largo de cada capa de crecimiento (Fig. 4). Se obtuvieron entre 0.3 y 2.6 mg de muestra de colágeno, la cual fue pesada en una balanza analítica modelo ABT 220-5DM con un precisión de 0.01 mg.



Figura 4. Vértebra muestreada para la obtención de colágeno cartilaginoso para análisis de isotopos estables.

Foto por: Colombo Estupiñán-Montaña 2014.

Todas las muestras de colágeno fueron tratadas con ácido clorhídrico (HCl), con el objetivo de eliminar el carbono inorgánico presente en las vértebras, para finalmente almacenarlas en cápsulas de plata de 3.2 x 4 mm, y analizarlas en un analizador elemental Carlo Erba NA1500 a una temperatura de: 1020°C para la columna de oxidación, 650°C para la columna de reducción y 50°C para la columna cromatográfica en el Laboratorio de Bioquímica de Isótopos Estables del Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra IACT (CSIC-URG) de Granada, España, con el fin de cuantificar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Para ello, la proporción de los isótopos estables de un elemento se representó mediante la notación delta (δ) la cual expresa las diferencias relativas de las razones isotópicas entre los elementos de las muestras y los estándares utilizados para la medición del elemento en cuestión, definiéndose así en partes por mil (‰) (DeNiro & Epstein, 1981), donde:

$$\delta^h X = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) * 1000$$

Donde: **X** es el elemento de interés, **h** es el número de masa más alto, y **R** *muestra* en la razón del elemento de mayor masa entre el de menor masa ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ y $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). Los **R** *estándar* empleados son nitrógeno atmosférico (N_2) para el $\delta^{15}\text{N}$ y una calcita fósil llamada *Pee Dee Belemnita* (PDB) para el $\delta^{13}\text{C}$.

6.4. Fase de gabinete

Con el objetivo de conocer los diferentes estadios de madurez para *A. pelagicus*, se considero el trabajo realizado por Liu *et al.* (1999) y Romero-Caicedo *et al.*, 2014). Para *C. falciformis* lo reportado por Hazin *et al.* (2007) y Galván-Tirado (2007). Mientras que *P. glauca* se consideró lo reportado por Carrera-Fernández *et al.* (2010).

Con el fin de estimar las tallas de los diferentes estados de madurez muestreados, se realizó el retro-cálculo de la *Longitud Total vs Radio Vertebral*; para ello, se utilizaron fórmulas de estimación elaboradas por diversos autores (Liu *et al.*, 1999; Blanco-Parra, 2008; Cervantes-Gutiérrez, 2013; Estupiñán-Montaño *et al.*,

[datos no publicados]). Para el caso del *Alopias pelagicus* e incluyeron fórmulas de regresión entre *Longitud Total vs longitud Pre-caudal*, debido que generalmente estas especies son desembarcadas en los puertos pesqueros sin sus aletas caudales (Tabla 1).

Tabla 1. Fórmulas de retro-cálculo para estimar la longitud total de los diferentes estadios de madurez de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca* a partir del radio de las vértebras. **LT** = Longitud total, **LPc** = Longitud Pre-caudal, **RV** = radio vertebral (mm).

Especie	Sexo	Fórmula	R ²	Fuente
<i>Alopias pelagicus</i>	Macho y Hembras	LPc = 48 + 8.796 (RV)	*	Liu <i>et al.</i> (1999)
	Machos	LT = 10.41 + 1.8078 (LPc)	0.95	Estupiñán-Montaño <i>et al.</i> (datos no publicados)
	Hembras	LT = 14.42 + 1.7838 (LPc)	0.97	
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Machos	LT = 315.4 + 147.49 (RV)	0.97	Cervantes-Gutiérrez (2013)
	Hembras	LT = 274.21 + 159.68 (RV)	0.98	
<i>Prionace glauca</i>	Machos	LT = 422.32 + 95.67 (RV)	0.76	Blanco-Parra <i>et al.</i> (2008)
	Hembras	LT = 463.4 + 91.33 (RV)	0.70	

Para estimar la edad de cada uno de las especies, se utilizó el algoritmo propuesto por Von Bertalanffy (1938), el cual esta descrito por la siguiente expresión matemática:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Donde: L_t es la longitud en la edad t , L_∞ es la longitud asintótica, k es el coeficiente de crecimiento, t es la edad (año de nacimiento), y t_0 es la edad a la longitud cero (0).

Los parámetros de cada una de las especie fueron obtenidos de los trabajos realizados por Liu *et al.* (1999) en *A. pelagicus*, Cervantes-Gutiérrez (2013) en *Carcharhinus falciformis* y para *Prionace glauca* se tuvo en cuenta el trabajo realizado por Blanco-Parra *et al.* (2008).

6.4.1. Estadísticos de normalidad y homogeneidad

La normalidad de los datos fue determinada mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, mientras que para la homocedasticidad de la varianzas se utilizó la prueba de Levene. Para las comparaciones no paramétricas entre grupos se utilizó la prueba de U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis; mientras que para las comparaciones paramétricas se realizó la T-Student y ANOVA con su prueba posterior de Tukey de múltiples comparaciones para determinar las diferencias entre los diferentes grupos, en todos los análisis se utilizó un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

6.4.2. Análisis cuantitativo de la ontogenia

Con la finalidad de reconstruir los patrones de enriquecimiento ontogénico se definió un punto inicial de muestreo en cada una de las vértebras, el cual fue entre 2 y 3 mm de distancia con respecto al centro vertebral (dependiendo del tamaño de la vértebra). De tal forma que el análisis de enriquecimiento relativo de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con respecto al valor del primer punto de muestreo, fue obtenido aplicando la fórmula propuesta por Estrada *et al.* (2006):

$$\text{Enriquecimiento de } Y = \left(\frac{\delta^z Y_{x \text{ mm}} - \delta^z Y_{3\text{mm}}}{\delta^z Y_{3\text{mm}}} \right)$$

Donde: Y es el elemento de interés (^{13}C y ^{15}N), z es la masa atómica del elemento, y x es la localización en milímetros de la muestra tomada de cada vértebra con respecto al primer punto de muestreo.

Para determinar la existencia de cambios ontogénicos en la alimentación, se aplicó análisis de varianza paramétrico (ANOVA) y no-paramétrico (Kruskal-Wallis), para aquellos datos que sean normales y no normales.

6.4.3. Posición trófica

Con el objetivo de determinar las posibles diferencias en la posición trófica relativa del depredador, tanto por especies como por sexos y madurez sexual, se utilizó el algoritmo desarrollado por Post (2002):

$$PT = \lambda + \frac{(\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{línea\ base})}{\Delta_n}$$

Donde; $\lambda = 2$ (posición trófica del zooplancton); $\delta^{15}N_{depredador}$ es el valor de la señal isotópica del depredador; $\delta^{15}N_{línea\ base}$ corresponde al valor de $\delta^{15}N$ de la cadena trófica ($\delta^{15}N$ zooplancton = 8.4‰, Calle-Morán 2010 y Páez-Rosas *et al.* 2012) y Δ_n es el valor de factor de enriquecimiento determinado en diversos estudios en ambientes marinos.

6.4.4. Amplitud y traslapo de nicho isotópico

Para determinar el traslapo de nicho isotópico por especies, sexo, madurez sexual, se utilizó el método SIBER del paquete SIAR. Este método es una alternativa a la determinación de nicho propuesta por medio del área de un polígono que utiliza medidas basadas en elipses, que no son influenciadas por el tamaño de la muestra, como es el caso de los polígonos.

Las elipses son utilizados para los casos bi-variados como lo es la desviación estándar para el caso uni-variado. La elipse de una serie de datos bi-variados es calculado por medio de una matriz de covarianza que define la forma y área del mismo y la media de los datos determina su ubicación (Jackson *et al.* 2011). Con este método se obtiene también el área del elipse corregida, que no subestima el área en el caso de muestras pequeñas; así como la estimación bayesiana del área y el traslapo entre elipses, considerando para este último caso los valores cercanos a uno como un traslapo alto. Además, se aplicó el algoritmo propuesto por Gu *et al.* (1996), expresado con la siguiente fórmula matemática:

$$f(\%) = \left(1 - \frac{(x_i - y_i)}{\Delta_n}\right) * 100$$

Donde f es el porcentaje de traslapo isotópico, x_i e y_i son los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del tejido de la categoría i , Δ_n es el factor de enriquecimiento isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ ($\Delta_n = 2.5\text{‰}$. Kim *et al.* 2012). Mientras que, para evaluar el grado de individualidad se estimó el traslapo de nicho por individuos, y se realizó una matriz de traslapo isotópico entre individuos.

Para la amplitud de nicho poblacional se consideraron los criterios de Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007), quienes mencionan que la amplitud del nicho trófico puede ser medida con el tamaño de la varianza (σ^2) de los datos de $\delta^{15}\text{N}$, considerando que los valores inferiores a uno, son propios de poblaciones de hábitos especialistas, mientras que, aquellos mayores a uno, caracterizan a poblaciones de hábitos generalistas (Jaeger *et al.*, 2009).

6.4.5. Contribución de potenciales presas

La contribución de las presas a la dieta de los tiburones se estimó utilizando los modelos de mezcla Bayesianos del paquete SIAR (Parnell *et al.*, 2008) del software R. Estos modelos relacionan los valores medios y las desviaciones estándar de las señales isotópicas de las potenciales presas y así como la del depredador, además tienen en consideración el factor de discriminación tanto en presas como en el depredador, con el objetivo de determinar el aporte relativo de cada una de las potenciales presas en la dieta del consumidor (Moore & Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2010). El factor de discriminación trófica (FDT) para los isótopos estables para el $\delta^{13}\text{C}$ fue de $4.2 \pm 0.7\text{‰}$ mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ fue de $2.5 \pm 1.1\text{‰}$ (Kim *et al.*, 2012).

Los valores isotópicos de las posibles presas se obtuvieron de trabajos previos realizados con análisis de isótopos estables, así mismo se consideraron aquellas presas que se reportaron en estudios de contenido estomacal realizados en la zona de Ecuador y que contaban con valores isotópicos (Tabla 2).

Tabla 2. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm desviación estándar) de potenciales presas para los tiburones *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*. **A.** Bolaños-Martínez (2009); **B.** Calle-Moran (2010); **C.** Ruiz-Cooley *et al.* (2010). **D.** Páez-Rosas *et al.* (2012).

Especies	n	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
<i>Anchoa</i> spp. ^D	4	-16.6 \pm 0.4	10.9 \pm 0.6
<i>Dosidicus gigas</i> ^{A, B y C}	11	-17.8 \pm 0.4	10.12 \pm 1.3
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i> ^B	3	-18.0 \pm 0.2	10.4 \pm 0.2
<i>Ommastrephes bartramii</i> ^B	6	-18.2 \pm 0.4	10.0 \pm 0.4
<i>Auxis thazard</i> ^{A y B}	2	-17.3 \pm 0.9	10.4 \pm 0.9
<i>Larimus Argenteus</i> ^{A y B}	2	-17.4 \pm 0.5	12.6 \pm 0.7
<i>Lolligunculla diomedea</i> ^A	8	-16.9 \pm 0.4	12.5 \pm 0.2

7. RESULTADOS

La relación C:N obtenida en las vértebras de *Alopias pelagicus* (n=353) varía entre 2.6 a 3.0 (media \pm DE = 2.7 ± 0.1); mientras que, para *Carcharhinus falciformis* (n=200), la relación C:N estuvo entre 2.6 a 3.1 (2.8 ± 0.1) y en *Prionace glauca* (n=132) estuvo entre 2.5 y 3.1 (2.8 ± 0.1). La relación C:N para las tres especies se encontró dentro del rango teórico de muestras con bajas concentraciones de lípidos y urea y los resultados no se verían influenciados por la presencia de otros componentes (Post *et al.*, 2007; Kim & Koch, 2011) (Fig. 5).

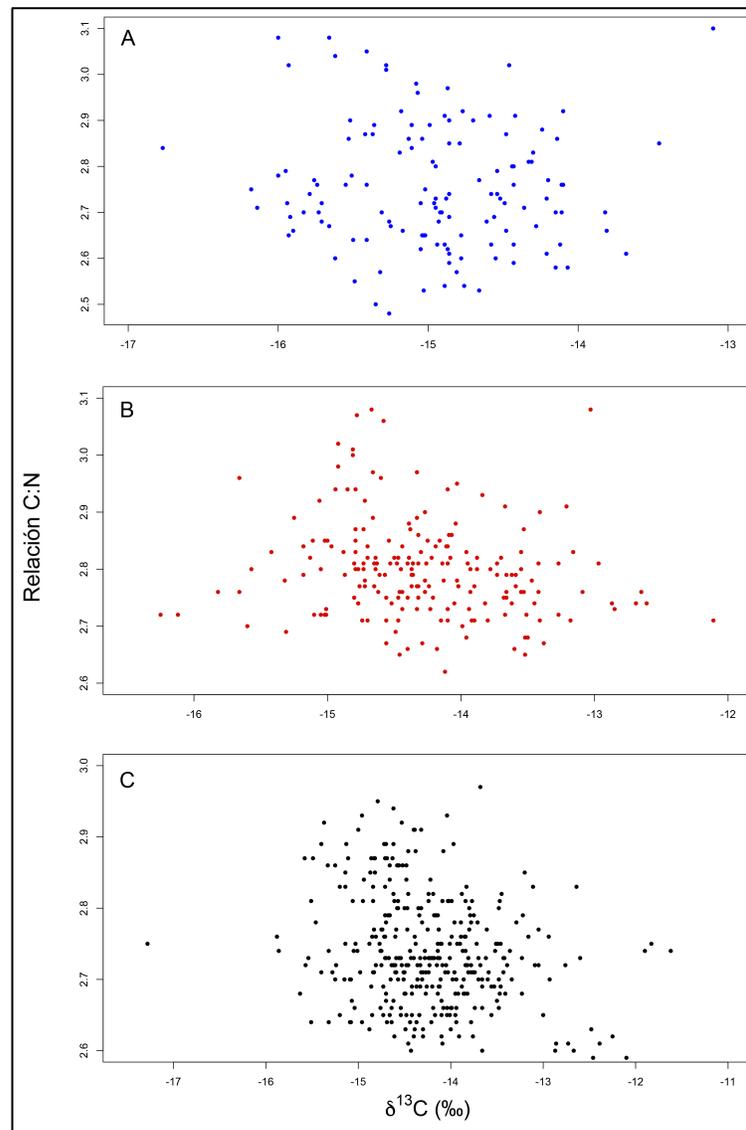


Figura 5. Relación C:N en vértebras de **A.** *P. glauca*, **B.** *C. falciformis* y **C.** *A. pelagicus*.

7.1. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ *Alopias pelagicus*

De las 30 vértebras de *A. pelagicus* se obtuvieron 353 (177 machos y 175 hembras) muestras de colágeno vertebral a las cuales se les determinó los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Las pruebas de normalidad y homocedasticidad de varianzas, indicaron que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (*Kolmogorov-Smirnov*, $D = 0.06$, $p = 0.18$. *Prueba de Levene*, $F = 2.08$, $p < 0.01$) y $\delta^{15}\text{N}$ (*Kolmogorov-Smirnov*, $D = 0.04$, $p = 0.77$. *Prueba de Levene*, $F = 3.32$, $p < 0.01$), presentaron una distribución normal, sin embargo, no fueron homocedásticos.

Así mismo, se aplicó la prueba de normalidad de *Kolmogorov-Smirnov* a los datos obtenidos para ambos sexos y estados de madurez sexual, determinando que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se distribuyeron normalmente (Tabla 3).

Tabla 3. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ tanto para sexos como para estadios de madurez de *A. pelagicus*, con nivel de significancia de 0.05.

<i>A. pelagicus</i>	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	K-S _{0.05}	P-valor	K-S _{0.05}	P-valor
Sexos				
Machos	0.09	0.08	0.06	0.65
Hembras	0.06	0.45	0.04	0.93
Estadios de madurez				
Neonatos	0.1	0.56	0.07	0.93
Juveniles	0.07	0.38	0.05	0.91
Adultos	0.08	0.29	0.11	0.06

El análisis isotópicos mostró valores entre -17.3‰ y -11.6‰ (media \pm EE = $-14.2 \pm 0.04\text{‰}$) para $\delta^{13}\text{C}$ y de 6.8‰ a 12.7‰ (9.8 ± 0.07) en $\delta^{15}\text{N}$. El rango de $\delta^{13}\text{C}$ obtenido para machos estuvo entre -15.6‰ a -13.0‰ ($-14.3 \pm 0.04\text{‰}$), y en hembras de -15.9‰ a -11.6‰ ($-14.1 \pm 0.06\text{‰}$) ($t = -3.31$, $p < 0.01$). Mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en machos estuvieron entre 6.9‰ y 12.7‰ ($9.8 \pm 0.10\text{‰}$), y para hembras de 6.8‰ y 12.7‰ ($9.7 \pm 0.11\text{‰}$) ($t = -1.00$, $p = 0.32$) (Fig. 6).

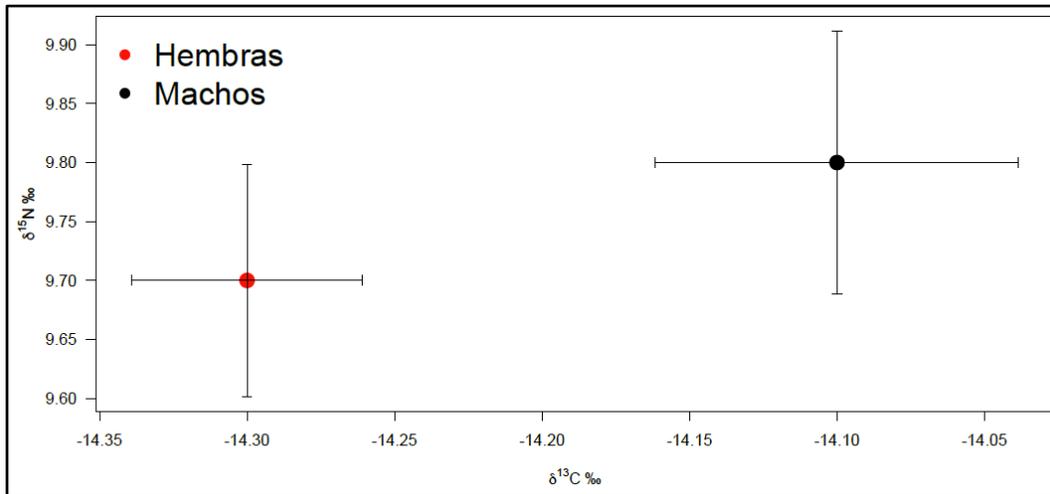


Figura 6. Valores isotópicos para machos y hembras de *A. pelagicus* (media \pm EE).

Con respecto al intervalo isotópico observado para los diferentes estadios de madurez sexual en *A. pelagicus*, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de neonatos estuvieron entre -15.1‰ y -11.6‰ (media \pm EE = $-13.8 \pm 0.08\text{‰}$), en juveniles de -17.3‰ a -11.9‰ (-14.3 ± 0.06) y en adultos de -15.6 y -12.1‰ ($-14.4 \pm 0.05\text{‰}$) ($F = 18.99$, $p < 0.01$). Siendo estadísticamente diferentes los neonatos con relación a los juveniles (Tukey: $IC = -0.76$; -0.27 , $p < 0.01$) y los adultos (Tukey: $IC = -0.88$; -0.39 , $p < 0.01$). En el caso de $\delta^{15}\text{N}$ los valores de neonatos estuvieron comprendidos entre 7.1‰ a 12.4‰ ($10.3 \pm 0.14\text{‰}$), en juveniles entre 6.8‰ y 12.7‰ ($9.9 \pm 0.11\text{‰}$) y en adultos entre 6.9‰ y 12.7‰ ($9.4 \pm 0.12\text{‰}$) ($F = 4.22$, $p = 0.02$). Observando las diferencias estadísticas entre los neonatos y adultos (Tukey: $IC = -1.11$ y -0.12 , $p = 0.01$) (Fig. 7).

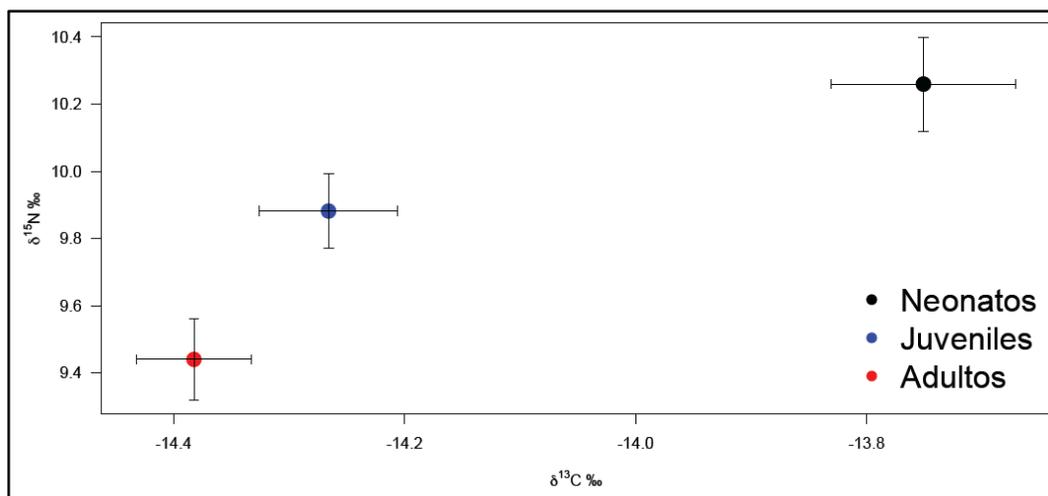


Figura 7. Valores isotópicos por estadios de madurez sexual de *A. pelagicus* (media \pm EE).

7.1.1. Nicho isotópico y traslapo isotópico

De acuerdo al análisis de amplitud de nicho isotópico mediante el uso de la varianza del $\delta^{15}\text{N}$, se determinó que *A. pelagicus* es un depredador de hábitos generalista, siendo los machos los que presentaron un mayor nicho isotópico (machos σ^2 : 2.2 y hembras σ^2 : 1.7). Con respecto al análisis de traslapo isotópico, se observó que existe una sobre-posición isotópica del 47%, en las hembras con respecto a los machos (Fig. 8).

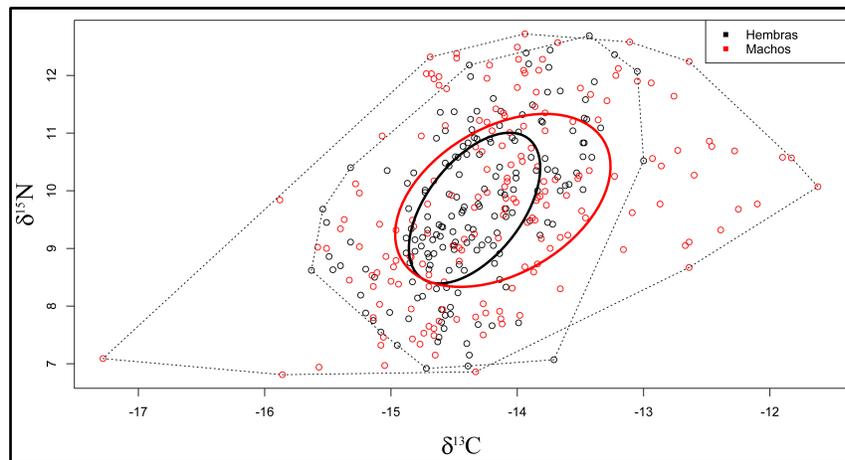


Figura 8. Nicho isotópico para machos y hembras de *A. pelagicus*.

La estimación de traslapo isotópico por estadios de madurez indicó que existe una alta sobre-posición entre estadios de madurez; sobreponiéndose en un 73.2% los neonatos con respecto a los adultos, seguido por la combinación entre juveniles y adultos (58%), finalmente entre neonatos y juveniles (55.2%) (Fig. 9).

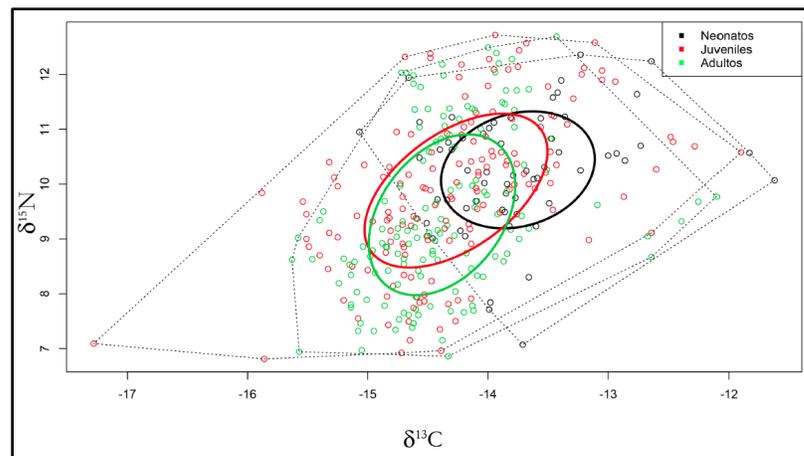


Figura 9. Traslado isotópico entre estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos de *A. pelagicus*.

7.1.2. Evaluación del grado de individualidad

De un total de 30 individuos de *Alopias pelagicus* analizados, se observó que el 20% de ellos (seis individuos) presentaron comportamientos alimenticios generalistas (σ^2 : >1), mientras que, el 80% (24 individuos) restante mostraron comportamientos especialistas (σ^2 : <1). Cada uno de los organismos analizados presentaron variaciones en sus valores isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$: 0.7‰ a 3.6‰ y $\delta^{15}\text{N}$: 0.9‰ a 4.9‰), posición trófica (1.6 a 3.4) y grado de especialización (σ^2 : 0.1 a 4.2) (Anexos 1 y 2). Sin embargo, el traslapeo isotópico intra-específico del tiburón zorro fue de 5.5% (24) considerados altos (valores >0.7), dentro de un total de 435 posibles combinaciones, observando un bajo nivel de sobre-posición entre organismos (94.5%). Dicha información sugiere que, cada organismo presentó comportamientos alimentarios particulares consumiendo diferentes presas en diferentes áreas (Fig. 10. Anexo 3).

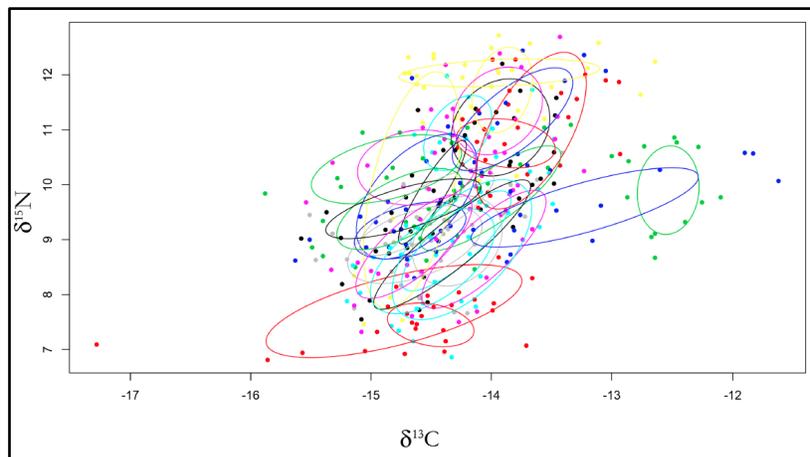


Figura 10. Traslapeo de nicho isotópico entre cada individuo de *A. pelagicus*.

7.2. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ *Carcharhinus falciformis*

De 27 *C. falciformis* analizados, se obtuvieron un total de 200 (130 machos y 70 hembras) muestras de colágeno vertebral. Se determinó que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ tienen una distribución normal (*Kolmogorov-Smirnov*, $D_{0.05} = 0.06$, $p = 0.58$) y son homocedásticos (*Prueba de Levene*, $F_{0.05} = 1.51$, $p = 0.06$), así como los valores de $\delta^{15}\text{N}$ que son normales (*Kolmogorov-Smirnov*, $D_{0.05} = 0.05$, $p = 0.75$) y con homocedasticidad (*Prueba de Levene*, $F_{0.05} = 0.63$, $p = 0.92$).

Además, se realizaron pruebas de normalidad por sexos y estadios de madurez sexual de *C. falciformis*, observando que tanto los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, se distribuyeron normalmente (Tabla 4).

Tabla 4. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto para sexos como para estadios de madurez sexual de *C. falciformis*, con nivel de significancia del 0.05.

<i>C. falciformis</i>	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	K-S _{0.05}	P-valor	K-S _{0.05}	P-valor
Sexos				
Machos	0.08	0.36	0.06	0.71
Hembras	0.08	0.75	0.05	0.99
Estadios de madurez				
Neonatos	0.09	0.99	0.15	0.79
Juveniles	0.07	0.55	0.05	0.91
Adultos	0.06	0.99	0.08	0.88

Los valores isotópicos generales que se obtuvieron para *C. falciformis* se encontraron entre -16.3‰ y -12.1‰ (media \pm EE = -14.3 \pm 0.05‰) para $\delta^{13}\text{C}$ y de 9.1‰ a 14.2‰ (11.9 \pm 0.07‰) para $\delta^{15}\text{N}$. Para los machos, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ se distribuyeron entre -16.3‰ y -12.1‰ (-14.3 \pm 0.08‰) y para las hembras, entre -16.1 y -12.9‰ (-14.3 \pm 0.06‰) ($t = 0.39$, $p = 0.69$). Asimismo, el $\delta^{15}\text{N}$ para los machos se encontró entre 9.1‰ y 13.4‰ (11.8 \pm 0.08‰) y en las hembras entre 9.9‰ y 14.2‰ (12.2 \pm 0.11‰) ($t = 3.04$, $p < 0.01$) (Fig. 11).

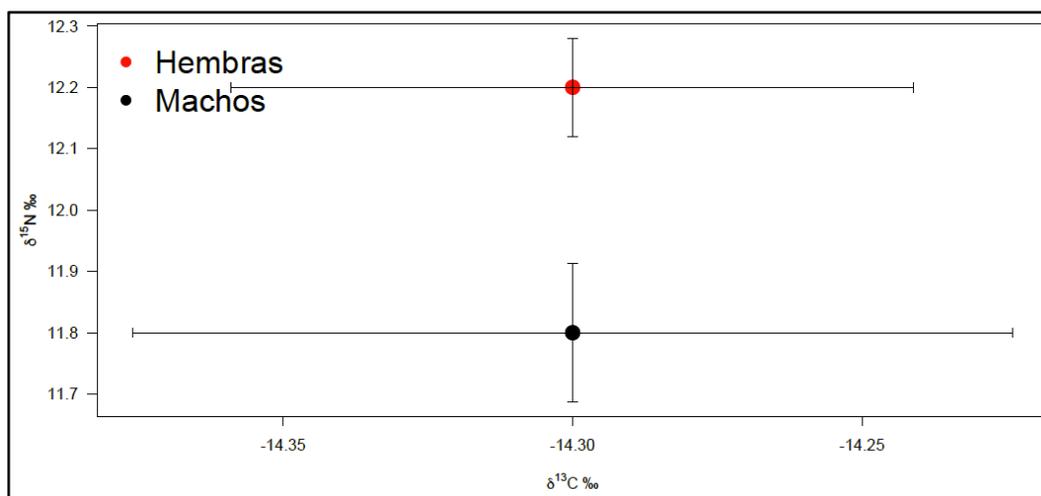


Figura 11. Valores isotópicos para machos y hembras de *C. falciformis* (media \pm EE).

Con respecto a los valores determinados para $\delta^{13}\text{C}$ en neonatos de *C. falciformis*, estos se ubicaron entre -15.0‰ y -12.1‰ ($-13.8 \pm 0.19\text{‰}$), en juveniles de -16.3‰ y -12.7‰ (-14.4 ± 0.05) y en adultos de -15.6‰ y -12.6‰ ($-14.1 \pm 0.09\text{‰}$) ($F = 8.93$, $p < 0.01$), estimando que, los neonatos y los adultos fueron estadísticamente similares (Tukey: $IC = -0.67$; 0.17 , $p = 0.33$), siendo diferentes neonatos con relación a juveniles (Tukey: $IC = -0.95$; -0.18 , $p < 0.01$), así como juveniles con respecto a adultos (Tukey: $IC = 0.07$; 0.56 , $p = 0.01$).

El $\delta^{15}\text{N}$ en neonatos estuvo entre 10.3‰ y 13.6‰ ($12.1 \pm 0.23\text{‰}$), en juveniles de 9.8‰ y 14.2‰ ($11.9 \pm 0.07\text{‰}$) y en adultos de 9.1‰ y 13.7‰ ($11.6 \pm 0.15\text{‰}$) ($F = 3.87$, $p = 0.02$), siendo estadísticamente similares los neonatos con respecto a juveniles (Tukey: $IC = -0.65$; 0.48 , $p = 0.93$) como también, los neonatos en relación a adultos (Tukey: $IC = -1.11$; 0.12 , $p = 0.14$), y se encontraron diferencias entre los juveniles y adultos (Tukey: $IC = -0.77$; -0.04 , $p = 0.02$) (Fig. 12).

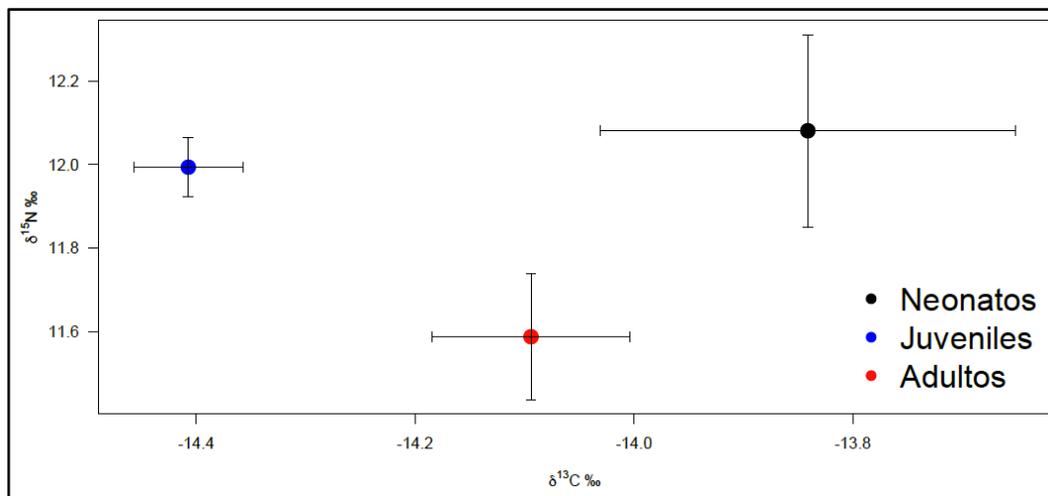


Figura 12. Valores isotópicos por estadios de madurez sexual de *C. falciformis* (media \pm EE).

7.2.1. Nicho isotópico y traslapo isotópico

De acuerdo al análisis de amplitud de nicho isotópico, el tiburón sedoso es considerado un depredador especialista (σ^2 : 0.9), de igual manera, tanto machos como hembras de *C. falciformis* fueron considerados organismos de hábitos especialistas, debido que, la varianza de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fue menor a 1 (σ^2 : 0.7 y 0.8, respectivamente), donde los machos mostraron mayor nicho isotópico que las hembras. De acuerdo a la estimación de sobre-posición isotópica entre machos y

hembras de *C. falciformis*, se determinó que, hay un alto grado de traslape isotópico entre ambos sexos del 56.8% (Fig. 13).

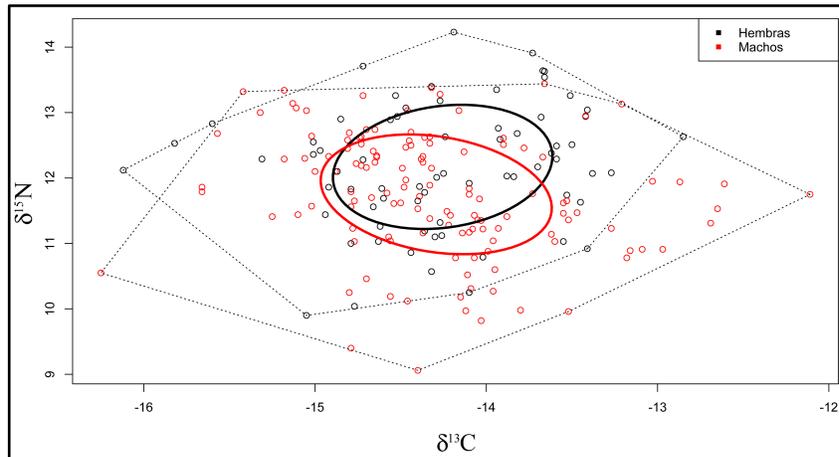


Figura 13. Nicho isotópico y traslape trófico para machos y hembras de *C. falciformis*.

La estimación de la amplitud de nicho isotópico por estadio de madurez sexual, indicó que, los neonatos (σ^2 : 1.3) y adultos (σ^2 : 1.2) son organismos generalistas, mientras que, los juveniles fueron catalogados como organismos especialistas (σ^2 : 0.9), mostrando que los neonatos tuvieron mayor nicho isotópico, seguido de adultos y finalmente los juveniles con nicho isotópico de menor amplitud. Asimismo, se estimó el traslape isotópico entre estadios de madurez sexual, expresando el mayor grado de sobre-posición los neonatos con respecto a adultos (60%), seguido de los juveniles con relación a adultos (56.4%) y finalmente neonatos con juveniles (43.5%) (Fig. 14).

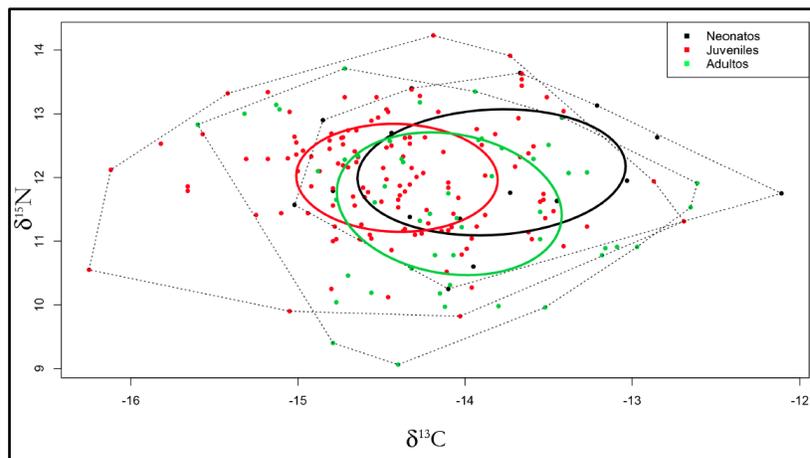


Figura 14. Traslape isotópico entre estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos de *C. falciformis*.

7.2.2. Evaluación del grado de individualidad

De los 27 individuos de *C. falciformis* estudiados, el 7.4% de ellos (dos individuos) fueron catalogados como depredadores oportunistas (varianza $\delta^{15}\text{N} > 1$), mientras que el restante 92.6% (25 individuos) fueron catalogados como especialistas, debido que, la varianza $\delta^{15}\text{N}$ fue mayor a 1. Se observaron variaciones isotópicas entre los individuos ($\delta^{13}\text{C}$: 0.5‰ a 2.5‰ y $\delta^{15}\text{N}$: 1.0‰ a 3.2‰), posición trófica (1.8 y 4.0) y amplitud de nicho isotópico (σ^2 : 0.1 y 1.3) (Anexo 4 y 5). Además se observó que, el traslapo intra-específico de *C. falciformis* fue del 8% (28 traslapos significativos) de 351 combinaciones posibles, determinando que, el 92% de las combinaciones presentaron baja sobre-posición, lo cual sigue que esta especie presentaron comportamientos tróficos individualmente desemejantes, en cuanto a usos de áreas de forrajeo y componentes alimentarios consumidos (Fig. 15. Anexo 6).

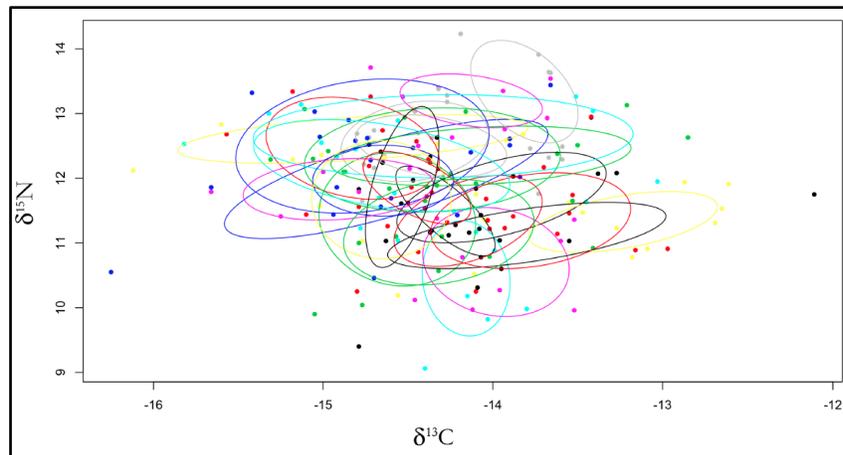


Figura 15. Traslado de nicho isotópico entre cada individuo de *C. falciformis*.

7.3. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ *Prionace glauca*

De 18 individuos de *P. glauca* muestreados, se procesaron 132 (64 machos y 68 hembras) muestras de colágeno vertebral. Determinando que los valores $\delta^{13}\text{C}$ se distribuyeron normalmente (*Kolmogorov-Smirnov*, $D_{0.05} = 0.06$, $p = 0.79$) y presentaron homocedasticidad (*Prueba de Levene*, $F_{0.05} = 0.73$, $p = 0.77$), mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ no fueron normales (*Kolmogorov-Smirnov*, $D_{0.05} = 0.18$, $p < 0.01$), sin embargo, presentaron homocedasticidad (*Prueba de Levene*, $F_{0.05} = 1.02$, $p = 0.44$).

De forma similar, se determinó la normalidad para los datos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos y madurez sexual de *P. glauca*, observando que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en neonatos y adultos describen una distribución normal (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto para sexos como para estadios de madurez sexual de *P. glauca*, con nivel de significancia del 0.05.

<i>P. glauca</i>	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	K-S _{0.05}	P-valor	K-S _{0.05}	P-valor
Sexos				
Machos	0.06	0.99	0.18	0.03
Hembras	0.09	0.66	0.17	0.03
Estadios de madurez				
Neonatos	0.13	0.89	0.17	0.56
Juveniles	0.06	0.89	0.16	<0.01
Adultos	0.18	0.93	0.18	0.95

Para *P. glauca*, los valores generales del $\delta^{13}\text{C}$ se distribuyeron en el intervalo de -16.8‰ y -13.1‰ (media \pm EE = $-14.9 \pm 0.05\text{‰}$) mientras que, para el $\delta^{15}\text{N}$, dicha distribución se encontró entre 9.5‰ y 19.0‰ ($15.5 \pm 0.18\text{‰}$). Con respecto a la distribución de $\delta^{13}\text{C}$ en machos, se observó que, los datos se encontraban entre -16.8‰ y -14.1‰ ($-15.1 \pm 0.07\text{‰}$) y en caso de las hembras, su distribución estuvo entre -16.8‰ y -13.1‰ ($-14.8 \pm 0.07\text{‰}$) ($t = 2.73$, $p = 0.01$). En cuanto al $\delta^{15}\text{N}$ los machos estuvo entre 10.5‰ y 17.9‰ ($15.2 \pm 0.26\text{‰}$) y para las hembras, el intervalo de distribución fue de 9.5‰ a 19.0‰ ($15.8 \pm 0.26\text{‰}$) ($X^2 = 2.83$, $p = 0.09$) (Fig. 16).

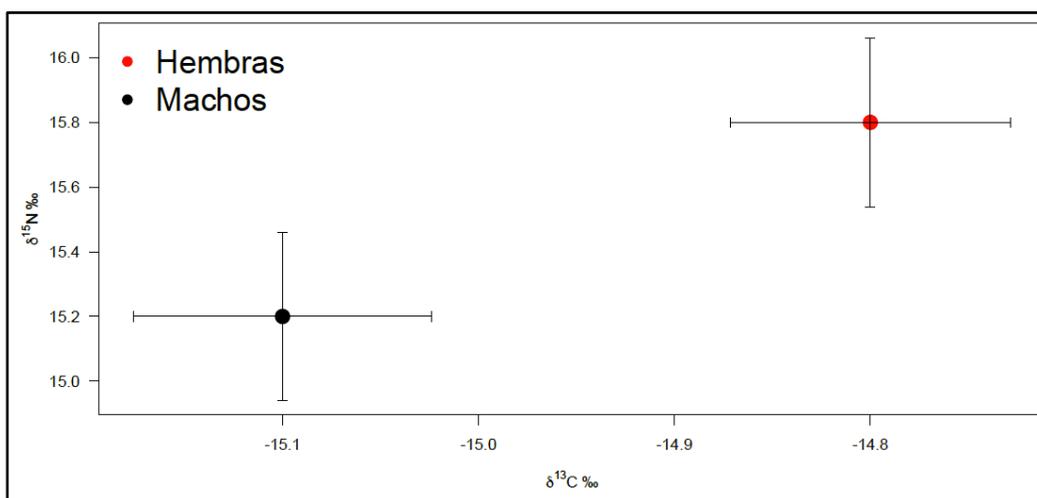


Figura 16. Valores isotópicos para machos y hembras de *P. glauca* (media \pm EE).

Con respecto a los intervalos isotópicos encontrados por estadios de madurez, se observó que, el $\delta^{13}\text{C}$ en neonatos estuvo entre -16.0‰ y -13.1‰ ($-14.8 \pm 0.16\text{‰}$); en juveniles entre -16.8‰ y -13.5‰ ($-14.9 \pm 0.06\text{‰}$) y para adultos entre -15.7‰ y -14.3‰ ($-14.9 \pm 0.18\text{‰}$) ($F = 0.63$, $p = 0.53$), sin observar diferencias significativas entre neonato y juveniles (Tukey: $IC = -0.54$; 0.19 , $p = 0.51$), neonatos y adultos (Tukey: $IC = -0.74$; 0.55 , $p = 0.93$) y juveniles y adultos (Tukey: $IC = -0.49$; 0.64 , $p = 0.95$). De igual manera, el $\delta^{15}\text{N}$ en neonatos se distribuyó entre 10.4‰ y 18.3‰ ($15.8 \pm 0.41\text{‰}$), en juveniles de 9.5‰ a 19.0‰ ($15.7 \pm 0.18\text{‰}$) y en los adultos de 10.5‰ a 12.4‰ ($11.5 \pm 0.26\text{‰}$), encontrando diferencias estadísticas entre los estadios ($X^2 = 16.96$, $p < 0.01$) (Fig. 17).

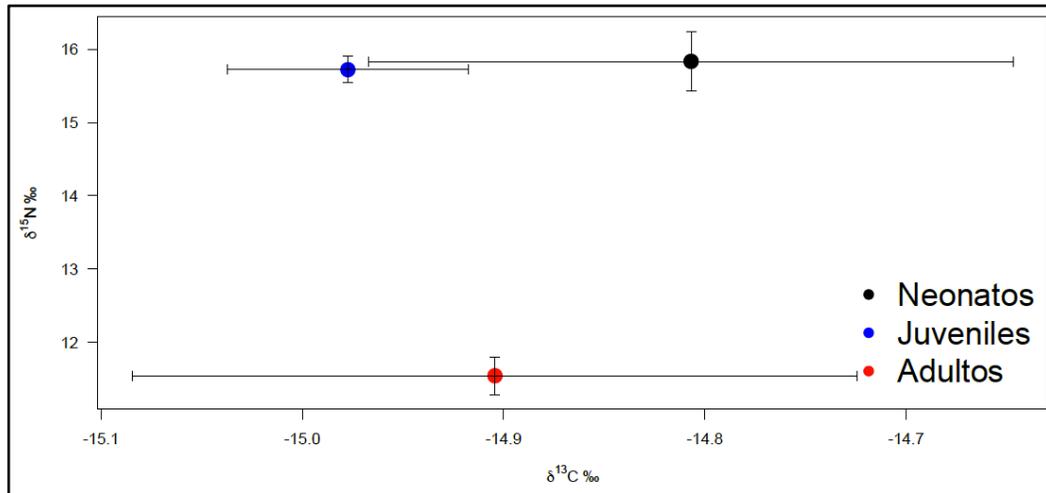


Figura 17. Valores isotópicos por estadios de madurez sexual de *P. glauca* (media \pm EE).

7.3.1. Nicho isotópico y traslapo isotópico

De acuerdo a las varianzas del $\delta^{15}\text{N}$ en machos (σ^2 : 4.4) y hembras (σ^2 : 4.1) de *P. glauca*, estos fueron considerados como depredadores generalistas, indicando que las hembras presentaron mayor amplitud de nicho isotópico. Además se estimó que, tanto machos como hembras presentan un alto grado de traslapo isotópico (61%) (Fig. 18).

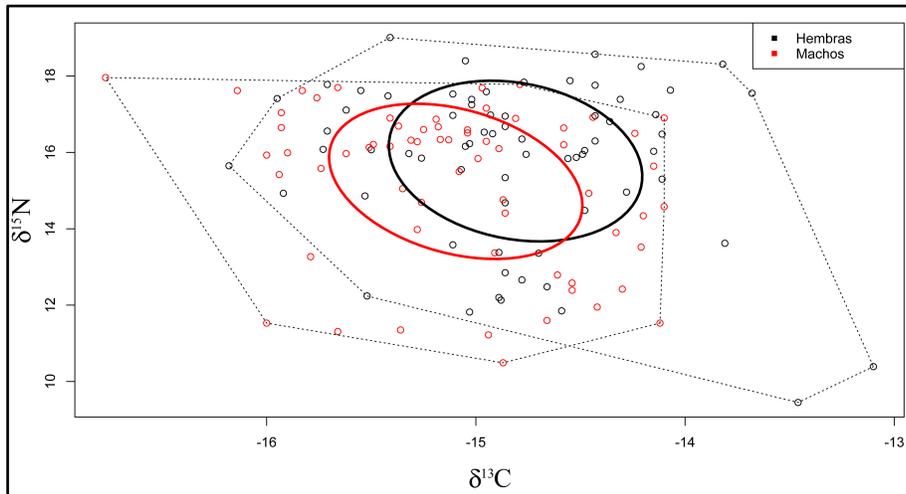


Figura 18. Nicho isotópico y traslape trófico para machos y hembras de *P. glauca*.

Estimando la amplitud isotópica por cada estadio de madurez de *P. glauca*, se observó que, tanto neonatos y juveniles ($\delta^{15}\text{N}$ σ^2 : 3.2 y 3.6, respectivamente) fueron organismos generalistas, mientras que, los adultos ($\delta^{15}\text{N}$ σ^2 : 0.5), presentaron hábitos especialistas, notando que, los juveniles presentaron mayor amplitud de nicho isotópico, seguido de los neonatos y finalmente los adultos con menor amplitud isotópica. De acuerdo al uso de recursos, los neonatos y juveniles compartieron áreas de alimentación, exhibiendo un alto grado de traslape entre ellos (44.5%), mientras que el uso de fuentes de alimento de los adultos fue diferente al de los neonatos y juveniles, sin la presencia de traslape isotópico (neonatos con respecto a adultos: 0% y juveniles relacionados con adultos: 0%) (Fig. 19).

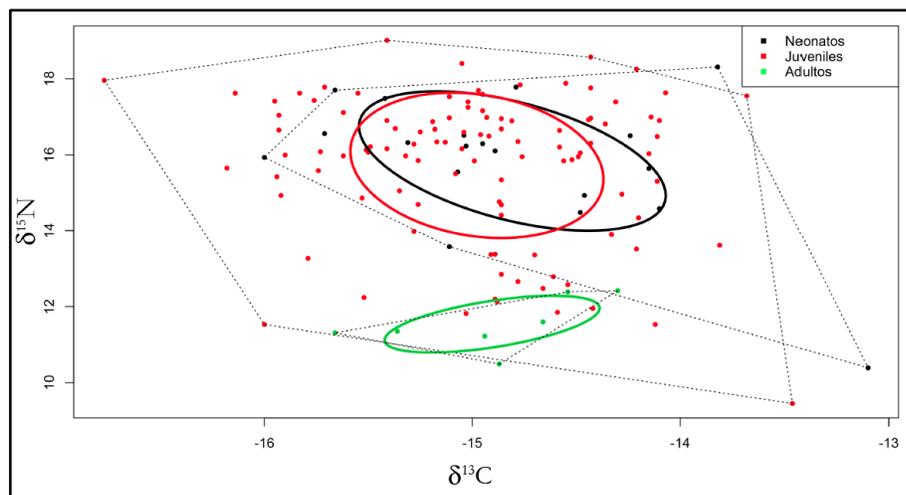


Figura 19. Traslape isotópico entre estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos de *P. glauca*.

7.3.2. Evaluación del grado de individualidad

De un total de 18 individuos de *Prionace glauca* estudiados, el 16.7% de ellos (tres individuos) fueron catalogados como depredadores especialistas ($\delta^{15}\text{N}$ $\sigma^2 < 1$) mientras que el restante 83.3% (15 individuos) fueron catalogados como organismos generalistas ($\delta^{15}\text{N}$ $\sigma^2 > 1$). Individualmente se observaron variaciones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$: 0.9‰ a 2.6‰ a ‰ y $\delta^{15}\text{N}$: 1‰ a 6.4‰), en posición trófica (3.4 y 5.9) y grado de especialización (σ^2 : 0.3 a 7.1) (Anexo 7 y 8). El traslape isotópico intra-específico de *P. glauca* fue de 44.4% (68 traslapos) con altos valores (>0.7) en 153 posibles combinaciones, observando un alto nivel de sobre-posición isotópica entre los individuos de *P. glauca* (Fig. 20. Anexo 4).

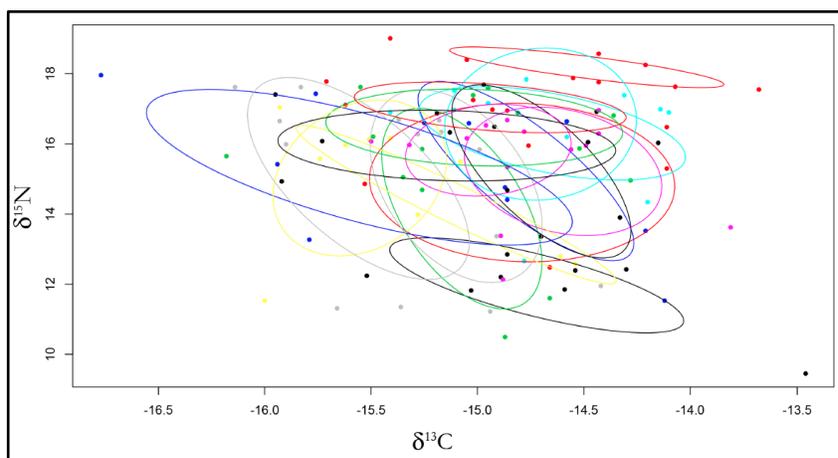


Figura 20. Traslape de nicho isotópico entre cada individuos de *P. glauca*.

7.4. Contribución de potenciales presas

Con el fin de inferir sobre la importancia de las posibles presas consumidas por los tiburones *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, se realizó una relación de los valores isotópicos de las potenciales presas y los valores promedios de los tres depredadores. Tomando en cuenta para este análisis valores isotópicos de cefalópodos: *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, *Lolligunculla diomedea* y *Ommastrephes bartramii*, así como de peces: *Anchoa* spp., *Auxis thazard*, *Larimus argenteus*, incluyendo valores de fitoplancton y zooplancton (Tabla 2, Fig. 21).

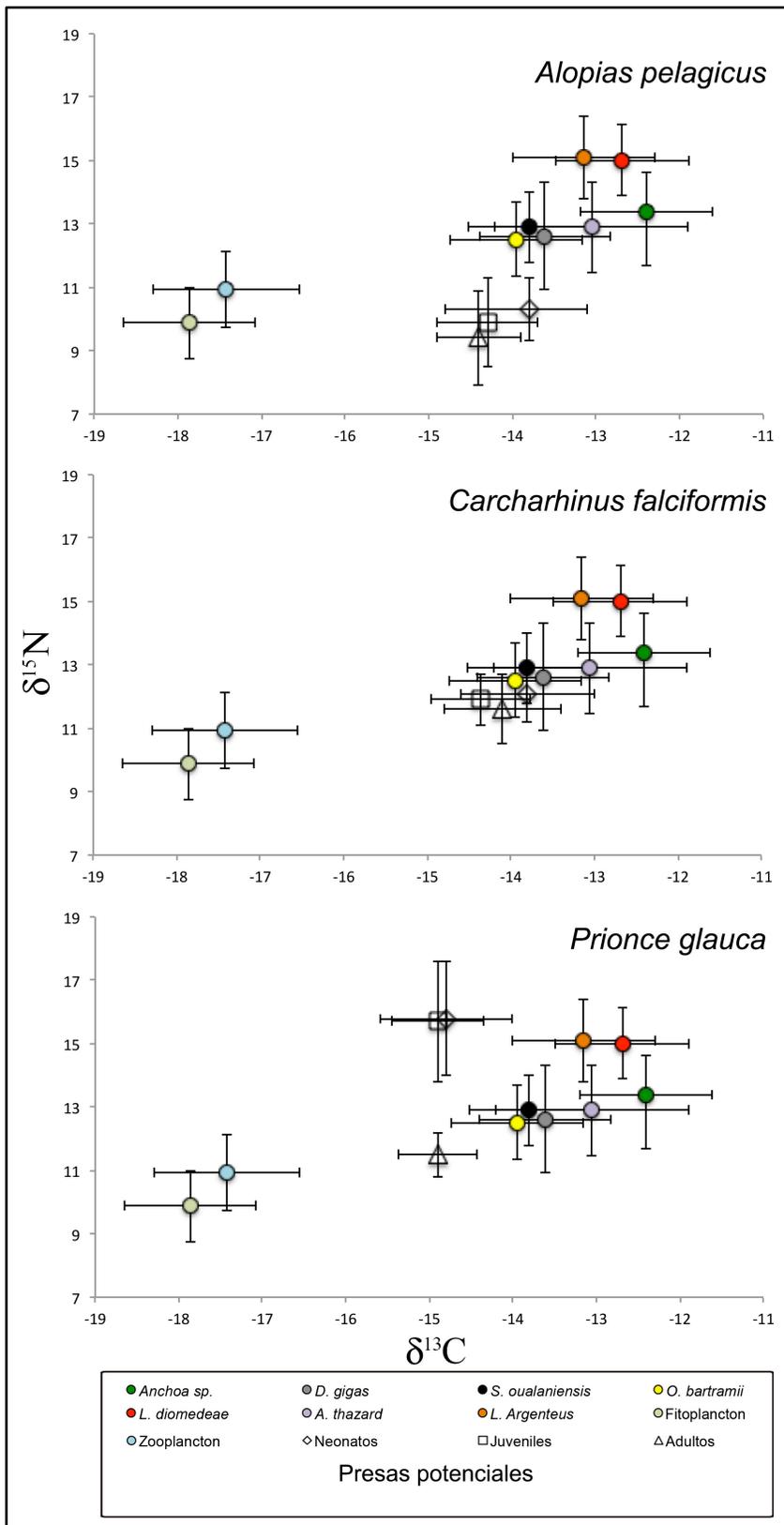
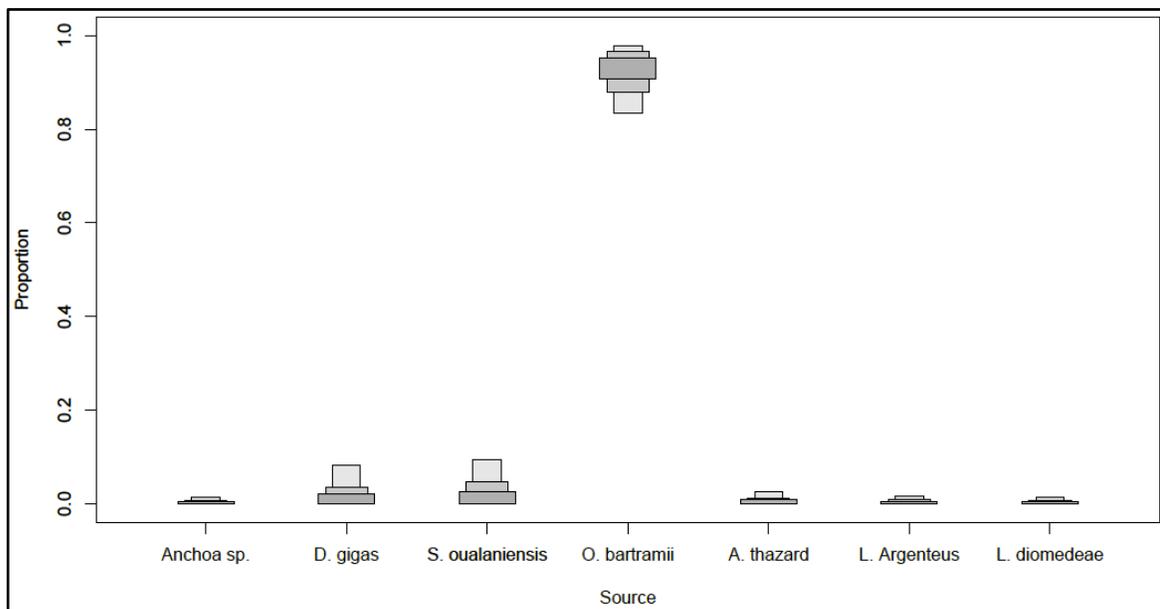


Figura 21. Relación de valores isotópicos de presas potenciales con respecto a los valores isotópicos promedios en adultos de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

Posteriormente, se aplicó el modelo de mezcla del paquete SIAR, software R, dicho modelo estimó que *O. bartramii* (media: 91%, IC = 83% - 98%) fue la presa que mayor aporta a la dieta de *A. pelagicus* (Tabla 6, Fig. 22).

Tabla 6. Contribución de presas potenciales en la dieta de *A. pelagicus*.

Especies	Límite	Límite	Moda	Media
	inferior 95%	superior 95%		
<i>Anchoa</i> spp.	0.0	0.01	0.0	0.01
<i>Dosidicus gigas</i>	0.0	0.07	0.01	0.03
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	0.0	0.08	0.01	0.03
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.83	0.98	0.93	0.91
<i>Auxis thazard</i>	0.0	0.02	0.0	0.01
<i>Larimus argenteus</i>	0.0	0.01	0.0	0.01
<i>Lolligunculla diomedea</i>	0.0	0.01	0.0	0.0



De forma similar, se observó que las especies que más aportaron a la dieta de *C. falciformis* fueron los cefalópodos *O. bartramii* (media: 69%, IC = 39% - 92%), *D. gigas* (media: 13%, IC = 0% - 36%) y *S. oualaniensis* (media: 10%, IC = 0% - 29%) (Tabla 7, Fig. 23).

Tabla 7. Contribución de presas potenciales en la dieta de *C. falciformis*.

Especies	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Moda	Media
<i>Anchoa</i> spp.	0.0	0.05	0.0	0.02
<i>Dosidicus gigas</i>	0.0	0.36	0.03	0.13
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	0.0	0.29	0.03	0.10
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.39	0.92	0.79	0.69
<i>Auxis thazard</i>	0.0	0.09	0.01	0.03
<i>Larimus argenteus</i>	0.0	0.04	0.0	0.01
<i>Lolligunculla diomedea</i>	0.0	0.04	0.0	0.01

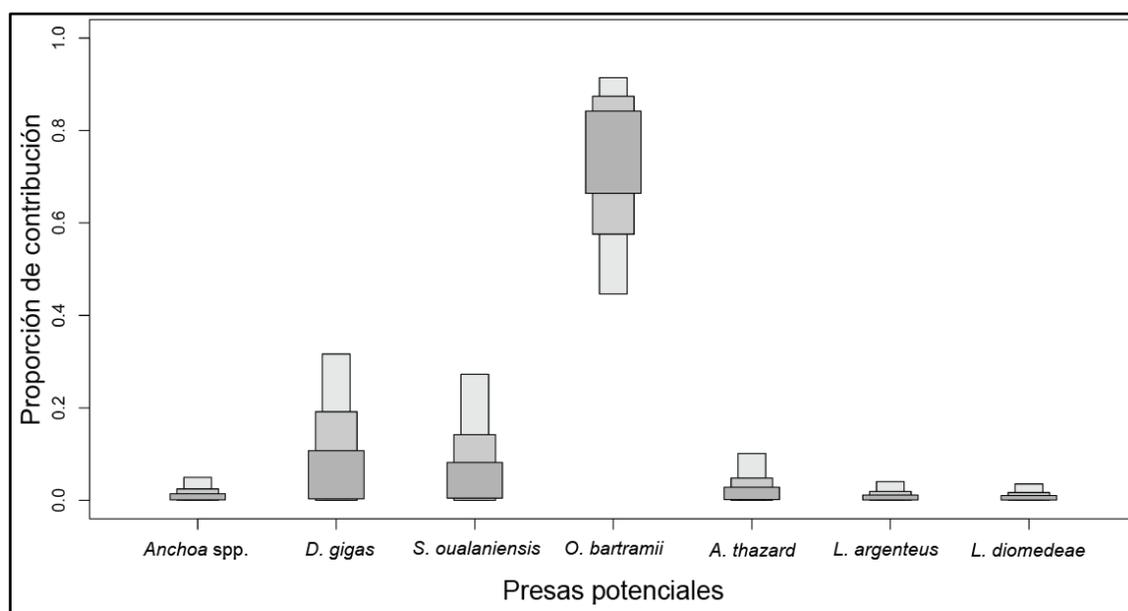


Figura 23. Contribución de presas potenciales en la dieta de *C. falciformis*, mediante el modelo de mezcla.

Para *P. glauca*, se observó bajas contribuciones de las presas seleccionada, sin embargo, la presa de mayor aporte fue el cefalópodo *O. bartramii* (media: 20%, IC = 0% - 37%), seguido de *D. gigas* y *S. oualaniensis* (media: 18%, IC = 0% - 34%), así como los peces *A. thazard* (media: 15%, IC = 0% - 29%) y *Anchoa* spp. (media: 11%, IC = 0% - 26%) (Tabla 8, Fig. 24).

Tabla 8. Contribución de presas potenciales en la dieta de *P. glauca*.

Especies	Límite	Límite	Moda	Media
	inferior 95%	superior 95%		
<i>Anchoa</i> spp.	0.0	0.26	0.02	0.11
<i>Dosidicus gigas</i>	0.0	0.34	0.19	0.18
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	0.0	0.34	0.18	0.18
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.0	0.37	0.21	0.20
<i>Auxis thazard</i>	0.0	0.29	0.17	0.15
<i>Larimus argenteus</i>	0.0	0.23	0.02	0.09
<i>Lolligunculla diomedea</i>	0.0	0.22	0.02	0.09

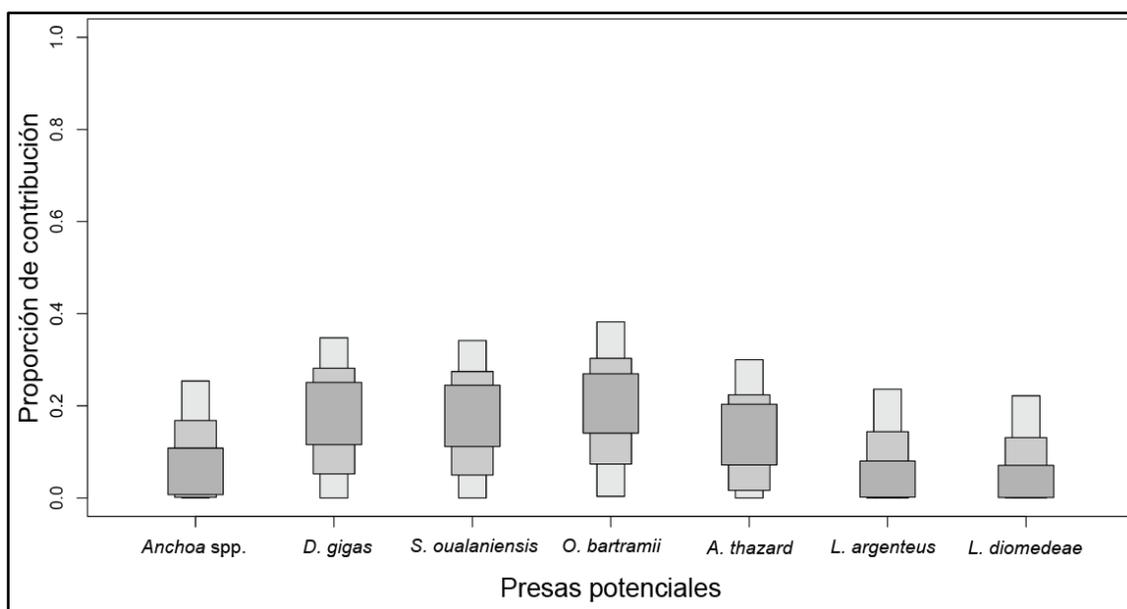


Figura 24. Contribución de presas potenciales en la dieta de *P. glauca*, mediante el modelo de mezcla.

7.5. Nicho y traslapo isotópico inter-específico

Los tiburones *A. pelagicus* y *P. glauca* se consideran depredadores de hábitos generalistas, debido que, la varianza del $\delta^{15}\text{N}$ fue mayor a uno, mientras que, el *C. falciformis* es considerado un depredador especialista, debido a la baja varianza en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 9). El traslapo isotópico inter-específico estimado, no reveló sobre-posiciones significativas; por lo cual, se consideró que no hay competencia en cuanto a la fuente de alimento, por ende, estas especies interactúan repartiéndose el recurso alimenticio disponible dentro de la Reserva Marina de las Islas Galápagos, Ecuador (Tabla 9, Fig. 25).

Tabla 9. Traslape isotópico inter-específico entre los tiburones *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

Especies	<i>A. pelagicus</i>	<i>C. falciformis</i>	<i>P. glauca</i>	Nicho $\sigma^2: \delta^{15}\text{N}$	Área corregida ($\% \text{ }^2$)
<i>A. pelagicus</i>	-	5%	0%	1.4	3.9
<i>C. falciformis</i>		-	0%	0.9	1.9
<i>P. glauca</i>			-	2.1	2.8

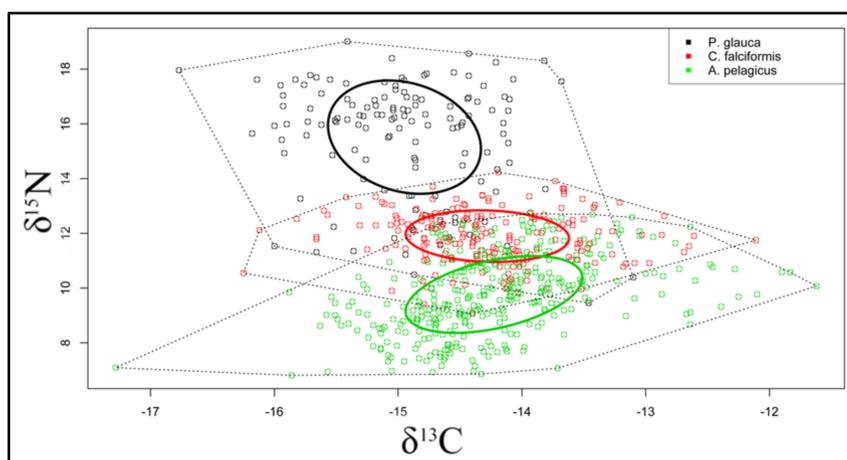


Figura 25. Nicho y traslape isotópico entre *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca* (Método SIBER, Paquete SIAR del software R).

Realizando una estimación de nicho isotópico entre los neonatos de las tres especies, se determinó que en *A. pelagicus* y *P. glauca* son depredadores generalistas, mientras que *C. falciformis* es especialista. Con respecto al análisis de traslape isotópico entre neonatos, se observó una sobre-posiciones del 8% entre *A. pelagicus* y *C. falciformis*; mientras que, no se presentaron traslapos entre *P. glauca* y las demás especies, lo que sugiere comportamientos alimentarios diferentes (Tabla 10, Fig. 26).

Tabla 10. Traslape y nicho isotópico entre neonatos de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

Especies	Neonatos			Área corregida ($\% \text{ }^2$)	Nicho $\sigma^2 \delta^{15}\text{N}$
	<i>A. pelagicus</i>	<i>C. falciformis</i>	<i>P. glauca</i>		
<i>A. pelagicus</i>	-	8%	0%	2.1	1.1
<i>C. falciformis</i>		-	0%	2.5	0.9
<i>P. glauca</i>			-	3.8	3.2

La estimación del nicho isotópico en juveniles, indicó que, *A. pelagicus* y *P. glauca* son especies generalistas, a diferencia de *C. falciformis* que es especialista. Con relación al traslapo isotópico, no se observaron solapamientos entre especies para esta estadio de madurez, indicando que los juveniles de dichas especies, no comparten fuentes de alimento (Tabla 11, Fig. 26).

Tabla 11. Traslado y nicho isotópico entre juveniles de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

Especies	Juveniles			Área corregida (‰) ²	Nicho $\sigma^2 \delta^{15}\text{N}$
	<i>A. pelagicus</i>	<i>C. falciformis</i>	<i>P. glauca</i>		
<i>A. pelagicus</i>	-	0%	0%	2.9	1.3
<i>C. falciformis</i>		-	0%	1.6	0.8
<i>P. glauca</i>			-	3.6	1.9

Finalmente, los adultos de *A. pelagicus* y *C. falciformis* fueron categorizado como depredadores generalistas, mientras que, *P. glauca* fue un depredador especialista. El traslapo isotópico entre *C. falciformis* y *P. glauca* fue el mayor, seguido por el estimado para *A. pelagicus* y *C. falciformis*; mientras que entre *A. pelagicus* y *P. glauca* no hubo traslapo (Tabla 12, Fig. 26).

Tabla 12. Traslado y nicho isotópico entre adultos de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

Especies	Adultos			Área corregida (‰) ²	Nicho $\sigma^2 \delta^{15}\text{N}$
	<i>A. pelagicus</i>	<i>C. falciformis</i>	<i>P. glauca</i>		
<i>A. pelagicus</i>	-	17%	0%	2.6	1.5
<i>C. falciformis</i>		-	30%	2.3	1.1
<i>P. glauca</i>			-	1.0	0.7

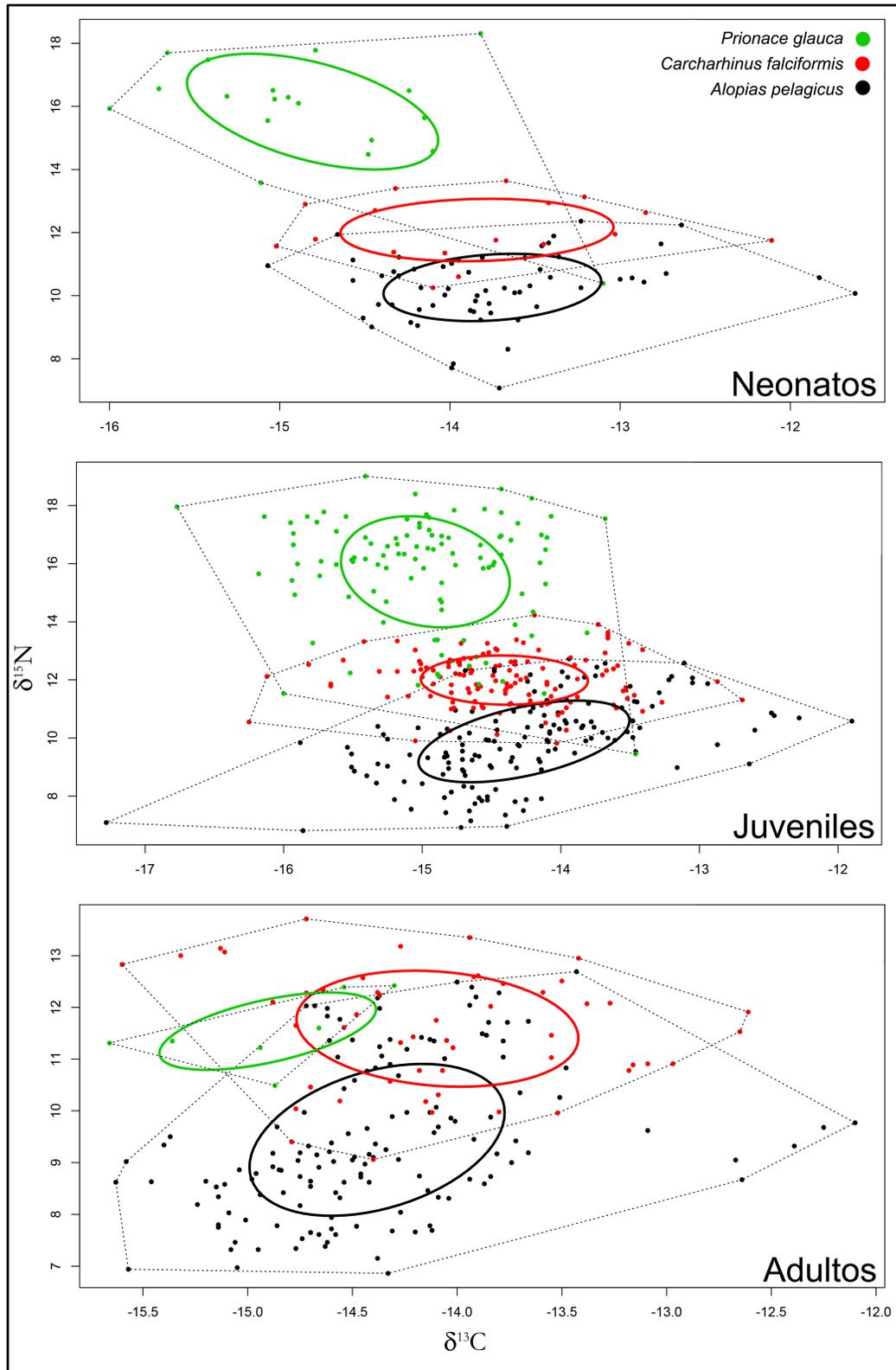


Figura 26. Traslado isotópico por estadios de madurez sexual: neonatos, juveniles y adultos entre *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

7.6. Posición trófica (PT)

Se estimó de la posición trófica para *Alopias pelagicus*, *Carcharhinus falciformis* y *Prionace glauca*, aplicando diferentes valores de factores de discriminación trófica (FDT). De acuerdo a cada uno de los FDT. *A. pelagicus* presentó la PT más baja, *C. falciformis* se encontró en posición intermedia y *P. glauca* reflejó una mayor PT (Tabla 13, Fig. 27).

Tabla 13. Estimación de posición trófica para los tiburones: *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, mediante la aplicación de varios factores de discriminación trófica ($\Delta^{15}\text{N}$) (Media \pm DS).

Especies	Post 2002	Hussey et al 2010	Kim et al 2012
	$\Delta^{15}\text{N} = 3.4\text{‰}$	$\Delta^{15}\text{N} = 2.3\text{‰}$	$\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$
<i>Alopias pelagicus</i>	2.4 \pm 0.4	2.6 \pm 0.6	2.5 \pm 0.6
<i>Carcharhinus falciformis</i>	3.0 \pm 0.3	3.5 \pm 0.4	3.4 \pm 0.4
<i>Prionace glauca</i>	4.1 \pm 0.6	5.1 \pm 0.9	4.8 \pm 0.8

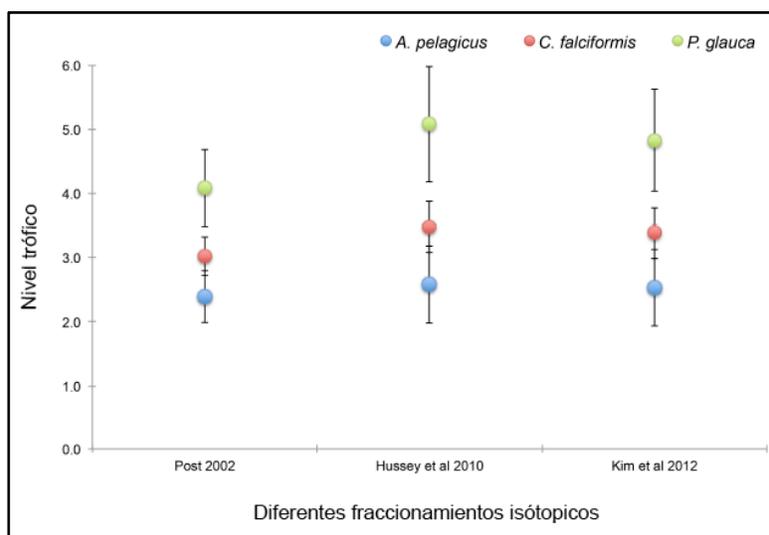


Figura 27. Estimación de posición trófica para los tiburones: *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, mediante la aplicación de diversos factores de discriminación trófica (FDT) (Media \pm DS).

La estimación de la PT por sexos de *A. pelagicus* y *P. glauca*, no presentaron diferencias estadísticas. Lo contrario fue observado en *C. falciformis* (Tabla 14, Fig. 28).

Tabla 14. Posición trófica por sexos de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, con base al factor de discriminación trófico propuesto por Kim *et al.* (2012) ($\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).

Especies	Machos	Hembras	ANOVA	P
<i>Alopias pelagicus</i>	2.5 \pm 0.5	2.6 \pm 0.6	F = 1.00	0.32
<i>Carcharhinus falciformis</i>	3.3 \pm 0.4	3.5 \pm 0.4	F = 9.39	<0.01
<i>Prionace glauca</i>	4.7 \pm 0.8	4.9 \pm 0.8	$\chi^2 = 2.83$	0.09

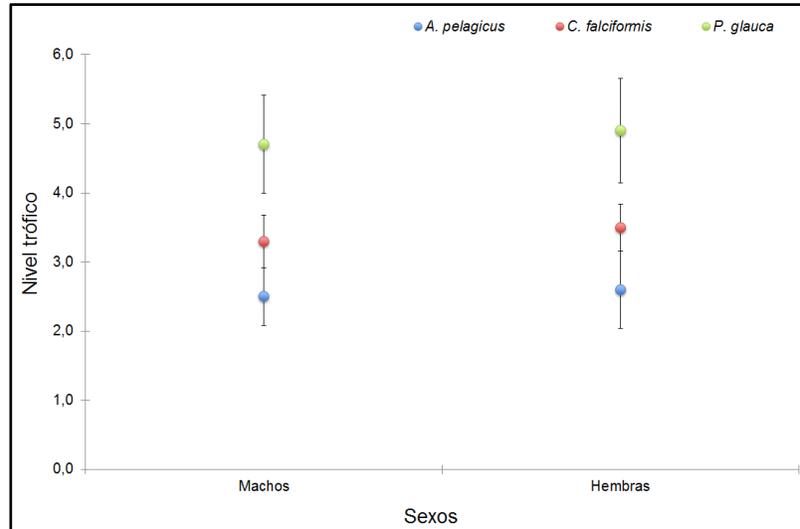


Figura 28. Posición trófica por sexos de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, con base al FDT propuesto por Kim *et al.* 2012 ($\Delta^{15}\text{N} = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).

Adicionalmente, se calculó la PT para los diferentes estadios de madurez sexual, observando la distribución de las estimaciones de PT de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, determinando diferencias entre los estadios de madurez sexual para todas las especies (Tabla 15).

Considerando la PT estimada para los adultos de *A. pelagicus* se determinó que esta especie es un depredador secundario. Mientras que *C. falciformis* y *P. glauca* se catalogan como consumidores terciarios (Tabla 15, Fig. 29).

En *A. pelagicus* los neonatos y juveniles presentaron similar PT (Tukey: IC = -0.25; 0.05, $p = 0.17$), mientras que en *C. falciformis* estas similitudes se presentaron entre neonatos con respecto a juveniles (Tukey: IC = -0.26; 0.19, $p = 0.93$) y adultos (Tukey: IC = -0.44; 0.05, $p = 0.14$). Las igualdades en PT de *P. glauca* se reflejaron entre neonatos y juveniles (Prueba múltiple Wilcoxon, $p = 0.97$) (Tabla 15, Fig. 29).

Tabla 15. Estimación de posición trófica por estadio de madurez sexual por especie (Kim *et al.*, 2012. $\Delta^{15}_N = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).

Especies	Neonatos	Juveniles	Adultos	ANOVA	P-valor
<i>A. pelagicus</i>	2.73 \pm 0.6	2.57 \pm 0.6	2.40 \pm 0.6	$F = 8.52$	<0.01
<i>C. falciformis</i>	3.46 \pm 0.4	3.42 \pm 0.3	3.25 \pm 0.4	$F = 3.87$	0.02
<i>P. glauca</i>	4.96 \pm 0.7	4.91 \pm 0.8	3.24 \pm 0.3	$\chi^2 = 16.96$	<0.01

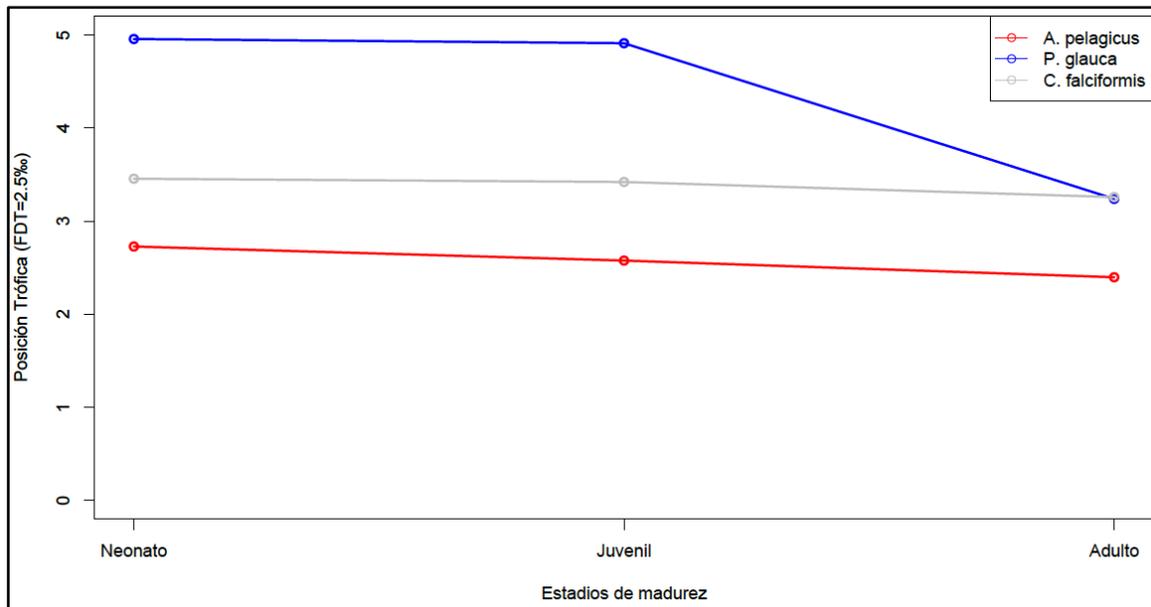


Figura 29. Estimación de la posición trófica por estadios de madurez sexual de *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, con base en el valor de FDT isotópico propuesto por Kim *et al.* (2013) ($\Delta^{15}_N = 2.5\text{‰}$) (Media \pm DS).

7.7. Cambios ontogénicos en la alimentación

7.7.1. *Alopias pelagicus*

El análisis de enriquecimiento de ^{13}C en las vértebras de *A. pelagicus* mostró un incremento en este isótopo conforme la especie crece ($F = 5.67$, $p < 0.01$); mediante la prueba de Tukey, se estimaron diferencias significativas en los milímetros 3, 4, 5 y 6 con respecto a los milímetros 8, 9, 10, 11 y 12 (Tabla 16).

Los valores de ^{15}N , a diferencia del ^{13}C presentaron una reducción a lo largo del crecimiento de *A. pelagicus*, siendo mayor en las primeras fases de vida de la especie ($F = 3.59$, $p < 0.01$); encontrándose diferencias estadísticas en el milímetro 4

y 5 con respecto a los milímetros 9, 10 y 11; y entre el milímetro 6 y los milímetros 9 y 11 (Tabla 16 y 17, Fig. 30).

Tabla 16. Comparaciones múltiples (Tukey), expresando los intervalos de confianza al 95%, de aquellos milímetros en los cuales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), para los isótopos de carbono y nitrógeno en *A. pelagicus*.

Milímetros	Carbono			
	Diferencia	Inferior	Superior	P-valor
3 - 8	-0.81	-1.39	-0.24	0.0002
3 - 9	-0.84	-1.41	-0.26	0.0001
3 - 10	-0.76	-1.32	-0.18	0.001
3 - 11	-0.69	-1.26	-0.12	0.005
3 - 12	-0.66	-1.23	-0.08	0.009
4 - 8	-0.83	-1.41	-0.26	0.0001
4 - 9	-0.86	-1.43	-2.9	0.00006
4 - 10	-0.77	-1.35	-20	0.0006
4 - 11	-0.71	-1.29	-0.13	0.003
4 - 12	-0.68	-1.25	-0.1	0.006
5 - 8	-0.66	-1.24	-0.09	0.008
5 - 9	-0.69	-1.26	-0.11	0.005
5 - 10	-0.6	-1.18	-0.03	0.03
6 - 9	-0.59	-1.17	-0.02	0.03
		Nitrógeno		
4 - 9	-1.2	-2.37	-0.03	0.04
5 - 9	-1.35	-2.52	-0.18	0.008
5 - 10	-1.29	-2.46	-0.12	0.02
5 - 11	-1.31	-2.48	-0.14	0.01
6 - 9	-1.21	-2.38	-0.04	0.03
6 - 11	-1.17	-2.34	-0.004	0.048

Tabla 17. Estimación de tallas, edades promedio y estadios de madurez sexual de *A. pelagicus*, con base en los diámetros de sus radios vertebrales.

Estadio de Madurez	Radios vertebrales (mm)	Longitud total (Estimada)	Edad (Estimada)			n muestras
			Mínima	Máxima	Media	
“Embriones”	2	136.1	-2.3	-1.2	-1.5	8
“Embriones”	3	151.9	-2.0	-0.4	-1.1	27
“Embriones”	4	167.6	-1.2	0.3	-0.4	30
Neonatos	5	183.3	-0.3	1.2	0.5	31
Juveniles	6	199.3	0.8	2.2	1.5	32
Juveniles	7	215.6	1.9	3.3	2.6	31
Juveniles	8	232.7	3.3	4.5	3.9	31
Juveniles	9	247.9	4.7	5.9	5.2	30
Adultos	10	265.1	6.1	7.5	6.9	31
Adultos	11	281.9	7.9	9.9	8.9	30
Adultos	12	299.3	10.1	12.9	11.3	23
Adultos	13	313.9	12.8	17.6	14.3	22
Adultos	14	329.9	16.1	28.9	19.4	17
Adultos	15	343.1	20.9	44.5	34.2	7
Adultos	16	355.1	29.4	35.7	31.9	3

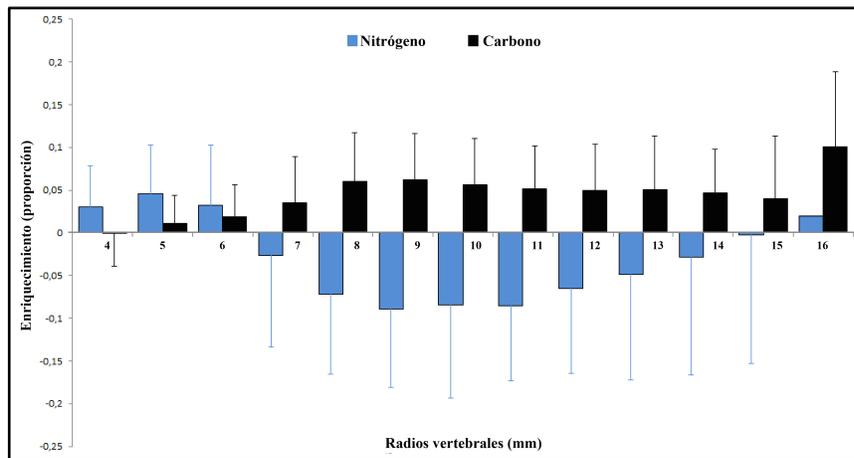


Figura 30. Enriquecimiento isotópicos de ^{13}C y ^{15}N de *A. pelagicus*, a lo largo del crecimiento vertebral.

En cuanto al análisis de enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N en los diferentes estadios de madurez, se observó que los neonatos estuvieron empobrecidos en ^{13}C ($-0.001 \pm 0.0\%$) y enriquecido en ^{15}N ($0.03 \pm 0.5\%$). En cuanto a los juveniles se enriquecieron en ^{13}C ($0.06 \pm 0.1\%$) y se empobrecieron en ^{15}N ($-0.9 \pm 0.1\%$) y de igual manera se observó en los adulto ($^{13}\text{C} = 0.03 \pm 0.1\%$ y $^{15}\text{N} = -0.6 \pm 0.1\%$) (Fig. 31).

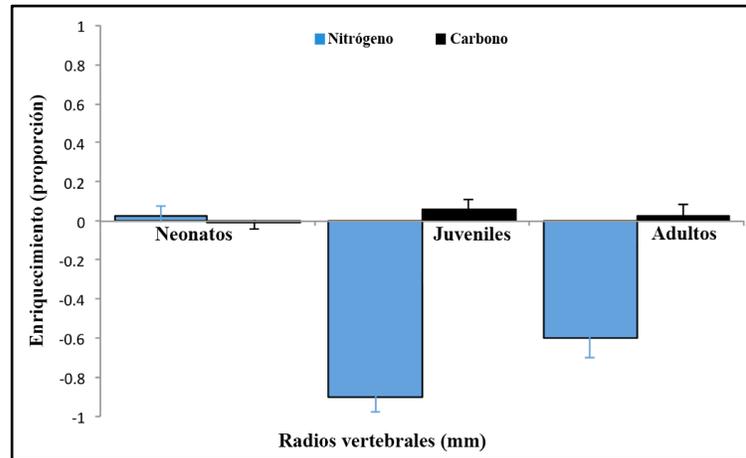


Figura 31. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N por estadios de madurez sexual de *A. pelagicus*.

El ANOVA entre los diferentes estadios de madurez sexual, reveló diferencias significativas para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($F = 18.99$, $p < 0.01$), ubicando las diferencias entre las categorías de neonatos y juveniles (Tukey: IC: -0.76 y -0.27, $p < 0.01$) y neonatos y adultos (Tukey: IC: -0.88 y -0.39, $p < 0.01$). Mientras que, para $\delta^{15}\text{N}$ ($F = 18.99$, $p < 0.01$), las diferencias estadísticas fueron encontradas entre neonatos y adultos (Tukey: IC: -1.32 y -0.33, $p < 0.01$) y juveniles vs adultos (Tukey: IC: -0.83 y -0.07, $p = 0.02$).

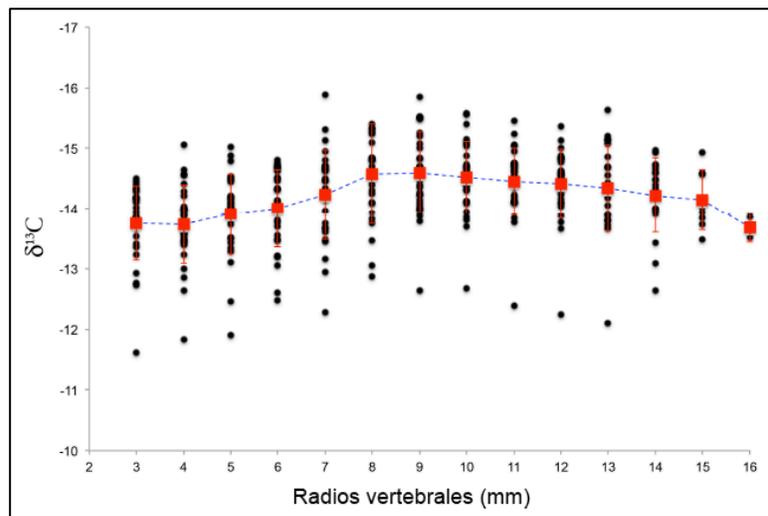


Figura 32. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del crecimiento vertebral de *A. pelagicus*.

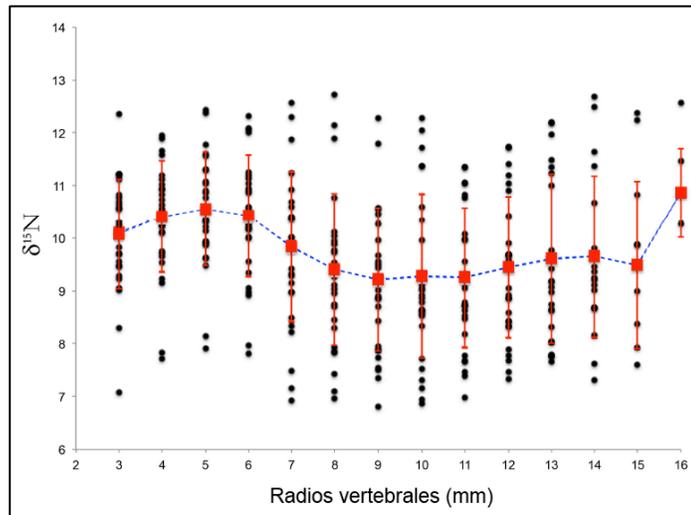


Figura 33. Variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del crecimiento vertebral de *A. pelagicus*.

7.7.2. *Carcharhinus falciformis*

El análisis de enriquecimiento vertebral de *C. falciformis* reflejó mayores asignaciones isotópicas de ^{13}C en las primeras fases de vida; decreciendo conforme aumentan de tamaño ($F = 4.61$, $p < 0.01$). La prueba posterior de múltiples comparaciones (Tukey), detectó que el milímetro 3 presento diferencias con respecto a los milímetros 4, 5 y 7, así mismo, el milímetros 11 reflejó disimilitudes con los milímetros 4 y 5 (Tabla 18).

Mientras que en los valores de ^{15}N se observaron diferencias significativas a lo largo del crecimiento vertebral ($F = 1.00$, $p = 0.44$) (Tabla 19, Fig. 34).

Tabla 18. Comparaciones múltiples (Tukey), expresando los intervalos de confianza al 95%, de aquellos milímetros en los cuales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), para los isótopos de carbono en *C. falciformis*.

Carbono				
Milímetros	Diferencia	Inferior	Superior	P-valor
3 vs 4	-0.72	-1.26	-0.18	0.001
3 vs 5	-0.7	-1.24	-0.16	0.002
3 vs 7	-0.59	-1.12	-0.05	0.02
4 vs 11	1.3	0.09	2.51	0.02
5 vs 11	1.29	0.08	2.49	0.02

Tabla 19. Estimación de tallas, edades promedio y estadios de madurez sexual de *C. falciformis*, con base en los diámetros de sus radios vertebrales.

Estadio de Madurez	Radios vertebrales (mm)	Longitud total (Estimada)	Edad (Estimada)			n muestras
			Mínima	Máxima	Media	
“Embriones”	2	65.5	*	*	-0.9	1
“Embriones”	3	73.9	-1.7	0.5	-0.3	16
Neonatos	4	86.9	-0.2	1.8	0.9	22
Juveniles	5	102.7	1.6	3.4	2.5	30
Juveniles	6	118.9	3.3	5.0	4.2	29
Juveniles	7	134.7	5.2	6.8	6.0	25
Juveniles	8	148.8	6.8	8.7	7.8	26
Juveniles	9	162.3	8.9	10.9	9.6	22
Adultos	10	177.1	11.0	12.9	11.8	21
Adultos	11	191.7	13.4	14.9	14.3	5
Adultos	12	20.5	*	*	16.2	1
Adultos	13	216.6	19.1	19.4	19.3	2

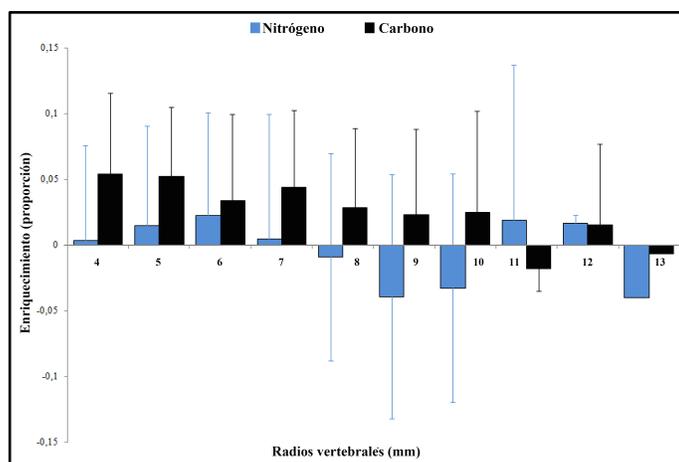


Figura 34. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N de *C. falciformis*, a lo largo del crecimiento vertebral.

Con respecto al enriquecimiento por madurez sexual, se observó que los neonatos presentaron mayor enriquecimiento tanto para ^{13}C como en ^{15}N ($0.05 \pm 0.1\%$ y $0.003 \pm 0.1\%$, respectivamente), disminuyendo en juveniles ($^{13}\text{C} = 0.04 \pm 0.1\%$ y $^{15}\text{N} = -0.001 \pm 0.1\%$) y en adultos ($^{13}\text{C} = 0.01 \pm 0.0\%$ y $^{15}\text{N} = -0.02 \pm 0.1\%$) (Fig. 35).

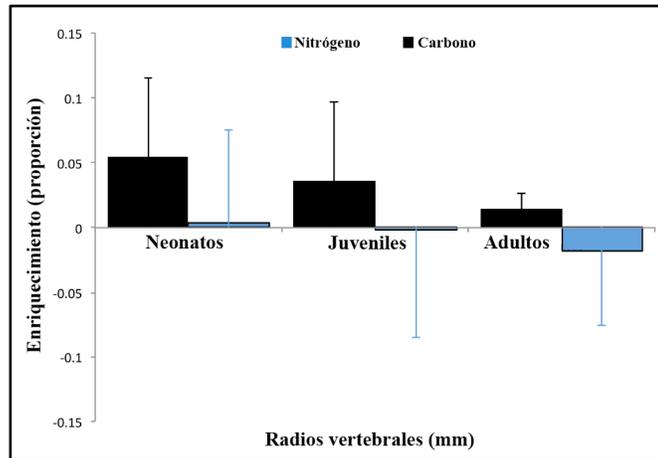


Figura 35. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N por estadio de madurez sexual de *C. falciformis*.

En los diferentes estadios de madurez, se encontraron diferencias estadísticas para $\delta^{13}\text{C}$ ($F = 8.93$, $p < 0.01$), presentándose dichas diferencias entre neonatos y juveniles (Tukey: IC: -0.95 y -0.18, $p = 0.002$) y entre juveniles vs adultos (Tukey: IC: 0.07 y 0.56, $p = 0.01$), sin diferencias entre neonatos vs los adultos (Tukey: IC: -0.67 y 0.17, $p = 0.33$). Con relación a $\delta^{15}\text{N}$, los neonatos y los juveniles no presentaron diferencias estadísticas (Tukey: IC: -0.65 y 0.48, $p = 0.93$) al igual que los neonatos vs adultos (Tukey: IC: -1.11 y 0.12, $p = 0.14$), mientras que, los juveniles vs adultos mostraron diferencias significativas (Tukey: IC: -0.77 y -0.04, $p = 0.02$) (Figs. 36 y 37).

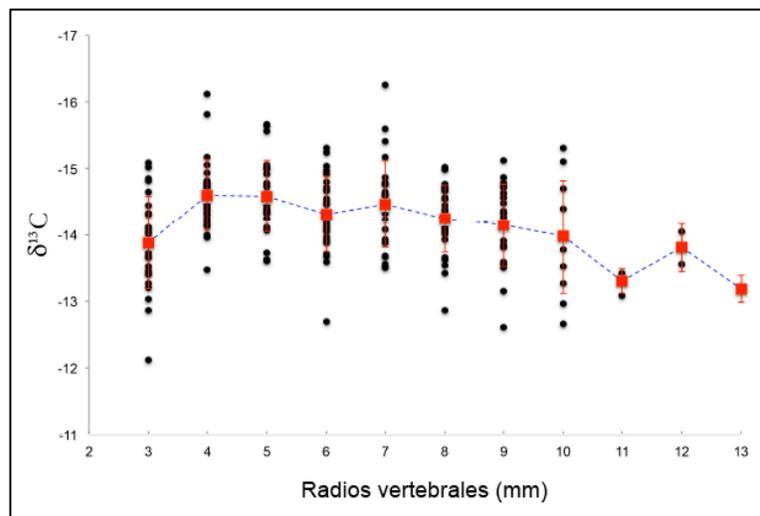


Figura 36. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del crecimiento vertebral de *C. falciformis*.

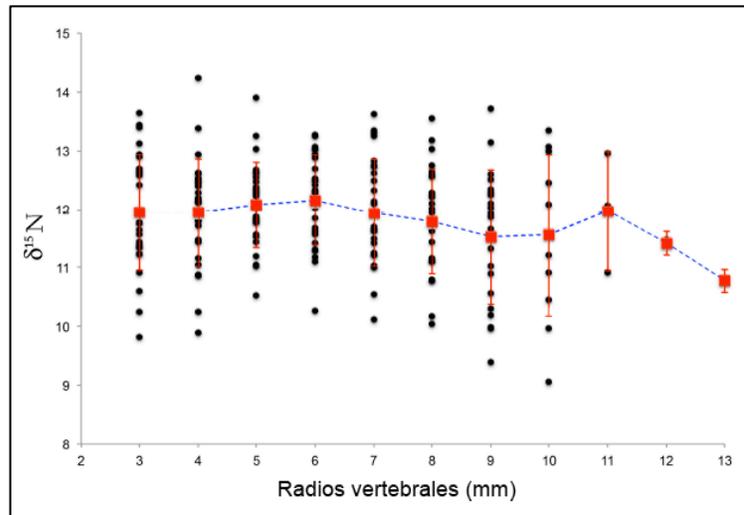


Figura 37. Variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del crecimiento vertebral de *C. falciformis*.

7.7.3. *Prionace glauca*

El análisis de enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N en *P. glauca* indicó las primeras fases de vida presentan mayores señales isotópicas, y esta especie va creciendo tienden al empobrecimiento tanto en ^{15}N como en ^{13}C .

Mediante la aplicación de un ANOVA paramétrico y la prueba posterior de Tukey en ^{13}C , se encontraron diferencias estadísticas en el enriquecimiento de este isótopo ($F = 3.18$, $p < 0.01$). La prueba de múltiples comparaciones reveló que dichas diferencias se presentaron en el milímetro 10 con respecto a los milímetros 4 y 5 (Tabla 20). Mientras que en ^{15}N las diferencias estadísticas observadas fueron entre los milímetros 2 con respecto al milímetro 11, y los milímetros 3, 4, 6 y 7 con relación a los milímetros 9 y 11 ($\chi^2 = 29.08$, $p < 0.01$) (Tabla 20 y 21, Fig. 38).

Tabla 20. Comparaciones múltiples (Tukey), expresando los intervalos de confianza al 95%, de aquellos milímetros en los cuales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), para los isótopos de carbono y nitrógeno en *P. glauca*.

Carbono					
Milímetros	Diferencia	Inferior	Superior	<i>P-valor</i>	
4 vs 10	0.96	0.16	1.76	0.006	
5 vs 10	0.82	0.1	1.53	0.01	
Nitrógeno					
2 vs 11	-3.04	-5.67	-0.41	0.01	
3 vs 9	-2.83	-5.48	-0.18	0.03	
3 vs 11	-4.03	-7.09	-0.98	0.002	
4 vs 11	-3.19	-6.09	-0.28	0.02	
4 vs 11	-3.77	-6.44	-1.09	0.0006	
6 vs 11	-2.97	-5.7	-0.24	0.02	
7 vs 11	-2.94	-5.74	-0.13	0.03	

Tabla 21. Estimación de tallas, edades promedio y estadios de madurez sexual de *Prionace glauca*, con base en los diámetros de sus radios vertebrales, en la Reserva Marina de Galápagos.

Estadio de Madurez	Radios vertebrales (mm)	Longitud total (Estimada)	Edad (Estimada)			n muestras
			Mínima	Máxima	Media	
"Embriones"	2	63	-0.3	0.1	-0.1	16
Neonatos	3	73.4	0.1	0.5	0.3	13
Juveniles	4	81.3	0.5	0.9	0.7	11
Juveniles	5	90.7	0.9	1.2	1.1	17
Juveniles	6	101.1	1.3	1.8	1.6	15
Juveniles	7	109.5	1.9	2.2	2	12
Juveniles	8	118.1	2.3	2.7	2.5	15
Juveniles	9	128.2	2.9	3.4	3.1	14
Juveniles	10	135.8	3.3	3.9	3.5	11
Adultos	11	146.2	4	4.4	4.2	8

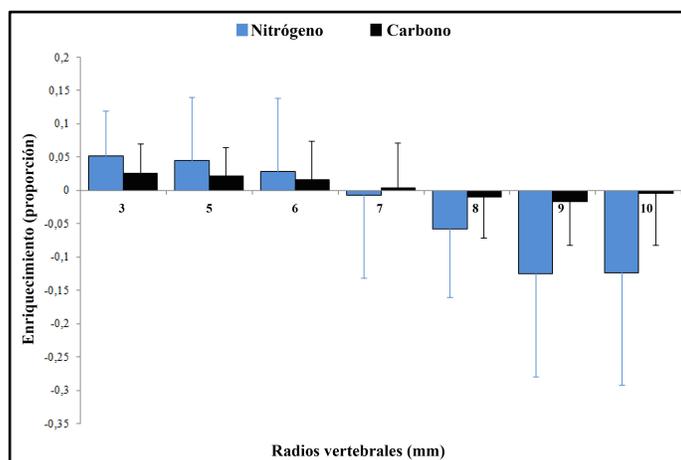


Figura 38. Enriquecimiento isotópicos de ^{13}C y ^{15}N de *P. glauca*, a lo largo del crecimiento vertebral.

Con base al enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N para los estadios de madurez sexual, se observó que los neonatos de *P. glauca* se encontraron enriquecidos en ^{13}C ($0.02 \pm 0.0\%$) y en ^{15}N ($0.1 \pm 0.1\%$), mientras que, los juveniles se empobrecieron en cada isótopo ($^{13}\text{C} = 0.01 \pm 0.1\%$ y $^{15}\text{N} = -0.02 \pm 0.1\%$) al igual que en los adultos ($^{13}\text{C} = -0.02 \pm 0.1\%$ y $^{15}\text{N} = -0.20 \pm 0.1\%$) (Fig. 39).

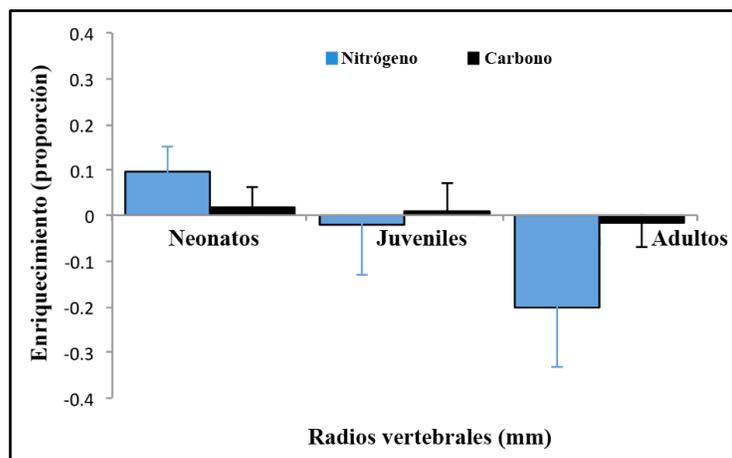


Figura 39. Enriquecimiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N por madurez sexual de *P. glauca*.

Por medio de un análisis de varianza realizado para $\delta^{13}\text{C}$ no se encontraron diferencias significativas entre estadios de madurez ($F = 0.63$, $p = 0.53$): neonatos y juveniles (Tukey: IC: -0.53 y 0.19, $p = 0.51$); neonatos y adultos (Tukey: IC: -0.74 y 0.55, $p = 0.93$) y juveniles vs adultos (Tukey: IC: -0.49 y 0.64, $p = 0.95$). Mientras que, para el $\delta^{15}\text{N}$, se encontraron diferencias estadísticas entre los estadios de madurez ($\chi^2 = 16.96$, $p < 0.01$), observando dichas diferencias entre neonatos vs

adultos ($U = 126, p < 0.01$) y entre juveniles vs adultos ($U = 717, p < 0.01$). Por lo cual, se evidencia cambios ontogénico en la alimentación de *P. glauca*, tanto en la fuente de alimento y en los tipos de presa consumidos a lo largo de su vida (Figs. 40 y 41).

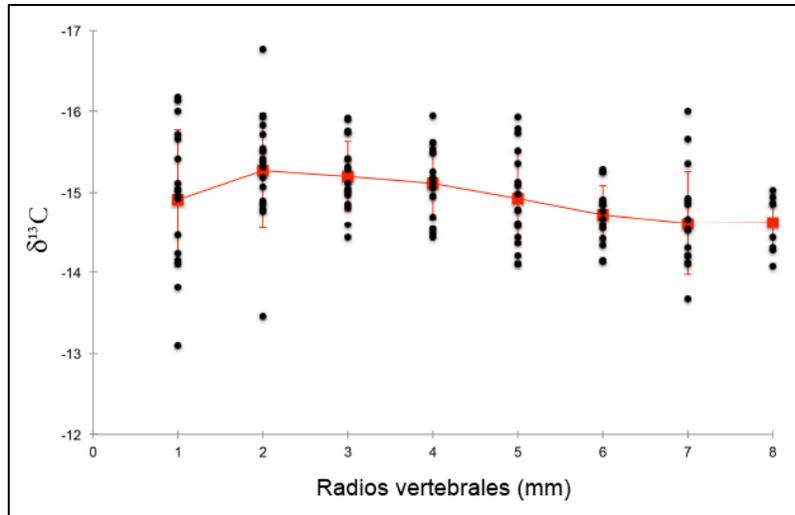


Figura 40. Variación isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del crecimiento vertebral de *P. glauca*.

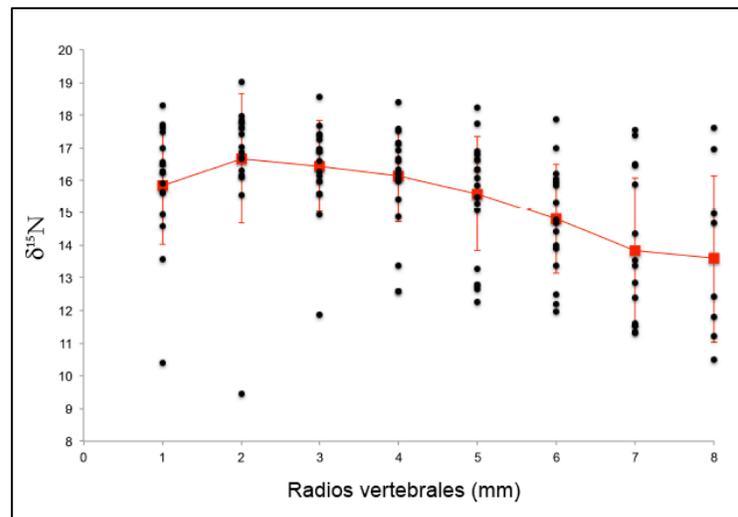


Figura 41. Variación isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del crecimiento vertebral de *P. glauca*.

8. DISCUSIÓN

8.1. *Alopias pelagicus*: Alimentación, nicho y traslapo trófico.

El *A. pelagicus* es una especie con una distribución circumglobal, y está distribuida ampliamente en el Océano Pacífico Oriental Tropical (OPOT), desde el Golfo de California hasta Ecuador, las islas Galápagos (Ecuador), Malpelo (Colombia), Cocos (Costa Rica), Revillagigedos (México) y Clipperton (Francia). Sin embargo a pesar de su amplia distribución, se han realizado pocos estudios enfocados a describir los aspectos tróficos de esta especie.

En Ecuador, varios autores han descrito los aspectos alimentarios de esta especie, mediante el uso de técnicas tradicionales como el de análisis de contenido estomacal, encontrando que *A. pelagicus* es un depredador especialista que se alimenta principalmente de los peces *Benthoosema panamense* y *Merluccius gayi*; y los calamares *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Ommastrephes bartramii* (Rendón & Pacheco, 2006; Calle-Morán, 2006 y 2010; Polo-Silva *et al.*, 2009 y 2013).

Actualmente, con el uso de técnicas químicas (análisis de isótopos estables), se han realizado nuevos esfuerzos para el entendimiento de papel funcional de *A. pelagicus* en aguas ecuatorianas. Calle-Morán (2010) analizó el tejido muscular encontrando valores medio de $\delta^{13}\text{C} = -16.3 \pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 13.1 \pm 1.3\text{‰}$; y concluyó que esta especie habita en zonas alejadas de la costa y en áreas profundas. Dichos valores concuerdan con los obtenidos por Polo-Silva *et al.* (2013) quienes analizaron la misma matriz orgánica ($\delta^{13}\text{C} = -16.0 \pm 0.2\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 13.8 \pm 1.1\text{‰}$) destacando la preferencia por el hábitat oceánico debido a los valores empobrecidos en $\delta^{13}\text{C}$.

Polo-Silva *et al.* (2013) incluyeron en su estudio el análisis del colágeno vertebral, encontrando valores promedio de $\delta^{13}\text{C} = -16.6 \pm 0.6\text{‰}$ (similar al de músculo) y de $\delta^{15}\text{N} = 9.5 \pm 0.5\text{‰}$ (diferente al de músculo). La similitud en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ puede estar relacionada a que la especie permanece gran parte de su vida en áreas relativamente alejadas de la costa donde habitan las presas que consume. Mientras que, las diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ estarían provocadas por las diferentes tasas metabólicas de los tejidos (MacNeil *et al.*, 2015) y la variabilidad de las presas

consumidas a lo largo de su crecimiento, ya que conforme las especies aumentan de tamaño adquieren diferentes destrezas que les permiten capturar una mayor variedad de presas de diferentes niveles tróficos. Esto reflejaría en las variaciones en las asignaciones isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en los diversos tejidos en diferentes escalas de tiempo.

En el presente estudio, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($-14.2\pm 0.7\text{‰}$) estuvieron enriquecidos con relación a los estudios anteriores, indicando que *A. pelagicus* prefirió hacer uso de zonas de alimentación cercanas a la costa, a diferencia de lo reportado por Polo-Silva *et al.* (2013) quienes reportaron que esta especie tiene mayor preferencia por zonas oceánicas. Estas diferencias principalmente se deben a las condiciones oceanográficas que presentan las Islas Galápagos, ya que en esta zona confluyen una variedad de corrientes marinas que permiten que en esta área, se den procesos que favorecen los mecanismos de surgencias que inducen afloramientos de fitoplancton y alta productividad (Álava, 2009), lo que hace que las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ mayores a -15.0‰ sean característica de zonas costeras (Páez-Rosas *et al.*, 2014).

El valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ ($9.8\pm 1.4\text{‰}$) concordó con el obtenido por los autores mencionados anteriormente, lo que sugiere la existencia de poca variabilidad en el consumo de presas con posiciones tróficas similares; resultado que se ajusta a lo señalado por Polo-Silva *et al.* (2009), quienes estudiaron la dieta de esta especie en las costas del Ecuador con base en contenidos estomacales, observando una pequeña variación interanual y una escasa variación estacional.

En los análisis tróficos por categorías (sexos y estadios de madurez), tanto en contenidos estomacales e isótopos estables en músculo, Calle-Morán (2006 y 2010) y Polo-Silva *et al.* (2009 y 2013) observaron que esta especie no presenta segregación sexual, ni por estadios de madurez; en cuanto a sus estrategias de alimentación. Resultado que se asemeja a lo observado en el presente estudio, ya que los machos ($-14.3\pm 0.5\text{‰}$) y hembras ($-14.1\pm 0.8\text{‰}$), tienen preferencias por zonas costeras y afinidad en el consumo de presas de posiciones tróficas similares (machos: $9.8\pm 1.3\text{‰}$; hembras: $9.7\pm 1.5\text{‰}$). Mientras que, Polo-Silva *et al.* (2013) en el análisis isotópico de vértebras observaron que los machos presentan mayor afinidad

por zonas oceánicas ($-18.6 \pm 0.3\text{‰}$) que las hembras, las cuales presentaron valores más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ ($-16.3 \pm 0.4\text{‰}$), atribuyendo dichas preferencias a que estos organismos en algunas etapas de su vida pueden incluir en su dieta presas costeras, más probablemente durante la madurez, estado que logran alcanzar en edades >7 años (Kwang-Ming *et al.*, 1999).

En cuanto a las preferencias de uso de hábitat por estadios de madurez, se observaron diferencias entre neonatos ($-13.8 \pm 0.7\text{‰}$; $10.3 \pm 1\text{‰}$) con respecto a juveniles ($-14.3 \pm 0.6\text{‰}$; $9.9 \pm 1.4\text{‰}$) y adultos ($-14.4 \pm 0.5\text{‰}$; $9.4 \pm 1.5\text{‰}$), tanto para las zonas de alimentación como en el consumo de presas de diversos niveles tróficos por parte de los adultos, mientras que los neonatos reflejan la señal isotópica de la madre. Este resultado difiere con lo observado en estudios anteriores (Calle-Morán, 2009; Polo-Silva *et al.*, 2013) donde encontraron similitudes entre estadios madurez sexual.

Estas diferencias probablemente se deban a dos razones principalmente: (1) el presente estudio fue más específico en categorizar y comparar los diferentes estadios de madurez (neonatos, juveniles y adultos), ya que se realizó un muestreo sistemático a lo largo del radio vertebral permitió así una mejor agrupación de la información y de esta manera visualizar los cambios en alimentación que se dan durante el crecimiento, mientras que, los estudios anteriores se limitaron a categorizar los individuos en inmaduros y maduros, generando información general de las preferencias tróficas y, (2) estas diferencias también pueden estar relacionadas a los aportes nutricionales suministrados por la madre a sus crías durante el desarrollo embrionario, quienes estarían reflejando la señal isotópica de la madre durante el nacimiento y sus primeras etapas de vida, característica que ha sido propuesta por varios autores (McMeans *et al.*, 2009; Olin *et al.*, 2010; Vaudo *et al.*, 2010).

Por ello, conocer la variabilidad isotópica de los juveniles de tiburones, proporcionaría información relevante de variaciones isotópicas inherentes en las poblaciones de tiburones, lo cual es de suma importancia para la comprensión de la variabilidad de sus dietas, ya que estos estadios tempranos de vida no representan su verdadera ecología y posición trófica, para lo cual es necesario complementar

análisis de juveniles a la par de estudios de contenido estomacal que permitan tener una mejor cuantificación de la dieta de estos estadios de madurez (Barnes *et al.*, 2008; Vaudo *et al.*, 2010).

A. pelagicus es considerado como un depredador especialista (Calle-Morán, 2010; Polo-Silva *et al.*, 2009), el cual tiene nicho alimentario estrecho debido a la baja variación en $\delta^{15}\text{N}$; infiriendo que las especies presas relevantes en su dieta presentan posiciones tróficas similares (Polo-Silva *et al.*, 2013). Sin embargo, la elevada varianza en el $\delta^{15}\text{N}$ (1.4) en este estudio sugiere que este depredador, es generalistas a la hora de consumir sus presas, tanto para sexos como por estadios de madurez; no obstante, realizando un estimación individual del nicho trófico en esta especie, se observó que el 80% de los individuos, mostraron valores de varianza en $\delta^{15}\text{N}$ menores a uno, por lo cual; se considera que dicha especie, individualmente es un depredador especialista en la búsqueda de alimento. Las observaciones de este comportamiento se atribuyen a dos motivos: (1) las vértebras, ya que este tejido tiene la ventaja de registrar los patrones de alimentación en su historia de vida, y (2) al muestreo sistemático realizado (~1 mm de distancia entre muestras) en cada uno de los individuos analizados; esto permitió evaluar el nicho isotópico individual y realizar inferencias a nivel individual y poblacional, aportando información para el mejor entendimiento del nicho trófico de esta especie.

8.2. *Carcharhinus falciformis*: Alimentación, nicho y traslapo trófico.

C. falciformis es una especie con un amplia distribución geográfica, en el Océano Pacífico Oriental, se encuentra desde Baja California (México) hasta Perú. Es principalmente epi-pelágica, y viven en aguas oceánicas; sin embargo, en ocasiones se le puede encontrar en zonas costeras (Compagno, 1984; Fischer *et al.*, 1995). Se alimenta de una gran variedad de presas sobre todo de peces óseos, cefalópodos y en algún grado de crustáceos (Fischer *et al.*, 1995), en pocas ocasiones tortugas marinas (Estupiñán-Montaño & Cedeño-Figueroa, 2005) y algunos mamíferos marinos (Andrade-Gonzales, 2005).

Existe un único trabajo en la región (Ecuador) que se enfoca al estudio de la alimentación de *C. falciformis*, realizado por Estupiñán-Montaño y Cedeño-Figueroa

(2005) quienes observaron que su espectro trófico estuvo compuesto principalmente de especies pelágicas como: peces (*Thunnus albacares* y *Thunnus* spp.), cefalópodos e incluso tortugas marinas, catalogando a este depredador como un consumidor especialista.

Entre otros esfuerzos realizados para conocer los aspectos alimentarios de *C. falciformis* a lo largo del Pacífico Oriental Tropical, se registran los trabajos realizados por Cabrera-Chávez-Costa (2003) y Cabrera-Chávez-Costa *et al.* (2010) en donde se reportó una preferencia hacia especies de origen epi-pelágico, siendo las principales presas *Dosidicus gigas*, *Coryphaena equiselis*, *Pleuroncodes planipes* y *Scomber japonicus*, catalogando a esta especie como un depredador especialistas.

Estos mismos autores, no observaron segregación por sexo o tallas; sin embargo, con base en la alimentación concluyeron que las hembras de *C. falciformis* se encuentran más en zonas alejadas de la costa, mientras que, los machos pueden migrar hacia zonas costeras en busca de alimento.

Pocos estudios han utilizado la técnicas de isótopos estables para conocer los aspectos tróficos de *C. falciformis*.

Galindo-Rosado (2014) analizó músculos y vértebras de *C. falciformis* en diferentes periodos de tiempo. Este autor concluyó que esta especie no presenta segregación sexual, ya que no detectó diferencias en las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, tanto en músculo como en vértebras; dichos resultados concuerdan con lo obtenido en el presente estudio. Además de ello, Galindo-Rosado (2014) detectó similitudes entre neonatos y adultos con respecto a sus valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Esos hallazgos concuerdan con lo obtenido en el presente estudio, similitudes que pueden deberse principalmente a que los neonatos reflejan las señales isotópicas de las madres debido a la transferencia de nutrientes durante el periodo de gestación.

Diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ ($\sim 1\text{‰}$) y $\delta^{15}\text{N}$ ($\sim 2\text{‰}$) puede estar relacionado con variaciones latitudinales de los valores isotópicos (Farrell *et al.*, 1995; Somes *et al.*, 2010). Se sabe que *C. falciformis* es una especie altamente migratoria y que tiene una amplia distribución en el Pacífico Oriental Tropical (Fischer *et al.*, 1995;

Compagno, 1984), lo que le permite a esta especie moverse y alimentarse en diferentes latitudes a lo largo de su vida y así, reflejar diferentes valores isotópicos.

El tiburón piloto *C. falciformis* es considerado como una especie de hábitos especialistas (Cabrera-Chávez-Costa, 2003; Andrade-Gonzales, 2005; Estupiñán-Montaño & Cedeño-Figueroa, 2005; Cabrera-Chávez-Costa *et al.* 2010), debido a que sus presas principales son peces de la familia Scombridae; lo cual concuerda con los resultados encontrados en el presente estudio, considerando que la varianza de $\delta^{15}\text{N}$ fue menor a uno (σ^2 : 0.94). Así mismo la amplitud de nicho trófico individual, mostró que el 96% de individuos presentaron una varianza $\delta^{15}\text{N}$ menor a uno, confirmando las observaciones hechas en estudios de contenido estomacal, referentes a nicho trófico. Sin embargo, Galindo-Rosado (2014) catalogó al tiburón piloto como un depredador generalista, tanto por sexos como por estadios de madurez, debido a la alta varianza en $\delta^{15}\text{N}$ (>1), infiriendo que esta especie se alimenta de distintas presas. Dicha diferencia, puede estar relacionada a la amplia área de estudio, así como las diferentes temporalidades incluidas (años 2003, 2004 y 2005).

8.3. *Prionace glauca*: Alimentación, nicho y traslapo trófico.

P. glauca constituye la segunda especie con los mayores volúmenes de captura en la zona (Colombo Estupiñán-Montaño, *comentario personal*, 2015); y al igual que otras especies de tiburones en el país, no se conoce sobre su biología. Actualmente sólo se registra como único trabajo el realizado por Briones-Mendoza & Armijos-Bravo (2012), quienes se enfocaron en estimar la edad y el crecimiento de esta especie dejando de lado otros aspectos ecológicos como su comportamiento trófico.

P. glauca tiene una amplia distribución geográfica a nivel mundial, y en el Océano Pacífico Oriental se encuentra desde Canadá hasta Argentina (Fischer *et al.*, 1995; Compagno, 1984); y es considerado como uno de los tiburones más abundantes a nivel mundial (Compagno, 1984). Estudios de ecología trófica basados en análisis de contenidos estomacales, mencionan que esta especie tiene una dieta amplia y que en promedio, el 49.4% está representado por cefalópodos y 38.5% de peces, ambos grupos representados por una alta variedad de presas; razón por la

cual es considerado como un depredador oportunista (Stevens, 1973; Clarke *et al.*, 1996; Kubodera, *et al.*, 2007; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2010; M^cCord & Campana, 2010).

Sumándose al esfuerzo de ampliar los conocimientos de la biología de *P. glauca* usando técnicas bioquímicas, MacNeil *et al.* (2005) realizan un estudio enfocado a conocer las relaciones isotópicas de varias especies de tiburones (*A. vulpinus* e *Isurus oxyrinchus*), incluida el *P. glauca* analizando tres tipos de tejido: hígado, músculo y cartílago observando diferencias entre los tejidos y entre las especies al caso de los valores de $\delta^{13}\text{C}$; mientras que, en $\delta^{15}\text{N}$ las diferencias no fueron muy evidentes. Las diferencias de $\delta^{13}\text{C}$ entre tejidos fueron atribuidas a la tasa de recambio de cada uno de ellos, ya que el hígado tiene una tasa de renovación dos veces más rápida que la del músculo (MacNeil *et al.*, 2005); sin embargo, la ausencia de las diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ fue justificada con que estos tiburones tienen una dieta constante a lo largo del tiempo.

Estrada *et al.* (2003) reporta valores isotópicos promedios de $\delta^{13}\text{C}$ empobrecidos ($-16.1 \pm 0.10\text{‰}$), concluyendo que esta especie tiene preferencia por ambientes oceánicos. Contrario a esto, MacNeil *et al.* (2005) observo asignaciones isotópicas promedio en $\delta^{13}\text{C}$ enriquecidas ($-13.7 \pm 0.15\text{‰}$) indicando preferencias por hábitats costeras. Ambos resultados concuerdan con lo observado en el presente estudio, donde se considera que *P. glauca* es una especie de hábitos oceánico-costero, esto debido al amplio intervalo isotópicos obtenido, el cual abarcan los valores de $\delta^{13}\text{C}$ reportados por Estrada *et al.* (2003) y MacNeil *et al.* (2005).

De acuerdo a los estudios de ecología trófica basados en contenidos estomacales en *P. glauca*, se ha observado una alta variedad de presas consumidas por esta especie, por lo cual es muy claro notar, que independientemente de la localidad en la que resida, muestra preferencias por hábitats oceánicos y por el consumo de una alta diversidad de presas (generalista), compuesta desde crustáceos, cefalópodos, mamíferos marinos hasta elasmobranquios, lo cual se refleja en su variabilidad de $\delta^{15}\text{N}$ (σ^2 : 2.1), lo cual es confirmando en este estudio.

8.4. Contribución de presas

En estudios de isótopos estables enfocados al conocimiento de la ecología trófica de las especies, vienen utilizando los modelos de mezcla isotópica de convierten en una herramienta que permite inferir sobre la contribución relativa de las presas o potenciales presas en la dieta de un depredador. Teniendo en cuenta lo anterior, en el presente estudio se aplicó un modelo de mezcla isotópica, usando como presas potenciales los cefalópodos: *D. gigas*, *S. oualaniensis*, *O. bartramii* y *L. diomedea*, y los peces: *Anchoa* spp., *A. thazard* y *L. argenteus*; presas que han sido reportadas en la dieta de las tres especies en estudios de ecología trófica con base en análisis de contenidos estomacales.

La aplicación del modelo de mezcla para inferir en la alimentación del *C. falciformis*, soporta los resultados de este trabajo, donde se lo ubica como un depredador especialista, ya que, de las siete potenciales presas utilizadas, solo *O. bartramii* contribuyen en un 70% a la dieta, seguido de *D. gigas* y *S. oualaniensis*. Si bien, dichas especies de cefalópodos no representan altos niveles de importancia en los estudios de contenidos estomacales realizados en otras zonas del Pacífico ecuatoriano, sí están presentes en su dieta (Estupiñán-Montaño y Cedeño-Figueroa, 2005). Estos resultados soportan el hecho que *C. falciformis* presenta hábitos principalmente oceánicos, ya que en estas zonas se distribuyen las presas que generalmente consume y que incluso se encuentran a lo largo de la columna de agua (0 a 1500 m de profundidad), característica que lo convierte en un depredador con preferencia al consumo de presas de origen oceánicos (Cervigón, *et al.*, 1992; Fischer, *et al.*, 1995).

A diferencia de *C. falciformis*, *P. glauca*, resultó ser generalista, resultado que es consistente con lo observado por varios autores que han estudiado la dieta de esta especie con base en análisis de contenidos estomacales (MacNeil *et al.*, 2005; Kubodera *et al.*, 2007; Pardo-Gandarilla *et al.*, 2007; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2010). El modelo de mezcla ratificó esta condición, ya que de las siete presas potenciales, ninguna presento valores significativos de contribución, evidenciándose un aporte uniforme, producto de que esta especie hace uso de una alta variedad de presas.

8.5. Posición trófica (PT)

Los tiburones juegan un rol importante en la red alimentaria marina a lo largo de su historia de vida, y algunas especies son reconocidas como depredadores tope en las comunidades marinas, no obstante, existe poca información cuantitativa sobre sus dietas. La existencia de muy pocas estimaciones cuantitativas sobre el nivel o posición trófica dificulta sustentar las presunciones de altas posiciones tróficas de algunas especies de tiburones (Brooks & Dodson, 1965).

Calle-Morán (2010), mediante la metodología propuesta por Cortés (1999), estimó la posición trófica de las poblaciones de *A. pelagicus* en el Pacífico ecuatoriano, obteniendo un valor promedio de NT=5.0 para las diferentes categorías de sexo y edad, por lo que catalogó a esta especie como un consumidor terciario. Sin embargo, dichos valores difieren a los obtenidos por Cortés (1999) para la familia Alopiidae, y a las estimaciones realizadas por Polo-Silva *et al.* (2009), quienes realizaron su estudio en la misma área geográfica y encontraron que el NT de *A. pelagicus* fue de 3.9.

Calle-Morán (2010), a su vez calculó la posición trófica de esta especie con base en estudios de contenido estomacal y valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ presentes en el músculo, obteniendo un valor promedio de PT=4.52. Por otra parte, Polo-Silva *et al.* (2013) mediante análisis isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$) en músculo, obtuvieron valores promedio de PT=4.1. Estos resultados difieren con lo obtenido en el presente estudio, ya que, la estimación de la posición trófica de esta especie fue menor (PT=2.5), considerando que *A. pelagicus* es un depredador secundario intermedio, de acuerdo a los criterios propuestos por Mearns *et al.* (1981).

En el presente estudio, las posiciones tróficas observadas para ambos sexos, fueron similares, lo cual es consecuente con lo observado por Polo-Silva *et al.* (2009 y 2013), quienes no distinguieron diferencias en sexos; sin embargo, difieren con lo estimado por Calle-Morán (2010), quien determinó que existe diferencia en la posición trófica de machos y hembras, además, encontró que los individuos inmaduros reflejaron un mayor nivel trófico que los individuos maduros, lo cual está acorde a lo encontrado en este estudio. Calle-Morán (2010) atribuyó dicha

observación a que posiblemente los neonatos y juveniles tienen una capacidad limitada para llegar hacia zonas más oceánicas, limitando su radio de acción a zonas costeras, donde pueden alimentarse de presas con mayor enriquecimiento isotópico, lo que significaría para ello un mayor fraccionamiento en sus tejidos, conclusión que se soporta en este trabajo. Sin embargo; en el presente estudio también se discute que los altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentes en estos estadios de madurez, se deben al reflejo de la señal isotópica de la madre debido a aportes nutricionales (vitelo) durante el periodo de gestación, observación que igualmente ha sido propuesta por otros autores (Olin *et al.*, 2010; Vaudo *et al.*, 2010; Bourg *et al.*, 2014).

Es importante mencionar que los resultados obtenidos en el presente estudio sobre la estimación de la posición trófica de *A. pelagicus*, no son muy confiables y deben ser tomados con precaución, ya que, el nivel trófico estimado es muy bajo para este depredador; considerando estimaciones realizadas por otros autores quienes ubican a *A. pelagicus* en un nivel trófico superior (>4.0) (Calle-Morán, 2010; Polo-Silva *et al.*, 2009), lo que sugiere que probablemente las vértebras no son un tejido que permita correcta estimación de nivel trófico para esta especie.

Las posiciones tróficas observadas tanto en este trabajo y en el de Galindo-Rosado (2014), difieren de las observadas por Yunkai *et al.* (2014), quienes obtuvieron valores más altos. Esto puede deberse a las bases utilizadas (zooplancton), si bien son similares en todos los estudios mencionados, difieren en sus valores isotópicos de ^{15}N . A través de análisis isotópicos de materia orgánica en nutrientes nitrogenados se han demostrado patrones latitudinales generándose un enriquecimiento de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ hacia mayores latitudes (Farrell *et al.*, 1995, Altabet, 2001). De igual manera, en un estudio de comunidades de copépodos a lo largo del Pacífico Oriental Tropical se detectó el mismo patrón de variabilidad, atribuyendo estos resultados a las diferentes concentraciones de nutrientes disponibles en el medio ambiente, las cuales son incorporadas a la red trófica a través del pastoreo por el macro y micro-zooplancton (López-Ibarra, 2008).

Las Islas Galápagos se encuentran en un punto geográfico donde confluyen varias corrientes marinas (Sur Ecuatorial, Subecuatorial o Cromwell, Humboldt y Panamá); las cuales poseen diferentes características, y generan grandes

afloramientos de fitoplancton debido a procesos de advección vertical y horizontal (Waliser *et al.*, 2005 en Palacios *et al.*, 2006). Además gracias a la ubicación geográfica del Archipiélago, este se encuentra expuesto a fuertes olas; mismas que desplazan la termoclina verticalmente, llevando consigo material nitrogenado rico en ^{15}N del fondo marino hacia la superficie del océano (Palacios *et al.*, 2006), lo cual es aprovechado por los productores primarios y de esta manera son incorporados a la red trófica marina.

No se observó diferencias sexuales significativas en el nivel trófico de *C. falciformis* resultado que coincide con lo reportado por Galindo-Rosado (2014); Sin embargo, en ambos estudios los valores calculados para las hembras fueron más elevados, sugiriendo que éstas se alimentan de presas de mayor nivel trófico, lo cual puede estar relacionado a procesos de crecimiento corporal y gonadal, ya que las hembras necesitan consumir presas con mayores aportes energéticos que les permita direccionar su energías en el crecimiento corporal y así fortalecer su fisiología reproductiva (Conrath *et al.*, 2004).

Este estudio encontró similitudes en la posición trófica de los neonatos con relación al estudio de Galindo-Rosado (2014); mientras que, los valores juveniles y adultos presentaron diferencias. En general los valores más elevados se observaron en las primeras categorías de edad (neonatos), esto puede estar relacionado con el mecanismo reproductivo (vivíparos placentario); ya que se ha documentado que las hembras de *C. falciformis* proporcionan una nutrición continua a sus crías en desarrollo, por medio de una conexión directa entre la madre y sus crías, medio por el cual los embriones adquieren los nutrientes de las presas consumidas y asimiladas por la madre, obteniendo de ellas un 99% de los nutrientes durante la gestación (Gilbert & Schlernitzauer, 1996 en Galindo-Rosado, 2014). Aportes nutricionales que pueden estar siendo reflejados en las asignaciones isotópicas de los primeros estadios de madurez (neonatos y juveniles), fenómeno ya que ha sido discutido por varios autores (McMeans *et al.*, 2009; Olin *et al.*, 2010; Vaudo *et al.*, 2010).

Cortés (1999) estimó mediante análisis de contenido estomacal que *P. glauca* es un consumidor terciario (PT=4.1). Por otra parte, Yunkai *et al.* (2014), mediante el uso de isótopos estables en músculo evaluaron el nivel trófico de varias especies de

tiburones, a *P. glauca* obteniendo un valor promedio de nitrógeno de $NT=4.2\pm0.3$, el cual es acorde a lo propuesto por Cortés (1999). El presente estudio, estimó que *P. glauca* tiene $PT=4.8\pm0.8$, valor que se acerca al obtenido por los autores mencionados anteriormente, ratificando su condición de consumidor terciario.

En contraste, Estrada *et al.* (2003) en su estudio estiman que la posición trófica de *P. glauca* es 3.8, siendo diferente a lo mencionado anteriormente; sin embargo, este resultado se asemeja al obtenido en este estudio para los adultos de esta especie ($PT=3.5$). La razón de esta similitud pueden ser que Estrada *et al.* (2003) hallan analizado músculos de ejemplares adultos quienes estarían reflejando las asignaciones isotópicas de las presas consumidas durante los últimos meses de vida (tasa de recambio del músculo [MacNeil *et al.* 2005]), lo que en este estudio podría representar la información isotópica de la última banda de crecimiento en las vértebras.

Sin embargo cabe destacar que comparar los resultados del estudio realizado por Yunkai *et al.* (2014) y los obtenidos en este trabajo, no es pertinente, pues, en ambos trabajos se utilizaron diferentes tipos de tejidos (músculos y vértebras), lo cual no los hace comparables. A su vez el trabajo realizado por Cortés (1999), quien usa una técnica diferente (contenido estomacal); sin embargo, es evidente que independientemente de la metodología utilizada, *P. glauca* presenta una alta posición trófica, lo cual puede deberse a sus estrategias alimentarias; es decir, al alto consumo de cefalópodos, peces, mamíferos marinos e incluso otros tiburones (Cortés, 1999; MacNeil *et al.*, 2005; Kubodera *et al.*, 2007; Markaida & Sosa-Nishizaki, 2010).

En el presente estudio, además de estimar la posición trófica general de *P. glauca*, se obtuvo valores por sexos sin observar diferencias significativas, sugiriendo de esta forma que los machos y las hembras, consumen presas de niveles tróficos similares. Igualmente, se estimó la posición trófica por estadios de madurez, observando que los neonatos y juveniles presentan valores más altos que los adultos, diferencias que puede deberse principalmente al enriquecimiento de ^{15}N que presentan estos estadios de madurez, producto del tipo de reproducción de la especie, ya que *P. glauca* al ser una especie vivíparo placentario, manteniendo una

relación directa madre-embrión, relación que le permite la transferencia del alimento consumido por las madres a sus crías. Dicho proceso puede ser análogo, a aquel observado en *C. falciformis*, especie que presenta el mismo tipo de reproducción, en el cual se ha determinado que existe una transferencia nutricional de la madre a sus crías de un 99%, con respecto a las presas consumidas (Gilbert & Schlernitzauer, 1996 en Galindo-Rosado, 2014).

8.6. Ontogenia alimentaria

En varias especies de tiburones, la variación ontogénica es común, debido a que los grandes tiburones pueden alimentarse de grandes presas, además, ellos tienen acceso a diferentes áreas de alimentación, y pueden segregarse por sexo y tallas (Lowe *et al.* 1996). Con el fin de evaluar dichas variaciones ontogénicas, el presente estudio evaluó el enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N , a lo largo de cada banda vertebral, posteriormente se organizó la información por estadios de madurez, y adicionalmente se realizaron estimaciones de edad con base en los radios vertebrales muestreados para *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*.

En *A. pelagicus* se obtuvieron registros isotópicos de 2 mm hasta los 16 mm, logrando estimar edades desde la etapa “embrionaria” hasta la adultez con +30 años; caracterizando así, la ontogenia alimentaria de toda la historia de vida de esta especie de tiburón. Evaluando el enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N en las vértebras de *A. pelagicus*, es claro observar que los primeros milímetros (4 a 6 mm) de la vértebra muestran mayor enriquecimiento de ^{15}N , mientras que, a partir de los 7 mm hasta los 15 mm, están empobrecidos con respecto al milímetro más cercano al “foco” de la vértebra (2 y 3 mm) y finalmente, el último milímetro muestreado (16 mm) se encuentra enriquecido en ^{15}N , incluso llegando a contar con valores similares a aquellos, de los primeros milímetros.

Esta variación en el enriquecimiento de ^{15}N se debe al consumo de diversas presas a lo largo del ciclo de vida de estas especies. La similitud que se observó entre los primeros milímetros muestreado (corresponden a la etapa “embrionaria” y neonatal), mientras que los últimos milímetros corresponden a la adultez; de esta forma los embriones y neonatos estarían reflejando la señal isotópica de la madre,

debido a la transferencia de energía materna a través del vitelo. Los valores de ^{15}N , sugieren que los individuos de *A. pelagicus*, dejan de reflejar la señal isotópica de la madre, entre los 6 y 7 mm (~ 1 y 2 años de edad).

A diferencia del ^{15}N , el ^{13}C presentó una clara tendencia al enriquecimiento isotópico de este elemento, sugiriendo que los individuos de *A. pelagicus* una vez que nacen, tienden a buscar zonas de alimentación cercanas a la costa o de alta productividad, situación que explicaría el enriquecimiento de ^{13}C observado en las últimas etapas de madurez sexual. Evidenciando un cambio ontogénico en las estrategias de alimentación de *A. pelagicus*.

Para *C. falciformis*, se obtuvieron registros isotópicos a partir de los centros vertebrales desde los 2 mm hasta los 13 mm de radio, dicho intervalo cubrió desde la etapa embrionaria hasta la adulta. De acuerdo a la estimación de edades, los individuo más viejos alcanzaron los 19 años de edad aproximadamente. El enriquecimiento de ^{15}N , presentó múltiples variaciones a lo largo del crecimiento vertebral, siendo los radios vertebrales más enriquecidos desde el 2do al 7mo, etapas en las que los individuos reflejan la señal isotópica de la madre debido a la transferencia de nutrientes durante el periodo de gestación. A partir de aquí, las variaciones son múltiples, dichas variaciones pueden estar relacionadas a los cambios de presas consumidas debido a las diferentes capacidades o destrezas que los individuos adquieren en su desarrollo, y a los diferentes hábitats frecuentados durante su crecimiento; lo cual está relacionado con el enriquecimiento del ^{13}C en los primeros milímetros de las vértebras, presentando este mayor enriquecimiento entre los 2 y 4 mm, quienes representan las etapas “embrionaria” y neonatal, de aquí en adelante, se ve una clara tendencia al empobrecimiento de este elemento, lo que sugiere, que los organismos de esta especie conforme crecen cambian de hábitats costeros a hábitats oceánicas, evidenciando cambios en su ontogenia alimentaria, mostrando mayor preferencia por el uso de zonas oceánicas, donde consumen principalmente atunes (Estupiñán-Montano y Cedeño-Figuera, 2005).

Con respecto a *P. glauca*, se obtuvieron señales isotópicas entre los 2 y 11 mm de radio vertebral, representando edades máximas estimadas de 4 años. Del total de muestras obtenidas, muy pocos de ellos reflejaron señales isotópicas de adultos; sin

embargo, considerando la poca información generada, los cambios ontogénicos en esta especie son evidentes; ya que, el enriquecimiento de ^{15}N y ^{13}C entre los 2 y 6 mm es mayor a aquellas asignaciones isotópicas de los demás radios vertebrales (7 a 11 mm), característica relacionada con la transferencia de nutrientes de la madre a sus embriones. Este enriquecimiento de ^{15}N , disminuye claramente con el crecimiento de los individuos, eliminando el efecto de la señal isotópica de la madre entre los 6 y 7 mm de radio vertebral (~1 y 2 años de edad, aproximadamente). El ^{13}C , muestra la misma tendencia que el ^{15}N , donde hay mayores asignaciones de ^{13}C en las primeras de vida, lo que estaría vinculado a hábitos costeros, pero, va cambiando conforme crece, pasando de zonas costeras a zonas oceánicas, cambio relacionado con la habilidad para buscar mayor cantidad de presas y aumentar su masa corporal con la finalidad de ser menos susceptible a la depredación por parte de otros tiburones.

9. CONCLUSIONES

- ✦ Las primeras etapas de vida (neonatos) de los tiburones *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, están enriquecidos en ^{15}N , probablemente debido al aporte de señal isotópica de la madre a causa de la transferencia de alimento mediante la placenta (vivíparos placentarios) o la producción de huevos para alimentar a los embriones (oofagia).
- ✦ Los tiburón *A. pelagicus* pierde el aporte isotópico (^{15}N) de su madre, a partir del primer año de edad (6 mm radio vertebral) donde se registró un gran empobrecimiento de este elemento. El tiburón *C. falciformis*, presenta una pérdida del aporte isotópico de la madre ≈ 3.2 años (7 mm de radio vertebral). Mientras que, en *P. glauca* esta pérdida sucede aproximadamente ≈ 1.5 años (6 mm de radio vertebral). La diferencia en las edades de las especies está dada por la diferente tasa de crecimiento de cada una, así como también el tiempo que pasan en sus áreas de crianza.
- ✦ Las fase juvenil de los tiburones *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, sufre un empobrecimiento de ^{15}N , probablemente debido a la “eliminación” de los “restos” isotópicos de su madre, para luego enriquecerse nuevamente en su etapa de adultos, donde recuren a diversas fuentes de alimento.
- ✦ Las vértebras del tiburón *A. pelagicus*, no son un buen tejido para la estimación del nivel trófico.
- ✦ Los tiburones *Carcharhinus falciformis* y *Prionace glauca* son consumidores terciarios.
- ✦ Particularmente *Alopias pelagicus* cambian de hábitat conforme aumentan de tamaño, haciendo uso de áreas poco productivas (zonas oceánicas) durante sus primeras fases de vida y a medida que crecen, buscan su alimento en zonas de mayor productividad (zonas costeras).
- ✦ Los tiburones *A. pelagicus* son especies que presentan hábitos generalistas, tanto por sexos como por estadios de madurez sexual; sin embargo, individualmente presentan tienden a presentar cierta especialización alimentaría.

- *A. pelagicus* es una especie que no presenta segregación por sexos ni por estadios de madurez, lo que sugiere que hacen uso de las mismas fuentes de alimentos.
- El tiburón piloto *C. falciformis* no presentan segregación sexual, presentando un alto grado de traslapo trófico, por lo cual, se cree que existe una alta competencia intra-específica por el alimento.
- El tiburón azul *P. glauca* presenta una mayor posición trófica que *Alopias pelagicus* y *Carcharhinus falciformis*, debido a que sus hábitos alimenticios generalistas, le permiten consumir presas de diversos niveles tróficos, incluyendo en su dieta incluso a otros elasmobranquios en su dieta.
- Usar técnicas bioquímicas junto con análisis de contenidos estomacales pueden ayudar a mejorar el conocimiento de las implicaciones tróficas y de la remoción de depredadores tope de los ecosistemas marinos.
- Los tiburones *A. pelagicus*, *C. falciformis* y *P. glauca*, presentan evidentes cambios ontogénicos a lo largo de sus historias de vida, lo que demuestra el usos de diversos hábitos y el consumo de diversos tipos de presas, de acuerdo a sus requerimiento y habilidades adquiridas.
- La aplicación del modelo de mezcla isotópico, confirmó la condición de un depredar especialista por parte de *C. falciformis* y la de es un generalista para *P. glauca*.
- El muestreo sistemático realizado (~1 mm de distancia entre muestras) en cada uno de los individuos analizados para las tres especies; permitió evaluar el nicho isotópico individual y realizar inferencias a nivel individual y poblacional, aportando información que mejor el entendimiento del nicho trófico.

10. RECOMENDACIONES

La estimación de la posición trófica de los depredadores debe realizarse con base en los valores isotópicos de los adultos; ya que, las señales de estadios tempranos (neonatos y juveniles), pueden estar influenciadas por la señal isotópica de la madre, lo cual estaría llevando a una sobre-estimación del nivel trófico de los organismos en estudio.

Ampliar la información referente a las asignaciones isotópicas de potenciales presas de las diversas áreas de estudio, que permitan utilizar los modelos de mezcla para realizar inferencia sobre las principales presas que pueden estar consumiendo las especies de tiburones en esta región del Pacífico.

BIBLIOGRAFÍA

- Álava, J. J. 2009. Carbon productivity and flux in the marine ecosystems of the Galapagos Marine Reserve based on cetacean abundances and trophic indices. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 44(1): 109-122.
- Altabet, M. A. 2001. Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional NO_3^- utilization in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography*. 46(2): 368–380.
- Andrade-González, Z. S. 2005. Hábitos alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* en el Océano Pacífico Oriental. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, la Paz (México), 144 pp.
- Barnes, C., S. Jennings, N. V. C. Polunin & J. E. Lancaster. 2008. The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Oecologia*. 155: 227-235. DOI: 10.1111/j.1095.8649.2010.02813.x.
- Bearhop, S., C. E. Adams; S. Waldrons, R. A. Fuller & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*. 73, 1007-1012.
- Bethea, D. M., J. A. Buckel & J. K. Carlson. 2004. Foraging ecology of the early life stage of four sympatric shark species. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 268: 245-264.
- Blanco-Parra, M. P., F. Márquez-Farías & F. Galván-Magaña. 2008. Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), in the northwest coast off Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 43(3):513-520.
- Bolaño, N. 2009. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en aguas ecuatorianas. M.S. Tesis, Instituto Politécnico Nacional, México.
- 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.
- Briones-Mendoza, J. & J. Armijos. 2012. Edad y crecimiento del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en la zona del Pacífico ecuatorial. Tesis de Licenciatura. Universidad Laica “Eloy Alfaro” de Manabí. Ecuador. 74pp.

- Brooks, J. & S. I. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*. 150: 28-35.
- Calle-Morán, M. 2010. Ecología trófica del tiburón zorro pelágico *Alopias pelagicus* en Santa Rosa de Salinas, Pacífico Ecuatoriano. *Tesis de Maestría*. UNAM. 87pp.
- Calle-Moran, M. 2010. Ecología trófica del tiburón zorro pelágico *Alopias pelagicus* en Santa Rosa de Salinas, Pacífico Ecuatoriano. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castañeda-Suarez, J & L. Sandoval-Londoño. 2004. Hábitos alimentarios de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en el Pacífico Ecuatoriano. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. 141pp.
- Cervantes-Gutiérrez, F. 2013. Edad y crecimiento de *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1830) en la zona oceánica del Pacífico oriental tropical. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – CICIMAR. 55pp.
- Cervigón, F., R. Cipriani, W. Fischer, L. Garibaldi, M. Hendrickx, A. J. Lemus, R. Márquez, J. M. Poutiers, G. Robaina & B. Rodríguez. 1992. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional del sur de América. Fichas FAO de Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. FAO. Roma. 463 pp.
- Cabrera-Chávez-Costa, A. 2003. Hábitos alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) en la costa Occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – CICIMAR. México. 110pp.
- Cabrera-Chávez-Costa, A. A., F. Galván-Magaña, O. Escobar-Sánchez. 2010. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.* 26, 499-503. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2010.01482.x
- Carlisle, A. B., K. J. Goldman, S. Y. Litvin, D. J. Madigan, J. S. Bigman, A. M. Swithenbank, T. C. Kline Jr. & B. A. Block. 2015. Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic

shark. Proc. R. Soc. B 282: 20141446.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1446>

- Carrera-Fernández, M., F. Galván-Magaña & B. P. Ceballos-Vázquez. 2010. Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off Baja California Sur, México. *Aqua, International Journal of Ichthyology*. 16; 3-15.
- Clarke, M. R., D. C. Clarke, H. R. Martins & H. M. Da Silva. 1996. The diet of the blue shark (*Prionace glauca* L.) in Azorean waters. *Arquipélago. Life and Marine Sciences* 14A: 41-56. Ponta Delgada. ISSN 0873-4704.
- Clarke, M. R. & J. L. Stevens. 1987. Cephalopods, blue shark and migration. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 54: 949-957.
- Clementz, M. T. & P. L. Koch. 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*. 129: 641-471.
- Compagno, L. J. V. 1984. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known date. Parte 1 – 2. Hexanchiformes to Carcharhiniformes. *FAO Fisheries Synopsis* 125(4): 1-655.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet composition and trophic level in shark. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 707-717.
- Créach, V., M. T. Schrick, G. Bertru & A. Mariotti. 1997. Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 44: 599-611.
- Conrath, C. L. 2004. Chapter 7: Reproductive biology. En: Musick, J. A. & R. Bonfil. (Eds). 2004. *Elasmobranch Fisheries Management techniques*. APEC Fisheries Working Group. Singapore. 133-164pp.
- Daly, R., P. W. Pierre & M. J. Smale. 2013. Comparative feeding ecology of bull shark (*Carcharhinus leucas*) in the coastal water on the southwest Indian Ocean inferred from stable isotope analysis. *PLoS ONE* 8(10): e78229. Doi: 10.1372/journal.pone.0078229.
- DeNiro, M. & 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. *Geochim Cosmochim 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.
- Dulvy, N. K., J. K. Baum, S. Clarke, L. J. V. Compagno & E. Cortés *et al.* 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 49-482. Doi: 10.1002/aqc.975.
- Ellis, J. R., M. G. Pawson & S. F. Shackley. 1996. The comparative feeding ecology of six species of sharks and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 76: 89-106.
- Estrada, A. J., A. Rice, M. E. Lutcavage & G. B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 83, 1347-1350.
- Estrada, A. J., A. N. Rice, L. J. Natanson & G. B. Skomal. 2006. Use of isotopic analysis of vertebrate in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white shark. *Ecology*, 87(4). 829 – 834
- Estupiñán-Montaño, C & L. G. Cedeño-Figueroa. 2005. Estudio de los hábitos alimenticios mediante el análisis del contenido estomacal del tollo mico *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) y los tiburones martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758), en el área de Manta – Ecuador. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Laica “Eloy Alfaro” de Manabí. Manta – Ecuador. 112pp.
- Estupiñán-Montaño, C., L. G. Cedeño-Figueroa & F. Galván-Magaña. 2009. Hábitos alimenticios de la cornuda común *Sphyrna lewini* en el Pacífico ecuatoriano. *Rev. Biol. Mar. Ocean.* 44(2): 379-386.
- 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. E. Carpenter & V. H. Niem.

1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental, 1813 pp. FAO, Roma.
- Fry, B. y C. R. Arnold. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp. *Oecologia*. 54: 200-204.
- Fry, B. & B. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicator of carbon flow in marine and freshwater ecosystem. *Contribution in Marine Science* 27: 13-47.
- Fry, B. 2006. Stable Isotope Ecology. Spring. Business Media. New York. USA. 308pp.
- Galindo-Rosado, M. A. 2014. Composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) durante el desarrollo ontogénico del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la zona oceánica del Pacífico Oriental Tropical. *Tesis de Maestría*. Centro Interdisciplinarios de Ciencias Marinas – CICIMAR. 104pp.
- Galván, F., H. Nienhuis & A. P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California, Mexico. California, USA. *California Fish and Game*. 75. pp. 74-84.
- Galván-Tirado, C. 2007. Biología reproductiva del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis*, capturado en el Golfo de Tehuantepec. *Tesis de Maestría*. Ciencias del Mar y Limnología. México. 57 pp.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. E U. A. 416 pp.
- Green, J. R., A. Hearn, J. Suarez, D. Acuna & P. Salinas. 2014. Shark investigation in the Galapagos Marine Reserve. Whale shark project fieldwork report 2014 season. 20 pp.
- Gu, B., D. M. Schell, X. Huang & F. Yie. 1996. Stable isotope evidence for dietary overlap between two planktivorous fishes in the aquaculture ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2814-2818.
- Hammerschlag, N. & J. Sulikowski. 2011. Killing for conservation: the need for alternative to lethal sampling of apex predatory sharks. *Endager Species Res* 14: 135-140. Doi:10.3354/esr00354.
- Hazin, F. H., P. G. V. Oliveira & B. C. L. Macena. 2007. Aspects of the reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis* (Nardo, 1827), in the vicinity of Archipelago of Saint Peter and Saint Paul, in the equatorial Atlantic Ocean.

- Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*. 60(2): 648-651.
- Hearn, A., J. Ketchum, P. Klimley, E. Espinoza, & C. Peñaherrera. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galápagos Marine Reserve. *Mar. Biol.* 157:1899–1915
- Henderson, A. C., K. Flannery & J. Dunne. 2001. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic. *Journal of Fish Biology*. 58, 1347-1358. Doi:10.1006/jfbi.2000.1547.
- Herzka, S. Z. 2003. Ecología de isótopos estables. Departamento de Ecología CICESE. En: <http://ecologia.cicese.mx/~sherzka/>
- Hobson, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*. 120: 314-326.
- Hobson, K. A. & R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: Turnover of $\delta^{13}\text{C}$ in tissues. *The Condor*. 94: 181–188. DOI:10.2307/1368807
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x.
- Hussey, N. E., J. Brush, I. D. McCarthy & A. T. Fisk. 2010. $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ diet- tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comp Biochem Physiol A* 155: 445-453. doi:10.1016/j.cbpa.2009.09.023.
- Jackson, A., R. Inger, A. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80(3), 595-602. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x
- Jaeger, A., P. Blanchard, P. Richard & Y. Cherel. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Marine Biology*. 156(6): 1233-1240. DOI:10.1007/s00227-009-1165-6.
- Kim, S. L. & P. L. Koch. 2012. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fish.* 95:53-63. DOI: 10.1007/s10641-011-9860-9.

- Kim, S. L., M. T. Tinker, J. A. Estes & P. L. Koch. 2012. Ontogenetic and among-individual variations in foraging strategies of northeast pacific white sharks based on stable isotope analysis. *PLoS ONE*, 7(9):1-11. DOI: 10.1371/journal.pone.0045068.
- Kubodera, T., H. Watanabe & T. Ichii. 2007. Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific. *Rev. Fish Biol. Fisheries*. 17:111-124.
- Layman, C. A., M. O. Hammill, D. A. Arrington & D. B. Jepsen. 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology*. 86: 2530-2535.
- Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montan & D. M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community wide measures of trophic structure?. *Ecology*. 88(1): 42-48.
- LeBrasseur, R. J. 1964. Stomach Contents of Blue Shark (*Prionace glauca* L.) Taken in the Gulf of Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 21(4): 861-862
- Liu, K., T. Chen, T. Liao & S. Joung. 1999. Age, growth and reproduction of the Pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus* in the North-western Pacific. *Copeia*. 1: 68-74.
- López, G. A. 2008. Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el océano Pacífico oriental tropical. *Tesis de Doctorado*. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – CICIMAR. La Paz. B.C.S. México. 92 pp.
- Lowe, C. G., B. M. Wetherbee, G. L. Crow & A. L. Tester. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes* 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*. Vol. 302: 199-206.
- Margalef, D. 1969. Perspective in ecological theory. Chicago, USA. Chicago Univ. Press, 111 p.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2010. Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review

- on its feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 90(5), 977-994. Doi:10.1017/S0025315409991597.
- Matich, P. M. R. Heithaus & C. A. Layman. 2010. Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67:877-885.
- McCord, M. E. & S. E. Campana. 2010. A Quantitative Assessment of the Diet of the Blue Shark (*Prionace glauca*) off Nova Scotia, Canada. *J. Northw. Atl. Fish.Sci.*, Vol. 32: 57-63.
- McMeans, B., J. Olin & G. Benz. 2009. Stable isotope comparisons between embryos and mothers of a placental shark species. *Journal of Fish Biology*. 75: 2464-2474.
- McPeck, M. 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs*. 68 (1): pp. 1-23.
- Mearns, A. J., D. R. Young, R. J. Olson & H. A. Schafer. 1981. Trophic structure and the cesium-potassium ratio in pelagic ecosystems. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 22: 99–110.
- Meyer, C., Papastamatiou Y. & Holland K. 2010. A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii. *Mar. Biol.* 157:1857–1868.
- Ministerio de Comercio Exterior, Industrialización, Pesca y Competitividad (MICIP). 2006. Plan de acción nacional para la conservación y manejo de Tiburones de Ecuador. 44 pp.
- Molina, R. 2006. Plan de Manejo Parque Nacional Galápagos. Ecuador. 348 pp.
- Moore, J. & B. Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letter*. 11: 470-480.
- Newsome, S., C. Martinez Del Rio, S. Berhop & D. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5(8): 429-436.
- Niño-Torres, C. A., J. P. Gallo-Reynoso, F. Galván-Magaña, E. Escobar-Briones & S. A. Macko. Isotopic analysis of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ “a feeding tale” in teeth of

- the longbeaked common dolphin, *Delphinus capensis*. *Marine Mammal Science*. 22(4): 831-846. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2006.00065.x.
- Olin J. A., N. E. Hussey, A. Grgicak-Mannion, M. W. Fritts, S. P. Wintner & A. T. Fisk. 2013. Variable ^{15}N diet-tissue discrimination factor among shark: Implications for trophic position, diet and food web models. *Plos ONE*. Volumen 8. Issue 10. E77567. 11 pp.
- Páez-Rosas, D., D. Aurióles-Gamboa, J. J. Alava & D. M. Palacios. 2012. Stable isotopes indicate differing foraging strategies in two sympatric otariids of the Galapagos Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. (424-425): 44-52. DOI: 10.1016/j.jembe.2012.05.001.
- Pak, H. & J. Zaneveld. 1974. Equatorial front in the eastern Pacific ocean. *J. Phys. Oceanogr.* 4: 570-578.
- Palacios, D. M. 2002. Factors influencing island-mass effect of the Galápagos Archipelago. *Geophysical Research Letters*. 29(23): 1-4. DOI: 10.1029/2002GL016232.
- Palacios, D. M., S. J. Bograd, D. G. Foley & F. B. Schwing. 2006. Oceanographic characteristics of biological hot spots in the North Pacific: A remote sensing perspective. *Deep-Sea Research II*. 53: 250-569.
- Parnell, A. R. Inger, S. Bearhop & A. L. Jackson. 2008. SIAR: Stable isotope analysis in R. <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html>.
- Parnell, A., R. Inger, S. Bearhop & A. L. Jackson. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PloS ONE*. 5(3): 1-5. DOI: 10.1371/journal.pone.0009672.g001.
- Pardo-Gandarillas, M. C., F. Duarte, J. Chong & C. M. Ibáñez. 2005. Dieta de tiburones juveniles *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) en la zona litoral centro-sur de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 42(3): 365-369.
- Peterson, B. J. & B. Fry. 1987. Stable isotope in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Plan de Manejo Parque Nacional Galápagos. 2006. Ministerio del Ambiente Ecuador. 348 pp.

- Phillips, D. L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*. 127: 166-170
- Pinkas, L, S. Oliphant & I. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California water. Department Fish and Game. *Fishery Bulletin*. 152:105pp.
- Polo-Silva, C., L. Rendón & F. Galván-Magaña. 2009. Descripción de la dieta de tiburones zorro (*Alopias pelagicus*) y (*Alopias superciliosus*) durante la época lluviosa en aguas ecuatorianas. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4(4): 556-571.
- Polo-Silva, C., S. D. Newsome, F. Galván-Magaña, M. Grijalba-Benedeck & A. Sanjuan-Muñoz. 2013. Trophic shift in the diet of the pelagic thresher shark base don stomach contents and stable isotope analyses. *Marine Biology Research*. 9(10): 958-971. DOI:<http://dx.doi.org/10.1080/17451000.2013.793802>.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83(3): 703-718.
- Pozo-Liriano, J. 2012. Determinación de los hábitos alimenticios en juveniles de *Sphyrna zygaena* Linnaeus, 1758, (Chondrychthyes: Sphyrnidae) en el puerto pesquero de Santa Rosa de Salinas. Provincia de Santa Elena durante enero a diciembre de 2011. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Estatal Península de Santa Elena. 156pp.
- Raje, S. G., G. Matheu, K. K. Joshi, R. J. Nai, G. Mohanraj, M. Srinath, S. Gomathy et al. 2002. Elasmobranch fisheries of India: an appraisal. *Special Publication Central Marine Fisheries Research Institute*. 71, 76pp.
- Romero-Caicedo, A. F., F. Galván-Magaña & J. Martínez-Ortiz. 2014. Reproduction of the pelagic thresher shark *Alopias pelagicus* in the equatorial Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 94(7): 1501-1057. DOI: 10.1017/S0025315414000927.
- 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.
- Rendón-Macías, L. & F. Pacheco-Triviño. 2006. Hábitos tróficos de los tiburones zorros: *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 y *Alopias superciliosus* Lowe, 1839 en la paya de Tarqui, Manta, Ecuador. *Tesis de Licenciatura*. Universidad Laica “Eloy Alfaro” de Manabí. 107pp.
- Sainsbury, K. J., A. E. Punt, & A. D. M. Smith. 2000. Design of operational management strategies for achieving fishery ecosystem objectives. *ICES Journal of Marine Science*. 57: 731–741.
- Smale, M. J. & G. Cliff. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *Sphyrna zygaena* and *S. mokarran*) from Kwazulu-Natal, South Africa. *South African Journal of Marine Science*. 20: 241-253.
- Somes, C. J., A. Schmittener, E. D. Galbraith, M. F. Lehmann, M. F. Altabet, J. P. Montoya, R. M. Letelier, A. C. Mix, A. Bourbonnais & Eby, 2010. Simulating the global distribution of nitrogen isotopes in the ocean. *Global Biogeochem. Cycles*. 24. GB4019. DOI: 10.1029/2009GB003767.
- Stevens, J. D. 1973. Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca* L.) off south-west England. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 53, 357-361.
- Stevens, J. D., R. Bonfil, N. K. Dulvy & P. A. Walker. 2000. The effects of fishing on shark, rays, and chimeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystem. *ICES J Mar Sci* 57:476-495.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl & N. A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotope in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*. 57: 32-37.
- Vander Zanden, M. J., G. Caban & J. B. Rasmussen. 1997. Comparing the trophic position of litoral fish estimated using stable nitrogen isotope ($\delta^{15}\text{N}$) and dietary data. *Canadian Journal Fish Aquatic Science*. 54: 1142-1158.
- Vaske-Júnior, T. & G. Rincón-Filho. 1998. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) E Anesuim (*Isurus oxyrinchus*) em águas oceánicas no sul do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 58(3): 445-452.

- Valverde, S. 2007. Informe final Campaña Pride Galápagos. Universidad de Guadalajara México. 90pp.
- Vaudo, J. J., P. Matich & M. R. Heithaus. 2010. Mother – offspring isotopes fractionation in two species of placental sharks. *Journal of Fish Biology* 77. 174-1727. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02813.x.
- Walker, J. L, C. W. Potter & S. A. Macko. 1990. The diets of modern and historic bottlenose dolphin populations reflected through stable isotopes. *Mar. Mamm. Sci.* 15(2): 335-350.
- White, W. T. & P. R. Last. 2012. A review of the taxonomy of chondrichthyan fishes: a modern perspective. *Journal of Fish Biology*. 80, 901-917.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman y Hall. E. U. A. 404 pp.
- Worm, B., B. Davis, L. Kattemer, C. A. Ward-Paige, D. Chapman *et al.* 2013. Global catches, exploitation rates and rebuilding options for sharks. *Mar. Policy*. 40: 194-204. Doi: 10.1016/j.marpol.2012.12.034.
- Yunkai, L., Y. Gong, X. Chen, X. Dai & J. Zhu. 2014. Trophic ecology of shark in the Mid-East Pacific Ocean inferred from stable isotopes. *J. Ocean Univ. China (Oceanic and Coastal Sea Research)*. 13(2): 278-282. DOI: 10.1007/s11802-014-2071-1.

REFERENCIAS ELECTRÓNICAS

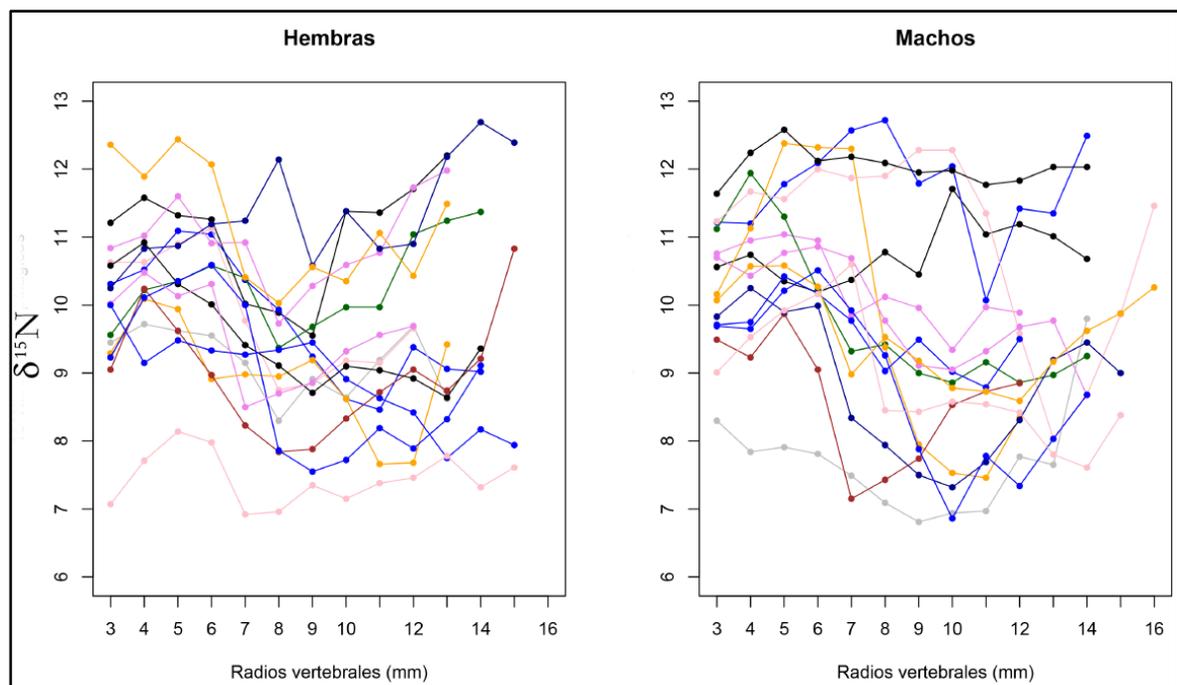
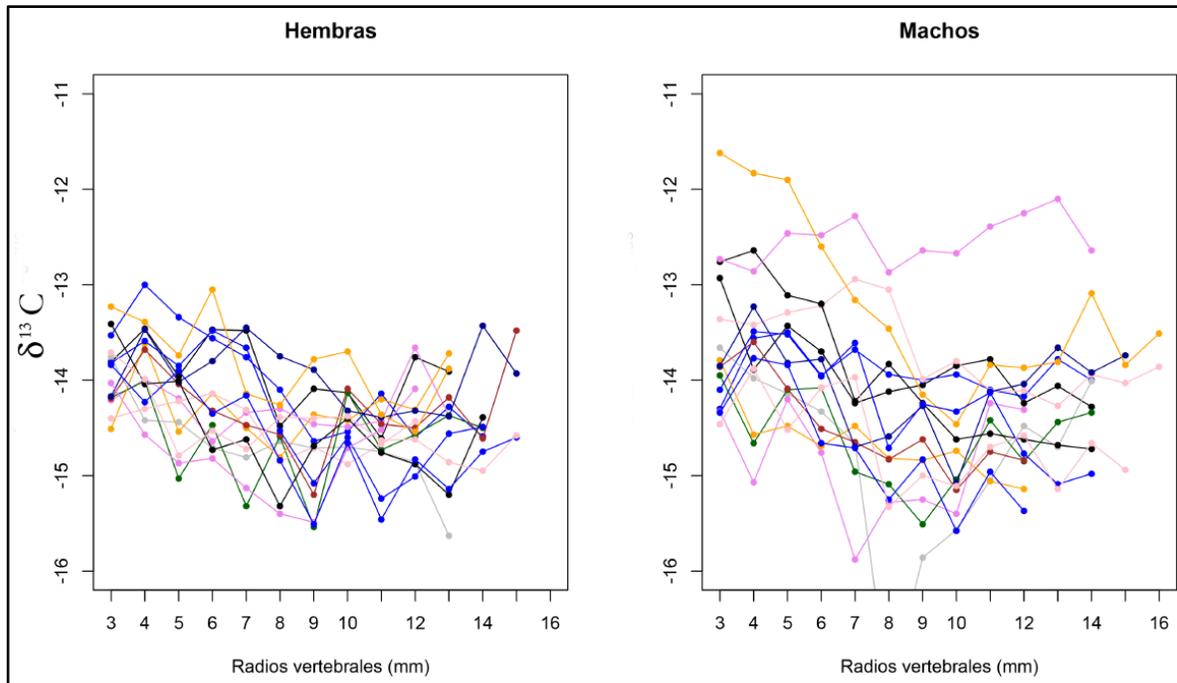
- Instituto Oceanográfico de la Armada (INOCAR). 2011. Derrotero de las costas Ecuatorianas. <http://www.inocar.mil.ec/web/index.php/derrotero-costas-ecuatorianas> (bajado 17 de noviembre de 2015).

ANEXOS

Anexo 1. Intervalo isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, posición trófica y grado de especialidad individual (varianza $\delta^{15}\text{N}$) de *Alopias pelagicus*.

Individuos	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$				$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$				Varianza	PT
	Mínimo	Máximo	Media	Dif ‰	Mínimo	Máximo	Media	Dif ‰	$\delta^{15}\text{N}$	
1	-14.6	-13.5	-13.9	1.2	9.6	12.2	11.0	2.7	0.70	3.0
2	-14.3	-12.9	-13.9	1.4	10.2	11.7	10.8	1.5	0.18	2.9
3	-14.6	-13.0	-14.0	1.6	8.5	11.1	9.8	2.6	0.83	2.5
4	-15.6	-13.8	-14.7	1.9	8.3	9.7	9.2	1.4	0.24	2.3
5	-14.6	-13.7	-14.3	1.0	9.7	12.0	10.9	2.3	0.42	3.0
6	-15.5	-14.0	-14.6	1.5	9.4	11.4	10.3	2.0	0.43	2.7
7	-14.3	-13.5	-13.9	0.8	10.1	12.7	11.7	2.7	0.55	3.3
8	-14.8	-13.6	-14.3	1.2	7.7	10.1	9.0	2.4	0.61	2.2
9	-14.9	-14.1	-14.5	0.7	8.8	11.1	9.9	2.4	0.80	2.6
10	-17.3	-13.7	-14.8	3.6	6.8	9.8	7.7	3.0	0.65	1.7
11	-15.9	-14.2	-14.9	1.7	9.3	11.0	10.3	1.7	0.35	2.7
12	-15.5	-14.0	-14.6	1.6	8.9	11.9	9.8	3.1	1.18	2.5
13	-15.2	-13.5	-14.3	1.7	7.8	10.8	9.0	3.0	0.76	2.2
14	-14.4	-13.4	-13.9	1.0	10.3	12.7	11.3	2.4	0.58	3.2
15	-15.1	-13.8	-14.7	1.4	7.5	12.4	9.9	4.9	4.16	2.6
16	-15.3	-13.4	-14.5	1.9	8.6	10.9	9.5	2.3	0.58	2.4
17	-15.2	-13.5	-14.3	1.8	7.6	10.6	8.9	3.0	1.27	2.2
18	-14.3	-12.9	-13.7	1.3	8.0	12.3	11.0	4.2	1.88	3.0
19	-15.5	-14.0	-14.8	1.5	8.5	10.5	9.6	2.0	0.49	2.4
20	-14.5	-13.1	-13.8	1.5	10.0	12.4	11.2	2.4	0.79	3.1
21	-15.2	-13.6	-14.5	1.6	7.2	9.9	8.6	2.7	0.81	2.1
22	-15.1	-13.2	-14.1	1.9	7.3	10.3	8.8	2.9	1.06	2.2
23	-14.7	-12.6	-13.9	2.1	11.6	12.6	12.0	0.9	0.06	3.4
24	-15.5	-13.8	-14.6	1.7	7.8	10.0	8.9	2.3	0.46	2.2
25	-15.6	-13.8	-14.7	1.8	8.8	10.4	9.6	1.6	0.27	2.4
26	-15.0	-13.7	-14.5	1.2	6.9	8.1	7.4	1.2	0.15	1.6
27	-12.9	-12.1	-12.5	0.8	8.7	10.9	9.9	2.2	0.59	2.6
28	-14.5	-11.6	-13.2	2.8	8.6	10.6	9.6	2.0	0.48	2.5
29	-15.1	-13.5	-14.2	1.6	6.9	10.5	8.8	3.7	1.48	2.2
30	-15.3	-13.9	-14.6	1.5	7.6	10.6	8.9	3.0	0.83	2.2

Anexo 2. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por individuo y sexos de *Alopias pelagicus*.



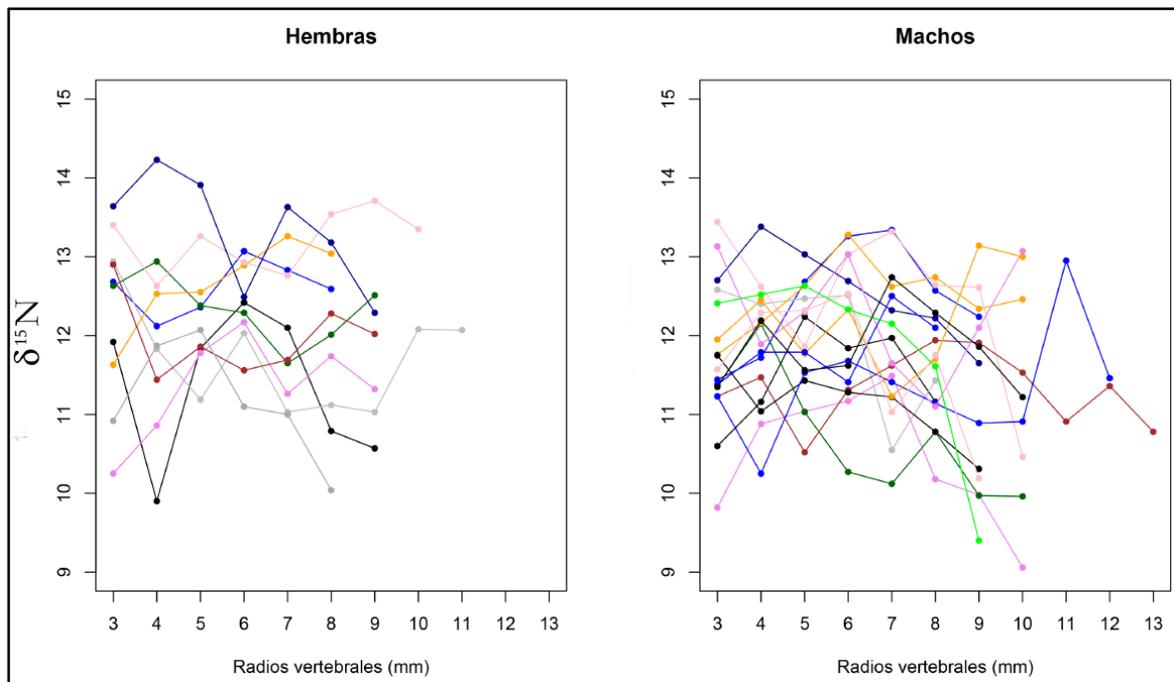
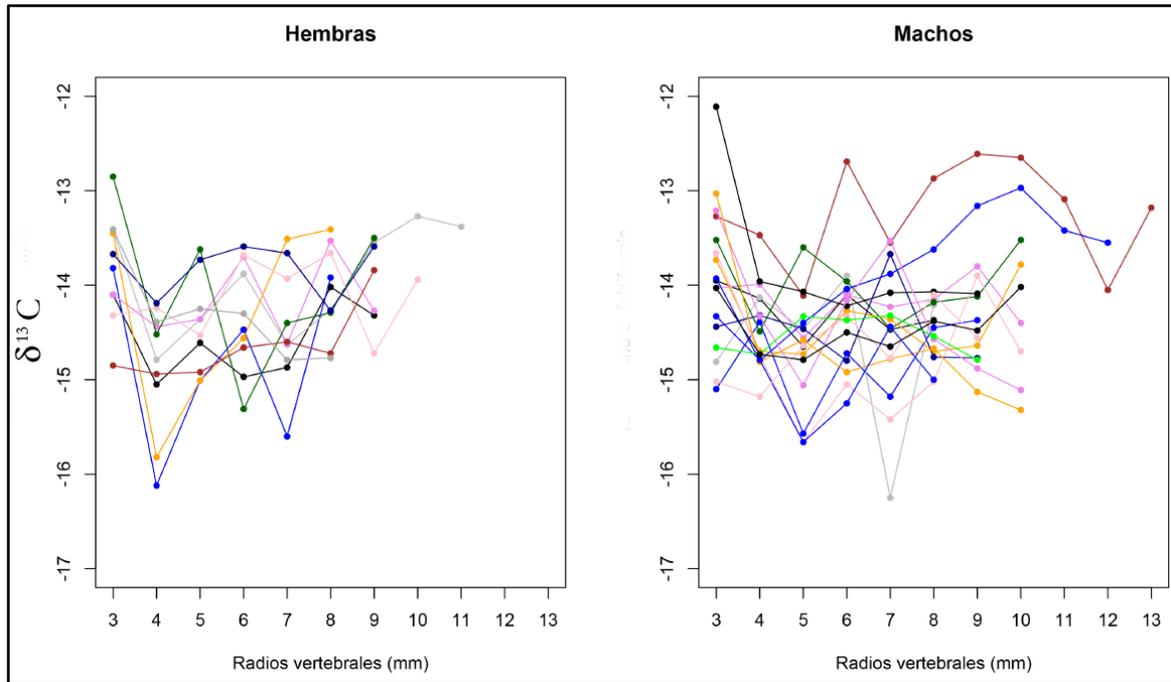
Anexo 3. Traslado isotópico interindividual de *Alopias pelagicus*.

Org.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30			
1	-	0,1	0	0,3	0,1	0,4	0	0	0	0	0,1	0	0,8	0	0	0	0,7	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
2		-	0,1	0	0,1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0,4	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
3			-	0,2	0	0	0	0,4	0	0	0	0,2	0,4	0	0,1	0,3	0,5	0,5	0	0	0,3	0,2	0	0,3	0,1	0	0	0,1	0,7	0,3	0		
4				-	0	0	0	0,3	0,1	0	0	0,6	0,1	0	0,6	0,5	0,1	0	0,4	0	0,3	0	0	0,6	0,3	0	0	0	0,3	0,5	0		
5					-	0,2	0,1	0	0,1	0	0,2	0,2	0	0,3	0,3	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
6						-	0	0	0,2	0	0,7	0,8	0	0	0,8	0,2	0	0	0,3	0,1	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0		
7							-	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0,2	0	0,3	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0		
8								-	0	0,1	0	0,2	0,6	0	0,2	0,2	0,6	0	0,1	0	0,7	0,5	0	0,5	0,1	0	0	0,1	0,9	0,4	0		
9									-	0	0,1	0,4	0	0	0,3	0,2	0	0	0,3	0	0	0	0	0,1	0,2	0	0	0	0	0	0,1	0	
10										-	0	0	0,1	0	0,2	0	0,3	0	0	0	0,5	0,3	0	0,1	0	0,3	0	0	0	0,6	0,1	0	
11											-	0,5	0	0	0,6	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	
12												-	0	0	1,3	0,7	0	0	0,8	0,1	0,2	0	0	0,5	0,6	0	0	0	0	0,2	0,4	0	
13													-	0	0,2	0,1	0,8	0,1	0	0	0,6	0,3	0	0,4	0	0	0	0,1	0,8	0,3	0	0	
14														-	0	0	0,4	0	0,6	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
15															-	0,6	0,3	0	0,8	0	0,5	0	0,1	0,7	0,5	0	0	0	0,4	0,7	0	0	
16																-	0,1	0,1	0,5	0	0,2	0	0	0,4	0,5	0	0	0	0,2	0,4	0	0	
17																	-	0,1	0	0,8	0,4	0	0,5	0	0	0	0	0,1	1	0,4	0	0	
18																		-	0	0,8	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	
19																			-	0	0	0	0,3	0,7	0	0	0	0	0	0	0,2	0	
20																				-	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
21																					-	0,5	0	0,7	0	0	0	0,1	1	0,6	0	0	
22																						-	0	0,1	0	0	0	0,3	0,9	0	0	0	
23																							-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
24																								-	0,2	0	0	0	0,6	0,8	0	0	
25																									-	0	0	0,1	0,2	0	0	0	
26																										-	0	0	0,1	0	0	0	
27																											-	0,3	0	0	0	0	
28																												-	0,3	0	0	0	
29																													-	0,5	0	0	0
30																														-	0	0	0

Anexo 4. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por individuo y sexos de *Carcharhinus falciformis*.

Individuos	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$				$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$				Varianza	PT
	Mínimo	Máximo	Media	Dif ‰	Mínimo	Máximo	Media	Dif ‰	$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$	
1	-14.7	-14.0	-14.3	0.7	10.6	12.2	11.5	1.6	0.3	3.2
2	-15.6	-14.4	-14.8	1.2	11.4	13.3	12.5	1.9	0.52	3.6
3	-15.1	-14.0	-14.6	1.0	9.9	12.4	11.4	2.5	0.88	3.2
4	-16.3	-13.9	-14.6	2.4	10.6	12.6	12.0	2.1	0.68	3.4
5	-14.6	-13.8	-14.2	0.8	9.1	11.5	10.5	2.4	0.68	2.8
6	-14.5	-13.5	-14.0	1.0	10.0	12.2	10.7	2.2	0.61	2.9
7	-16.1	-13.8	-14.8	2.3	12.1	13.1	12.6	1.0	0.11	3.7
8	-14.7	-13.7	-14.4	1.0	11.8	13.3	12.5	1.5	0.19	3.6
9	-14.8	-13.3	-13.9	1.5	11.0	12.9	11.7	1.9	0.43	3.3
10	-14.6	-13.5	-14.1	1.1	10.1	12.2	11.3	2.1	0.41	3.2
11	-15.3	-12.9	-14.1	2.5	11.7	12.9	12.3	1.2	0.18	3.6
12	-15.7	-13.7	-14.8	2.0	10.5	13.4	12.5	2.9	0.92	3.6
13	-15.8	-13.4	-14.3	2.4	11.6	13.3	12.7	1.7	0.33	3.7
14	-14.7	-13.7	-14.1	1.1	12.6	13.7	13.2	1.1	0.15	3.9
15	-14.1	-12.6	-13.2	1.5	10.5	11.9	11.3	1.4	0.19	3.2
16	-14.8	-13.7	-14.5	1.1	11.7	13.4	12.6	1.7	0.32	3.7
17	-14.2	-12.1	-13.8	2.1	10.3	11.8	11.1	1.5	0.22	3.1
18	-14.8	-13.0	-13.8	1.8	10.3	13.0	11.3	2.7	0.49	3.2
19	-15.1	-13.2	-14.4	1.9	11.1	13.1	12.3	2.0	0.55	3.5
20	-14.9	-13.8	-14.6	1.1	11.4	12.9	12.0	1.5	0.25	3.4
21	-15.3	-13.0	-14.7	2.3	11.2	13.1	12.2	1.9	0.43	3.5
22	-15.7	-14.3	-14.9	1.3	11.4	12.5	11.8	1.1	0.18	3.4
23	-15.2	-14.1	-14.7	1.1	10.2	12.5	11.7	2.3	0.69	3.3
24	-14.2	-13.6	-13.8	0.7	12.3	14.2	13.3	1.9	0.52	4.0
25	-14.8	-14.3	-14.5	0.5	9.4	12.6	11.9	3.2	1.29	3.4
26	-14.8	-14.0	-14.4	0.8	11.2	12.7	11.9	1.5	0.27	3.4
27	-14.8	-13.4	-14.3	1.4	10.0	12.1	11.2	2.1	0.53	3.1

Anexo 5. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por individuo de *Carcharhinus falciformis*.



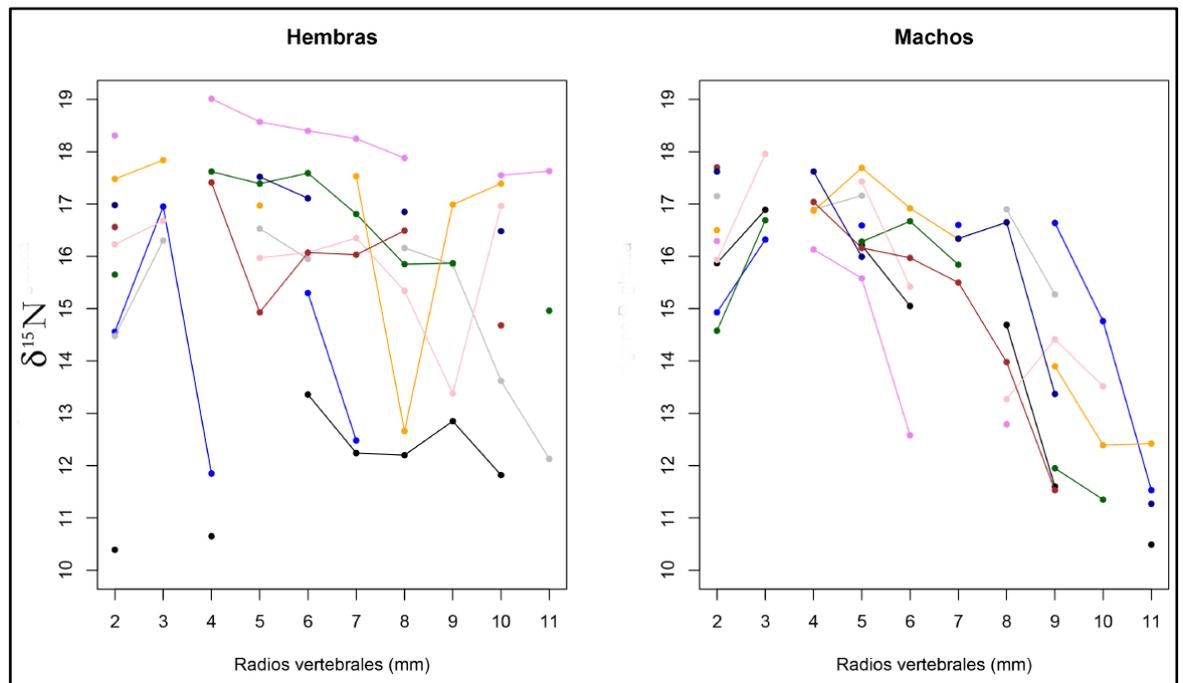
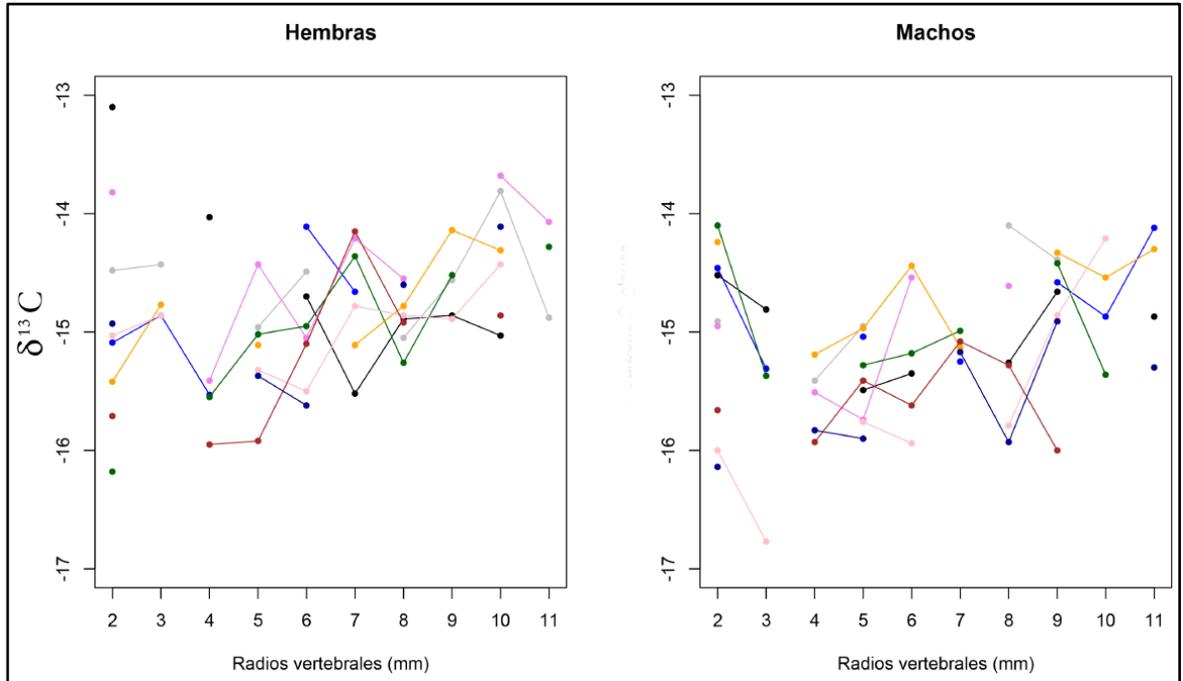
Anexo 6. Traslado isotópico interindividual de *Carcharhinus falciformis*.

Org.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	-	0,1	0,4	0,2	0,1	0,2	0	0	0,3	0,3	0,1	0,1	0	0	0	0	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0	0,1	0,3	0,4
2		-	0,3	0,6	0	0	0,6	0,3	0	0	0,4	1,2	0,9	0	0	0,5	0	0	0,8	0,5	1	0,4	0,5	0	0,3	0,2	0
3			-	0,7	0,2	0,2	0	0,1	0,3	0,5	0,2	0,5	0,2	0	0	0,2	0,3	0,2	0,6	0,6	0,6	0,5	1	0	0,5	0,5	1
4				-	0	0	0,3	0,5	0,2	0,1	0,8	1,1	0,8	0	0	0,5	0	0	1,2	0,7	0,9	0,8	0,8	0,1	0,4	0,3	0,2
5					-	0,5	0	0	0,1	0,2	0	0	0	0	0	0	0,3	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3
6						-	0	0	0,2	0,4	0	0	0	0	0,1	0	0,5	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5
7							-	0,4	0	0	0,3	0,9	0,9	0,1	0	0,5	0	0	0,7	0,1	0,6	0	0,1	0	0,2	0	0
8								-	0	0	0,5	0,6	0,6	0	0	0,5	0	0	0,6	0,1	0,4	0	0,1	0	0,2	0,1	0
9									-	0,6	0,3	0	0,2	0	0	0	0,3	0,7	0,5	0,1	0,3	0	0,2	0	0,1	0,2	0,6
10										-	0	0	0	0	0	0	0,4	0,6	0,2	0	0,2	0	0,2	0	0,1	0,1	0,8
11											-	0,6	1	0	0	0,5	0	0	1	0,3	0,6	0,2	0,3	0,1	0,3	0,2	0
12												-	1,4	0,2	0	0,8	0	0	1,2	0,6	1,3	0,7	0,7	0	0,5	0,3	0,1
13													-	0,3	0	0,8	0	0	1,3	0,3	0,9	0,1	0,3	0,3	0,3	0,1	0
14														-	0	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	0,2	0	0	0
15															-	0	0,4	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16																-	0	0	0,8	0,3	0,5	0,1	0,3	0	0,3	0,2	0
17																	-	0,8	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0,5
18																		-	0,2	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0,6
19																			-	0,7	1,2	0,4	0,7	0,1	0,5	0,4	0,3
20																				-	0,6	0,5	0,7	0	0,4	0,3	0,2
21																					-	0,5	0,7	0	0,4	0,4	0,3
22																						-	0,5	0	0,2	0,2	0,1
23																							-	0	0,5	0,4	0,5
24																								-	0	0	0
25																									-	0,3	0,3
26																											0,2
27																											-

Anexo 7. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por individuo de *Prionace glauca*.

Individuos	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$				$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$				Varianza	PT
	Mínimo	Máximo	Media	Dif ‰	Mínimo	Máximo	Media	Dif ‰	15N	
1	-15.5	-13.1	-14.6	2.4	10.4	13.4	11.9	3.0	1.54	3.4
2	-15.5	-14.1	-14.9	1.4	11.9	17.0	14.2	5.1	3.41	4.3
3	-15.5	-14.5	-15.0	1.0	10.5	16.9	14.4	6.4	6.55	4.4
4	-15.3	-14.1	-14.8	1.2	11.5	16.6	15.3	5.1	4.91	4.8
5	-15.4	-14.1	-14.8	1.3	15.3	17.2	16.7	1.9	1.33	5.3
6	-15.1	-13.8	-14.6	1.3	12.1	16.5	15.1	4.4	2.79	4.7
7	-15.7	-14.5	-15.1	1.2	12.6	16.3	14.7	3.7	3.41	4.5
8	-15.4	-14.1	-15.0	1.3	11.4	16.7	14.8	5.3	6.07	4.5
9	-15.2	-14.2	-14.6	1.0	12.4	17.7	15.4	5.3	5.09	4.8
10	-15.4	-13.7	-14.4	1.7	17.8	19.0	18.2	1.2	0.28	5.9
11	-16.2	-14.3	-15.0	1.9	15.0	17.6	16.5	2.6	1.03	5.2
12	-16.8	-14.2	-15.6	2.6	13.3	18.0	15.4	4.7	3.94	4.8
13	-15.4	-14.1	-14.8	1.3	12.7	17.8	16.7	5.1	3.77	5.3
14	-15.5	-14.4	-15.0	1.1	13.4	17.0	15.9	3.6	1.43	5.0
15	-16.0	-15.1	-15.6	0.9	11.5	17.7	15.4	6.2	3.95	4.8
16	-16.1	-14.9	-15.6	1.2	11.3	17.6	15.6	6.3	7.11	4.8
17	-16.0	-14.2	-15.2	1.8	14.7	17.4	16.0	2.7	0.85	5.0
18	-15.6	-14.1	-14.9	1.5	16.5	17.5	17.0	1.0	0.44	5.4

Anexo 8. Variación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por individuo y sexos de *Prionace glauca*.



Anexo 9. Traslado isotópico entre interindividual de *Prionace glauca*.

Org.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	-	0	0.4	0	0	0	0.1	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0
2		-	2.7	1.5	0.5	1.5	1.8	2.8	1.5	0	0.8	1.3	1.1	1	0.3	0.6	1	0
3			-	1.7	0.7	1.2	2	3.5	1.4	0	1	1.3	1.3	1.3	0.4	0.8	1.2	0.3
4				-	0.6	1.4	0.7	1.8	1.5	0	0.9	0.3	1.3	0.9	0	0	0.9	0.3
5					-	0.8	0	0.7	1.2	6.9	1.3	0	1.6	0.6	0	0	0.7	0.9
6						-	0.5	1.3	1.9	0	0.7	0.2	1.1	0.6	0	0	0.7	0.2
7							-	2.3	0.5	0	0.6	1.8	0.4	0.6	0.9	1	0.9	0
8								-	1.6	0	1.3	1.6	1.4	1.3	0.7	1	1.5	0.4
9									-	0	1.1	0.2	1.6	0.8	0	0	0.8	0.6
10										-	0	0	0.2	0	0	0	0	0
11											-	0.5	1.7	0.9	0.7	0.4	1.5	1
12												-	0.2	0.4	1.8	2.4	1.1	0
13													-	1.1	0.1	0	1.2	1.1
14														-	0.1	0.1	1.1	0.3
15															-	2.2	1.1	0.2
16																-	0.9	0
17																	-	0.3
18																		-