



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS TIBURONES
MARTILLO *Sphyrna lewini* Y *Sphyrna zygaena*
EN EL PACÍFICO ECUATORIANO BASADA EN
ISÓTOPOS ESTABLES**

TESIS

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

PRESENTA
PEGGY JANETH LOOR ANDRADE

LA PAZ, B. C. S., JUNIO DE 2013



SIP-14 BIS

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 20 del mes de Mayo del 2013 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 titulada:

**"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS TIBURONES MARTILLO *Sphyrna lewini* Y *Sphyrna zygaena*
EN EL PACÍFICO ECUATORIANO BASADA EN ISÓTOPOS ESTABLES"**

Presentada por el alumno:

LOOR

Apellido paterno

ANDRADE

materno

PEGGY JANETH

nombre(s)

Con registro:

B	1	1	0	4	0	6
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

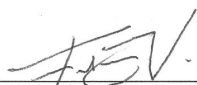
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

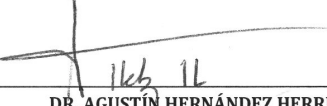
LA COMISION REVISORA

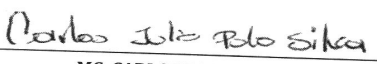
Directores de Tesis


DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
Director de Tesis

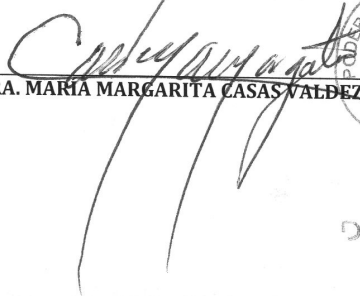

DR. FERNANDO ELORRIAGA VERPLANCKEN
2º. Director de Tesis


DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ


DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

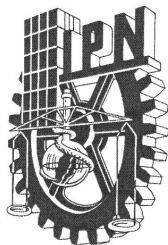

MC. CARLOS POLO SILVA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 28 del mes Mayo del año 2013
el (la) que suscribe BM. PEGGY JANETH LOOR ANDRADE alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro B110406 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. FERNANDO ELORRIAGA VERPLANCKEN
y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS TIBURONES MARTILLO *Sphyrna lewini* Y *Sphyrna zygaena*
EN EL PACÍFICO ECUATORIANO BASADA EN ISÓTOPOS ESTABLES"

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: peggysue.loor@gmail.com - galvan.felipe@gmail.com -
felorriagav@hotmail.com

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

BM. PEGGY JANETH LOOR ANDRADE

nombre y firma

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Felipe Galván Magaña por la oportunidad, asesoramiento y por ser un excelente amigo. Muchas gracias por apoyarnos y creer en nosotros.

Al Dr. Fernando Elorriaga, M.C. Carlos Polo, Dr. Alberto Sánchez y Dr. Agustín Hernández por sus acertadas recomendaciones y apoyo durante todo este proceso.

Al CICIMAR-IPN por la oportunidad brindada. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico otorgado.

Al C.P. Humberto Ceseña y César Casas por la ayuda con los trámites desde el proceso de admisión hasta el último día de maestría.

A mis amigos que hicieron que estos años sean inolvidables. Ana, Tatiana, Raul, Margarita, Fabian, Angie, Carlos, Norberto, Tony, Paty, Marcia; gracias por todas las reuniones, paseos, tareas, fiestas, conversaciones y risas compartidas ¡se los quiere por montones!.

A mi amada familia, que a la distancia me dieron fuerzas para superar los momentos difíciles.

Gracias Andrés por motivarme siempre y vivir una nueva aventura conmigo.

A todos los que aportaron de alguna manera para culminar con éxito esta etapa.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS.....	II
LISTA DE TABLAS	IV
GLOSARIO	V
RESUMEN	VII
ABSTRACT.....	VIII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. JUSTIFICACIÓN.....	8
4. HIPÓTESIS	9
5. OBJETIVOS.....	10
6. ÁREA DE ESTUDIO	11
7. MATERIALES Y MÉTODOS	13
8. RESULTADOS.....	19
8.1. Zonas de alimentación, nivel trófico, amplitud y traslapo de nicho	19
8.2. Contribución de las presas a la dieta	23
8.3. Amplitud y traslapo de nicho individual	27
8.4. Cambios ontogénicos en la alimentación.....	30
9. DISCUSIÓN	38
9.1. Zonas de alimentación, nivel trófico, amplitud y traslapo de nicho	38
9.2. Contribución de las presas a la dieta	44
8.3. Amplitud y traslapo de nicho individual	45
9.4. Cambios ontogénicos alimentarios	48
10. CONCLUSIONES	53
11. BIBLIOGRAFÍA	54
ANEXOS	69

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del puerto de Manta en Ecuador	11
Figura 2. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>S. lewini</i> para cada sexo con su promedio y desviación estándar.....	19
Figura 3. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>S. lewini</i> para cada sexo y estadio de madurez con su promedio y desviación estándar	20
Figura 4. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>S. zygaena</i> para cada sexo con su promedio y desviación estándar.....	21
Figura 5. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de <i>S. zygaena</i> para cada sexo y estadio de madurez con su promedio y desviación estándar	21
Figura 6. Representación del nicho trófico con elipses según el método SIBER	22
Figura 7. Representación de la estimación bayesiana del área para <i>S. lewini</i> y 2 a <i>S. zygaena</i>	23
Figura 8. Contribución de las presas a la dieta de <i>S. lewini</i>	24
Figura 9. Distribución de la probabilidad de ocurrencia de las presas para <i>S. lewini</i>	25
Figura 10. Contribución de las presas en la dieta de <i>S. zygaena</i>	26
Figura 11. Distribución de la probabilidad de ocurrencia de las presas para <i>S. zygaena</i>	26
Figura 12. Representación del nicho con elipses según el método SIBER para <i>S. lewini</i>	27
Figura 13. Representación de la estimación bayesiana del área para <i>S. lewini</i>	28
Figura 14. Representación del nicho con elipses según el método SIBER para <i>S. zygaena</i>	29
Figura 15. Representación de la estimación bayesiana del área para <i>S. zygaena</i> ..	30
Figura 16. $\delta^{13}\text{C}$ en vértebras de <i>S. lewini</i> por etapas de vida	31
Figura 17. $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de <i>S. lewini</i> por etapas de vida	32
Figura 18. Perfiles individuales del $\delta^{13}\text{C}$ en <i>S. lewini</i>	33
Figura 19. Perfiles individuales del $\delta^{15}\text{N}$ en <i>S. lewini</i>	33
Figura 20. $\delta^{13}\text{C}$ en vértebras de <i>S. zygaena</i> por etapas de vida.....	35
Figura 21. $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de <i>S. zygaena</i> por etapas de vida.....	35

Figura 22. Perfiles individuales del $\delta^{13}\text{C}$ en <i>S. zygaena</i>	36
Figura 23. Perfiles individuales del $\delta^{15}\text{N}$ en <i>S. zygaena</i>	37

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de muestras de músculo analizadas por especie, sexo y estadio de madurez.	13
Tabla 2. Presas y sus valores de isótopos estables de C y N	17
Tabla 3. Áreas de los elipses y polígonos correspondientes a los tiburones martillo <i>S. lewini</i> y <i>S. zygaena</i>	22
Tabla 4. Nivel trófico por estadios de madurez	23
Tabla 5. Contribución porcentual de las presas a la dieta de <i>S. lewini</i>	24
Tabla 6. Contribución porcentual de las presas a la dieta de <i>S. zygaena</i>	25
Tabla 7. Áreas de los elipses de <i>S. lewini</i>	27
Tabla 8. Áreas de los elipses de <i>S. zygaena</i>	29
Tabla 9. Número de muestras por etapa de vida en <i>S. lewini</i>	31
Tabla 10. Desviación estándar de los perfiles isotópicos individuales por sexos para <i>S. lewini</i>	34
Tabla 11. Número de muestras por etapa <i>S. zygaena</i>	34
Tabla 12. Desviación estándar de los perfiles isotópicos individuales por sexos para <i>S. zygaena</i>	37

GLOSARIO

Generalista: Organismo que presenta una dieta amplia, es decir, su dieta está conformada por una alta diversidad de presas.

Enriquecimiento isotópico: Término utilizado para referirse a un tejido que tiene valores δ más positivos que su dieta (Martinez del Rio *et al.*, 2009).

Especialista: Organismo que tiene una dieta restringida a un reducido número de especies.

Factor de discriminación: Diferencia entre los valores isotópicos del consumidor y su dieta (Martinez del Rio *et al.*, 2009).

Isótopo: Término químico proveniente de los sufijos griegos “iso: igual y topo: lugar. El término se aplica a los átomos (estables o inestables) del mismo elemento con el mismo número de protones (Z^+) y electrones (e^-) pero diferente número de neutrones (N). Los isótopos se distinguen por la masa atómica (suma de protones (Z^+) y neutrones(N)) (Criss, 1999).

Isótopo estable: Es un isótopo que posee gran energía de enlace que no permite que el núcleo sea separado en sus partículas individuales, y a la razón N/Z^+ que debe ser aproximadamente inferior a 1-1.5 (Criss, 1999).

Nicho ecológico: Término que describe el papel funcional de una especie o población en el ecosistema (Hutchinson, 1957).

Nicho trófico: El concepto de nicho trófico describe la posición trófica y el espectro de los consumidores en las redes tróficas (Chen *et al.*, 2010).

Nivel trófico: Posición o categoría en la que se clasifica un determinado organismo dentro de la cadena trófica; dicha posición está dada de acuerdo a la manera en la cual obtiene su materia y energía (Gerking, 1994).

Tasa de recambio isotópica: Periodo en el que el valor del isótopo estable es discriminado e incorporado en el tejido del consumidor y este refleja la señal isotópica de un nuevo recurso alimenticio, después de un cambio entre dietas isotópicamente distintas (Carlisle *et al.*, 2012).

$\delta^{13}\text{C}$: Relación isotópica de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ expresada en partes por mil sobre un estándar (Pee Dee Belemnite) (Rau *et al.*, 1990).

$\delta^{15}\text{N}$: Relación isotópica de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ expresada en partes por mil sobre un estándar (N_2 atmosférico) (Rau *et al.*, 1990).

RESUMEN

Los tiburones pueden cambiar o ampliar su espectro trófico y las zonas de alimentación debido a cambios en sus capacidades o requerimientos. Conociendo esto, se infirieron los hábitos alimentarios de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena* con el análisis del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Las muestras de músculo dorsal se analizaron previa extracción de urea, mientras que de las vértebras se obtuvieron muestras con un microtaladro desde el centro hasta el borde. En *S. lewini* se determinaron diferencias en el $\delta^{13}\text{C}$ entre los estadios de madurez (ANDEVA, $F_{3,37}=5.99$, $P=0.002$), lo que sugiere que las hembras maduras se encuentran más alejadas de la costa por sus valores más bajos; mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ no se encontraron diferencias ($F_{3,37}=0.90$, $P=0.45$) probablemente por el consumo de presas de nivel trófico similar. Para *S. zygaena* no se observaron diferencias significativas para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los estadios y sexos ($F_{3,60}=0.74$, $P=0.53$ y Kruskal-Wallis, $H=5.48$, g.l.=3, $P=0.14$), sugiriendo que se alimentan en la misma zona y de presas de nivel trófico similar. Se determinó un nivel trófico de 4.0 para *S. lewini* y de 3.7 para *S. zygaena*. El modelo de mezcla sugirió que *Dosidicus gigas*, *Ommastrephes bartramii* y *Larimus argenteus* son las presas que presentan mayor contribución, con diferentes proporciones en cada depredador; lo que favorecería la disminución de la competencia interespecífica. Se observó con el método SIBER, basado en áreas de elipses, que las dos especies podrían tener una amplitud de nicho similar, con un traslapo bajo y de acuerdo a la varianza de los datos una tendencia especialista. Así también con las muestras de vértebras se observó un traslapo bajo entre los individuos de ambas especies, siendo menor en *S. lewini*. Se determinaron diferencias entre las etapas de vida de *S. zygaena* con base en el $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{6,105}=9.57$, $P<0.05$) debido a que en los individuos de esta especie se observaron perfiles isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ que tienen una tendencia más homogénea. Por otra parte, los perfiles isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$ sugieren que los individuos de ambas especies se alimentaron en diferentes zonas a lo largo de su vida.

ABSTRACT

Sharks can change or extend their trophic range and feeding grounds due to shifts in their capabilities or requirements. Knowing this, feeding habits of the hammerhead sharks *Sphyrna lewini* and *Sphyrna zygaena* were inferred via $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. Samples of dorsal muscle were analyzed without urea, while samples of their vertebrae were obtained with a microdrill, from the center to the edge. In *S. lewini* differences were observed in the $\delta^{13}\text{C}$ values between sexes and maturity stages (ANOVA, $F_{3,37}=5.99$, $P=0.002$), being mature females the group that may be feeding further from the coast, based on their lowest values. There were not differences for the $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{3,37}=0.90$, $P=0.45$) among groups, indicating a probable consumption of preys with a similar trophic level. For *S. zygaena* there were not differences for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between sexes and maturity stages ($F_{3,60}=0.74$, $P=0.53$ and Kruskal-Wallis, $H=5.48$, g.l.=3, $P=0.14$), suggesting that they all feed in the same area and on prey with a similar trophic level. A trophic level of 4.0 was determined for *S. lewini* and 3.7 for *S. zygaena*. The mixing model suggested that *Dosidicus gigas*, *Ommastrephes bartramii* and *Larimus argenteus* show the major contribution for both shark species, but through different proportions in each one, giving us some evidence of a reduction in their interspecific competition. It was observed, via the SIBER method, which is based on ellipses areas, that the two species may have a similar niche width with a low overlap and according to the variance of the data they may have a specialist feeding strategy. Also, the vertebrae samples showed a low overlap among individuals of both species, being lower in *S. lewini*. $\delta^{15}\text{N}$ differences were obtained between the stages of life of *S. zygaena* ($F_{6,105}=9.57$, $P<0.05$), possibly because individuals of this species have $\delta^{15}\text{N}$ isotopic profiles with an uniform trend. Moreover, $\delta^{13}\text{C}$ isotopic profiles suggest that individuals of both species feed in different areas throughout their ontogeny.

1. INTRODUCCIÓN

Los tiburones que se encuentran en el tope de las cadenas tróficas controlan las poblaciones de varias especies marinas pelágicas y bentónicas (Myers, 2007; Heithaus *et al.*, 2008), pero a pesar de su importancia se conoce relativamente poco sobre su estructura poblacional, historia de vida y demografía en comparación con los depredadores tope terrestres (Nance *et al.*, 2011).

El tiburón martillo *Sphyrna lewini* habita aguas tropicales y en el Océano Pacífico Oriental se distribuye desde California, el Golfo de California hasta Panamá, Ecuador y posiblemente hasta el norte de Perú (Compagno, 1984). Es una especie migratoria que se desplaza formando grandes cardúmenes (Klimley, 1985). Los individuos juveniles habitan principalmente áreas costeras, llegando a formar agrupaciones con predominancia de hembras; mientras que los adultos se encuentran como solitarios o en grupos menores (Klimley, 1981; Klimley y Nelson, 1981).

Por otra parte, *Sphyrna zygaena* es una especie muy activa que habita aguas tropicales y templadas en la zona costera y oceánica, tanto en aguas someras como a profundidades de 200 m y en el Océano Pacífico Oriental se distribuye desde California hasta Chile (Compagno, 1984). Los tiburones martillo *S. lewini* y *S. zygaena* se ubican entre las cinco especies de tiburones más capturadas en Ecuador (Martínez-Ortíz y Galván-Magaña, 2007) y se encuentran incluidas en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) como especie amenazada y vulnerable respectivamente (IUCN, 2012).

Esta investigación incluye como aproximación metodológica el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Esta técnica biogeoquímica complementa la información obtenida por los métodos tradicionales (como la observación, análisis

de contenido estomacal y marcaje) sobre dietas y movimientos, especialmente para los taxa elusivos o de amplia distribución, como es el caso de los elasmobranquios (Kim *et al.*, 2011). Los isótopos de carbono y nitrógeno se ordenan o fraccionan durante los procesos metabólicos, de tal manera que los tejidos de los consumidores se enriquecen en los isótopos más pesados (^{13}C y ^{15}N) con relación a la presa (Wada *et al.*, 1991; Martínez del Río *et al.*, 2009).

Para el nitrógeno, el fraccionamiento isotópico podría ser el resultado de la excreción de urea y otros desechos nitrogenados que están disminuidos en ^{15}N en relación a los reservorios de nitrógeno del cuerpo durante la deaminación y transaminación de los aminoácidos (Macko *et al.*, 1987). Por otra parte, la respiración de CO_2 isotópicamente ligero es uno de los mecanismos probables que causan los mayores valores del $\delta^{13}\text{C}$ en un animal en comparación con su dieta (DeNiro y Epstein, 1978). Para elasmobranquios se ha determinado que el factor de discriminación para el caso del carbono es de $1.7\text{‰} \pm 0.4$; mientras que, para el nitrógeno es de $3.7\text{‰} \pm 0.5$ (Kim *et al.*, 2011).

Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ permiten hacer un seguimiento de la productividad, con valores más altos en zonas cercanas a la costa, en comparación con las regiones menos productivas en alta mar. Esto debido a que la zona costera está predominada por macroalgas y pastos marinos (Clementz y Koch, 2001) además del carbono disuelto reciclado y otros aportes como las aguas residuales, con elevados valores del ^{13}C (Walker *et al.*, 1999).

La razón de los isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, expresada como $\delta^{15}\text{N}$, es una herramienta para estimar la posición trófica de los organismos (Layman *et al.*, 2007), 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). En contraste, la composición isotópica del carbono $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ es comúnmente utilizada para inferir las fuentes de carbono o diferenciar entre fuentes de nutrientes costeros u oceánicos (France y Peters, 1997; Perry *et al.*, 1999).

Las proporciones de isótopos estables en los tejidos de los peces reflejan los efectos combinados del metabolismo (tasa de recambio), el crecimiento (la adición de tejido nuevo), enrutamiento isotópico (ruta de los componentes de la dieta hacia tejidos individuales o específicos), composición de proteína de tejido (la asociación de determinadas relaciones de isótopos estables con aminoácidos específicos) y la dieta (MacNeil *et al.*, 2005). Los estudios sobre la tasa de recambio en el músculo blanco del tiburón *Carcharhinus plumbeus* y la raya *Potamotrygon motoro* sugieren tasas relativamente largas, con una tasa de recambio isotópica completa luego de periodos mayores a un año (MacNeil *et al.*, 2006; Logan y Lutcavage 2010).

Al contrario del músculo, la vértebra de los elasmobranquios puede ser considerado como un tejido único, ya que no es susceptible al desgaste y refleja la historia de vida completa de los individuos (Cailliet *et al.*, 1986, Campana *et al.*, 2002), son metabólicamente inertes y tienen una alta composición orgánica (Campana *et al.*, 2002); además retienen información acerca de la historia trófica de toda la vida (Estrada *et al.*, 2006); permitiendo identificar variables ecológicas como los cambios ontogénicos alimentarios y la especialización individual (Kim *et al.*, 2012a; Polo-Silva *et al.*, 2013).

Por otra parte, conociendo que la proporción de isótopos estables en los tejidos derivan de las vías tróficas culminando en el organismo, pueden ser utilizados como un medio para representar el nicho trófico (Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2007) e incluso el nicho ecológico (Newsome *et al.*, 2007).

El “espacio δ ” es comparable con el espacio n-dimensional que contiene lo que los ecologistas se refieren como nicho, debido a que la composición química de un animal es directamente influenciada por lo que consume (bionómico) así como por el hábitat en el que vive (escenopoético) (Newsome *et al.*, 2007); así el $\delta^{15}\text{N}$ es análogo al eje bionómico y el eje del $\delta^{13}\text{C}$ es considerado como el eje bionómico y escenopoético (Jackson *et al.*, 2011).

2. ANTECEDENTES

En Ecuador se han realizado pocas investigaciones sobre la ecología trófica de las especies de tiburones del género *Sphyrna*. Entre estas se incluye el trabajo de Bolaño-Martínez (2009) con juveniles de *S. zygaena* en Santa Rosa. Las presas de mayor importancia según el Índice de Importancia Relativa (IRI) fueron los calamares *Dosidicus gigas*, *Lolliguncula diomedae* y *Sthenoteuthis oualaniensis*; determinándose que esta especie de tiburón es un depredador especialista.

Por otra parte, no se encontraron diferencias en la alimentación entre sexos; mientras que, al incrementarse las tallas se observó un cambio de la especie presa de mayor importancia de acuerdo al IRI; siendo la más importante para los primeros intervalos de talla el calamar nerítico *L. diomedae* y para las demás tallas el calamar *D. gigas*.

Los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ fueron diferentes entre los años de estudio; mostrando que probablemente esta especie se alejó de la costa durante cada año; mientras que en las señales isotópicas del $\delta^{15}\text{N}$ se encontraron diferencias entre los años 2007 y 2008, confirmando el cambio de presas observado con el contenido estomacal. Además, el nivel trófico fue similar al resultado registrado por Calle-Morán (2010) y Polo-Silva (2008) para el tiburón zorro *Alopias pelagicus* en el Pacífico ecuatoriano.

Estupiñán-Montaña y Cedeño-Figueroa (2005) en el puerto de Manta, determinaron que el espectro trófico de *S. zygaena* está compuesto principalmente por peces y calamares entre los que se incluyeron *S. oualaniensis*, *D. gigas*, *Mastigoteuthis* spp. y *L. diomedae*. No se encontraron diferencias en la alimentación entre sexos e intervalos de talla, pero se observaron diferencias entre los meses de estudio.

El espectro trófico de *S. lewini* estuvo conformado principalmente por peces y los calamares *Histioteuthis* spp., *D. gigas*, *Mastigoteuthis* spp. y *L. diomedae*. Para esta especie de tiburón se identificaron cambios en la alimentación al aumentar las tallas y entre los meses de muestreo; mientras que, al separar la información por estadios de madurez y sexos se encontraron diferencias en la alimentación entre juveniles y adultos, así como entre hembras y machos adultos (Estupiñán-Montaña *et al.*, 2009).

En la misma zona de estudio, Castañeda-Suárez y Sandoval-Londoño (2004) concluyeron que *S. lewini* es un depredador especialista que se alimenta principalmente de *D. gigas*, *Mastigoteuthis dentata*, *L. diomedae* y *Ancistrocheirus lesueurii*. Los machos de esta especie se alimentaron principalmente de especies costeras a diferencia de las hembras, además se observaron cambios ontogénicos en la alimentación y durante los meses de estudio. Asimismo, se determinó que *S. zygaena* es un depredador especialista que se alimenta principalmente de *D. gigas*, *S. oualaniensis* y *A. leusueurii*, sin encontrarse diferencias entre sexos, tallas y meses de muestreo.

Con respecto a los trabajos realizados en el Golfo de California, Klimley (1983) registró que los juveniles de *S. lewini* se alimentan de especies que habitan a menor profundidad en comparación con las presas de los adultos. Por otra parte, Galván-Magaña *et al.* (1989) determinaron que *S. lewini* y *S. zygaena* se alimentan principalmente de peces neríticos y cefalópodos mesopelágicos.

Así también, Aguilar-Castro (2003) concluye que existen diferencias en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los juveniles de *S. lewini* con relación a las hembras adultas, lo que sugiere zonas de alimentación y presas diferentes. Por otra parte, Torres-Rojas (2006) no encontró diferencias en la alimentación entre sexos de individuos juveniles de esta especie en Mazatlán, pero observó un aumento del $\delta^{15}\text{N}$ a medida que los tiburones aumentaron de tamaño.

Para *S. zygaena*, Ochoa-Díaz (2009) concluye que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son mayores en los juveniles con respecto a los adultos, lo cual indica una dieta o hábitat diferente. Los adultos en la zona de estudio considerada consumen presas como calamares; mientras que, los juveniles consumen presas de origen bentónico en zonas costeras. Se observaron diferencias en el $\delta^{13}\text{C}$ entre sexos, a diferencia del $\delta^{15}\text{N}$. Las hembras posiblemente se alimentan más en la costa; mientras que los machos en zonas oceánicas principalmente de peces epipelágicos y cefalópodos mesopelágicos. Por otra parte, a pesar de que el calamar gigante es presa más importante según el contenido estomacal, Kim *et al.* (2011) sugieren una mayor contribución de sardinas según los resultados del modelo de mezcla.

Anislado-Tolentino (2000) observó que *S. lewini* presenta diferencias en la dieta entre sexos con respecto a la profundidad ya que los machos adultos se alimentan principalmente de organismos demersales y arrecifales en el litoral del estado de Michoacán, México.

Smale y Cliff (1998) en Kwazulu-Natal, Sudáfrica observaron cambios ontogénicos en la alimentación de *S. zygaena* y *S. lewini*, ya que los cefalópodos neríticos fueron relativamente más importantes en tiburones pequeños; mientras que los cefalópodos pelágicos y epibentónicos costeros fueron dominantes en individuos de mayor talla.

Bush (2003) estudió los hábitos alimenticios de *S. lewini* en un área de crianza en Oahu, Hawaii y determinó que son depredadores nocturnos que consumen crustáceos y peces teleósteos, además se encontraron variaciones alimenticias anuales y estacionales, sin diferencias entre sexos y proximidad al arrecife.

Por último, Hussey *et al.* (2011) examinaron el potencial del análisis de isótopos estables en el tejido muscular de *S. lewini* para determinar patrones de movimientos ontogénicos en la costa sureste de África, identificando segregación sexual en los sub-adultos. La reconstrucción de los movimientos de esta especie se

sustentaron con los resultados de estudios previos basados en observación y marcaje-recaptura (Klimley, 1987; Diemer *et al.*, 2011).

3. JUSTIFICACIÓN

En Ecuador, con la implementación del Plan de Acción Nacional para la Conservación y el Manejo de Tiburones del Ecuador (MICIP, 2006) se han logrado avances importantes en el conocimiento y manejo de varias especies de tiburones; sin embargo, aún se desconocen muchos aspectos importantes sobre la biología de algunas especies.

Debido a la función que los tiburones desempeñan en el ecosistema es necesario realizar estudios para ampliar el conocimiento sobre su ecología trófica. Así también, es importante elucidar los patrones de especialización individual y las implicaciones que estas podrían tener para la estructura de las cadenas tróficas y el funcionamiento del ecosistema (Matich *et al.*, 2011).

Aunque existen trabajos sobre los hábitos alimenticios de *S. lewini* y *S. zygaena*, se propone la utilización de la técnica de isótopos estables como un complemento para generar nueva información, considerando que lo que se conoce sobre la función ecológica de los grandes depredadores marinos y las consecuencias potenciales de su disminución se ve obstaculizada por la falta de datos sobre su ecología trófica (Matich *et al.*, 2011).

4. HIPÓTESIS

Se ha observado que a medida que los tiburones aumentan de tamaño, sus capacidades les permiten cambiar o ampliar su espectro trófico, lo que también es una respuesta a los requerimientos nutricionales de los individuos de tallas mayores. Por otra parte, algunas especies de elasmobranquios presentan segregación sexual, reflejándose este comportamiento en el tipo de presas de las que se alimentan en cada zona.

Debido a que los isótopos estables se utilizan como trazadores biológicos, se espera encontrar valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ en los individuos juveniles de ambas especies; ya que estos presentan hábitos costeros y diferencias en el $\delta^{15}\text{N}$ de los individuos de más grandes por el consumo de presas de mayor nivel trófico, además se observará un traslapo bajo de nicho trófico individual y entre especies.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo General

Describir la ecología trófica de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena*.

5.2. Objetivos específicos

- Definir las diferencias en los hábitos alimentarios por estadio de madurez, sexo y especie.
- Establecer la importancia de algunas presas principales en la dieta de ambas especies de tiburones.
- Identificar los cambios ontogénicos alimentarios por especie y sexo.
- Determinar la amplitud y traslapo de nicho trófico a nivel individual.

6. ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras fueron obtenidas en la ciudad de Manta, Ecuador que se ubica en las coordenadas $0^{\circ}56'S$, $80^{\circ}43'O$. La descarga en este puerto es principalmente de peces pelágicos mayores como dorado, picudos, atunes y tiburones, desarrollándose a lo largo de todo el año, pero se incrementa en los meses de mayo, agosto y septiembre (Villón y Beltrán, 1999). Los tiburones fueron capturados por embarcaciones artesanales que utilizaron como arte de pesca la red de enmalle o el palangre.

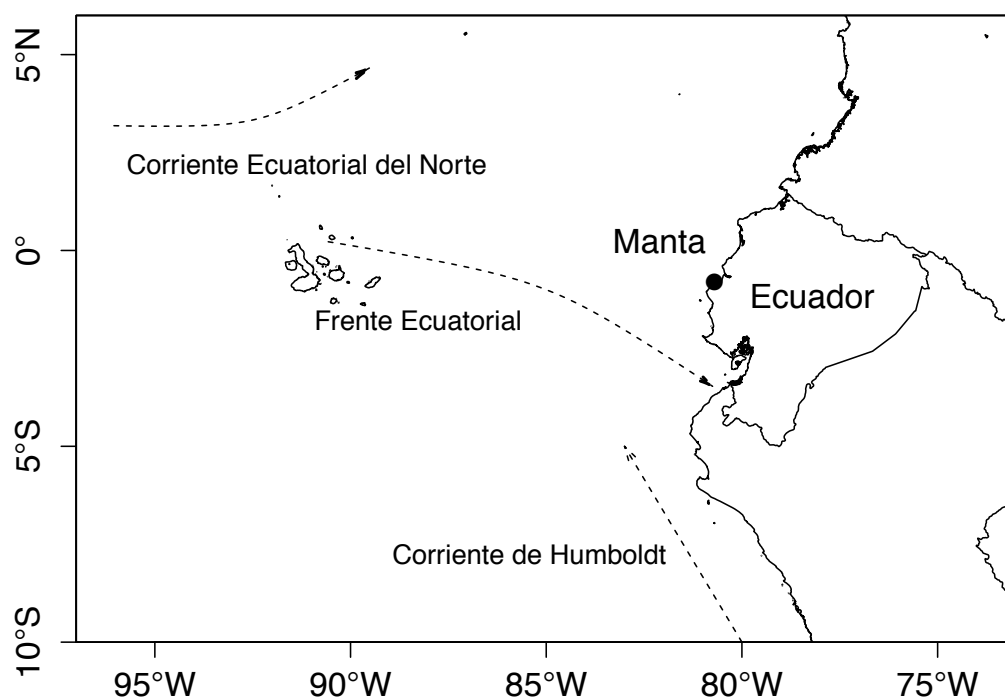


Figura 1. Ubicación del puerto de Manta en Ecuador, adaptado de Jiménez (2008)

La circulación en superficie del agua ecuatorial es compleja, influenciada por la Corriente Norte Ecuatorial y la Corriente Sur Ecuatorial, originadas por el viento y por las subcorrientes, contracorrientes y el afloramiento. Las corrientes dominantes incluyen las que se desplazan hacia el oeste como son las Corrientes Norte y Sur Ecuatorial, mientras que las que se desplazan hacia el este son la Contracorriente Ecuatorial y la Subcorriente Ecuatorial o Corriente de Cromwell. Sobre estos

transportes laterales se presenta el ascenso vertical de aguas profundas que dan lugar al afloramiento ecuatorial (Jiménez, 2008).

La divergencia ecuatorial de las corrientes superficiales induce el transporte vertical del agua de la profundidad a la superficie. Esta surgencia de aguas frías, ricas en nutrientes en la zona fótica, determina sustancialmente la fertilidad de la región, en contraste con otras áreas tropicales del océano. A pesar de las variaciones estacionales en el contenido de los nutrientes en los estratos superficiales, la producción primaria permanece alta todo el año (op. cit).

Una de las características más importantes entre las Islas Galápagos y el Ecuador continental es el frente ecuatorial, que se localiza normalmente entre los 0° a 3°, separando las aguas más frías y ricas en nutrientes de la Corriente de Humboldt y su extensión que es la Corriente Sur Ecuatorial de las aguas cálidas superficiales procedentes del norte. Las condiciones hidrográficas del frente determinan la formación de zonas de convergencia y divergencia en los niveles superficiales que favorecen la producción primaria, la biomasa del zooplancton y de las poblaciones de peces en general (op. cit).

Los grandes carnívoros de los océanos tropicales pueden encontrar una adecuada alimentación como resultado de un afloramiento persistente, lo que determina que estas aguas sean inusualmente fértiles (op. cit).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras de músculo y vértebras se obtuvieron durante el segundo semestre de 2003 (Tabla 1). Se registró el sexo y longitud total de los tiburones y se extrajo una muestra de músculo dorsal, la cual se colocó en tubos eppendorf y se congeló, para posteriormente realizar la extracción de humedad en una liofilizadora.

Para los análisis con el músculo las muestras fueron agrupadas de acuerdo al sexo y estadio de madurez. Las tallas de madurez se establecieron de acuerdo a Carrera-Fernández y Martínez-Ortíz (2007), a excepción de las hembras de *S. zygaena* para las que se consideró la talla propuesta por Compagno (1984).

Tabla 1. Número de muestras de músculo analizadas por especie, sexo y estadio de madurez

	Hembra inmadura	Hembra madura	Macho inmaduro	Macho maduro	Total
<i>S. lewini</i>	20	3	12	6	41
<i>S. zygaena</i>	28	11	20	5	64

Se seleccionaron siete muestras de cada especie, las cuales fueron analizadas con y sin extracción de estos compuestos; debido a que los lípidos elevan los valores del $\delta^{13}\text{C}$ mientras que la urea el $\delta^{15}\text{N}$. La extracción de lípidos en músculo se realizó añadiendo 1.5 ml de éter de petróleo a cada muestra seleccionada. Posteriormente, se centrifugó a 2000 rpm a temperatura constante (4°C) y este proceso se repitió por segunda vez, cambiando el éter de petróleo con una micropipeta. Para la extracción de urea se realizaron tres lavados con 1.5 ml de agua deionizada en un sonicador por cinco minutos (Kim y Koch, 2011).

Considerando los resultados de la prueba de extracción y que los valores de la proporción C:N se encontraban por debajo de 3.5 (Post, 2007) las muestras de músculo fueron analizadas sin extracción de lípidos pero con extracción de urea. Exentas de humedad las muestras se maceraron en un mortero de agata y se pesó

1 mg del tejido pulverizado y homogéneo en una balanza analítica sobre cápsulas de estaño.

Las vértebras se limpiaron manualmente con agua y un bisturí, además se cortaron transversalmente y longitudinalmente, incluyendo el foco de la vértebra en cada sección, mediante el uso de una cortadora de baja velocidad. Las secciones obtenidas se montaron sobre un portaobjeto para extraer el tejido vertebral con un microtaladro (Micro Mill System) con una broca de 0.5 mm el cual permitió obtener muestras en polvo, desde el centro hasta el borde de la vértebra. Posteriormente, las muestras de vértebras en polvo se colocaron en tubos eppendorf de 2 ml; obteniéndose un total de 238 muestras.

Se añadió 1.5 ml de ácido etilendiaminotetraacético (EDTA) para desmineralizar las muestras durante una semana, luego se centrifugaron por 10 minutos para facilitar la extracción del ácido. Posteriormente, la muestra se enjuagó 10 veces con agua deionizada y durante los enjuagues 1, 5 y 10 se utilizó el sonicador por 5 minutos. Entre cada lavada se utilizó una centrifuga para evitar la pérdida de muestra durante el cambio de agua (Kim y Koch, 2011).

Una vez seco el tejido vertebral por medio de una liofilizadora, se pesó 0.6 mg en cápsulas de estaño. En total se analizaron 10 vértebras de machos y 10 vértebras de hembras de cada especie, obteniéndose un total de 238 muestras. Las muestras de músculo se enviaron a la Universidad de Wyoming (E.U.A.) para su análisis en un espectrómetro de masas de razones isotópicas, mientras que las muestras de vértebras se analizaron en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra IACT (CSIC-UGR, España). Los valores de δ se obtuvieron mediante la siguiente fórmula (Park y Epstein, 1961):

$$\delta X(\text{‰}) = \left[\left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

donde X es la proporción en unidades delta relativa a un estándar y R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones isotópicas absolutas de la muestra y el estándar. Al multiplicar por 1000 los valores son expresados en partes por mil (‰). El estándar para el $\delta^{13}\text{C}$ es el PDB (PeeDee Belemnite), mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ el N_2 atmosférico.

Para identificar los datos atípicos los resultados se agruparon por tipo de matriz (músculo o vértebras), isótopo y especie y se determinaron con un diagrama de cajas tomando como referencia el primer cuartil y el tercer cuartil del grupo de datos, en este caso solo se consideraron como datos atípicos a los valores extremos o aquellos que se encuentran a tres veces alejados de estos límites. Estos datos no se incluyeron en los análisis y gráficos.

La posición trófica relativa mediante isótopos estables se estimó utilizando la ecuación propuesta por Post (2002):

$$PT = \frac{\lambda + (\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}})}{\Delta_n}$$

donde:

λ : posición trófica de la presa.

Δ_n : valor de enriquecimiento en ^{15}N por nivel trófico de 3.7‰ (Kim *et al.*, 2012b).

$\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}}$: promedio de la determinación de $\delta^{15}\text{N}$ para el depredador.

$\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$: determinación de $\delta^{15}\text{N}$ para la presa.

Para el valor del λ y $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ se utilizó el valor promedio para el zooplancton de la zona de estudio (Calle-Morán, 2010).

Para determinar la amplitud y traslapo de nicho poblacional e individual se utilizó el método SIBER en el paquete SIAR de R (R Development Core Team, 2007), propuesto por Jackson *et al.* (2011). 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 en el caso de los polígonos.

Los elipses son utilizados para los casos bivariados como lo es la desviación estándar para el caso univariado. El elipse de una serie de datos bivariados 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 traslape entre los elipses, considerando para este último caso los valores cercanos a 1 como un traslape alto.

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 de nicho puede ser medida con el tamaño de la varianza de los datos, considerando que valores inferiores a 1 son propios de poblaciones de hábitos especialistas (Jaeger *et al.*, 2009). Para la amplitud de nicho poblacional se utilizaron los resultados de músculo de ambas especies; mientras que para la amplitud de nicho individual se utilizaron los resultados de las muestras de vértebras.

La contribución de las presas a la dieta de los tiburones se estimó utilizando modelos de mezcla Bayesianos con el paquete SIAR (Parnell *et al.*, 2008) en R (R Development Core Team, 2007). Los modelos de mezcla Bayesianos relacionan los valores medios y la desviación estándar de las señales isotópicas de las presas y el depredador, así como el fraccionamiento que se presenta entre ambos, con el objetivo de determinar la contribución relativa de cada de las presas a la dieta del consumidor (Moore y Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2010).

El factor de discriminación para los isótopos estables de carbono y nitrógeno se obtuvo del trabajo de Kim *et al.* (2012b) en elasmobranquios. Los valores

isotópicos de las presas se obtuvieron de trabajos previos, considerándose aquellas que han sido registradas para estas especies de tiburones mediante el contenido estomacal y de las que se analizaron isotópicamente a más de un individuo por especie (Tabla 2).

Tabla 2. Presas y sus valores de isótopos estables de C y N

Especie	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Dosidicus gigas</i> ^{a, b & c}	11	17.81 ± 0.36	10.12 ± 1.79
<i>Ommastrephes bartramii</i> ^a	6	18.15 ± 0.37	10.00 ± 0.40
<i>Lolligunculla diomedea</i> ^b	8	16.89 ± 0.39	12.50 ± 0.19
<i>Auxis thazard</i> ^{a & b}	2	17.25 ± 0.92	10.40 ± 0.92
<i>Larimus argenteus</i> ^{a & b}	2	17.35 ± 0.49	12.60 ± 0.71
<i>Merluccius gayi</i> ^{a & b}	2	15.77 ± 1.32	12.61 ± 0.27
<i>Coryphaena hippurus</i> ^b	2	14.63 ± 1.54	13.92 ± 0.70

^a Datos provistos por Calle-Morán (2010)

^b Datos provistos por Bolaño-Martínez (2009)

^c Datos publicados en Ruiz-Cooley *et al.* (2010)

Adicionalmente se obtuvieron los valores promedio mensuales de la temperatura superficial del mar y clorofila a correspondientes al área de estudio, así como a los años de las presas y depredadores, con el objetivo de determinar una posible variabilidad entre los periodos.

Las variables ambientales mencionadas se obtuvieron de imágenes de satélite del sitio de internet <http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap> a través de una rutina en el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2007) incluyendo el área frente a la costa ecuatoriana hasta las Islas Galápagos, Ecuador.

Por otra parte, para identificar los cambios ontogénicos en la alimentación, los resultados de las vértebras se agruparon desde la etapa inicial (primera muestra) hasta la etapa final de vida (última muestra); para observar el patrón general del comportamiento alimentario en cada especie. Además, se obtuvieron los perfiles isotópicos individuales por sexos en cada especie.

Para determinar la normalidad de los datos se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk, mientras que para la homogeneidad de varianzas la prueba de Barlett's. Para las comparaciones con pruebas paramétricas entre grupos se utilizaron las pruebas t-student y ANOVA con la prueba a posterior de Tukey. Para las comparaciones no paramétricas entre más de dos grupos se utilizó la prueba de Kruskal Wallis. El nivel de significancia utilizado para todas las pruebas fue de 0.05.

Los análisis estadísticos y figuras se realizaron utilizando el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2007).

8. RESULTADOS

8.1. Zonas de alimentación, nivel trófico, amplitud y traslapo de nicho

Se determinó que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ para *S. lewini* tienen una distribución normal ($W=0.96$, $P=0.13$) y son homocedásticos ($\chi^2=1.69$, $P=0.64$), así como los valores del $\delta^{15}\text{N}$ que son normales ($W=0.97$, $P=0.38$) y con homocedasticidad de varianzas ($\chi^2=0.47$, $P=0.93$). No se encontraron diferencias significativas en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ ($t=-1.87$, g.l.=39, $P=0.07$) y $\delta^{15}\text{N}$ ($t=-1.18$, g.l.=39, $P=0.24$) entre sexos para *S. lewini* (Fig. 2).

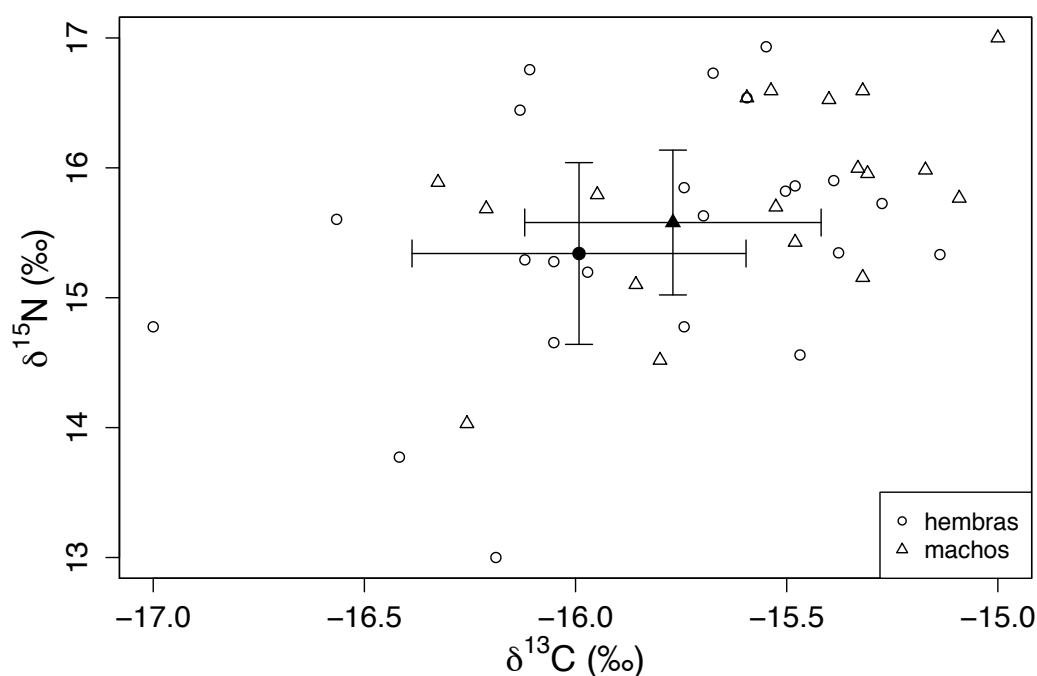


Figura 2. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *S. lewini* para cada sexo con su promedio y desviación estándar

Se detectaron diferencias significativas en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ de *S. lewini* por estadio de madurez y sexo ($F_{3,37}=5.99$, $P=0.002$) y con la prueba de Tukey se determinó que las hembras maduras son las que difieren de los demás grupos (Fig. 3). Para el $\delta^{15}\text{N}$ se determinó que no existen diferencias significativas por estadio madurez y sexo ($F_{3,37}=0.90$, $P=0.45$).

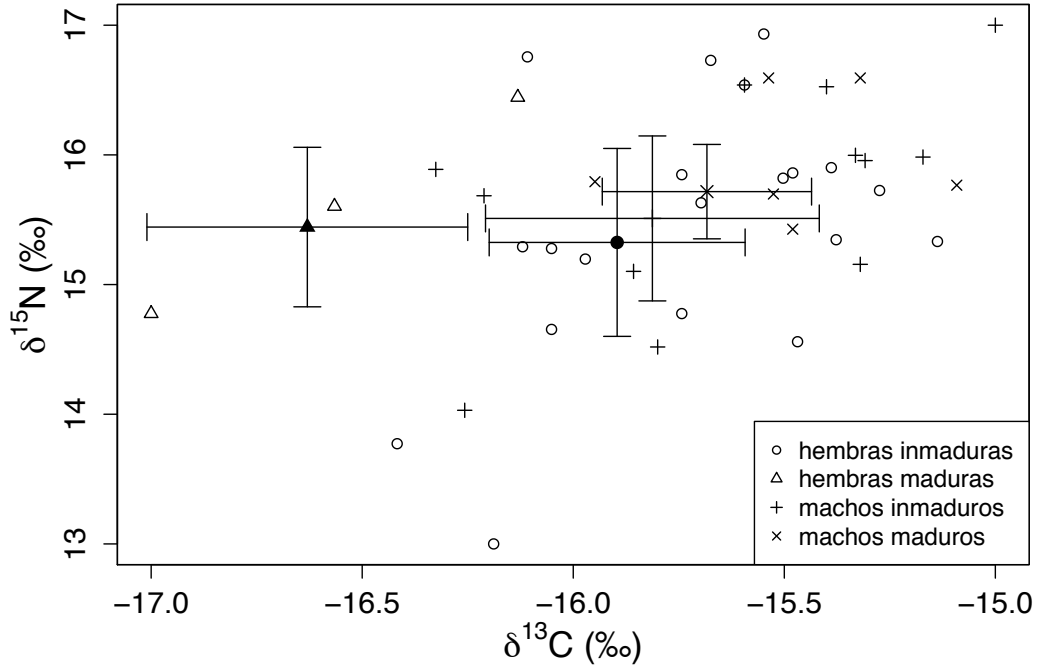


Figura 3. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *S. lewini* para cada sexo y estadio de madurez con su promedio y desviación estándar

Para *S. zygaena* los valores del $\delta^{13}\text{C}$ siguen una distribución normal ($W=0.91$, $P=0.82$) y tienen varianzas homogéneas ($\chi^2=4.22$, $P=0.24$), a diferencia de los resultados del $\delta^{15}\text{N}$ que no son normales ($W=0.16$, $P=0.0002$) pero tienen homogeneidad de varianzas ($\chi^2=5.45$, $P=0.14$). No se encontraron diferencias significativas en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ ($t=0.14$, g.l.=63, $P=0.89$) y $\delta^{15}\text{N}$ ($t=-0.73$, g.l.=63, $P=0.47$) entre sexos para *S. zygaena* (Fig. 4).

No se encontraron diferencias significativas entre los valores del $\delta^{13}\text{C}$ de *S. zygaena* por sexos y estadios de madurez utilizando un análisis de varianza ($F_{3,60}=0.74$, $P=0.53$). Para el $\delta^{15}\text{N}$ se determinó que no existen diferencias entre los valores por sexo y estadio de madurez ($H=5.48$, g.l.=3, $P=0.14$) (Fig. 5).

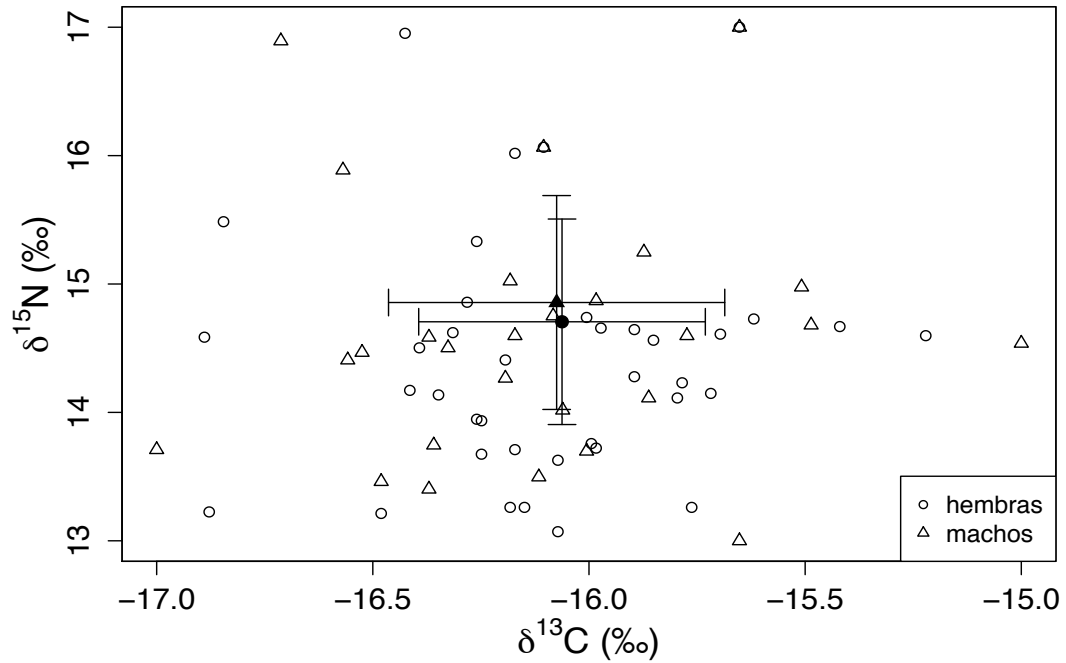


Figura 4. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *S. zygaena* para cada sexo con su promedio y desviación estándar

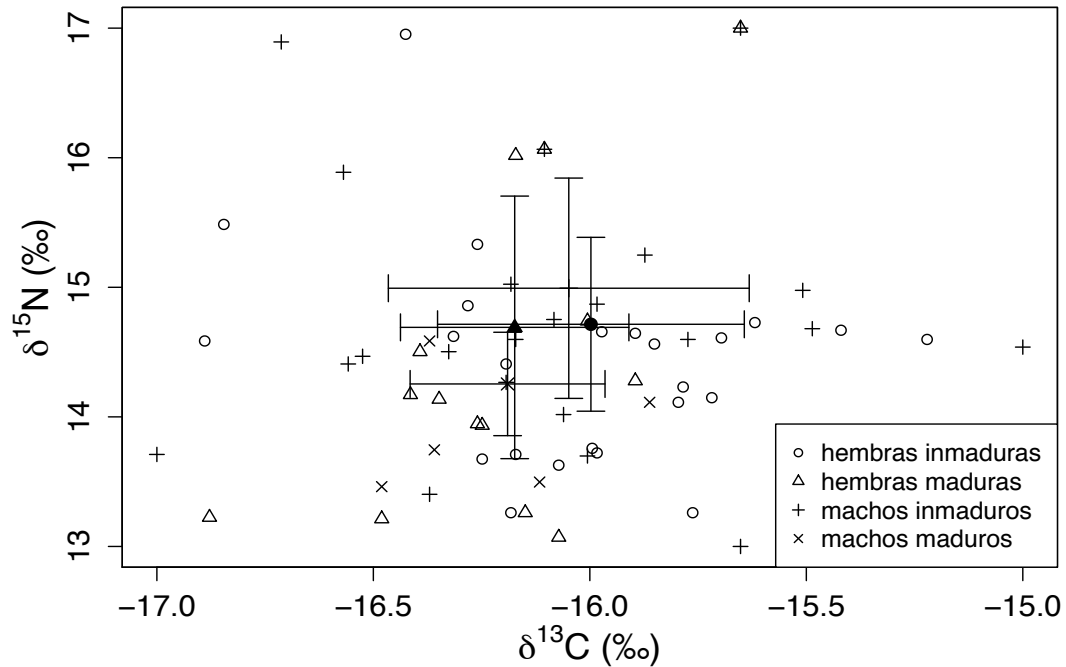


Figura 5. Valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *S. zygaena* para cada sexo y estadio de madurez con su promedio y desviación estándar

Con el método SIBER se observó que las dos especies de tiburones tienen una amplitud de nicho similar (Tabla 3). Se determinó también que tienen un traslape bajo (0.25) de acuerdo a las áreas de los elipses que se generaron (Fig. 6 y 7). Por otra parte, las dos especies de tiburones son depredadores especialistas; de acuerdo a las varianzas de los datos isotópicos para *S. lewini* ($\delta^{13}\text{C} = \pm 0.15$, $\delta^{15}\text{N} = \pm 0.42$) y *S. zygaena* ($\delta^{13}\text{C} = \pm 0.12$, $\delta^{15}\text{N} = \pm 0.66$), ya que esta no es mayor a 1 ‰.

Tabla 3. Áreas de los elipses y polígonos correspondientes a los tiburones martillo *S. lewini* y *S. zygaena*

	Área del elipse	Área corregida	Área total (polígono)
<i>S. lewini</i>	0.74	0.76	3.16
<i>S. zygaena</i>	0.90	0.92	4.58

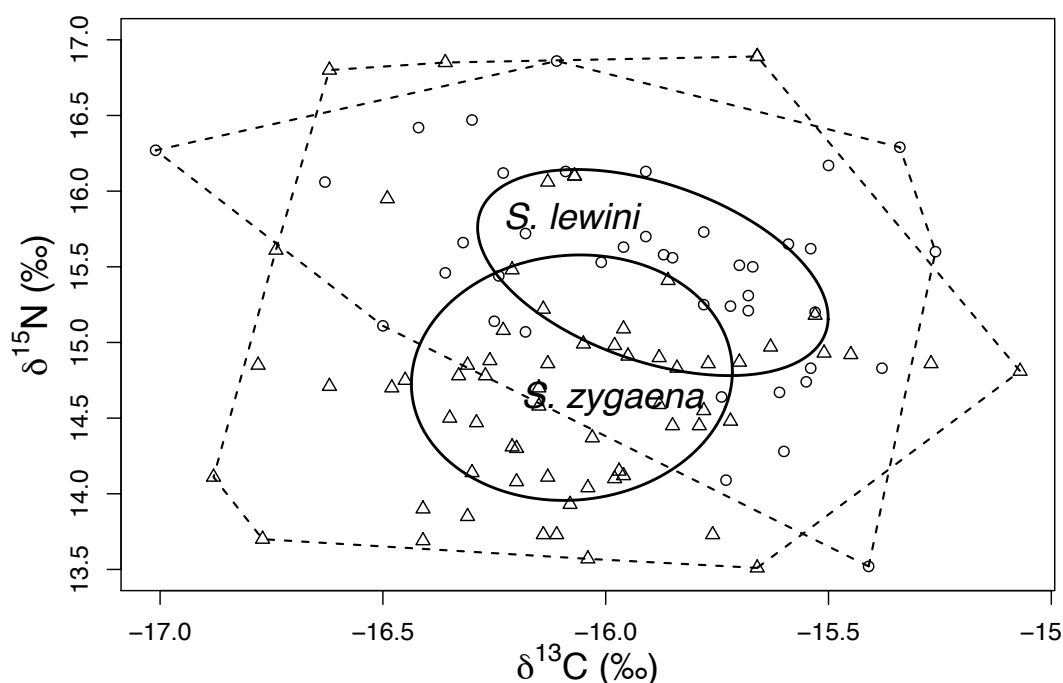


Figura 6. Representación del nicho trófico con elipses según el método SIBER. Los círculos corresponden a los datos de *S. lewini* y los triángulos a *S. zygaena*

El nivel trófico fue similar para las dos especies de tiburones, siendo de 4.0 para *S. lewini* y 3.7 para *S. zygaena*; sin diferencias considerables entre los estadios de madurez en ambas especies (Tabla 4).

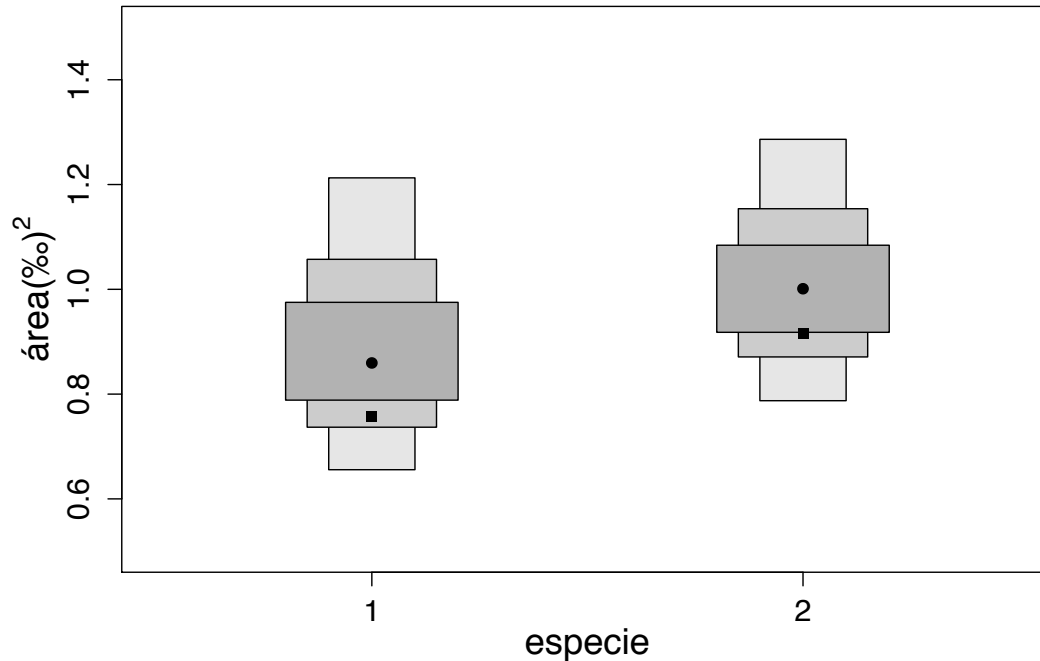


Figura 7. Representación de la estimación bayesiana del área. 1 corresponde a *S. lewini* y 2 a *S. zygaena*. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza. El círculo representa la moda de los datos y el cuadrado el valor del área del elipse corregida

Tabla 4. Nivel trófico por estadios de madurez

Estado	<i>S. lewini</i>	<i>S. zygaena</i>
hembra inmadura	3.9	3.8
hembra madura	4.0	3.6
macho inmaduro	4.0	3.8
macho maduro	4.0	3.6

8.2. Contribución de las presas a la dieta

Con la finalidad de conocer la variabilidad ambiental entre los años en los que se obtuvieron las muestras de presas y los depredadores se graficaron los perfiles mensuales de la temperatura superficial del mar y clorofila a (ver anexos). Además no existen diferencias significativas para la temperatura superficial del mar ($F_{5,66}=1.45$, $P=0.22$) y para la clorofila a ($F_{5,66}=1.25$, $P=0.30$) entre los años de muestreo de las presas y los depredadores. Para *S. lewini*, entre las presas elegidas para el modelo de mezcla, se observó que el pez *Larimus argenteus* es el que

presentó la mayor proporción de contribución a la dieta (media = 45.1%; I.C.= 28.0-60.2%), seguido del calamar *Ommastrephes bartramii* (24.3%; 6.5-40.3%) y *Dosidicus gigas* (12.8%; 0-0.29.4%) (Tabla 5) (Fig. 8 y 9).

Tabla 5. Contribución porcentual de las presas a la dieta de *S. lewini*

Especie	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Moda	Media
<i>Dosidicus gigas</i>	0	0.294	0.044	0.128
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.065	0.403	0.285	0.243
<i>Lolliguncula diomedae</i>	0	0.223	0.033	0.088
<i>Auxis thazard</i>	0	0.131	0.012	0.048
<i>Larimus argenteus</i>	0.28	0.602	0.477	0.451
<i>Merluccius gayi</i>	0	0.069	0.007	0.025
<i>Coryphaena hippurus</i>	0	0.046	0.005	0.017

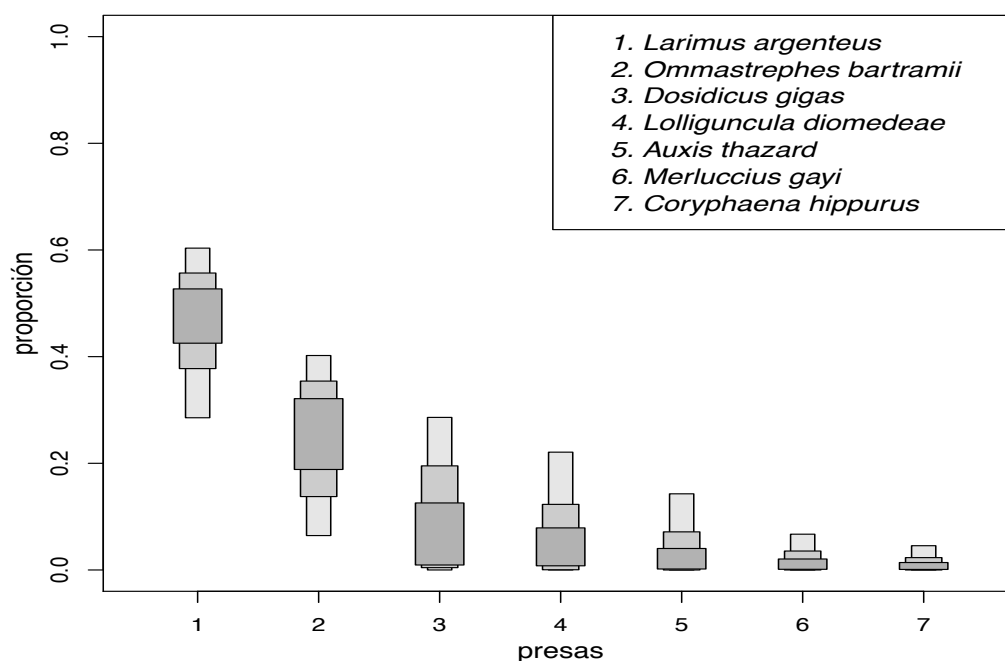


Figura 8. Contribución de las presas a la dieta de *S. lewini*. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta

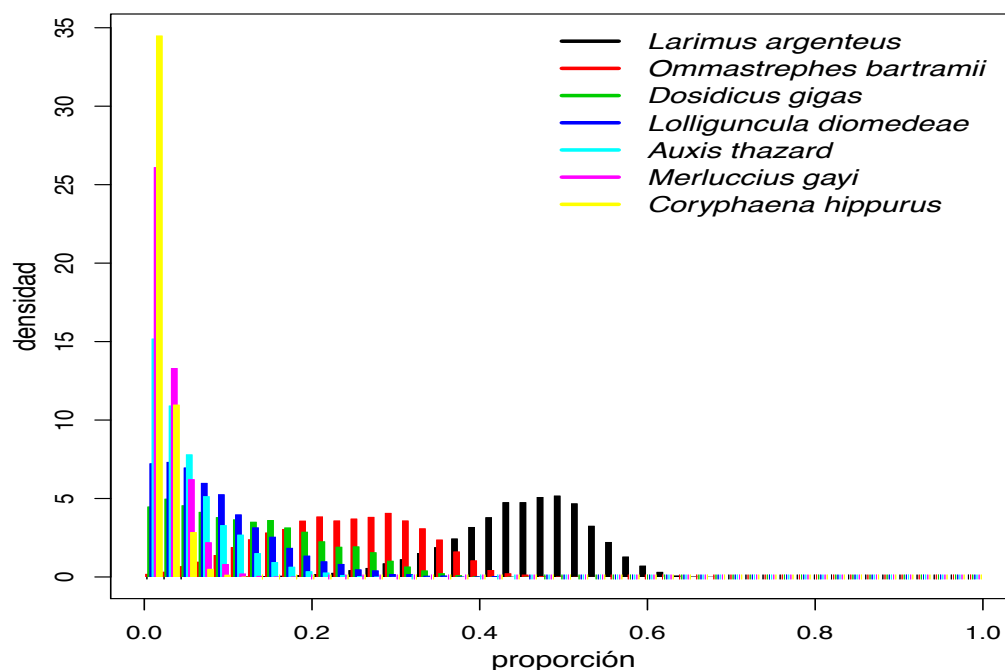


Figura 9. Distribución de la probabilidad de ocurrencia de las presas para *S. lewini*

En *S. zygena* se mantienen las mismas presas como las que tienen la mayor proporción de contribución pero con un orden diferente, ubicándose como la de mayor contribución *O. bartramii* (43.7%; 26.8-58.7%) siguiendo *L. argenteus* (26.5%; 13.9-37.7%) y *D. gigas* (16.5%; 0-34%) (Tabla 6) (Fig. 10 y 11). En ambas especies de tiburones las demás presas tienen una contribución similar.

Tabla 6. Contribución porcentual de las presas a la dieta de *S. zygena*

Especie	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Moda	Media
<i>Dosidicus gigas</i>	0	0.34	0.136	0.165
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.268	0.587	0.463	0.437
<i>Lolliguncula diomedaeae</i>	0	0.161	0.013	0.061
<i>Auxis thazard</i>	0	0.119	0.01	0.044
<i>Larimus argenteus</i>	0.139	0.377	0.272	0.265
<i>Merluccius gayi</i>	0	0.045	0.005	0.016
<i>Coryphaena hippurus</i>	0	0.03	0.004	0.011

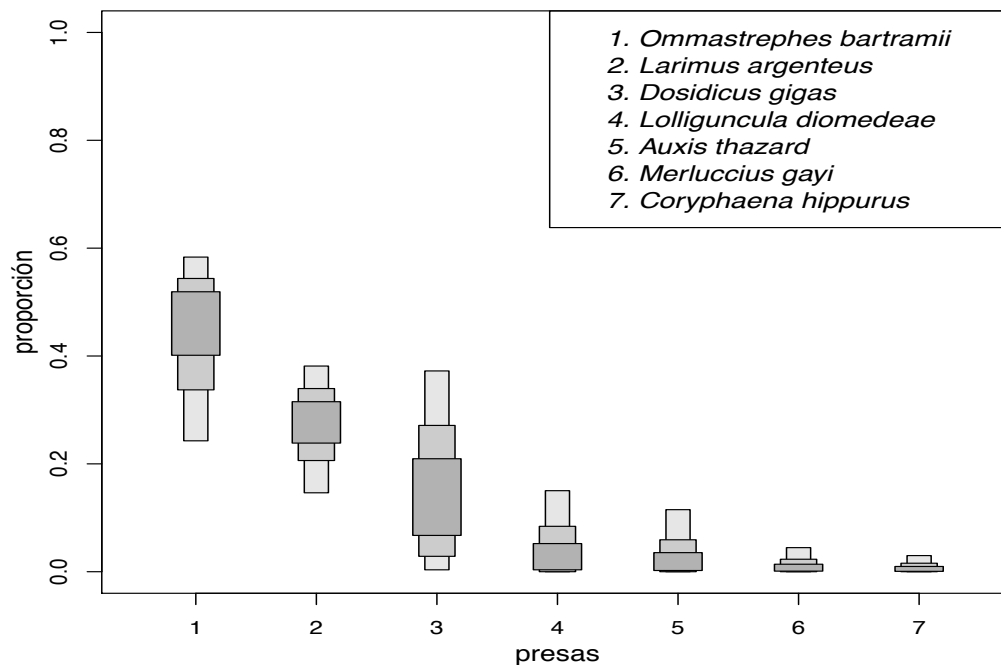


Figura 10. Contribución de las presas en la dieta de *S. zygaena*. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza de la contribución probable de cada presa a la dieta

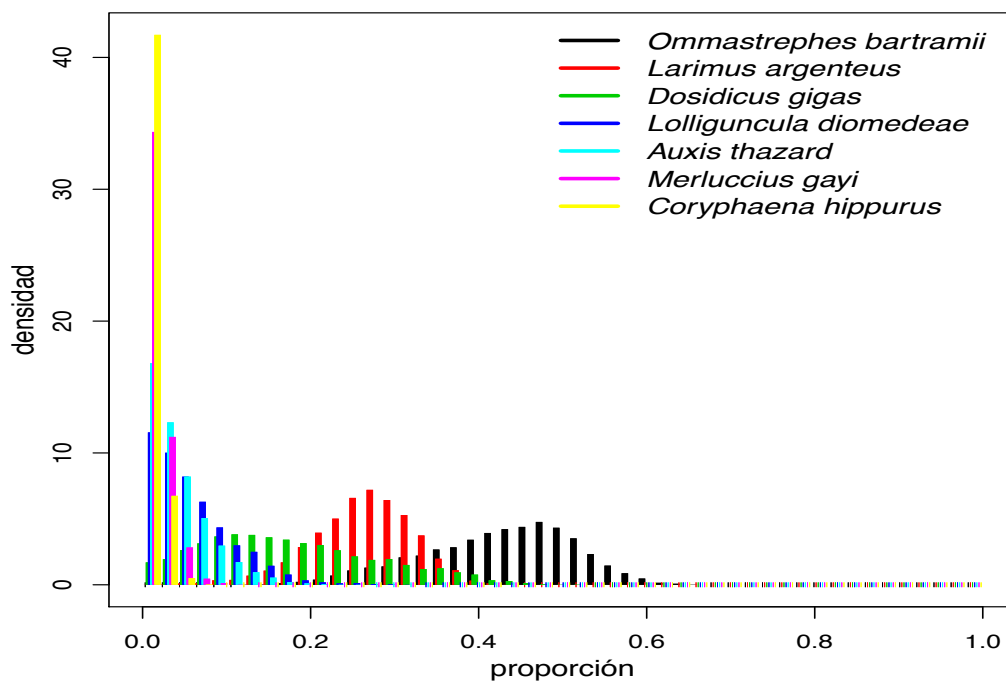


Figura 11. Distribución de la probabilidad de ocurrencia de las presas para *S. zygaena*

8.3. Amplitud y traslapo de nicho individual

En los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de vértebras en *S. lewini* se pudo observar que en general el traslapo de nicho entre los individuos es bajo, con valores menores a 0.5 en el 95% de los casos (anexo 3); lo que refleja la baja competencia intraespecífica (Fig. 12). Los individuos de esta especie tienen una amplitud de nicho de 0.04 a 2.19 considerando el área del elipse corregida (Tabla 7 y Fig. 13).

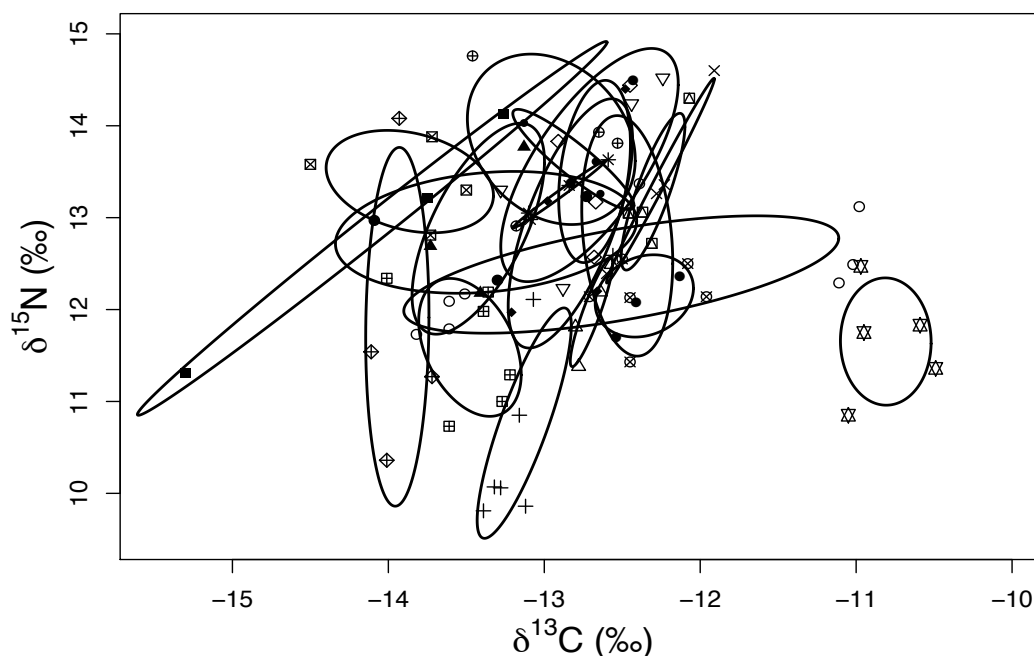


Figura 12. Representación del nicho con elipses según el método SIBER para *S. lewini*. Los símbolos y los elipses representan los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las vértebras de un individuo

Tabla 7. Áreas de los elipses de *S. lewini*

	Individuo	Área del elipse	Área corregida	n
Hembras	1	1.88	2.19	8
	2	0.07	0.11	4
	3	0.53	0.64	7
	4	0.1	0.15	4
	5	0.46	0.68	4
	6	1.08	1.62	4
	7	0.6	0.9	4

	8	0.03	0.04	4
	9	0.83	1.24	4
	10	1.01	1.52	4
Machos	11	0.47	0.63	5
	12	0.57	0.71	6
	13	0.35	0.43	6
	14	0.2	0.3	4
	15	0.45	0.9	3
	16	0.88	1.17	5
	17	0.59	1.18	3
	18	0.85	1.27	4
	19	0.99	1.98	3
	20	0.13	0.27	3

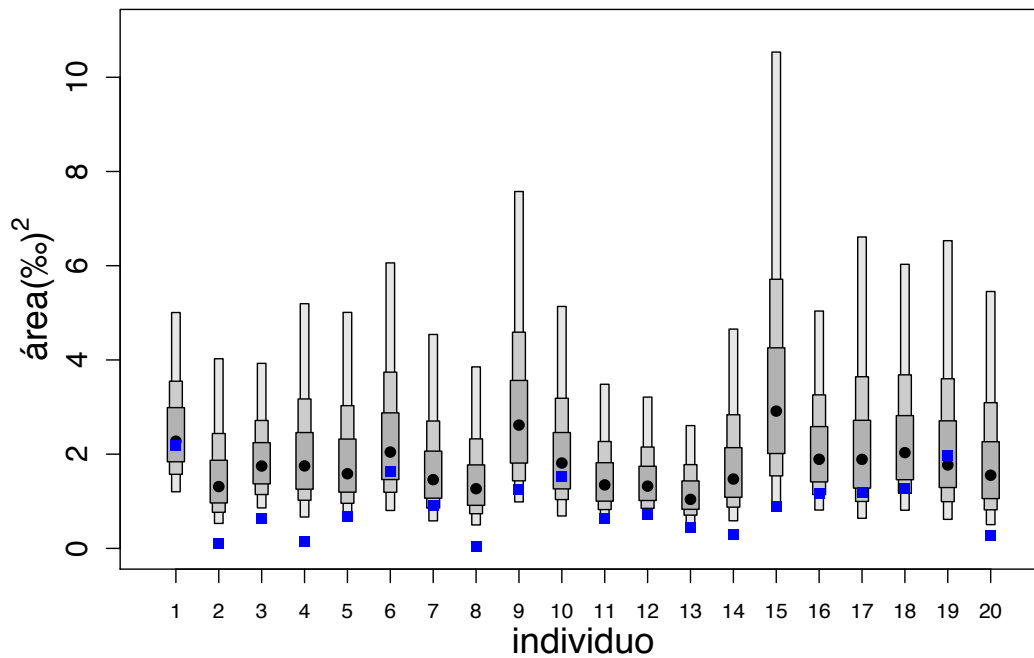


Figura 13. Representación de la estimación bayesiana del área para *S. lewini*. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza. El círculo representa la moda de los datos y el cuadrado azul el valor del área del elipse corregida

Para *S. zygaena* el traslapo se considera como bajo con el 78% de los valores menores a 0.5 (Fig. 14 y anexo 4). En esta especie se encontró que la amplitud de nicho considerando el área corregida de los elipses es de 0.29 a 6.77 (Tabla 8 y Fig. 15).

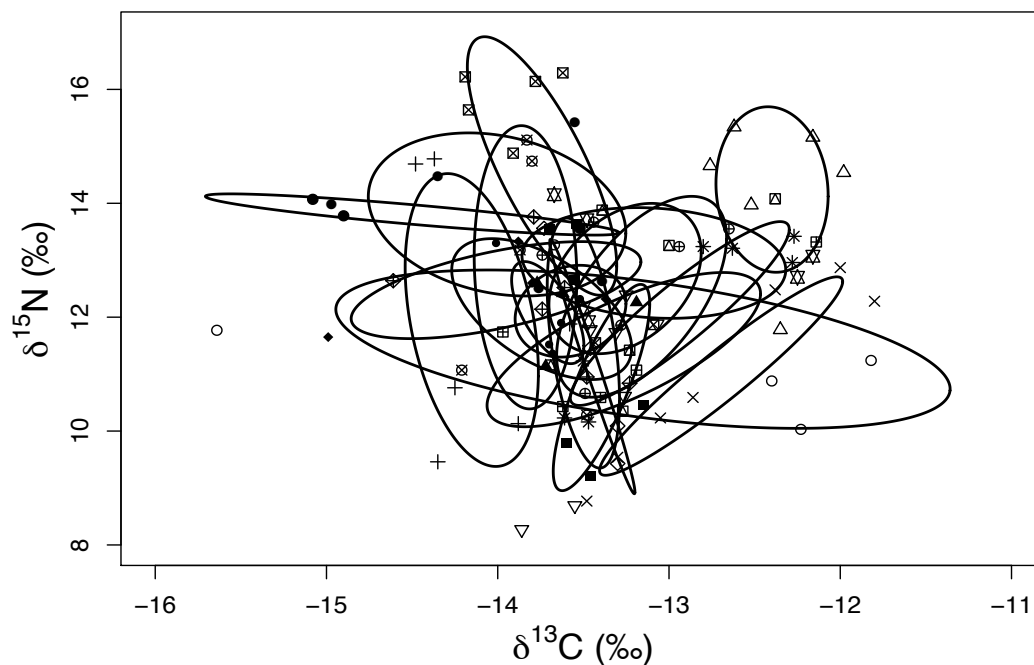


Figura 14. Representación del nicho con elipses según el método SIBER para *S. zygaena*. Los símbolos y los elipses representan los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las vértebras de un individuo

Tabla 8. Áreas de los elipses de *S. zygaena*

	individuo	área del elipse	área corregida	n
hembras	1	5.08	6.77	5
	2	0.99	1.19	7
	3	0.78	0.93	7
	4	1.66	1.99	7
	5	1.08	1.30	7
	6	1.87	2.33	6
	7	1.76	2.34	6
	8	1.78	2.22	6
	9	1.04	1.30	6
	10	0.34	0.46	5
machos	11	1.19	1.49	6
	12	2.34	2.93	6
	13	0.19	0.29	4
	14	1.36	1.70	6
	15	1.38	1.73	6
	16	1.75	2.33	5
	17	2.48	3.30	5

18	0.54	0.81	4
19	1.22	1.83	4
20	0.33	0.65	3

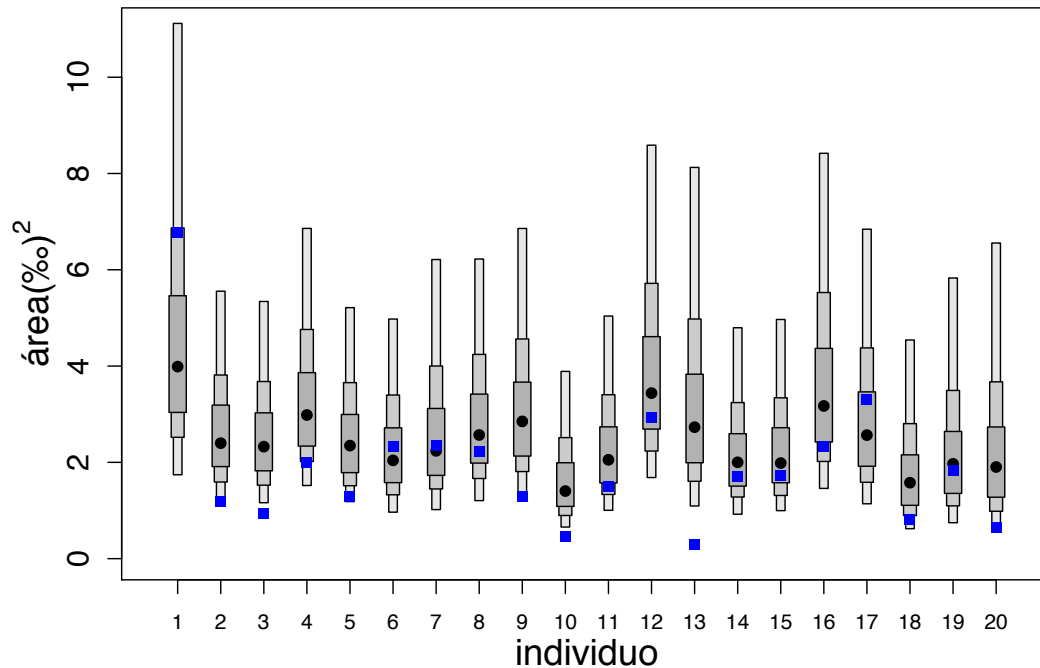


Figura 15. Representación de la estimación bayesiana del área para *S. zygaena*. Las áreas de las cajas representan el 95 (caja central), 75 y 50% de los intervalos de confianza. El círculo representa la moda de los datos y el cuadrado azul el valor del área del elipse corregida

8.4. Cambios ontogénicos en la alimentación

Se obtuvo un total de 89 muestras de vértebras para *S. lewini* (Tabla 9). Los resultados del $\delta^{13}\text{C}$ para esta especie no tienen una distribución normal ($W=0.96$, $P=0.004$) pero tienen homogeneidad de varianzas ($\chi^2=1.35$, $P=0.97$). Por otra parte, los valores del $\delta^{15}\text{N}$ para esta especie son normales ($W=0.98$, $P=0.12$) y homocedásticos ($\chi^2=10.29$, $P=0.11$).

De manera general se observó un ligero decremento de los valores del $\delta^{13}\text{C}$ desde la etapa inicial hasta los últimos años de vida en los individuos de *S. lewini* (Fig. 16); sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre etapas

($H=2.26$, g.l.=6, $P=0.89$). Asimismo, no se detectaron diferencias significativas en los resultados del $\delta^{15}\text{N}$ agrupados por etapas de vida ($F_{6,82}=1.83$, $P=0.10$) a pesar de que se observa un incremento desde la etapa inicial hasta la etapa intermedia (Fig. 17).

Tabla 9. Número de muestras por etapa de vida en *S. lewini*

Etapa	Hembras	Machos	Total
1	10	10	20
2	10	10	20
3	10	10	20
4	10	7	17
5	2	4	6
6	2	2	4
7	2	0	2

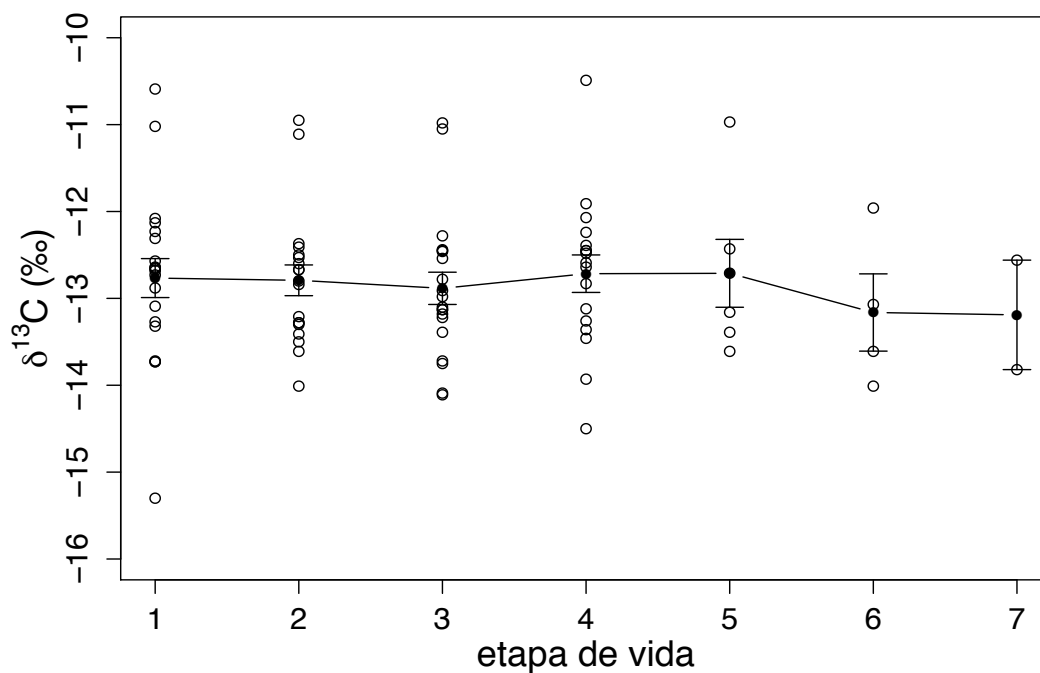


Figura 16. $\delta^{13}\text{C}$ en vértebras de *S. lewini* por etapas de vida

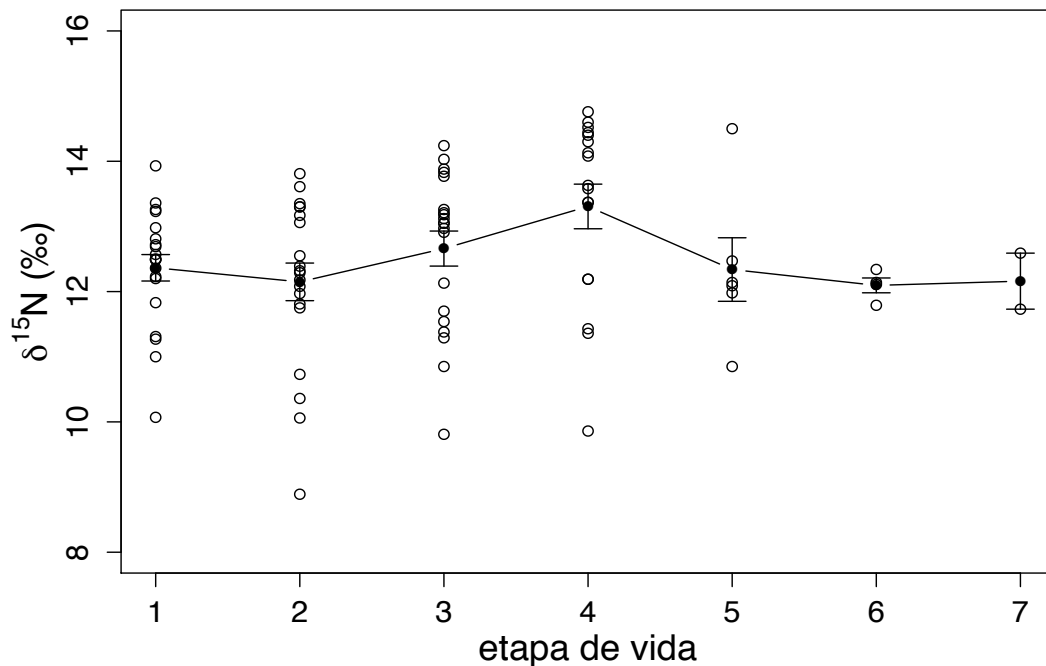


Figura 17. $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de *S. lewini* por etapas de vida

En los perfiles isotópicos de las hembras se observa que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ disminuyen o presenta poca variación a lo largo de su vida a excepción de la hembras 3, 4, 6 y 8 en las que se observa un aumento de los valores en las últimas etapas (Fig. 18A). En los machos se observa la misma tendencia con valores que disminuyen o que son similares en las distintas etapas, a excepción del individuo 17 (Fig. 18B). Para el $\delta^{15}\text{N}$ la mayoría de los individuos presentan valores mayores en las últimas etapas de vida, a excepción de la hembra 1 y el macho 13, en los que los valores disminuyen en las etapas intermedias (Fig. 19).

Por otra parte, se observó que existe mayor variabilidad en los perfiles individuales del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los machos, considerando la desviación estándar de los valores isotópicos de cada individuo (Tabla 10).

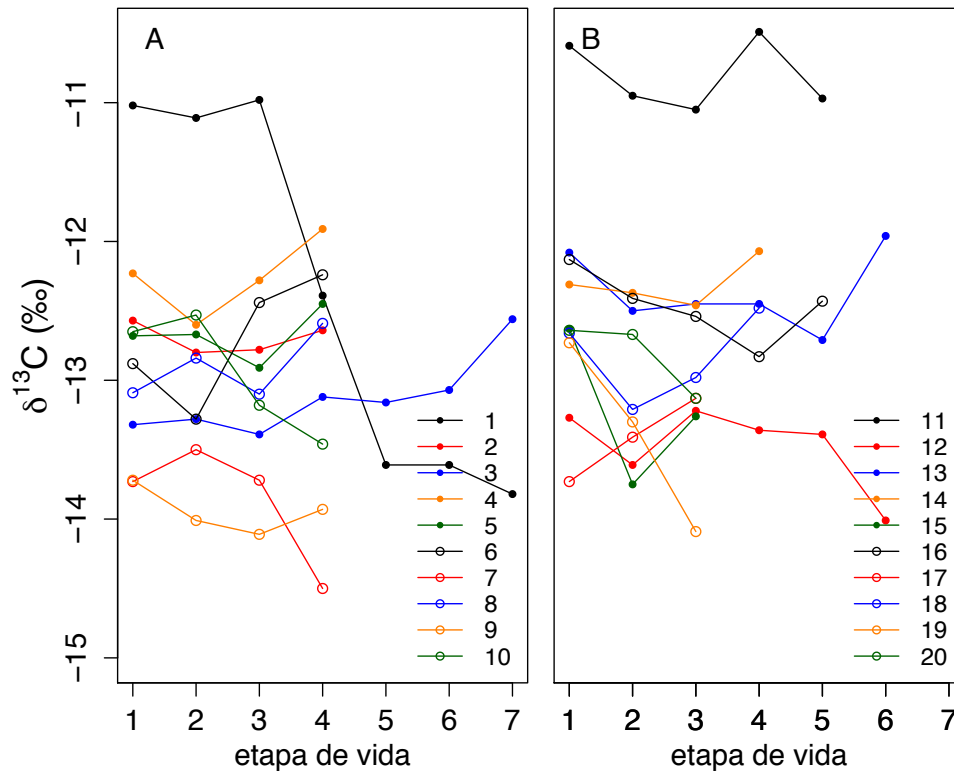


Figura 18. Perfiles individuales del $\delta^{13}\text{C}$ en *S. lewini* en hembras (A) y machos (B)

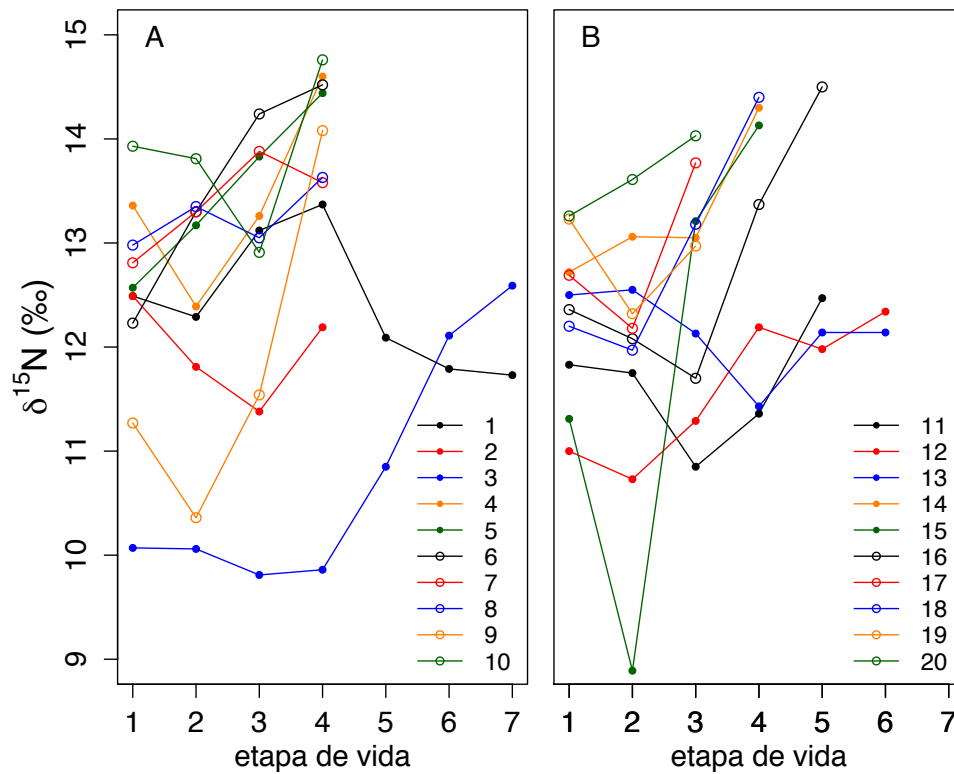


Figura 19. Perfiles individuales del $\delta^{15}\text{N}$ en *S. lewini* en hembras (A) y machos (B)

Tabla 10. Desviación estándar de los perfiles isotópicos individuales por sexos para *S. lewini*

Código hembras	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Código machos	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
1	1.33	0.27	11	0.63	0.60
2	0.11	0.18	12	0.48	0.67
3	0.11	0.19	13	1.14	0.40
4	0.28	0.17	14	0.91	0.70
5	0.19	1.06	15	0.81	2.32
6	0.46	0.29	16	1.04	1.14
7	0.44	0.3	17	0.45	0.81
8	0.24	0.32	18	0.30	1.11
9	0.17	0.68	19	1.59	0.47
10	0.44	0.27	20	0.76	0.38

Para *S. zygaena* se obtuvo un total de 112 muestras de vértebras (Tabla 11). Por otra parte, los resultados del $\delta^{13}\text{C}$ no tienen distribución normal ($W=0.96$, g.l.=6, $P=0.01$) y tampoco homogeneidad de varianzas ($\chi^2=15.1$, g.l.=6, $P=0.02$), a diferencia de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ que son normales ($W=0.99$, g.l.=6, $P=0.86$) y homocedásticos ($\chi^2=3.54$, g.l.=6, $P=0.74$).

Tabla 11. Número de muestras por etapa *S. zygaena*.

Etapa	Hembras	Machos	Total
1	10	10	20
2	10	10	20
3	10	10	20
4	10	9	19
5	9	6	15
6	10	4	14
7	4	0	4

Aunque se observa que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ de *S. zygaena* en general aumentan hacia las últimas etapas de vida, no se encontraron diferencias significativas entre los grupos ($H=9.63$, g.l.=6, $P=0.14$) (Fig. 20); mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ se observó un incremento general asociado a diferencias significativas (F_6 ,

$_{105}=9.57$, $P=2.21 \times 10^{-08}$). De acuerdo a los resultados de la prueba Tukey los primeros tres grupos difieren de los grupos restantes (Fig. 21).

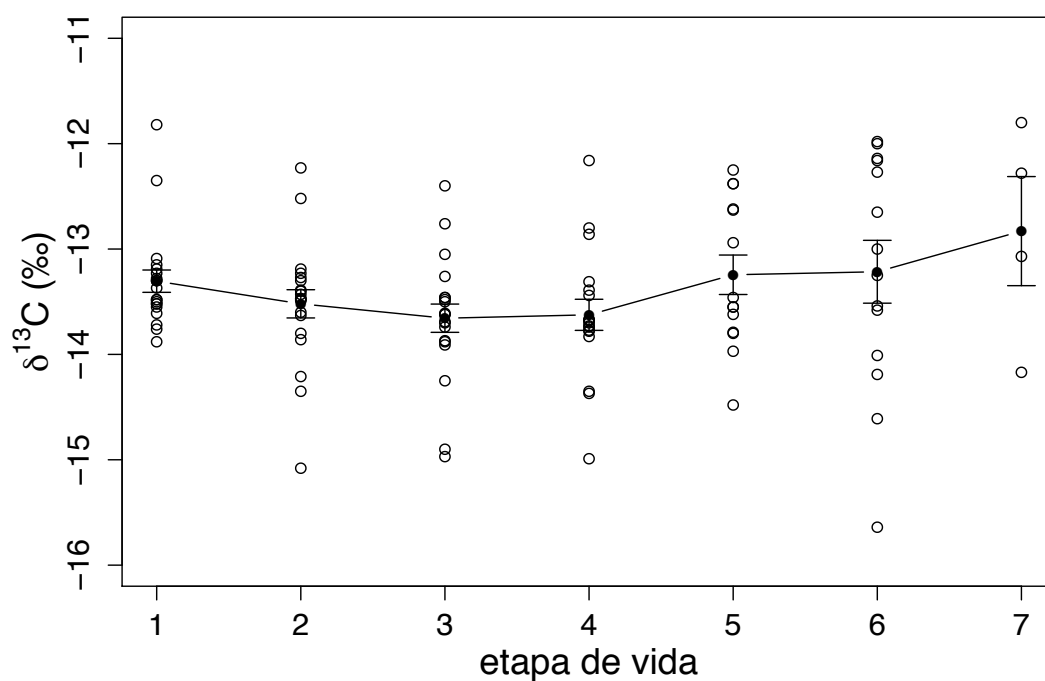


Figura 20. $\delta^{13}\text{C}$ en vértebras de *S. zygaena* por etapas de vida

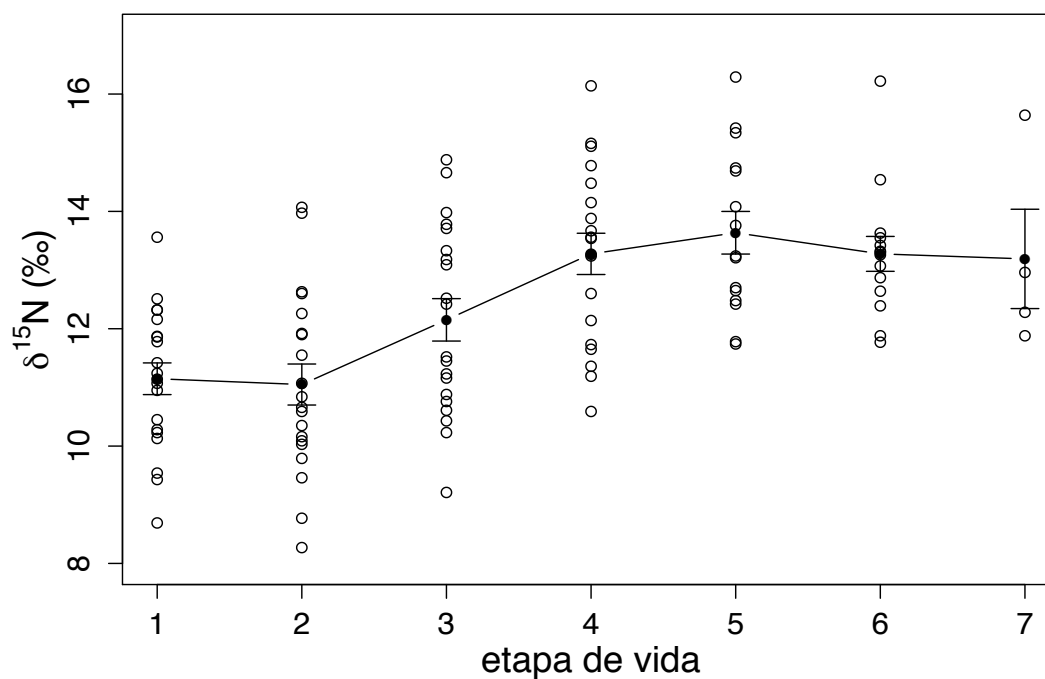


Figura 21. $\delta^{15}\text{N}$ en vértebras de *S. zygaena* por etapas de vida

Los perfiles del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por sexos son diferentes entre los individuos, sin embargo el comportamiento observado es distinto en comparación con *S. lewini*; ya que en este caso se puede observar una tendencia más general, principalmente para el $\delta^{15}\text{N}$ con perfiles individuales más agrupados.

En los perfiles del $\delta^{13}\text{C}$ de *S. zygaena* los valores cambian ligeramente o aumentan a lo largo de la vida de los individuos de ambos sexos a excepción de pocos casos como por ejemplo la hembra 1 y el macho 19 (Fig. 22). En los perfiles del $\delta^{15}\text{N}$ se observa una tendencia más general, con valores mayores en las últimas etapas de vida en la mayoría de los individuos (Fig. 23). En los individuos de esta especie se observó que la variabilidad entre los perfiles del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ es similar entre hembras y machos; mientras que esta variabilidad definida por la desviación estándar de los perfiles es mayor en comparación con *S. lewini* (Tabla 12).

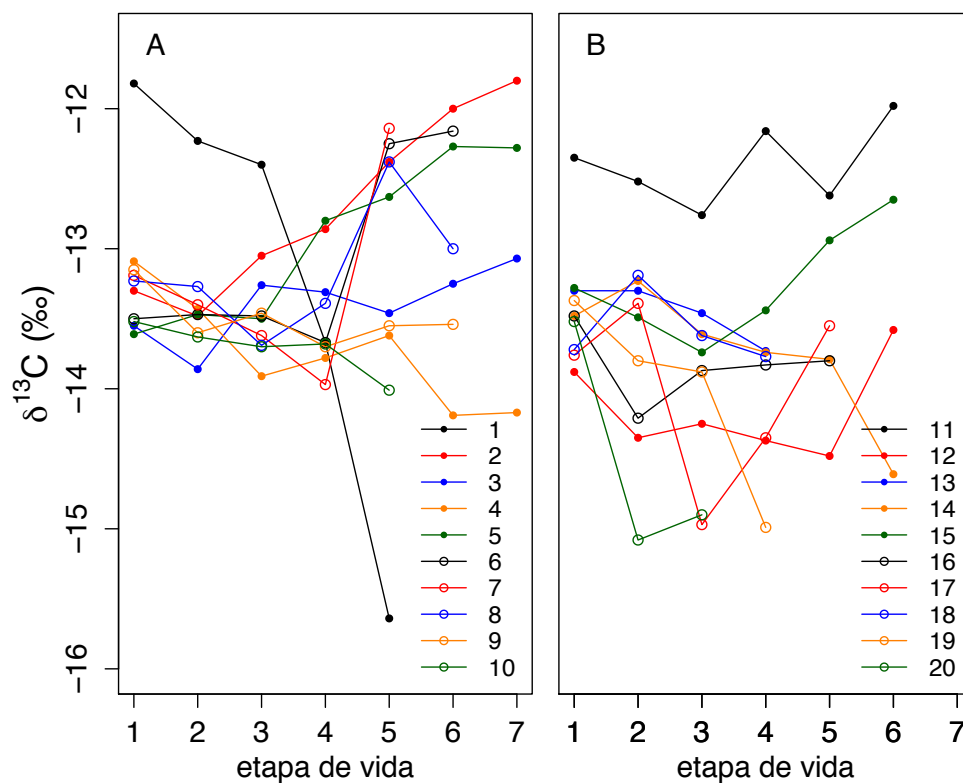


Figura 22. Perfiles individuales del $\delta^{13}\text{C}$ en *S. zygaena* en hembras (A) y machos (B)

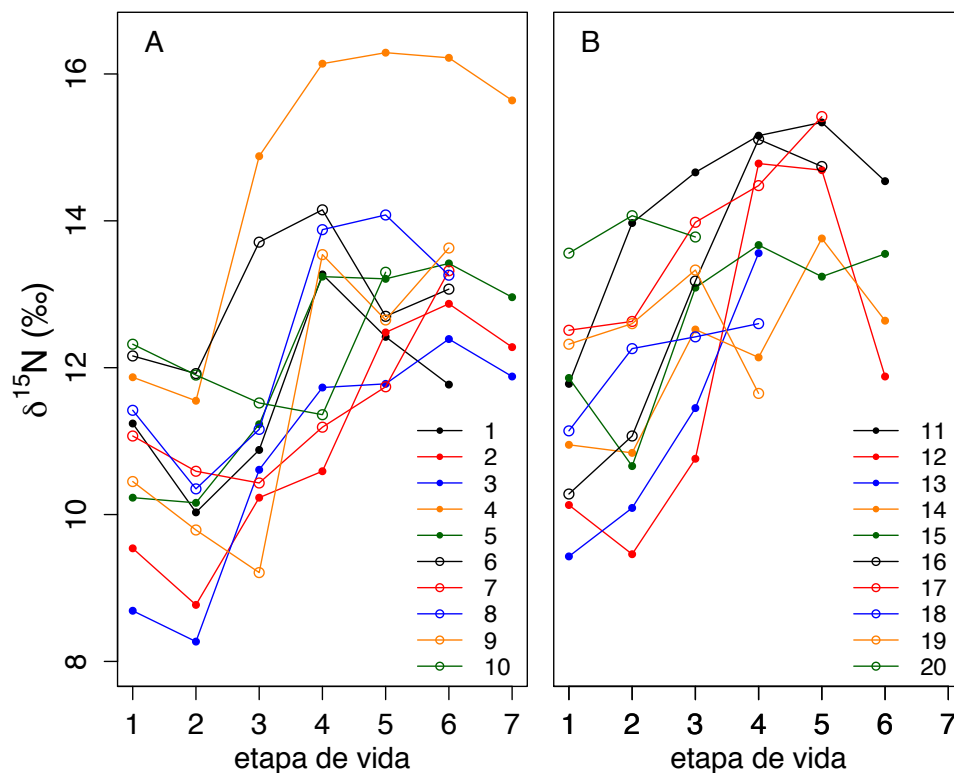


Figura 23. Perfiles individuales del $\delta^{15}\text{N}$ en *S. zygaena* en hembras (A) y machos (B)

Tabla 12. Desviación estándar de los perfiles isotópicos individuales por sexos para *S. zygaena*.

Código hembras	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Código machos	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
1	1.55	1.15	11	0.29	1.30
2	0.65	1.59	12	0.35	2.3
3	0.26	1.66	13	0.2	1.82
4	0.4	2.07	14	0.47	1.11
5	0.58	1.47	15	0.4	1.18
6	0.69	0.87	16	0.26	2.15
7	0.69	1.05	17	0.65	1.24
8	0.44	1.57	18	0.26	0.66
9	0.19	1.96	19	0.69	0.7
10	0.18	0.77	20	0.85	0.26

9. DISCUSIÓN

9.1. Zonas de alimentación, nivel trófico, amplitud y traslapo de nicho

La tasa de recambio isotópica en el músculo de los elasmobranquios es mayor a un año (MacNeil *et al.*, 2006; Logan y Lutcavage 2010), aunque se ha determinado en otras especies que generalmente decrece con el incremento del tamaño corporal (Martinez del Rio *et al.*, 2009). Sin embargo, los resultados encontrados con el tiburón toro *Carcharhinus leucas* (Matich *et al.*, 2010) sugieren que las tasas de recambio son similares a las estimaciones de laboratorio obtenidas para la raya *Potamotrygon motoro*, tiburón leopardo *Triakis semifasciata* y el tiburón de arena *Carcharhinus plumbeus*, por lo que posiblemente el tamaño del cuerpo no influye sobre la tasa de recambio isotópica en este grupo de peces.

Por otra parte, Hussey *et al.* (2011) menciona que se debe considerar que muchos tiburones son muy móviles en el plano espacial (Bonfil *et al.*, 2005) y pueden realizar buceos profundos en cortos períodos de tiempo (Queiroz *et al.*, 2010). Por lo tanto, los perfiles isotópicos de las especies de elasmobranquios móviles pueden representar una medida isotópica colectiva de entornos isotópicamente distintos.

Bessudo *et al.* (2011) observaron que los individuos de *S. lewini* marcados en la Isla Malpelo no son exclusivos de esta isla ya que fueron detectados en la Isla del Coco y las Islas Galápagos; moviéndose ampliamente dentro de esta región. Asimismo, Diemer *et al.* (2011) mencionan que *S. lewini* y *S. zygaena* en el sur de África realizan movimientos de varios kilómetros entre zonas; relacionándose la migración de *S. lewini* con cambios en la temperatura superficial del mar, mientras que para *S. zygaena* no se observó un patrón estacional.

Los resultados del $\delta^{13}\text{C}$ en músculo muestran que existe segregación sexual en *S. lewini*, siendo las hembras maduras las que se encuentran en zonas más oceánicas, al igual que lo observado por Aguilar-Castro (2003) en el Golfo de California, probablemente por el requerimiento de otras presas ya que estas se

alejan de la zona costera a tallas menores de la zona costera y crecen más rápido como una estrategia reproductiva para favorecer la gestación de los embriones y almacenar energía (Klimley, 1987). Lo anterior también coincide con los estudios de hábitos alimenticios en la zona de estudio, ya que se observó un mayor traslapo trófico entre machos adultos y hembras juveniles, que comparten presas como *D. gigas* e *Histioteuthis* spp. (Estupiñán-Montaña *et al.*, 2009).

Las hembras adultas en la zona de estudio podrían realizar migraciones horizontales durante la noche (Klimley, 1987) o hacia zonas de montes marinos (Klimley, 1993). Bessudo *et al.* (2011) observaron que esta especie permanece más tiempo cerca de la Isla Malpelo durante el día, alejándose durante la noche. Esta misma tendencia fue observada por Klimley y Nelson (1984) en el Bajo de Espíritu Santo y Hearn *et al.* (2010) en las Islas Galápagos.

Estos movimientos coincidirían con las migraciones verticales de algunas de sus presas, entre la que se incluye el calamar *D. gigas*, que de acuerdo al Índice de Importancia Relativa (IRI) se determinó como la presa más importante en la zona de estudio para las hembras juveniles (Estupiñán-Montaña *et al.*, 2009) y para las hembras juveniles y adultas (Castañeda-Suárez y Sandoval-Londoño, 2004).

Cabe mencionar que es muy probable que en el grupo de hembras inmaduras de esta investigación estén incluidos individuos que hayan migrado desde la costa a tallas menores (1 m) a la de madurez sexual (2.25 m; Carrera-Fernández y Martínez-Ortíz, 2007), lo cual ha sido observado en el Golfo de California (Klimley, 1987).

Hussey *et al.* (2011) en la costa sureste de África también observaron segregación sexual en esta especie con menores valores del $\delta^{13}\text{C}$ en las hembras con 120 a 160 cm de longitud precaudal, además de un incremento significativo del $\delta^{15}\text{N}$ con el aumento de las tallas en los machos. Estos autores mencionan que los resultados sugieren que esta especie es altamente migratoria latitudinalmente y entre el ambiente costero y oceánico, incorporando las señales del $\delta^{13}\text{C}$ de regiones

distintas. Para el tiburón *Carcharhinus obscurus* mencionan que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ decrecen luego de los 200 cm de longitud precaudal, indicando que se encuentran alejados de la costa al aumentar de tallas.

Mientras que, Abrantes y Barnett (2011) observaron que las hembras del tiburón *Notorynchus cepedianus* en Tasmania tuvieron los valores más altos del $\delta^{13}\text{C}$ en comparación con los machos, probablemente como resultado de los distintos patrones de movimiento entre sexos, ya que las hembras permanecen por largos periodos de tiempo en áreas costeras.

Estupiñán-Montaña *et al.* (2009) mencionan que *Octopus* spp. es importante en la composición de la dieta de las hembras adultas de *S. lewini* ocupando el 47.6% según el IRI, sin embargo no se observaron diferencias en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ de este grupo en comparación con los demás estadios de madurez, posiblemente debido a que las condiciones en el Pacífico ecuatoriano no permiten inferir la profundidad en la que los depredadores se alimentan, debido a las surgencias permanentes favorecidas por el sistema de corrientes (Jiménez, 2008).

Considerando que la mayoría de los tiburones son inmaduros en ambas especies, es posible que se hayan alimentado principalmente en redes tróficas costeras que están enriquecidas en ^{13}C y ^{15}N , lo que coincide con lo observado por Carlisle *et al.* (2012) en las islas Farallón, California que encontraron los mayores valores de ambos isótopos en los tiburones blancos *Carcharodon carcharias* de menor talla.

Por otra parte, los resultados del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de los tiburones martillo no presentaron una tendencia de enriquecimiento en ^{15}N la cual es generalmente observada en individuos de mayor talla o edad (Torres-Rojas, 2006), como resultado del consumo de presas de nivel trófico mayor, posiblemente porque los estadios maduros en ambos sexos y especies no están lo suficientemente representados para mostrar cambios en el $\delta^{15}\text{N}$ con respecto a los demás estadios.

Ochoa-Díaz (2009) en Baja California Sur encontró que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son mayores en los juveniles de *S. zygaena* con respecto a los adultos, debido a que los individuos juveniles se alimentan de presas de origen bentónico en zonas costeras que presentan mayores valores del $\delta^{15}\text{N}$.

Abrantes y Barnett (2011) observaron que para el tiburón *N. cepedianus* en promedio los valores del $\delta^{15}\text{N}$ parecen incrementarse con la talla hasta los ~250 cm de longitud total (LT), pero los individuos mayores a esta talla tienen valores menores que los individuos pequeños (151–250 cm LT), lo que indicaría que los animales más grandes se alimentan en otra área caracterizada por una línea base con valores bajos del $\delta^{15}\text{N}$.

A pesar de que se conoce que las crías de *S. zygaena* permanecen en áreas de crianza costeras (Smale, 1991), se puede inferir que los individuos de *S. zygaena* analizados ya habían abandonado las áreas de crianza cercanas a la costa considerando los valores del $\delta^{13}\text{C}$. Es posible que los individuos considerados en este trabajo se hayan alimentado principalmente de presas pelágicas y en zonas oceánicas, por lo que no se observan diferencias en la alimentación con el $\delta^{13}\text{C}$.

Lo anterior se corrobora con lo observado por Bolaño-Martínez (2009) con juveniles de *S. zygaena* en Ecuador, que incluyó tallas menores a los 0.90 cm de longitud total, encontrando valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ mayores a los de este trabajo ($\delta^{13}\text{C} = -15.6\text{‰} \pm 0.30$) y se registró en los primeros intervalos de tallas al calamar nerítico *L. diomedae* como la presa principal.

Al contrario, Ochoa-Díaz (2009) para *S. zygaena* sugiere que de acuerdo a los valores del $\delta^{13}\text{C}$ las hembras se alimentan sobretodo en la costa; mientras que los machos en zonas oceánicas principalmente de peces epipelágicos y cefalópodos mesopelágicos, registrando también un traslapo medio entre sexos de acuerdo al Índice de Morisita-Horn.

Por otra parte, el factor de fraccionamiento de 3.7‰ utilizado para el cálculo del nivel trófico se obtuvo del trabajo experimental con el tiburón leopardo *T. semifasciata* (Kim *et al.*, 2012b) que a pesar de ser una especie de menor tamaño y movilidad, se puede aplicar en este caso ya que las muestras también son de musculo dorsal. Así también, este trabajo es más representativo en cuanto al número de muestras y tiempo de experimentación en comparación con la investigación realizada con los tiburones *Carcharias taurus* y *Negaprion brevirostris* que son de tallas mayores (Hussey *et al.*, 2010).

Post (2002) menciona que las especies utilizadas como un estimador del $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ en la fórmula del nivel trófico deben compartir el mismo hábitat que las especies objetivo y debe integrar la señal isotópica de la red alimentaria en una escala de tiempo lo suficientemente grande como para minimizar los efectos de la variación a corto plazo.

En el área de estudio, la variación en el contenido de los nutrientes y por lo tanto la producción primaria permanece relativamente constante a lo largo del año. Asimismo, la producción secundaria del zooplancton es estable, debido a que la producción primaria es bastante constante durante el mismo ciclo (Jiménez, 2008). Sobre estas consideraciones se utilizó el valor promedio del $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton del Golfo de Guayaquil como organismo base del cálculo del nivel trófico.

El nivel trófico (NT) de los tiburones martillo *S. lewini* (NT=4.0) y *S. zygaena* (NT=3.7) es similar al obtenido para los tiburones zorro *Alopias pelagicus* (NT=4.0) y *Alopias superciliosus* (NT=4.2) en Ecuador; sin embargo, difiere del nivel trófico calculado por Calle-Morán (2010) para *A. pelagicus* (NT=4.5) y Bolaño-Martínez (2009) para *S. zygaena* (NT=4.5) posiblemente por la diferencia en la elección del organismo considerado como base y el factor de fraccionamiento utilizado.

A pesar de la limitada información sobre el nivel trófico de estas especies de tiburón martillo en la zona de estudio, Estrada *et al.* (2003) mencionan que no se

encontraron diferencias estadísticas entre la posición trófica calculada con isótopos estables para el tiburón azul *Prionace glauca*, tiburón mako *Isurus oxyrinchus*, tiburón zorro *Alopias vulpinus* y el tiburón *Cetorhinus maximus* en el noroeste del Océano Atlántico y los valores obtenidos con análisis de contenido estomacal (Cortés, 1999).

Vögler *et al.* (2008) mencionan que el nivel trófico poblacional podría ser considerado como un indicador de la “salud” de las poblaciones, ya que resume los cambios en la dinámica poblacional. Así, considerando un punto de referencia el aumento o disminución del nivel trófico podría ser un indicativo de la reducción de la fracción adulta o un incremento de la fracción juvenil de la población y/o cambios en la disponibilidad de las presas.

Asimismo, estos autores mencionan que a pesar del nivel trófico de 3.9 calculado con análisis de contenido estomacal, el tiburón ángel *Squatina guggenheim* no puede ser considerado como un depredador tope, ya que es consumido por otras especies de tiburones de mayor talla como *Carcharhinus brachyurus* (NT=4.2, Cortés, 1999), *C. taurus* (NT=4.4, Cortés, 1999) y *N. cepedianus* (NT=4.7, Cortés, 1999).

Adicionalmente, los resultados corroboran que las dos especies de tiburones analizados son depredadores especialistas, coincidiendo con lo observado con los análisis de contenido estomacal. Estas especies simpátricas tienen una amplitud de nicho similar con un traslapeo bajo, a pesar de tener una forma corporal similar, lo que favorece la especialización trófica individual en las dos especies de acuerdo a lo observado en otras investigaciones (Bolnick *et al.*, 2007; Costa *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2009; Darimont *et al.*, 2009).

Sin embargo, Araújo *et al.* (2011) mencionan que no se debe considerar la relación inversa entre la competencia interespecífica y la especialización individual como un hecho universal, ya que dependiendo de la ausencia de la especie competidora puede ocurrir lo opuesto.

Por ejemplo, el pez *Gasterosteus aculeatus* sin la competencia de juveniles de la trucha *Oncorhynchus clarki*, mostró una mayor amplitud de nicho poblacional y más especialización individual, de acuerdo a la Hipótesis de Variación del Nicho (Bolnick *et al.*, 2010). Sin embargo, al liberar a esta especie de la competencia del pez *Cottus asper* los nichos individuales se expandieron, mientras que la amplitud de nicho poblacional se mantuvo constante, lo que reduce la especialización individual (Araújo *et al.*, 2011).

9.2. Contribución de las presas a la dieta

Para el aporte de las presas a la dieta de cada especie de tiburón se obtuvo que, entre las presas utilizadas para la modelación, el pez *L. argenteus* y los calamares *D. gigas* y *O. bartramii* son las especies que más contribuyen pero en proporciones diferentes para cada depredador.

Considerando que ambas especies de tiburones comparten varias presas (Estupiñán-Montaño y Cedeño-Figueroa, 2005; Castañeda-Suárez y Sandoval-Londoño, 2004), lo anteriormente mencionado podría ser un mecanismo para reducir la competencia interespecífica; ya sea consumiendo estas presas en diferentes cantidades, en distintas zonas o probablemente cada especie de tiburón asimila el alimento de manera distinta. De hecho, los elasmobranquios pueden reducir la competencia interespecífica con la utilización de diferentes zonas de alimentación, presas o distintas proporciones (Smale y Cowley, 1992; Platell *et al.*, 1998; Preti *et al.*, 2012).

Por otra parte, es importante mencionar que el pez *L. argenteus* no está registrado como presa preferencial en los análisis de contenido estomacal; sin embargo, el modelo de mezcla sugiere que podría ser una de las presas más importantes para las dos especies de tiburón. Probablemente este pez es consumido con menor frecuencia o no pudo ser identificado con mayor frecuencia en el análisis de contenido estomacal porque se digiere más rápido.

Kim *et al.* (2011) mencionan que en el análisis de contenido estomacal de los juveniles de *S. zygaena* en la costa este de Baja California Sur se encontró que la dieta está dominada por calamar gigante, pero en contraste los resultados del modelo de mezcla sugieren una baja contribución de esta presa y una mayor contribución de sardinas; posiblemente por la mayor velocidad de digestión de algunas presas que se encuentran con menor frecuencia en el contenido estomacal. Por ello, es importante la aplicación de técnicas complementarias a los análisis de contenido estomacal para ampliar la información sobre la ecología trófica de la especie que se está investigando.

9.3. Amplitud y traslapo de nicho individual

Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ en las muestras de vértebra de *S. lewini* y *S. zygaena* sugieren que los individuos difieren en las zonas de alimentación que frecuentan a lo largo de su vida, con individuos que se mantienen cercanos a la costa mientras que otros se alimentan en aguas oceánicas, especialmente en las últimas etapas de vida. Este comportamiento se mantiene aún cuando se comparan elipses que tienen el mismo número de muestras o que representan las mismas etapas de vida, por lo que este resultado no está influenciado por el tamaño de muestra.

Asimismo, el $\delta^{15}\text{N}$ mostró que hay individuos que posiblemente utilizan recursos de un mayor nivel trófico o que cambian sus presas al crecer, derivado de las capacidades y requerimientos en comparación con los individuos de tallas menores (Estrada *et al.*, 2006; Newman *et al.*, 2012). Por otra parte, otros individuos se mantienen alimentándose de presas que tienen una señal isotópica similar.

Las dos especies de tiburones tienen baja competencia intraespecífica y la amplitud de nicho difiere en algunos individuos como resultado de la especialización trófica. Esta especialización es mayor en *S. lewini* probablemente porque se conoce que las hembras de esta especie migran hacia otras zonas de alimentación más alejadas de la costa como una estrategia reproductiva (Klimley, 1987), lo que como

consecuencia también disminuye la competencia entre individuos dentro de la especie, caso que no se presenta en *S. zygaena*.

Cabe mencionar que en otros estudios se ha encontrado que existe una variabilidad fisiológica intrínseca entre los individuos, independientemente de la dieta. Los resultados de estudios experimentales con el robalo *Dicentrarchus labrax* demuestran que la variabilidad intrínseca isotópica puede ser importante. Los individuos alimentados con la misma dieta tuvieron valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que oscilaron entre 1.8 y 1.4‰ respectivamente (Barnes *et al.*, 2008).

En el tiburón leopardo *T. semifasciata* se encontró que luego que los individuos se aproximaron al equilibrio isotópico con sus presas, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ oscilaron aproximadamente entre 1.6 y 0.6‰ respectivamente (Kim *et al.*, 2012b). Sin embargo, no existe información a largo plazo disponible para elasmobranquios de mayor tamaño y cómo esta se presenta en otros tipos de tejidos como las vértebras.

Por lo cual se considera que la variabilidad isotópica individual observada en este estudio está influenciada por la suma de diferencias fisiológicas individuales así como por la utilización de nichos distintos como resultado de estrategias para reducir la competencia intraespecífica o para suplir requerimientos fisiológicos; siendo esta última considerable ya que se conoce que las capacidades de los individuos de mayor tamaño les permiten aprovechar otro tipo de recursos.

Derivado de la baja competencia interespecífica se espera que esta interacción ecológica propicie la especialización individual en la dieta (Bolnick *et al.*, 2007; Costa *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2009; Darimont *et al.*, 2009). La especialización individual puede ser definida dependiendo de cómo es medido el nicho, en términos de las especies presa o sus tallas, comportamiento de captura y cualquier otro nicho de forrajeo (Brooke, 2007). En este caso la baja competencia intraespecífica podría ser el resultado de la utilización de recursos distintos por parte

de los individuos de ambas especies, incluyendo diferentes presas y/o tallas además de zonas de alimentación que tienen diferente señal isotópica.

La especialización trófica individual se presenta probablemente por las diferencias en el genotipo, fenotipo, ambiente, aprendizaje individual y social o una combinación de estos factores (Partridge y Green, 1985). La densidad poblacional también puede ser un factor importante que afecta la especialización trófica individual en los tiburones (Matich *et al.*, 2011). En las primeras etapas de vida este factor sería más determinante debido a que algunas especies de tiburones se encuentran en áreas de crianza, lo que incrementaría la competencia intraespecífica.

Existen varios estudios que han demostrado una relación positiva entre la densidad de la población y el grado de especialización trófica individual (Svanbäck y Persson, 2004; Svanbäck *et al.*, 2008; Svanbäck y Persson 2009; Frederich *et al.*, 2010). Esta condición de escasez de recursos permite la especialización de nichos tróficos, debido a que los individuos que explotan un intervalo estrecho de recursos pueden ser más eficientes que aquellos que explotan diversos recursos (Bolnick *et al.*, 2003).

Conociendo que la zona de estudio se considera como inusualmente fértil y que es propicia para la alimentación de los depredadores (Jiménez, 2008), la abundancia de recursos alimenticios también favorecería la especialización individual en estas especies de tiburones (Araújo *et al.*, 2011).

La importancia ecológica de la especialización individual en la dieta radica en que los individuos especializados pueden servir como enlaces importantes en la conectividad de múltiples redes tróficas (Matich *et al.*, 2011), caso que puede aplicarse a las especies de tiburones de esta investigación por su gran capacidad de desplazamiento. Así también, la especialización individual tiene implicaciones para la conservación, ecología y evolución (Bolnick *et al.*, 2003).

9.4. Cambios ontogénicos alimentarios

Las vértebras acumulan material calcificado de crecimiento a medida que los individuos incrementan su edad, lo que produce áreas concéntricas que corresponden a la época del año (temporada) en la que este material fue depositado (Cailliet *et al.*, 2006). Estrada *et al.* (2006) y Mac Neil *et al.* (2005) mencionan que en las primeras bandas de crecimiento de las vértebras del tiburón blanco *C. carcharias* y de los tiburones mako *I. oxyrinchus*, tiburón azul *P. glauca* y tiburón zorro *A. vulpinus* se encontraron los valores más bajos del $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a las primeras etapas de vida.

A pesar de que se asume que la banda traslúcida y opaca que comprende la banda de crecimiento representa un año (Cailliet *et al.*, 1983; Cailliet y Goldman 2004), en este trabajo no se pudo determinar si cada muestra equivale exactamente a un año, debido a que estas bandas no son fácilmente discernibles en todas las especie de tiburones (Cailliet y Goldman 2004). El ancho de las bandas opaca y traslúcida puede ser particularmente evidente durante los primeros años y luego, a medida que el crecimiento se vuelve más lento, el ancho de las bandas va decreciendo (Cailliet *et al.*, 2006); por lo que varias muestras incluyen un periodo mayor a un año, en especial aquellas que se obtuvieron cerca del borde de la vértebra.

Los perfiles individuales del $\delta^{13}\text{C}$ en *S. lewini* sugieren que las hembras se alejan de la costa para alimentarse de otras presas y crecer más rápido, aunque no se puede considerar que todas se dirigen hacia las mismas zonas; ya que en todos los casos no se observa la disminución de los valores del $\delta^{13}\text{C}$ en las últimas etapas de vida. Además en algunas hembras los valores del $\delta^{13}\text{C}$ se mantienen con ligeras variaciones, incluso en otros individuos los valores aumentan. En los machos también se observan cambios en las zonas de alimentación, pero sin una tendencia general; algunos individuos se alejaron de la costa en sus últimas etapas de vida mientras que otros mantuvieron valores isotópicos similares.

A medida que los individuos de esta especie crecen, se observa que se alimentan de presas de un mayor nivel trófico, pero no necesariamente de las mismas especies presa porque aunque en los perfiles del $\delta^{15}\text{N}$ se observa un aumento de los valores en las últimas etapas de vida, los perfiles no se sobreponen mostrando la utilización de recursos alimentarios que tienen una señal isotópica distinta. De acuerdo al enriquecimiento que existe entre la presa y el depredador y a las características del Océano Pacífico ecuatoriano, la variabilidad que se encontró en el $\delta^{15}\text{N}$ sugiere el aprovechamiento de presas de mayor o menor nivel trófico.

En efecto, los estudios sobre la variabilidad de las señales isotópicas dentro de las poblaciones de peces frecuentemente muestran una relación positiva entre los valores y la talla, relación que ha sido comúnmente atribuida a cambios ontogénicos en la dieta (Overman y Parrish 2001).

En los estudios sobre análisis de contenido estomacal en la zona de estudio con *S. lewini* se encontraron variaciones en las presas al comparar las dietas de los tiburones entre distintos intervalos de talla (Castañeda-Suárez y Sandoval-Londoño, 2004; Estupiñán-Montaño y Cedeño-Figueroa, 2005), aun cuando se consideraron individuos juveniles en *S. zygaena* (Bolaño-Martínez, 2009); por lo que el aumento de la señal isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ en los perfiles individuales de ambas especies se relaciona principalmente al cambio de dieta.

Por otra parte, dependiendo del conocimiento sobre los movimientos de la especie en estudio los valores isotópicos deben ser interpretados, ya que se pueden encontrar tendencias ontogénicas que pudieran considerarse como poco comunes. Estrada *et al.* (2003) encontraron valores intermedios (13.7‰) del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo del más grande de los individuos de tiburón mako *I. oxyrinchus* (555 kg) que analizaron, mientras que en un individuo que pesó menos de 135 kg se registró el valor más alto (15.2‰), siendo las diferencias sustanciales en la dieta entre zonas costeras y oceánicas la explicación más probable, ya que se conoce que esta especie migra entre estos dos ambientes (Stillwell y Kohler, 1982).

Considerando la desviación estándar de los perfiles individuales por sexos, las hembras de *S. lewini* son más estables en la utilización de las zonas de alimentación a lo largo de su vida en relación a los machos, aunque es importante mencionar que la diferencia entre la variación isotópica no es muy marcada.

Por otra parte, se observa que en ambos sexos de *S. zygaena* es más variable la utilización de las zonas de alimentación, así como las especies presa o el tamaño de estas; por lo cual podría considerarse que esta especie es más oportunista que *S. lewini*, considerando los resultados de los perfiles individuales y su variabilidad. Los individuos de *S. zygaena* presentan perfiles isotópicos que mantienen una tendencia similar, pero que se sobreponen más en comparación con *S. lewini*, lo que coincide con los resultados del traslapo de nicho; ya que en esta especie existe mayor traslapo individual.

Los cambios ontogénicos en la dieta no son siempre una estrategia para disminuir la presión de la competencia y alternativamente podrían derivarse del aumento en los requerimientos metabólicos de un organismo cuando ha alcanzado la madurez o bien relacionarse con las diferencias en las capacidades de capturar las presas a medida que los depredadores crecen (Smale y Cowley, 1992; Smale y Cliff, 1998; Platell *et al.*, 1998; White *et al.*, 2004).

Las hembras de *S. zygaena* de acuerdo a los perfiles del $\delta^{13}\text{C}$ continúan alimentándose en zonas costeras similares a lo largo de su vida, tendencia que se observa también en los machos, a excepción de pocos individuos que se alejaron de la costa en etapas posteriores. Al contrario, Smale (1991) mencionan que los individuos adultos de esta especie en África no permanecen en la costa por periodos prolongados de tiempo y se acercan a esta zona por propósitos reproductivos.

Los perfiles del $\delta^{15}\text{N}$ en ambos sexos de *S. zygaena* se superponen más en comparación con *S. lewini* y se infiere que la mayoría de los individuos se alimentan de presas de mayor nivel trófico en las últimas etapas o años de vida.

Es posible que este comportamiento generalizado en *S. zygaena* haya permitido identificar diferencias entre las etapas cuando se agruparon todos los datos de la especie, lo que no ocurrió en los otros casos ya que difieren las tendencias y/o los valores de los perfiles individuales. Es por esto que se considera importante el estudio de los individuos, para comprender los patrones alimentarios poblacionales. Por ejemplo, varios autores mencionan que una población generalista de depredadores puede ser una colección de individuos especialistas que varían considerablemente en la utilización de recursos (Urton y Hobson, 2005; Woo *et al.*, 2008).

Matich *et al.* (2011), con los tiburones tigre *Galeocerdo cuvier* y toro *C. leucas*, determinaron que en esta última especie la mayoría de los individuos presentan una especialización relativa en sus dietas a pesar de tener un nicho isotópico amplio a nivel poblacional y que a pesar de que ambas especies son generalistas a nivel de población difieren considerablemente a nivel individual.

En el tiburón blanco *C. carcharias* se ha observado que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ son variables entre las bandas de crecimiento, mostrando que los cambios ontogénicos alimentarios se relacionan con el aumento de tamaño/edad de los individuos y cambios en la morfología de los dientes en esta especie (Estrada *et al.*, 2006). Kerr *et al.* (2006) con la misma especie registraron movimientos desde la costa hacia zonas oceánicas inferido de los valores del $\delta^{13}\text{C}$.

Los cambios ontogénicos en la alimentación son comunes en los tiburones (Newman *et al.*, 2012) y se han registrado en varias especies de elasmobranchios con análisis de contenido estomacal (Marshall *et al.*, 2008; Newman *et al.*, 2012) e isótopos estables (Estrada *et al.*, 2006; Kim *et al.*, 2012a). En muchas especies de

tiburones, el incremento del tamaño del cuerpo promueve cambios relacionados a los patrones de movimiento, velocidad de nado, tamaño de las mandíbulas, dientes y estómagos, requerimiento energéticos, experiencia en la captura de presas, así como cambios en la selección del hábitat y la vulnerabilidad a la depredación (Wetherbee y Cortés, 2004). La selección de presas y sus tamaños están relacionadas con el tamaño del cuerpo del depredador y consecuentemente los cambios ontogénicos en la dieta tienen efectos significativos tanto en el depredador como en las comunidades de las presas (Newman *et al.*, 2012).

Cabe mencionar que en los individuos más grandes es posible que se hayan obtenido muestras que incluyan el fenómeno de El Niño 1997-1998, periodo en el que se presentarían valores menores del $\delta^{13}\text{C}$ y cambios en el $\delta^{15}\text{N}$, como consecuencia de la baja productividad primaria resultado del calentamiento del agua.

Sin embargo, no se observan valores que sigan esta tendencia posiblemente porque se agruparon todas las etapas de vida de los individuos sin considerar el año o periodo al que corresponden, además el periodo que representa cada muestra y vértebra completa es diferente, debido a que en algunos casos por el tamaño de las vértebras se obtuvieron menos muestras y por consiguiente corresponde a un periodo distinto.

Así también, como se mencionó anteriormente es probable que en la mayoría de los casos se haya incluido más de un periodo anual en la muestra por lo que esta integración de las señales de diferentes años o periodos minimizó el efecto de los cambios en la temperatura y productividad primaria. Este efecto también podría estar causado por la misma variabilidad intra-individual de la información, enmascarando así otros agentes externos.

10. CONCLUSIONES

- El músculo y la vértebra generaron información isotópica distinta, la cual se relacionó con la ventana temporal provista por cada uno de estos tejidos.
- El tiburón martillo *S. lewini* presenta segregación sexual, siendo las hembras de mayor tamaño las que se encuentran en zonas oceánicas.
- Las dos especies de tiburón martillo analizadas presentan la misma amplitud de nicho y un traslape bajo.
- El pez *L. argenteus* es un componente alimenticio importante en la dieta de los tiburones martillo *S. lewini* y *S. zygaena*.
- En ambas especies de tiburones existe baja competencia intraespecífica, quizás como resultado de la especialización individual.
- Los individuos de *S. zygaena* presentan hábitos alimentarios similares entre sí a diferencia de los individuos de *S. lewini*.
- Los individuos de *S. zygaena* presentan mayor variabilidad en sus hábitos alimentarios ontogénicos, en comparación con los individuos de *S. lewini*.
- La ecología alimentaria individual de las especies bajo análisis resultaron ser importantes para llevar a cabo inferencias acerca de la ecología trófica a nivel poblacional.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Abrantes, K. y A. Barnett. 2011. Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 442, 133–148. doi:10.3354/meps09395.
- Aguilar-Castro, N. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* en el Golfo de California. *Tesis de Maestría*. CICIMAR-IPN. 113pp.
- Anislado-Tolentino, V. 2000. Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México. *Tesis Maestría*. Facultad de Ciencias. UNAM. 145 pp.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A. y S. F. dos Reis. 2009. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *J. Anim. Ecol.*, 78, 848–856.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I. y C. A. Layman. 2011. The ecological causes of individual especialisation. *Ecology Letters*, 14: 948–958. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x.
- Barnes, C., Jennings, S., Polunin, N.V.C. y J.E. Lancaster. 2008. The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Oecologia*, 155: 227–235.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. y H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.*, 73(5), 1007–1012. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x.
- Bessudo, S., Soler, G. A., Klimley, A. P., Ketchum, J. T., Hearn, A., y R. Arauz. 2011. Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo

Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environ. Biol. Fish.*, 91(2), 165–176. doi:10.1007/s10641-011-9769-3

Bolaño-Martínez, N. 2009. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en aguas ecuatorianas. *Tesis de maestría*. CICIMAR-IPN. 126 pp.

Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. y M.L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.*, 161, 1– 28.

Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Araújo, M. S. y L. Persson. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 10075– 10079.

Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L., Lau, O.L. y J. Paull. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.*, 277, 1789–1797.

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

Brooke, S. 2007. Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos*, 116: 9. 1431-1437.

Bush, A. 2003. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kane'ohe Bay, O'ahu, Hawaii. *Environ. Biol. Fish.*, 67: 1–11.

- Cailliet, G.M., Martin, L.K., Kusher D., Wolf P. y B.A. Welden. 1983. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. In: Prince E.D., Pulos L.M. (eds) Proceedings international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes, Tunas, Billfishes, Sharks, NOAA Tech. Rep. NMFS 8, pp 157–165.
- Cailliet, G.M., R.L., Radtke y B.A. Welden. 1986. Elasmobranch age determination and verification: a review. Páginas 345–360 en T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi, and K. Matsuura, editors. Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo, Japan.
- Cailliet G.M. y K.J. Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. In: Carrier J., Musick J.A., Heithaus M.R. (eds), Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida, pp 399–447.
- Cailliet, G.M., Smith, W.D., Mollet, H.F. y K.J. Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environ. Biol. Fish.*, 77(3-4), 211–228. doi:10.1007/s10641-006-9105-5.
- Calle-Morán, M. 2010. Ecología trófica del tiburón zorro pelágico *Alopias pelagicus* en Santa Rosa de Salinas, Pacífico Ecuatoriano. *Tesis de Maestría*. UNAM. 87 pp.
- Campana, S.E., L.J. Natanson y S. Myklevoll. 2002. Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 59: 450-455.
- Carlisle, A.B., Kim, S.L., Semmens, B.X., Madigan, D.J., Jorgensen, S.J., Perle, C.R., Anderson, S.D., Chapple T.K., Kanive, P.W. y B.A. Block. 2012. Using stable isotope analysis to understand the migration and trophic ecology of northeastern

- Pacific white sharks (*Carcharodon carcharias*). *PloS one*, 7(2), e30492. doi:10.1371/journal.pone.0030492.
- Carrera-Fernández, M. y J. Martínez-Ortíz. 2007. Aspectos reproductivos de los Tiburones martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y *S. zygaena* (Linnaeus, 1758) en aguas del Ecuador. En: Martínez-Ortíz J. & F. Galván-Magaña (eds). Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio / Sharks in Ecuador: Case studies. EPESPO - PMRC. Manta, Ecuador.
- Castañeda-Suárez, J. y 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 de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. 141pp.
- Chen, G., Wu, Z., Gu, B., Liu, D., Li, X. y Y. Wang. 2010. Isotopic niche overlap of two planktivorous fish in southern China. *Limnology*. 12(2), 151–155. doi:10.1007/s10201-010-0332-2.
- Clementz M.T. y P.L. Koch. 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*, 129:461–472
- Compagno, L. J. V. 1984. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carchariniformes. FAO Fish. Synop. 125(4): 251-663.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet composition and trophic level in sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 707-717.
- Costa, G.C., Mesquita, D.O., Colli, G.R. y L.J. Vitt. 2008. Niche expansion and the Niche Variation Hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages?. *Am. Nat.*, 172, 868–877.

- Créach, V., M.T. Schricke, G. Bertru y A. Mariotti. 1997. Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 44: 599-611.
- Criss R. E., 1999. Principles of stable isotope distribution. Oxford University Press: New York. 254 pp.
- Darimont, C.T., Paquet, P.C. y T.E. Reimchen. 2009. Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *J. Anim. Ecol.*, 78, 126–133.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42, 495–506.
- Diemer, K.M., Mann, B.Q. y N.E. Hussey. 2011. Distribution and movements of scalloped hammerheads (*Sphyrna lewini*) and smooth hammerheads (*Sphyrna zygaena*) along the east coast of South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.*, 33, 229–238
- Estrada, J.A., Rice, A.N., Lutcavage, M.E. y G.B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 83(6), 1347–1350. doi:10.1017/S0025315403008798.
- Estrada, J., Rice, A., Natanson, L. y G. Skomal. 2006. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology*, 87(4), 829–34.
- Estupiñán-Montaña C. y L. 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 Alfaro de Manabi. Manta, Ecuador. 133 pp.
- Estupiñán-Montaño C., Cedeño-Figueroa L. y F. Galván-Margaña. 2009. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Chondrichthyes) en el Pacífico ecuatoriano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 44(2): 379-386.
- France, R.L. y R.H. Peters. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54, 1255.
- Frederich, B., Lehanse, O., Vandewalle, P. y G. Lepoint. 2010. Trophic niche width, shift, and specialisation of *Dascyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia*, 2010, 218–226.
- Galván-Magaña, M.F., H.J. Nienhuis y A.P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California, México. *Calif. Fish Game*. 75(2): 74-84.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. E.U.A. 416 pp.
- Hearn, A., Ketchum, J., Klimley, A.P., Espinoza, E. y C. Peñaherrera. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island. Galapagos Marine Reserve. *Mar. Biol.* doi:10.1007/s00227-010-1460-2.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J. y B. Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol. Evolut.*, 23(4), 202–10. doi:10.1016/j.tree.2008.01.003.
- Hussey, N.E., Brush, J., McCarthy, I.D. y A.T. Fisk. 2010. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comp.*

- Biochem. Physiol. A, Molecular & integrative physiology*, 155(4), 445–53.
doi:10.1016/j.cbpa.2009.09.023.
- Hussey, N.E., Dudley, S.F.J., McCarthy, I.D., Cliff, G. Y A.T. Fisk. 2011. Stable isotope profiles of large marine predators: viable indicators of trophic position, diet and movement in sharks? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 68, 2029–2045.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415–427.
- IUCN. 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. www.iucnredlist.org. Downloaded on 14 April 2013.
- Jackson, A., Inger, R., Parnell, A. y 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., Blanchard, P., Richard, P. y 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. *Mar. Biol.*, 156(6), 1233–1240. doi:10.1007/s00227-009-1165-6.
- Jiménez, R. 2008. Aspectos Biológicos de El Niño en el Océano Pacífico Ecuatorial. Edición de la Universidad de Guayaquil Facultad de Ciencias Naturales-Centro de Biodiversidad CENBIO Guayaquil, Ecuador. 329pp.
- Kerr, L.A., Andrews, A.H., Cailliet, G.M., Brown, T.A. y K.H. Coale. 2006. Investigations of $\Delta^{14}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae of white shark (*Carcharodon carcharias*) from the eastern North Pacific Ocean. *Environ. Biol. Fish.*, 77(3-4), 337–353. doi:10.1007/s10641-006-9125-1.

- Kim S.L., Casper D.R., Galván-Magaña F., Ochoa-Díaz R., Hernández S.B. y P.L. Koch. 2011. Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environ. Biol. Fish.*, 95(1), 37–52. DOI 10.1007/s10641-011-9919-7.
- Kim, S.L. y P.L. Koch. 2011. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fish.*, 95(1), 53–63. doi:10.1007/s10641-011-9860-9.
- Kim, S.L., Tinker, M.T., Estes, J.A. y P.L. Koch. 2012a. Ontogenetic and among-individual variation 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.
- Kim, S.L., Del Rio, C.M., Casper, D., y P.L. Koch. 2012b. Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *J. Exp. Biol.*, 215(Pt 14), 2495–500. doi:10.1242/jeb.070656
- Klimley, A.P. 1981. Grouping behaviour in the scalloped hammerhead. *Oceanus*. 24 (4):65-71.
- Klimley, A.P. 1983. Social organization of schools of the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith), in the Gulf of California. *Doctoral dissertation*, University of California. San Diego. La Jolla. 341 pp.
- Klimley, A.P. 1985. Schooling in *Sphyrna lewini*, a species with low risk a predation: a non-egalitarian state. *Z. Tierpsychol.* 70: 297-319.
- Klimley, A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environ. Biol. Fish.*, 18: 27-40.

- Klimley, A.P. 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Mar. Biol.*, 117: 1–22.
- Klimley, A.P. y Nelson, D.R. 1981. Schooling of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the Gulf of California. *Fish. Bull.* 79(2): 356-360.
- Klimley A.P. y D.R. Nelson. 1984. Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15:45–54.
- Layman, C.A., Arrington D.A., Montan C.G. y D.M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1) 42-48.
- Logan, J.M. y M.E. Lutcavage. 2010. Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644: 231–244.
- Macko, S.A., Fogel, M.L., Hare, P.E. y T.C. Hoering. 1987. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in the synthesis of amino acids by microorganisms. *Chem. Geol.*, 1, 79–92.
- MacNeil, M., Skomal, G. y A. Fisk. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 302, 199–206. doi:10.3354/meps302199.
- MacNeil, M.A., Drouillard, K.G. y A.T. Fisk. 2006. Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63: 345–353.

- Marshall, A.D., Kyne, P.M. y M.B. Bennet. 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *J. Fish Biol.* 72, 883–898.
- Martínez-Ortíz, J y F. Galván-Magaña (eds). 2007. Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio / Sharks in Ecuador: Case studies. EPESPO - PMRC. Manta, Ecuador. 98 pp.
- Martinez del Rio C., Wolf, N., Carleton, S.A. y L.Z. Gannes. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol. Rev.*, 84:91–111.
- Matich, P., Heithaus, M.R. y 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.
- Matich, P., Heithaus, M.R. y C.A. Layman. 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *J. Anim. Ecol.*, 80(1), 294–305. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x.
- Ministerio de Comercio Exterior, Industrialización, Pesca y Competitividad (MICIP). 2006. Plan de acción nacional para conservación y manejo de Tiburones de Ecuador. 44pp.
- Moore, J. y B. Semmens. 2008. Incorporating Uncertainty and Prior Information Into Stable Isotope Mixing Models. *Ecology Letter*, 11: 470-480.
- Myers R.A., Baum J.K., Shepherd T.D., Powers S.P. y C.H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315: 1846–1850.

- Nance, H.A., Klimley, P., Galván-Magaña, F., Martínez-Ortíz, J. y P.B. Marko. 2011. Demographic Processes Underlying Subtle Patterns of Population Structure in the Scalloped Hammerhead Shark, *Sphyrna lewini*. *PloS ONE*, 6(7). doi:10.1371/journal.pone.0021459.
- Newman, S.P., Handy, R.D. y S.H. Gruber. 2012. Ontogenetic diet shifts and prey selection in nursery bound lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, indicate a flexible foraging tactic. *Environ. Biol. Fish.*, 95:115–126 DOI 10.1007/s10641-011-9828-9.
- Newsome, S.D., Martínez del Río, C., Bearhop, S. y D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5:429-436.
- Ochoa-Díaz, M. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: aplicación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. *Tesis de maestría*. CICIMAR-IPN. 90pp.
- Overman, N.C. y D.L. Parrish. 2001. Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in ^{13}C . *Can. J. Fish Aquatic Sci.*, 58:1253–1260.
- Park, R. y S. Epstein. 1961. Metabolic fractionation of ^{13}C and ^{12}C in plants. *Plants Physiology*. 36: 133-138.
- Parnell A., Inger R., Bearhop S. y A.L. Jackson. 2008. SIAR: Stable isotope analysis in R. <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html>.
- Parnell, A., Inger, R., Bearhop, S. y 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.

- Partridge, L. y P. Green. 1985. Intraspecific feeding specializations and population dynamics. En: Sibly R. M. and Smith, R. H. (eds), Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell, pp. 207-226.
- Perry, R.I., Thompson, P.A., Mackas, D.L, Harrison, P.J. y D.R. Yelland. 1999. Stable carbon isotopes as pelagic food web tracers in adjacent shelf and slope regions off British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 2477.
- Platell, M.E., Potter, I.C. y K.R. Clarke. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranches (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Mar. Biol.*, 131, 719–734.
- Polo-Silva, C. 2008. Ecología trófica de los tiburones zorro *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 y *Alopias superciliosus* Lowe, 1839 en el Pacífico Ecuatoriano. *Tesis de Maestría*. CICIMAR-IPN. 102pp.
- Polo-Silva, C., Newsome, S.D., Galván-Magaña, F., Grijalba-Bendeck, M. y A. San Juan-Muñoz. 2013. Trophic shift in the diet of the pelagic thresher shark based on stomach contents and stable isotope analyses. *Mar. Biol. Res.*, En prensa.
- Post, D.M. 2002 Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83(3): 703-718.
- Post, D.M., Layman, C.A, Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J. y C.G. Montaña. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152(1), 179–89. doi:10.1007/s00442-006-0630-x.
- Preti, A., Soykan, C.U., Dewar, H., Wells, R. J.D., Spear, N. y S. Kohin. 2012. Comparative feeding ecology of shortfin mako, blue and thresher sharks in the

California Current. *Environ. Biol. Fish.*, 95(1), 127–146. doi:10.1007/s10641-012-9980-x

Queiroz, N., Humphries, N. E., Noble, L. R., Santos, A.M. y D.W. Sims. 2010. Short-term movements and diving behaviour of satellite tracked blue shark (*Prionace glauca*), in the north-eastern Atlantic ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 406, 265–279.

R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Rau, G.H., J.L. Tetssie, F., Rassoulzadegan y 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59: 33-38.

Ruiz-Cooley, R., Villa, E., y W. Gould. 2010. Ontogenetic variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ recorded in the gladius of the jumbo squid *Dosidicus gigas*: geographic differences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 399, 187–198. doi:10.3354/meps08383.

Smale, M.J. 1991. Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyrna zygaena* on the Eastern Cape coast of South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 11: 31–42.

Smale, M.J. y P.D. Cowley. 1992. The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the Cape South Coast, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12, 823–834.

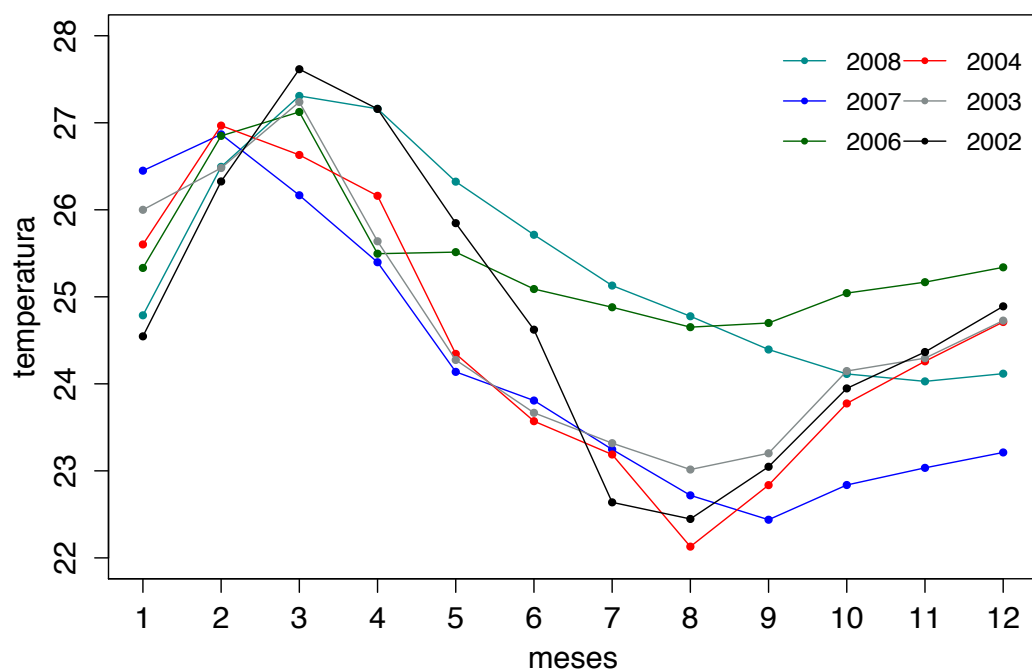
Smale, M.J. y G. Cliff. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from Kwazulu-Natal, South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 20: 241-253 pp.

- Stillwell, C.E. y N. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 407-414.
- Svanbäck R. y L. Persson. 2004. Individual diet specialisation, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *J. Anim. Ecol.*, 73, 973–982.
- Svanbäck, R., Eklöv, P., Fransson, R. y K. Holmgren. 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos*, 117, 114–124.
- Svanbäck R. y L. Persson. 2009. Population density fluctuations change the selection gradient in Eurasian perch. *Am. Nat.*, 173, 507–516.
- Torres-Rojas, Y. 2006. Hábitos alimenticios y la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) del tiburón *Sphyrna lewini*, (Griffith y Smith 1834) capturado en el área de Mazatlán, Sinaloa, México. *Tesis de Maestría*. CICIMAR-IPN. 107pp.
- Urton, E.J.M. y K.A. Hobson. 2005. Intrapopulation variation in gray wolf isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) profiles: implications for the ecology of individuals. *Oecologia*, 145, 317–326.
- Villón, C. y X. Beltrán. 1999. Actividad pesquera artesanal en el puerto de Manta Provincia de Manabí. Instituto Nacional de Pesca de Ecuador. Boletín Científico y Técnico. 17(4) 80-83.
- Vögler, R., Milessi, A.C. y L.O. Duarte. 2008. Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and

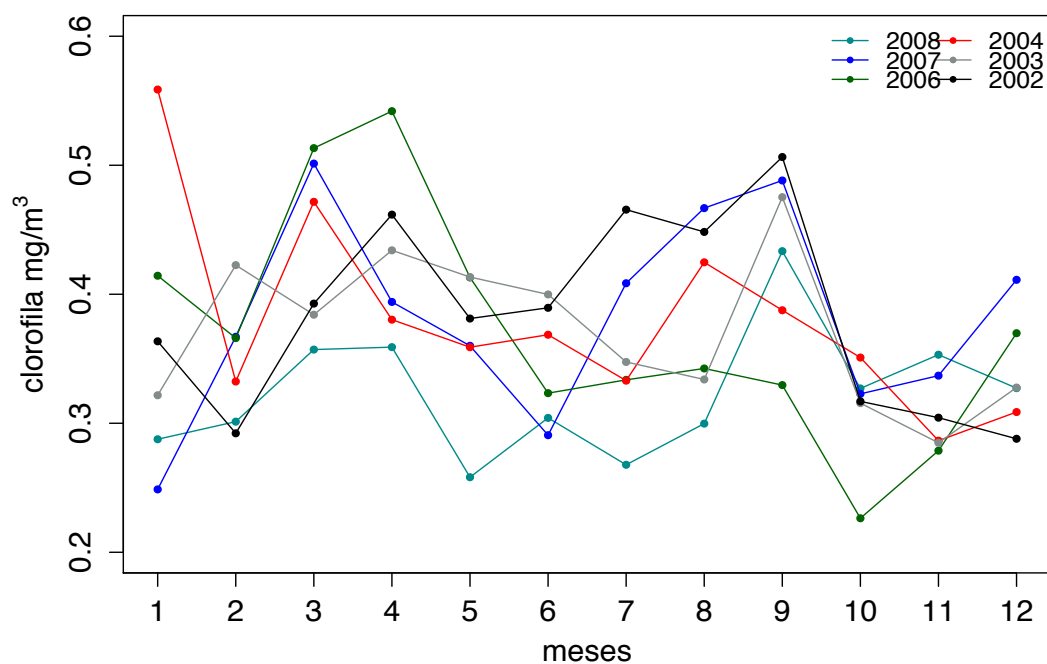
- trophic level of its prey. *Environ. Biol. Fish.*, 84(1), 41–52. doi:10.1007/s10641-008-9387-x.
- Wada, E., Mizutani, H. y M. Minagawa. 1991. The use of stable isotopes for food web analysis. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 30:361–371.
- Walker, J.L., Potter, C.W. y S.A. Macko. 1999. The diets of modern and historic bottlenose dolphin populations reflected through stable isotopes. *Mar. Mamm. Sci.*, 15 (2):335–350.
- Wetherbee, B.M. y E. Cortés. 2004. Food consumption and feeding habits. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Florida, pp 225–246.
- White, W.T., Platell, M.E. y I.C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranch in a subtropical embayment. Implications for resource partitioning. *Mar. Biol.*, 144, 439–448.
- Woo, K.J., Elliott, K.H., Davidson, M., Gaston, A.J. y G.K. Davoren. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behavior. *J. Anim. Ecol.*, 77, 1082–1091.

ANEXOS

Anexo 1. Perfiles de temperatura superficial del mar de los años de las presas y los depredadores.



Anexo 2. Perfiles de clorofila a de los años de las presas y los depredadores.



Anexo 3. Traslado individual en *Sphyrna lewini*.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0.07	0.03	0.03	0.07	0.17	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.25	0.35	0.07	0.00	0.51	0.29	0.49	0.42	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00
		3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00
			4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.07	0.00	0.00	0.01	0.00
				5	0.65	0.00	0.02	0.00	0.53	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	0.00	0.00	0.28	0.15
					6	0.00	0.04	0.00	0.82	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.42	0.19	0.90	0.66	0.21
						7	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.21	0.00	0.38	0.00
							8	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.03	0.01
								9	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.11	0.00	0.08	0.00	0.36	0.00
									10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.29	0.30	0.60	0.34	0.26
										11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
											12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.04	0.00
												13	0.00	0.00	0.35	0.00	0.00	0.00	0.00
													14	0.00	0.19	0.00	0.00	0.20	0.00
														15	0.00	0.05	0.00	0.22	0.13
															16	0.00	0.38	0.24	0.10
																17	0.03	0.81	0.02
																	18	0.62	0.17
																		19	0.04
																			20

Anexo 4. Traslado individual en *Sphyrna zygaena*.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0.79	0.59	0.07	0.86	0.62	1.95	1.32	0.85	0.44	0.00	1.42	0.19	1.41	0.86	1.09	0.31	0.77	1.33	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		3	0.00	0.38	0.09	0.61	0.50	0.49	0.00	0.00	0.00	0.10	0.23	0.26	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00
			4	0.00	0.49	0.00	0.12	0.26	0.00	0.00	0.00	0.02	0.06	0.30	0.72	1.13	0.11	0.29	0.11
				5	0.62	0.99	0.83	0.21	0.00	0.17	0.00	0.05	0.16	0.28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
					6	0.51	1.27	0.39	0.06	0.16	0.00	0.05	0.28	1.30	0.34	0.64	0.29	0.55	0.08
						7	1.17	0.61	0.13	0.00	0.29	0.13	0.54	0.56	0.35	0.00	0.28	0.00	0.00
							8	0.61	0.12	0.00	0.00	0.13	0.56	1.37	0.08	0.09	0.42	0.24	0.00
								9	0.22	0.00	0.00	0.24	0.67	0.55	0.37	0.29	0.52	0.34	0.03
									10	0.00	0.08	0.04	0.46	0.14	0.41	0.13	0.36	0.25	0.00
										11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
											12	0.00	0.70	0.00	0.89	1.01	0.09	0.90	0.12
												13	0.15	0.11	0.07	0.04	0.11	0.06	0.00
													14	0.50	1.08	0.58	0.71	0.87	0.00
														15	0.20	0.34	0.53	0.44	0.02
															16	1.39	0.44	0.77	0.16
																17	0.15	0.74	0.41
																	18	0.36	0.00
																		19	0.00
																			20