COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE TRES ESPECIES DE TIBURONES CAPTURADOS ILEGALMENTE EN LA RESERVA MARINA DE GALÁPAGOS

FEEDING BEHAVIOR OF THREE SPECIES OF SHARKS CAUGHT ILLEGALLY IN THE GALAPAGOS MARINE RESERVE.

Paúl Renato Insuasti Zárate – Diego Páez-Rosas

Resumen

El presente trabajo está enfocado en generar información referente a la ecología trófica de los tiburones: zorro pelágico (*Alopias pelagicus*), azul (*Prionace glauca*) y piloto (*Carcharinus falciformis*). La Reserva Marina de Galápagos a pesar de ser una de las mejores cuidadas del mundo, no deja de estar afectado por la pesca ilegal de tiburones. El objetivo de este estudio es, describir el comportamiento trófico de tres especies de tiburones a partir del uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$). A nivel inter-específico los valores isotópicos (n=91) no mostraron diferencias en cuanto a sus áreas de alimentación ($\delta^{13}C$: Kruskal-Wallis: p=0.095); pero sí hubo diferencias en el nivel trófico del que se alimentan ($\delta^{15}N$: Kruskal-Wallis: p=0. 001). Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en ambos sexos de cada una de las especies, no mostraron diferencias significativas (t-student: $p > 0.005$), sugiriendo que las especies utilizan las mismas zonas de alimentación y nivel trófico. Los valores calculados de amplitud trófica señalan a *Prionace glauca* (AT= 0.84) como un depredador de tipo especialista, a diferencia de las otra especies que resultaron generalistas. El nivel trófico con base en la señal isotópica de $\delta^{15}N$ ubicó a las tres especies como depredadores terciarios, ratificando su importancia dentro de la cadena alimenticia como grandes consumidores. Los resultados de este trabajo demuestran que las tres especies de tiburones mantienen una estrategia pelágica con un consumo diferencial de presas.

Palabras clave: Ecología Trófica, *Alopias pelagicus, Prionace glauca, Carcharinus falciformis*.

Summary

The present essay is focused on generating information about sharks feeding ecology on pelagic thresher (*Alopias pelagicus*), blue (*Prionace glauca*) and pilot (*Carcharinus falciformis*). The Galapagos Marine Reserve, despite being one of the best managed marine reserves in the world, still has problems related to illegal shark fishing. The aim of this study is to describe the feeding behavior of three species of sharks, the use of stable isotopes of carbon and nitrogen ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$). At level inter-specific the isotopic values (n=91) showed no differences in their feeding area ($\delta^{13}C$: Kruskal-Wallis test, p = 0.095); but there were differences in the trophic level ($\delta^{15}N$: Kruskal-Wallis test, p = 0 001.). The values of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of both gender on each of the specie show no significant difference (t-student test, p>0.005), suggesting the use of the same foraging area and trophic level. The calculated values of trophic breadth located to *Prionace glauca* (AT = 0.84) as a specialist predator unlike other species were generalists. The trophic level based on the $\delta^{15}N$ values are located to the three species as "tertiary" consumer; confirming its importance in the food web as top predator. Our results suggest a pelagic strategy with a differential consumption of prey for these species.

Keywords: trophic ecology, *Alopias pelagicus, Prionace glauca, Carcharinus falciformis.*

Introducción

Los tiburones se caracterizan por presentar una estrategia reproductiva de tipo "k", debido a su lento crecimiento, largo periodo de vida, madurez sexual tardía y baja fecundidad (Holden, 1974). Características que sumadas a su condición de depredador tope, provocan que su abundancia sea relativamente pequeña comparada con otros grupos de peces que se encuentran en niveles tróficos inferiores; convirtiéndolos en especies extremadamente sensibles a la sobre explotación (Bonfil, 1994).

De las 400 especies de tiburones que existen en el mundo 38 son capturadas en aguas ecuatorianas, destacándose el tiburón zorro pelágico (*Alopias pelagicus*), el tiburón azul (*Prionace glauca*) y el tiburón piloto (*Carcharhinus falciformis*) (Polo-Silva *et al.*, 2007; Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009; Martínez *et al.*, 2011). El incremento de la pesca ilegal, sumado al escaso conocimiento biológico y dinámica poblacional de estas

especies, ha provocado que sean incluidas en las categorías de "vulnerable" (*A. pelagicus*) y "amenazada" (*P. glauca y C. falciformis*), según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Bonfil *et al.*, 2009; Reardon *et al.*, 2009; Stevens, 2009).

En el Ecuador son escasos los estudios de ecología trófica, siendo las dos especies de tiburón zorro (*A. pelagicus* y *A. superciliosus*) y tiburón martillo (*Shyrna zigaena* y *S. lewini*) las más estudiadas (Rendón *et al.*, 2006) (Polo-Silva *et al.*, 2007) (Estupiñán-Montaño *et al.*, 2009) mientras que para los tiburones azul (*P. glauca*) y piloto (*C. falciformis*) no existen mayores referencias.

Actualmente se están aplicando diversas técnicas que contribuyan al conocimiento de la ecología trófica de los depredadores, permitiendo detectar información del alimento asimilado para observar cambios de dieta en función del tiempo. Entre estas se encuentran los isotopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$); técnica que permite inferir sobre las zonas de alimentación (costero-pelágica) y el nivel trófico que explotan y ocupan los depredadores (Newsome *et al.*, 2009) (Páez-Rosas *et al.*, 2012). Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$, sirven como trazadores químicos naturales de procesos ecológicos permitiendo trazar flujos de energía, cambios de hábitat, o caracterizar los hábitos alimentarios de una población. Asimismo, se puede estudiar el flujo de nutrientes en ambientes acuáticos e identificar las fuentes de producción primaria que sustentan a red trófica que ocupan las especies (Newsome *et al.*, 2007).

Los isótopos de carbono y nitrógeno se ordenan o fraccionan durante los procesos metabólicos, de tal manera que los tejidos de los depredadores se enriquecen en los isótopos más pesados (^{13}C y ^{15}N) con relación a su presa (Martínez del Río *et al.*, 2009); permitiendo inferir sobre el tipo de habitad utilizado por un consumidor (usando $\delta^{13}C$) (DeNiro & Epstein, 1978) y el nivel y amplitud trófica de una especie (usando $\delta^{15}N$) (Post 2002) (Bearhop *et al.*, 2004).

La variación en los valores de $\delta^{13}C$ en un organismo de origen acuático es producto del tipo de hábitat que utilizan sus presas: marino/agua dulce, costero/oceánico y pelágico/bentónico (Hobson *et al.*, 1996). Estas diferencias están determinadas por factores fisicoquímicos y biológicos, que influyen en la composición isotópica y la concentración de CO_2 disuelto en los consumidores primarios (Goericke & Fry, 1994), lo cual está relacionado con la composición taxonómica y la tasa de crecimiento del

fitoplancton (Fry & Wainright ,1991) ya que existe un fraccionamiento isotópico producto de la pérdida preferencial de CO_2 en la respiración de los productores primarios (Hobson *et al.*, 1994) (France, 1995). Otro factor que influye en el fraccionamiento isotópico de $\delta^{13}C$ es la influencia de carbono derivada por las algas macrófitas bentónicas en ecosistemas costeros, las cuales están enriquecidas en ^{13}C en comparación con el fitoplancton presente en ecosistemas oceánicos (France, 1995); por lo que los depredadores costeros presentan valores más positivos de $\delta^{13}C$ en relación a los depredadores oceánicos/pelágicos.

Mientras que en el caso de $\delta^{15}N$ existe una bio-acumulación en el contenido de ^{15}N entre un consumidor y su presa (DeNiro & Epstein, 1981) provocando un enriquecimiento isotópico promedio de 3 a 5‰ entre los diferentes niveles nutricionales. Efecto similar se produce en el fraccionamiento de $\delta^{13}C$; sin embargo, el enriquecimiento promedio varía de 0.5 a 1‰ entre los niveles tróficos (Hobson *et al.*, 1996).

Materiales y métodos

Área de estudio

Las Islas Galápagos están ubicadas en el Océano Pacífico a 960 Km (600 millas náuticas) del Ecuador continental (1°40’ N, 1°25’ S y 89°15’ E, 91°40’ O), formando parte de su soberanía (Fig. 2). Este complejo insular está conformado por 13 islas grandes, seis pequeñas y más de 40 islotes con un área terrestre aproximada a los 8009 km^2, de los cuales cerca del 97% fue declarado por el estado ecuatoriano como área protegida, encontrándose bajo la supervisión de la Dirección del Parque Nacional Galápagos.

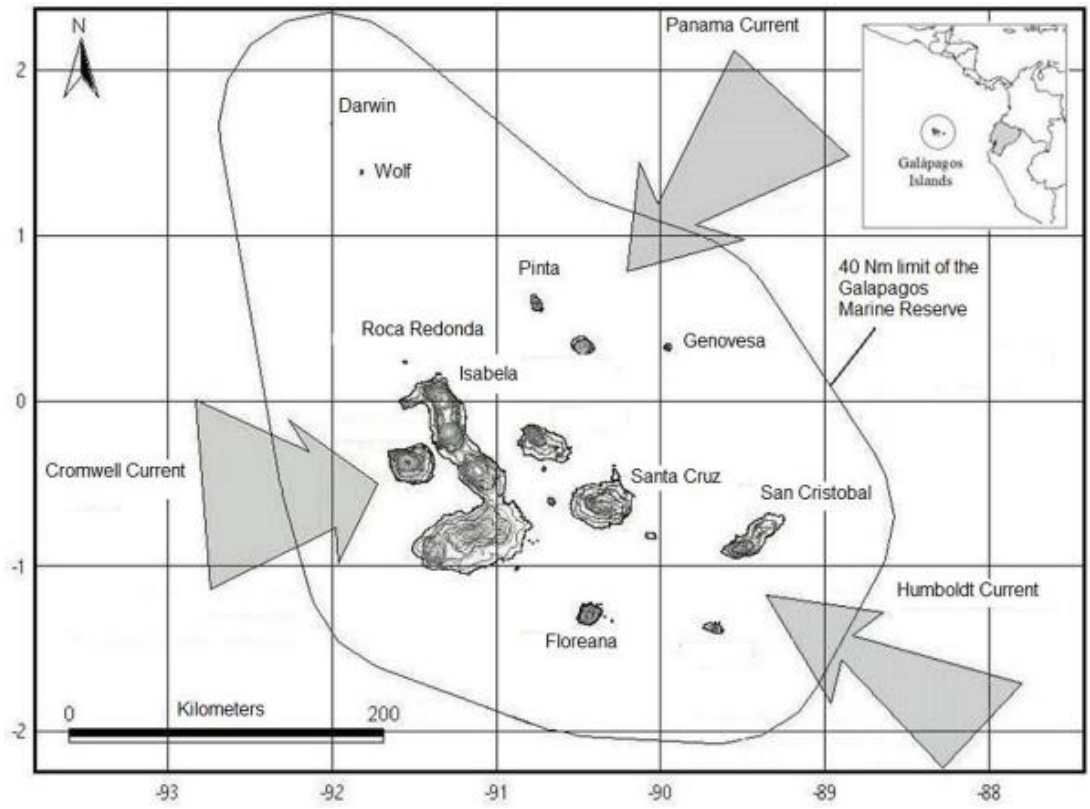

Figura 2. Mapa de las Islas Galápagos, señalando los límites de la Reserva Marina de Galápagos y las principales corrientes marinas que circundan el Archipiélago. Fuente: PNG línea base de le reserva marina de Galápagos.

El marco oceanográfico del Archipiélago es único y es considerado en gran medida responsable de la colonización esporádica de las Islas que condujo a la evolución y presencia de las especies divergentes que encontramos actualmente en este ecosistema (Okey *et al.,* 2004) (Ryan *et al.,* 2006) (Nims *et al.,* 2008). En esta región se da el encuentro de cuatro regímenes de corrientes predominantes (Corriente de Panamá, Corriente Sur-Ecuatorial, Corriente de Humboldt y Corriente de Cromwell) (Fig. 2), que muestran una marcada estacionalidad en cuanto a su intensidad y dirección (Chávez & Bruzca, 1991) (Banks 2002).

La corriente que más nutrientes trae a la región es la corriente submarina ecuatorial (Corriente de Cromwell) que fluye hacia el este del Archipiélago, produciendo zonas de afloramiento continúo en las costas occidentales de la mayoría de islas durante todo el año (Feldman, 1985) (Palacios *et al.,* 2006).

Toma de muestras.

La información expuesta en este trabajo proviene de un muestreo realizado por personal del Parque Nacional Galápagos y la Universidad San Francisco de Quito (Campus Galápagos) a la embarcación "Fer Mary I", la cual fue capturada el 18 julio del 2011 mientras desarrollaba pesca ilegal de tiburones dentro de la Reserva Marina de Galápagos en la isla San Cristóbal. Durante este peritaje se procedió a recolectar muestras biológicas (músculo), también se procedió a tomar datos morfométricos (longitud total y furcal) y se estableció el sexo de las especies identificadas por observaciones directas del aparato reproductor externo *(Alopias pelagicus, Prionace glauca y Carcharinus flaciformis*) (Fig. 3).

Figura 3. Toma de muestras y recolección de datos morfológicos de las tres especies de tiburones decomisadas por el PNG a la embarcación "Fer Mary I" en junio del 2011.

La recolección se basó en tomar un pedazo de musculo de la región dorsal del tiburón y guardarlo en bolsas ziplot para su congelación; todas las bolsas se etiquetaron con información referente a la fecha de captura, talla y sexo de cada una de las especies identificadas (Tabla I).

Tabla I. Detalle de las muestras recolectadas para el presente estudio, durante el peritaje de pesca ilegal de tiburones en la Reserva Marina de Galápagos por parte de la embarcación "Fer Mary I" en junio del 2011.

Especies	No. Machos	Talla Promedio (cm)	No. Hembras	Talla Promedio (cm)	TOTAL
Alopias pelagicus	16	269.9	23	271.1	39
Prionace glauca	9	174.8	11	176.6	20
Carcharinus falciformis	20	171.7	12	168.9	32
TOTAL					**91**

Procesamiento y análisis de muestras.

Cada muestra se enjuagó con agua des-ionizada para eliminar residuos que causen interferencia en la señal isotópica; luego se colocaron en viales de vidrio (previamente tratados con extrán-jabón libre de fosfatos y agua destilada así como con mezcla crómica de ácido sulfúrico y dicromato de potasio por un periodo de 24 horas), para posteriormente tenerlas en un desecador a una temperatura de 80˚C durante 12 horas y eliminar toda la humedad. Se aplicó el protocolo de Extracción Asistida por Microondas (MAE) mediante el cual se extrajeron los lípidos en 25 ml de una solución cloroformo/metanol (1:1) en vasos de extracción, con la finalidad de eliminar los lípidos que tienen carbonos enriquecidos en ^{12}C

A continuación se pulverizó todo el material con ayuda de un mortero de ágata, hasta obtener un polvo muy fino. Este procedimiento se realizó bajo una campana de extracción para evitar contaminación. Finalmente se pesó ~ 1 mg de muestra con ayuda de una micro-balanza analítica con una precisión de 0.001 mg y se colocó el material en micro-cápsulas de estaño de 8 x 5 mm, para enviarlas al Laboratorio de Isótopos Estables en la Universidad de California en Davis EUA, y obtener los resultados isotópicos.

Las razones de isótopos estables de nitrógeno y carbono se midieron por flujo continuo en el espectrómetro de masas de razones isotópicas (20-20 PDZ Europa) después de la combustión de las muestras a CO_2 y a N_2 a 1000 ºC en el analizador elemental (PDZ Europa). Los gases se separaron en una columna cromatográfica antes de su introducción en el espectrómetro de masas. La proporción de isótopos estables de un

elemento se representa a través de la notación delta (δ), con relación a un estándar, según la ecuación propuesta por DeNiro & Epstein (1981):

δ15N o δ13C = 1000((R muestra / R estándar) -1).

Donde R muestra y el R estándar son los cocientes molares de los isótopos pesados sobre los livianos presentes en la muestra y el estándar respectivamente. Las unidades de medida se expresan en partes por el mil (‰) y los estándares internacionalmente reconocidos para estos elementos son la Pee Dee Belenmita PDB para carbono cuyo valor es de 0.011 ‰ y el nitrógeno atmosférico N_2 para nitrógeno con valor de 0.004 ‰.

Análisis de datos

Se determinó la normalidad de los datos por medio de Shapiro-Wilks test y la homogeneidad de sus varianzas utilizando Leavene test, con base en estos resultados se utilizó pruebas estadísticas Paramétricas y No Paramétricas para establecer diferencias significativas entre las tres especies (ANOVA, Kruskal-Wallis test), y diferencias entre sexos en cada una de las especies (t-Studen y U Mann-Whitney test). Todos los resultados se expresaron en términos de "*p*" indicando el nivel de significancia observado. Cuando existieron diferencias significativas entre las especies se utilizaron pruebas "*posteriori*" (Tukey o Fisher) con la finalidad de definir las variables con mayor diferencia entre sí. Todos los análisis estadísticos se efectuaron utilizando el programa Statistica versión 7.

La amplitud trófica se estimó con base en los criterios propuestos por Bearhop *et al.*, (2004) y Newsome *et al.*, (2007), donde la varianza de $\delta^{13}C$ o $\delta^{15}N$ es proporcional a la amplitud del nicho trófico de una especie. La presencia de un valor bajo en la varianza indica que una población es de tipo especialista, mientras que si los valores son altos refleja una estrategia de tipo generalista. El límite para diferenciar los valores de varianza es ~1 ‰; valor elevado en relación al error del análisis y que pueden ser confiable para interpretarse en términos de significancia biológica (Jaeger *et al.*, 2009).

La posición trófica para cada una de las especies fue calculada siguiendo el algoritmo propuesto por Vander-Zanden & Rasmussen (1999), que asume que el valor del $\delta^{15}N$ presente en el consumidor y demás componentes de la trama trófica provee información sobre el nivel trófico de una especie.

$$PT = \frac{\left(\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{baseline}\right)}{3.4} + 2$$

Dónde:

$\boldsymbol{\delta^{15}N_{consumer}}$ es el promedio de la señal de $\delta^{15}N$ de cada especie de tiburón.

$\boldsymbol{\delta^{15}N_{baseline}}$ es el valor de $\delta^{15}N$ del zooplancton presente en Galápagos = 8.44‰ (Páez-Rosas et al. 2012).

RESULTADOS

Análisis isotópico general

Se analizaron un total de 91 muestras de músculo de las tres especies, las cuales fueron agrupadas por categoría de sexo (Tabla II).

Tabla II. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (promedio ± desviación estándar en ‰) en muestras de músculo de tres especies de tiburones capturados ilegalmente en la Reserva Marina de Galápagos en junio del 2011.

Especie	Sexo	n	$\delta^{13}C \pm SD$	$\delta^{15}N \pm SD$
Alopias pelagicus	Macho	16	-16.54 ± 0.43	12.65 ± 1.58
	Hembra	23	-16.72 ± 0.45	12.04 ± 1.10
Prionace glauca	Macho	9	-16.62 ± 0.30	13.13 ± 0.71
	Hembra	11	-16.65 ± 0.20	13.76 ± 1.00
Carcharinus falciformis	Macho	20	-16.82 ± 0.30	14.26 ± 1.43
	Hembra	12	-16.77 ± 0.16	14.09 ± 1.49

Los valores de la relación C/N del tejido muscular oscilaron en un intervalo de 2.70 a 3.22 (Fig. 2), encontrándose dentro del rango teórico establecido de proteína (2.9 a 3.8); por lo que puede establecerse que las proteínas de los tejidos del depredador provenían de sus presas; por consiguiente la información isotópica obtenida refleja la dieta de estos depredadores (McConnaughey & McRoy, 1979).

El intervalo de valores de $\delta^{13}C$ en los tiburones: *Alopias pelagicus* fue de -17.21 a -16.2‰, con un promedio de -16.59 ± 0.44‰; a su vez en *Prionace glauca* fue de -17.50 a -15.83‰, con promedio de -16.66 ± 0.05‰, y en *Carcharinus falciformis* se obtuvieron valores de -17.38 a -16.08‰, con un promedio de -16.82 ± 0.25‰ (Tabla II, Fig. 3). Mientras que para $\delta^{15}N$ se obtuvieron intervalos de 10.10 a 15.03‰ con

promedio de 11.89 ± 1.32‰ para *Alopias pelagicus*; seguidos de intervalos de 11.87 a 15.56‰ con promedio de 13.46 ± 0.92‰ para *Prionace glauca*, y finalmente encontrándose los valores más altos en *Carcharinus falciformis*, con un intervalo de 11.25 a 16.58‰ con promedio de 13.99 ± 1.42‰ (Tabla II, Fig. 3).

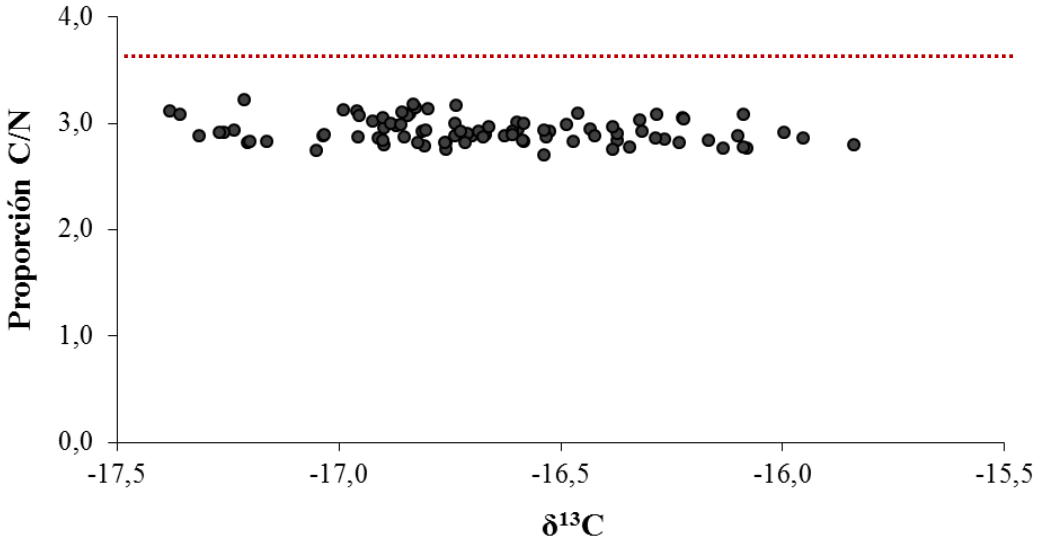

Figura 1. Relación carbono/nitrógeno y valores del δ13C en *A. pelagicus, Prionace glauca y Carcharinus falciformis.* La línea roja demuestra el valor máximo de proteína pura (3.8) según McConnaghuey & McRoy (1979).

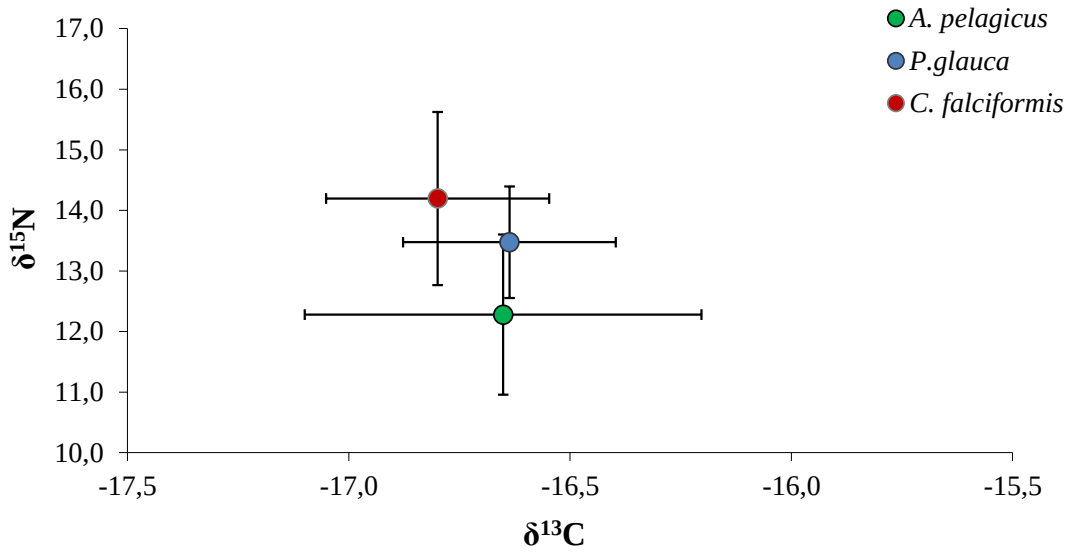

Figura 2. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (promedio ± SD en ‰) en muestras de músculo de tres especies de tiburones capturados ilegalmente en la Reserva Marina de Galápagos.

Al momento de agrupar los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de todas las especies se observó que presentaron distribución normal (W=0.98, p=0.45 y W=0.98, p=0.22 respectivamente), sin embargo los datos no presentaron homogeneidad en sus varianzas (Levene´s test p= 0.01 y p= 0.02 respectivamente), por lo que se procedió a utilizar pruebas estadísticas no paramétricas. No se encontraron diferencias significativas en los valores del $\delta^{13}C$ (Kruskal-Wallis test, p=0.09), mientras que para $\delta^{15}N$ si existieron diferencias significativas entre especies (Kruskal-Wallis test, p=0.01) (Fig. 4).

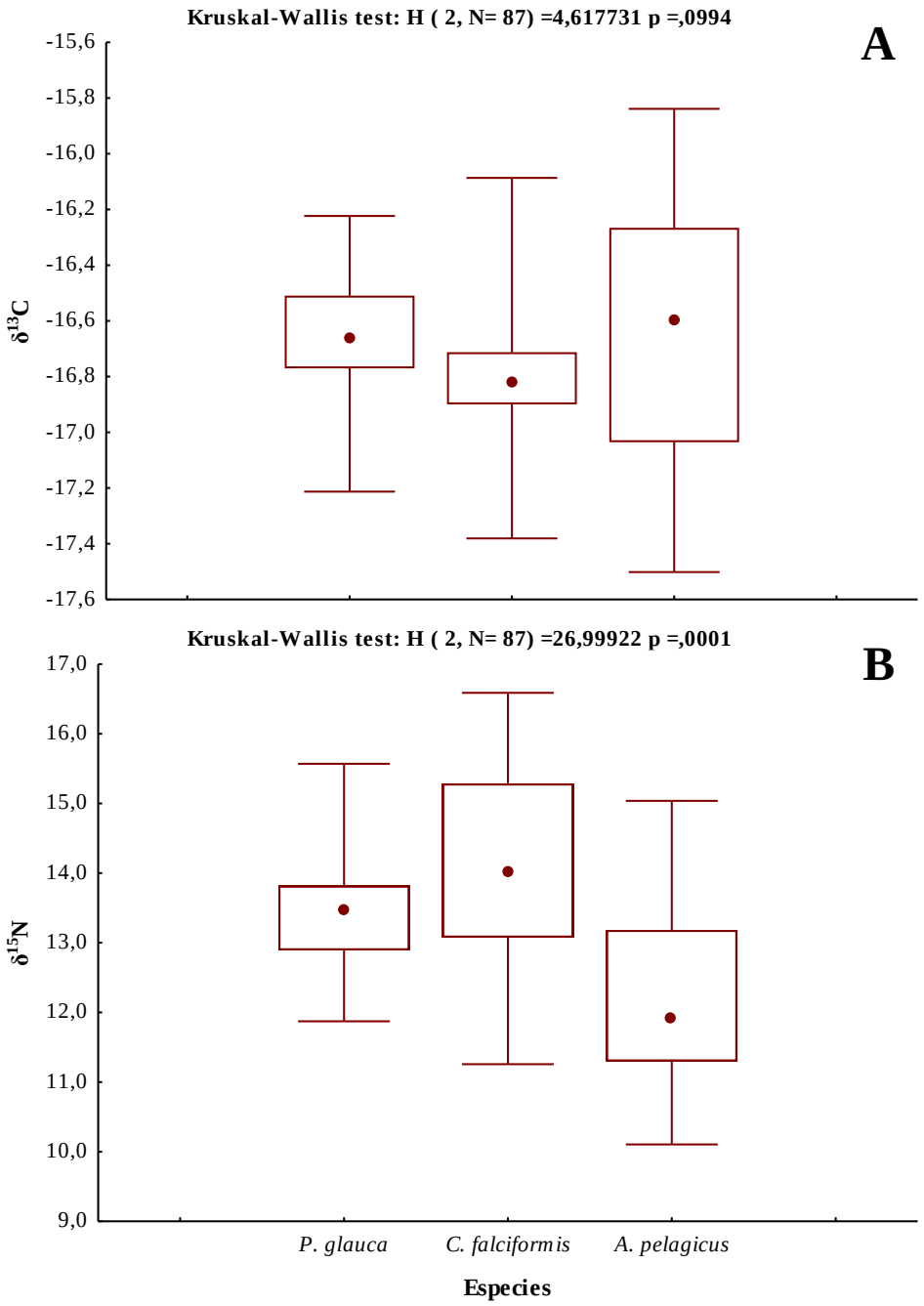

Figura 3. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (Kruskal-Wallis test, mediana ± max y min en ‰) en muestras de músculo de tres especies de tiburones capturados ilegalmente en la Reserva Marina de Galápagos.

La prueba "posteriori" de Fisher mostró que los valores de $\delta^{15}N$ de *A. pelagicus* fueron estadísticamente diferentes a los valores de *P. glauca* y *C. falciformis* (Tabla III).

Tabla II. Diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de las tres especies de tiburones, (prueba de Fisher LSD). Especies diferentes ($p < 0.05$) marcadas con rojo.

Especie	*A. pelagicus*	*P. glauca*	*C. falciformis*
Alopias pelagicus	**X**	**0.005**	**0.001**
Prionace glauca	**0.005**	**X**	0.563
Carcharinus falciformis	**0.001**	0.563	**X**

Análisis isotópico entre sexos

Los valores promedio del $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ para hembras de *Alopias pelagicus* fueron de -16.54 ± 0.43‰ y 12.65 ± 1.58‰ respectivamente; mientras que para machos fueron de -16.72 ± 0.45‰ y 12.04 ± 1.10‰. No se observaron diferencias significativas para ninguno de los dos isótopos (t-studen $\delta^{13}C$, $p = 0.22$; U Mann-Whitney $\delta^{15}N$, $p = 0.23$) (Fig.5).

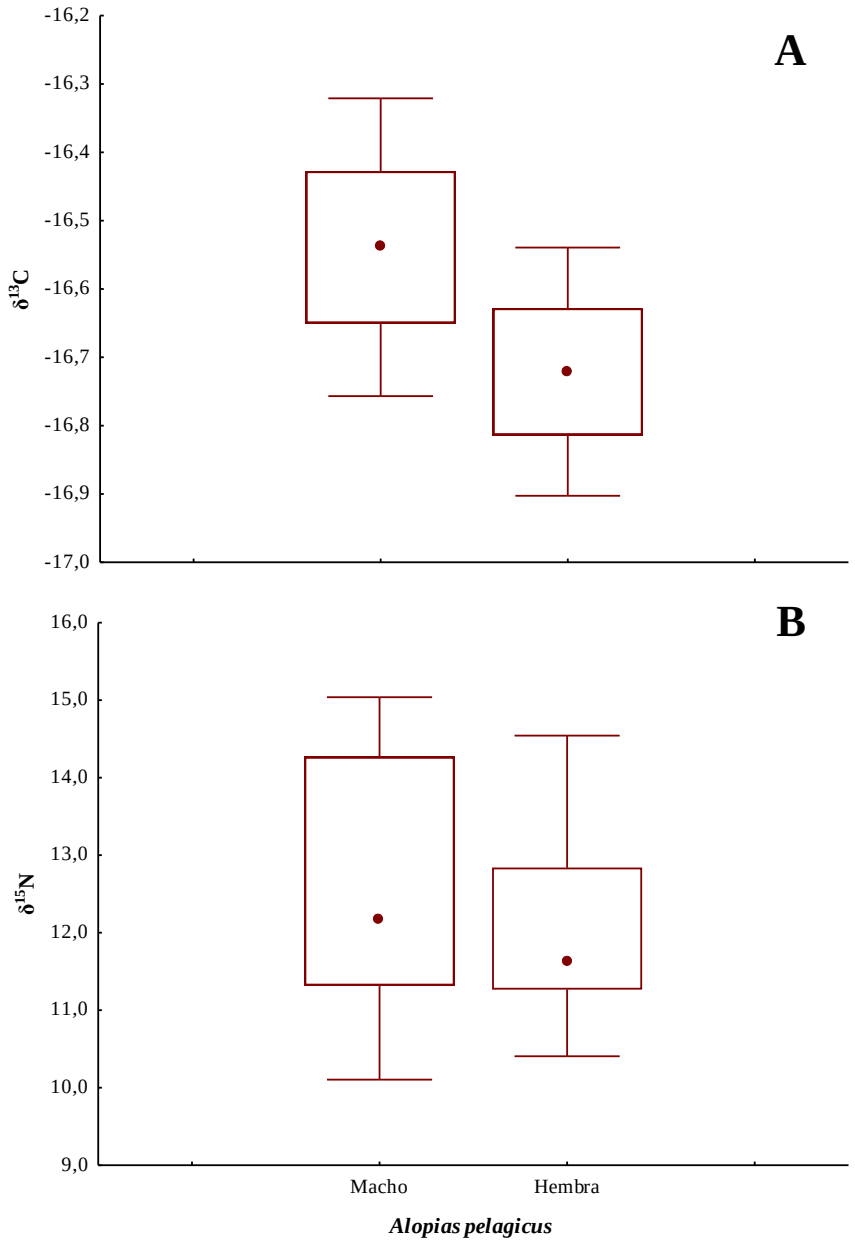

Figura 4.- A) Valores de $\delta^{13}C$ (t-test, promedio, error estándar ± SD en ‰), B) Valores de $\delta^{15}N$ (Mann-Whitney U test, mediana ± max y min en ‰), ambos en muestras de músculo de Alopias pelagicus.

En el caso de *Prionace glauca* los valores promedio de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ para hembras fueron -16.65 ± 0.19‰ y 13.76 ± 1.01‰ respectivamente; mientras que para machos fue -16.62 ± 0.29‰ y 13.13 ± 0.71‰. En ambos casos no se observaron diferencias significativas (t-studen $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$, $p = 0.81$ y $p = 0.13$) (Fig. 6).

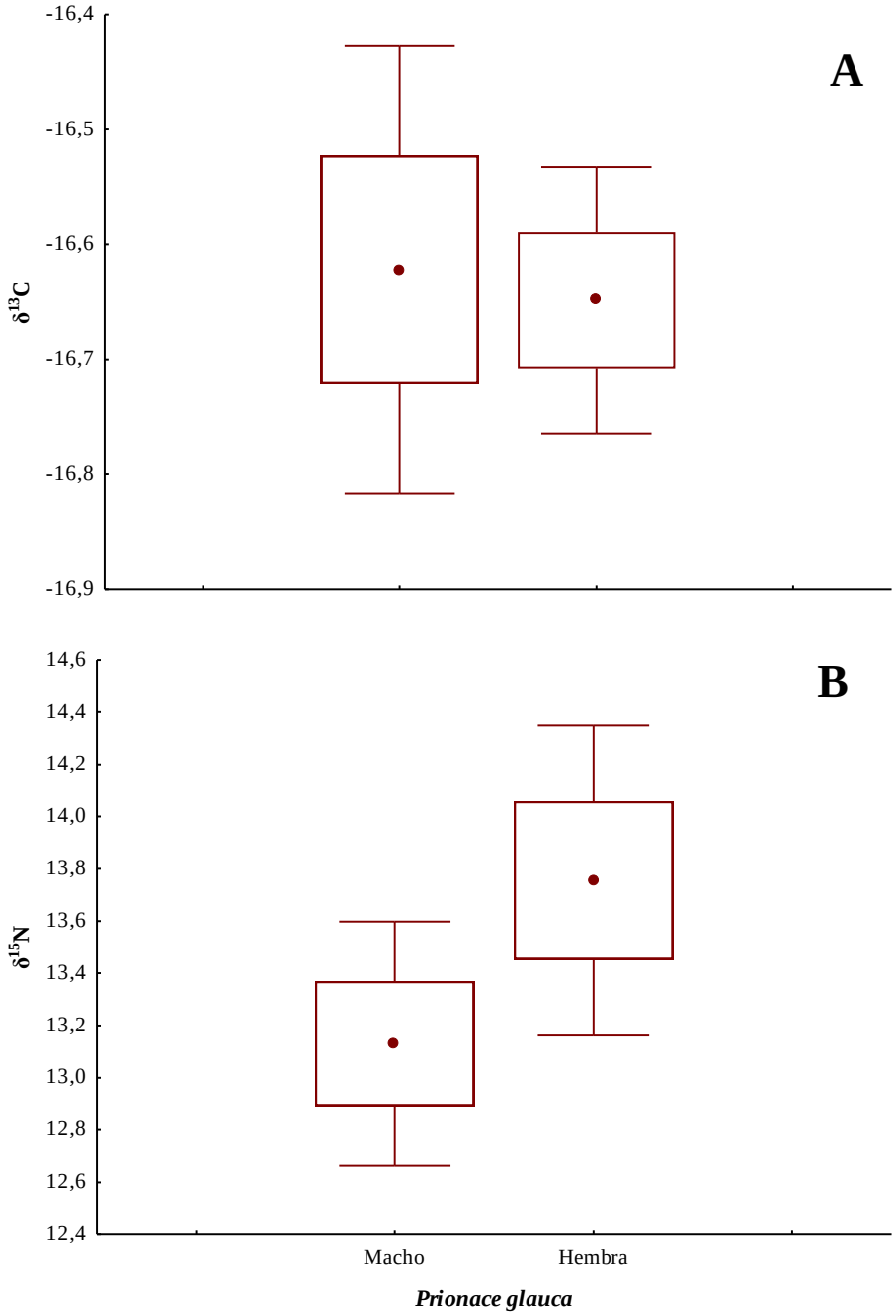

Figura 5. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (t-test, promedio ± error estándar en ‰) en muestras de músculo de Prionace glauca.

Finalmente para las hembras de *Carcharinus falciformis* se obtuvieron valores promedio de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de -16.77 ± 0.15‰ y 14.09 ± 1.49‰ respectivamente, y para machos de -16.82 ± 0.30‰ y 14.04 ± 1.42‰. Al igual que en las especies anteriores no se observaron diferencias significativas para ninguno de los dos isotopos (U Mann-Whitney $\delta^{13}C$, $p = 0.49$; t-studen $\delta^{15}N$, $p = 0.76$) (Fig. 7).

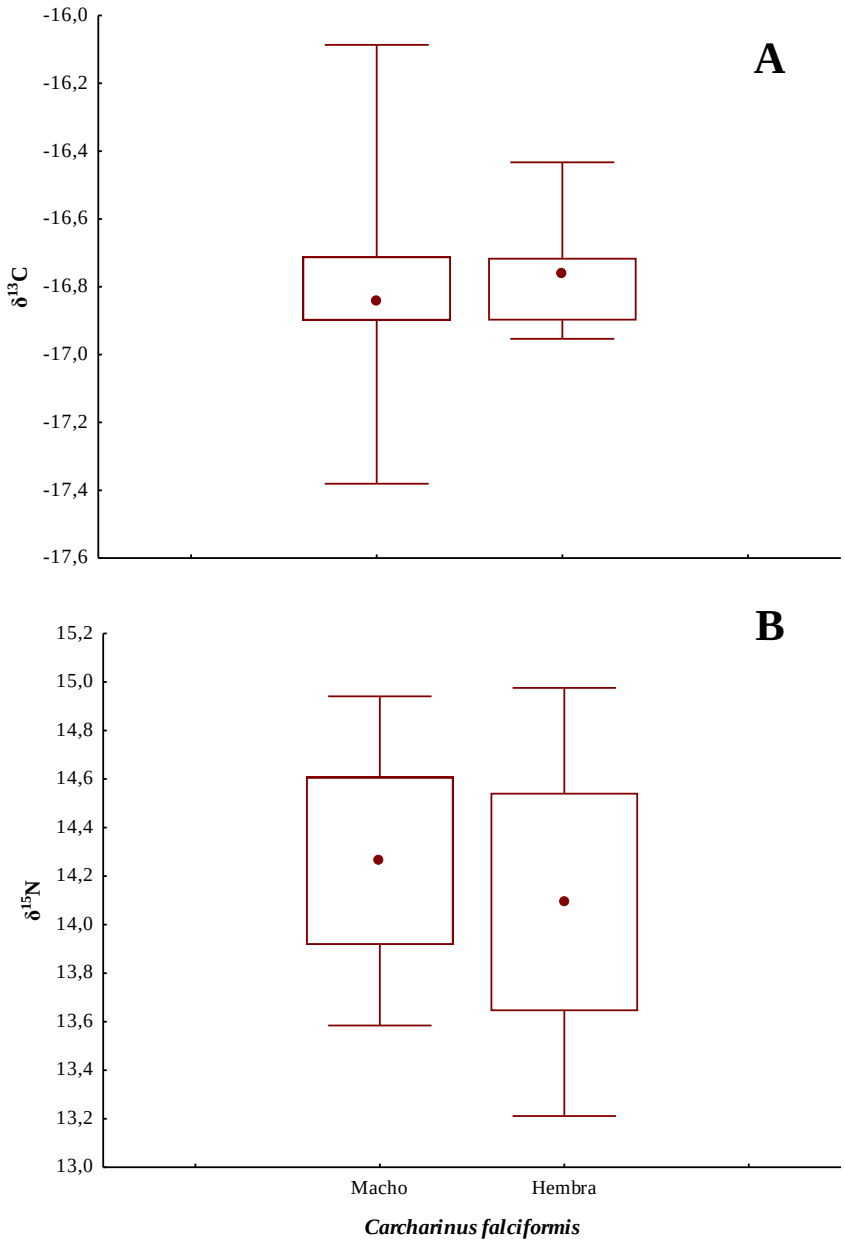

Figura 6. A) Valores de $\delta^{13}C$ (Mann-Whitney U test, mediana ± max y min en ‰), B) Valores de $\delta^{15}N$ (t-test, promedio, error estándar ± SD en ‰), ambos en muestras de músculo de *Carcharinus falciformis.*

Al comparar los valores de $\delta^{13}C$ entre especies por sexo, se observó que las hembras de *Prionace glauca* mostraron valores positivos en comparación a las otras especies (Tabla II, Fig. 8); sin embargo estos resultados no mostraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis test, p=0.09) (Fig. 9 A).

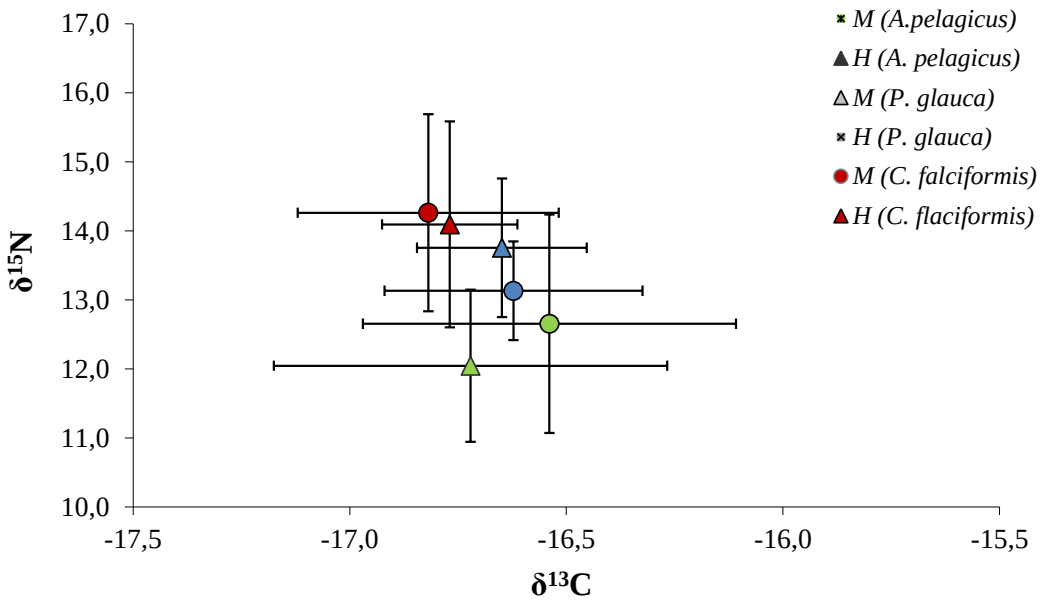

Figura 7. Valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (promedio ± SD en ‰) en muestras de músculo de machos y hembras correspondientes a las tres especies de tiburones.

A su vez los valores isotópicos promedio de $\delta^{15}N$ presentaron un intervalo de 12.04 a 14.09‰ (Tabla II, Fig. 7); diferencias que resultaron ser estadísticamente significativas (ANOVA, p=0.01) (Fig. 9 B). La prueba "posteriori" de Tukey mostró que las hembras de *Alopias pelagicus* fueron las que mostraron diferencias con respecto a las otras especies (Tabla IV).

Tabla IV. Diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ en hembras de las tres especies de tiburones, (prueba de Tukey HSD). Especies diferentes ($p < 0.05$) marcadas con rojo.

Hembras	*A. pelagicus*	*P. glauca*	*C. falciformis*
Alopias pelagicus	**X**	**0.001**	**0.001**
Prionace glauca	**0.001**	**X**	0.785
Carcharinus falciformis	**0.001**	0.785	**X**

En el caso de los machos se observó que *Alopias pelagicus* presentó valores positivos de $\delta^{13}C$ en relación a los otros grupos (Tabla II, Fig. 8), sin embargo no resultaron estadísticamente diferentes (ANOVA, p = 0.17) (Fig. 10 A). Los valores de $\delta^{15}N$ presentaron mayor variabilidad, siendo los machos de *Carcharinus falciformis* los más

positivos (Tabla II, Fig. 8), diferencias que resultaron ser significativas (Kruskal-Wallis test, p=0.01) (Fig. 10 B).

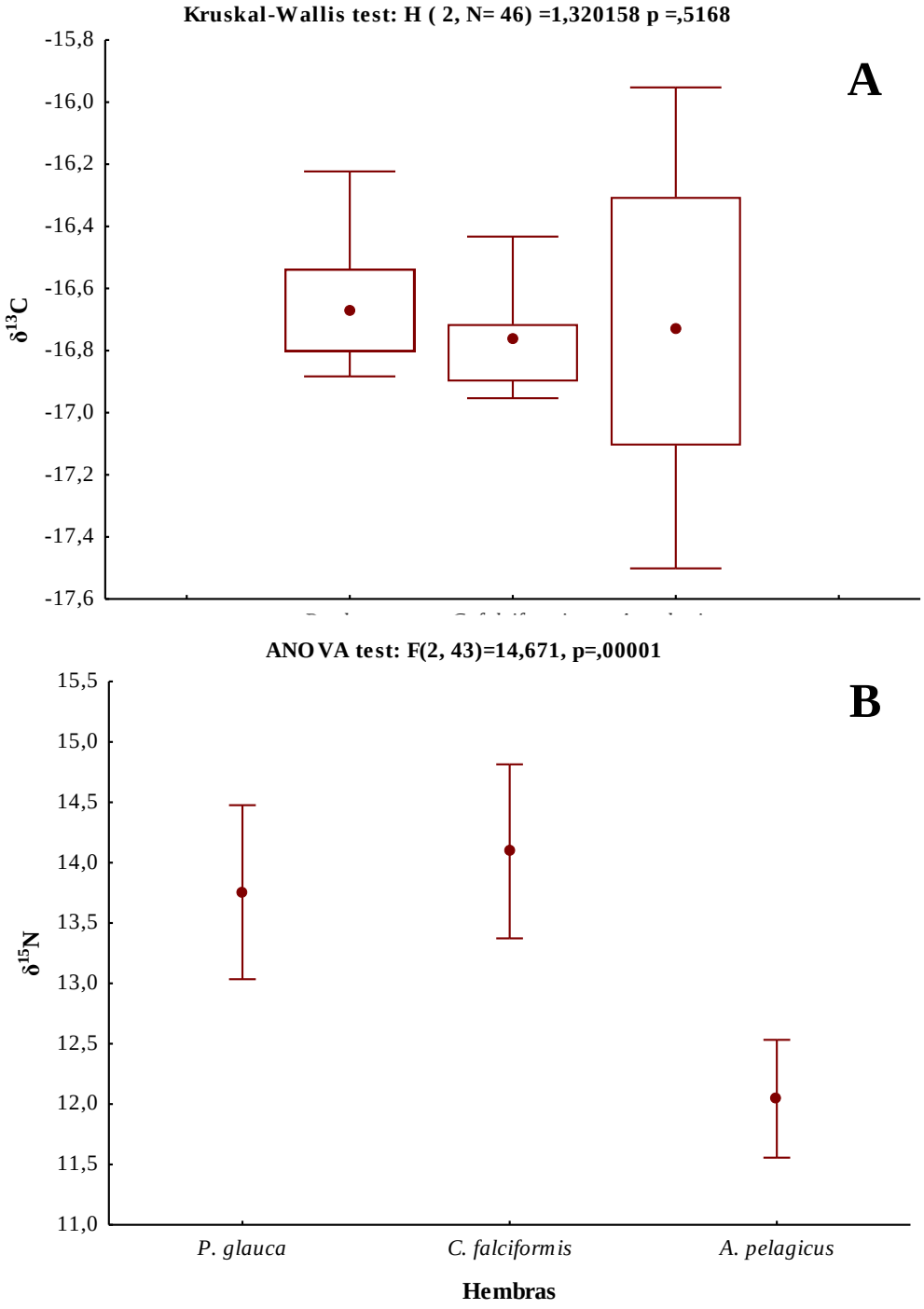

Figura 8. A) Valores de $\delta^{13}C$ (Kruskal-Wallis test, mediana ± max y min en ‰), B) Valores de $\delta^{15}N$ (ANOVA test, media ± ES en ‰), ambos en muestras de hembras de las tres especies de tiburones capturados ilegalmente en la Reserva Marina de Galápagos.

En el caso de los machos la prueba "posteriori" demostró que los machos de *C. falciformis* presentaron diferencias en relación a los otros grupos (Tabla V).

Tabla III. Diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ en machos de las tres especies de tiburones, (prueba de Fisher LSD). Especies diferentes ($p < 0.05$) marcadas con rojo

Machos	*A. pelagicus*	*P. glauca*	*C. falciformis*
Alopias pelagicus	**X**	1,000	**0.001**
Prionace glauca	1,000	**X**	0.211
Carcharinus falciformis	**0.001**	0.211	**X**

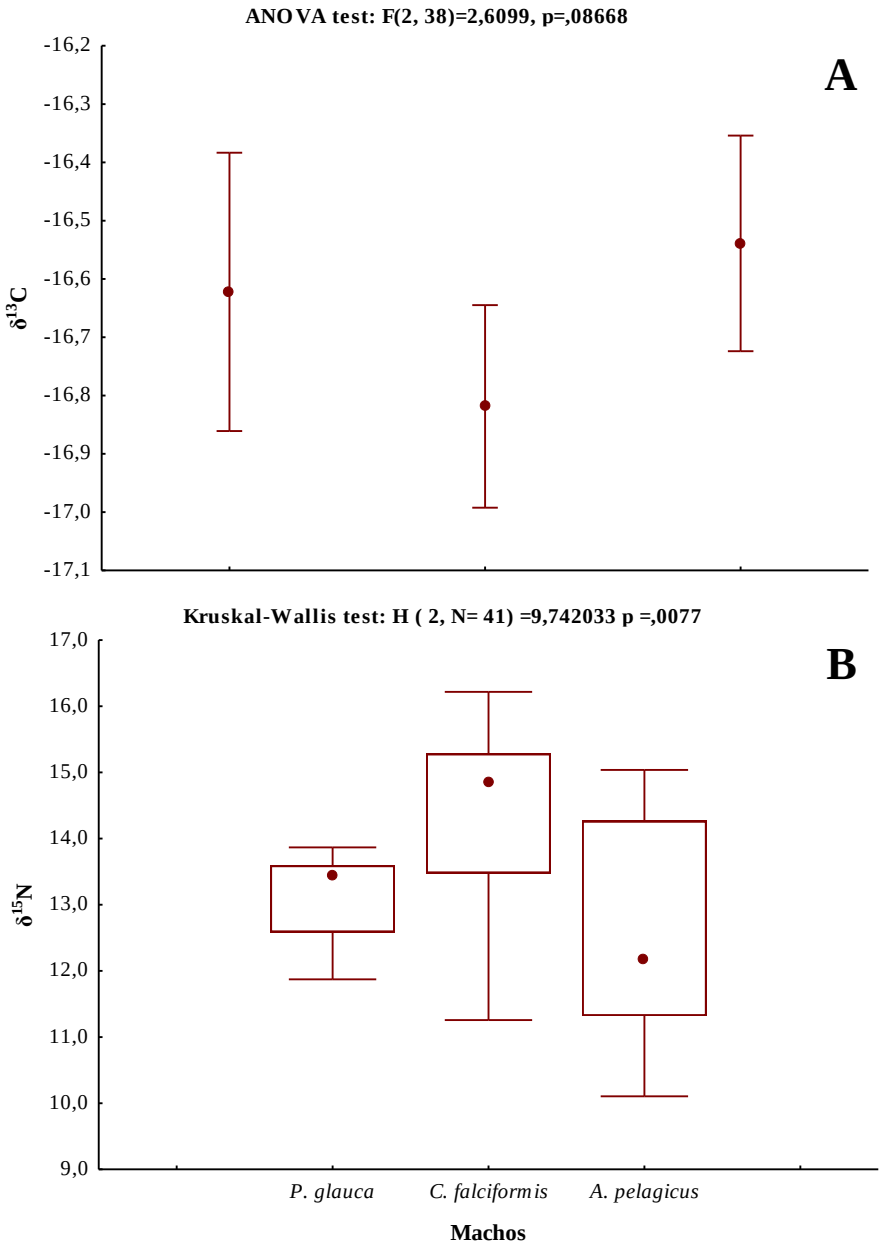

Figura 9. A) Valores de $\delta^{13}C$ (ANOVA test, media ± ES en ‰), B) Valores de $\delta^{15}N$ (Kruskal-Wallis test, mediana ± max y min en ‰), e machos de las tres especies de tiburones capturados ilegalmente en la Reserva Marina de Galápagos.

Amplitud y nivel trófico

Para estimar la amplitud trófica (AT) se calculó el valor de la varianza presente en los valores de $\delta^{15}N$ de *A. pelagicus*, *P. galuca* y *C. falciformis* obteniendo un valor promedio de σ^2 = 1.74, 0.84 y 2.03 respectivamente. Resultados que ubicarían a *P. galuca* como un depredador de tipo especialista, y *A. pelagicus* y *C. falciformis* como depredadores generalistas (Tabla VI). A nivel de especies por sexo se observó cierta

consistencia en los resultados, sin embargo las hembras de *A. pelagicus* mostraron cierto nivel de especialización (Tabla VI).

Tabla IVI. Amplitud y nivel trófico de los tiburones capturados ilegalmente en la Reserva Marina de Galápagos, valores calculados en base a la señal isotópica de $\delta^{15}N$ presente en el musculo de las tres especies.

Especie	Sexo	Amplitud trófica (Bearhop *et al.* 2004)	Nivel trófico (Vander-Zanden & Rasmussen 1999)
Alopias pelagicus	Macho	2.51	3.95
	Hembra	1.22	3.77
Prionace glauca	Macho	0.51	4.09
	Hembra	0.96	4.28
Carcharinus falciformis	Macho	2.24	4.43
	Hembra	2.03	4.38

El nivel trófico (NT) se calculó siguiendo los criterios de Vander-Zanden & Rasmussen (1999); para esto se estimó la señal isotópica promedio de $\delta^{15}N$ de las tres especies. Como consumidor secundario se utilizó la señal isotópica del zooplancton reportada por Páez-Rosas et al. (2012) cuyo es de $\delta^{15}N$= 8.4‰; mientras que el valor de fraccionamiento de $\delta^{15}N$ (Δ(n)) fue el establecido por Hobson *et al.,* (1996), quienes mencionan un valor referencial de 3.4‰ para los depredadores marinos en general. Con base en estos resultados se obtuvo un valor promedio de NT= 3.8 para *A. pelagicus*, NT= 4.2 para *P. glauca* y NT= 4.4 para *C. falciformis*, valores que ubican a estas especies como un depredadores carnívoros secundarios terciarios (Mearns *et al.,* 1981) (Tabla VI).

Discusión

Variabilidad Inter-especifica

A nivel inter-especifico no se observaron diferencias estadísticas en los valores de $\delta^{13}C$ de las tres especies, sugiriendo que todas ocupan el mismo hábitat de alimentación. Los bajos valores de carbono (entre -17.2 a -16.2) muestran una estrategia de alimentación de tipo oceánica para *A. pelagicus, P. glauca* y *C. falciformis*, coincidiendo con lo reportado por Polo-Silva (2008), Hernández-Aguilar (2008) y Andrade-Gonzales

(2005), quienes estudiaron con base en contenidos estomacales el comportamiento alimentario de las tres especies en Ecuador (*A. pelagicus*) y México (*P. glauca* y *C. falciformis*).

Sin embargo en el caso de *A. pelagicus* los resultados no concuerdan con lo observado por Calle-Moran (2010) quien realizó un estudio isotópico en los animales capturados por la flota pesquera de Santa Rosa (Salinas, Ecuador), señalándolos como depredadores costeros y bentónicos, que generalmente se alimentan sobre la plataforma continental. Situación que podría indicar cierta flexibilidad en el comportamiento trófico de esta especie dependiendo las condiciones ambientales, ya que sus patrones alimenticios no solamente estarían limitados al océano como comúnmente se los asocia (Compagno, 2005) (Polo-Silva, 2008) (MacNeil *et al.*, 2005), sino que también podrían estar alimentándose en zonas costeras.

Diferentes estudios han sugerido que la variación en la composición isotópica del carbono entre los especies puede ser explicada, en parte, por las diferencias en la composición isotópica de los productores primarios, que constituyen las fuentes principales de nutrición en la red alimentaria (Hobson *et al.*, 1997). La existencia de un gradiente oceánico-costero en la composición isotópica del carbono orgánico provoca un decremento desde el área oceánica a la zona costera, producto de factores como: diferencias en productividad, concentración de CO_2 disuelto, composición de micro y macro algas, tasa de crecimiento del fitoplancton, etc. (Minawa & Wada, 1984) (France, 1995) (Newsome *et al.*, 2007).

Estos factores de variabilidad se mantienen en las Islas Galápagos, las cuales a pesar de estar localizadas en aguas tropicales (oligotróficas), tiene condiciones locales de alta productividad, debido al "*Efecto isla*" (Palacios, 2002), el cual se produce por la combinación de las corrientes oceanográficas que circulan por el lugar, provocando niveles de productividad no característicos para la zona (Feldman, 1986) (Palacios *et al.*, 2006). De tal forma que se esperaría que la señal isotópica de carbono sea más enriquecida siempre y cuando las tres especies se estén alimentando cerca de la plataforma insular o continental; situación que no se observó en este estudio, ratificando una estrategia de alimentación de tipo oceánica/pelágica para los tres depredadores.

Los resultados del $\delta^{15}N$ sugieren diferencia tróficas entres las tres especies, ubicando a las hembras de *A. pelagicus* como un depredador de menor nivel trófico y con un nicho

alimentario más estrecho (especialista) en relación a los machos de la misma especie, características que podrían deberse a que las especies relevantes dentro de su dieta presentan posiciones tróficas similares (Newsome *et al.*, 2007). Estudios de dieta realizados por Polo-Silva *et al.*, (2013) señalan que las poblaciones de *A. pelagicus* en aguas ecuatorianas se alimentan de varias especies de peces y calamares, sin embargo se especializa en consumir tres especies de calamares de forma constante: *O. bartrami*, *D. gigas* y *S. oualaniensis*, asociando este comportamiento con una estrategia de explotación continua en una determinada zona de alimentación.

En el caso de *P. glauca* varios autores lo han considerado como un depredador oportunista que consumen principalmente calamares y en menor grado peces (Kubodera y Watanabe, 2007), referencias que difieren a lo observado en este estudio. Sin embargo cabe mencionar que la mayoría de estudios de dieta en esta especie ubican a los cefalópodos como las presas más importantes (Roper *et al.* 1995) (Hernández-Aguilar, 2008); esto con base en el método gravimétrico, utilizando ecuaciones de retrocálculo para los aparatos mandibulares, aspectos que sugieren un grado de especialización hacia estas especies en términos de energía consumida y asimilada (Polo-Silva, *et al.*, 2013).

Por otra parte se considera que el tiburón azul tiene un hábitat diverso, ya que sus presas tienen hábitos *epipelágicos* y *mesopelágicos*, lo que indica que realiza migraciones verticales considerables. Por ejemplo, este depredador se puede alimentar del calamar *Vampyroteuthis infernalis*, el cual está restringido a profundidades mayores de 1500 m. en el Océano Pacífico (Roper *et al.* 1995) lo cual plantea la posibilidad de que el tiburón azul efectué grandes migraciones verticales para poder alimentarse y de esta forma esté consumiendo diferentes presas con relación al tiburón zorro pelágico, lo cual explicaría las diferencias isotópicas de nitrógeno observadas.

Los valores más altos de $\delta^{15}N$ fueron observados en *C. falciformis* situación que coincide con el comportamiento trófico de la especie reportado por Andrade-Gonzales (2005) quien observó que este tiburón en aguas mexicanas se alimentaba de presas de alto nivel trófico como los escómbridos *Thunnus albacares*, *Katsuwonus pelamis* e incluso del calamar gigante *Dosidicus gigas*. Resultados que coinciden con lo reportado por Marín (1992) quien observó que las poblaciones *C. falciformis* en el Golfo de México se alimentaban de presas oceánicos como barracudas, atunes, calamares e incluso tortugas marinas.

Variabilidad Intra-sexual

Estudios tróficos realizados en las costas del Ecuador mencionan diferencias en la dieta de *A. pelagicus* dependiendo su estado de madurez sexual; sin embargo tanto los machos y hembras adultas suelen alimentarse de las mismas presas, donde predominan los calamares *D. gigas* y *S. oualaniensis* (Polo-Silva, 2008). En cuanto a la señal isotópica se han observado ciertas diferencias dependiendo el sitio de estudio, siendo los animales de Manta más enriquecidos en ambos isotopos en comparación a los animales de Santa Rosa, Salinas (Polo-Silva, 2008) (Calle-Moran, 2010). Situación que podría explicarse por diferencias en las zonas de alimentación de las poblaciones explotadas; argumento basado en los datos de dieta, donde los animales de Santa Rosa suelen alimentarse de presas más costeras y bentónicas a diferencia de los animales de Manta que son más oceánicos (Polo-Silva, 2008) (Calle-Moran, 2010).

Los resultados en este trabajo no observan diferencias intra-sexuales para *A. pelágicus*, sin embargo coinciden con las tendencias observadas por Calle-Moran (2010), quien señala que los machos adultos suelen tener valores isotópicos más altos que las hembras, producto de la ingesta de presas de mayor tamaño y una probable mayor capacidad de explotación hacia ambientes bentónicos.

Los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ en hembras de *A. pelágicus* resultaron negativos y con una varianza estrecha, lo cual podría sugerir que este grupo se alimenta exclusivamente de presas oceánicas/pelágicas, a diferencia de los machos que tuvieron valores enriquecidos y con una mayor varianza; características que pueden sugerir cierta heterogeneidad en sus principales presas y reflejar un gradiente oceánico-costero para estos individuos. Estrada *et al.* (2003) afirman que una alta varianza isotópica refleja una heterogeneidad trófica en los depredadores, producto de las migraciones o alta movilidad en zonas de alimentación.

Estudios demuestran que el tiburón azul *Prioace glauca*, presenta un espectro trófico similar tanto para machos como para hembras, sin embargo los machos suelen frecuentar con mayor intensidad las zonas costeras a diferencia de las hembras que son completamente oceánicas (Henderson *et al.*, 2001). Hernández-Aguilar (2008) realizaron estudios tróficos en el Golfo de California y coincide con la existencia de este patrón, sin embargo observaron pequeñas diferencias en cuanto a la abundancia de sus principales presas, donde las hembras se alimentaron principalmente de un crustáceo

oceánico como la langostilla (*Pleuroncodes planipes*) y en menor grado del calamar del golfo (*Gonatus californiensis*), mientras que en los machos fue lo contrario; por lo que la autora menciona que a pesar de estas diferencias las presas que tuvieron mayor importancia en la dieta de ambos sexos fueron las mismas solo que con diferente orden de importancia.

Las diferencias entre el espectro de hembras y machos, también podrían estar asociadas al tipo de hábitat en el cual se encuentran los machos y hembras, ya que se ha reportado que estos tiburones presentan segregación sexual (Springer, 1967).

Estos resultados explican en cierto modo lo observado en este trabajo, donde no existieron diferencias significativas para ambos isotopos sugiriendo dietas similares para ambos sexos, sin embargo los valores de $\delta^{15}N$ en hembras de *Prioace glauca* fueron más altos que en machos, lo cual puede ser producto de una explotación pelágica/oceánica donde los niveles de productividad primaria son altos. Existen varios estudios donde se demuestran variaciones isotópicas espaciales en los valores de $\delta^{15}N$ presentes en la base de la trama trófica, estas diferencias están asociadas a la presencia de áreas de desnitrificación, donde se presentan valores más enriquecidos de ^{15}N producto de una intensa re-mineralización y una baja producción nueva (Voss *et al.*, 2001).

Ligando estas referencias a la zona de estudio es hasta cierto punto entendible la heterogeneidad espacial que presentaron los valores de $\delta^{15}N$, dado que el marco oceanográfico presente en las Islas Galápagos le permite mantener niveles de productividad no característicos para la región durante todo el año (Banks 2002, Palacios *et al.* 2006), mismos que han sido responsables de la evolución y presencia de las especies divergentes que encontramos actualmente en este ecosistema (Okey *et al.*, 2004) (Nims *et al.*, 2008).

Al analizar el comportamiento alimentario por sexo en el tiburón *C. falciformis* no se encontraron diferencias en ambos isotopos, lo que sugiere una explotación similar de presas y hábitats de alimentación por parte de ambos grupos. Estudios de dieta realizados en las costas de California señalan al atún aleta amarilla *Thunnus albacares* como la principal presa para ambos sexos (Andrade-Gonzales, 2005). Otros autores señalan a los machos como depredadores más activos ya que complementan en menor grado su dieta con presas como sardinas y calamares, las cuales realizan migraciones

verticales en la columna de agua hasta la superficie cuando empieza el atardecer con el fin de alimentarse y permanecen en esta zona descansando durante la noche (Compagno, 1984). Situación que en cierto modo justifica el mayor tamaño de la varianza observado en los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los machos de *C. falciformis* en este estudio.

Con la finalidad de discutir este patrón se toma como referencia lo expuesto por Lowe *et al.*, (1996), quienes señalan que los tiburones cambian su dieta conforme van creciendo, como en la mayoría de los peces; estos cambios en la dieta, se debe a varios factores, entre los que se mencionan: a) los tiburones de mayor tamaño se pueden alimentar de presas grandes, ya que tienen acceso a diferentes hábitats, b) los tiburones de estadios diferentes de desarrollo ocupan áreas diferentes ya que se segregan por tallas y sexos y c) conforme un tiburón aumenta de tamaño, también aumenta la eficiencia para capturar a su presa, ya que poseen sus sentidos totalmente desarrollados y son capaces de capturar presas grandes y rápidas. Aspectos que pueden explicar la falta de diferencias isotópicas en los individuos adultos de ambos sexos para estas especies.

Amplitud y nivel trófico

Durante mucho tiempo se catalogó a los tiburones como depredadores oportunistas, significando con ello que estas especies depredan sobre los recursos disponibles en un lugar y momento dados (Calow *et al.*, 1985) (Rendón *et al.*, 2006). Sin embargo en trabajos recientes se ha observado que si bien su espectro alimentario incluye una gran variedad de presas, la mayor parte de su consumo se enfoca a tres o cuatro especies de forma principal, las cuales pueden llegar a cambiar estacionalmente (Polo-Silva *et al.*, 2013) (Loor, 2013).

Con base a los valores isotópicos de $\delta^{15}N$ se calculó el tamaño del nicho isotópico en las tres especies de tiburones; obteniendo como resultado una estrategia de tipo generalista para *Alopias pelagicus* y *Carcharinus falciformis* (σ^2 = 1.74 y 2.03 respectivamente) y de especialista para *Prionace glauca* (σ^2 = 0.84), sugiriendo de esta forma la explotación de presas y ambientes específicos por parte del tiburón azul.

Los valores de la amplitud trófica de *Alopias pelagicus* difieren de lo observado por otros autores, quienes con base en el análisis de contenidos estomacales y el índice estandarizado de Levin (Krebs, 1999) señalan a esta especie como un depredador

especialista (Polo-Silva, 2008) (Calle-Moran, 2010). Resultado que se acerca al observado en las hembras de *Alopias pelagicus* (σ^2 = 1.22), grupo que presentó una varianza mucho menor en relación a los machos, aspecto que podría interpretarse como una tendencia hacia el especialismo por parte de estos individuos. Sin embargo, otros estudios señalan que esta especie presenta cierta variabilidad en el tamaño de su nicho trófico a lo largo de su vida, existiendo variaciones debido al grado madurez sexual y la disponibilidad de recursos en el medio (Gerking, 1994) (Rendón *et al.*, 2006). De tal forma que es probable que los individuos de esta especie tiendan al especialismo a medida que sus requerimientos energéticos incrementen (reproducción, gestación, etc.).

El análisis de amplitud trófica de *Prionace glauca* sugiere una estrategia de alimentación de tipo especialista para ambos sexos, resultados que coinciden con lo observado por Hernández-Aguilar (2008), quien determinó que las poblaciones de tiburón azul en las costa de Baja California son especialistas debido al número reducido de componentes alimenticios que realmente juegan un papel determinante en su dieta. Aspectos que fueron ratificados en un estudio isotópico realizado por Polo-Silva (2013) quien menciona que a pesar que esta especie presente un espectro isotópico considerablemente amplio, al analizar detalladamente a cada individuo por sexo se puede observar un alto grado de especialización dentro de la población.

Mientras que los valores isotópicos de $\delta^{15}N$ obtenidos en este trabajo sugieren una estrategia de tipo generalista para *Carcharinus falciformis*, información consistente con lo reportado por Compagno (1984) y Castro (1996), quienes reportan una estrategia generalista para las poblaciones de tiburón piloto del Golfo de México producto de un consumo de diversas presas (peces, crustáceos y cefalópodos). Por otra parte estudios realizados en las costas del Pacifico Mexicano señalan que cuando existe una menor diversidad de presas estos tiburones suelen ser más selectivos al momento de seleccionar su alimento y destacan la importancia de los atunes y calamares en su dieta (Cabrera, 2003) (Andrade-Gonzales, 2005).

Un método alternativo para estimar el nivel trófico es a través del fraccionamiento isotópico presente en la cadena alimenticia. En este estudio se utilizó el algoritmo propuesto por Vander-Zanden & Rasmussen (1999), obteniendo como resultado un valor promedio de NT= 3.8, 4.2 y 4.4 para *Alopias pelagicus*, *Prionace glauca* y *Carcharinus falciformis* respectivamente.

El valor de nivel trófico obtenido en este trabajo para *Alopias pelágicus* (NT= 3.8), concuerda con la dieta reportada para la especie; la cual se base principalmente en calamares y teleósteos de niveles intermedios (Cortés, 1999). Sin embargo presentó un valor bajo en comparación a otros estudios hechos con base en contenidos estomacales en aguas ecuatorianas donde se señalan valores promedio de NT = 4.2 (Polo-Silva, 2008) y NT = 5 (Calle-Moran, 2010); situación que se podría justificar por el uso de valores estandarizados de especies presas y la aplicación de otros algoritmos. Tomado como referencia el análisis exploratorio de nivel trófico con base en isotopos estables realizado por Calle-Moran (2010), quien observo al igual que en este estudio una tendencia a que los machos presenten un mayor nivel trófico en comparación de las hembras de esta especie.

Esto quizás se debe a que las hembras tiendan a explotar únicamente ambientes oceánicos producto de sus necesidades biológicas y energéticas (aspectos ligados a la reproducción y gestación).

El nivel trófico asignado *Prionace glauca* fue de NT = 4.2, ubicándolo como un depredador carnívoro secundario terciario (Mearns, 1982). Valor que difiere al observado por Hernández-Aguilar (2008), quien con base en análisis estomacales obtuvo un valor de NT = 4 para las poblaciones de Baja California. Esta diferencia, aunque no muy amplia podría deberse a la mayor ingesta de langostillas por parte de los tiburones mexicanos, la cual tiene un nivel trófico bajo, por lo tanto le infiere a este depredador una menor posición trófica.

Finalmente para *Carcharinus falciformis* se obtuvo como resultado un valor promedio de NT= 4.4, el cual resultó ser mayor al de las otras especies y podría justificarse con los hábitos alimentarios reportados para esta especie en otras regiones del planeta. Existen reportes incluso de un consumo de atunes grandes, tortugas marinas y aves marinas por parte de esta especie en el Golfo de México (Marín, 1992), comportamiento que explica su alta señal isotópica, y nos lleva a plantearnos como hipótesis que los machos de esta especie incluso se podrían estar alimentando de otros depredadores de la región como el lobo marinos de Galápagos, especie que presenta valores isotópicos mucho más bajos que estos animales (Páez-Rosas & Aurioles-Gamboa, 2014).

Conclusiones

Los valores isotópicos de $\delta^{13}C$ no muestran mayores diferencias entre las tres especies (*Alopias pelágicus*, *Prionace glauca* y *Carcharinus falciformis*), lo cual se sugiere que estos depredadores explotan las mismas áreas de alimentación, manteniendo de esta forma una estrategia trófica pelágica.

Los valores isotópicos de $\delta^{15}N$ muestran una diversificación en la explotación de presas por parte de los tres depredadores, siendo *Alopias pelágicus* la especie que consume presas de menor nivel trófico con relación a *Carcharinus falciformis*.

Los valores isotópicos demuestras que ninguna de las especies presenta una segregación por sexo en su dieta; por lo que se puede estimar un comportamiento trófico consistente de estas especies, sin que exista algún tipo de diferenciación intra-sexual a través del tiempo.

Las hembras de *Alopias pelágicus* estarían depredando en un nivel trófico más bajo que las hembras de *Prionace glauca* y *Carcharinus falciformis*, mientras que los machos de *Carcharinus falciformis* se estarían alimentado de presas de mayor nivel trófico en comparación a los machos de *Alopias pelágicus* y *Prionace glauca*.

El tiburón azul *Prionace glauca* resulto ser un depredador especialista, debido a su baja variabilidad en la señal isotópica de $\delta^{15}N$, aspecto relacionado al consumo de un grupo reducido de presas. Mientras que *Alopias pelagicus* y *Carcharinus falciformis* son depredadores generalistas, capaces de consumir presas de diferentes ambientes.

El nivel trófico (NT) calculado para las tres especies las ubica como depredadores carnívoros terciarios, corroborando su cadena trófica conformada por cinco eslabones propios de zonas pelágicas. Sin embargo es importante mencionar que *Alopias pelagicus* presento un nivel trófico mucho más bajo en relación a *Carcharinus falciformis*, que sería uno de los máximos depredadores de la región.

Recomendaciones

Para tener información más concreta sobre la ecología trófica de las especies estudiadas, principalmente de *Prionace glauca* y *Carcharinus falciformis*, se recomienda en lo posible hacer estudios de dieta con base en análisis estomacales en diferentes meses y años; esto con la finalidad de conocer como varían las principales “presas” a lo largo del

tiempo. Además se recomienda realizar muestreos o acceder a información de otras regiones (Ecuador, Colombia y Perú), con la finalidad de confirmar y discutir la información generada en este trabajo.

En lo posible se debe incrementar los muestreos isotópicos para estas especies, con la finalidad de poder determinar con mayor precisión la verdadera variación entre las poblaciones presentes en las costas del Ecuador continental y el Archipiélago de Galápagos; ya que se conoce que la variación isotópica en la base de la cadena trófica es afectada por las condiciones oceanográficas en una escala temporal y espacial.

Obtener los valores isotópicos de las presas de estos depredadores y de varios componentes de la trama trófica propios de la zona como materia orgánica particulada (sedimento), fitoplancton, zooplancton, etc., esto con la finalidad de conocer el verdadero enriquecimiento isotópico (fraccionamiento) de cada una de estas especies. Característica necesaria al momento de aplicar los algoritmos enfocados en determinar el nivel trófico con base en los valores isotópicos de nitrógeno.

Referencias

Alcívar V & F López. (2001). Pesca artesanal y comercialización de los tiburones zorros Alopias superciliosus (Lowe, 1839) y Alopias vulpinus (Nakamura, 1935) en el Puerto de Manta, Provincia de Manabí. Tesis de Biología Pesquera. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Laica "Eloy Alfaro" de Manabí. Ecuador, 56 pp

Aurioles-Gamboa D, Koch PL & Le Boeuf BJ. (2006). Differences in foraging location of Mexican and California elephant seals: evidence from stable isotopes in pups. Marine Mammal Science. 22: 326-338.

Baigorrí, A. y Polo, C. (2004). Espectro trófico de dos especies de tiburón zorro, Alopias pelagicus y Alopias superciliosus en la playa de Tarqui, Manta. Tesis de Licenciatura. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano". Colombia. 133 pp.

Banks AS. (2002). Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad. Fundación Charles Darwin y Servicio Parque Nacional Galápagos. Ecuador. Cap. 2: 22-37

Baque-Menoscal J, Páez-Rosas D, Wolff M. (2012). Hábitos alimentarios de dos peces pelágicos Thunnus albacares y Acanthocybium solandri de la Reserva Marina de Galápagos. Rev. Biol. Mar. Ocean, 47(1).1-11.

Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. Journal of Animal Ecology 73:1007-1012.

Bolnick, D. I., R. Svanback, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C.D. Husley & M. L. Forister. (2003). The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. American Naturalist, 161:1-28.

Bonfil, S. R., (1994). Overview of world elasmobranchs fisheries. FAO Fish Technical. Pap. 341: 1-119.

Bonfil, R., Amorim, A., Anderson, C., Arauz, R., Baum, J., Clarke, S.C., Graham, R.T., Gonzalez, M., Jolón, M., Kyne, P.M., Mancini, P., Márquez, F., Ruíz, C. & Smith, W. (2009). Carcharhinus falciformis. The IUCN Red List of Threatened Species 2009.

Cabrera Ch-C, A. (2003). Hábitos alimentarios del tiburón piloto Carcharhinus falciformis (Bibron, 1839) en la costa Occidental de Baja California Sur. CICIMAR. Tesis de Maestría. La Paz, México 91 pp.

Calle, M. (2006). Espectro trófico de Alopias pelagicus Nakamura 1935, (Chondrichthyes: Alopiidae) en Santa Rosa de Salinas, Guayas, durante mayo - diciembre del 2004. Universidad de Guayaquil, Ecuador. 132 pp

Calle-Moran, M. (2010). Ecología trófica del tiburón zorro pelágico Alopias pelagicus en Santa Rosa de Salinas, Pacífico Ecuatoriano. Tesis de Maestría. UNAM, 87 pp.

Calow, P. & Tytler, P. (1985). Fish energetic, news prespective. The John Hopkins. University Press, Great Bretain. 349 pp.

Castro, J. (1996). Feeding ecology of chub mackerel (Scomber japonicus) in Canary Islands area. South African Journal of Marine Science, 13: 323-328.

Chávez FP& Brusca R. (1991). The Galapagos Islands and their relation to oceanographic processes in the tropical Pacific. Galapagos Marine Intervebrates: taxonomy, biogeographic and evolution in Darwin`s Islands. Plenum Press. New York, EUA.

Compagno, J. L. (1984). FAO Species Catalogue. Vol 4 Sharks of the world. An annotated and ilustrated catalogue of shark species know to date. Parts 1 and 2. FAO Fish. Synop, (125) 4(1 & 2), 655 pp.

Cortés, E. (1999). Standarized diet composition and trophic level in sharks. ICES J. Mar. Sci. 56: 707-717.

DeNiro M & Epstein. (1978). Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta, 42:495-506.

DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochim Cosmochim Acta 45:341-351.

Estrada, J., Rice, A., Lutkavage, M. & Skomal, G. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north–west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. J Mar Biol Assoc UK 83:1347–1350.

Estupiñán-Montaño, C., Cedeño-Figueroa, L.G. y Galván-Magaña, F. (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).

Feldman GC. (1985). Satellites, seabirds and seals. The Niño in the Galapagos Island: The 1982-1983 event, Robinson y E.M del Pino (Eds), Charles Darwin Foundation, Quito, Ecuador, 125-130.

Feldman GC. 1986. Satellites, seabirds and seals. En: El Niño in The Galapagos Islands: The 1982–1983 Event, Robinson y E. M. del Pino (Eds.), Charles Darwin Foundation, Quito, Ecuador, 125–130

France R (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: food web implications. Marine ecology progress series 124:307-312.

Fry B, Wainright S (1991) Diatom sources of 13C-rich carbon in marine food webs. Mar Ecol Prog Ser 76:149-157.

Gerking, S. (1994). Feeding ecology of fish. Academy Press. USA. 416 pp.

Goericke R, & Fry B (1994) Variations of marine plankton d13C with latitude, temperature, and dissolved CO2 in the world ocean. Global Biogeochem Cy 8:85-90.

Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. Science, 131, 1292–1297.

Henderson, A.C., Dunne, J. y Flannery K., (2001). Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic. Journal of Fish Biology 58, 1347-1358 pp.

Hernández-Aguilar S (2008). Espectro trófico del tiburón azul, Prionace glauca (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR.

Hobson K, Schell M, Renouf D, Noseworthy E. (1996). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. Jour. Fish. Aquat. Sci, 53:528-533.

Hobson KA, Piatt FJ & Pitoccelli J. (1994). Using stable isotopes to determine sea bird trophic relationships. Journal of animal ecology. 63: 786-798.

Hobson KA, Sease JL, Merrick RL & Piatt JF. (1997). Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. Marine Mammal Science. 13: 114-132

Holden, M. J. (1974). Problems in the rational exploitation of elasmobranchs populations and some suggested solutions. In: Jones, F. H. (Ed). p. p. 177-137. Sea Fisheries Research. Halsted Press, J. Wiley & Sons, New York.

Kelly, J. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Can. J. Zool. 78: 1–27.

Krebs CJ. (1999). Ecological methodology. Addison Wesley Longman, California.

Kubodera T. y Watanabe H., (2007). Feeding habits of the blue sharks, Prionace glauca, and salmon shark, Lamna ditropis, in the transition region of the Western North Pacific. Rev. Fish Biol. Fisheries. 17:111-124.

Llerena, Y. (2009). Identificación de tiburones juveniles y caracterización de sus hábitats en las zonas costeras de pesca de la isla San Cristóbal - Reserva marina de Galápagos. Universidad de Guayaquil, Ecuador.

Loor P. (2013). Ecología trófica de los tiburones martillo Sphyrna lewini Y Sphyrna zygaena en el pacífico ecuatoriano basada en isótopos estables. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.

Lowe, G. Wetherbe, G. Crow, A Wetherbe, G.; Crow, A y Tester, A. (1996). Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark Galeocerdo cuvier, in Hawaiin waters. Environmental Biology of fishes. Vol 47. p. 203-211.

MacNeil MA, Skomal GB, Fisk AT. (2005). Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. Mar Ecol Prog Ser 302:199-206.

Marín, O. R. (1992). Aspectos biológicos de los tiburones capturados en las Costas de Tamaulipas y Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver., México, 146 p.

Marín, O.R. 1992. Aspectos biológicos de los tiburones capturados en las Costas de Tamaulipas y Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver., México. 146 pp.

Martinez del Rio C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. Biological Reviews 84:91-111.

Matich P, Heithaus MR, Layman CA. (2011). Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. Journal of Animal Ecology, 80.294-305.

McConnaughey, T. & McRoy, C.. (1979). Food-web structure and fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. Marine Biology, 53: 257–262.

Minagawa M & Wada E. (1984). Stepwise enrichment of 15N along food chains. Further evidence and the relation between δ15N and animal age. Geochimica Cosmochimica Acta. 48: 1135-1140

Newsome SD, Etnier MA, Monson DH, Fogel ML 2009a. Retrospective characterization of ontogenetic shifts in killer whale diets via d13C and d15N analysis of teeth. Mar Ecol Prog Ser 374:229-242.

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.

Nims BD, Vargas FH, Merkel J & Parker PG. (2008). Low genetic diversity and lack of population structure in he endangered Galapagos penguin (Spheniscus mendiculus). Conservation Genetics. 9: 1413-1420.

Okey TA, Banks S Bom AF, Bustamante RH, Calvopiña M, Edgar GJ, Espinoza E, Fariña JM, Garske LE, Reck GK, Salazar S, Shepherd S, Toral-Granda V & Wallen P. (2004). A trophic model of a Galapagos subtidal rocky reap for evaluating fisheries and conservation strategies. Ecological Modelling. 172: 83-401.

Páez-Rosas D, Aurioles-Gamboa D, Palacios DM, Alava JJ. (2012). Stable isotopes indicate differing foraging strategies in two sympatric sea lions in the Galapagos Islands. Journal Experimental of Marine Biology and Ecology. 425: 444-452

Páez-Rosas D, Riofrío-Lazo M, Aurioles-Gamboa D. (2014). Flexibility in the foraging strategies of the Galapagos sea lion inferred from a multiple approach analysis. The Galapagos Marine Reserve: a Dynamic Socio-Ecological System. Springer Science & Business Media. Alemania.

Páez-Rosas D. and Aurioles-Gamboa D. (2014). Spatial variation in foraging behavior of the Galapagos sea lions (Zalophus wollebaeki) assessed using scat collections and stable isotope analysis. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.

Page B, Mckenzie J & Goldsworthy SD. (2005). Dietary resources partitioning among sympatric New Zealand and Australian fur seals. Marine Ecology Progress Series. 293: 283-302.

Palacios DM, Bograd SJ, Foley DG & Schwing FB. (2006). Oceanographic characteristics of biological hot spots in the North Pacific: A remote sensing perspective. Deep-Sea Research II. 53: 250-269.

Palacios DM. (2002). Factors influencing the island-mass effect of the Galápagos. Geophysical Research Letters. 29: 49

Pinaud, D. & Weimerskirch, H. (2007). At-sea distribution and scale-dependent foraging behavior of petrels and albatrosses: a comparative study. The Journal of animal ecology, 76(1):9-19.

Polo-Silva C, Newsome S, Galvan-Magana F, Grijalba-Bendecks M, San Juan-Muñoz. (2013). Trophic shift in the diet of the pelagic thresher shark based on stomach contents and stable isotope analyses. Marine Biology Research, Vol. 9, No. 10, 958_971

Polo-Silva C. A Baigorri- Santacruz, F. Galvan-Magaña, M. Grijalba-Bendeck y A. Sanjuan-Muñoz. 2007. Hábitos alimentarios del tiburón zorro Alopias superiliousus (Lowe, 1839), en el Pacifico ecuatoriano. Revista de Biología Marina y Oceanografía 42 (1): 59-69.

Polo-Silva, C. 2008. Ecología trófica de los tiburones zorro Alopias pelagicus (Nakamura 1935) y Alopias superciliosus (Lowe, 1839) en el Pacífico ecuatoriano. CICIMAR. La Paz, México. 102 pp

Porras-Peters H, Aurioles-Gamboa D, Koch PL & Cruz-Escalona V. (2008). Position, breadth and trophic overlap of sea lions (Zalophus californianus) in the Gulf of California. Mexico. Marine Mammal Science. 24 (3): 554-576.

Post DM., (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology 83:703-718.

Preti, A., S. Smith & D. Ramon. (2004). Diet differences in the shark (Alopias vulpinus) during transition from a wam-water to cool-water regime off California Oregon, 1998-2000. CalCOFI Rep.45:18-125.

Rendón L & Pacheco F. (2006). Hábitos tróficos de los tiburones zorros: Alopias pelagicus (Nakamura, 1935) y Alopias superciliosus (Lowe, 1839), en playa de Tarque Manta Ecuador. Tesis de licenciatura. Univ. Laica "Eloy Alfaro " de Manabí. Ecuador, 107 p.

Roper, C., M. Sweeney & Hochberg, F. (1995). Cefalópodos. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. Pacífico Centro Oriental (Fischer, Krupp, Schneider, Sommer, Carpenter y Niem, eds.). FAO. Invertebrados (3). Roma, Italia. pg. 305-354.

Ryan JP, Ueki I, Chao Y, Zhang H, Polito PS & Chavez FP. (2006). Western Pacific modulation of large phytoplankton blooms in the central and esteem equatorial Pacific. Journal of Geophysical Research. Vol 11.

Springer, S., (1967). Social organization of shark population. En: P.W. Gilbert, R.F.

Stevens, J. (2009). Prionace glauca. The IUCN Red List of Threatened Species 2009.

Stevens, J., (1976). Fist results of sharks tagging in the northeast Atlantic, 1972-1975. J. Mar. Biol. Assoc. UK 56 :929-037.

Tricas TC (1979) Relationships of the blue shark, Prionace glauca, and its prey species near Santa Catalina Island, California. Fish Bull 77:175-182

Vander-Zanden MJ & Rasmussen JB. (1999). Primary consumer d13C and d15N and the trophic position of aquatic consumers. Ecology. 80: 1395-1404

Villegas-Amtmann & Costas. (2009). Low synchrony in the breeding cycle of Galapagos sea lions revealed by seasonal progesterone concentrations. Journal of Mannalogy, 90(5):1232-1237.

Voss M, Dippner JW & Montoya JP. (2001). Nitrogen isotope patterns in the oxygendeficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. Deep-Sea Research I. 48: 1905-1921.