



Descripción de la dieta de los tiburones zorro (*Alopias pelagicus*) y (*Alopias superciliosus*) durante la época lluviosa en aguas ecuatorianas.

CARLOS POLO-SILVA¹, LILIANA RENDÓN² Y FELIPE GALVÁN-MAGAÑA³

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70–305 Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F., México. carlosjpolo@gmail.com

²Universidad Laica “Eloy Alfaro” de Manabí (ULEAM). Facultad Ciencias del Mar. Ciudadela Universitaria Vía San Mateo. POBOX 27-32. Manta - ECUADOR, América del Sur.

³Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Av. I.P.N. s/n Colonia Playa Palo de Santa Rita, Apartado postal 592. La Paz, Baja California Sur, México.C.P. 23000

Resumen. Se determinaron los hábitos tróficos de los tiburones zorro *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus* de Manta, Ecuador, durante Enero a Octubre de 2004. Se analizaron un total de 243 estómagos, de los cuales 103 pertenecían a *A. pelagicus* y 140 de *A. superciliosus*. Se identificaron 20 componentes alimenticios para *A. pelagicus* y 26 para *A. superciliosus*. Se aplicó el índice de importancia relativa (IIR) para el análisis de contenidos estomacales. Las presas principales en la dieta de *A. pelagicus*, fueron *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* y *Benthoosema panamense*. Para *A. superciliosus*, las presas dominantes fueron *Merluccius gayi*, seguido por *Larimus argenteus*, *D. gigas*, *B. panamense* y *Exocoetus* sp. Los valores de amplitud trófica fueron bajos para los dos depredadores, por sexo y estadio de madurez, lo cual indica que fueron depredadores especialistas para esta zona durante esta temporada. Asimismo, se presentó un traslapeo alto entre sexos y estadios de madurez para cada especie; sin embargo al comparar entre especies no hubo un traslapeo trófico debido a que estos tiburones se alimentan de presas diferentes en distintos hábitats. El nivel trófico para *A. pelagicus* fue de 3.9; mientras que en *A. superciliosus* fue de 3.7, permitiendo clasificarlos como depredadores secundarios-terciarios.

Palabras Clave: hábitos alimenticios, nivel trófico, traslapeo trófico, amplitud trófica, Pacífico Ecuatoriano

Abstract. Diet description in the pelagic thresher sharks (*Alopias pelagicus*) and bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*) during rainy season in Ecuadorian waters. Trophic habits of the pelagic thresher shark *Alopias pelagicus* and the bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* from Manta, Ecuador were determined during January to October of 2004. A total of 243 shark stomachs; 103 from *A. pelagicus* and 140 from *A. superciliosus* were analyzed showing the presence of 20 prey for the first species and 26 for the latter. We used the index of relative importance (IRI) method to analyze the stomach contents. The main preys for *A. pelagicus*, were *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Benthoosema panamense*. Whereas for *A. superciliosus*, the *Merluccius gayi* was the most important followed by *Larimus argenteus*, *D. gigas*, *B. panamense*, and *Exocoetus* sp. The trophic width values were low by sex and maturity stage of both predators which were as specialists predators. In the trophic overlapping we found a high overlap between sex and maturity stage in each shark species; however comparing both, there is not a overlapping because they feed on different prey species from different habitat. The average trophic level for both shark species was 3.9 for *A. pelagicus* and 3.7 for *A. superciliosus* which allow classify these sharks as secondary-tertiary predators.

Keywords: Feeding habits, trophic level, trophic overlapping, width trophic niche, Ecuadorian Pacific

Introducción

En aguas ecuatorianas se han registrado, un total de 38 especies de tiburones, donde los tiburones zorro *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus*, aportan más del 35% de la captura de tiburones en Ecuador (Martínez y Galván 2007). A pesar de ser especies muy frecuentes en la pesquería ecuatoriana, poco se conoce acerca de su biología. Los tiburones zorro son especies que se distribuyen en aguas tropicales y subtropicales alrededor del mundo y se caracterizan por presentar el lóbulo superior de la aleta caudal tan largo como su cuerpo, el cual utilizan para aturdir y capturar a sus presas (Gruber & Compagno 1981, Nakano et al. 2003, Compagno 2005). *A. pelagicus* es una especie que se captura cerca de la plataforma continental desde la superficie hasta 152 m de profundidad (Compagno 2005, Liu et al. 2006); mientras que *A. superciliosus* es más común en zonas costeras; sin embargo se le ha capturado a profundidades mayores de 600 m (Weng & Block 2004, Compagno, 2005). Debido al poco conocimiento de la biología de las especies *Alopias pelagicus* y *A. superciliosus* a nivel mundial, es importante aportar elementos biológicos para recomendar medidas de manejo pesquero o de conservación para mantener los niveles poblacionales de estas especies de tiburón que están siendo explotadas a gran escala en Ecuador. Al respecto, el presente estudio incluye información relacionada con los hábitos alimenticios de las dos especies de tiburones zorros registrados en Ecuador, por sexo y estadio de madurez, determinando si se presenta competencia alimentaria entre estas dos especies simpátricas. Los resultados se comparan con la información obtenida en *A. superciliosus* en la misma zona para la época seca y de esta forma reconocer si se presenta flexibilidad o estabilidad en la dieta de este depredador

A nivel mundial se conocen pocos estudios enfocados a la alimentación de estas dos especies de tiburones, entre estos se encuentra el desarrollado por Cortés (1999), el cual determina un nivel trófico para *A. superciliosus* de 4.2, basado en el análisis de tres tiburones, siendo las categorías teleósteos y cefalópodos las que dominaron la dieta. Asimismo Moteki et al. (2001) analizaron 20 ejemplares de *A. pelagicus* de aguas japonesas, los cuales consumieron peces pelágicos de las familias Paralepididae, Phosichthyidae y Gempylidae. En Ecuador, Polo et al. (2007), hacen una descripción del alimento de *A. superciliosus* durante la época seca. Estos autores encontraron que este tiburón se alimentó principalmente de peces como: *Larimus argenteus* (Gill, 1983), *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848) y *Benthoosema panamense* (Tåning, 1932), así

como de calamares *Dosidicus gigas* (Orbigny 1835) y *Sthenoteuthis oualanieis* (Lesson, 1830), presentando una segregación alimentaria por estadio de madurez, siendo la zona costera su principal hábitat trófico. En esta misma área Rendón & Pacheco (2007) describieron la dieta de este depredadores (abarcando toda la temporada lluviosa y parte de la seca), encontrando que *A. pelagicus* presentó una dieta constituida principalmente por los calamares *D. gigas* y *S. oualaniensis* y el pez mesopelágico *B. panamense*; mientras que *A. superciliosus* mostró una mayor dominancia de teleósteos, encontrando entre las más representativas a la merluza *M. gayi*, peces de la familia Exocoetidae, el sciaenidae *L. argenteus* y el mictófido *B. panamense*.

Materiales y Métodos

Área de estudio. Las muestras fueron recolectadas mensualmente de enero a octubre de 2004 en Manta, Ecuador, que se localiza en la costa del Pacífico Oriental 00° 57' LS y 80° 42' LW (Fig. 1). La captura de los tiburones fue realizada por pescadores utilizando una red de enmalle de superficie, la cual tiene 173 m de largo y una altura de 8m, con luz de malla de 140 mm (5 a 7 paños) (Martínez 1999), la cual es mantenida en el agua de 8 a 10 horas. Las embarcaciones son de fibra de vidrio con motor fuera de borda (Villon & Beltran 1999, Aguilar et al. 2007). La pesca artesanal efectúa sus maniobras de pesca entre 25-30 millas y hasta 60-90 millas náuticas. Los *Alopias* son capturados cerca del talud continental hasta a 10 brazas de profundidad (Martínez 1999, Coayla & Rivera 2008).

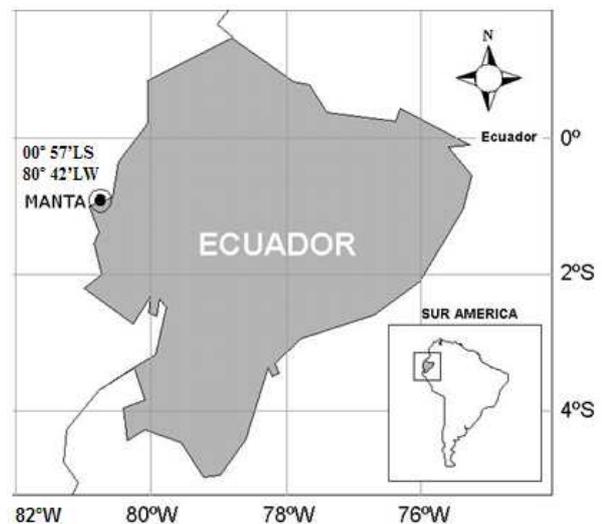


Figura 1. Ubicación de la zona de descarga de tiburones en Manta, Ecuador .

A cada tiburón se le tomó la longitud total, precaudal y se registró el sexo y estadio de madurez (maduro e inmaduro). Teniendo en cuenta la longitud de los gonopterios, grado de rotación, condición del rífidón y presencia de semen en los machos. Los machos maduros presentaron gonopterios totalmente calcificados con una rotación mayor a 360°, el rífidón abierto y presencia de semen. Para las hembras maduras se encontraron marcas de cópula en aletas y dorso, abertura vaginal mayor a 3 cm de diámetro y el peso del ovario mayor de 100 g (Polo et al. 2007, Castañeda & Sandoval 2004).

Los estómagos se mantuvieron congelados hasta su proceso en el laboratorio. Las presas se separaron por grupos mayores y se fijaron con formol al 10%. En el caso de los peces en estado de digestión avanzado, la determinación taxonómica se realizó con base en las características del esqueleto axial y los otolitos. Para el conteo de vértebras se utilizaron los trabajos de Clothier (1950) y Clothier & Baxter (1969), para otolitos el trabajo de García (2001); los peces en estado de digestión mínima se identificaron siguiendo a Fischer et al. (1995) y Chirichigno (1998); los crustáceos con las claves de Garth & Stephenson (1966) y los cefalópodos usando Clarke (1962, 1986) y Wolff (1982, 1984).

Para determinar si el número de estómagos fue representativo, se realizaron curvas acumulativas de diversidad de especies presa con el programa Estimate 8.0 (Jiménez-Valverde & Hortal 2003, Colwell 2006). En el análisis cuantitativo de los contenidos gástricos se utilizaron los métodos numérico (N), gravimétrico (expresado en gramos) y frecuencia de aparición (FA) propuesto por Hyslop (1980). El índice de importancia relativa (IIR) (Pinkas et al. 1971) se empleó para analizar las variaciones mensuales de la dieta por sexos y estadios de madurez. La amplitud de la dieta se determinó mediante el índice estandarizado de Levin (Krebs 1989) expresado por Labropoulou & Eleftheriou (1997) como:

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

Donde B_i = Amplitud de dieta del depredador, P_{ij} = proporción de la dieta del depredador i sobre la presa j , n = número de categorías de presas. Los valores de este índice fluctúan de 0 a 1, por debajo de 0,6 indican una dieta dominada por pocas presas, por lo tanto se trata de un depredador especialista y valores mayores a 0,6 indica que son depredadores generalistas (Krebs 1989, Labropoulou & Eleftheriou 1997). Se realizó un análisis de traslapo trófico por sexos y estadios de

madurez, con el fin de determinar si existían diferencias en el tipo de alimento, utilizando el índice de Morisita-Horn (Smith & Zaret 1982), utilizando la siguiente fórmula:

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

Donde $C\lambda$ es el índice de Morisita-Horn entre sexo o estadio de madurez x y entre sexo o estado de madurez y , P_{xi} es la proporción de presa i del total de presas consumidas por el sexo o estado de madurez x , P_{yi} es la proporción de presa i del total de presas consumidas por el sexo o estado de madurez y y n es el número total de presas. Este índice oscila entre 0 y 1, donde valores mayores a 0,6 indican un traslapo en la dieta (Langton 1982). Asimismo se utilizó la prueba estadística de ANOSIM (análisis de similitud de una vía) con el fin de determinar si la composición específica de las presas fue significativamente diferente entre sexo y estadio de madurez. ANOSIM es un procedimiento no paramétrico, análogo al análisis de varianza, que se basa en el re-muestreo multifactorial utilizando permutaciones (Clarke & Warwick 2001).

Para la comparación de las dietas en las dos épocas (seca y lluviosa) para *A. superciliosus* se tuvo en cuenta los datos obtenidos en el estudio de Polo et al. (2007) y fue evaluada mediante una tabla de contingencia teniendo en cuenta la abundancia de las presas más representativas en cada periodo. Para determinar el nivel trófico a partir de las presas encontradas en los estómagos analizados, se utilizó el método propuesto por Cortés (1999), el cual aporta información con respecto a la posición relativa de los organismos en la red trófica. Se utilizó la siguiente fórmula:

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

Donde: DC_{ij} referida como la composición de la dieta, es la proporción de presas (j) en la dieta del depredador (i). NT = nivel trófico de las presas (j). n = número de grupos en el sistema. El valor del nivel trófico (TL) de los peces se consultó en el programa Fishbase (Froese & Pauly, 2007) y en el estudio de Cortés (1999).

Resultados

Se analizó un total de 243 tiburones zorros, 103 *Alopias pelagicus* y 140 *A. superciliosus*. El número de estómagos analizados fue suficiente para describir gran parte la dieta para las dos especies,

representando el 93% de la dieta y un valor de la pendiente de 0,0003 para *A. pelagicus* y un 90% con un valor de la pendiente de 0,0001 para *A. superciliosus* (Fig. 2).

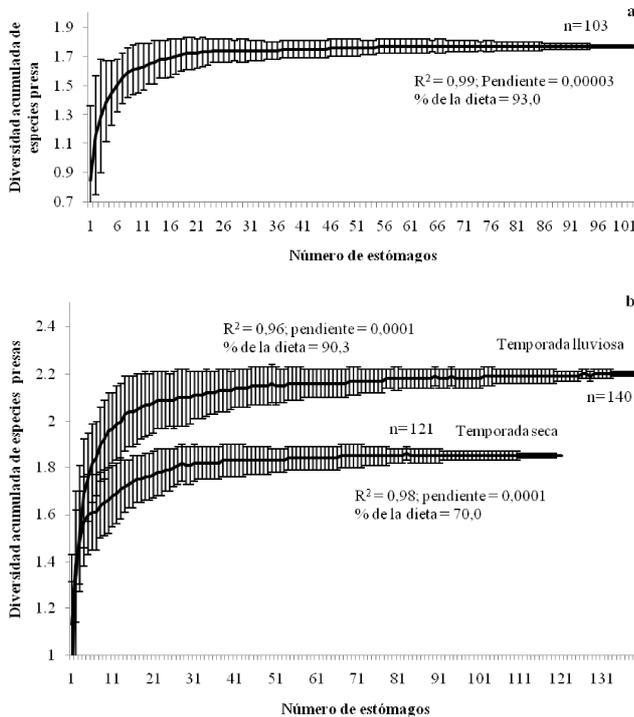


Figura 2. Curvas de diversidad acumulada de especies presa para los tiburones zorro (a) *A. pelagicus* y (b) *A. superciliosus* durante la temporada lluviosa y comparada con la temporada seca en Polo et al. (2007).

Dieta y hábitos tróficos

Alopias pelagicus. De 103 estómagos analizados, 94 presentaron contenido estomacal (91,3%) y 9 estuvieron vacíos (8,7%), de los cuales 42 fueron machos y 61 hembras. Se identificaron 20 especies presas, 11 fueron teleosteos y 9 cefalópodos (Tabla I). De acuerdo al IIR, las presas de mayor importancia fueron el calamar gigante *D. gigas*, registrando el 75,4%, seguido por el calamar *S. oualaniensis* con 12,4% y el pez linterna *B. panamense* con 9,2%. (Tabla I). Al analizar el tipo de alimento mensual consumido por *A. pelagicus*, se observó que esta especie se alimento de sus tres presas principales durante la época lluviosa encontrándose diferencias significativas ($X^2 = 169,7$, $df. = 6$, $\alpha < 0,05$) en la proporción de estas durante los 7 meses de muestreo, manteniéndose los dos calamares con las mayores abundancias (Fig. 3).

De los 61 estómagos de hembras 53 presentaron contenido estomacal, identificándose 17 presas. De acuerdo al IIR el calamar gigante *D. gigas* presentó 75,9%, el calamar *S. oualaniensis* con 14,3%, y el pez linterna *B. panamense* con 7,5%, apareciendo como única presa secundaria *M.*

gayi (0,9%). En los 42 estómagos de machos, solo uno no presentó contenido, se encontraron 12 especies presa, las principales fueron el calamar gigante *D. gigas* con el 71,4%, el pez linterna *B. panamense* con 13,3%, y *S. oualaniensis* con el 9,5%.

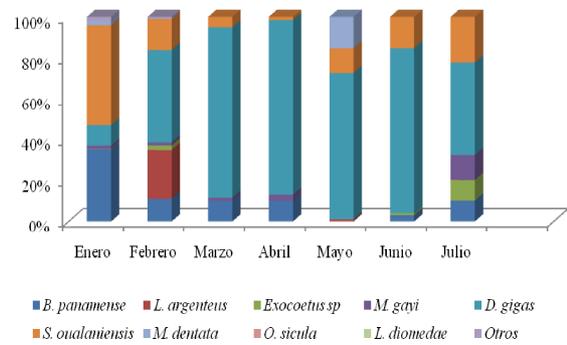


Figura 3. Índice de importancia relativa (IIR) de las presas principales del tiburón zorro pelágico *A. pelagicus* en Manta Ecuador durante la temporada lluviosa.

Al comparar la dieta entre organismos maduros e inmaduros, se encontró que las hembras maduras presentaron una dieta constituida por 16 presas en 43 estómagos con alimento, donde las presas más relevantes de acuerdo al IIR fueron el calamar gigante *D. gigas* (75,7%), el calamar *S. oualaniensis* (14,2%) y el pez linterna *B. panamense* (7,5%). En las hembras inmaduras se observó una dieta menos diversa conformada por seis componentes alimenticios en 10 estómagos, compartiendo las mismas presas principales que las hembras maduras: *D. gigas* (78,2%), *S. oualaniensis* (13,2 %) y *B. panamense* (7,1 %) (Fig. 4).

Los machos maduros de *A. pelagicus* mostraron un espectro conformado por nueve especies presa en 19 estómagos con alimento, donde la presa principal fue el calamar gigante *D. gigas* (97,4%); mientras que los tiburones inmaduros presentaron una dieta constituida por nueve especies en 22 estómagos con alimento. Las presas principales de los inmaduros fueron: *D. gigas* (54,7%) y el pez linterna *B. panamense* (30,5%) (Fig. 4).

De acuerdo al índice de amplitud trófica para *A. pelagicus*, se encontraron valores bajos (por debajo de 0,6), tanto a nivel general como por sexo y estadio de madurez (Tabla II), lo cual indica que esta especie de tiburón es especialista debido al mayor consumo de pocas presas como se observa en los valores porcentuales de *D. gigas*, *S. oualaniensis* y *B. panamense* tanto por sexo como por estadio de madurez.

Con respecto al índice de traslapo trófico

(Morisita-Horn), se registraron valores altos por sexo y estadio de madurez que oscilaron entre $C\lambda = 0,82$ a $0,96$, lo cual indica que consumen los mismos recursos alimenticios. Asimismo los análisis de similitud (ANOSIM) mostraron que no existieron diferencias alimenticias entre sexo y estadios de madurez ($R = -0,04$ a $0,12$) (Tabla II). Se calculo el nivel trófico promedio para *A. pelagicus*,

considerando las presas encontradas en los estómagos, obteniendo un valor de $3,9$ (Tabla III).

Alopias superciliosus. Se analizaron un total de 140 estómagos, de los cuales 121 presentaron contenido estomacal (86,4%) y 19 estuvieron vacíos (13,6%). Se identificaron 26 especies presa, divididas en 20 teleósteos, 5 cefalópodos y 1 crustáceo (Tabla IV).

Tabla I. Espectro trófico del tiburón zorro pelágico *Alopias pelagicus*, en Manta Ecuador; expresado en valores absolutos y porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA) e índice de importancia relativa (IIR).

Especies presa	N	%N	P (g)	% P	FA	%FA	IIR	% IIR	Hábitat
<i>Auxi thazard</i>	3	0,7	316,7	0,3	3,0	3,2	3,2	0,0	Costero- Oceánico
<i>Benthoosema panamense</i>	55	12,6	5,5	0,0	55,0	58,5	736,7	9,2	Mesopelágico
Familia Exocoetidae	4	0,9	21,9	0,0	2,0	2,1	2,0	0,0	Oceánico
<i>Exocoetus</i> sp.	29	6,6	139,3	0,1	10,0	10,6	72,1	0,9	Oceánico
<i>Genypterus chilensis</i>	1	0,2	7,7	0,0	1,0	1,1	0,3	0,0	Bentónico
Familia Hemirramphidae	1	0,2	10,4	0,0	1,0	1,1	0,3	0,0	Oceánico
<i>Larimus argenteus</i>	26	5,9	675,3	0,7	5,0	5,3	35,4	0,4	Costero
<i>Merluccius gayi</i>	19	4,3	289,7	0,3	16,0	17,0	79,1	1,0	Bentónico
Familia Ophichthidae	2	0,5	0,2	0,0	2,0	2,1	1,0	0,0	Bentónico
<i>Ophichthus</i> sp.	1	0,2	0,1	0,0	1,0	1,1	0,2	0,0	Bentónico
<i>Oxiporhamphus micropterus</i>	1	0,2	0,1	0,0	1,0	1,1	0,2	0,0	Oceánico
Restos de pez	*	*	1371,1	1,4	4,0	4,3	*	*	Oceánico
Subtotal	142	32,5	2838,0	2,9	101	107,4	930,5	11,6	
<i>Dosidicus gigas</i>	211	48,3	67778,7	69,9	48,0	51,1	6034,2	75,4	Oceánico
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	22	5,0	928,8	1,0	7,0	7,4	44,6	0,6	Batipelágico
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	48	11,0	22778,8	23,5	27,0	28,7	990,1	12,4	Oceánico
<i>Gonatus</i> sp.	3	0,7	15,0	0,0	1,0	1,1	0,7	0,0	Oceánico
<i>Loliolopsis diomedae</i>	3	0,7	170,0	0,2	1,0	1,1	0,9	0,0	Costero
<i>Octopodoteuthis sicula</i>	2	0,5	68,5	0,1	1,0	1,1	0,6	0,0	Costero
<i>Octopus</i> sp.	2	0,5	7,2	0,0	1,0	1,1	0,5	0,0	Bentónico
<i>Onychoteuthis banksii</i>	3	0,7	18,0	0,0	1,0	1,1	0,8	0,0	Oceánico
Restos de calamar	*	*	2322,4	2,4	29,0	30,9	*	*	
Subtotal	295	67,5	94146,4	97,1	117	124,5	7072,7	88,4	
Total	437	100	96984,4	100			8003,2	100	

Tabla II. Valores de amplitud trófica (Índice de Levin) y traslape trófico (Índice de Morisita Horn) por sexo y estadio de madurez de los tiburones zorro *Alopias pelagicus* y *Alopias superciliosus* en Manta, Ecuador durante la temporada lluviosa.

Tiburones		Índice estandarizado de Levin (Bi)	Índice Morisita- Horn	ANOSIM (número de in)
<i>Alopias pelagicus</i>	Hembras	0,30		
	Machos	0,21	0,96	R= -0,004, p= 0,6
	Hembras maduras	0,30		
	Hembras inmaduras	0,47	0,60	R= 0,124, p= 0,10
	Machos maduros	0,21		
	Machos inmaduros	0,49	0,67	R= 0,056, p = 0,20
<i>Alopias superciliosus</i>	Hembras	0,16		
	Machos	0,23	0,95	R= 0,009, p= 0,27
	Hembras maduras	0,17		
	Hembras inmaduras	0,40	0,96	R= -0,04, p= 0,27
	Machos maduros	0,21		
	Machos inmaduros	0,47	0,82	R= 0,03, p = 0,34

Según el IIR, las presas principales fueron el pez *M. gayi* con un porcentaje del 68,7% seguido por el pez *L. argenteus* (7,9%), el calamar gigante *D. gigas* (6,2%), el pez linterna *B. panamense* (4,5%), y el pez volador *Exocoetus* sp (4,2%) (Tabla IV).

Al analizar la composición mensual de presas de *A. superciliosus*, se encontró una afinidad por cinco componentes alimenticios: *M. gayi*, *L. argenteus*, *D. gigas*, *B. panamense* y *Exocoetus* sp. Sin embargo en el mes de enero hubo un mayor número de presas, siendo dominada por los teleósteos: *L. argenteus*, *M. gayi*, *Exocoetus* sp. y en menor cantidad por el cefalópodo *D. gigas* (Fig. 5).

Se analizaron 66 estómagos de hembras, 58 de ellos presentaron contenido estomacal, identificándose 21 componentes alimenticios, donde las presas principales fueron: *M. gayi* con 64,1%, *B. panamense* aportando un 7,2%, *D. gigas* con 6,15%, *S. oualiansis* con 5,4%, *Exocoetus* sp con 5,3% y *L. argenteus* con 4,7%. Asimismo se analizaron 74 estómagos de machos, donde 63 presentaron contenido estomacal y el mismo número de ítems tróficos que en las hembras, siendo las presas más importantes: *M. gayi* (70,7%), *L. argenteus* (11,2%), *D. gigas* (6,2%) y *Exocoetus* sp. (3,2%). Mediante una tabla de contingencia que incluye la abundancia numérica de las presas más relevantes comunes en los periodos de lluvia y seca, se evaluó si existía diferencias en la proporción de las presas, encontrado que si se encontró diferencias entre hembras ($X^2 = 136,4$, $d.f. = 6$, $\alpha < 0,05$) y machos ($X^2 = 95,5$, $d.f. = 4$, $\alpha < 0,05$).

Las hembras maduras de *A. superciliosus* presentaron una dieta conformada por 19 especies presa en 52 estómagos con alimento, donde las presas más importantes según el IIR fueron el pez *M. gayi* (67,0%), *B. panamense* (8,4%), *D. gigas* (7,1%), *L. argenteus* (4,6%) y *S. oualiansis* (14,2%) (Fig. 6). En las hembras inmaduras se encontró una dieta menos diversa constituida por 7 especies presa en 6 estómagos con alimento, donde las presas de mayor importancia fueron: *S. oualiansis* (44,3%), *Exocoetus* sp.(38,0%), *Loliolopsis diomedae* (Hoyle 1904) con 6,2% y *M. gayi* (5,3%) (Fig. 6).

Los machos maduros presentaron un espectro alimenticio conformado por 19 especies presa en 51 estómagos con alimento, siendo las presas principales *M. gayi* (70,7%), *L. argenteus* (14,6%) y *D. gigas* (8,6%) (Fig. 6); mientras que los machos inmaduros presentaron 9 especies presa en 12

estómagos con alimento, donde las presas más importantes fueron: *M. gayi* (49,5%), *Exocoetus* sp (21,1%) y *S. oualiansis* (10%) (Fig. 6). Las tablas de contingencia aplicadas entre cada estadio de madurez para los dos periodos arrojaron diferencias significativas entre las hembras maduras ($X^2 = 44,7$, $d.f. = 3$, $\alpha < 0,05$) y machos maduros ($X^2 = 68,7$, $d.f. = 3$, $\alpha < 0,05$), mientras que las hembras inmaduras no presentaron diferencias significativa ($X^2 = 4,9$, $d.f. = 2$, $\alpha > 0,08$). Para los machos inmaduros no se aplicó esta prueba debido a que no presentaron presas comunes.

El índice de amplitud trófica en el espectro trófico de *A. superciliosus* presentó valores bajos por sexo y estadio de madurez ($C\lambda = 0,16$ a $0,47$), lo cual indica que este tiburón es un depredador especialista al consumir principalmente a la merluza *M. gayi*

Tabla III. Niveles tróficos de los tiburones zorro *A. pelagicus* y *A. superciliosus* por sexo y estadio de madurez, determinado a partir de los análisis de contenido estomacal para el área de Manta, Ecuador, durante la temporada lluviosa

Especies	Grupo	TL
<i>A. pelagicus</i>	Promedio	3,9
	Hembras	3,9
	Machos	3,8
	Maduros	4,0
	Inmaduros	3,8
	Promedio	3,7
<i>A. superciliosus</i>	Hembras	3,4
	Machos	3,7
	Maduros	3,8
	Inmaduros	3,8

Al aplicar el índice de traslapo trófico (Morisita- Horn) se registraron valores altos por sexo y estadios de madurez, oscilando entre $C\lambda = 0,60$ a $0,96$, indicando que se alimentan de recursos alimenticios similares. Sin embargo, los valores por estadios de madurez son menores a los encontrados en la misma categoría en *A. pelagicus*, de igual forma los análisis de similitud (ANOSIM) corroboraron lo anteriormente encontrado al no observarse diferencias significativas entre sexo y estadios de madurez ($R = -0,04$ a $0,009$) (Tabla II). La determinación del nivel trófico promedio calculado en *A. superciliosus* fue de 3,7 (Tabla III).

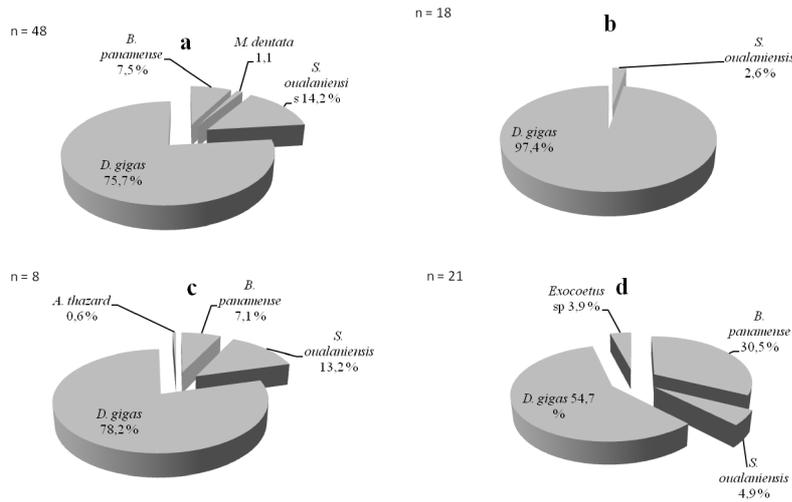


Figura 4. Índice de importancia relativa (IIR) de las presas principales de las (a) hembras maduras, (b) machos maduros, (c) hembras inmaduras y (d) machos inmaduros del tiburón zorro *Alopias pelagicus* en Manta, Ecuador durante la temporada lluviosa.

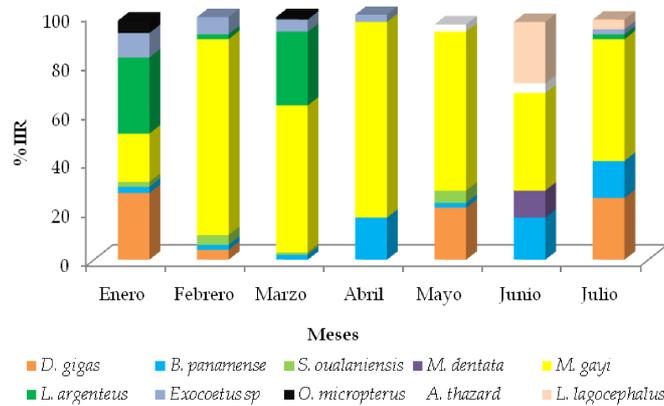


Figura 5. Índice de importancia relativa (IIR) de las presas principales del tiburón zorro *Alopias superciliosus* en Manta, Ecuador durante la temporada lluviosa

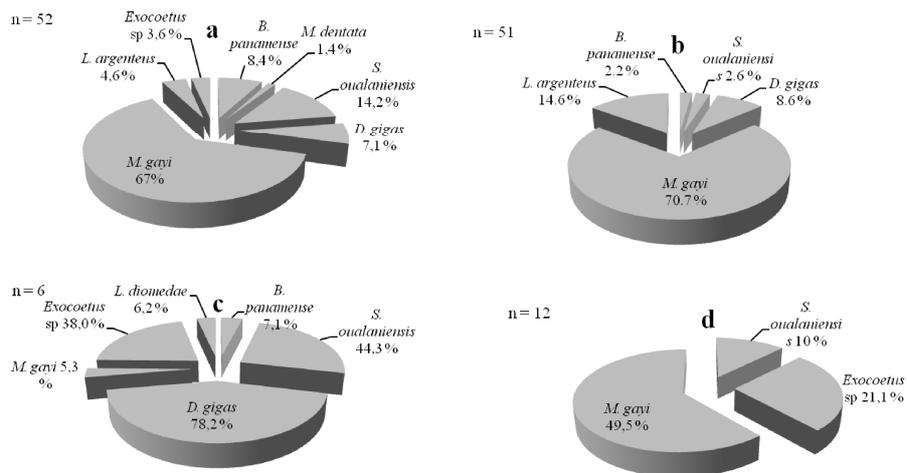


Figura 6. Índice de importancia relativa (IIR) de las presas principales de las (a) hembras maduras, (b) machos maduros, (c) hembras inmaduras y (d) machos inmaduros del tiburón zorro *Alopias superciliosus* en Manta, Ecuador durante la temporada lluviosa.

Tabla IV. Dieta de los tiburones zorro *Alopias superciliosus*, en Manta Ecuador, durante la temporada lluviosa y seca; expresado en valores porcentuales de los métodos numérico (N), gravimétrico (P), frecuencia de aparición (FA), índice de importancia relativa y características de hábitat de las presas. Morftipos 2 y 3 pertenecen a la familia Ophichthidae

Especies presa	<i>Alopias superciliosus</i> (temporada lluviosa)				<i>Alopias superciliosus</i> (temporada seca) (Polo et al 2007)				Hábitat
	121 estómagos con alimento				107 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>Sardinop sagax</i>	0,2	0,1	0,8	0,0	9,2	2,6	7,3	3,0	Costero
<i>Larimus argenteus</i>	13,2	4,4	19,0	7,9	31,0	15,0	39,0	58,4	Costero
<i>Brotula clarkae</i>	2,0	0,1	1,1	<0,1					Bentónico
<i>Exocoetus</i> sp	8,4	0,9	19,0	4,2					Oceánico
<i>Oxyporhamphus micropterus</i>	4,6	0,5	2,5	0,3					Oceánico
<i>Coryphaena hippurus</i>	0,2	1,3	0,8	<0,1	0,2	0,1	1,0	<0,1	Oceánico
<i>Hemanthias signifer</i>					0,1	0,6	1,0	<0,1	Bentónico
<i>Auxis thazard</i>	2,0	2,4	8,3	0,9	1,6	3,2	14,0	2,5	Costero- Oceánico
<i>Bentosema panamense</i>	7,6	0,1	24,8	4,5	38,0	0,3	6,3	9,3	Mesopelágico
<i>Fodiatur acutus</i>	0,2	<0,1	0,8	<0,1					Costero
Familia Lutjanidae					0,1	<0,1	1,0	<0,1	Costero
<i>Ophichthus</i> sp					0,1	0,1	1,0	<0,1	Bentónico
Morfotipo 2					0,1	<0,1	1,0	<0,1	Bentónico
Morfotipo 3					0,4	0,1	2,1	<0,1	Bentónico
<i>Merluccis gayi</i>	33,1	10,1	67,8	68,7	9,2	5,3	28,0	13,0	Bentónico
<i>Lagocephalus lagocephalus</i>	1,6	2,2	4,1	0,4	0,2	0,4	2,1	<0,1	Oceánico
<i>Paralichthys</i> sp.	0,2	<0,1	0,8	<0,1					

Tabla IV (Cont.).

Especies presa	<i>Alopias superciliosus</i> (temporada lluviosa)				<i>Alopias superciliosus</i> (temporada seca)				Hábitat
	121 estómagos con alimento				107 estómagos con alimento				
	%N	% Peso	%FA	% IIR	%N	% Peso	%FA	% IIR	
<i>Remora remora</i>					0,1	<0,1	1,0	<0,1	Oceánico
<i>Umbrina bussingi</i>	1,0	0,1	3,3	0,1					Costero
<i>Fistularia corneta</i>	0,4	0,6	1,7	<0,1	0,1	0,1	1,0	<0,1	Costero
<i>Katsuwonus pelamis</i>	0,4	0,9	1,7	<0,1	0,1	<0,1	1,0	<0,1	Oceánico
Familia Hemiramphidae	1,4	<0,1	3,3	0,1					Costero
Familia Ophichthidae	0,2	<0,1	0,8	<0,1					Bentónico
Familia Exocoetidae	14,0	1,2	9,1	3,3	0,1	<0,1	1,0	<0,1	Oceánico
Familia Trachipteridae					0,1	<0,1	1,0	<0,1	Mesopelágico
Familia Scorpaenidae					0,1	<0,1	1,0	<0,1	Bentónico
<i>Ablennes hians</i>	0,2	0,7	0,8	<0,1	0,6	1,0	1,0	0,1	Oceánico
<i>Pontinus sierra</i>	1,4	0,1	5,0	0,2					Bentónico
<i>Dosidicus gigas</i>	4,0	31,5	7,4	6,2	2,4	44,0	12,0	11,0	Oceánico
<i>Sthenoteuthis oulaniensis</i>	2,0	17,3	5,0	2,2	0,5	23,0	2,1	1,0	Oceánico
<i>Abraliopsis affinis</i>					2,5	<0,1	4,2	0,4	Oceánico
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>					2,0	14,6	15,0	1,1	Oceánico
<i>Loliolopsis diomedae</i>	0,2	0,1	0,8	<0,1					Costero
<i>Octopodoteuthis sicula</i>					0,2	<0,1	1,0	<0,1	Oceánico
<i>Histioteuthis</i> sp	0,2	0,1	0,8	<0,1	0,1	<0,1	1,0	<0,1	Oceánico
<i>Mastigoteuthis dentata</i>	2,6	2,4	8,3	1,0	0,4	<0,1	1,0	<0,1	Batipelágico
<i>Xiphopenaeus riveti</i>	0,4	<0,1	0,8	<0,1					Bentónico
<i>Solenocera agassizi</i>					0,1	<0,1	1,0	<0,1	Bentónico

Discusión

Análisis del número de muestras.

Al analizar las curvas acumulativas de diversidad de presas de las dos especies de tiburón zorro, se observó que el número de estómagos analizados fue suficiente para representar la dieta de ambos tiburones. En *A. pelagicus* la curva alcanza la asíntota alrededor de los 94 estómagos; mientras que en *A. superciliosus* la estabilización de la curva se alcanzó alrededor de los 129 estómagos. Sin embargo al comparar la información de la dieta de *A. superciliosus* de la época seca (Polo *et al.* 2007), se puede observar que el valor máximo de diversidad alcanzado fue menor (1,85) comparado con el obtenido en el presente estudio (2.2) (Fig. 2), lo cual este posiblemente influenciado por el mayor número de estómagos colectados durante el periodo de lluvias (140); en comparación a la temporada seca (121) (Polo *et al.* 2007). Sin embargo se observaron las mismas presas dominantes en ambos periodos de estudio, en la cual sobresale la merluza *M. gayi* y el pez sciaenido *L. argenteus*. Los dos depredadores en términos globales mostraron una dieta bastante diversa, compartiendo cierto tipo de presas que alternaron su importancia teniendo en cuenta las características del hábitat que presenta cada tiburón.

Análisis de los componentes tróficos

Alopias pelagicus. Este depredador mostró una dieta dominada por presas de hábitos oceánicos, principalmente los calamares *D. gigas* y *S. oualaniensis*, las cuales son especies pertenecientes a la familia Ommastrephidae, caracterizada por tener una amplia distribución en todo el Pacífico Oriental, distribuyéndose aproximadamente entre 40° N y 45° S (Nigmatulin *et al.* 2001). *D. gigas* se desplaza en grandes grupos y viven en aguas oceánicas profundas, se acercan a la costa cuando realizan migraciones verticales con fines alimenticios o reproductivos, lo cual depende del estado de madurez de los organismos, así como de la hora del día. Los juveniles realizan migraciones hacia la superficie durante la noche para alimentarse; mientras que los adultos migran, pero se mantienen entre 10 y 35 m durante la noche. Tanto los juveniles como los adultos de *D. gigas* migran hacia las profundidades (>700 m), cuando esta amaneciendo, haciéndose menos vulnerables a los depredadores (Markaida & Sosa 2003). Por ello la presencia de estas presas en la dieta de *A. pelagicus* puede ser debido a que se encuentran dentro del área de distribución de los calamares. Además existe evidencia en otras áreas geográficas y para otras especies de tiburones, que los calamares juveniles pueden constituir gran parte de su dieta (Aguilar-

Castro & Galván-Magaña 2003).

La tercer presa principal dentro de la dieta de *A. pelagicus* fue el pez linterna *B. panamense* de la familia Myctophidae, la cual se caracteriza por encontrarse entre los 300 y 1500 m de profundidad durante el día; son mesopelágicos activos que son comunes en la superficie durante la noche, siendo este patrón reportado para otras especies en diferentes regiones (Armstrong & Prosch 1991, Compagno 2005, Cornejo & Koppelman 2006). Además existen evidencias de una alta dominancia de esta familia de peces mesopelágicos en aguas del Pacífico oriental tropical cercanas a Perú y Chile, debido a la elevada disponibilidad de alimento (zooplancton) (Ayón & Giron 1997, Brodeur & Yamamura 2005). Cabe resaltar que los mictófidios (principalmente *Benthoosema panamense*) son las presas principales del calamar gigante *D. gigas* en el Golfo de California, México. Asimismo en aguas peruanas *D. gigas* se alimenta de peces mesopelágicos (Carvajal 2009), lo cual puede ser debido a que esta especie de cefalópodo prefiere presas que formen grandes cardúmenes, característica típica de estos peces (Shchetinnikov 1989, Nigmatilum *et al.* 2001; Markaida & Sosa, 2003), permitiendo explicar la mayor presencia de esta presa en la dieta del tiburón *A. pelagicus* al compartir el mismo hábitat en aguas oceánicas. Es importante resaltar la información de la dieta de *A. pelagicus*, del presente estudio, debido a que no se conoce información trófica de esta especie en las zonas en las cuales se distribuye (Smith *et al.* 2008).

Alopias superciliosus. Este tiburón presentó una dieta constituida principalmente por especies bentónicas, costeras y algunas oceánicas, lo cual permite inferir que este depredador tiende a migrar entre las zonas costeras y oceánicas en busca de alimento. La merluza *M. gayi* ocupó el primer lugar en la dieta de *A. superciliosus*. La merluza es un pez demersal que se encuentra entre la zona somera de la plataforma continental (80 m) hasta las región superior del talud (500 m. de profundidad) y se alimenta de invertebrados (Cohen 1990). Esta especie se caracteriza por realizar migraciones verticales para consumir especies pelágicas durante la noche, principalmente peces, calamares y eufausidos (Nakamura *et al.* 1986, Arancibia 1987, Stobberup 1992, Castillo *et al.* 1996).

La presencia importante de la merluza *M. gayi* en la dieta de *A. superciliosus*, permite deducir que este tiburón tiende a realizar migraciones cerca del bentos en busca de las merluzas, ya que es un tiburón de gran capacidad para hacer buceos y se han registrado sus movimientos verticales con marcas satelitales, en los cuales permanece durante

el día entre 400 y 500 m; mientras que en la noche se encuentra entre 10 y 50 m en aguas cercanas a Hawaii. Asimismo en el Golfo de México presentó un comportamiento muy similar, pero la profundidad en la que se encontró durante la noche fue de 10 a 100 m; mientras que en el día se mantenía entre 300 y 500 m (Weng & Block 2004).

La segunda presa principal dentro de la dieta de este depredador fue el pez *L. argenteus*, especie que se caracteriza por encontrarse en fondos por encima de los 100 m y habita sustratos blandos de la plataforma continental en regiones tropicales y subtropicales (Chirichigno 1998). Esta presa también fue registrada por Polo et al (2007) en *A. superciliosus* durante la época de secas. Las otras especies menos importantes de *A. superciliosus* fueron: *D. gigas*, el mictófidio *B. panamense* y el pez volador *Exocoetus* sp, lo que podría indicar que este tiburón permaneció más tiempo en la zona costera alimentándose de presas bentónicas como la merluza. Esto se corrobora con lo encontrado por Polo et al. (2007), aunque el porcentaje de *L. argenteus* fue mayor al encontrado en el presente estudio, debido probablemente a la mayor abundancia de esta presa durante los primeros meses de la temporada seca (Polo et al. 2007).

Análisis trófico mensual. Se observó que *A. pelagicus* mantuvo su afinidad por las tres presas principales *D. gigas*, *S. oualaniensis* y *B. panamense*, lo cual indica una preferencia por estas presas durante el tiempo del estudio (época lluviosa). La presa más importante para este tiburón *D. gigas*, es un cefalópodo que se captura comercialmente durante todo el año en aguas al norte de Perú, donde las capturas promedio mensual en 2009 son de 16 000 toneladas y una captura total en 2008 de 301 mil toneladas (Carvajal 2009), por ello podría ser la presa más importante para *A. pelagicus* en aguas oceánicas, No se conoce la abundancia de *S. oualaniensis* y *B. panamense* debido a que no son especies comerciales; sin embargo se conoce una gran abundancia de peces mesopelágicos en la zona de Perú y Chile (Ayón & Giron 1997, Brodeur & Yamamura 2005

Para *A. superciliosus* se observaron fluctuaciones mensuales en la dieta, lo cual coincide en las capturas mensuales de esta especie a nivel comercial, donde es menor la captura en los meses de enero a marzo, e incrementándose de abril a mayo (Caccha, 2009). Esta abundancia de merluza registrada en las capturas indica que puede soportar el consumo mensual de sus depredadores en estas áreas geográficas. La merluza (*M. gayi*) es una especie comercial de gran demanda en el norte de aguas peruanas y se capturan en promedio mensual 3

mil toneladas con un límite de cuota de 45000 toneladas anuales (Caccha, 2009). Esta especie es la de mayor captura en aguas peruanas, lo que podría indicar capturas similares en aguas ecuatorianas. En los meses de enero a marzo *A. superciliosus* se alimenta en la zona costera, corroborado por la alta abundancia de *M. gayi* y *L. argenteus* en su dieta, mientras que de abril a septiembre este tiburón prefirió alternar sus zonas de alimentación entre la zona costera y oceánica confirmado por el incremento de *D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*. En sus estómagos.

Análisis trófico por sexos y estadios de madurez. Se observó que tanto hembras como machos de ambas especies mantienen preferencia por las mismas especies presas importantes; sin embargo las hembras presentaron un mayor número de componentes tróficos. En *A. pelagicus* las hembras presentaron una dieta más variada (17 presas) en comparación a los machos (12). En *A. superciliosus* las hembras presentaron 22 presas en comparación con los machos (13 presas), lo cual indica que las hembras tienen requerimientos energéticos diferentes a los machos. Este patrón también ha sido observado en otras especies de tiburones como *Carcharhinus plumbeus*, *C. falciformis* y *Mustelus schmitti* (Van der Molen & Caille 2001, McElroy et al. 2006). Al comparar estos resultados con los obtenidos por Polo et al. (2007) se encontró que registraron las mismas presas principales en ambos sexos de esta especie de tiburón; sin embargo las hembras mantienen el mismo comportamiento durante todo el año alimentándose en la zona costera y oceánica, mientras que los machos consumieron *L. argenteus* y *M. gayi*, lo cual indica una mayor afinidad de alimentarse en aguas costeras. De igual forma las diferencias estadísticas arrojadas por las tablas de contingencia entre las presas comunes consumidas por este depredador en ambos periodos corrobora lo anteriormente descrito, siendo notorio que durante la temporada seca se presentó un mayor consumo de *L. argenteus* y *B. panamense*, (Polo et al. (2007), mientras que durante la temporada lluviosa la presa de mayor consumo fue *M. gayi*.

Con respecto al estadio de madurez, se observó que los tiburones adultos de ambas especies presentaron una dieta con un mayor número de presas en comparación a los individuos inmaduros. En *A. pelagicus*, las presas principales provienen de hábitat oceánico (Matallanas 1982, Stillwell & Kohler 1982, Lyle 1983, Watson 1996, Nigmatilum et al. 2001, Markaida & Sosa, 2003, Cornejo & Koppelman, 2006) corroborando la constancia de este depredador de alimentarse en esta zona. En *A.*

superciliosus las hembras y los machos maduros consumieron más presas de áreas costeras (*M. gayi* y *L. argenteus*) y oceánicas (*D. gigas*, *B. panamense* y *S. oualaniensis*), mientras que las hembras inmaduras presentaron un mayor consumo de presas oceánicas, corroborado por la alta importancia del calamar *S. oualaniensis* y el pez volador *Exocoetus* sp. Los machos inmaduros presentaron preferencia por presas más costeras-bentónicas como el pez *M. gayi* el cual ocupó el 50% de su dieta. En muchas especies de tiburones los cambios ontogénicos han sido reportados cuando se comparan entre estadios de madurez e intervalos de talla (Cortés & Gruber 1990, Wetherbee & Cortés 2004). El aumento de la talla y el desarrollo gonadal de los depredadores promueven cambios en su dieta, debido al incremento de patrones de movimiento, velocidad de nado, crecimiento de dientes, requerimientos energéticos y selección de hábitat (Wetherbee et al. 1990, Cortés & Gruber 1990, Lowe et al. 1996, Simpfendorfer et al. 2001, Alonso et al. 2002, Wetherbee & Cortés, 2004). Los tiburones maduros presentaron una dieta constituida por peces y calamares, los cuales equilibran sus requerimientos calóricos, considerando que los cefalópodos presentan bajo contenido de energía; mientras que los peces almacenan más lípidos en sus vísceras y músculo aportando mayores densidades energéticas a los depredadores (Grove et al. 1978, Olson & Galván, 2002).

Análisis de los índices ecológicos

Amplitud trófica. Los valores del índice de amplitud trófica para *A. pelagicus* y *A. superciliosus* fueron bajos por sexo y estadios de madurez permitiendo catalogar a estos depredadores como especialistas durante la época lluviosa, debido al mayor consumo de pocas presas que ocupan los mayores porcentajes de su espectro trófico. Al comparar nuestros resultados en *A. superciliosus* con los reportados por Polo et al. (2007), durante la temporada seca encontraron resultados similares, con valores bajos ($Bi = 0,06$ a $0,49$) por sexo y estadio de madurez, lo que permite inferir que esta especie de tiburón mantiene una selectividad de presas en cada época, influenciada por la disponibilidad de dichas presas.

Traslape trófico. El índice de traslape y el análisis de similitud confirmaron que estos depredadores no presentaron segregación alimenticia por sexo ni estadios de madurez en cada una de las especies; sin embargo al comparar entre las dos especies de tiburones zorros, se encuentra que no hay traslape ($C\lambda = 0,3$), debido principalmente a que consumen a sus presas en hábitats diferentes, lo cual

indicaría que no hay una competencia por los recursos tróficos de ambos depredadores. *A. pelagicus* consume a sus presas en zonas oceánicas (epipelágicas) y probablemente lo hace durante la noche cuando los calamares y peces mesopelágicos realizan su migración vertical hacia la superficie; en cambio *A. superciliosus* tiende a bajar hacia aguas profundas (200-400 m) para consumir a la merluza.

Es probable que *A. pelagicus* no resista cambios en la temperatura del agua debido a su menor tamaño (2 m LT en promedio), comparado con las otras dos especies que son de mayor tamaño (hasta 4 metros). Estos cambios en la temperatura del agua los pueden soportar debido a un órgano termorregulador que permite que puedan bucear en aguas profundas (Carey et al., 1985, Goldman, 2005). Weng y Block (2004), descubrieron un órgano termorregulador cerca del ojo de *A. superciliosus*, lo cual sugiere que mantienen un calor metabólico en el ojo y el cerebro para soportar cambios en la temperatura del agua durante las migraciones verticales hacia aguas profundas en búsqueda de presas bentónicas o mesopelágicas.

Nivel trófico. El nivel trófico para las dos especies de tiburones permite ubicarlos en la red trófica como carnívoros secundarios-terciario para esta zona del Pacífico ecuatorial, siendo notorio que presentan posiciones tróficas muy cercanas, aunque el nivel trófico de *A. pelagicus* (NT = 3,9) fue mayor que el de *A. superciliosus* (NT = 3,7), tal vez influenciado por el mayor consumo de calamares y otras especies de alto nivel trófico. Asimismo es evidente que las dos especies tiburones presentan una dieta mixta constituida por cefalópodos y teleósteos de niveles tróficos altos e intermedios (3,2 y 3,24 NT, Cortés 1999). *A. pelagicus* presentó una mayor afinidad por los cefalópodos; mientras que *A. superciliosus* consumió principalmente peces como *M. gayi*, *L. argenteus* y *Exocoetus* sp. Es probable que los menores valores (NT = 3,7) encontrados en *A. superciliosus* están influenciados por la presencia del pez volador del género *Exocoetus* sp ya que esta especie se alimenta de peces planctónicos (Watson 1996), los cuales son catalogados como consumidores de segundo orden, conduciendo en la disminución del nivel trófico de *A. superciliosus*.

Cortés (1999), reportó un nivel trófico de 4,2 para *A. superciliosus* en California, siendo un valor mayor al reportado en el presente estudio debido probablemente a la dieta mixta (cefalópodos y teleósteos) que consumió este tiburón en esa zona donde la trama trófica podría tener presas de mayor nivel trófico que las encontradas en el Pacífico ecuatorial, permitiendo deducir que esta dieta mixta encontrada para esta especie se mantiene en

diferentes áreas geográficas.

A. superciliosus presentó una dieta más diversa que *A. pelagicus*, permitiendo deducir que a pesar de ser especies simpátricas que comparten varias especies presa tienen afinidades o preferencias alimentarias diferentes, las cuales pueden variar estacionalmente como fue el caso de *A. superciliosus* en la época seca, el cual se alimentó en mayor proporción del pez costero *L. argenteus* (Polo et al. 2007); mientras que en la temporada lluviosa incrementó el consumo de la merluza *M. gayi*. Asimismo, se podría afirmar que estas dos especies presa (*L. argenteus* y *M. gayi*) son preferidas por este depredador en esta área del Pacífico ecuatoriano; sin embargo cuando la disponibilidad de presas cambia debido a las condiciones oceanográficas tienden a remplazar el consumo de las presas.

Agradecimientos

A la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) por facilitar sus instalaciones para el almacenamiento de las muestras en Manta, Ecuador, al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por el suministro de los materiales. A Jimmy Martínez por su cooperación durante la fase de campo, a la Universidad Eloy Alfaro de Manabí (Ecuador), por permitir el procesamiento del material en sus laboratorios y a los pescadores que nos permitieron obtener todo el material biológico para la realización de esta investigación. FGM agradece al Instituto Politécnico Nacional (COFFA, EDI) por su apoyo.

Referencias

- Aguilar-Castro NA. & Galván-Magaña F. 2003. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith 1834) en el Golfo de California. **Resúmenes. Primer Foro de Intercambio Científico sobre Tiburones y Rayas: Biología, Ecología y Pesquerías**. Guaymas (Sonora, México).
- Aguilar, F., Revelo, W., Coello, D., Cajas, J., Ruiz, W., Díaz, M. & Moreno, J. 2007. Desembarques artesanales de tiburones y rayas en los principales puertos pesqueros del Ecuador durante 2006. **Instituto Nacional de Pesca**. 19 p
- Alonso, MK., Crespo, EA., García, NA., Pedraza, SN., Mariotti, PA. & Mora, NJ. 2002. Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. **Environmental Biology of Fishes**, 63:193–202.
- Arancibia H. 1987. On the application of multivariate analysis in the determination of 'ontogenetic trophic units' in Chilean hake, *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848). **International Council For The Exploration of Sea Community meeting**. (Demersal Fish Community) 67 p.
- Armstrong, MJ. & Prosch, RM. 1991. Abundance and distribution of the mesopelagic fish *Maurollicus muelleri* in the southern Benguela system. **South African Journal of Marine Science**, 10:13–28
- Ayón, P. & Girón, M. 1997. Composición y distribución del zooplankton e ictioplankton frente a la costa Peruana durante febrero a abril 1997. **Instituto del Mar de Perú**, 127:49–55.
- Brodeur, R. & Yamamura, O. 2005. Micronekton of North Pacific. **PICES report** 30. 111p
- Caccha, A.L.A. 2009. Resumen mensual de la pesquería del recurso merluza. Instituto del mar del Perú. Sede regional de Piura. 5 p http://www.imarpe.gob.pe/paita/reportes/Merluza/mayo_2009.pdf
- Carey, F. G., Casey, J. G., Pratt Jr., H. L., Urquhart, D. & McCosker, J. E. 1985. Temperature, heat production, and heat exchange in lamnid sharks. **Memoirs of the Southern California Academy of Sciences**, 9: 92–108.
- Carvajal, W.V. 2009. Bioecología y pesquería del recurso pota *Dosidicus gigas* en la costa norte de Perú. Foro FIUPAP. 7-8 de agosto de 2009. Situación de la pesca artesanal en las regiones de Piura-Tumbes. Sede regional de Piura. Instituto del mar del Perú. 20 p. http://www.imarpe.gob.pe/paita/conferencias/pota_paita09.pdf
- Castañeda, D & Sandoval, A. 2007. Hábitos alimenticios de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834), y *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en el Pacífico Ecuatorial. En **Martínez-Ortiz J & F Galván-Magaña (eds)** 2007.
- Castillo, R. Blaskovic., Fernández, V.F., & Alamo, A. 1996. Características biológicas de la merluza y otras especies demersales en otoño de 1995. **Instituto del Mar del Perú**, 117: 99-107.
- Chirichigno, N. 1998. Clave para identificar los peces marinos del Perú. Publicación especial. Callao, Perú. **Instituto del Mar del Perú**. 480 p.
- Clarke, M. 1962. The identification of cephalopod

- beaks and their relationship between beak size and total body weight. **Bulletin British Museum Natural History**, 8(10):422-480.
- Clarke, M. 1986. **A handbook for the identification of cephalopod beaks**. Oxford University Press, Oxford. 273 p.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. N. 2001. **Primer v6: User manual/tutorial**. Primer-E Ltd, Plymouth Marine Laboratory. 91 p.
- Clothier, C. 1950. A key to some Southern California fishes based on vertebral characters. Department of Natural Resources. Division of Fish and Game. **Fishery Bulletin**, 79. 83 p.
- Clothier, C & J. Baxter. 1969. Vertebral characters of some Californian fishes with notes on other Eastern Pacific species. **Department of Fish and Game. Marine Resources Operations**. State of California. 32 p.
- Coayla, R. B. & Rivera, P. 2008. Estudio sobre la seguridad en el mar para la pesca artesanal y en pequeña escala. América latina y el Caribe. **FAO, Circular de Pesca No 1024/2**. 58p
- Cohen, D.M., T. Inada, T. Iwamoto & N. Scialabba 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. **FAO Fish. Synopsis**. 10 (125). 442 p.
- Colwell, R. 2006. **Statistical Estimation of species Richness and share species from samples**, University of Connecticut, USA. URL. purl.oclc.org/estimates.
- Compagno, L., Dando, M. & Fowler, S. 2005. **A field guide to the sharks of the world**, Harper Collins Publishers Ltd., London. 200 p
- Cornejo, R. & Koppelman, R. 2006. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* Garman 1899 (Phosichthyidae: Pisces) in the Humboldt Current Region off Peru. **Marine Biology**, 149: 1519–1537.
- Cortés, E. & Gruber, S. H. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). **Copeia**, 1990 (1): 522-560
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. **ICES Journal of Marine Science**, 56: 707–717.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. & Niem, V.H. 1995. **Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro Oriental**. Vol II. Vertebrados parte 1 y 2: 647- 1813.
- Froese, R. & Pauly, D. 2007 (Eds.). **FishBase** - World Wide Web electronic publication, accessible at <http://www.fishbase.org>. (Accessed 08/15/2008).
- García, I. 2001. Patrones morfológicos del otolito *Sagitta* de algunos peces óseos del mar peruano. **Instituto del Mar del Perú**, 20(1-2):4-83.
- Garth, J. & Stephenson, W. 1966. *Brachyura* of the Pacific coast America. Brachyrhyncha: Portunidae. **Marine Biology Monography**, 1: 154 p.
- Goldman, K. J. 2005. Thresher shark, *Alopias vulpinus*. In: **Sharks, Rays, and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes** (eds. S. L. Fowler et al.). IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, pp. 250–252.
- Grove, D. J., Loizides, L. G. & Nott, J. 1978. Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. **Journal Fish of Biology**, 12:507– 516.
- Gruber, S.H. & Compagno, L.J.V. 1981. Taxonomic status and biology of the bigeye thresher, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839). **Fishery Bulletin**, 79, 617–640.
- Hyslop, E. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology**, 17: 411-429.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. **Revista Ibérica de Aracnología**, 8: 151-161.
- Krebs, C. 1989. **Ecological methodology**. Harper & Row, Nueva York, 550 p.
- Labropoulou, M. & Eleftheriou, A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. **Journal of Fish Biology**, 50: 324-340.
- Langton, R. 1982. Diet overlap between the Atlantic cod *Gadus morhua*, silver hake *Merluccius bilinearis* and fifteen other Northwest Atlantic finfish. **Fishery Bulletin**, 80: 745-759.
- Liu, K., Changa, Y., Ni, I. & Jin C. 2006. Spawning per recruit analysis of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus*, in the eastern Taiwan waters. **Fisheries Research**, 82: 56–64
- Lowe, G., Wetherbee, G., Crow, A. & Tester, A. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* in Hawaiian waters. **Environmental Biology of Fishes**, 47: 203-211.

- Lyle, J. M. 1983. Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.), in Isle of Man waters. **Journal of Fish Biology**, 23: 725–737
- Markaida, U. & Sosa, O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. **Journal Marine Biological Association United Kingdom**, 83: 4162.1-4162.16.
- Martínez, J. 1999. Casos de estudio sobre el manejo de las pesquerías de tiburones en el Ecuador. Pages: 682-727. En: Shotton R. (Ed.). Case studies of the management of elasmobranch fisheries. **FAO Fisheries Technical papers**, 378 (Part 2). Rome.
- Martínez-Ortiz, J & Galván-Magaña, F. (eds.) 2007. **Tiburones en el Ecuador. Caso de estudios/Shark in Ecuador: Case studies**. EPESPO. PMRC. Manta, Ecuador. 98 p.
- Matallanas, J. 1982. Feeding habits of *Scymnorhinus licha* in Catalan waters. **Journal of Fish Biology**, 20: 155–163.
- McElroy, W.D., Wetherbee, B.M., Mostello, C.S., Lowe, C.G., Crow, G.L. & R.C. Wass. 2006. Food habits and ontogenetic changes in the diet of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) in Hawaii. **Environmental Biology of Fishes**, 76: 81-92
- Moteki, M., Arai, M., Tsuchiya, K. & Okamoto, H. 2001. Composition of piscine prey in the diet of large pelagic fish in the eastern tropical Pacific Ocean. **Fisheries Science**, 67: 1063-1074.
- Nakamura, I., T. Inada, M. Takeda & Hatanaka, H. 1986. Important fishes trawled off Patagonia. **Japan Marine Fishery Resource Research Center**, Tokyo. 369 p.
- Nakano, H., Matsunaga, H., Okamoto, H & Okazaki M. 2003. Acoustic tracking of bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* in the eastern Pacific Ocean. **Marine Ecology Progress Series**, 265: 255-261.
- Nigmatullin, CM., Nesis, KN. & Arkhipkin AI. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). **Fishery Research**, 54: 9–19.
- Olson, R & F Galván. 2002. Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. **Fishery Bulletin**, 100 (2): 279–298
- Pinkas, L., Oliphant, S. & Iverson, I. 1971. Food habits of albacore, blue tuna, and bonito in California waters. **Fishery Bulletin**, 152: 105-110.
- Polo-Silva, C., Baigorri-Santacruz, A., Galván-Magaña, F., Grijalba-Bendeck, M. & Sanjuan-Muñoz, A. 2007. Hábitos alimentarios del tiburón zorro *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en el Pacífico ecuatoriano. **Revista de Biología. Marina y Oceanografía**, 42 (1): 59-69.
- Rendón-Macias, L., & Pacheco-Triviño F. 2007. Hábitos tróficos de los Tiburones zorros: *Alopias pelagicus* Nakamura, 1935 y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en el Pacífico ecuatoriano. En **Martínez-Ortiz J & F Galván-Magaña (eds) 2007**.
- Shchetinnikov A. 1989. Food spectrum of *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. **Zoology Zhurnal**, 68:28–39.
- Simpfendorfer, CA., Goodreid, AB. & McAuley, RB. 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. **Environmental Biology of Fishes**, 61:37–46
- Smith, P. & Zaret, M. 1982. Bias in estimating niche overlap. **Ecology**, 63 5: 1248-1253.
- Smith S.E., Rasmussen, R.C., Ramon, D.A. & Cailliet, G.M. 2008. The Biology and Ecology of thresher sharks (Alopiidae). Pages: 60-68. En: Camhi, M. D., Pikitch, E. K. and Babcock, E. A. (Eds.). **Sharks of the Open Ocean. Biology, Fisheries and Conservation**. Blackwell Publishing.
- Stillwell, C. E. & Kohler, N. E. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the northwest Atlantic. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 39: 407–414.
- Stobberup KA. 1992. Food composition and consumption of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) with special reference to cannibalism. **International Council For The Exploration of Sea Community Meeting (Demersal Fish Community)** 43p
- Van der Molen S. & G. Caille. 2001. Bahía Engaño: a north Patagonian nursery area for de smoothhound shark *Mustelus schmitti* (Carcharhiniformes: Triakidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 81: 851 – 855.
- Villon, C. & Beltran, X. 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.
- Watson, W. 1996 Exocoetidae: flyingfishes. p. 643-

657. In H.G. Moser (ed.) **The early stages of fishes in the California Current Region. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations** (CalCOFI) Atlas No. 33. Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas. 1505 p.
- Weng, K. & Block, B. 2004. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. **Fishery Bulletin**, 102(1): 221-229.
- Wetherbee, B. M., Gruber, S. H. & Cortés, E. 1990. Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. In *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries* (Pratt, H. L., Jr, Gruber, S. H. & Taniuchi, T., eds). NOAA Technical Report NMFS 90, 29–47.
- Wetherbee BM. & Cortés E. 2004. Food consumption and feeding habits. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) **Biology of sharks and their relatives**. CRC, Florida, 223–244
- Wolff, C. 1982. A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopods species, with relationship between their beak dimension and size. **Fishery Bulletin**, 80(2): 357-370.
- Wolff, C. 1984. Identification and estimation of size from beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. **NOAA Technical Report**. NMFS 17. 41 pp.

Received May 2009
Accepted September 2009
Published online March 2010